

# DIGITHÈQUE

## Université libre de Bruxelles

---

DUVIGNEAUD Paul, *La synthèse écologique : populations, communautés, écosystèmes, biosphère, noosphère*, Paris : Doin, c1980.

Note : afin de garantir un poids inférieur à 100Mo, ce volume a été divisé en 2 parties (A et B), la partie B contenant les 16 planches en couleur qui se trouvent normalement après la préface de l'ouvrage.  
Le présent fichier correspond à la partie A de ce volume.

[http://digistore.bib.ulb.ac.be/2012/i2704003513\\_000\\_A\\_f.pdf](http://digistore.bib.ulb.ac.be/2012/i2704003513_000_A_f.pdf)

---

**Cette œuvre littéraire est soumise à la législation belge en matière de droit d'auteur.**

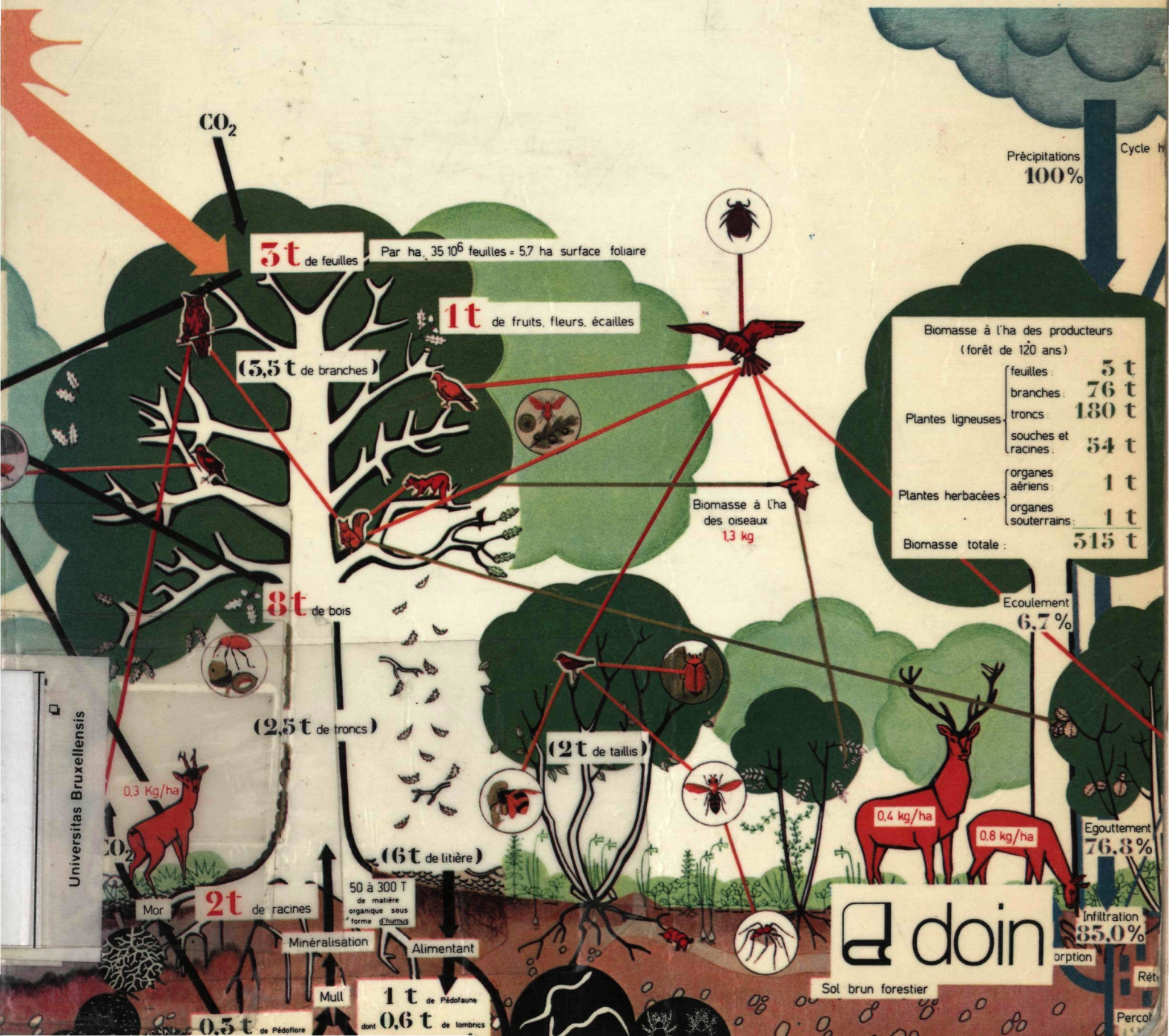
Elle a été numérisée et mise à disposition par les Archives & Bibliothèques de l'Université libre de Bruxelles avec l'accord des auteurs, éditeurs scientifiques ou ayant droits.

Les règles d'utilisation de la présente copie numérique de cette œuvre sont visibles sur la dernière page de ce document.

L'ensemble des documents numérisés mis à disposition par les Archives & Bibliothèques de l'ULB sont accessibles à partir du site  
<http://digitheque.ulb.ac.be/>

P. Duvigneaud

# la synthèse écologique



Biomasse à l'ha des producteurs (forêt de 120 ans)

feuilles :	5 t
branches :	76 t
troncs :	180 t
souches et racines :	54 t
organes aériens :	1 t
organes souterrains :	1 t
<b>Biomasse totale :</b>	<b>515 t</b>

**doin**





DUVRAGE : 039626

CIBLE







# la synthèse écologique

populations  
communautés  
écosystèmes  
biosphère  
noosphère



## CHEZ LE MÊME ÉDITEUR

**Pétrole et Protéines**, par A. CHAMPAGNAT et J. ADRIAN, 1974, 196 pages.

**Stress, fatigue et dépression.** L'homme et les agressions de la vie quotidienne, par P. BUGARD et coll.

*Vol. I*, Physiologie, Neuro-physiologie, Psychologie, Ergonomie, 1974, 296 pages.

*Vol. II*, Cliniques, Sociologie, Symbolique et traitement, 1974, 304 pages.

**Le Quaternaire.** L'histoire humaine dans son environnement, par J. CHALINE, 1972, 338 pages, 82 planches, 43 tableaux.

**Fondements géologiques de la préhistoire.** Essai de géochronologie du Quaternaire, par N. THÉOBALD, 1972, 96 pages, 45 figures.

**Zoologie des Invertébrés**, par P. A. MEGLITSCH (traduit de l'anglais).

I. Protistes et métazoaires primitifs. (*Spongiaires, Coelentérés, Acœlomates et Pseudo-cœlomates*), 1973, 306 pages, 144 figures.

II. Des vers aux arthropodes. (*Annélides, Mollusques, Chélicérates*), 1974, 306 pages, 142 figures.

III. Arthropodes mandibulés. (*Crustacés, Myriapodes et Insectes*) et Deutérostomiens. (*Echinodermes et Lophophoriens*) (sous presse).

**Écologie animale.** Organismes et milieu, par C.-F. SACCHI et P. TESTARD, 1971, 480 pages, 219 figures.

**Zoologie**, par H. BOUÉ et R. CHANTON.

I. Fasc. 1. Invertébrés, 4<sup>e</sup> édition, 1974, 558 pages, 469 figures.

I. Fasc. 2. Invertébrés (fin), 3<sup>e</sup> édition, 1971, 724 pages, 755 figures, 12 planches.

II. Fasc. 1. Procordés et vertébrés (à l'exception des mammifères), 3<sup>e</sup> édition, 1974, 640 pages, 635 figures.

II. Fasc. 2. Vertébrés (mammifères). Anatomie comparée des vertébrés. Zoogéographie, 3<sup>e</sup> édition, 1974, 610 pages, 481 figures.

**Anatomie et physiologie animales**, par R. CHANTON et J. PANIEL.

I. Fasc. 1. Fonctions de relation, 2<sup>e</sup> édition, 1969, 568 pages, 363 figures, 11 planches (noir et couleurs).

I. Fasc. 2. Fonctions de relation (fin), 1962, 608 pages, 414 figures (épuisé).

II. Fasc. 1. Fonctions de nutrition, 1964, 536 pages, 386 figures, 2 planches en couleurs.

II. Fasc. 2. Fonctions de nutrition (fin), 1966, 548 pages, 329 figures.

**Introduction à l'étude systématique des vertébrés**, par CH. DEVILLERS, 1973, 120 pages, 28 figures.

**Variation et spéciation chez les végétaux supérieurs.** Notions fondamentales de systématique moderne, par M. BIDAULT, 1971, 156 pages, 47 figures.

**Physiologie végétale**, par P. BINET et J.-P. BRUNEL.

I. 1967, 452 pages, 192 figures, 4 planches en couleurs.

II. 1968, 354 pages, 100 figures, 2 planches en couleurs.

III. 1968, 374 pages, 113 figures, 2 planches en couleurs.

**Reproduction et biologie des principaux groupes végétaux.** Les Cormophytes, (*Bryophytes, Ptéridophytes, Spermaphytes*), par H. CAMEFORT et H. BOUÉ, 2<sup>e</sup> édition, 2<sup>e</sup> tirage, 1980, 436 pages, 325 figures, 24 planches.

**Morphologie des végétaux vasculaires.** Cytologie. Anatomie. Adaptations, par H. CAMEFORT, 2<sup>e</sup> édition, 2<sup>e</sup> tirage, 1977, 432 pages, 261 figures, 44 planches.

**BIBL. SC & TECH.**

(BIBLIOTHÈQUE DE MATHÉMATIQUES ET  
DE PHYSIQUE)

P. Duvigneaud

# la synthèse écologique

populations  
communautés  
écosystèmes  
biosphère  
noosphère

2<sup>ème</sup> édition  
revue et corrigée

Doin éditeurs  
8, place de l'Odéon  
75006 Paris



L'auteur, Paul DUVIGNEAUD, est professeur à l'Université Libre de Bruxelles ; à la Faculté des Sciences, il enseigne les éléments de botanique, la botanique systématique, la géographie botanique, l'écologie, la pédologie et la génétique des plantes supérieures ; à la Faculté de Médecine et de Pharmacie, il est titulaire du Cours « Introduction botanique à la Pharmacognosie ».

Il enseigne aussi la systématique générale des végétaux à l'Institut Agronomique de Gembloux.

Le début de sa carrière a été consacré à l'étude de l'écologie des Lichens. Passé à la phytosociologie, il s'est efforcé, après les années 40, de donner à cette science une orientation moins descriptive et plus écologique, en développant la méthode des groupes socioécologiques, aujourd'hui appelés bioindicateurs des conditions de l'environnement. Cette méthode fut appliquée pour la première fois aux savanes et forêts claires d'Afrique équatoriale (Zaire) ; ensuite avec la collaboration éclairée de Monsieur M. TANGHE, elle servit de base à une cartographie des forêts de Moyenne et Haute Belgique, en rapport avec l'aménagement du territoire de ces régions. Divers séjours au Katanga (aujourd'hui Shaba) permirent à l'auteur alors de développer des recherches de biogéochimie, principalement axées sur la végétation liée au cuivre. Ces études, réalisées avec la collaboration de Madame S. DENAEYER-DE SMET, furent étendues à des sols spéciaux d'Europe (serpentine, gypse, calamine), puis d'une manière générale, aux végétations établies sur sols normaux.

En 1962, il fut chargé par le Ministère de l'Éducation Nationale et de la Culture de Belgique de la rédaction d'un ouvrage de documentation

sur « Écologie, Science de Synthèse » ; l'étude de l'ouvrage d'ODUM, « Fundamentals of Ecology », fut le départ, de recherches sur l'écosystème forêt, qui, entamées à Virelles dans la région calcaire de Belgique, avec la création d'une solide équipe de techniciens de terrain dirigés par Monsieur J. TIMPERMAN, se continuent à Mirwart (Ardennes). Ainsi, une première synthèse, devenue classique, a été obtenue sur le fonctionnement de l'écosystème forêt caducifoliée, et plus particulièrement du flux d'énergie et du cycle des éléments minéraux.

Des études sur la théorie des écosystèmes conduisirent P. DUVIGNEAUD à distinguer des écosystèmes ponctuels (biogéocénoses) et des écosystèmes plus complexes, hétérogènes, comme la ville (urbs), la ferme (agroécosystème) et la région (écorégion). Une carte détaillée de l'écosystème Bruxelles a été publiée, et le métabolisme de cette ville précisé. Des recherches se poursuivent dans des fermes du Brabant, du Condroz et de l'Ardenne.

Les recherches sur les écosystèmes forestiers, agricoles ou urbains (terrains vagues), sur leur productivité primaire, sur leurs cycles biogéochimiques permettent de s'attaquer au problème des énergies de biomasses.

P. DUVIGNEAUD fut à l'origine du P.B.I., Programme Biologique International, dont il assure la coprésidence du groupe « forêts ». Président du Comité national belge du P.B.I., qui s'achèvera en 1974, il continue l'action pour une étude scientifique rationnelle de l'environnement mondial par l'étude des écosystèmes, au sein du SCOPE (Special Committee on Problems of the Environment), dont il est membre du Comité central, et dont il assure la présidence du Comité national belge.

© 1980, DOIN éditeurs, Paris

Toute reproduction, même partielle, de cet ouvrage est interdite. Une copie ou reproduction par quelque procédé que ce soit, photographie, microfilm, bande magnétique, disque ou autre, constitue une contrefaçon passible des peines prévues par la loi du 11 mars 1957 sur la protection des droits d'auteurs.

*Imprimé en France*

ISBN : 2-7040-0351-3 (2<sup>e</sup> édition revue et corrigée)

## Préface à la première édition

*Le présent ouvrage, nouveau dans son équilibre, reprend pour une part importante le texte et l'illustration de la brochure D. 23 : « Écosystèmes et biosphère » publiée pour la première fois en 1962 par le Ministère de l'Éducation Nationale et de la Culture de Belgique à l'inspiration éclairée de Freddi Darimont, Directeur Général de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique. D'une certaine manière, on peut dire qu'il représente sous une forme remaniée et mise à jour la troisième édition de cette publication dont le succès est bien affirmé puisqu'elle connut immédiatement l'audience internationale et fut traduite en plusieurs langues.*

*A cette époque, où le mot « environnement » n'était pas encore à la mode, quelques naturalistes et écologistes clairvoyants savaient déjà que l'homme devrait bientôt se mettre en harmonie avec son milieu, s'il voulait survivre à un monde en perpétuelle et rapide transformation.*

*Les livres traitant de l'environnement ne pullulaient pas encore mais, du moins disposait-on d'un ouvrage de base, en langue anglaise, qui, certainement, fera date dans l'histoire de la pensée scientifique contemporaine : « Fundamentals of ecology » d'ODUM.*

*Selon le projet initial, la brochure D. 23, intitulée « L'écologie, science moderne de synthèse », devait comporter deux parties : 1) Populations et Communautés - 2) Écosystèmes et Biosphère.*

*Seule la seconde partie fut publiée.*

*Dérivant chronologiquement de ce projet, le présent livre tient compte du développement considérable des problèmes de l'environnement depuis 1962 et offre aux lecteurs une tentative de mise au point plus complète et actuelle de la pensée fondamentale de l'auteur.*

*La première partie : « Populations et Communautés », entièrement nouvelle, a été contenue en dessous de la place théorique qui lui reviendrait pour laisser à la seconde, consacrée aux Écosystèmes et à la Biosphère une possibilité de développement à la mesure de l'importance majeure qu'a prise depuis 1962 tout ce qui touche à l'environnement.*



*Aux problèmes de la Biosphère, viennent s'ajouter, en croissance exponentielle, ceux de la « Technosphère », comme certains l'appellent, c'est-à-dire ceux d'une Biosphère constamment transformée par l'action humaine.*

*Cette étude se superpose au projet initial en un troisième volet inédit. Je préfère quant à moi conserver le terme de Noosphère proposé dès 1921 par Vernadsky, pour la raison qu'il fait confiance à l'intelligence de l'homme.*

\* \*  
\* \*

*Les problèmes du monde moderne coïncident avec une prise de conscience : c'est que nous n'avons qu'une terre et qu'elle est inextensible. Et cependant, que voyons-nous ? Une démographie galopante, qu'accompagnent une croissance industrielle rapide, un développement démesuré de l'urbanisme, une augmentation sans frein de la mobilité ; il s'ensuit une exploitation croissante des ressources non renouvelables (combustibles fossiles, métaux non ferreux), une altération des sols et de leur fertilité, une détérioration des ressources renouvelables (eaux, sols, produits végétaux et animaux), qui risquent de cesser d'être considérées comme telles.*

*Bien que la terre soit généreuse, on voit s'aggraver les dangers de la faim et de la soif dans le monde ; les pollutions s'accompagnent de conséquences nocives pour la santé des plantes, des animaux et des hommes (écotoxicologie) ; en s'additionnant, ces « nuisances » risquent de perturber les climats et les grands cycles biogéochimiques de la planète : cycle de l'oxygène, cycle de l'azote, cycles des métaux lourds, etc...*

*Les problèmes d'encombrement affectent de plus en plus le moral des hommes encagés dans les villes comme dans un « zoo humain ». La destruction des sites, ou leur « embelaidissement », suite à la propagation anarchique du tourisme et à l'« aménagement » inconsidéré du milieu rural, porte atteinte au bonheur d'un grand nombre de citoyens, ne leur permettant plus de se retremper dans une nature équilibrée et harmonieuse.*

*A tous ces dangers mortels que court l'humanité il existe pourtant des remèdes nombreux et divers : il faut utiliser mieux, et surtout augmenter, les ressources végétales et animales de la biosphère, il faut lutter contre un épuisement prématuré des ressources non renouvelables, en assurant, dans toute la mesure du possible, leur recyclage ; il faut aménager les territoires, régionaux ou biosphériques, en tenant compte de la nécessité d'un équilibre entre écosystèmes productifs, conservatifs, de compromis, urbains et industriels. Il faut que les dirigeants cessent de pratiquer une politique d'« après nous le déluge » !*

*Tout cela peut s'avérer illusoire si l'on ne réussit pas à assurer une meilleure entente entre les hommes et les peuples. Il faut, pour ce faire, développer une nouvelle morale, la morale écologique, basée sur la connaissance de soi et sur celle des rapports de l'homme avec son environnement.*

*Il y a là un énorme effort à faire dans le domaine de l'éducation. Le présent ouvrage est un essai de synthèse, que je me suis efforcé de rendre accessible à tous les niveaux d'enseignement et d'éducation populaire.*

\*  
\*  
\*

*Je dois exprimer ici mon affectueuse reconnaissance envers certains de mes collaborateurs qui m'ont aidé à mener à bien une tâche qui nécessitait un effort de synthèse considérable. M. Martin Tanghe nous a apporté ses compétences phytosociologiques dans la rédaction du chapitre « Communautés » et son génie artistique à la réalisation des planches de synthèse. Mme Simone Denaeyer-De Smet nous a apporté sa précieuse collaboration dans la rédaction des chapitres consacrés à la biogéochimie. Sans les efforts constants de M. Jules Timperman, technicien, et de M. Isi Goedhuys, dessinateur, le présent ouvrage n'aurait pu voir le jour.*

*C'est avec une émotion profonde et toujours renouvelée que je dédie ce livre à la mémoire de Freddi Darimont, Directeur général de l'Enseignement supérieur et de la Recherche scientifique et Professeur de Botanique à l'Université de Liège ; lui qui savait l'importance de l'écologie, lui qui luttait contre l'hostilité de ceux qui n'avaient pas encore compris, lui qui espérait que l'écologie trouverait un jour, dans l'éventail des sciences, l'indispensable place qui lui revient, et qu'un accident stupide vint faucher à la fleur de l'âge, privant ainsi nos pays des immenses services qu'il aurait pu leur rendre.*

Paul DUVIGNEAUD



## Préface à la seconde édition

*Depuis 1974, bien des choses ont changé dans le domaine de l'écologie. Les résultats du Programme Biologique International ont été petit à petit publiés ; les projets MAB et SCOPE ont pris leur envol ; il n'est guère de pays où ne soient organisés des programmes ayant trait à l'un ou l'autre chapitre de l'environnement ou de son impact sur la société des hommes.*

*Les crises actuelles, dont les causes profondes sont écologiques, sont étroitement liées au point de n'en faire qu'une seule : crise démographique et alimentaire, crise de l'environnement, crise de l'énergie, crise économique, crise morale. Elles développent chez des hommes de plus en plus nombreux une conscience écologique qui devrait les amener à ce que Peccei a appelé « l'intelligence de la conservation ». Cette prise de conscience peut-elle s'accompagner d'actions assurant la survie de la civilisation ?*

*Des mouvements d'« écologistes » naissent un peu partout dans le monde ; ils représentent « l'écologie-façon de penser », base d'une nouvelle politique (écologisme), et non « l'écologie-science du milieu », vieille de plus d'un siècle et pratiquée par des « écologues », que passionne une recherche objective et désintéressée. Il conviendrait de concilier au plus tôt des points de vue souvent très opposés.*

*Aujourd'hui, on lie bien davantage à l'écologie les problèmes de qualité de la vie et aussi les problèmes économiques et sociaux. On pense de plus en plus à la production quantitative et qualitative de biomasse par des écosystèmes spécialisés comme sources d'énergies nouvelles et comme base d'une industrie renouvelée. L'or vert remplacera-t-il l'or noir ?*

\* \* \*

*Dans la première édition de la « Synthèse écologique », les importants problèmes de l'énergie et de la théorie des écosystèmes furent à peine envisagés, suite à des obligations contractées ailleurs. Nous pouvons aujourd'hui combler cette lacune.*

*Les problèmes de la qualité de la vie rendent nécessaire que de nombreux ponts soient jetés entre l'écologie et les sciences humaines ; faute de place, nous avons dû réduire ou supprimer les chapitres que nous avons consacrés à l'analyse des travaux de De Jouvenel, Garaudy, Illitch, Attali, Leprince-Ringuet, Brice Lalonde, etc. Nous considérons comme irremplaçables dans la bibliothèque de l'écologue les œuvres maîtresses de Saint-Marc, « Socialisation de la Nature » (1975) et « Progrès ou déclin de l'Homme » (1978).*

*De tout ce qui précède, on comprendra que la deuxième édition de la « Synthèse » a dû être complètement remaniée, et qu'elle pourrait porter en sous-titre : « l'Écologie, base scientifique d'une société nouvelle axée sur l'énergie solaire et la productivité biologique des écosystèmes ». Pour ce remaniement, nous avons pu compter sur la très grande compréhension des éditions Doin.*

*La « Synthèse écologique » est l'œuvre d'un universitaire surchargé qui s'excuse auprès du lecteur d'erreurs ou d'omissions inévitables. L'auteur serait heureux que toute lacune importante lui soit signalée.*

Paul DUVIGNEAUD



## Liste des planches

(Cliquez sur le titre pour accéder à la partie B du volume contenant les planches)

- Planche 1** - Niveaux d'intégration des matériaux biologiques.
- Planche 2** - Écotypes d'*Achillea borealis* et *lanulosa* et de *Potentilla glandulosa*.
- Planche 3** - Diagramme des séries de Gaussen, en France.
- Planche 4** - Étages de végétation dans les Alpes occidentales et les Pyrénées.
- Planche 5** - Schéma de la végétation des vases salées (slikke et schorre) dans l'estuaire de l'Yser à Lombardzyde (Belgique).
- Planche 5 bis** - Dynamique des tourbières de Haute-Belgique.
- Planche 6** - Transect dans un paysage forestier à géologie changeante, en Lorraine belge.
- Planche 7** - Carte des associations forestières stationnelles de la Lorraine belge.
- Planche 8** - Transect schématique représentant les principales formations végétales du monde qui se succèdent en zones plus ou moins parallèles de l'équateur au pôle nord.
- Planche 9** - Cycle de l'eau en République Fédérale Allemande.
- Planche 10** - L'Océan. Représentation schématique d'un écosystème au sens large illustré par quelques faits saillants de la vie dans les océans.
- Planche 11** - Représentation schématique, mais détaillée, de l'écosystème forêt caducifoliée en Haute-Belgique.
- Planche 12** - Carte schématique des formations végétales climax des continents.
- Planche 13** - Distribution mondiale des grands types de sol.
- Planche 14** - La Biosphère.
- Planches 15-16** - Aménagement du territoire : deux façons d'utiliser le même paysage.

# Introduction

## 1. - L'écologie

L'écologie est, théoriquement, l'étude de l'*habitat*, de l'habitat des êtres vivants (*oikos* = habitat).

On considère cependant l'écologie comme la science des *relations* des êtres vivants avec leur milieu ; les êtres vivants étant étroitement intégrés à leur « *environnement* », l'écologie est la science des systèmes biologiques fonctionnels complexes appelés *écosystèmes* ; elle comporte aussi l'étude des rapports des êtres vivants *entre eux*.

## 2. - Niveaux d'intégration des matériaux biologiques

(Planche 1).

**1) Les matériaux biologiques** (holo- et hétéroprotéines, lipides, acides nucléiques, etc...) s'intègrent dans la nature, en un certain nombre de niveaux d'organisation de plus en plus complexes : cellule - individu - population - communauté.

**2) La cellule** est la plus petite unité biologique fonctionnelle. Elle se compose d'un territoire protoplasmique, limité par une membrane plasmique (lipoides et protéines), doublée, chez les végétaux, d'une membrane pecto-cellulosique. Le protoplasme est constitué d'une solution colloïdale de protéines très structurée (cytoplasme), au sein de laquelle se trouvent le *matériel génétique* (ADN, ARN) organisé généralement en noyau, et toute une série d'organelles (mitochondries, plastes, ribosomes, etc...) constituant la *machinerie métabolique*.

**3) L'individu (organisme)** est un système biologique fonctionnel qui, dans les cas les plus simples, est réduit à une seule cellule (unicellulaire), mais qui, en principe, est composé de nombreuses cellules, qui peuvent être groupées en tissus et organes.

Un individu est caractérisé par son anatomophysiologie et son métabolisme ; il existe des corrélations étroites entre les divers tissus et organes.

A un moment déterminé, un individu possède une **biomasse** déterminée, que l'on peut exprimer par le poids vif (frais) ou le poids de matière sèche (MS).

Le **métabolisme** est un échange complexe de matières entre l'individu et le milieu extérieur (environnement) qui comporte les phases suivantes (fig. 1.1) :

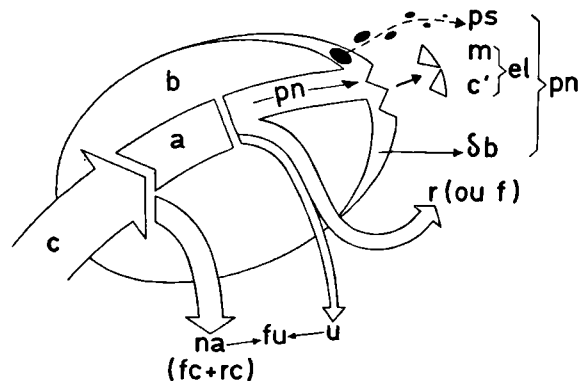
1. **Consommation** (c) par absorption diffuse ou ingestion (ig, pénétration localisée au niveau d'organes plus ou moins spécialisés).

2. **Assimilation** (a) d'une partie des produits consommés. Les matières organiques assimilées se classent en deux groupes essentiels :

— les unes servent de **matériaux de construction** nécessaires à élaborer la matière de l'organisme (*anabolisme*) ; il y a assemblage de molécules de petite taille en macromolécules spécifiques, elles-mêmes groupées en structures diverses ; cette mise en ordre a été appelée *patronisation* par LWOFF. La matière élaborée forme la **production nette** (pn) qui aboutit à une *augmentation de la biomasse* ( $\delta b$ ) ;

— les autres servent de **matériaux énergétiques**, leur combustion (**respiration** = r, **fermentation** = f) fournit l'énergie nécessaire aux synthèses chimiques menant à  $\delta b$ , et à tout autre travail effectué par l'organisme (pour urine = u, voir catabolisme).

On a donc en principe :  $a = pn + r$ .



**Fig. 1.1** Schéma du métabolisme de l'individu. (Pour explications, voir texte).

Si on désigne par  $na$  les produits consommés non assimilés, on a :

$$\begin{aligned} c &= a + na \\ c &= pn + r + na, \\ \text{ou } pn &= c - r - na. \end{aligned}$$

Théoriquement  $\delta b$  égale la production nette, mais pratiquement une partie de  $pn$  est éliminée ( $el$ ), soit sous forme de parties mortes ( $m$ ), soit sous forme de parties ingérées par d'autres organismes consommateurs ( $c'$ ) :

$$pn = \delta b + el = \delta b + m + c'.$$

3. **Dissimilation** (ou *catabolisme*). La respiration ( $r$ ) est une dissimilation de certains produits assimilés (oxydo-réduction) ; en présence d'oxygène (*aérobiose*), ces produits sont entièrement brûlés en  $H_2O$  et  $CO_2$  ; en *anaérobiose*, la combustion des aliments énergétiques est incomplète, et il se forme, en plus de  $CO_2$ , des produits relativement simples comme de l'alcool éthylique, de l'acide lactique ou de l'acide butyrique ; on parle alors de fermentation ( $f$ ).

Mais le catabolisme peut aussi mener à l'élaboration de *déchets* plus compliqués, souvent appelés **produits d'excrétion** : *urine* ( $u$ ), déchet du métabolisme de l'azote chez certains animaux ; substances organiques complexes, souvent actives sur le métabolisme humain, chez les plantes (terpènes, glucosides, alcaloïdes).

4. **Séparation**, ou *rejet* dans le milieu extérieur, de déchets d'origines diverses :

— *non assimilés* ( $na$ ) ou *egesta*, pouvant correspondre :

- à une *récréation* ( $rc$  = produits rejetés tels quels) ; chez les Plantes, la récréation comporte seulement des substances minérales ; chez les Animaux, aliments régurgités ;
- à une *défécation* ( $fc$  = fèces, produits modifiés par passage dans le système digestif, sans être pour autant assimilés) ;

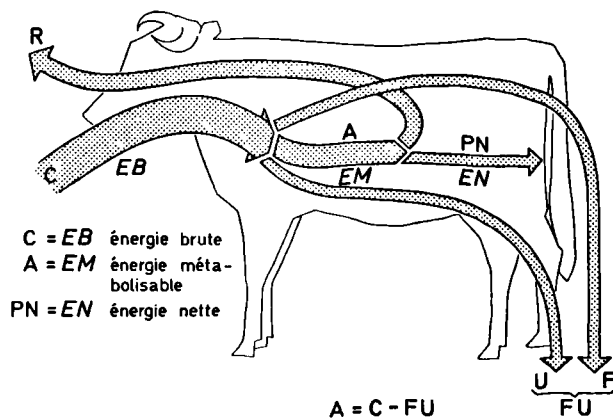


Fig. 1.2 Flux d'énergie dans un bovin. (Pour explications, voir texte.)

— *dissimilés* :

- *respiration* ( $r$ ),
- *fermentation* ( $f$ ),
- *urine* et *sueur* et produits d'excrétion divers : *excreta* ( $u$ ) ;

— *assimilés en excès* ( $ps$ ) : sécrétion.

Certains, qui considèrent l'urine comme résultant d'une non-assimilation, appellent *énergie digérée* ( $d$ ) l'assimilation plus les excreta :

$$d = a + u = pn + r + u.$$

Il est parfois impossible de décomposer la partie de  $c$  qui n'est utilisée ni pour la production ni pour la respiration ; on exprime alors par  $fu$  (fèces + urine) tous les déchets solides et liquides rejetés par l'organisme. D'une manière plus générale,

$$fu = na + u = fc + u.$$

La sécrétion (éventuelle) dans le milieu extérieur de certaines substances assimilées ( $ps$ ), (exemples : lait, nectar, etc...), doit être ajoutée à  $\delta b$  dans l'estimation de  $pn$  :

$$pn = \delta b + m + c' + ps.$$

En fin de compte :

$$\delta b = c - na - r - u - el.$$

- Si  $\delta b$  est positif, il y a *croissance*.  
Si  $\delta b$  est nul, il y a *maintenance*.  
Si  $\delta b$  est négatif, il y a *décroissance*.

Aux diverses phases du métabolisme correspond un grand nombre de fonctions variées, catalysées par des protéines spécialisées (*enzymes*) ; la *coordination entre ces fonctions* (souvent par des *hormones*) fait de l'être vivant quelque chose d'extraordinairement adapté à résister aux vicissitudes du monde extérieur.

Un individu a donc une **croissance** ; au cours de la vie de l'individu, cette croissance s'accompagne d'un **développement** : changement morphologique graduel depuis un embryon plus ou moins informe, jusqu'à un adulte pleinement différencié.

Pendant sa croissance, l'organisme doit s'adapter aux diverses conditions du milieu où il vit.

L'individu, arrivé à un certain développement de sa biomasse, se reproduit, et ainsi se **multiplie**, donnant naissance à un certain nombre d'individus nouveaux (jeunes), qui participent à la formation d'une *population*. Une population formée d'individus de la même génération (même âge) est une **cohorte**.

Les modes de reproduction sont très variés, et peuvent se classer en *reproduction végétative* et *reproduction sexuée*. A la reproduction sexuée sont liés les problèmes de l'hérédité et de l'évolution.

Irréfrénée, la multiplication de l'individu pourrait aboutir à une descendance énorme :

- en 4 1/2 jours, une Bactérie pesant  $10^{-14}$  g peut donner naissance à  $10^{18}$  individus pesant autant que l'océan mondial ;
- 1 couple de Rats (7 jeunes par portée, 3 portées par an) donnent 600 000 rats en 3 ans ;
- 1 Champignon peut émettre  $10^{11}$  spores, 1 Morue peut pondre  $10^6$  œufs ; 1 capsule d'Orchidée peut contenir  $4 \cdot 10^6$  graines ; 1 Chêne peut porter 10 000 glands ;
- certaines nuées de Sauterelles (Afrique) pèsent  $1 \cdot 10^6$  t, alors que la biomasse totale des hommes est de  $100 \cdot 10^6$  t.

Une telle descendance (**potentiel biotique**) ne se réalise heureusement pas, parce que les conditions de l'environnement ne sont jamais suffisamment favorables (**résistance de l'environnement**).

L'individu est *irritable* ; l'*irritabilité* est la propriété de réagir (**réponse**) à une excitation venant du milieu extérieur (**stimulus**). La réponse peut être mécanique (*tropismes, taxismes, etc...*) ou chimique (*sécrétion* par exemple) ; chez l'homme, elle est souvent psychologique (*stress*).

**4) La population** (ou *dème*) est un système biologique formé d'un groupe d'individus de la même espèce, vivant à un endroit déterminé à un moment déterminé. Approximativement, *l'espèce* est un ensemble d'individus tous semblables et qui se transmettent cette similitude de génération en génération.

En réalité, certains individus d'une population ne sont pas génotypiquement semblables aux autres, ce qui peut donner naissance à une *lutte pour l'existence* où triomphent les mieux adaptés et mener de là au transformisme et à l'évolution (*génétique des populations*). Les principes de cette écologie génétique (génécologie) sont la base d'une *systématique phyllogénétique*.

**5) La communauté** (ou *cénose*) est un système biologique fonctionnel groupant un ensemble de populations vivant dans un endroit déterminé dans des conditions de milieu déterminées à un moment déterminé. On distingue :

a) *L'association*, ensemble de populations appartenant à un même règne ou à un même niveau trophique, et de composition taxonomique déterminée ; par exemple, *phytocénose*, ensemble de populations végétales de composition floristique déterminée ; *zoocénoses*, ensembles de populations animales ; *microbiocénoses*, ensembles de populations microbiennes, que l'on peut encore diviser en *mycocénoses* (Champignons) et *bactériocénoses* (Bactéries).

b) *La biocénose*, ensemble de toutes les popula-

tions végétales, animales et microbiennes, rassemblées dans un milieu déterminé.

c) *La formation végétale*, ensemble de populations végétales de *physionomie déterminée* (forêt caducifoliée, toundra, prairie, lande, steppe, désert, etc.), réponse de phytocénoses déterminées à l'action métamorphosante du climat.

d) *Le biome* (CLÉMENTS et SHELFORD, 1939) est une formation végétale additionnée de tous les animaux et microbes dont elle est le cadre de vie ; les continents sont couverts d'une zonation de grands biomes plus ou moins parallèles à l'équateur (*zono-biomes*, WALTER) qui forment les grands types paysagers de végétation de la planète et correspondent aux grandes zones bioclimatiques (arctique, boréale, tempérée, tropicale, équatoriale entre autres).

e) *L'holobiome*, ou *biocénose globale*, est l'ensemble des biocénoses, c'est-à-dire des êtres vivants peuplant la planète ; c'est la biosphère au sens de divers auteurs (TEILHARD DE CHARDIN, FLORKIN).

**6) L'écosystème**. Une biocénose intégrée à son environnement forme un système écologique fonctionnel appelé **écosystème**. On peut subdiviser la notion d'écosystème, suivant que l'environnement est considéré dans un sens étroit ou élargi, en :

a) *biogéocénose*, biocénose homogène se développant dans un environnement homogène ; en équilibre stationnaire provisoire, la biogéocénose fait néanmoins partie d'une *succession*, allant de la biogéocénose pionnière à la biogéocénose *climax* ; les divers stades progressifs ou régressifs d'une succession forment une *série dynamique* ou *dynamo-écosystème* ;

b) *paysage écologiquement fonctionnel* (*écopaysage*), formé de biogéocénoses contiguës, étroitement interdépendantes : paysage topographique (*catena*), paysage biogéochimique, écosystème urbain, agro-écosystème, etc. ;

c) *écorégion*, étudiée dans le fonctionnement écologique de ses paysages ;

d) *biosphère* (voir point suivant).

**7) La biosphère** (au sens défini par SUESS et VERNADSKI) est l'ensemble des écosystèmes naturels développés au sein des mers (*biohydrosphère*) ou à la surface des continents (*biogéosphère*) ou encore dans les zones qui les séparent (estuaire, *aestuariesphère*). La *biosphère* ainsi comprise est dès lors composée de la biocénose globale (holobiome) et des conditions écologiques de la planète (*écosphère*).

**8) La noosphère** (au sens défini par VERNADSKI) résulte de la transformation de la biosphère par l'intelligence humaine. Cette action ayant des

conséquences souvent néfastes, certains préfèrent utiliser le terme de *technosphère*. Il s'agit d'une biosphère moderne, où de très nombreux paysages naturels sont plus ou moins altérés, dégradés ou remplacés par des écosystèmes agricoles, urbains ou industriels.

Ainsi comprise, la noosphère de VERNADSKI diffère fondamentalement de celle de TEILHARD DE CHARDIN, laquelle est la somme des connaissances et doctrines (*information*) accumulées au cours des siècles par l'espèce humaine.

### 3. - Les facteurs du milieu. L'environnement

#### 1) Facteurs du milieu et leur action

Individus, populations et biocénoses sont sous la dépendance des facteurs de leur environnement, dont les principaux sont : lumière, température, eau, air, sol, (facteurs physiques et chimiques), vent, feu. Ces facteurs fixent l'extension des populations (*facteurs limitants*) et aussi leur degré de vitalité (*facteurs de production*). Ils peuvent avoir une *action métamorphosante*. Par leur action d'*agrégation* et d'*isolement*, ils favorisent l'organisation structurée des populations et des biocénoses et ont une action dynamique dans les phénomènes d'*évolution* : *synévolution* et *coévolution* (voir plus loin).

#### 1. Climat et substrat. Facteurs cosmiques, climatiques et édaphiques

Le milieu abiotique où vivent les organismes, ou *environnement* (au sens étroit du terme), a deux composantes : le *climat* et le *substrat*.

1. Le *climat* est en grande partie conditionné par l'impact des rayons solaires sur l'atmosphère terrestre.

La *bioclimatologie* s'attache à l'étude des composantes climatiques qui ont été reconnues par les biogéographes et les physiologistes comme les plus importantes à la vie et au développement des êtres vivants : lumière, chaleur, humidité. Il faut distinguer :

a) *Les facteurs cosmiques*, dus à l'énergie solaire seule ou à d'autres sources d'énergie venant des espaces cosmiques. Surtout d'ordre *thermique* (infrarouge court) ou *photique* (lumière visible, U.V., etc...).

Les radiations ionisantes du vent solaire sont heureusement détournées par le magnétisme terrestre, et les rayons cosmiques sont assez peu importants, *mais* cette importance augmente avec l'altitude.

b) *Les facteurs atmosphériques*, dus à la présence d'une couche d'air autour du globe terrestre.

1. D'abord cette couche d'air retient la chaleur solaire, le premier facteur atmosphérique étant dès lors la *température de l'air*.

2. La répartition inégale des températures provoque, dans la couche d'air, des différences de densités et de pressions ayant pour résultat des mouvements parfois violents : *vents* (aussi action sur les mouvements de la mer).

3. L'atmosphère, qui participe au *cycle hydrologique* de la planète, reçoit beaucoup de vapeur d'eau de l'hydrosphère par échauffement de celle-ci ; *l'humidité atmosphérique* avec diverses manifestations de condensation comme la nébulosité, les précipitations, les brouillards, constituent des facteurs de milieu aussi complexes qu'importants (pluie, neige) pour les organismes vivants.

Du pôle à l'équateur, s'étalent, plus ou moins modifiées par les massifs montagneux, des bandes climatiques (E.O.) de plus en plus chaudes ; au-delà des tropiques, c'est pourtant le facteur eau qui est limitant. A ces bandes climatiques correspondent des ceintures de végétation. Les bioclimats changent non seulement avec la latitude, mais aussi avec l'altitude qui détermine des *étages climatiques* auxquels correspondent d'ailleurs des *étages de végétation* (planche).

2. Le *substrat* originel fut l'eau, probablement douce, et certainement chaude, des océans primitifs.

Aujourd'hui, les océans sont salés ; à la faveur des marées, un mélange d'eau douce continentale et d'eau salée océanique peut se faire le long des côtes littorales, surtout dans les *estuaires* des fleuves ; l'eau y est *saumâtre* (tous les degrés de salinité entre l'eau douce et l'eau de l'océan qui contient, en moyenne, 3 % de NaCl) ; les biocénoses, très spécialisées, y sont très productrices.

Par après la vie s'étendit aux continents ; le substrat terrestre est la *roche-mère géologique lithosphère*, qui se désintègre et s'altère en surface sous l'action du climat et de la végétation en une masse plus ou moins molle à laquelle se mêlent des déchets organiques : le *sol*. Les plantes terrestres s'y fixent par rhizomes ou racines et s'y alimentent en eau et éléments chimiques biogènes nécessaires à la vie (**nutriments minéraux**).

Il n'est pas difficile de se rendre compte de l'énorme importance de la *composition chimique* du substrat sur la distribution des végétaux : plantes d'eau salée ou d'eau douce, plantes des sols calcaires ou acides (siliceux) ; plantes de sols anormaux, (gypse, serpentine, etc.) ou hautement métallifères et riches en éléments toxiques (Cu, Zn, Pb, Sc, etc.) dont l'accumulation peut se répercuter sur la santé



des animaux et des hommes qui se nourrissent de ces végétaux.

La composition physique du sol a également toute son importance ; *texture* (dimensions des diverses particules du sol) et *structure* (union des particules en agrégats de formes et dimensions diverses) fixent le degré d'aération ou d'humidité.

La température du substrat est particulièrement importante dans les toundras, les océans et les déserts.

## 2. Facteurs topographiques

1. Les différents facteurs climatiques sont modifiés par le modelé topographique (*facteur topographique*), et spécialement par la pente et l'exposition.

Dans l'hémisphère Nord, les pentes Sud assez fortes reçoivent beaucoup plus de rayonnement solaire direct que les plateaux et surtout que les pentes Nord, surtout en hiver : ce phénomène a permis de cultiver la Vigne en Europe centrale, spécialement dans les vallées à versant Sud à pentes fortes (Rhin, Moselle, etc.). La différence de *climat* entre le flanc Nord et le flanc Sud d'une montagne a d'ailleurs de telles conséquences que souvent, ces flancs reçoivent des noms locaux bien précis, comme *ubac* et *adret* en France méridionale. Le bioclimat caractéristique d'une région doit ainsi, pour être comparable à d'autres, être mesuré sur une surface horizontale au niveau de la végétation naturelle climatique : un tel site est dit *plakor*, selon la nomenclature soviétique.

La modification peut être si importante qu'elle peut parfois être considérée comme un climat distinct (*topoclimat, climat régional*).

Des modifications topographiques du climat sur des surfaces restreintes ou ponctuelles peuvent donner lieu à des *méso-* et *microclimats*.

Des facteurs topographiques importants peuvent provoquer des *inversions* d'étages ou de ceintures.

2. Les facteurs édaphiques dépendent également de la pente et de l'exposition.

Il y a surtout *modification du régime de l'eau* qui ruisselle sur les pentes au lieu de s'infiltrer. Le ruissellement produit l'entraînement de particules solides ou de substances dissoutes modifiant la composition physique et chimique des sols. Le glissement du sol sur les pentes (« *creeping* »), avec parfois raboutage de la roche-mère (formation d'une ligne de pierres — « *stone line* » — dans le profil du sol), aboutit à la destruction de la végétation.

On observe ainsi, dans les régions à profil ondulé,

des *catena* de sols (accompagnées de *catena* de végétation), avec complexe éluvial des sommets, complexe colluvial des pentes, complexe éluvial des fonds. Dans son état naturel, une région est protégée par le couvert végétal, qui agit comme une éponge, retenant l'eau de pluie et lui donnant le temps de percoler à travers le sol vers les réservoirs souterrains, desquels elle s'échappe *graduellement* vers les rivières et les fleuves.

Lorsque le couvert végétal est détruit sur une pente même faible, lorsqu'aussi les forêts occupant les sommets sont coupées, l'eau après forte pluie ruisselle sur la pente et entraîne vers les rivières les particules fines de l'argile et les nutriments minéraux qui les accompagnent. C'est l'érosion *latérale*. L'eau ainsi libérée peut gonfler les rivières d'une eau boueuse, causant de nouveaux dommages par *inondation*. Si la pente est plus forte, et l'action de l'eau dès lors plus violente, il y a attaque de la masse du sol par des crevasses profondes, et finalement entraînement de tout le sol dans la vallée, mettant à nu la roche-mère : c'est l'*érosion verticale*.

## 3. Facteurs biotiques

Dans la Nature, les organismes vivent rarement isolés les uns des autres ; ils se rassemblent en populations formant elles-mêmes des biocénoses. Au sein de celles-ci, les divers organismes ont les uns sur les autres les actions les plus diverses, et ce sont ces actions qui constituent les « *facteurs biotiques* » (surtout *compétition* et *concurrence*). L'action de ces facteurs biotiques peut être *directe*, comme dans le cas d'une nuée de sauterelles dévorant des km<sup>2</sup> de végétation ; elle peut aussi être *indirecte* comme celle des animaux souterrains (lombrics, termites, taupes, lapins) qui, par les galeries qu'ils creusent ou les terriers qu'ils construisent, modifient complètement la structure et les propriétés du sol, et la végétation correspondante.

Cependant, c'est l'*action de l'homme*, généralisée et multiforme, qui doit être considérée comme le facteur biotique par excellence.

De tous temps, l'homme a agi sur la Nature par le *fer* et le *feu*, et par la *dent* et le *sabot* (piétinement) de ses animaux domestiques ; aujourd'hui s'ajoute l'action physique et chimique de ses entreprises industrielles (*pollutions* et *nuisances*).

Par exemple, dans les zones semi-arides, lorsque le couvert végétal protecteur est enlevé par feu de brousse, surpâturage, ou cultures intensives, les vents soufflant sur la terre desséchée enlèvent les particules les plus fines (les plus précieuses du sol) sous forme de nuages de poussière : *érosion éolienne*.

## 2) Biotope, station, localité. Micro-, crypto-, télé-climats. L'ambiance (fig. 1.3.)

1. En général, l'action de tous les facteurs du milieu dans le cadre d'une végétation déterminée est *holocénotique* ou *holistique*, c'est-à-dire qu'ils agissent simultanément et que la réponse végétale et animale est une combinaison, une synthèse de leur action. L'ensemble des facteurs du milieu conditionnant l'existence dans la Nature de populations ou biocénoses déterminées constitue l'*habitat* ou *biotope*.

Il s'agit là d'une notion abstraite, synthétique, obtenue lors de l'observation des biocénoses qui recouvrent un territoire étendu ; on en déduit un certain nombre de *types* de biocénoses, caractérisées chacune par le type d'habitat ou biotope correspondant.

Le biotope peut être subdivisée en :

- climatope : climat régnant au niveau de la biocénose (= mésoclimat) ;
- édaphotope : substrat, sol ;
- hydrotope : eau (est partout).

L'unité de biotope est la *station* (ou individu de biotope) localisée géographiquement, c'est-à-dire existant réellement dans une *localité* géographique définie.

Les trois notions de localité, station et biotope, les deux premières analytiques, la troisième synthétique, sont très souvent confondues ou prises l'une pour l'autre. Les différences qui les séparent sont schématisées sur la figure 1.3.

2. Compte tenu de toutes les interférences entre facteurs, y compris anthropiques, l'unité vraiment

élémentaire d'habitat est le milieu très restreint où vit une population, parfois réduite à un individu isolé, ou groupes élémentaires de populations : c'est le microclimat conditionné par la microtopographie (*tessera* de JENNY, s'il s'agit du sol) ou le moindre accident ou obstacle de terrain : arbre ou buisson donnant de l'ombre, rocher, bousat de vache, par exemple. Les bâtiments, dans les villes, qui modifient la turbulence de l'air, créent aussi des microclimats parfois inattendus et qui sont la terreur des architectes.

Microclimats aussi sont les cryptoclimats au sens de GEIGER, qui se développent dans les lieux habités, les ateliers, les appartements, les automobiles, etc. : on parle souvent dans ce cas d'*ambiance*, indiquant par là aussi certaines réactions psychologiques de l'habitant ; certains mettent ces réactions en rapport avec le degré d'ionisation de l'air ambiant. GATES va plus loin : ce qui importe est pour lui le climat régnant véritablement à la surface de l'organisme et qui dépend spécifiquement de celui-ci : propriétés de surface (couleur, rugosité, brillance, etc.) : c'est le *téléoclimat*.

Ainsi, le climat à proximité immédiate d'un organisme serait le *microclimat* (nouvelle définition), celui à la surface de l'organisme serait le *téléoclimat*.

## 3) Action limitante et de production

### 1. Facteurs limitants

Toute unité biologique (individu, population, biocénose) a, vis-à-vis de la plupart des facteurs du milieu, une *amplitude écologique* comportant un *minimum*, un *optimum* et un *maximum* (fig. 1.4).

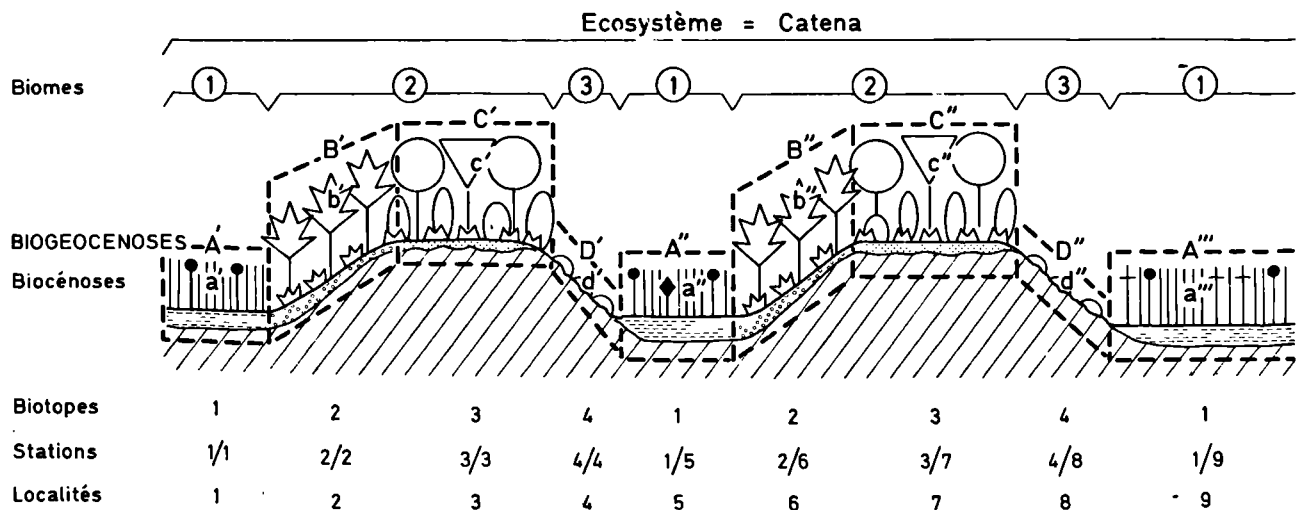


Fig. 1.3 Les unités de l'écologie. (Pour explications, voir texte.)

C'est-à-dire qu'elle ne peut exister et se reproduire qu'entre certaines valeurs qui limitent une étendue souvent appelée la tolérance au facteur considéré. Le terme de tolérance nous paraît particulièrement mal choisi. Si en deçà du minimum et au-delà du maximum (« limites de tolérance ») la population ne peut subsister, elle présente au contraire une production maximale et un maximum de développement à l'optimum : c'est bien plus que de la tolérance. Mieux vaut parler de résistance pour les limites minimales ou maximales.

Ainsi, un *facteur peut être limitant* lorsque son intensité ou sa quantité devient trop faible ou trop forte, mais il est un *facteur de production* lorsqu'il se situe au voisinage de l'optimum. Pour exprimer le degré relatif de tolérance, on utilise les préfixes :

sténo = étroit : faible amplitude,  
eury = large : large amplitude.

Par exemple : sténotherme, eurytherme (fig. 1.4, A).

La faible amplitude peut se trouver dans les *valeurs basses, moyennes ou élevées* du facteur considéré. On utilise respectivement les préfixes :

*oligo-* : peu, bas,  
*meso-* : moyen,  
*eu-* : beaucoup, élevé,  
*poly-* : énormément, très élevé.

Par exemple : sténotherme, eurytherme (fig. 1.4, A).

Si l'on désire insister sur l'organisme lui-même et le caractériser par sa liaison à un facteur du milieu, ou son amplitude vis-à-vis de ce facteur, on ajoute le suffixe *-phyte* ou *-bie* ; *serpentinophyte*, *mésosalophyte*, *polyhalobie*, *xérophyte*, *mésohydrophyte* (fig. 1.5, A) par exemple.

Un organisme n'ayant aucune résistance à des quantités même faibles d'un facteur toxique se désigne par le suffixe *-phobe* ou *-fuge* : *cuprophobe* par exemple.

## 2. Facteurs de productivité

Lorsqu'on étudie les facteurs du milieu, on se cantonne trop souvent aux limites de tolérance, et on oublie l'optimum.

Or celui-ci est un *facteur extrinsèque de production*, spécialement en ce qui concerne l'eau, la température et certains nutriments du sol. La figure 1.5 permet de voir l'importance de l'optimum, dans un paysage de dunes sableuses en U.R.S.S. portant la forêt édaphique à *Pinus sylvestris* appelée « bor ». La figure 1.5 représente un transect de la catena dunaire, dans une zone non exploitée où la forêt a atteint son *climax* : la biomasse des troncs (en m<sup>3</sup>/ha) et la hauteur des arbres sont dès lors une mesure de productivité.

Sur les sommets déficients en eau (nappe aquifère trop profonde), la productivité est faible ; elle augmente sur les pentes, où elle atteint son maximum pour une disponibilité en eau optimale ; dans les fonds marécageux où l'eau stagne, la productivité devient à nouveau très basse.

Pour obtenir un maximum de *productivité agricole*, l'agriculture doit agir sur des facteurs qui sont rarement à leur optimum : eau, nutriments minéraux, d'où la nécessité de l'irrigation, de l'application d'engrais. Un problème crucial est de ne pas dépasser cet optimum, ce qui peut conduire à des résultats désastreux.

## 4) Action métamorphosante

### 1. L'adaptation. Les métamorphoses

Tout organisme doit être adapté, ou s'adapter, à son milieu, dans lequel *toutes* les fonctions physiologiques doivent pouvoir s'exercer.

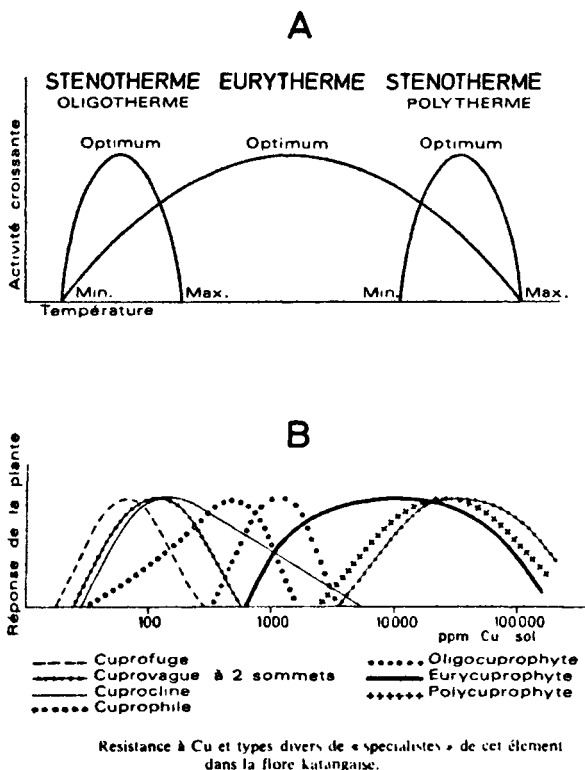


Fig. 1.4 Action limitante des facteurs du milieu.

A. Amplitude écologique.

B. Résistance au Cuivre (Cu) et types divers de *spécialistes* de cet élément dans la flore du Shaba (Zaire) (d'après Duvigneaud et Denaeyer, 1963).

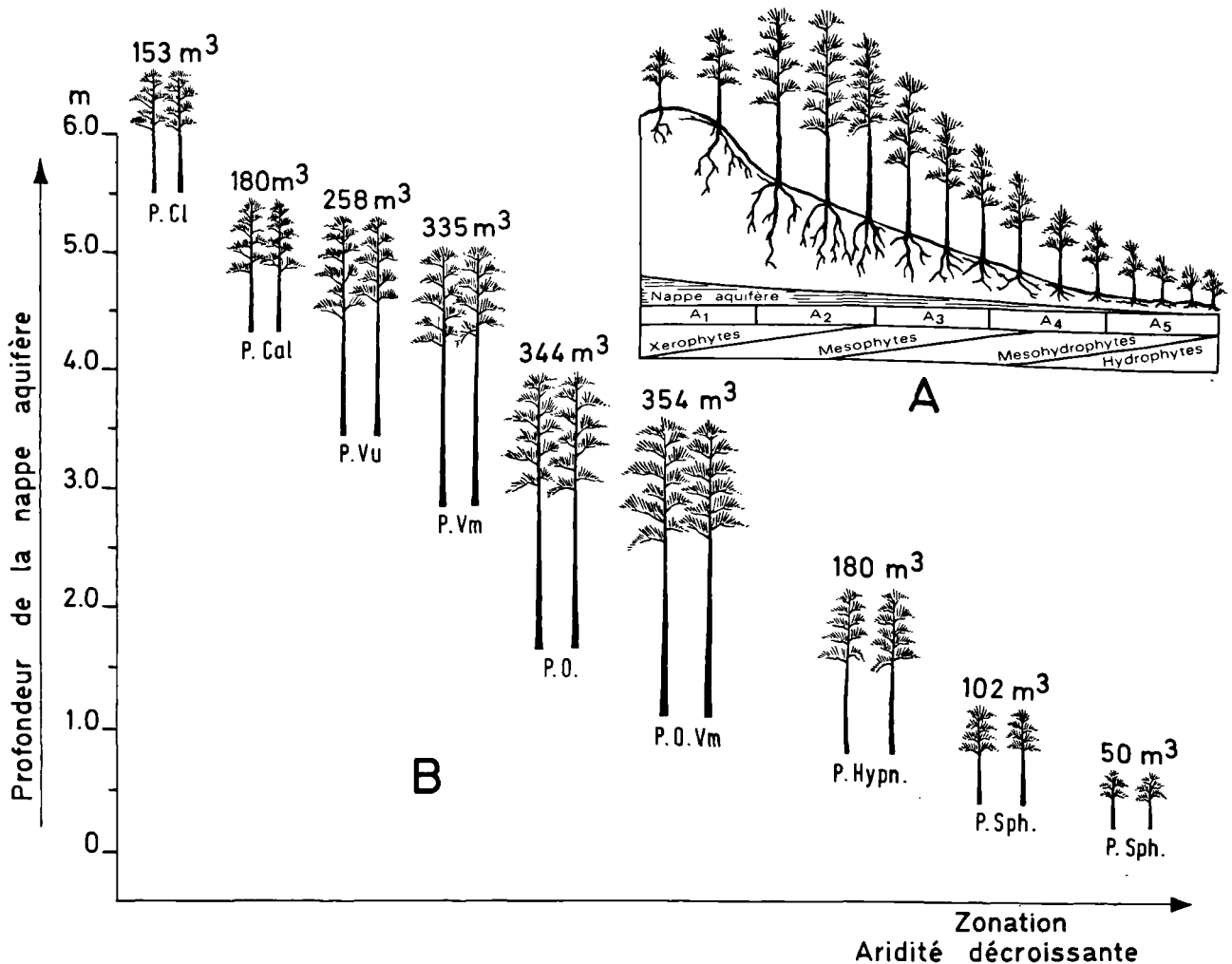


Fig. 1.5 L'eau comme facteur de productivité, dans une forêt naturelle climax de *Pinus Sylvestris* sur dunes sableuses (bor) en U.R.S.S. La productivité est exprimée par la biomasse des troncs ( $m^3/ha$ ). (Pour autres explications, voir texte.)

Une *adaptation* peut être considérée comme « tout dispositif » permettant à une plante d'exister dans les conditions de son habitat ». Elle permet à la plante d'utiliser au mieux les quantités de lumière, de matières nutritives, d'eau, offertes par le milieu extérieur ; c'est aussi ce qui la protège contre les facteurs défavorables, comme des extrêmes de température ou de sécheresse, ou des parasites.

L'adaptation est avant tout physiologique, mais bien souvent, elle est accompagnée de *transformations morphologiques*, histologiques ou même chimiques. Un exemple classique est la *succulence*, adaptation aux conditions désertiques marquées par le développement considérable de parenchymes accumulateurs

d'eau dans les tiges ou les feuilles devenues charnues ; la sécrétion superficielle d'huiles essentielles aromatiques est une adaptation réduisant la transpiration sous un climat présentant une saison à la fois chaude et sèche (climats méditerranéen ou tropical).

Les transformations morphologiques peuvent être telles que dans certains cas, on peut parler comme GOETHE de *métamorphoses*. Mieux vaut utiliser le terme d'*écomorphose*, *structure morphologique ou anatomique en rapport avec le milieu extérieur* : une adaptation *sensu stricto* est alors un type particulier d'*écomorphose* : une *écomorphose utile* pour la plante dans ses rapports avec son environnement ; car il existe de nombreuses écomorphoses dont l'utilité reste à prouver.

## 2. Convergence et formes de vie

Les espèces sont donc généralement équilibrées, tant dans leur forme que dans leur constitution physiologique, avec les conditions naturelles dans lesquelles elles vivent.

C'est ce qui explique que des espèces différentes se développant sous un même climat ont une tendance à se ressembler ou, tout au moins, à présenter certaines écomorphoses communes. Ce phénomène écomorphologique porte le nom de *convergence*. Le cas le plus classique en est celui des plantes *cactiformes* des régions semi-désertiques de l'Arizona, de l'Est africain et du Karroo. Les adaptations observées correspondent à une diminution des sorties d'eau, par perte des feuilles ou transformation de celles-ci en épines, accumulation de l'eau dans des axes crassulents, recouvrement des organes aériens d'une cuticule imperméable. D'autres cas sont ceux des végétations alpines, dont de nombreuses espèces forment des rosettes appliquées au sol, ou des coussinets très denses. Dans l'étage alpin des montagnes équatoriales de l'ancien et du nouveau monde, on trouve dans les « paramos » des plantes arborescentes à tronc court et grossier terminé par une rosette de grandes feuilles, où naît une inflorescence géante. Cette écomorphose encore inexplicée (*rosulifrutex*) donne aux basses forêts qu'elle forme un aspect extra-terrestre.

Dans les zones tropicales arides à sol sablonneux léger, (DUVIGNEAUD, 1954, WHYTE, 1978) les géofrutex forment des *forêts enterrées* multispécifiques, dont seuls les rameaux annuels sortent du sol ; en surface se forme une *canopée rabougrie* mais dense (exemple des steppes de caoutchoutiers des herbes du Zaïre ; « Chanas de borrachas » de l'Angola).

A côté de ces cas si typiques, il en est de bien plus nombreux qui, pour être moins spectaculaires, n'en sont pas moins importants : ainsi, les arbres des forêts de l'Europe occidentale perdent leurs feuilles pendant l'hiver froid, tandis que ceux des forêts tropicales les perdent pendant l'été sec, alors que ceux de la forêt dense équatoriale et ceux de la taïga sibérienne sont sempervirents.

Ces cas de convergence montrent bien qu'on peut classer les écomorphoses des plantes en un certain nombre de *formes de vie*, chacune caractéristique d'un climat ou d'un environnement déterminé, ou réciproquement, que l'on peut classer les climats ou environnements en fonction des formes de vie qui y dominent (*bioclimats*).

DRUDE, en 1913, a proposé un système de « formes de vie physiologiques » basé sur le port de la plante, la longévité des organes et la position des bourgeons en rapport avec l'hivernage. Ce système a été simplifié et popularisé par RAUKLAER en

1921 : « Types biologiques, exprimant l'adaptation des plantes à la mauvaise saison, et caractérisés par la nature et le degré de protection dont jouissent les bourgeons persistants » :

- *phanérophytes* : espèces à bourgeons persistants situés sur des pousses pérennantes à port dressé ; bourgeons exposés au climat hivernal ;
- *chamaephytes* : espèces à bourgeons persistants placés à peu de distance du sol, protégés l'hiver par la couche de neige ;
- *hémicryptophytes* : espèces à bourgeons persistants situés à fleur de sol, souvent protégés à la fois par la neige et la couche de litière ou de mulch ;
- *cryptophytes* : espèces à bourgeons persistants situés :
  - sous la terre : *géophytes*,
  - sous l'eau : *hydrophytes*.
- *thérophytes* : plantes annuelles dont le développement s'accomplit en une seule saison favorable et qui ne passe la mauvaise saison qu'à l'état de graines.

Le but de RAUKLAER était de caractériser le climat d'une région par le type biologique dominant, par exemple :

- climat équatorial : phanérophytes ;
- climat tempéré d'Europe occidentale : hémicryptophytes ;
- climat saharien : thérophytes.

D'autres auteurs, dont RUBEL (1930) ont estimé qu'un tel système est insuffisant pour décrire des paysages végétaux par l'adaptation morphologique des plantes au climat RUBEL, en prenant la *feuille* comme organe le plus métamorphosé par le climat, a élaboré un système de formes de vie servant à définir les formations végétales de la planète, (planche 8).

Depuis le tertiaire, le socle africain considéré n'a plus connu de catastrophe importante, mais un glissement des zones climatiques (AUBREVILLE, 1949) et leur disposition du Nord au Sud en bandes d'aridité croissante ont provoqué une zonation de formes de vie, qui selon BEWS, ont valeur évolutive et répondent aux tendances suivantes d'adaptation à un degré croissant d'aridité.

1. Tendance à une réduction de la taille, accompagnée d'une augmentation du « branching » ; passage de la forme arbre à la forme arbuste ou sous-arbuste.
2. Tendance à une augmentation de la densité et de la nervation des feuilles.
3. Tendance vers la microphyllie et la production de feuilles composées (type *Acacia*).
4. Tendance au développement des épines.

5. Tendance au développement de la succulence (tiges ou feuilles).

6. Tendance vers la tropophyllie, caducité du feuillage pendant la saison sèche.

7. Tendances diverses à réaliser une anatomie xéromorphique : poils ou sécrétions oléo-résineuses à la surface des feuilles, sclérites dans le chlorenchyme foliaire, stomates enfoncés, cuticule épaisse, etc.

8. Dans certains climats secs montagnards, tendance à la sclérophyllie (durcissement des feuilles).

Ces phénomènes affectent un grand nombre de genres bien définis, qui ont ainsi, par évolution écologique, différencié des séries parallèles d'espèces caractérisées par une adaptation progressive à la sécheresse (*xéromorphisme*), c'est ce qu'AUBREVILLE a appelé des **séries écophyllétiques**.

Les espèces correspondant à un niveau de convergence dans une zone climatique déterminée, et ayant en commun divers caractères morphologiques (et physiologiques) d'adaptation forment des **séries homologues** au sens de VAVILOV qui a montré leur énorme intérêt pratique dans l'amélioration des plantes cultivées (céréales et légumineuses surtout).

## 5) Action d'agrégation ou d'isolement

### 1. Facteurs du milieu et compétition

#### 1. Action, réaction, coaction.

Le milieu exerce, sur les organismes des *actions* diverses ; mais à leur tour, les organismes peuvent agir sur leur milieu et le transformer : l'évolution des sols sous l'action des organismes qu'ils abritent en est un bon exemple, le phénomène a été appelé *réaction* par CLÉMENTS.

Enfin, dans un milieu déterminé les organismes réagissent les uns sur les autres de manières très diverses, et ce phénomène de *coaction* au sens de CLÉMENTS, mène généralement à une *compétition*, qui aboutit à l'*exclusion* de certains organismes et à la *cohabitation* de certains autres.

Cette *lutte pour l'existence* dépend des facteurs abiotiques de l'environnement, de sorte que tout est étroitement lié : action, réaction et coaction.

L'*exclusion* ou *élimination* renforce l'action limitante des facteurs du milieu ; la cohabitation aboutit à l'établissement de *populations* et de *biocénoses* plus ou moins bien structurées.

#### 2. Élimination par compétition.

La lutte pour l'existence élimine les moins bien adaptés au milieu. Il peut s'agir d'individus de la même espèce, au sein d'une population (*compétition intraspécifique*), ou d'individus d'espèces différentes (*compétition interspécifique*).

La compétition interspécifique modifie les effets limitants des facteurs abiotiques, dont la distribution des espèces ne dépend qu'indirectement ; ceci a été démontré expérimentalement à Stuttgart, depuis 1952 par WALTER, ELLENBERG, LIETH, etc... Les expériences ont porté sur l'influence de l'humidité du sol et de la compétition interspécifique sur la distribution des Graminées dans les pelouses et prairies du type ouest européen. Dans une couche bétonnée (fig. 1.6) a été réalisé un gradient d'humidité du sol allant d'une sécheresse relative à la quasi-saturation en eau. Sur un lit de 5 cm de compost furent semées : — deux Graminées typiques des prairies fraîches : *Arrhenatherum elatius* et *Dactylis glomerata*,

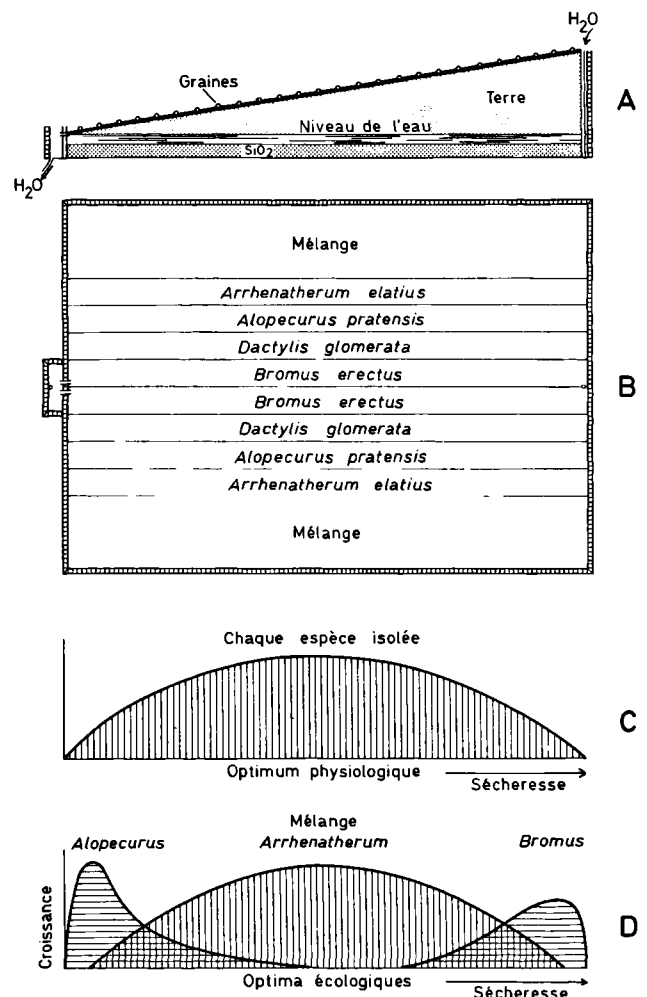


Fig. 1.6 Compétition interspécifique. L'expérience de Stuttgart sur les Graminées des prairies (d'après Walter, 1952). (Pour explications, voir texte.)

- une Graminée des prés humides : *Alopecurus pratensis*,
- une Graminée des pelouses sèches semi-naturelles : *Bromus erectus*.

Sur certaines bandes, elles furent semées en cultures pures, sur d'autres en mélange. Toutes les espèces cultivées en population pure montrèrent la même courbe de productivité, à optimum aplati situé pour un niveau moyen de la nappe aquifère ; par contre, à partir du mélange des graines, *Arrhenatherum* s'empare des conditions optimales, où il développe une très forte productivité, rejetant vers la zone humide *Alopecurus* et vers la zone sèche *Bromus erectus* ; *Dactylis* se comporte comme une indifférente.

Ainsi, il existe pour chaque espèce un **optimum physiologique** qui se manifeste en l'absence de compétition, et un **optimum écologique** qui se manifeste en présence de compétiteurs.

Cet optimum écologique concerne les milieux naturels où l'espèce se trouve le plus souvent et où elle présente son maximum de croissance ; WALTER rassemble sous le terme de « *pression de concurrence* » toutes les actions freinantes des compétiteurs.

Il s'agit sans doute d'une habileté plus grande de ceux-ci à se procurer les réserves limitées en nutriments, eau, etc... offertes par le milieu ; mais il existe aussi des *substances freinantes*, armes chimiques sécrétées dans le milieu.

## 2. Agrégation, isolement et évolution. Populations

Par leur action limitante et par la compétition interspécifique, les facteurs du milieu provoquent l'agrégation des individus d'une espèce, dans les stations déterminées en populations plus ou moins isolées géographiquement. Aussi, des *populations concrètes*, *sous-populations* ou *sous-sous-populations* résultant du morcellement de l'aire globale *diffuse* de l'espèce apparaissent sur le terrain, rendant possible les phénomènes génétiques menant à la création de variétés et de là d'espèces nouvelles.

La *résistance de l'environnement* à l'extension de l'aire de la population peut se présenter sous forme d'obstacles physiques (océans, chaînes de montagnes, surtout Est-Ouest, déserts), climatologiques ou écologiques (manque de stations convenables), mais elle peut aussi être due à la résistance de populations d'autres espèces occupant préalablement l'espace (*compétition interspécifique*, « facteurs biotiques »).

## 3. Constitution des biocénoses

L'agrégation et l'isolement aboutissent à la *cohabitation* de populations diverses au sein d'un même biotope. Il se forme des *biocénoses*.

Mais les facteurs limitants permettent aussi l'existence au sein de la biocénose, de populations

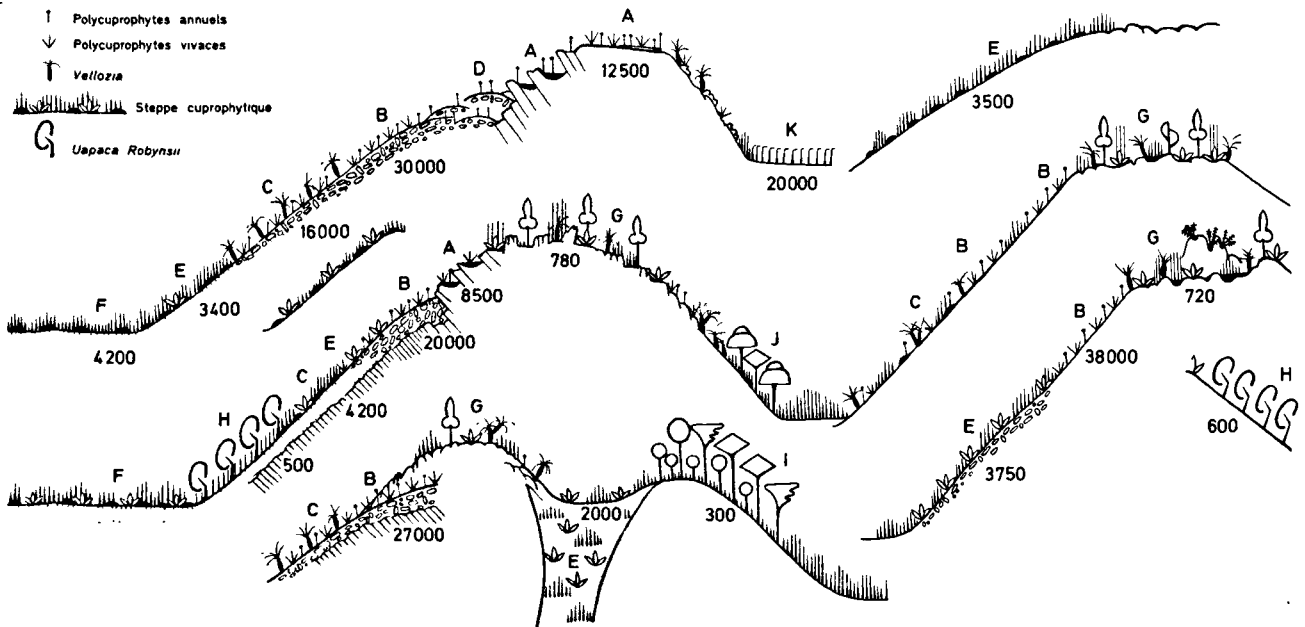


Fig. 1.7 Paysage biogéochimique. Végétation et teneur en Cuivre (Cu) du sol (teneur totale en ppm) sur les collines I et II de Fungurume (Shaba, Zaïre) (Duvigneaud et Denaeyer, 1963). Les associations végétales se forment et varient fortement en fonction de la teneur du sol en Cu.



dominées et dispersées ; ces populations peu abondantes correspondent à des espèces souvent *caractéristiques* d'un des facteurs du milieu (*bioindicateurs*) ou de la biocénose elle-même (*phyto-sociologie sigmatiste*, voir plus loin).

La figure 1.7, qui représente un « paysage géo-

chimique » du Cuivre au Shaba, résume bien tout ce qui a été dit sur l'action des facteurs limitants : les populations se groupent en phytocénoses bien distinctes déterminées par la teneur en Cu du sol ; elles sont composées de spécialistes d'autant plus différenciés que cette teneur est plus forte.

# La population

## 1. - Définition

La **population** est un système biologique formé d'un groupe collectif d'individus de la même espèce, occupant un territoire déterminé à un moment déterminé.

La population possède, à son niveau, certaines *caractéristiques de groupe* où l'on retrouve certains attributs biologiques de l'individu ; la *population a une histoire* : par le jeu constant de l'addition et de la soustraction d'individus, elle naît, grandit, se maintient, décroît, meurt ; parfois, elle se *différencie*, elle a une *organisation* définie et des *structures* qui peuvent être décrites ; elle est très *irritable*.

## 2. - Densité et biomasse

Parmi les caractéristiques de groupe particulières à la population, il y a d'abord le *nombre* d'individus qui la composent ; celui-ci combiné à la surface ou au volume occupé, implique une **densité**, qui est le nombre d'individus par unité de surface et de volume, au moment considéré ; par exemple : 10 Chèvres par ha de garrigue ou  $5 \cdot 10^6$  Diatomées par cc d'eau de mer.

Un autre moyen d'exprimer la densité est la **biomasse**, qui est le *poids* de la matière fraîche ou sèche des individus par unité de surface ou de volume ; par exemple : 350 t de Chênes par ha.

On peut considérer l'espace total (*densité brute*), ou seulement celui qui convient à l'amplitude écologique de l'espèce et qui *seul* peut être colonisé par la population considérée (*densité nette, densité économique* d'ELTON). Par exemple, dans une ville, la densité nette des hommes est celle qui correspond à la surface occupée par les habitations.

Il arrive qu'on emploie des concepts spéciaux pour certaines populations particulières. Ainsi, les populations d'arbres sont divisées d'abord en *classes* de diamètre ou de hauteur, puis on compte les individus de chaque classe et on établit un pourcentage (inventaire par classe) ; on peut aussi obtenir la densité par la *surface terrière* : c'est la somme, par unité de

surface, des sections transversales des troncs de tous les individus, mesurés à hauteur de poitrine, c'est-à-dire à 1,30 m. Ainsi, dans le cas de forêts adultes, les forêts tempérées d'essences à bois dense (*Quercus, Fagus*) ont une surface terrière de 20 à 30 m<sup>2</sup>/ha (jusqu'à 40 m<sup>2</sup>/ha pour de vieilles futaies sur taillis) ; les forêts tempérées ou boréales de Conifères à bois plus léger vont de 30 à 65 m<sup>2</sup>/ha ; les forêts équatoriales sont voisines, avec 30-70 m<sup>2</sup>/ha ; la forêt géante de *Sequoia* « Mammouth » de l'ouest des U.S.A. atteint 228 m<sup>2</sup>/ha.

On doit parfois, faute de temps, ou parce que la densité change à chaque instant, utiliser un *index d'abondance relative* ; par exemple, nombre d'Oiseaux vus ou entendus par heure ; nombre de grands Mammifères rencontrés à 500 m à gauche et à droite d'une ligne de 10 km, etc. ; cette méthode peut être étendue à la prospection par hélicoptère (BANNIKOV).

Un moyen très utile et très pratique, qui vaut d'ailleurs pour beaucoup d'autres caractères écologiques, est une échelle de 5 unités d'approximation :

- 5 : individus très abondants,
- 4 : individus abondants,
- 3 : individus moyennement abondants,
- 2 : individus peu abondants,
- 1 : individus très peu abondants ou rares.

On peut, pour la végétation et considérant le % de projection sur le sol des organes aériens par rapport à une surface déterminée, chiffrer l'abondance de façon plus précise par le **degré de recouvrement**.

Dans la pratique et pour simplifier, on exprime globalement, par un seul chiffre, l'**abondance-dominance** :

### Échelle de BRAUN - BLANQUET 1928

- 5 : individus couvrant plus des 3/4 de la surface.
- 4 : individus couvrant de 1/2 à 3/4 de la surface.
- 3 : individus couvrant de 1/4 à 1/2 de la surface.
- 2 : individus très nombreux, ou couvrant au moins 1/20 de la surface.
- 1 : individus assez nombreux, avec degré de recouvrement faible.
- + : individus rares ou très rares, à degré de recouvrement très faible.

### 3. - Croissance

#### 1) Natalité, mortalité, croissance

D'autres attributs de groupe de la population sont le **taux de natalité** et le **taux de mortalité** : c'est le nombre d'individus naissant ou mourant dans la population pendant l'unité de temps ; on peut l'exprimer en % ou ‰ d'individus nés ou morts au cours d'une année. Ainsi, le taux de natalité de la population des hommes est actuellement de 34 ‰ et le taux de mortalité de 15 ‰.

Le **taux de croissance** (taux d'accroissement annuel) est la différence entre le taux de natalité et le taux de mortalité ; ainsi le *taux de croissance* de la population des hommes est actuellement de  $34 ‰ - 15 ‰ = 19 ‰$  ou 1,9 %. Cela produit une *explosion démographique* de l'humanité (la population double tous les 37 ans) à laquelle il sera fait allusion bien souvent au cours de cet ouvrage (fig. 2.1).

#### 2) Croissance dépendante ou indépendante de la densité

Certaines populations tendent à une auto-limitation parce que le taux de croissance décroît en même temps que la densité augmente. Ces populations tendent à niveler leur densité avant saturation et leur taux de croissance est inversement *dépendant de la densité*.

D'autres populations ne s'auto-limitent pas, mais tendent à croître en progression géométrique (2, 4, 8, 16, 32, ...), à moins qu'elles ne soient stoppées par des forces extérieures à la population (facteurs de l'environnement, autres populations, ...); de telles populations peuvent *surexploiter* leurs ressources en énergie et celles de leur habitat, les individus, privés de nourriture et de gîte, finissant par se dévorer littéralement entre eux. Leur taux de croissance est dit *indépendant de la densité*.

De telles populations, si elles ne sont que faiblement *contrôlées* par les facteurs externes, sont sujettes à de fortes oscillations en densité ; certaines peuvent devenir de *sérieuses pestes* pour l'homme, ses plantes cultivées, et ses animaux domestiqués.

#### 3) Forme de croissance

Un caractère important des populations est leur *forme de croissance*, représentée par la **courbe de croissance** (fig. 2.2).

Des organismes qui se reproduisent ajoutent à leur population de nouveaux individus qui en augmentent la densité, tout en augmentant la capacité de produire de nouveaux individus.

La population tend ainsi à croître de manière auto-accélérée.

*Si cette croissance n'est pas empêchée ou freinée*, la population (P) augmentera géométriquement ou

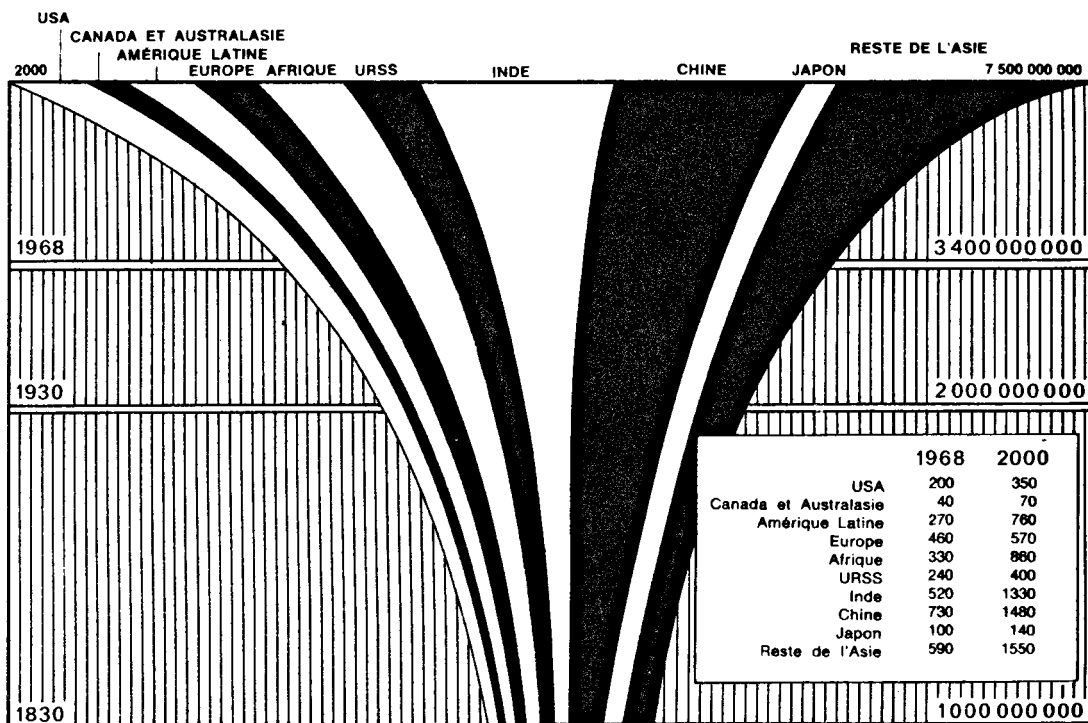


Fig. 2.1 Le champignon de l'explosion démographique (d'après F.A.O., Ceres, 1969).

logarithmiquement, suivant l'équation exponentielle :

$$\frac{dP}{dt} = rP \quad (\text{fig. 2.2, courbe A}).$$

Le nombre d'individus tendra ainsi rapidement vers l'infini.

Ceci ne peut être qu'une vue théorique. En général, des *facteurs dépendant de la densité interviennent et modifient la marche de croissance de la population (surpopulation)*, qui est ainsi plus ou moins freinée par la *résistance de l'environnement*.

Si on exclut toute autre forme de facteurs susceptibles de perturber la croissance de la population à un moment déterminé, cette croissance s'exprime par 2 types fondamentaux de courbes de croissance :

### 1. Courbe en J (fig. 2.2, courbe B).

Ici, la densité augmente rapidement en exponentielle et, à un certain moment, stoppe brutalement parce que la résistance de l'environnement devient tout d'un coup effective.

On retrouve la formule :

$$\frac{\Delta P}{\Delta t} = rP,$$

mais avec une limite définie de  $P$ .

### 2. Courbe sigmoïde, en S

(Logistique), (fig. 2.2, courbe C).

Ici, la croissance de la population est d'abord lente, bien que la résistance de l'environnement soit

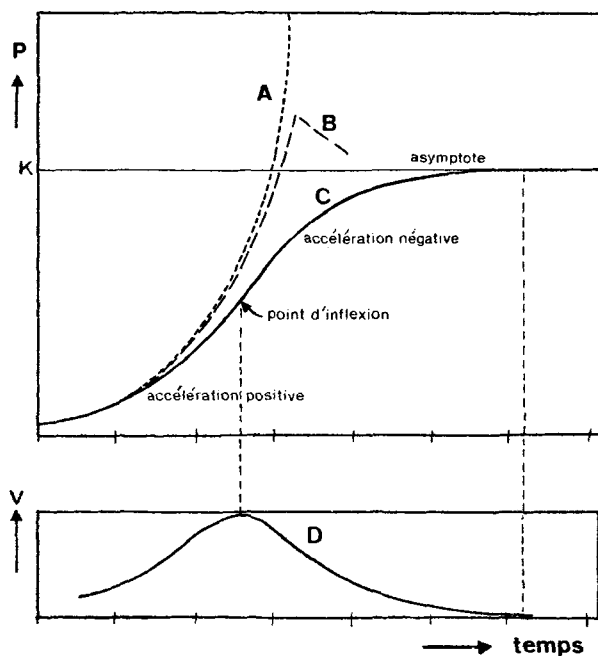


Fig. 2.2 Types de courbes de croissance de populations D exprime la vitesse. (Pour explications, voir texte).

négligeable (phase d'établissement pendant laquelle il y a peu d'individus reproducteurs) ; puis elle devient rapide (phase logarithmique comme dans le type précédent) ; mais bientôt elle ralentit graduellement tandis que la résistance de l'environnement augmente, jusqu'à ce qu'un niveau d'équilibre soit atteint et maintenu (auto-limitation).

Ce niveau supérieur représenté par la constante  $K$  ne peut pas être dépassé et est l'*asymptote supérieure* d'une courbe sigmoïde dite logistique, correspondant à l'équation :

$$\frac{\Delta P}{\Delta t} = rP \frac{(K - P)}{K},$$

$K$  est appelé **capacité limite de l'habitat** (carrying capacity) et correspond à la *population maximale*.

## 4) Equilibre et fluctuations

Une fois son niveau maximal atteint, une population peut évoluer ensuite dans 4 directions différentes :

1. *Se maintenir* au même niveau pour une longue période.
2. *Augmenter lentement* : adaptation progressive au milieu (fig. 2.3, 1).
3. *Décliner* et parfois s'éteindre (raréfaction des aliments, accumulation de métabolites toxiques).
4. *Fluctuer* régulièrement ou irrégulièrement.

Si les changements dus à la surpopulation sont irréversibles, la population peut aller à son *extinction* totale. C'est le cas de l'extinction de la flore et de la faune de petites îles par l'introduction de ravageurs : Rats, Chèvres, Lapins, échappés de navires naufragés, ou introduits par des colons, trouvant sur ces îles des conditions favorables de croissance et de reproduction ; toute nourriture sur l'île (populations végétales surtout) est bientôt épuisée ; la famine et la maladie déciment alors les animaux jusqu'à extinction complète de leur population.

## 5) Modes de fluctuations (fig. 2.3).

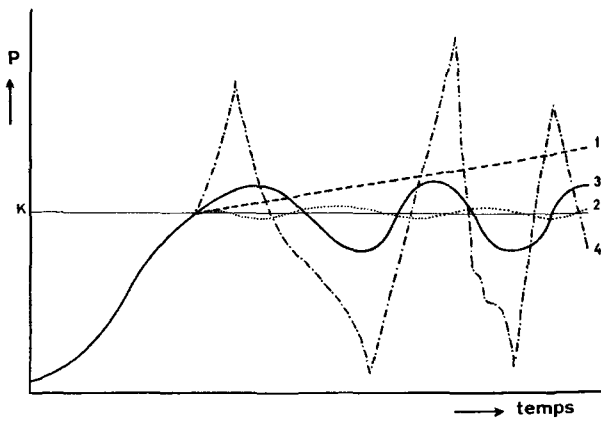
### 1. Généralités

Ici, les conditions du niveau d'équilibre de la population se détériorent passagèrement, mais après une réduction en nombre, les conditions s'améliorent suffisamment pour que la population augmente à nouveau. La répétition du processus produit des **fluctuations** de types divers (fig. 2.3).

*Courbe plate* (2) : De petites fluctuations du niveau d'équilibre indiquent que, dans la Nature, rien n'est jamais constant (climat, aptitudes de la population à tirer parti du milieu, etc.) ; le palier  $K$  est théorique et est, en fait, une moyenne.

*Courbe cyclique* (3) : Amplitude large et régulière,

*Courbe irrégulière* (4) : Amplitude irrégulière, avec périodes soudaines de forte augmentation ou diminution.



**Fig. 2.3** Types de fluctuations de populations. (Pour explications, voir texte.)

Ces deux derniers types de courbes correspondent à des anomalies et présentent un grand intérêt écologique ; les augmentations brutales de populations de parasites ou ravageurs en font des **pestes** ou **fléaux** pour l'homme.

Les fluctuations et cycles doivent encore être classés selon la longueur de la période.

## 2. Fluctuations saisonnières au cours du cycle annuel

Voici ce qui se passe généralement : au printemps a lieu la période de reproduction, où se manifeste le potentiel biotique : il se produit la *population maximale* ; ensuite, au cours de l'année, la résistance de l'environnement se manifeste : jeunes mal soignés, surpopulation, prédateurs, maladies, manque de nourriture ou d'abri, climats extrêmes ; elle ramène la population à une *population de base* qui persiste jusqu'à la période suivante de reproduction.

Un exemple des plus spectaculaires de fluctuations saisonnières est celui des *fleurs d'eau*. Une ou plusieurs fois par an, il y a augmentation soudaine de certaines populations du phytoplancton dans des proportions énormes ; la surface des eaux prend la couleur des organismes dominants.

Les *phénophases* (voir p.126) correspondent à des fluctuations saisonnières.

## 3. Fluctuations du cycle annuel

Le cycle de l'espèce considérée se déroule normalement de la même manière chaque année, mais avec de fortes différences d'intensité d'une année à l'autre. La population maximale varie quelque peu, de même que la forme de la courbe.

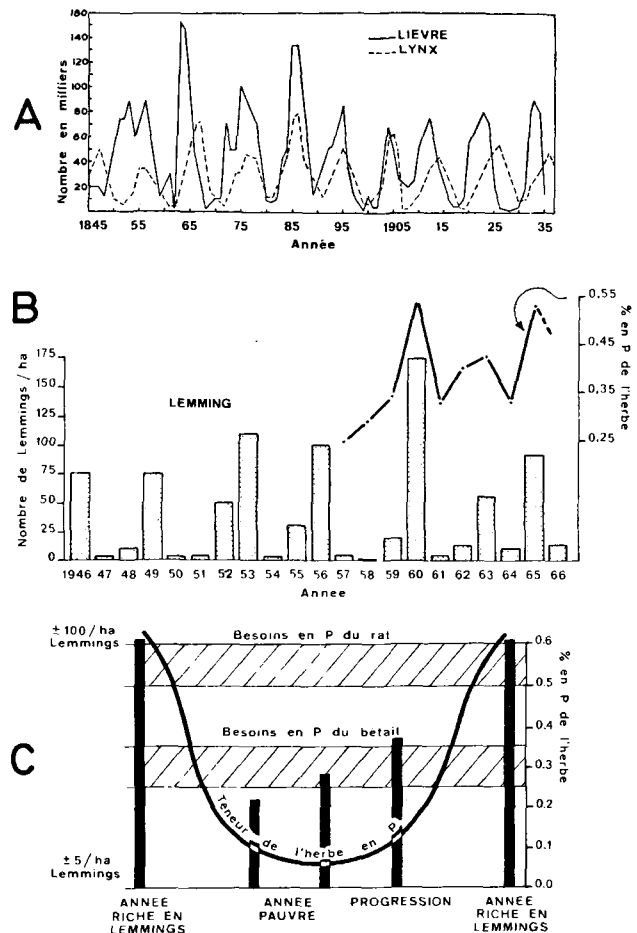
## 4. Fluctuations cycliques séculaires

Les variations de densité les plus spectaculaires, et d'ailleurs les moins bien comprises, ne sont pas

liées à des changements saisonniers ou annuels, mais connaissent des oscillations régulières avec des pics et des dépressions se produisant à des intervalles de quelques années, souvent avec une telle régularité que la densité de population peut être prédite.

Le cas le plus classique d'oscillation cyclique de la densité de population est celui du Lynx et du Lièvre polaire, qui a pu être suivi pendant un siècle par le nombre de peaux reçues en Amérique du Nord, par la Hudson Bay Company (fig. 2.4 A).

La périodicité est de 9-10 ans ; comme le Lynx dépend du Lièvre pour sa nourriture, il est normal que le cycle du prédateur soit lié à celui de sa proie, mais il est possible que les deux cycles soient cause et effet de la périodicité.



**Fig. 2.4** Fluctuations cycliques de la densité de population. A. Courbes de fluctuations du Lièvre polaire et de son prédateur (Lynx), tracées d'après le nombre de peaux livrées à la Hudson Bay Company (d'après McLulich, 1937). B et C. Fluctuations du Lemming et teneur en P des plantes dont il se nourrit, dans la toundra à Point Barrow (Alaska). Hypothèse du seuil nutritionnel de Schultz (C) (d'après Schultz, 1969). (Pour explications, voir texte.)

Une telle explication, **hypothèse du seuil nutritionnel**, liée au fonctionnement même de l'écosystème, a été proposée par SCHULTZ (1969) pour les fluctuations du Lemming dans la toundra alaskienne (fig. 2.4, B et C). Les populations de Lemming suivent un cycle de 4 ans, avec tous les 4 ans un pic de  $\pm 100$  individus/ha. Lors du pic, la consommation de l'herbe est maximale ; ceci provoque, l'année suivante, une diminution considérable de la productivité de l'herbe (piétinement, gel du sol sur une grande profondeur, etc.), et aussi de sa teneur en P, N, K et Ca (fixés dans le sol) ; la population de Lemming chute verticalement, privée d'une nourriture dont, d'ailleurs, la qualité ne paraît plus permettre la reproduction et la lactation. Il faut trois ans pour que la végétation et le sol se rétablissent peu à peu, et pour qu'une nourriture abondante et de qualité permette une nouvelle explosion de la population de Lemming. Et ainsi de suite.

#### 4. - Structure

Le recensement (*census*) de la distribution des sexes ou des âges (pyramides des âges fig. 2.5), de l'espérance de la vie à la naissance ou à divers âges, sont des caractéristiques structurales de la population.

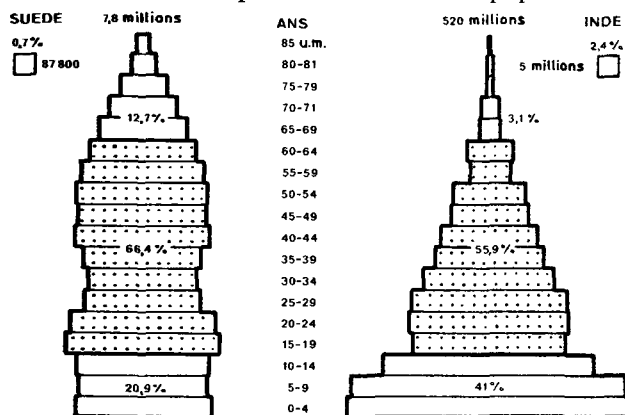


Fig. 2.5 Pyramides des âges d'un pays industriel (Suède) et d'un pays en voie de développement (Inde), (d'après Tshumi 1970).

#### 5. - Métabolisme

Comme l'individu, la population a un métabolisme qui est la somme des métabolismes de l'ensemble des individus qui la composent. Ce métabolisme doit être considéré en fonction du niveau trophique auquel appartient la population, qui est parcourue d'un flux d'énergie, présente un bilan d'eau, possède une productivité, etc... Pour plus d'uniformité et de logique de notre ouvrage, nous traiterons de ces diverses caractéristiques dans les divers chapitres consacrés à l'écosystème.

### 6. - Relations avec l'espace Facteurs limitants

La population occupe une certaine étendue plus ou moins distinctement limitée (dimension), ce qui suppose d'importantes relations spatiales, que l'on peut étudier en se plaçant à deux points de vue différents :

#### 1) Dynamique

Certains individus se déplacent, modifiant constamment la **distribution** de la population dans l'espace.

Ce déplacement est la **dispersion** (« dispersal ») et les moyens en sont nombreux ; chez les plantes, la dispersion a un caractère généralement passif, une partie seulement de l'individu (*diaspore*) étant *disséminée* par le vent, l'eau, les animaux ou l'homme ; chez les animaux, la dispersion est le plus souvent active, les individus en entier se déplacent par la marche, le vol ou la nage.

Pour qu'un changement véritable de la distribution de la population intervienne, il faut que la dispersion (ou dissémination) soit suivie de l'**établissement** ; les botanistes utilisent parfois le terme d'*ecesis* (CLEMENS, 1916). L'établissement d'une population débute en général par l'**établissement d'un individu**, ou de quelques individus (nécessité du couple chez les espèces à individus unisexués), qui se multiplient ensuite, ce qui aboutit à l'**établissement de l'espèce** (ELTON, 1927). De cette manière, il y a **extension** de la population ; cette extension peut se faire d'une manière vague et de proche en proche : **propagation** ; ou, au contraire, d'une manière précise entre deux ou plusieurs points bien délimités géographiquement et plus ou moins fortement distants les uns des autres : c'est la **migration**. Suivant le sens de la migration, on parle d'*émigration* ou d'*immigration* ou de *migration aller et retour*. L'immigration massive d'une population dans une région nouvelle pour elle (*explosion*) peut devenir une **invasion** si cette population exerce des effets préjudiciables sur certaines populations autochtones de la région envahie.

L'extension d'une population, favorisée par les moyens de dispersion ou de dissémination, est freinée et limitée par de nombreux facteurs du milieu dont l'action, bien que parfaitement combinée (*holocoenotique*) peut être théoriquement dissociée ; on parle de **facteurs limitants** (lumière, température, humidité, composition chimique du substrat, etc...) et leur étude est un des principaux chapitres de l'écologie.

L'action des facteurs limitants peut se manifester, dans un paysage déterminé, par le morcellement de la population générale de l'espèce en sous-populations ou en petites populations élémentaires. C'est au sein de ces populations que se déroule la lutte pour la vie entre individus plus ou moins bien adaptés.

C'est la **compétition intraspécifique**, menant à la différenciation écotypique (voir p. 22).

La *compétition* avec les populations d'autres espèces (**compétition interspécifique**) constitue aussi un frein et une limitation importante à la distribution de la population dans l'espace ; un des aspects de ce type de compétition est le contrôle biologique des populations, utilisé dans la **lutte biologique** contre les parasites des cultures.

## 2) Statique

On peut considérer comme une fin en soi l'étude de l'**aire de distribution** de la population considérée (étendue de la population). Mais le problème apparaît fort complexe, l'espèce ayant, comme il vient d'être dit, une aire globale composée d'aires particulières ; la notion de population peut être considérée, au point de vue étendue, dans un sens très large ou très étroit, ou dans un sens intermédiaire. On sent donc la nécessité d'une classification, l'*aire globale* d'une espèce étant composée d'aires de plus en plus petites emboîtées les unes dans les autres, les plus petites populations étant la **colonie** et le **clan**, au sein duquel les individus peuvent encore être *agrégés* de manières diverses (fig. 26).

L'étude des aires (**airographie**) qui permet de définir les conditions bioclimatologiques de l'existence des espèces et d'établir des **territoires biogéographiques** peut se faire à tous les niveaux taxonomiques, supérieurs ou inférieurs à l'espèce ; dans le premier cas, elle permet par exemple de retracer les grandes étapes historiques du peuplement et de l'évolution des continents et des mers (*dérive des continents*) ; dans le second, elle permet l'ébauche de théories concernant l'adaptation et la sélection naturelle (aires vicariantes).

L'aire d'une espèce limitée climatiquement fournit des renseignements écologiques intéressants sur les possibilités d'*acclimatation* de cette espèce dans une région nouvelle.

## 3) Compétition intraspécifique

La compétition entre individus est une caractéristique universelle des populations ; elle ne manque guère qu'à des stades initiaux de colonisation où les individus sont fort écartés les uns des autres ; elle naît et s'accroît avec la densité de la population ou du peuplement, dont l'aire est fixée par les facteurs limitants de l'édaphotope (p. 52). Elle a lieu lorsque la demande des individus en espace, lumière, eau ou aliments dépasse ce que le milieu peut leur offrir. S'il y a assez de l'un de ces facteurs pour tous les individus présents (eau dans un marais, Ca sur sol calcaire), il n'y a pas compétition pour ce facteur.

La surpopulation mène ainsi à des phénomènes de compétition intraspécifique qui sont des facteurs limitants *dépendant de la densité* de la population.

Chez les animaux, la compétition due au manque de place, peut s'accompagner de réactions psychologiques résultant d'une cohabitation trop serrée.

Si grande est l'importance de la compétition intraspécifique, tant dans le développement naturel de la végétation, que dans la production de plantes cultivées, qu'on lui a consacré de nombreuses études.

Quand des plantules d'une même espèce sont suffisamment rapprochées, la compétition commence presque immédiatement ; les feuilles, bientôt, se recouvrent partiellement ; celles du haut très éclairées continuent à photosynthétiser beaucoup de glucides ; celles qui sont dans l'ombre en font moins.

Une différence de 2 ou 3 jours d'activité photosynthétique intense ou au contraire réduite se marque immédiatement dans la croissance. Les feuilles des favorisés s'étalent d'avantage et leurs racines ont un développement plus important en longueur et largeur.

L'augmentation de la surface foliaire des individus favorisés non seulement prive les autres de lumière, mais comme elle nécessite une plus grande consommation en eau, les prive aussi d'une alimentation hydrique suffisante.

Le résultat est que les individus prospères deviennent *dominants*. Les autres dont le développement est considérablement retardé déclinent, devant se contenter de ce que les premiers leur laissent ; s'il y a trop peu pour entretenir la vie, ils succombent.

Dans les forêts, une telle compétition aboutit à un mélange d'arbres *dominants* et d'arbres *dominés*, cependant de même âge ; les uns sont grands et forts, les autres petits et maigrichons.

Il se produit une sorte de phénomène autocatalytique : même si les différences sont faibles au début (hauteur, expansion foliaire, pénétration et développement des racines), la différence s'accroît bientôt rapidement ; la capacité de production des fruits et graines est également affectée.

Il est très important de noter que la victoire dans la compétition peut être due à la chance (premier arrivé, premier germé, mieux développé dans des conditions microclimatiques plus favorables). Mais, cette victoire peut être due, dans le cas de certaines populations, à une meilleure constitution génétique.

C'est pourquoi les phénomènes de compétition sont la base de la **génétique des populations**, c'est-à-dire de leur évolution par sélection naturelle des mieux adaptés.

Dans des populations de plantes cultivées, où les individus sont relativement mais également espacés, la compétition aboutit généralement non à une diminution du nombre des individus, mais à une *réduction simultanée de la production de tous les individus*.

On voit aussi à quel point, dans la pratique, il est nécessaire de déterminer le meilleur espacement des plantes cultivées pour un meilleur rendement.

Dans les forêts, l'homme intervient par *éclaircies* qui favorisent une croissance plus rapide (forêts jardinées).

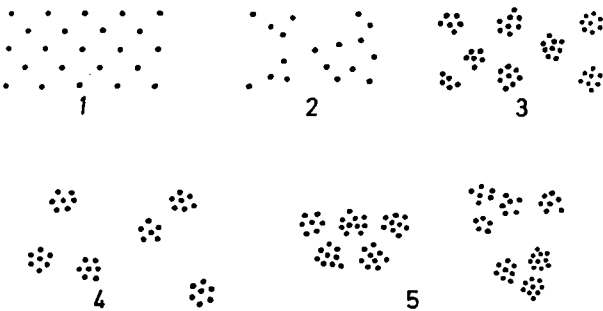
Ainsi, la compétition chez les Végétaux est la résultante de deux phénomènes : tendance à une réduction de la vitalité des individus, tendance à l'épanouissement et à la dominance de certains individus plus chanceux ou mieux doués génétiquement.

Chez les Animaux, les forces qui provoquent un *isolement* ou un *espacement* d'individus ou de petits groupes d'individus, peuvent avoir l'avantage de réduire la compétition pour les nécessités de l'existence pendant des périodes critiques dues à une surpopulation ou un épuisement des réserves alimentaires.

Il semble que le sens de la propriété soit très développé chez certains animaux ; fortement attachés à une aire définie, un individu, un couple ou un groupe familial restreint ses activités à cette aire qu'on appelle le « home range » ; si le home range est défendu activement contre les intrus, on l'appelle un **territoire** ; il peut être défendu en tant que territoire alimentaire, site de nichée, zone de reproduction, ou lieu de repos.

La « territorialité » est plus prononcée chez les Vertébrés et Arthropodes supérieurs, qui ont des modes de comportement reproductifs compliqués, comprenant la construction de nids, la ponte d'œufs, les soins et la protection des jeunes.

Les propriétaires d'un territoire en écartent généralement les intrus par des chants, des cris ou manœuvres diverses. Le bruit est un mécanisme généralement très efficace pour maintenir les clans écartés, qu'il s'agisse de Singes ou d'Oiseaux ; les batailles sont rares ; des intrus potentiels évitent généralement d'entrer dans un territoire établi.



**Fig. 2.6** Modes d'agrégation des individus au sein d'une population. (Pour explications, voir texte.)

#### 4) Structure spatiale. Agrégation

Ce paragraphe fait la liaison avec le chapitre suivant consacré à la biocénose. Si la population a une tendance à l'agrégation, c'est généralement à cause de sa position dans la biocénose, et en fonction des phénomènes de *compétition interspécifique*.

##### 1. Degrés d'agrégation

Dans une population élémentaire, il est rare que la distribution des individus soit homogène. En fait, 3 patrons de distribution (fig. 2.6) peuvent se présenter :

1. uniforme ; 2. au hasard ; 3. agrégée.

Dans la nature, la *distribution au hasard* est très rare, car il faut que l'environnement soit tout à fait uniforme, et que l'espèce ne manifeste aucune tendance à l'agrégation. La *distribution uniforme* peut se produire lorsque la compétition entre individus est sévère, ou lorsqu'il existe un antagonisme positif : ces facteurs produisent naturellement un espacement égal.

C'est de très loin l'**agrégation** qui est le phénomène le plus fréquent ; que la plante se reproduise végétativement ou par graines, il y a une nette tendance à ce que la descendance soit concentrée autour de la plante mère ; c'est également vrai pour des animaux, qui déposent leurs jeunes et leurs œufs généralement au même endroit, et souvent en masse ; ici, il y a en plus une tendance sociale à se grouper : (**congrégation**).

Les *agrégats* peuvent être de dimensions fort variables et ils peuvent, à leur tour, être distribués : au hasard, uniformément, en agrégats.

En fin de compte, 5 types de distribution des individus peuvent s'observer dans une population (fig. 2.6) :

1. Uniforme.
2. Au hasard.
3. En agrégats dispersés uniformément.
4. En agrégats dispersés au hasard.
5. En agrégats agrégés.

On voit le danger d'un échantillonnage statistique *des individus* dans les 3 derniers cas. Il vaut beaucoup mieux alors compter le *nombre d'agrégats* et déterminer par échantillonnage statistique le nombre d'individus par agrégat (fourmilières, termitières, etc. chez les Animaux ; agrégats clonaux chez les Végétaux).

En phytosociologie, le **degré d'agrégation** (appelé parfois *degré de sociabilité*) peut être évalué par l'utilisation d'une échelle de 5 degrés de **sociabilité** :

1. Individus isolés.
2. En groupe restreint.
3. En groupe assez étendu.
4. En peuplement étendu lâche.
5. En peuplement étendu serré.

*Le système est à préciser à cause de l'agrégation des agrégats.*



## 2. Causes de l'agrégation et principe d'ALLEE

1. Dans la nature, l'agrégation des individus au sein des populations est due à des causes fort diverses :

a) *Le type de reproduction de l'espèce* ; le degré d'agrégation est en raison inverse de la mobilité des diaspores. Chez les plantes se reproduisant végétativement par stolons, drageons, ou rhizomes, l'agrégation est particulièrement dense (touradons compacts ou peuplements étendus), si l'on considère comme individu distinct chaque pousse aérienne ; un cas rendant l'agrégation obligatoire chez les plantes est la *synaptospermie* : le fruit sec, indéhiscent, contient plusieurs graines, dont chacune germe au contact de sa voisine.

b) *Des différences locales dans l'environnement* ; par exemple de petites discontinuités mineures dans le biotope : cas très fréquent d'une microtopographie à peine décelable avec des zones légèrement plus sèches ou plus fraîches ; ou encore, cas de légères variations dans la composition chimique du sol, ou dans la profondeur de la roche-mère ou de la nappe aquifère.

c) *Facteurs climatiques*. Changements de climats (diurne ou saisonnier) ; exemple de l'agrégation d'animaux pour résister à une période de froid ; de l'agrégation des arbustes dans les déserts ; de l'agrégation due à l'accumulation de diaspores poussées par le vent contre un obstacle.

d) *Facteurs biotiques*. Les individus s'agrègent en des lieux où ils sont protégés contre certains dangers du monde extérieur.

Le feu est un agent particulièrement actif de l'agrégation. Non seulement, des agrégats plus ou moins étendus résultent du mode d'action du feu, ou sont des formes de résistance au feu, mais encore le feu peut porter à des états de très grande densité certaines populations soumises à son influence : *espèces pyrophytes* (*Pinus maritima* dans l'Esterel).

e) *Concurrence des populations d'autres espèces*, en agrégation dense, produisant dans le biotope une discontinuité de niches écologiques.

f) *Attraction sociale chez les animaux*.

2. L'agrégation peut augmenter la compétition entre les individus pour : la nourriture, l'espace, l'eau, etc... mais cet inconvénient peut être contrebalancé par une augmentation de la survie du groupe. En effet, les individus groupés peuvent avoir une mortalité plus faible que celle d'individus isolés pendant des périodes climatiques défavorables, ou lors d'attaques par d'autres organismes : la surface exposée à l'environnement est plus faible en proportion de la masse, et le groupe peut modifier favorablement le microclimat ou le microhabitat.

Un exemple : le cas du Pissenlit caoutchoucifère (*Taraxacum kok-saghyz*) en U.R.S.S.

*Semé en ligne* : donne des plantes mal venues, produisant 400 à 1 500 kgs de racines à l'ha.

*Semé en nids* : (100 à 300 akènes par trou), donne de 4 000 à 10 000 kg de racines à l'ha ; dans ce cas, d'énormes bouquets de feuilles serrées et allongées les unes contre les autres se protègent contre la lumière trop forte, conservent la rosée jusqu'à mi-jour, maintiennent la terre plus humide, se protègent des mauvaises herbes.

C'est chez les animaux que l'on trouve les plus fortes valeurs de survie par l'agrégation des individus. On y observe de nombreux phénomènes de **proto-coopération** (animaux rassemblés pour éviter d'être détruits par une température trop basse, etc.) ; ils seraient le début de l'organisation sociale, si développée chez les Termites (Isoptères) et chez les Fourmis, Abeilles et autres Hyménoptères, et qui aurait atteint son sommet dans le comportement social intelligent des Hommes.

Une agrégation trop forte peut toutefois mener à une **surpopulation** préjudiciable.

Il existe, donc, pour chaque espèce, un degré d'agrégation optimal qui correspond à une croissance et à une survie optimales de la population, dans des conditions données ; dès lors, la sous-population (manque d'agrégation) aussi bien que la surpopulation peuvent être *limitantes*. Tel est le **principe d'ALLEE**, que l'on peut encore énoncer : *le manque, ou au contraire, l'excès d'agrégation peuvent être des facteurs limitants*.

## 3. Congrégation. Sociétés animales

1. Les Animaux se groupent en général pour satisfaire des exigences fondamentales : ils peuvent se rassembler autour d'une source de nourriture ou d'un point d'eau ; ils peuvent former des bandes migratoires à la recherche de nourriture ; s'ils se sentent faibles, ils peuvent se rassembler autour d'animaux plus forts pour éviter l'attaque des prédateurs ; ils peuvent vivre en parasites de plantes et d'animaux ; ils peuvent être rassemblés par des réactions tropiques innées vis-à-vis de la lumière, de la température, de l'humidité. Ils peuvent aussi avoir un fort *instinct social* les menant à vivre étroitement associés.

Ce phénomène d'agrégation volontaire, qui confère aux populations animales certains avantages sur les individus isolés, peut s'appeler **congrégation**.

2. *L'adaptation sociale*, donnant au groupe une unité de comportement, lui permet de perfectionner celle-ci par sélection naturelle (ALLEE, 1951) et de gagner en efficacité. Les comportements sociaux des individus vont s'incorporer pour former le *comportement social* et le *mécanisme régulateur* du groupe.

Dans les cas les plus évolués, les *relations coopératives* entre individus mènent à une *division du travail*, avec formation de *spécialistes* ayant une tâche spécifique à remplir. De cette manière on passe d'une population non organisée à une population plus ou moins hautement organisée, que l'on appelle une *société*.

Une bande de Loups, un nid de Fourmis, une termitière, une ruche d'Abeilles, une ville ou un village, sont des exemples de sociétés.

#### 4. Société des hommes

La grande flexibilité de comportement de l'homme et son aptitude exceptionnelle à détruire son environnement font que ses populations diffèrent considérablement des populations animales. De plus, l'homme a développé une *culture* qui n'est que rudimentaire chez les animaux.

La *culture* est la manière matérielle et intellectuelle dont une population vit (et a vécu) dans une région déterminée, à une époque déterminée. La *culture populaire* (folklore) est une partie fondamentale et relativement constante du *complexe culturel*, dont font encore partie la *culture technologique* ou la *culture urbanistique*, lesquelles peuvent changer en un temps relativement court. Des groupes ethniques peuvent retenir les mêmes traits culturels lorsqu'ils se déplacent d'un environnement à un autre : des Européens d'Europe centrale considèrent que la Carpe est un bon poisson et l'emporte avec eux lorsqu'ils émigrent en Amérique ; par contre, des groupes culturels américains méprisent totalement la Carpe, bien que celles-ci soient devenues abondantes dans leurs lacs et rivières, après introduction par des groupes culturels européens.

Ainsi, *l'écologie humaine est déterminée à la fois par l'environnement naturel et par l'environnement culturel*. La dominance de l'homme sur son environnement naturel est loin d'être totale, quoiqu'il puisse parfois en penser : les catastrophes causées par les inondations, les éruptions volcaniques, les tornades, l'érosion, la pollution de l'air et de l'eau, etc... peuvent être extrêmement grave.

Le territorialisme est à ce point développé dans les sociétés humaines que les *guerres sanglantes* qui en découlent n'ont pas cessé d'être déclenchées lors de milliers d'années de civilisation progressive, avec souvent de graves atteintes à l'environnement comme la terre incendiée ou la défoliation par le 2.4D.

Chez les hommes s'est développé récemment un souci de *bien-être* (qualité de la vie) qui n'existe guère dans les sociétés animales. Il semble qu'il vaut mieux pour l'homme s'intégrer à la nature que l'artificialiser au point de la détruire.

Une approche très importante de cette intégration est le **régionalisme** : différences d'attributs naturels et culturels (passés et présents) dans différentes régions, qui sont cependant interdépendantes ; zones climatiques, sols zonaux, biomes fournissent des bases naturelles logiques à une classification régionale dont l'agriculture, l'industrie, l'éducation, les revenus, la vie en société, etc... fournissent les indices culturels.

Le comportement des hommes en société est-il déterminé génétiquement par une certaine forme de sélection naturelle (SPENCER, LORENZ, sociobiologie de WILSON, 1975) ou bien au contraire ce comportement est-il réglé par l'héritage culturel et l'environnement (LEWONTIN) ? C'est l'objet aujourd'hui d'une vive querelle où partisans et opposants à la sociobiologie s'accusent mutuellement d'ouvrir la voie à la réaction et au fascisme (HOPKINS, 1977).

#### 7. - Hétérogénéité. Génétique des populations. L'écotype

Un autre attribut de groupe est l'hétérogénéité de la population pour certains caractères morphologiques ou physiologiques des individus qui la composent (mélange de petits, moyens, grands, etc.) (planche 2). Cette variabilité de la population est à mettre en rapport avec la composition génétique des individus, ce qui mène à étudier la structure génétique de la population et à préciser la notion de l'espèce.

La variabilité au sein de la population est le point de départ de l'évolution, qui se fera par survi-vance des plus aptes dans un milieu changeant (*néo-darwinisme*).

Les variations héréditaires peuvent aller jusqu'à l'apparition de nouvelles espèces (transformation d'une différence quantitative en différence qualitative, ENGELS) : c'est ce que l'on appelle le *transformisme*, qui s'effectue dans un sens déterminé, suivant des phylum déterminés : c'est aussi l'*évolution*, dont l'élément moteur le plus efficace est la *sélection naturelle* par l'environnement, qui favorise les *mieux adaptés*.

Souvent déjà, dans une même situation, les individus d'une population sont plus ou moins différents les uns des autres ; MASSART (1921) a étudié, aux environs d'Antibes, une population de *Quercus Ilex*, montrant des fluctuations très importantes, d'un arbre à l'autre, dans la forme des feuilles et des glands qui fluctuent d'ailleurs en dimensions sur un arbre déterminé. Ces diverses fluctuations se répètent d'une année à l'autre (« lignées » héréditaires).

À l'intérieur de son aire, l'espèce développe ses populations dans un nombre varié de stations isolées géographiquement et conditionnées par les facteurs

du milieu ambiant, et que l'on peut classer en un certain nombre de biotopes.

A l'intérieur de son aire, l'espèce développe ses populations dans un nombre varié d'habitats locaux (**biotopes**) conditionnés par les facteurs du milieu ambiant. Ces biotopes différenciés sont une cause importante de discontinuité physiologique et morphologique entre les populations qui les habitent ; chaque biotope groupe les individus qui lui sont le mieux adaptés, en ce qui concerne l'anatomie et la forme des organes, et la façon de se comporter.

Il en résulte, entre populations correspondant à des biotopes différents, des différences de structure et de fonctionnement, que l'on peut attribuer à deux causes distinctes (MASSART, 1910) :

- **l'accommodation**, faculté que possède une espèce fortement plastique de se mettre en harmonie avec les conditions de milieu, en développant des caractères non héréditaires, appelés « *modifications* » ; les populations ainsi obtenues sont des *écophènes* ;
- **l'adaptation**, différenciation de races distinctes, génétiquement adaptées aux conditions spéciales du milieu, par développement par mutation de caractères héréditaires ; les populations ainsi développées sont des *écotypes*.

Pour décider s'il s'agit d'une *adaptation génotypique héréditaire*, ou d'une simple accommodation due à la *plasticité phénotypique*, il faut recourir à des transplantations en milieu homogène dans des jardins expérimentaux : en gros, par transplantation, les adaptations subsistent, les accommodations disparaissent.

Les premières expériences de transplantation sont dues à BONNIER (1890) ; par division d'organes végétatifs d'individus initiaux d'espèces vivaces croissant aux environs de Paris, il obtient des populations d'individus semblables (« clones »), et qu'il cultive sur même sol à des altitudes différentes (Massif du Mont-Blanc, Pyrénées). Il obtient des différences considérables entre les formes de plaine et celles d'altitude. Entre autres, les formes alpines présentent les caractères suivants :

- développement considérable des parties souterraines par rapport aux parties aériennes,
- tiges aériennes plus courtes, à entrenœuds moins nombreux, feuilles en rosette à la base,
- feuilles plus petites, plus poilues, plus épaisses,
- fleurs plus vivement colorées.

Replacées après 8 ans dans leur milieu d'origine, les populations clonales perdent les modifications acquises dans leur milieu de transplantation.

Il s'agit donc de modifications phénotypiques ou **écophènes**.

C'est TURESSON, qui, le premier (1922), démontre l'existence des **écotypes**. Il rassemble dans le jardin expérimental de Åkarp (Suède) des échantillons de populations d'une même espèce provenant d'endroits divers répartis, autant que possible, dans toute l'aire de l'espèce et dans des milieux contrastés. Certaines des différences observées sur le terrain se maintiennent dans les transplantations en milieu homogène : le port, la taille, l'anatomie foliaire, l'époque de floraison, etc. Il s'agit donc de véritables races écologiques (**écotypes**) qui expriment la réponse génotypique d'une population donnée à un habitat donné. D'un autre côté, la différenciation d'écotypes parallèles de différentes espèces : *œcotypus campestris* (dressé), *arenarius* (prostré), *salinus* (charnu), *alpinus* (réduit), etc. montre que, par l'intermédiaire de la génétique, le milieu sculpte véritablement les plantes en **formes de vie** d'ailleurs très comparables aux simples modifications non héréditaires correspondantes. Cette convergence des écotypes et des écophènes introduit une sorte de « néolamarckisme » dont les bases restent à découvrir.

Plus récemment, CLAUSEN, KECK et HIESEY (1948) ont étudié la **différenciation écotypique** de divers éléments de la flore indigène de Californie, sur un transect long de 320 km qui s'étend de l'Océan Pacifique aux sommets de la Sierra Nevada. Les plantes sont transplantées et étudiées dans trois jardins expérimentaux établis à des altitudes différentes et constituant autant d'*habitats standard* (planche 2).

L'espèce *Potentilla glandulosa* s'est différenciée le long du transect en 4 écotypes majeurs se distinguant par de nombreux caractères tant physiologiques que morphologiques ; ils ont valeur de sous-espèce. La ssp. *glandulosa* (g) est l'écotype côtier ; la ssp. *reflexa* (r) occupe les collines au pied de la Sierra ; plus haut elle prend place sur les pentes rocheuses sèches ; la ssp. *hansenii* (h) se rencontre dans les pâturages vers 1 500 m d'altitude ; la ssp. *nevadensis* (n) occupe les zones alpines vers 3 300 m.

Ces 4 écotypes, soumis à des *transplantations réciproques*, montrèrent que chacun était le mieux adapté à son milieu d'origine.

Le cas des espèces *Achillea borealis* et *lanulosa* est différent : les écotypes forment une succession de stades transitoires dans une série relativement continue. Des lots de 60 individus, prélevés dans des populations choisies tout au long du transect, sont cultivés côte à côte à Stanford, dans la plaine côtière ; les 60 individus de chaque population permettent d'en déterminer la variabilité, par des diagrammes de fréquence ; par exemple l'amplitude de variation de taille des individus est très étendue.

La planche 2 donne le détail de la différenciation écotypique.

1, 2. *Zone côtière*. Brouillards et températures fraîches. Croissance active pendant toute l'année. Une race côtière divisée en deux sous-races :

- 1) basse, succulente, compacte, plus maritime ;
- 2) élevée, ouverte, de localités plus protégées.

3, 4. *Climat de plaine à caractère méditerranéen* : été sec, hiver froid, humide. Croissance active pendant l'hiver. Dormance l'été. (D'où meurt si transporté à Timberline).

5. *Climat subtropical* de la vallée de San Joaquin : étés très chauds, mais sol très humide. Race très élevée à pubescence grise. Croissance active pendant toute l'année, mais plus active pendant l'été. Fleurit plus tard que la précédente.

6. Sur le versant ouest de la Sierra Nevada, *A. borealis* (n = 27) est remplacé en altitude par *A. lanulosa* (n = 18). La pluviosité annuelle augmente de façon marquée. Les races de *lanulosa* forment une *série altitudinale en gradation*, qui montre les relations étroites entre les caractéristiques physiologiques et l'environnement.

Le *lanulosa* à 950 m d'altitude est semblable morphologiquement au *borealis* adjacent. Mais il en diffère physiologiquement en restant actif toute l'année (hiver encore très doux).

7. A Mather, à 1 400 m d'altitude, dans l'étage de *Pinus ponderosa* : hiver froid de 3-4 mois avec gel. La population est mélangée : *certaines individus sont actifs l'hiver, d'autres dormants*.

8. A partir de 1 950 m (étage des *Abies*), toutes les populations sont uniformément actives l'été et dormantes l'hiver, *même si elles sont cultivées à Stanford*. Donc, rythme absolument contraire de 3-4.

9. De 2 500 à 3 050 m (étage de *Pinus murrayana*), race à feuilles grises, pubescentes, étroites, de valeur taxonomique : ssp. *alpicola* (RYDB.) KECK. Dormant l'hiver pendant un temps très long (hiver de 9 mois) ; mûrissent les graines pendant l'été court.

Deux races : *alpina* et *subalpina*, dont les tiges courtes, le développement rapide et la résistance au froid sont tous nécessaires à la survivance.

Ainsi, au travers du transect californien, les *Achillea* forment un remarquable éventail de races qui ont des périodicités saisonnières et diurnes correspondant aux périodicités de leurs divers environnements. Au long de ce transect de 300 km, un *minimum de 11 races physiologiques* peuvent être reconnues. Elles forment deux espèces : *A. borealis* avec 27 paires de chromosomes et *A. lanulosa*, avec 18 paires, difficilement reconnaissables.

Les populations naturelles en harmonie génétique avec leur milieu, sont ainsi formées d'individus bien équilibrés génétiquement possédant une combinaison bien équilibrée de gènes permettant un optimum de

fonctionnement physiologique et de développement coordonné des divers organes, dans les conditions particulières du milieu de vie ; souvent la différenciation écotypique apparaît, soit seulement au niveau physiologique (*physioécotypes*), soit aussi au niveau morphologique (*morphoécotypes*). Les populations d'une même espèce présentant entre elles des différences abruptes forment des écotypes au sens strict ; des populations dont les différences passent progressivement des unes aux autres le long d'un gradient écologique forment un *écocline* (GREGOR, 1943). Des écotypes correspondant à un sol de composition chimique particulière (serpentine, calamine, gypse, dolomie, etc...) sont des *chimioécotypes* (DUVIGNEAUD et DENAEYER, 1973).

La différenciation écotypique est un des points de départ de la formation d'espèces nouvelles (STEBBINS, 1966 ; WALTERS et BRIGGS, 1969) ; l'existence de physioécotypes bouleverse les notions classiques de la phytogéographie et de la phytosociologie, qui supposent qu'un taxon déterminé morphologiquement est aussi caractérisé par une écologie particulière.

On se fera une idée de la complexité des problèmes à la lecture des travaux de GUINOCHE (1955), BRADSHAW (1959, 1960), GORENFLOT (1959), DUVIGNEAUD et al. (1970), JACQUARD (1970), BIDAULT (1971).

Les chimioécotypes, qui sont des « spécialistes », peuvent présenter des différences morphologiques tellement importantes qu'ils forment une gamme d'espèces distinctes.

La figure 2.7 illustre le cas des Glaïeuls (*Gladiolus*) des collines cuprifères du Shaba ; celles-ci sont isolées les unes des autres dans une plaine immense qui s'étend sur une distance d'environ 500 km. Dans

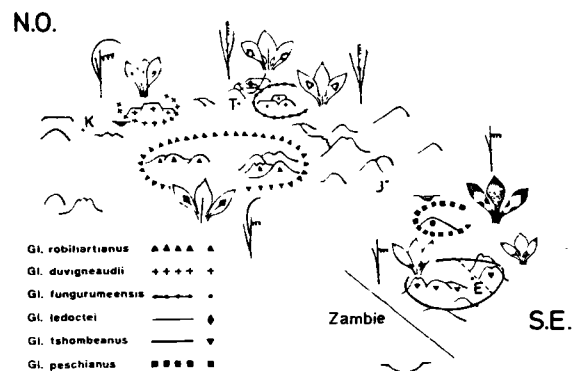


Fig. 2.7 L'effet Sewell-Wright. Distribution géographique, sur les collines cuprifères du Shaba (Zaire), des caractères végétatifs et floraux chez certaines espèces du groupe de *Gladiolus robinartianus* (Duvigneaud et Denaeayer, 1963). L : Lubumbashi ; J : Likasi ; T : Tenke ; K : Kolwezi.

les biotopes les plus cuprifères (souvent de 10 000 à 60 000 ppm Cu dans le sol), des populations de divers « spécialistes » sont établies, dont des populations denses de *Gladiolus*. Ces populations, qui appartiennent à un prototype existant en plaine, sont nettement distinctes d'un groupe de collines à l'autre par le port de la plante et la couleur des tépales : position de l'inflorescence et de la bractée sous-tendante, nectarosèmes de formes géométriques distinctes, tépales blanchâtres ou pourpres.

La caractéristique commune est l'adaptation physiologique à de fortes doses de Cu ; il semble bien que les caractères morphologiques différentiels soient des « adaptations inutiles » ; on ne peut les expliquer que par l'effet SEWELL-WRIGHT qui enseigne que des mutations spontanées ont d'autant plus de chances de s'installer dans une population que l'étendue de celle-ci est plus restreinte (importance des îles et montagnes pour l'évolution). Les *Gladiolus* de Shaba montrent toute l'importance de l'isolement écologique et géographique.

D'une manière générale, on aura compris l'importance des écotypes dans l'évolution des organismes.

Les variations héréditaires peuvent aller jusqu'à l'apparition de nouvelles espèces (transformation d'une différence quantitative en différence qualitative, ENGELS) : c'est ce que l'on appelle le « transformisme », qui s'effectue dans un sens déterminé, suivant des phylum déterminés : c'est aussi l'« évolution », dont l'élément moteur le plus efficace est la « sélection naturelle » par l'environnement, qui favorise les mieux adaptés (*néodarwinisme*).

## 8. - Origines des plantes cultivées

L'importance pratique des écotypes est dans l'amélioration des plantes cultivées et leur meilleure adaptation aux divers environnements de la planète.

La variabilité au sein d'une population est due à des causes diverses que l'on commence à bien connaître (STEBBINS, 1950). Dans le cas des différenciations écotypiques, il semble que le plus souvent on ait affaire à des mutations au sein de la population elle-même.

Mais il arrive que, dans la nature, surtout si elle est modifiée par l'homme, deux populations se rencontrent et s'hybrident ; l'hybride formé s'isole, écologiquement et surtout génétiquement, formant une espèce ou sous-espèce nouvelle. C'est ce qui est arrivé jadis à diverses espèces du genre *Triticum*, qui, par amélioration successive, ont donné les blés d'aujourd'hui, qui fournissent pain, pâtes et semoules à une partie importante de la population des hommes.

La culture du blé est aujourd'hui basée sur deux groupes d'espèces :

- les blés hexaploïdes tendres, panifiables (*Triticum aestivum*) qui résultent de la combinaison de 3 génomes différents A, B, D ;
- les blés tétraploïdes durs, « à macaroni » (*T. durum*) avec la constitution génomique A. B.

Leur histoire est si prodigieuse qu'elle vaut d'être contée.

Les premières domestications connues eurent probablement lieu sur les contreforts Sud d'un arc montagneux s'étendant de la Turquie à l'Iran et appelé « Croissant fertile ».

L'ancêtre diploïde sauvage du Blé, *Triticum aegilopoides* (AA) amélioré par les populations paléolithiques (6 500 avant J.-C.) devint l'engrain cultivé, *T. monococcum*, blé à rachis cassant et à grain vêtu de ses glumes et glumelles, desquelles on ne se débarasse que par carbonisation. L'engrain est peu productif, car il ne contient qu'un grain par épillet.

C'est alors que le miracle agronomique se produisit : l'hybridation entre l'engrain et une mauvaise herbe des steppes, *Aegilops speltoides* (BB), qui avait envahi ses cultures ; l'hybride (AB) est stérile ; mais la Nature, qui fait bien les choses, actionna un processus de polyploïdie qui rétablit la fertilité dans un nouveau Blé tétraploïde AABB, l'amidonnier (*T. dicoccum*) plus vigoureux et produisant deux grains par épillet.

Ce pourquoi l'amidonnier fut le Blé le plus cultivé au Moyen-Orient jusqu'à l'époque romaine. Un jour, une mutation extraordinairement heureuse apparut, qui rendit les glumes et glumelles caduques à maturité (blé nu), en même temps que le rachis de l'épi devenait dur et résistant ; le grain pouvait être extrait par battage des épis avec un fléau. Ce nouveau Blé tétraploïde à grains nus est le Blé dur, *T. persicum*, qui, au lieu d'être mâché après carbonisation superficielle, est broyé en farine ou semoule pour être mangé sous forme de couscous ou de pâtes alimentaires.

Plus tard, la rencontre de *T. persicum* avec une autre mauvaise herbe diploïde, *Aegilops squarrosa*, (DD) conduisit aux blés tendres hexaploïdes (*T. aestivum* AABBDD) dont la farine est panifiable et dont on a fait tous les froments actuels.

D'autre part, le croisement entre *T. dicoccum* et *A. squarrosa* aurait été l'origine de l'épeautre, blé tendre hexaploïde mais à grains vêtus, résistant à des conditions de milieu difficiles.

En résumé, l'origine et l'évolution des blés cultivés se conçoit par le jeu de trois mécanismes génétiques : l'hybridation, la polyploïdie et la mutation, ayant subi l'emprise de la sélection naturelle secondée par une sélection artificielle menée par les agriculteurs préhistoriques qui eurent l'intelligence de comprendre

tout ce qu'ils pouvaient tirer de nouvelles formes apparues par hasard dans leurs cultures.

L'homme et le Blé ont vécu, pendant des millénaires, dans une *coévolution adaptative progressive* ; aujourd'hui comme par le passé, ils dépendent l'un de l'autre pour leur survie.

## 9. - La biogéochimie

### 1) Introduction

*Holobiome*, lithosphère, hydrosphère et atmosphère sont si différentes au point de vue de leur composition chimique qu'elles ne paraissent pas appartenir à la même planète.

La *lithosphère* est avant tout un silicate d'Al ; mais elle comporte aussi P et S et de nombreux éléments métalliques, surtout Ca, K, Mg, Na, Fe, Ti.

L'*hydrosphère* (surtout océans) est une solution dans l'eau de NaCl, auquel s'ajoutent, en quantité moindre, des anions  $\text{SO}_4^-$ ,  $\text{HCO}_3^-$  et des cations  $\text{Mg}^{++}$ ,  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{K}^+$ .

L'*atmosphère* contient essentiellement 78 % de  $\text{N}_2$  et 21 % d' $\text{O}_2$  avec 0,93 % d'Ar et 0,03 % de  $\text{CO}_2$ .

Les êtres vivants formant l'*holobiome* sont en grande partie composés de glucides et d'eau (99 % de plantes, dont le principal composant est la cellulose). La matière vivante est principalement formée de 6 éléments dont le nombre atomique ne dépasse pas 16 : H, C, O, N, S et P. La plupart des éléments de nombre atomique inférieur ou égal à 29 (Cu) participent aussi à l'élaboration de la vie : Na, K, Ca, Mg, Fe, Co, etc... ; certains éléments plus lourds peuvent cependant être aussi indispensables, comme les halogènes lourds : Br et I. L'*holobiome* dont la biomasse est principalement constituée par les arbres des forêts, comporte environ 5 % de N et 12 % d'éléments de « cendres » (minéralomasse).

La plupart des *métaux lourds* comme Cd, Hg, Pb et Au (79, 80 et 82) sont par contre généralement toxiques pour les vivants ; les métaux superlourds du système périodique ont une tendance à s'alléger en émettant des *radiations ionisantes* qui ont une action désastreuse sur les éléments plus légers rencontrés, et sur les vivants qui en sont formés.

### 2) Définition

#### 1. Généralités

C'est l'étude des **rappports** existants *dans la nature* entre les plantes, les animaux, l'homme et les éléments minéraux et leur environnement abiotique.

Depuis longtemps, les conséquences biogéochimiques de la composition de certaines roches-mères

ont marqué des paysages entiers : paysages calcaires, dolomitiques, gypseux, serpentiniques, etc... et l'on peut parler aujourd'hui d'une *biogéochimie des paysages* (fig. 1.7).

Les rapports chimiques entre la végétation et son habitat présentent un caractère assez spectaculaire lorsqu'il s'agit de sols « anormaux » tels que :

- sols déséquilibrés par excès d'un ou de plusieurs éléments : sols salés (excès de Na, Cl et souvent abondance de Mg), sols gypseux (excès de Ca et de S), sols dolomitiques et serpentiniques (excès de Mg) ;
- sols empoisonnés par un excès de métaux lourds : sols calaminaires (Zn, Pb), sols serpentiniques (Cr, Ni, Co), sols cuprifères (Cu et souvent Co, Ni), sols sélénifères (Se), sols manganifères (Mn) ;
- sols déséquilibrés par défaut d'un élément indispensable : sols déficients en P et en Co de l'Australie ;
- sols radioactifs.

Les résultats que l'on tire de l'étude de ces cas spéciaux sont susceptibles d'une généralisation englobant les sols normaux, que l'on peut définir comme : « des sols dont la composition chimique permet à la plupart des plantes de se procurer, sans trop de difficultés apparentes, les éléments minéraux dont elles ont besoin, la composition chimique du substrat n'étant pas pour elles un facteur limitant important. »

### 2. Rappports écochimiques entre la végétation et son substrat (fig. 1.7)

L'action des sols chimiquement anormaux sur la végétation s'exerce dans quatre directions principales, toutes marquées par la sélection naturelle des mieux adaptés :

1. formation de *phytocénoses particulières*, où arbres et arbustes éprouvent souvent de grandes difficultés à se maintenir (trop grande importance du système respirant par rapport au système photosynthétique).
2. Formation, sous la pression d'évolutions, au sein de ces phytocénoses, de *taxa spéciaux de rangs variés* (spéciation à des degrés divers, depuis l'écotype jusqu'à l'espèce) génétiquement adaptés à leur substrat chimique particulier ; les *spécialistes* ainsi formés sont, en même temps, des *indicateurs* de la composition chimique de la roche-mère sous-jacente et plus particulièrement d'un élément en excès dans celle-ci.
3. Possibilités pour certains « *accumulateurs* » d'absorber des quantités très importantes de certains éléments qui se trouvent à des concentrations beaucoup plus faibles dans les autres espèces. Les spé-

cialistes possèdent souvent le pouvoir d'accumuler l'élément pour lequel ils sont spécialisés (Se, Cu, Mn par exemple) et sont donc à la fois indicateurs et accumulateurs. *L'analyse chimique de certains organes* (racines, feuilles, rameaux) permet la *prospection phytogéochimique* des éléments accumulés.

4. *Symptôme* d'une carence ou d'un déséquilibre, comme *pigmentations* particulières, *chloroses* ou *nécroses*; chlorose intervénale des feuilles de plantes intoxiquées par Cu, par exemple.

### 3. Spécialistes et plantes indicatrices

Certaines espèces spécialisées indiquent donc par leur présence les conditions chimiques particulières du sol (sélénophytes, cuprophytes, zincophytes, serpentophytes, gypsophytes, calciphytes, dolomitophytes, etc...). Exclusives ou simplement préférantes, elles sont généralement adaptées génétiquement à leur substrat, qu'il s'agisse d'*écotypes* purement physiologiques ou d'*espèces* nettement différenciées morphologiquement. Cet aspect génétique de l'adaptation peut être mis en évidence par les transplantations, par la mesure d'un *indice de tolérance* ou l'étude des *isoenzymes* (LEFEVRE).

En fait, si l'on considère l'ensemble de la flore d'une région, chaque espèce est bioindicatrice de quelque chose et spécialiste d'une niche particulière, par exemple du mull, du moder, du mor, des sols acides, des sols riches en ammoniac, ou en nitrates, ou en Calcium, Aluminium, Magnésium, etc... Ceci mène aux groupes écosociologiques et à la cartographie écosystémique.

On recherche aussi des *bioindicateurs de pollution* : la pollution des écosystèmes urbains s'étudie par les Lichens épiphytes des troncs d'arbres, par les Mousses des pierres tombales des cimetières, etc...

Font peut-être exception les « mauvaises herbes » (« weets ») qui colonisent tous les types de sols remués (bord des routes, rives graveleuses, terrils, jardins et cultures abandonnés) et qui s'étendent aux déchets abandonnés des mines de Cu, Zn, Pb et à tous les milieux pollués, supportant même l'exposition à de hautes intensités de radiations ionisantes ; ces espèces, qui banalisent les écosystèmes dans les zones les plus polluées, ont été appelées des *généralistes* (WOODWELL, 1970).

### 4. Absorption et accumulation sélective des éléments chimiques par les plantes

#### 1. Accumulateurs, concentrateurs, transformateurs.

La composition chimique des diverses espèces végétales peuplant un même site ou prélevées à leur optimum écologique respectif présente de grandes

différences résultant de la sélectivité de l'absorption et de l'accumulation des ions par les plantes.

DUVIGNEAUD et DENAEYER ont créé pour ce phénomène, qui peut être obscurci par une influence du substrat (*consommation de luxe*) ou d'*indigence* à détecter), une nomenclature compliquée (1973).

Par référence à des *plantes standards* de composition moyenne, on peut distinguer, sur base de l'analyse foliaire, des espèces pauvres et des espèces riches, et parmi celles-ci : des *accumulateurs* d'éléments présents en excès dans le sol (12 à 16 % Na chez les halophytes, 3 à 7 % chez les gypsophytes) et des *concentrateurs* d'éléments se trouvant à des concentrations *normales* dans le sol (5 000 ppm Mn dans *Vaccinium myrtillus*, 118 ppm Co chez *Nyssa sylvatica*, 10 000 ppm Se chez *Astragalus bisulcatus*, 800 ppm F dans *Camelia sinensis*) (DUVIGNEAUD et DENAEYER, 1975).

Les *concentrateurs* peuvent jouer un rôle très important dans l'évolution des écosystèmes en accumulant à la surface du sol, par chute de litière, les éléments dispersés dans le sol ou qui peuvent être pris à la roche-mère. Si les éléments sont peu mobiles, ils forment un horizon superficiel très enrichi ; leur état chimique peut être modifié (exemple : transformateurs de Se minéral de la roche-mère en Se organique de l'humus).

#### 2. Toxicité et résistance.

Les sols mal balancés chimiquement ou hautement métallifères présentent pour les plantes un certain degré de toxicité.

*La résistance des plantes à la toxicité du substrat varie fortement d'une espèce à l'autre.* Un milieu toxique défavorable pour certaines espèces peut être, au contraire, favorable pour d'autres espèces qui semblent « aimer » les conditions spéciales où elles se trouvent ; pouvoir absorber des quantités importantes de toxique paraît nécessaire à leur existence, tout au moins dans les conditions de compétition inhérentes aux végétations naturelles. Le cas le plus classique est celui de Se qui, à forte dose est généralement très toxique pour les plantes et de là pour les animaux et l'homme, mais devient un élément indispensable à la vie de certaines Astragales des U.S.A. (indicatrices de Se et de là de l'Uranium qui lui est toujours associé). Les plantes halophytes ont besoin d'accumuler de grandes quantités de NaCl pour maintenir la pression osmotique de leurs tissus à un niveau suffisamment élevé et leur permettre de prendre à des sols salés, l'eau qui leur est nécessaire (WALTER). Il semble en être de même pour certaines gypsophytes. Il existe au Katanga des plantes « *cuprophiles* » qui semblent atteindre leur maximum de développement sur des sols où la concentration en Cu est légèrement supérieure à la normale (fig. 1.4).

En fait, les plantes adoptent, suivant les espèces, trois attitudes distinctes vis-à-vis d'un milieu toxique :

- elles le recherchent et lui deviennent plus ou moins exclusivement associées : ce sont des spécialistes *toxicophytes* ;
- elles l'évitent, ce qui signifie qu'elles meurent si elles essaient de s'y fixer : ce sont des *toxicophobes* ;
- elles lui sont indifférentes, poussant aussi bien là que sur sol normal : ce sont des *toxicovagues*.

On doit s'attendre à trouver tous les degrés de -phytisme : *absolu, électif, préférant*. A noter que la -phobie, malgré son caractère purement négatif (ne pas pouvoir résister à un milieu toxique), *présente un intérêt biologique aussi grand que le -phytisme*.

## 10. - Interactions entre populations

La sélection naturelle aboutit à la cohabitation au sein d'une biocénose d'un ensemble d'espèces adaptées au milieu, certes, mais aussi adaptées les unes aux autres (coévolution).

Il est une forme d'interaction que l'on peut dégager du contexte général, et qui est l'interaction entre deux (ou quelques) *populations particulièrement dépendantes* l'une de l'autre, au point que l'une puisse *contrôler l'autre*.

Ce réductionnisme est bien fréquent dans la nature et a conduit à une application pratique fort intéressante, la lutte biologique.

### 1. Liens de dépendance et coactions entre populations déterminées

Mises en contact, deux populations réagissent l'une avec l'autre selon des modalités très variées.

Sur chacune des deux populations, les effets de l'interaction peuvent être bénéfiques (+), dommageables (—) ou nuls (0). Il en résulte les types d'interaction suivants :

1. *Le neutralisme* (0/0) où aucune des deux populations n'est affectée par son association avec l'autre.
2. *Le commensalisme* (+/0 ou 0/+) où l'une des deux populations est avantagée, l'autre n'étant pas affectée.
3. *La coopération* (+/+) où l'association des deux populations leur est bénéfique, mais non indispensable.
4. *Le mutualisme* (+/+) où la croissance et la survie des deux populations sont avantagées et où aucune ne peut survivre, en conditions naturelles, sans l'autre.
5. *L'amensalisme* (—/0 ou 0/—) où l'une des deux

populations est inhibée et l'autre non affectée.

6. *La compétition* (—/—) où chaque population affecte l'autre dans la recherche de la nourriture, des éléments minéraux, de l'espace vital ou autre besoin.
7. *Le parasitisme*.
8. *La prédation* (+/— ou —/+) où l'une des populations affecte défavorablement l'autre par attaque directe mais en est dépendante.

Pour une paire donnée de populations, le type d'interaction peut changer suivant les conditions ou au cours des stades successifs de leur vie (ainsi, deux espèces peuvent présenter du parasitisme à un moment donné, du commensalisme à un autre, et être complètement neutres à encore un autre moment.

## 2. La phytopathologie

Elle est cette science importante qui se préoccupe de luttes contre les parasites des plantes cultivées, ou leurs vecteurs. Elle utilise des *pesticides* (*fongicides* pour Champignons) de plus en plus efficaces et souvent de plus en plus toxiques pour l'homme lui-même, ce qui cause de nombreux problèmes à la protection de l'environnement ; les diverses relations de dépendance envisagées ci-dessous sont dès lors utilisées pour l'organisation de la *lutte biologique* contre les ennemis des cultures, moins dangereuse pour l'homme.

## 3. Ruptures d'équilibre

Le danger des prédateurs et parasites est que leur population peut passer par le sommet d'une courbe irruptive et faire invasion. Cette invasion se fait le plus souvent dans des zones déjà occupées par une végétation ou une faune réceptive : il peut se produire alors ce que ELTON a appelé des *explosions écologiques*.

Contrairement à celles des bombes, ces explosions sont silencieuses et se développent lentement ; mais elles peuvent causer des dommages immenses : un champignon parasite du continent européen (*Phytophthora infestans*) envahissant au siècle dernier les cultures de Pommes de terre de l'Irlande, les a détruites de telle façon que la population humaine, réduite à la famine, fut fortement restreinte par décès et émigration aux U.S.A. ; à la fin de la première guerre mondiale, la « grippe espagnole », du front des combattants, se développa autour du monde, n'épargnant pas les esquimaux du Labrador et du Groenland et tua plus de 100 millions d'êtres humains, ce qui dépassait largement les pertes dues à la guerre elle-même.

Les explosions écologiques dévastatrices mènent à des *ruptures d'équilibre*, que l'on peut caractériser comme suit :

1. Les envahisseurs ne produisent généralement une explosion écologique que dans la région envahie



et non dans la région d'origine ; dans celle-ci, ils sont en équilibre avec les autres populations autochtones de la biocénose à laquelle ils appartiennent et en particulier avec la population qui les abrite lorsqu'il s'agit de parasites. Ceci provient d'une très longue période de vie en commun où les diverses populations se sont adaptées les unes aux autres par de lentes améliorations génétiques. Il existe entre ces populations un équilibre naturel.

2. Les *grandes invasions* sont à mettre le plus souvent en rapport avec des ruptures d'isolement de continents et d'îles, isolement datant du début et du milieu du tertiaire (dérive ayant succédé à des périodes

géologiques de grande uniformité). Cet isolement avait diversifié les populations végétales et animales qui s'étaient trouvées séparées dans de grands empires biogéographiques distincts ; lorsque, dans les temps modernes, des connexions intercontinentales furent rétablies, surtout à la suite d'actions humaines, ces ruptures d'isolement furent le prélude à des invasions en directions diverses. L'isolement ancien des continents a créé dans le monde bien plus de Plantes et d'Animaux qu'il n'en pourrait contenir ; si tout devait être à nouveau mélangé, des réservoirs illimités d'espèces sont prêts à bombarder d'envahisseurs d'autres régions, pour des milliers d'années à venir.

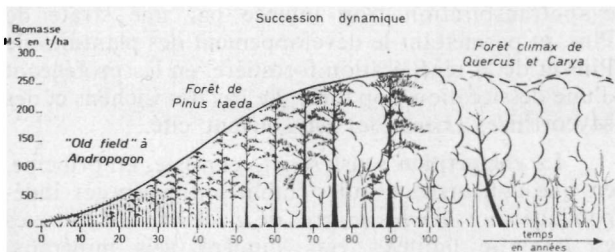
# La Communauté

## 1. - Définition

La communauté (ou biocénose) est un système biologique formé des populations peuplant un biotope donné à une époque déterminée ; bien que composé de Plantes, d'Animaux, de Bactéries, de Champignons et autres organismes vivants, c'est un groupement relativement uniforme d'aspect et de composition (floristique et faunistique) déterminée ; les populations formant une telle communauté biotique vivent ensemble de manière ordonnée et coordonnée et non comme des organismes distribués au hasard et indépendants les uns des autres (planche 8).

## 2. - Métabolisme

La biocénose a une organisation définie en **niveaux trophiques** ; les Plantes vertes y sont les producteurs autotrophes, les Animaux les consommateurs hétérotrophes, que l'on peut classer en consommateurs de premier ordre (herbivores, phytophages), de second ordre (carnivores mangeant des herbivores), de troisième ordre (carnivores mangeant des carnivores), etc... ; il se forme ainsi des **chaînes trophiques**, où le problème est de savoir qui mange qui ; d'autres organismes hétérotrophes font que les chaînes se referment en cycles ; Bactéries et Champignons *décomposent* et finalement *reminéralisent* la matière organique des cadavres et excréments en matières solubles, susceptibles d'alimenter à nouveau les producteurs (cycles biogéochimiques). On peut donc



**Fig. 3.1** Succession dynamique classique sur champs abandonnés « old fields » dans l'Est des U.S.A. (d'après Woodwell et Whittaker 1968).

parler de **métabolisme** de la communauté (voir fig. 4.1).

## 3. - Structure dans le temps et dans l'espace Stratification et périodisme

La communauté a aussi une *structure* définie ; les organismes sont distribués dans l'espace de manière à utiliser au mieux les conditions offertes par le milieu abiotique. Des **liens chorologiques**, c'est-à-dire relatifs à la répartition des espèces, s'établissent entre les êtres en compétition pour la lumière, la nourriture, l'eau ou pour la recherche d'une protection contre un facteur défavorable ambiant ou contre un ennemi. Cela aboutit à une structuration de la biocénose dans l'espace (**strates**) et dans le temps (**phénophases**). Au sein des strates plus ou moins interdépendantes ainsi formées, s'établit une division du travail où chaque espèce remplit une fonction déterminée ; une telle fonction porte le nom de **niche écologique**.

## 4. - Dynamisme

Une biocénose, comme une population ou un simple individu, présente, à un moment donné, une **biomasse** déterminée ; cette biomasse se modifie au cours des temps ; le changement de biomasse pendant une unité de temps (qui est souvent l'année du calendrier) est généralement un indice de la **productivité** de la biocénose.

Une biocénose se modifie au cours des temps. Si l'on part d'un biotope vierge : rochers mis à nu, île volcanique, ou plus simplement culture abandonnée, on y observe une **succession** de communautés de plus en plus complexes et de biomasse de plus en plus élevée. Par des stades intermédiaires plus ou moins nombreux, on passe de la biocénose pionnière à une biocénose terminale plus ou moins fluctuante, mais néanmoins fixée et présentant le **maximum de biomasse** possible sous le climat considéré et à l'époque considérée, sur le type de roche-mère correspondant : une telle biocénose en équilibre avec le climat est le **climax** (fig. 3.1).

Le climax est en principe la biocénose la plus *stable* et la plus complexe, la plus « diversifiée » d'une succession dynamique primaire.

Une *succession secondaire* se développe lorsqu'une végétation primaire est détruite ou profondément modifiée par le défrichement, la coupe, l'incendie, la dent des animaux domestiques ; ces diverses actions humaines placent la végétation dans un stade de dénudation plus ou moins important ; lorsqu'elles cessent, s'établit une succession, dont les premiers stades sont relativement différents, mais dont les stades ultérieurs et surtout terminaux peuvent se rapprocher des stades homologues de la succession primaire ; on parvient à un climax qui peut être voisin du climax idéal, mais qui, dans la plupart des cas, ne peut pas lui être intégralement superposable parce que le sol, plus ou moins dégradé au départ, n'est plus capable de se constituer en sol climaxique.

Le climax d'une succession secondaire, ou climax potentiel (*plésioclimax* au sens de GAUSSEN), est le seul que l'on puisse concevoir dans les régions très peuplées et fortement modifiées par l'homme.

D'une manière générale on peut distinguer :

- la *biocénose idéale*, ou originelle : ce qu'elle serait si aucune action humaine ne s'était jamais manifestée ;
- la *biocénose potentielle* : ce qu'elle serait là où toute action humaine aurait cessé depuis quelques siècles, sans changement de climat ;
- la *biocénose réelle* : ce qu'elle est actuellement.

Le sens donné au terme biocénose dépend de l'étendue de l'unité envisagée : dans une forêt, par exemple, le terme de biocénose s'applique aussi bien à un ensemble d'organismes colonisant une simple souche qu'à l'ensemble représenté par la forêt tout entière ; on doit donc considérer des biocénoses majeures et des biocénoses mineures.

Une biocénose majeure a des dimensions et une organisation qui suffisent à la rendre relativement indépendante des biocénoses adjacentes de même rang. Dans la nature, la zone de contact entre deux biocénoses différentes est un *écotone*, où les effets de lisière peuvent être fort importants ; souvent deux biocénoses adjacentes se fondent partiellement l'une dans l'autre, sans qu'il y ait dès lors entre elles des limites bien tranchées (*continuum*).

On décompose souvent une biocénose en communautés (cénoses) de sens restreint, classées d'après leur composition taxonomique. La *phytocénose* est la communauté de Plantes vertes servant de cadre, dans le milieu terrestre, à des communautés animales (*zoocénoses*) et à des communautés de micro-organismes divers : Bactéries (*bactériocénoses*) ou Champignons (*mycocénoses*).

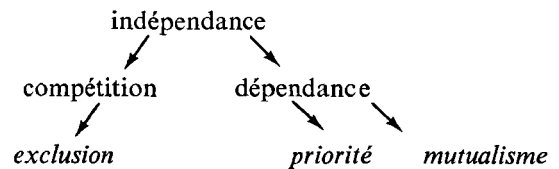
## 5. - Coopération ou compétition interspécifique

### Niche écologique

Les nombreuses espèces formant la biocénose sont unies par des chaînes trophiques : une *compétition* serrée mais complexe s'organise entre une espèce et son prédateur, les individus les mieux adaptés de la proie doivent échapper au prédateur (en se cachant, s'abritant, ou par une plus grande rapidité à la course) pour maintenir à la fois leur espèce et celle du prédateur ; souvent, celui-ci sert surtout à éliminer les malades ou les malformés.

On appelle plus particulièrement *compétition interspécifique*, la lutte que se livrent diverses espèces du même niveau trophique pour la lumière, la nourriture ou simplement la place. En fait, cette forme de compétition est quasi générale, il n'y a *indépendance* que dans le cas de pionniers dispersés sur une surface nue (*indépendance spatiale*) ; évidemment, il existe aussi une indépendance saisonnière.

Par augmentation de la densité, cette indépendance évolue dans deux directions (YAPP, 1925) :



La *dépendance* est la relation entre populations de formes de vie différentes, dans laquelle une forme de vie retire un bénéfice non réciproque de l'association avec l'autre (lianes, épiphytes, espèces sciadophytes se protégeant à l'ombre des arbres, espèces charnues se protégeant dans des buissons épineux, animaux nichant dans la ramure des arbres, saprophytes liés à la litière de certaines espèces déterminées, etc.). Elle est donc surtout liée à la stratification.

On passe au *mutualisme* (*coopération*) lorsque les organismes dépendants contribuent mutuellement au bien-être des uns et des autres ; par exemple, carpe de Mousses protégée contre une insolation et une évapotranspiration trop intense par une strate de Pins, et permettant le développement des plantules de Pins et de la régénération forestière, en les protégeant d'une dessiccation trop forte. Le cas des Lichens et des Mycorrhizes (*symbiose*) est souvent cité.

La *compétition* sensu stricto consiste, en principe, en une concurrence qui s'établit entre espèces indépendantes lorsque les sources de vie leurs sont fournies en quantité limitée : eau, lumière, sels minéraux, proies, etc. Remarquons que si les nécessités de vie sont toutes suffisantes, il peut y avoir *surpopulation* d'une espèce qui étouffe les autres par sa biomasse

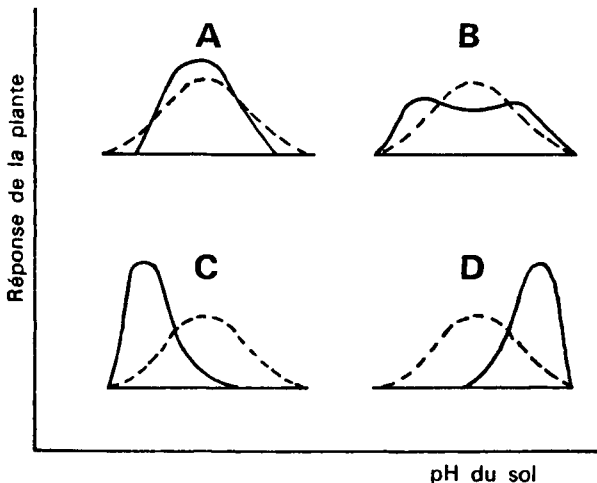
(*Phragmites*) : lutte pour l'espace. Seules, les espèces les mieux adaptées, ou l'espèce la mieux adaptée, subsistent ; il y a *exclusion des autres*.

S'il s'agit de Végétaux, la compétition, après élimination des moins résistants, aboutit souvent à la *cohabitation* d'un certain nombre d'espèces, qui exploitent ensemble les conditions de vie qui leurs sont offertes, formant un « *groupe socioécologique* » (voir p. 36) ; les *facteurs décisifs* du succès sont la *constitution morphologique* (forme de vie) et la *constitution physiologique* (ELLENBERG, 1956).

Il est cependant rare que l'optimum physiologique (obtenu en culture pure), coïncide avec l'optimum écologique au sein de la biocénose (fig. 3.2, A) ; à cause de la compétition, l'optimum écologique est rejeté à droite ou à gauche de l'optimum physiologique, ou rejeté de part et d'autre formant une courbe à 2 sommets (fig. 3.2, D, C, B).

Un exemple classique est celui du *Pinus sylvestris* en Scandinavie décrit dès 1923 par CAJANDER. En plantations, cette espèce atteint son maximum de développement sur sol limoneux profond et frais, faiblement acide. Dans la nature, de tels sols sont couverts de forêts de *Fagus* et *Picea* ; les Pins sylvestres sont relégués sur des sols secs et filtrants, ou au contraire sur les sols gorgés d'eau et très acides de certaines tourbières. On a dit souvent que les Pins sylvestres ont une *préférence* pour ces sols extrêmes, il n'en est rien ; ce sont les seuls sols que leur laissent leurs compétiteurs, moins bien adaptés à des conditions extrêmes.

La position des Animaux dans la biocénose est beaucoup plus complexe du fait qu'ils se meuvent et que leur régime alimentaire est très variable.



**Fig. 3.2** Différences d'amplitude physiologique (en culture pure) et écologique (dans la nature) de divers groupes d'espèces, en fonction du pH. Traits pleins, amplitude écologique ; tireté, amplitude physiologique (d'après Ellenberg 1956).

ELTON (1926) a créé la notion féconde de *niche écologique* qui désigne à la fois une localisation et une fonction. La niche d'un animal est sa *place dans l'environnement abiotique, ses relations avec sa nourriture et ses ennemis* ; elle peut souvent être définie par la taille de l'animal et ses habitudes alimentaires.

Il y a un étroit parallélisme entre niches appartenant à des communautés homologues (*isocénoses*) très séparées dans l'espace (voir p. 148). ELTON donne pour exemple, d'une part le Renard arctique, qui dans sa région, se nourrit l'été d'œufs de Guillemots et l'hiver de restes de Phoques tués par les Ours blancs, d'autre part, l'Hyène d'Afrique qui mange un grand nombre d'œufs d'Autruche et vit largement des restes de Zèbres tués par les Lions.

La notion d'isocénose s'applique cependant surtout à des biocénoses établies sous climats équivalents : steppe russe et prairie américaine, landes arctiques et antarctiques, par exemple.

Dans une biocénose équilibrée, il n'existe théoriquement qu'une seule population déterminée par niche écologique, comme conséquence du phénomène darwinien de la sélection du mieux adapté dans la lutte pour l'existence. C'est ainsi qu'au cours de l'évolution, chaque espèce animale s'est modifiée en fonction de l'occupation d'une niche écologique particulière. Le processus est appelé « *rayonnement adaptif* ».

Quand les ressources sont pléthoriques, beaucoup d'espèces peuvent les utiliser, se nourrissant à une source commune de nourriture.

Si ces ressources sont insuffisantes, les espèces ségrègent dans les diverses niches auxquelles chacune est la mieux adaptée. La nature de la ségrégation peut être plus ou moins complexe. Par exemple, LAMPREY a montré que les grands herbivores, dans la Tarangire Game Reserve de la Tanzanie réalisent la ségrégation écologique par une combinaison de cinq lois différentes que voici (1963) :

- A. L'occupation de types différents de végétation ou d'habitats (Gnou, Buffle).
- B. La sélection de types différents de nourriture (mangeurs d'herbes, mangeurs de feuilles, mangeurs de feuilles et d'herbes).
- C. L'utilisation de strates différentes de nourriture dans la végétation. La possibilité de manger, sous ce climat très sec, un feuillage nourrissant mêlé d'épines, porté à plusieurs mètres au-dessus du sol, constitue une niche écologique occupée par la Girafe ; la possibilité de manger périphériquement les rameaux parfois feuillus qui tapissent extérieurement les fourrés d'*Acacia* type *mellifera* est une niche pour le Rhinocéros ; la possibilité de manger ces fourrés par l'intérieur est réservée à un petit ongulé qui réussit à s'y glisser, le Dikdik.

D. L'occupation d'aires différentes à la même saison (Zèbre et Gnou).

E. L'occupation de la même aire à différentes saisons (Gazelle de Grant et Gnou).

Il n'y a pas de raison pour que le concept de « niche écologique » ne soit pas appliqué aux plantes, avec peut-être une différence de critères dont *fonction* et *forme de vie* paraissent être les plus importants.

La compétition peut atteindre à une sorte d'équilibre plus ou moins stable, à une cohabitation appelée « association » (cohabitation dans la compétition) ; elle se comprend cependant mieux dans une *succession*, où des espèces généralement de plus en plus grandes, ou de mieux en mieux structurées, en étouffent d'autres pour prendre leur place, la biocénose évoluant alors vers son « *climax* » (voir p. 34-35).

## 6. - La phytosociologie

Le paysage d'une région déterminée est fait d'une mosaïque ou d'une zonation de groupements végétaux se reconnaissant à leur physionomie caractéristique.

On les range en **formations** : une formation est un groupement végétal qui doit sa physionomie particulière à la dominance d'un ou plusieurs types de **formes de vie** encore appelées *types biologiques*. Encore qu'il s'agisse d'une notion fort importante, il n'est pas possible d'utiliser la *formation* comme unité de base dans l'étude des phytocénoses, parce que, ne faisant pas appel à la taxonomie, elle n'est pas assez précise, et ne tient pas compte des données historiques du peuplement de la terre.

D'où l'emploi d'une unité plus petite : l'**association végétale** ; classiquement, c'est une phytocénose de *composition floristique déterminée*, présentant une physionomie uniforme et croissant dans des conditions stationnelles également uniformes.

L'association, où chaque espèce recherche son *profit exclusif*, est l'expression de la *concurrence vitale* et de l'*adaptation au milieu d'un groupe d'espèces*. Ainsi, à une station déterminée correspond une association déterminée ; à des stations différentes correspondent des associations différentes.

Dans la nature, une association déterminée doit se retrouver dans les diverses stations où les facteurs (facteurs de l'environnement, stationnels) lui conviennent, d'où la notion analytique concrète d'*Individu d'association* (s'observant dans la nature), et la notion synthétique d'*Association*, que certains veulent parfaitement abstraite.

D'où la recherche de **caractères analytiques** se déduisant de l'observation directe dans la nature, et dont le principal est le *degré d'abondance* (% de recouvrement) ou la biomasse des espèces composantes, et de **caractères synthétiques**, établis d'après un tableau

groupant les relevés des individus d'association étudiés. Une espèce *constante* est présente dans tous les individus de l'association considérée, mais se retrouve dans d'autres associations ; une espèce *fidèle*, sans être nécessairement constante, n'existe que dans l'association étudiée. En fait, il y a tous les degrés de constance et de fidélité, et il est rare qu'une espèce soit très fidèle ou très constante.

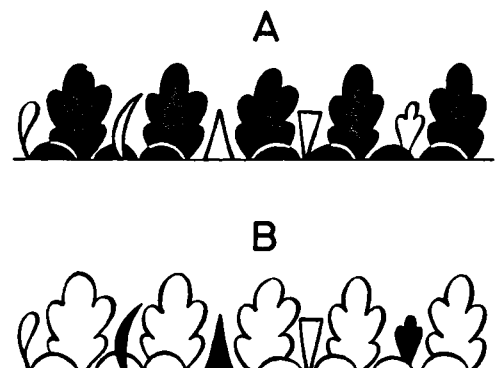
### 1. Tendances de la phytosociologie

Diverses tendances se sont développées, mettant l'accent tantôt sur la constance-dominance, tantôt sur la fidélité.

On peut ainsi parler d'*écoles* de phytosociologie ; les plus importantes sont celles d'Upsala et de Zurich-Montpellier qui étudient des végétations équilibrées apparemment statiques. Diverses autres écoles se basent principalement sur le dynamisme de la végétation.

#### 1) L'école d'Upsala (DU RIETZ 1921).

L'association est basée sur la *constance-dominance* (fig. 3.3, A) ; c'est une phytocénose stable, de composition floristique réellement homogène, dont chaque strate est caractérisée par des **constants-dominants**. Il s'ensuit que les divers individus d'une association sont, tant au point de vue physionomique que floristique, pratiquement superposables les uns aux autres. Une telle similitude fait de l'association elle-même une unité rigide, quasi mathématique, mais essentiellement analytique : même là où la flore est peu variée et le tapis végétal monotone, le nombre d'associations est énorme pour une surface restreinte ; dans la tourbière de Komosse, qui, en Suède couvre 40 km<sup>2</sup>, OSWALD (1924) a décrit 164 associations différentes. *Les strates étant considérées comme indépendantes,*



**Fig. 3.3** Comparaison schématique entre les concepts des écoles phytosociologiques d'Upsala et de Zürich-Montpellier. A. Upsala : en noir, constantes dominantes dans chaque strate.

B. Zürich-Montpellier : en noir, caractéristiques ; en blanc, compagnes.

on change d'association chaque fois qu'une strate d'un certain type est remplacée par une autre ; ainsi, les phytocénoses monostrates de buissons nains sur sol nu appartiennent à autant d'associations qu'il y a de buissons nains capables de dominer localement : association à *Calluna*, association à *Vaccinium uliginosum*, association à *Empetrum*, association à *Vaccinium vitis-idaea*, etc... Lorsque sous une strate d'arbrisseau nain dominant, par exemple *Calluna*, le sol est envahi d'une strate muscinale de composition variable, on considère qu'il y a autant d'associations que d'espèces cryptogamiques dominantes :

Association à *Calluna vulgaris-Cladonia sylvatica-rangiferina*.

Association à *Calluna vulgaris-Hylocomium parietinum*.

Association à *Calluna vulgaris-Sphagnum magellanicum*.

Association à *Calluna vulgaris-Sphagnum fuscum*. etc...

(Par la suite, des associations ainsi conçues ont été appelées **Sociations**.)

Les associations peuvent être ainsi réunies en *groupes d'associations*, eux-mêmes classés en *formations*, lesquelles constituent des unités phytosociologiques supérieures ; une *formation* est une entité naturelle composée des associations de même physiologie.

Il y a donc subordination de l'association (basée sur la composition floristique) à la formation (basée sur la physiologie) ; on change de critère en gravissant la hiérarchie.

Une association est désignée par le nom générique latin d'une espèce dominante ou caractéristique, suivi du génitif du nom spécifique : Fagetum sylvaticae, Caricetum lasiocarpae, Bidentetum tripartiti.

## 2) L'école de Zurich - Montpellier

ou école sigmatiste (\*) de FLAHAUT et BRAUN-BLANQUET (1915).

Le caractère auquel on attribue le plus d'importance est la *fidélité* (fig. 3.3, B) : *l'association est caractérisée par des espèces qui lui sont fidèles*. C'est un groupement végétal plus ou moins stable et en équilibre avec le milieu ambiant, caractérisé par une composition floristique déterminée dans laquelle certains éléments exclusifs ou à peu près (**espèces caractéristiques**) révèlent par leur présence une écologie particulière et autonome.

Ces espèces caractéristiques sont donc des *indicateurs* d'un milieu particulier c'est-à-dire qu'en dehors de *spécialistes* de conditions anormales (sols empoisonnés par des métaux lourds ou mal équilibrés chimiquement, ou asphyxiants, etc...), ce sont des

espèces *rare*s, vivant à la limite de leurs possibilités écologiques qui se confond souvent avec la limite de leur aire géographique ; elles peuvent se trouver dans les diverses strates dont l'interdépendance est ainsi reconnue.

D'une manière générale en écologie, le **degré de fidélité** des espèces à une association ou à un facteur déterminé permet de constituer les 6 groupes suivants :

1. Espèces *accidentelles*.
2. Espèces *accessoires*.
3. Espèces *préférées*.
4. Espèces *électives*.
5. Espèces *exclusives*.
6. Espèces *indifférentes*.

D'autre part, dans l'estimation de l'intensité et de l'amplitude d'un facteur limitant, la terminologie écologique utilise les préfixes : oligo-, oligomés-, méso-, mésoeu-, eu-, et eury-.

L'étude de l'Association ne peut se borner à l'inventaire floristique ; on doit s'efforcer de définir les conditions écologiques auxquelles elle correspond ; on doit établir le profil du sol sous-jacent ; on peut aussi dresser le *spectre biologique*, c'est-à-dire le % respectif des différentes formes de vie (système de RAUNKIAER, 1905).

L'esprit de classification et par là de synthèse qui anime cette école se manifeste encore dans le fait que la fidélité permet un classement hiérarchique linéaire réunissant les *associations dont l'affinité floristique traduit une écologie et un passé similaires* en unités phytosociologiques supérieures, *Alliances* (-ion), *Ordres* (-etalia) et *Classes* (-etea).

C'est-à-dire que pour établir le *degré relatif d'affinité* existant entre associations différentes, il est encore fait appel aux caractéristiques. On considère alors comme formant un *groupe* d'associations ou *Alliance* les associations qui ont une proportion notable de caractéristiques communes, qui sont les caractéristiques de l'Alliance. De même, un groupe d'alliances forme un *Ordre* et un groupe d'ordres une *Classe*.

Cette classification est donc basée sur un principe rigide qui consiste à employer le même critère (la composition floristique) dans toute l'échelle de la hiérarchie.

Voici, à titre d'exemple, un système sigmatiste des forêts caducifoliées d'Europe occidentale, emprunté à TÜXEN (1955) :

- Cl. Quercetea robori-petraeae : Chênaies de plaine à Bouleaux sur podzols.
- Cl. Querceto-Fagetea.
  - O. Prunetalia spinosae : lisières, halliers et haies. Salicion arenariae. Rubion, etc.
  - O. Fagetalia sylvaticae : forêt de Hêtres et forêts mixtes d'arbres nobles.
  - All. Alno-Padion : sols alluviaux.

(\*) De S.I.G.M.A. : Station internationale de géobotanique méditerranéenne et alpine dirigée à Montpellier par J. BRAUN-BLANQUET.

- All. Luzulo-Fagion : sols acides ;  
Luzulo-Fagetum.
- All. Asperulo-Fagion (= Eu-Fagion) : sols à humus doux sous climat montagnard.  
Phyllitido-Aceretum (Acereto-Fraxinetum) des ravins.  
Melico-Fagetum des sols plus plats.
- All. Cephalanthero-Fagion : sols calcaires.
- All. Carpinion : plaines de basse altitude.  
Acereto-Tilietum, ravins.  
Fraxinetum-Ulmetum, sols frais.  
Querceto-Carpinetum, sols secs.
- O. Quercetalia pubescenti-petraeae : forêts claires et sèches des climats subméditerranéens à oroméditerranéens.
- All. Quercion pubescenti-petraeae.  
Querceto-Lithospermetum.

### 3) L'école esthonio-américaine (LIPMAA).

Pour LIPMAA (1933), qui se base sur le principe de l'indépendance des strates au sein de la phytocénose, les synusies, ou « associations unistrates » sont les seuls groupements qu'on puisse considérer comme les unités élémentaires de la végétation. Elles sont caractérisées tant par leur composition floristique que par leur écologie et par la forme de vie dominante. La végétation multistrate est un ensemble plus ou moins compliqué d'associations unistrates.

### 4) Les écoles dynamistes

Elles sont basées sur le phénomène de succession (fig. 3.1).

#### 1. Le système de CLEMENTS (1916).

Pour CLEMENTS, le *climax* est considéré comme un organisme complexe inséparablement lié à son climat. Il est la principale *unité de végétation* et forme la base de la classification naturelle des groupements végétaux.

La succession qui part du substrat dénudé pour aboutir au *climax*, et qui englobe tous les stades, depuis les pionniers, est une *sère* ; le cours normal d'une *sère* va de la dénudation à la stabilisation ; suivant que le stade initial est sec, ou au contraire, frais ou humide, on a affaire à une *xérosère* ou à une *hydrosère*.

Une *sère* correspondant à une succession primaire est une *prisère*, aboutissant au *climax* proprement dit, qui est le *climax* idéal. Une *sère* correspondant à une succession secondaire est une *subsère*, aboutissant au *climax* potentiel. Il est fréquent qu'un stade précédant immédiatement ce *climax* dans la *sère* se prolonge suffisamment pour paraître permanent : cela peut être dû à un développement extrêmement lent de la succession, ou à la permanence d'un facteur empêchant l'apparition du *climax* ; ce stade particulier est un *subclimax*. Très fréquents sont les *subclimax* constitués par des pyrophytes et entretenus par des incendies répétés : *subclimax* de *Pinus meso-*

*geensis* sur sols acides, et de *Pinus halepensis* sur sols calcaires dans le Sud de la France, *subclimax* de *Pinus sylvestris* dans les montagnes méditerranéennes. En Amérique du Nord, chaque grande région a sa forêt de Pins *subclimax* particulière :

- *Pinus rigida*, *virginiana* et *echinata* dans l'Est ;
- *Pinus banksiana* dans le Nord ;
- *Pinus radiata*, *muricata* et *tuberculata* sur le versant pacifique ;
- *Pinus palustris* et *taeda* le long du golfe atlantique, etc...

L'action humaine peut aussi amener une modification importante de la flore primitive par l'introduction d'espèces exotiques qui s'adaptent si bien à la région qu'elles conduisent à un *disclimax* ; telle l'invasion des vastes parties semi-désertiques de l'Australie par le Figuier de barbarie.

Dans le système de CLEMENTS, l'unité de végétation, correspondant au *climax* général d'un territoire, est la *formation*, par exemple, la formation à *Quercus-Fagus*, forêt caducifoliée des plaines de l'Ouest ; elle est caractérisée par des espèces *perdominantes* que l'on retrouve dans toute son étendue : 8 espèces de *Quercus* et 4 espèces de *Carya*. Suivant les principaux types de climats régionaux, la formation est alors divisée en sous-unités, les *associations*, caractérisées par la dominance locale de 2 ou plusieurs espèces dans la strate supérieure. Ainsi la formation à *Quercus-Fagus* comprend aux U.S.A. :

- l'association à *Quercus-Castanea dentata* ;
- l'association à *Fagus-Acer saccharum* ;
- l'association à *Quercus-Carya* (fig. 3.1).

De même, la prairie est la formation à *Stipa-Buteloua*, le Sagebrush du grand Bassin est la formation à *Atriplex-Artemisia*, et le Chaparall des climats méditerranéens est la formation à *Quercus-Ceanothus*.

#### 2. L'école de Toulouse (GAUSSEN, REY, 1933-1955).

En France, le dynamisme qui marque le tapis végétal de son empreinte constante a été étudié avec une profondeur et une originalité inégalables par KÜNHOLTZ-LORDAT (1923) dans sa théorie sur la végétation des dunes du golfe du Lion. Toute la carrière ultérieure d'un homme hélas isolé est marquée par des ouvrages dont les titres sont des programmes : « La terre incendiée », « La cartographie parcellaire », « L'écran vert » ; autant d'ouvrages d'une actualité brûlante que chacun devrait lire, dont chacun devrait s'inspirer ; ouvrages que l'on ne peut résumer tant chaque ligne en est importante.

Parallèlement, se développaient à Toulouse les recherches non moins originales de GAUSSEN et de ses élèves, basées sur la végétation des Pyrénées ; elles ont donné lieu à des méthodes et techniques de cartographie de l'environnement, dont on doit espérer

la généralisation dans le monde. Nous voudrions expliquer brièvement le système phytosociologique de GAUSSEN-REY (1933-1955).

Dans les pays tempérés à action humaine intensive, il n'existe guère que des successions secondaires menant aux climax potentiels (plésioclimax) qui sont, le plus souvent, forestiers.

Schématiquement, il existe deux types de séries : régressive sous l'action de l'homme (par exemple, forêt → lande → pelouse → culture) ; progressive sous l'action de la nature (par exemple : culture abandonnée → pelouse → lande → forêt),

Les divers stades d'une série progressive (ou *phyllum*) correspondent à des formations de plus en plus élevées quant à la taille des espèces dominantes : on peut constituer une échelle de 0 à 10 allant du sol nu à la forêt développée. 1 et 2 représenteront par exemple, des *pelouses ou steppes* ; 3, 4 et 5 des formations de *sous-arbrisseaux* (landes, garrigues), 7 des formations d'*arbrisseaux*, 9 des formations d'*arbustes*, 10 la *forêt climax* ; ces formations sont des *synécies*, groupements de physionomie déterminée, visibles sur le terrain. Les *synécies*, qui forment les divers stades d'une série évolutive déterminée, ont une composition floristique déterminée : ce sont des *symphyties* (planche 3).

Dans une contrée déterminée, il y a autant de séries qu'il y a de types de forêts climax : en France, série du Chêne vert, série du Chêne blanc, série du Chêne sessile et pédonculé, série du Hêtre, série du Sapin, etc.

Dans les plaines, ces séries s'échelonnent du Nord au Sud à des intervalles souvent très écartés (*ceintures*) ; dans les montagnes, elles forment des *étages de végétation* beaucoup plus rapprochés (planche 4).

On doit à GAUSSEN et à ses collaborateurs, des procédés cartographiques fort originaux. Chaque série ou étage reçoit une couleur correspondant à son écologie. Le choix des couleurs est basé sur le principe selon lequel deux séries voisines doivent avoir des couleurs voisines. Ce principe peut être assez rigoureusement respecté si l'on utilise la gamme des couleurs de l'arc-en-ciel. Pour attribuer des couleurs, on peut se rapporter à une synthèse graphique des influences du milieu :

jaune : soleil,  
noir : ombre,  
bleu : humidité,  
noir : nébulosité,  
rose : lumière de haute montagne,  
rouge : chaleur.

Voici, par exemple, les couleurs des principales séries de la végétation de la France, obtenues par superposition des teintes correspondant aux facteurs écologiques dominants :

rouge : olivier-caroubier,

orangé : chêne-liège (rouge + jaune),  
jaune : chêne vert,  
vert : chênes caducifoliés (jaune + bleu),  
bleu : hêtre,  
indigo : sapin (bleu + noir),  
violet : pin sylvestre—pin à crochets (bleu + rose),  
noir : épicea,  
rose : séries alpines.

Les diverses *synécies* qui composent un *phyllum* ont sur carte, la couleur de ce *phyllum*. Elles sont distinguées typographiquement :

les stades herbeux, par un pointillé,  
les stades d'arbrisseaux, par des hachures,  
les stades d'arbustes, par des croisillons,  
le stade forestier climax par la teinte plate.

Les champs et cultures sont laissés en blanc, mais portent des signes conventionnels et des chiffres indiquant le type de culture et son importance.

Le schéma représenté planche 3, devenu classique, permet de comparer pour la France, les conceptions dynamiques de l'école de Toulouse et les conceptions floristiques de l'école de Montpellier.

Dans les conceptions dynamiques de GAUSSEN, on classe ensemble dans une même unité qui est la série, tous les groupements végétaux (*symphyties*) qui appartiennent à cette série, depuis la pelouse basse et lâche jusqu'à la forêt haute et dense, même si ces deux groupements n'ont dans leur composition floristique aucune espèce en commun ; dans cette classification « verticale », le passage entre stades successifs est progressif, à cause de la lutte que se livrent *espèces édifcatrices et espèces conservatrices*.

Dans le système de Montpellier, une classification « horizontale » permet de grouper, dans un système d'associations, d'alliances, ordres et classes, des formations similaires de séries diverses qui ont en commun certaines espèces fidèles ou caractéristiques.

Cette comparaison montre bien qu'un système naturel de classification des groupements végétaux devrait à la fois être basé sur les séries dynamiques et sur les affinités écologiques et floristiques des associations, c'est-à-dire être un système pluridimensionnel.

Pour arriver à une solution exacte du problème, il faut pouvoir raisonner dans un espace à  $n$  dimensions, et utiliser des ordinateurs électroniques pour établir les relations multilatérales existant entre espèces ou groupements végétaux. C'est ce qui se fait aujourd'hui à Montpellier (GODRON, POISSONNET) ; LIETH a établi en Caroline du Nord (U.S.A.) une première carte d'associations forestières établie par un ordinateur. Cependant, en phytosociologie, bien des développements intéressants sont encore possibles, et nécessaires, sans le recours aux hautes mathématiques. Pour une étude critique de la phytosociologie et de son épistémologie, voir GUINOCHE (1973).



## 5) Groupes socioécologiques, associations stationnelles, associations régionales. Importance de la topographie

1) L'affinité sociologique. Une réponse aux critiques souvent adressées à la phytosociologie classique se trouve dans des conceptions et méthodes basées sur l'affinité sociologique entre espèces, énoncées en 1930 par DU RIETZ.

Le concept d'affinité sociologique englobe toutes les tendances biologiques, biogéochimiques, mésologiques, géographiques et autres qu'ont certaines espèces de Plantes à se grouper dans la nature ; par exemple :

- plantes des sols décalcifiés très acides ;
- plantes des sables calcaires mouvants ;
- plantes des sols salés ;
- plantes des milieux ombragés sur mull, mor, moder ;
- plantes des milieux arides sur croûtes gypseuses, etc.

2) Le groupe socioécologique (DUVIGNEAUD, 1946, 1949) est, dès lors, un ensemble d'espèces ayant entre elles une affinité sociologique plus ou moins grande, marquée par une *tendance à se rassembler* dans un biotope déterminé, c'est-à-dire dans des conditions de milieu déterminées ; le groupe a une ampleur déterminée par son histoire, et ne se conçoit que dans la ceinture de végétation où il s'est formé, lors de vicissitudes écologiques diverses (migrations, phénomènes d'isolement géographique, etc.), dans certains cas, il n'est pas sans rapports avec les caractéristiques d'Alliance ou d'Ordre des systèmes sigmatistes (fig. 3.4).

DUCHAUFOR (1957) a rassemblé en « groupements écologiques » les plantes herbacées des sols forestiers qui se répartissent suivant les trois facteurs :

- teneur en bases et en éléments nutritifs,
- économie de l'eau,
- aération.

Or, ces trois facteurs peuvent être facilement intégrés dans le type d'humus « qui dépend d'eux étroitement et qui constitue en quelque sorte le meilleur test biologique permettant de caractériser la station ».

DUCHAUFOR établit ainsi pour les forêts de la Lorraine, 11 groupements écologiques, caractérisés entre autres :

- du mull actif,
- du mull calcique,
- du mull forestier,
- des « moder » acides,
- de l'humus brut,
- de l'anmoor calcique.

Pour l'établissement d'une carte de la végétation forestière potentielle de la Lorraine, DUVIGNEAUD

et TANGHE ont repris ce système en le modifiant quelque peu par certaines observations nouvelles.

Afin de rapprocher par la couleur, les groupes écologiquement apparentés, le choix des couleurs s'inspire de leur succession dans l'arc-en-ciel. Les groupes socioécologiques dominants et leur couleur caractéristique sont les suivants (planche 7) :

A. De la plus grande richesse à la plus grande pauvreté, sur sols relativement secs, à secs.

1. Le groupe du mull calcique (surtout arbustes calcicoles subméditerranéens) allié au groupe du mull forestier : vermillon. *Mercurialis perennis* atteint ici, en Lorraine belge, son très grand optimum de développement.
2. Le groupe du mull forestier seul : orangé.
3. Le groupe du mull forestier allié à une grande abondance de la Luzule blanche et de *Poa chaixii* : jaune cadmium. Abondance de *Galeobdolon*, *Melica uniflora*, *Milium effusum*, *Asperula odorata*, etc.
4. Le groupe du moder (flore de la chênaie sub-atlantique) : jaune citron ; Muguet et Maianthème forment souvent un tapis subcontinu. Luzule blanche toujours abondante.
5. Le groupe du mor (surtout Myrtille et *Deschampsia flexuosa*) : vert-jaune.

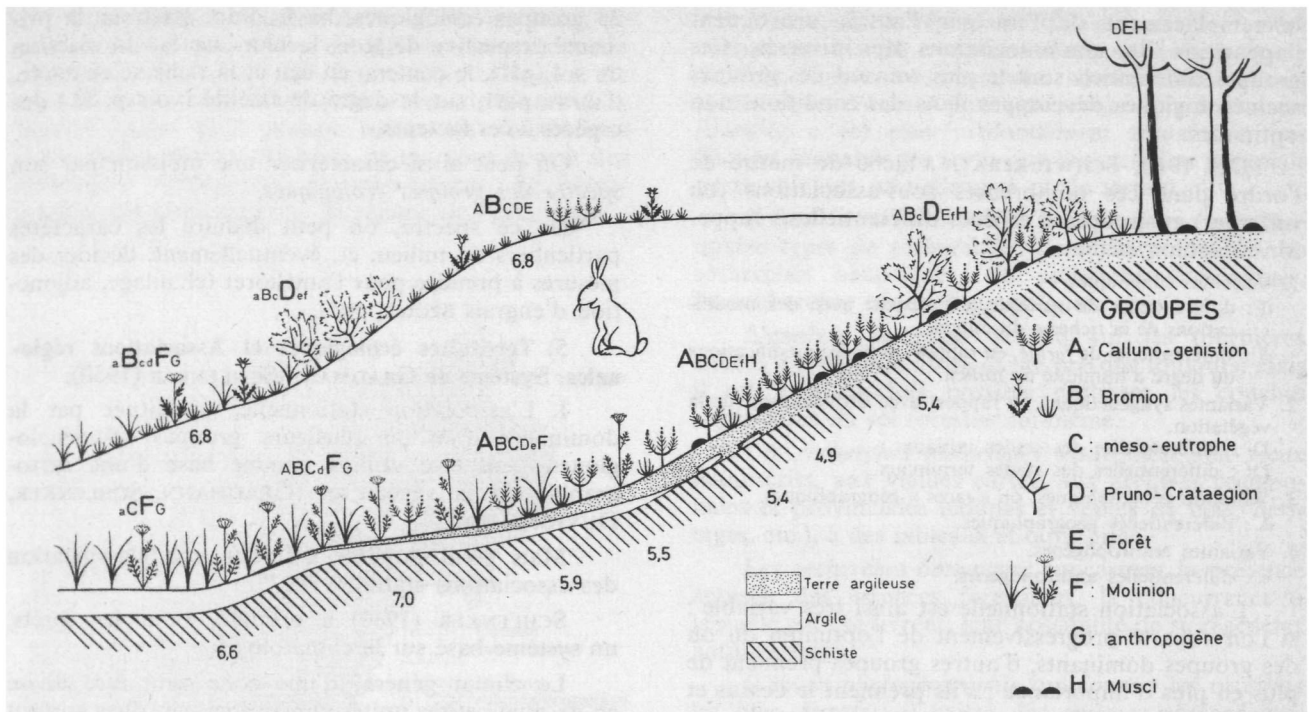
B. Pour les sols frais.

1. La fraîcheur riche du sol, marquée par l'abondance du groupe du mull actif, nitrophile (*Arum*, *Ficaria*, *Adoxa*, *Primula elatior*, etc...) est indiquée par l'addition d'une composante noire (une ou deux intensités suivant que le sol est léger ou lourd) ; les sols lourds apparaissent ainsi plus foncés.
2. La fraîcheur acide (groupe *Carex* div. sp., *Juncus effusus*, *Molinia*) est représentée par une composante brune, ajoutée au vert du moder ou du mor (teintes olives).

C. La fraîcheur des hêtraies de l'étage du Hêtre est marquée par une composante bleue ; cette couleur de l'eau pure peut aussi être utilisée pour désigner une podzolisation très avancée.

La planche 6 représente un transect qui permet à la fois de dépister les groupes socioécologiques (voir p. 40) et de montrer comment ceux-ci s'intriquent en Associations stationnelles distinctes. Le transect choisi présente l'avantage de recouper, sur une petite distance, la plupart des roches-mères et sols correspondants dans la Lorraine belge.

On voit que l'importance relative des divers groupes en un endroit, donne des renseignements immédiats sur les propriétés essentielles du sol, correspondant à un groupement forestier déterminé (Carte planche 7).



**Fig. 3.4** Représentation schématique d'un paysage de Famenne (Belgique) montrant l'enchevêtrement des groupes socio-écologiques et la constitution par ceux-ci des groupements végétaux.

La composition de ces groupements est représentée par une formule, où l'importance de chacun des groupes est indiquée par la grandeur et la grosseur du caractère qui le représente.

Les chiffres indiquent les valeurs du pH (d'après Duvigneaud, 1946).

La planche 5 montre que, parfois, on trouve dans la nature des gradients simples au long desquels les espèces se succèdent selon leur optimum écologique particulier (A) : espèces des vases salées des schorres et slikkes des estuaires. Mais lorsque la complexité s'établit, ces espèces se groupent souvent sous la houlette d'une espèce particulièrement sociale, et le paysage se structure pédologiquement et floristiquement ; groupes socioécologiques et groupements végétaux organisés apparaissent (B). La notion d'écosystème se dégage.

On pourrait montrer des phénomènes semblables dans la constitution des tourbières.

### 3) L'association stationnelle et sa variabilité.

Dans la nature, le tapis végétal est formé de groupes socioécologiques enchevêtrés à la manière des fils qui trament un tissu. Suivant que, en fonction des conditions stationnelles, tel ou tel groupe domine, se forme tel ou tel groupement végétal, qui peut avoir la valeur d'une association (fig. 3.4).

Chaque groupe possède une amplitude écologique plus ou moins large, au-delà de laquelle il se dissocie, s'appauvrit ou disparaît. Certains groupes qui atteignent un maximum de développement et de vitalité des espèces qui le composent pour un ensemble de

conditions écologiques et géographiques déterminées, forment le noyau caractéristique d'une *association*, dont, fréquemment, ils fixent aussi la physionomie (planches 5, 6). Les groupes socioécologiques dominants *indiquent* en même temps, la nature des principaux facteurs stationnels limitants. D'où le terme d'*association stationnelle* créé en 1942 par SCHLENKER (1960).

Les groupes socioécologiques dominés, dispersés dans la biomasse des dominants, sont tout aussi intéressants à considérer : ils indiquent, par leur présence, une tendance à une modification de tel ou tel facteur limitant (par exemple, la présence d'un groupe « sec » au sein d'une association humide, peut indiquer une tendance de celle-ci à se dessécher ; la présence d'un groupe nitratophyte dans une association oligotrophe indiquera une tendance à une eutrophication, etc...). On s'efforce donc de rechercher, au sein de l'association stationnelle, un maximum de valeur indicatrice des divers groupes qui la forment.

En fait, l'utilisation des groupes socioécologiques permet de débrouiller le problème souvent très complexe de la *variabilité de l'association végétale*. L'association varie en effet dans toutes les directions que lui permettent son amplitude écologique et géographique ; cette variation se marque par le jeu de « groupes différentiels » dont l'addition, le retrait,

le remplacement de l'un par l'autre, provoquent l'apparition de sous-associations très diverses. Ces groupes différentiels sont le plus souvent des groupes socioécologiques développés dans des conditions non optimales.

Dès 1940, SCHWICKERATH a tâché de mettre de l'ordre dans ces nombreuses sous-associations (ou *variantes*) et groupes d'espèces différentielles ; rappelle ici son système :

1. Variantes édaphiques.
  - d : différentielles de *variante*, en rapport avec des modifications de la richesse du milieu.
  - δ : différentielles de *forme*, en rapport avec des modifications du degré d'humidité du milieu.
2. Variantes syngénétiques, en rapport avec le dynamisme de la végétation.
  - Di : différentielles des stades initiaux.
  - Dt : différentielles des stades terminaux.
3. Variantes géographiques, ou « races » géographiques.
  - Δ : différentielles géographiques.
4. Variantes anthropogènes.
  - α : différentielles anthropogènes.

L'association stationnelle est ainsi très variable : si l'on s'écarte progressivement de l'optimum du ou des groupes dominants, d'autres groupes prennent de plus en plus d'importance ; s'ils prennent le dessus et réussissent à constituer un noyau dominant, l'association sort de son cadre écologique, et on passe à une autre association.

L'association écologique définie par sa variabilité devient une *notion dialectique basée sur des caractéristiques mobiles*. Les variations de l'association déterminent l'amplitude écologique de l'association, sa parenté avec les associations voisines et sa position dans les séries évolutives ; l'association ainsi considérée se trouve placée dans un réseau pluridimensionnel, dont elle occupe un des nœuds (« nodum » de POORE).

Dans ses études sur la végétation de la Tunisie méridionale, LE HOUÉROU a en quelque sorte codifié la variabilité inhérente à chaque association en réalisant pour cette dernière son *écogramme* caractéristique.

#### 4) Assemblages d'espèces indicatrices des conditions de milieu.

Ces assemblages ont été introduits en phytosociologie par ELLENBERG en 1950. Il est utile de faire la distinction entre groupes socioécologiques résultant de l'histoire du peuplement et simples assemblages d'espèces indicatrices. Dans ce dernier cas on s'est efforcé de grouper les espèces en fonction de leur comportement vis-à-vis d'un facteur du milieu pris isolément, comme par exemple le degré d'acidité du sol, ou l'intensité de l'éclairement (plantes acidophiles ou basiphiles, plantes sciadophiles ou héliophiles) : on obtient les groupes écologiques d'ELLENBERG (1950).

ELLENBERG peut ainsi classer les mauvaises herbes des moissons, dans l'Allemagne du Sud-Ouest, en

25 groupes écologiques, basés d'une part sur la primauté respective de trois facteurs isolés : la réaction du sol (pH), le contenu en eau et la richesse en azote, d'autre part, sur le degré de fidélité (voir p. 33) des espèces à ces facteurs.

On peut ainsi caractériser une moisson par son *spectre des groupes écologiques*.

De ce spectre, on peut déduire les caractères particuliers du milieu, et, éventuellement, décider des mesures à prendre pour l'améliorer (chaulage, adjonction d'engrais azotés, etc.).

#### 5) Territoires écologiques et Associations régionales. Système de GRADMANN-SCHLENKER (1950).

1. L'association stationnelle, constituée par la dominance d'un ou plusieurs groupes socioécologiques, peut être utilisée comme base d'une cartographie de la végétation (GRADMANN, SCHLENKER, DUVIGNEAUD).

Mais est-il possible d'établir une classification des associations stationnelles ?

SCHLENKER (1960) a proposé, pour les forêts, un système basé sur la climatologie.

Le climat général d'une zone peut être divisé en de plus petites unités climatologiques dues surtout à la topographie.

La différenciation (fig. 3.5) peut être due :

1. A des différences progressives d'altitude : différenciation en *climats régionaux*.
2. A la présence de montagnes présentant une succession altitudinale rapide de *climats de zonation verticale* ; avec influence souvent non négligeable des adrets et des ubacs.

A chacune de ces petites unités climatologiques (« Bezirksklima ») correspond un domaine de développement végétal particulier (« Wuchsbezirk »). Chacun de ces domaines végétaux est caractérisé, au point de vue forestier, par son association régionale.

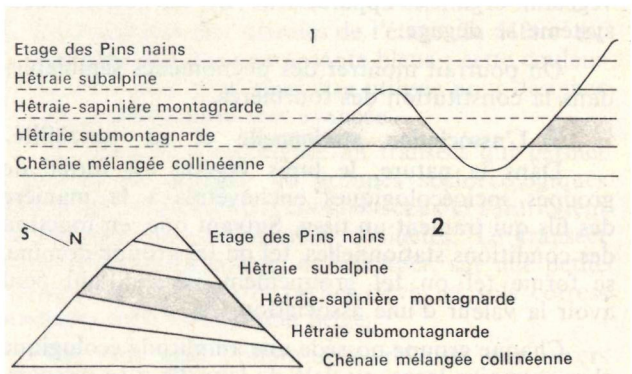


Fig. 3.5 Associations régionales et stationnelles dans le Sud de la R.F.A. (d'après Schlenker 1960). (Pour explications, voir texte.)



L'association régionale est la forêt naturelle, ou tout au moins potentielle, en équilibre avec le climat considéré : c'est donc un climax, mais complexe, un tapis forestier bigarré tel qu'il se verrait d'un avion, bigarré parce qu'il groupe toutes les associations stationnelles correspondantes, et qui sont dues à des différences écologiques de microclimat, de pétrographie des roches-mères, de régime de l'eau, etc.

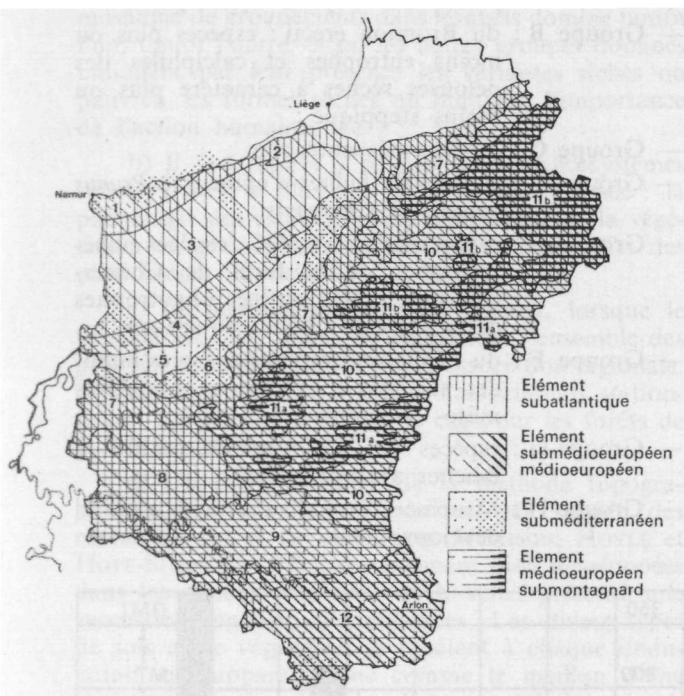


Fig. 3.6 Carte des associations régionales du Sud-Est de la Belgique (d'après Duvigneaud et Tanghe, 1963). Échelle : 1/1 500 000.

1. Pays meusien : Chênaie ou Hêtraie-Chênaie.
2. Ardenne condrusienne et contreforts de l'Ardenne : Chênaie à Bouleau à caractère subatlantique.
3. Condroz : Chênaie-Frênaie à Coudrier à caractère méditerranéen.
- 4-5. Famenne proprement dite : Chênaie à Charme famennienne à caractère subatlantique.
6. Région famennienne calcaire (Caletienne) : forêt mélangée riche en Hêtre à caractère subméditerranéen.
7. Ardenne atlantique : Hêtraie - Chênaie à Charme subatlantique - submontagnarde.
8. Ardenne occidentale : Hêtraie - Chênaie à Houx submontagnarde - subatlantique.
9. Ardenne méridionale : Hêtraie submontagnarde - méditerranéenne, relativement riche en Charme.
10. Ardenne centre-orientale : Hêtraie submontagnarde.
11. Haute-Ardenne :
  - a) Hêtraie montagnarde : landes et tourbières à caractère peu océanique.
  - b) Hêtraie montagnarde subatlantique : landes et tourbières à caractère nettement océanique.
12. Lorraine belge : Hêtraie - Chênaie à Charme méditerranéenne.

L'association régionale, qui est principalement caractérisée par la composition naturelle de sa strate arborée, apparaît cependant comme une notion synthétique, d'autant plus synthétique que le couvert forestier a été plus profondément transformé par l'action humaine, de sorte que l'association régionale ne se voit que partiellement sur le terrain.

Il faut la reconstituer, et pour ce faire, on utilise quatre types de recherches : l'analyse pollinique, les recherches historiques, les recherches botaniques, les recherches phytogéographiques.

L'analyse pollinique se fait sur les tourbières situées à proximité : il en existe presque toujours, mais il est aussi parfois possible d'utiliser les couches supérieures du sol forestier lui-même.

Les recherches historiques s'adressent aux vieux manuscrits, aux vieilles cartes, aux archives communales et provinciales (coupes et ventes de bois, héritages, etc.), à des tableaux et tapisseries.

Les recherches botaniques concernent la présence actuelle des essences forestières, la concurrence à laquelle elles se livrent, leur possibilité de se régénérer naturellement.

C'est la phytogéographie qui fournit les résultats les plus directs ; il existe des groupes phytogéographiques indicateurs du climat boréo-atlantique, aquitanien, pyrénéo-cantabrique, baltico-rhénan, alpien-ligurien, etc. (GAUSSEN, 1933).

DUVIGNEAUD et TANGHE ont divisé la Moyenne et Haute-Belgique en 11 associations régionales représentées figure 3.6. Ils ont dû faire appel à des caractéristiques négatives, comme par exemple l'absence d'*Ilex aquifolium* dans certaines des associations régionales décrites.

La figure 3.5 donne la liste des associations régionales de l'Allemagne du Sud.

2. L'association régionale se décompose en associations stationnelles correspondant aux divers types de milieux possibles : sols plats ou pentus, légers ou lourds, secs, frais ou gorgés d'eau, etc.

Ces associations stationnelles sont caractérisées par les groupes socioécologiques qui les composent.

3. Les associations stationnelles sont parfois remplacées par des plantations. Celles-ci peuvent être à leur tour classées écologiquement par leur type de strate au sol ; de même, les divers stades de dégradation peuvent être mis en évidence par les modifications de la flore herbacée.

Exemple pour l'Allemagne du Sud :

Plantation d'Épicéas, sur argile acide, à *Oxalis-Carex brizoides*.

Par dégradation et acidification progressantes

↓ Type à *Oxalis* — *Myrtillus*.

↓ Type à *Myrtillus* — *Sphagnum*.

↓ Type à *Sphagnum*.

4. Enfin, il est important de noter l'intérêt pratique de l'utilisation des groupes socio-écologiques dans l'évaluation des rendements, qui se fait aussi bien pour les forêts naturelles ou semi-naturelles que pour les plantations dérivées.

L'association stationnelle forestière axée sur les groupes socioécologiques est en fait une généralisation du « type forestier » de CAJANDER (1903), notion créée par son auteur pour les forêts de résineux finlandaises à flore idéalement simple (fig. 3.7).

Le type forestier de CAJANDER, caractérisé par les dominantes de sa strate au sol, a une productivité déterminée, et a d'ailleurs été conçu comme un moyen simple et peu coûteux d'estimer celle-ci.

5. L'association stationnelle, dans le contexte de son association régionale, annonce l'écosystème.

## 2. Topographie et mise en évidence des groupes socioécologiques.

### Approche de l'écosystème.

a) L'étude des groupes socioécologiques se fait en utilisant des paysages végétaux hétérogènes, permettant l'observation d'un grand nombre de milieux très différents en un terroir suffisamment restreint pour qu'on puisse considérer que les conditions climatiques y sont égales partout. Dans une région à relief plus ou moins accidenté, le développement du sol et de la végétation, en un endroit, est principalement déterminé par la topographie locale, celle-ci agissant sur la température et sur les mouvements de l'eau et sur ceux des particules du sol.

La topographie est ainsi la cause principale de l'existence de toute une série de biotopes différents où les espèces se groupent suivant leur écologie propre. L'étude comparée de la flore de ces différents biotopes permet ainsi la délimitation des groupes socioécologiques ; pour ce faire, on réalise des transects à travers le paysage étudié : par exemple la coupe transversale d'une vallée (planche 6), ou la coupe Nord-Sud d'une colline ou d'une chaîne de montagnes. Il est souvent bien utile de faire précéder le transect par un croquis panoramique (fig. 3.8, 2).

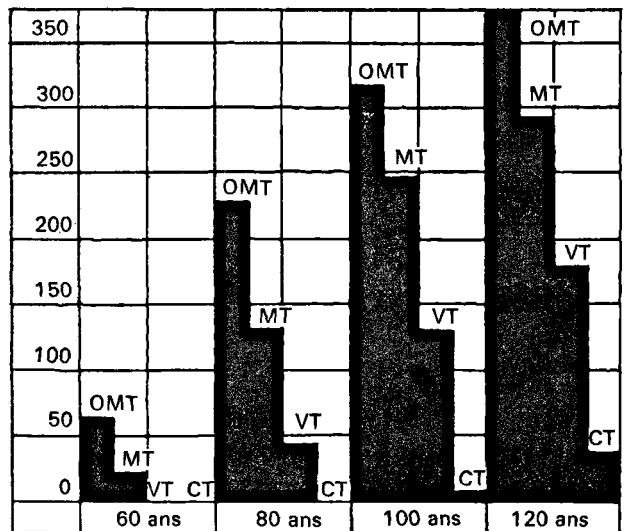
La figure 3.4 représente le transect ayant servi à DUVIGNEAUD (1946) pour illustrer la théorie des groupes socioécologiques : flanc Nord-Ouest d'un coteau schisteux (schistes alternant avec des calcschistes frasniens) dans la dépression famennienne au Nord-Est de Marche (Belgique).

La pente est assez forte (5 à 15 %). La roche-mère se décompose superficiellement en une terre brune, argileuse, dont le pH varie en fonction de la teneur en calcaire de la roche-mère. Au sommet du coteau, qui porte un *Querceto-Carpinetum* bien développé, cette terre est assez profonde, mais sur la pente son épaisseur décroît rapidement vers le bas et

elle est progressivement remplacée par une couche d'argile compacte, grisâtre (pseudogleyifiée), de plus en plus épaisse ; dans la dépression, cette couche d'argile atteint une épaisseur de 60 cm et est très humide et fortement gleyifiée.

Les groupes socioécologiques suivants se partagent le terrain :

- Groupe A : du Calluno-Genestion : espèces acidophiles des bruyères océaniques ;
- Groupe B : du Bromion erecti : espèces plus ou moins eutrophes et calciphiles des pelouses sèches à caractère plus ou moins steppique ;
- Groupe C : espèces mésoeutrophes ;
- Groupe D : espèces du hallier d'épineux à *Prunus spinosa* et *Crataegus* ;
- Groupe E : espèces forestières (QC : espèces eumésotrophes de la forêt de Chênes-Charmes ; QB : espèces oligotrophes de la forêt de Chênes-Bouleaux) ;
- Groupe F : du Molinion : espèces des prés humides sur sols tourbeux ou humifères méso- ou eutrophes ;
- Groupe G : espèces des pâturages et prairies à faucher anthropogènes ;
- Groupe H : Muscinées formant des tapis à grand développement.



**Fig. 3.7** Productivité de *Pinus sylvestris* en Finlande, dans des forêts d'âges divers, estimée d'après le type de strate au sol. La productivité est estimée par le nombre à l'hectare d'arbres dont le diamètre à 1,30 m dépasse 28 cm. (D'après Cajander et Ilvessalo, 1921.)

OMT = type à *Oxalis* et Myrtille ; MT = type à Myrtille ; VT = type à Airelle (*Vaccinium vitis-idaea*) ; CT = type à *Calluna*.

Les facteurs biotiques, Homme (incendie, fauchage, animaux domestiques) et surtout *Lapin*, ont une influence prépondérante pour empêcher le développement du groupe E et la constitution par celui-ci d'un climax forestier ; ces facteurs biotiques déterminent la formation d'un paysage à végétation basse, fait de pelouses et de landes, entrecoupées de massifs épineux. La figure 3.4 montre comment les 7 groupes socioécologiques se mélangent pour former une mosaïque de groupements dans lesquels domine tantôt l'un, tantôt l'autre, et où les autres groupes dominés indiquent par leur présence les variantes riches ou pauvres, les formes sèches ou humides, l'importance de l'action humaine, etc.

b) Il y a intérêt à ce que certains écosystèmes soient visités à plusieurs moments de l'année ; la phénologie des espèces, le développement de la végétation en phénophases successives sont en effet des phénomènes importants.

c) La méthode du transect permet, lorsque le transect est bien choisi, de déterminer l'ensemble des groupes socioécologiques d'une association régionale, et d'élaborer ainsi un système d'associations stationnelles. La planche 6 illustre le cas pour les forêts de la Lorraine belge.

d) Un cas particulier de la méthode topographique du transect est constitué par l'étude des *catena* du sol et de végétation (MORISON, HOYLE et HOPE-SIMPSON, 1948), spécialement bien développées dans les régions tropicales où le relief présente une succession régulière d'ondulations. Les divers types de sols et de végétation se répètent à chaque ondulation, qui apparaît donc comme le maillon d'une chaîne (*catena*) ; l'étude d'une ondulation particulière permet le dépistage des types de sol et celui des groupes socioécologiques ; l'étude de la *catena* en général permet les répétitions et les recoupements nécessaires pour asseoir solidement les groupes dépistés.

D'une manière très générale, on peut distinguer dans une *catena* :

- les sols des sommets, ou *complexe éluvial* ;
- les sols des pentes, ou *complexe colluvial* ;
- les sols des fonds, ou *complexe illuvial*.

Un cas étudié par DUVIGNEAUD (1953) est celui de la *catena* des Makanga, au Bas-Zaïre (fig. 3.8).

Il existe, au Bas-Zaïre, des régions assez étendues où le relief est fait d'ondulations successives découpant

le paysage en une succession interminable de mamelons rougeâtres, arides, à sols appauvris, souvent compacts ou graveleux, séparés par des dépressions plus fraîches et plus fertiles ; ce relief est aujourd'hui couvert d'un système de savanes résultant de la dégradation anthropogène progressive d'un système de forêts denses ; ces savanes sont si variées, que les principaux groupes écologiques qui les forment peuvent permettre la compréhension phytosociologique de l'ensemble des savanes du Bas-Zaïre.

Les horizons du sol sont les suivants :

- 1) 1 à quelques mètres de « limon » jaune ou rougeâtre, finement sablo-argileux, recouvrant le pays comme d'un manteau ;
- 2) 0,5 à quelques mètres de grenaille limonitique, avec au-dessus ou en dessous un lit de débris de quartz ou de galets roulés (*stone-line*) ;
- 3) terre argilo-sableuse profonde, rouge, résultant de l'altération de la roche-mère.

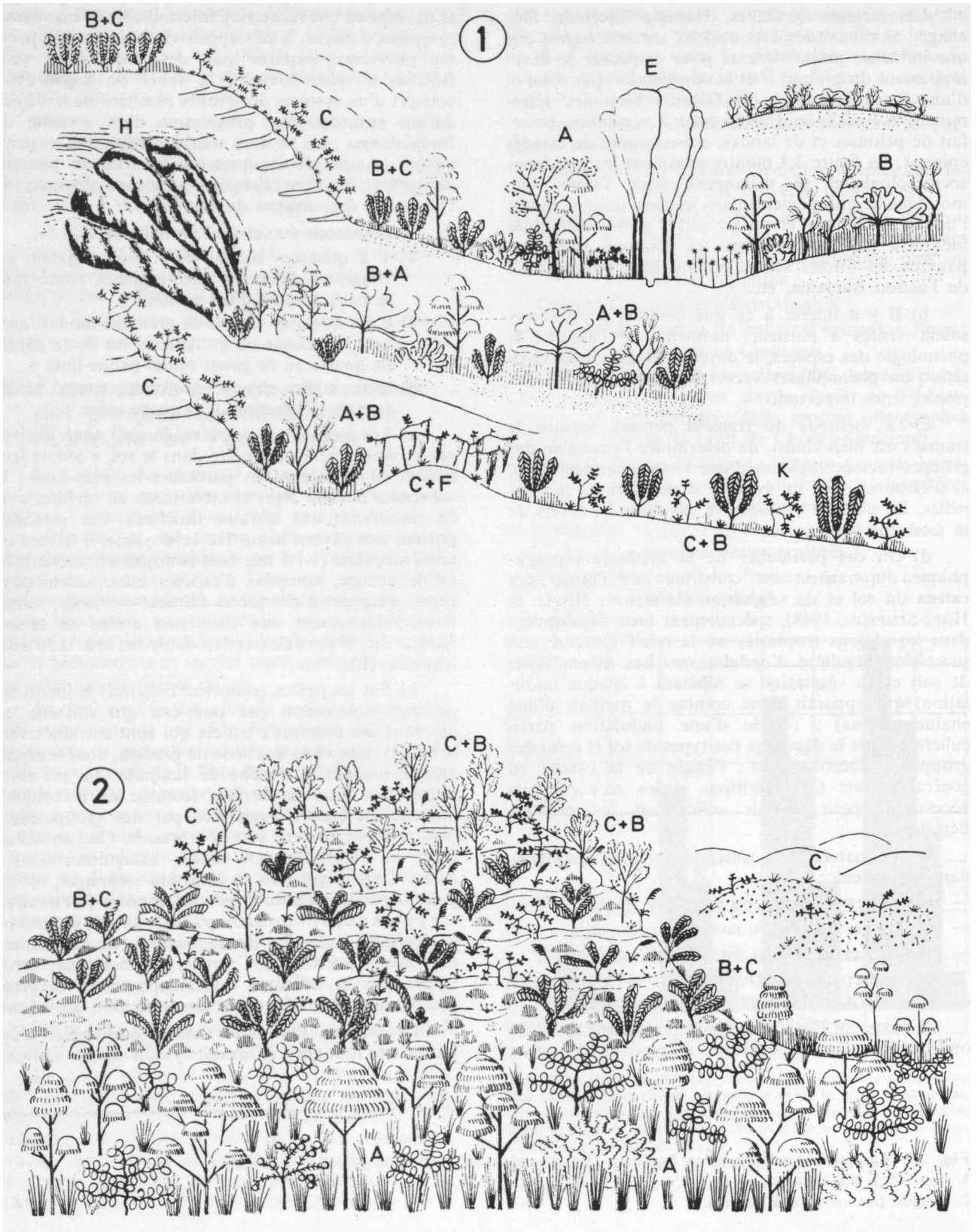
a) Les sommets (*complexe éluvial*) sont lessivés par la pluie ; celle-ci pénètre dans le sol, s'écoule lentement en entraînant les particules les plus fines : le sol tend à devenir léger et sablonneux en surface, tout en conservant une certaine fraîcheur. Ces sommets portent une savane arbustive verdoyante, à herbes de taille moyenne (1-1,5 m), dont le noyau caractéristique est le groupe, composé d'espèces mésopsammophytiques adaptées à des sables filtrants profonds, humifères, relativement secs mais non arides en saison sèche, du *Hymenocardio-Loudetion arundinaceae* (B).

b) Sur les pentes (*complexe colluvial*) le limon est attaqué violemment par une eau qui ruisselle en enlevant des morceaux entiers qui sont entraînés vers le bas. Il se produit une série de gradins, dont le replat atteint souvent la couche de limonite. Le sol reste lourd, très tassé en surface (comme de la brique), laquelle est encore agglutinée par des groupements de Cyanophycées et Lichens crustacés. Ceci constitue pour la végétation un milieu exceptionnellement aride. Cette végétation, à caractère steppique, est en grande partie constituée par des espèces (*Crossopterygo-Andropogonion pseudaprici*) du groupe écologique aride C, formé surtout de Graminées (*Aristida*, *Sporobolus*, *Ctenium*, *Trichopteryx*, etc.), Cypéracées et suffrutex très xérophytiques et xéromorphiques en touffes dispersées (hauteur : 0,3-0,5 m).

Ces sclérograminoïdes sont accompagnées d'arbustes très rabougris (*Crossopteryx*), à racines souvent

Fig. 3.8 La *Catena* des Makanga au Bas-Zaïre (Duvigneaud, 1953). (Pour explications, voir texte.)

1. Transect à Ngidinga.
2. Croquis panoramique à Kimvula.



déchaussées par l'érosion, souvent couverts d'Usnées barbues (groupe écologique spécial F), et se reproduisant par drageons.

Sur les pentes douces, B + C se mêlent en une savane steppique.

c) En bas de pente et dans des dépressions (*complexe illuvial*), se déposent les particules fines. Le sol, assez lourd, est relativement fertile et frais. La végétation y est une savane typique à très hautes herbes (jusque 3 m et plus) toute semée d'arbustes buissonnants plus ou moins sclérophytes, souvent épineux ; ces diverses plantes forment le groupe écologique du *Cussonio-Sarcocephalion altherbosum* (A), hygro-mésophyte et -mésotrophe.

d) La figure 3.8 montre qu'en des situations intermédiaires, les groupes socioécologiques se mêlent pour donner des groupements végétaux intermédiaires. Le groupe B est mieux développé sur des sables profonds provenant de la décomposition de roches gréseuses. Il semble bien que l'on doive considérer que le véritable système écologique (écosystème) est l'ensemble des systèmes individuels formant le maillon de catena.

Remarquons encore que, dans les vastes régions tropicales où le tapis végétal est peu modifié par les reboisements ou l'industrialisation, il est possible d'assimiler les groupes socioécologiques à des caractéristiques d'unités sigmatistes. Bien plus, les trois « alliances » détectées par la catena des Makanga au Bas-Zaïre, correspondent à la pénétration, en région guinéo-congolaise, d'éléments zambéziens correspondant à 3 ceintures zambéziennes importantes : savanes à *Acacia* (groupe A), forêts claires (groupe B) et steppes tropicales (groupe C).

## 7. - Les formations climax

### Les biomes (planche 8).

Des formations végétales, correspondant aux grandes zones climatiques de la biosphère, et comprenant chacune de nombreuses associations, se succèdent, du pôle à l'équateur, en bandes ou ceintures plus ou moins parallèles à ce dernier. Ces phytocénoses, au sens large, se reconnaissent aisément à leur physionomie, due à la dominance de certaines « formes de vie » des plantes supérieures qui les composent : arbres sempervirents à feuilles larges, arbres sempervirents à feuilles en aiguilles, arbres caducifoliés, Graminoïdes sclérophylles (rigidité des feuilles due à une masse de fibres), Graminoïdes malacophylles (consistance des feuilles due à la turgescence), Lichens fruticuleux, etc. (planche 8).

Ces formations végétales caractérisées par leur physionomie peuvent être classées, suivant la forme de vie dominante, de la manière suivante (RÜBEL 1930) :

*Pluviisilvae* : forêts denses équatoriales d'evergreens à feuilles molles (rainforest) ;

*Hiemisilvae* : forêts claires et savanes boisées tropicales caducifoliées ; perdant leurs feuilles pendant la saison sèche ;

*Durisilvae* : forêts méditerranéennes d'evergreens à petites feuilles dures, à bords souvent épineux ;

*Spinisilvae* : forêts et halliers tropicaux d'arbres et arbustes caducifoliés fortement épineux, mêlés d'arbres bouteille et de plantes sempervirentes plus ou moins crassulentes ;

*Durifruticeta* : landes de sous-arbustes à feuilles dures, souvent réduites ; Bruyères, maquis ;

*Aestisilvae* : forêts tempérées de feuillus caducifoliés, perdant leurs feuilles pendant la saison froide ;

*Aciculisilvae* : forêts sempervirentes de Conifères ; taïga ;

*Duriprata* : steppes et savanes d'herbes fibreuses se desséchant pendant la saison sèche ;

*Sempervirentiprata* : pelouses et prairies d'herbes molles, restant plus ou moins vertes pendant la saison froide ;

*Rosulifruticeta* : forêts d'arbustes rosettés des hautes altitudes intertropicales : « paramos » ;

*Siccideserta* : semi-déserts chauds : steppes et formations suffrutescents semi-désertiques ;

*Frigorideserta* : semi-déserts glacés : toundras.

Ces formations végétales sont d'autant plus apparentes que leur biomasse est plus grande ; si on leur ajoute l'ensemble des Animaux, Champignons et Bactéries qui y vivent et qui, généralement, en vivent on obtient des ensembles biologiques complexes que l'on appelle des biomes, et qui sont en fait, des biocénoses prises dans un sens très large. Pour se faire de ces biomes une image approchée, on peut penser à la prairie américaine, avec ses herbages, ses Bisons et ses Peaux-Rouges, ou encore aux savanes africaines à Acacias et Baobabs, avec leurs Girafes, leurs troupeaux d'Antilopes, leurs Zèbres et leurs Lions, sans oublier les Serpents, les Insectes et les Oiseaux, tous ces animaux étant aussi fermement liés à leur biome que les végétaux eux-mêmes.

Pour une image plus précise, on peut penser à la forêt ardennaise (planche 11) et à ses habitants : Sangliers et Chevreuils à déplacements longs et rapides, Oiseaux multiples que l'on entend plus qu'on ne voit, Mouches et Papillons infestant les sous-bois, Chenilles peuplant les hautes frondaisons et dévorant les feuilles du Chêne, Coléoptères variés courant sur le sol, Champignons avec ou sans chapeau, comestibles ou non, Collembolles, Millepattes, Cloportes, Acariens, Araignées et larves de tous types, obscurs habitants du sol qui se comptent par dizaines de milliers au mètre carré, Lombrics divers dont l'importance est si grande pour la fertilité des terres que nous leur consacrerons un paragraphe spécial ; surtout, il ne faut pas oublier les infiniment petits, les Bactéries qui vivent par millions dans un centimètre cube de sol, et dont les activités sont souvent bienfaisantes.

A cause de la zonalité des grands biomes les plus typiques, WALTER a créé pour eux, en 1977, le nom



de *zonobiomes*, ZN ; on les divise en subzonobiomes SZB. Entre zonobiomes successifs existent des *megaécotones de transition*, que WALTER appelle zonoécotones ZE ; par exemple, la *forêt mixte*, entre la taïga et la forêt caducifoliée, composée à la fois d'essences résineuses et feuillues ; de même, la forêt-steppe ou le zonoécotone forêt tropico-équatoriale.

Il y a aussi des biomes spéciaux conditionnés par les facteurs du sol : *édaphobiomes* EB, comme les formations halophytiques crassulentes des sols salins ou gypseux, ou les formations herbeuses particulières liées au Cu, au Zn, à la Serpentine, etc. ; il y a enfin des *orobiomes* OB, déterminés par les facteurs d'altitude : tels sont les Rosulifruticeta des montagnes équatoriales.

Il nous paraît nécessaire d'ajouter à ce système une catégorie spéciale de biome créée par l'homme, l'*anthropobiome* AB : par exemple les *savanes* qui se développent en un gigantesque zonoécotone anthropogène entre la forêt équatoriale et la forêt tropicale.

## 8. - La bioclimatologie (fig 3.9)

L'ensemble des facteurs du climat réglant, par une action holocoenotique, la distribution des grands

types de biocénoses ou de biomès, est un *bioclimat*. La bioclimatologie, créée par KÖPPEN au début de ce siècle, va bien plus loin que la sèche climatologie étudiée pour elle-même ; tentant d'expliquer les causes de la distribution des végétaux, elle est de toute première importance en agronomie, et aussi en écologie.

Souvent, un souci de simplification conduit à ne considérer que deux grands facteurs, *température* et *précipitations*.

En 1953, BAGNOULS et GAUSSEN proposent de définir les conditions bioclimatologiques d'une région par l'importance de la saison sèche.

Divers recoupements permettent d'établir que : un mois sec est celui où le *total mensuel des précipitations exprimé en mm est égal ou plus petit que le double de la température moyenne exprimée en degrés centigrades*.

$$P \leq 2 T.$$

Dans un graphique, on porte, en abscisse, les mois, et en ordonnée :

à droite, l'échelle des précipitations ;

à gauche, les températures à une échelle double.

On trace les deux courbes de variation annuelle de P et de T.

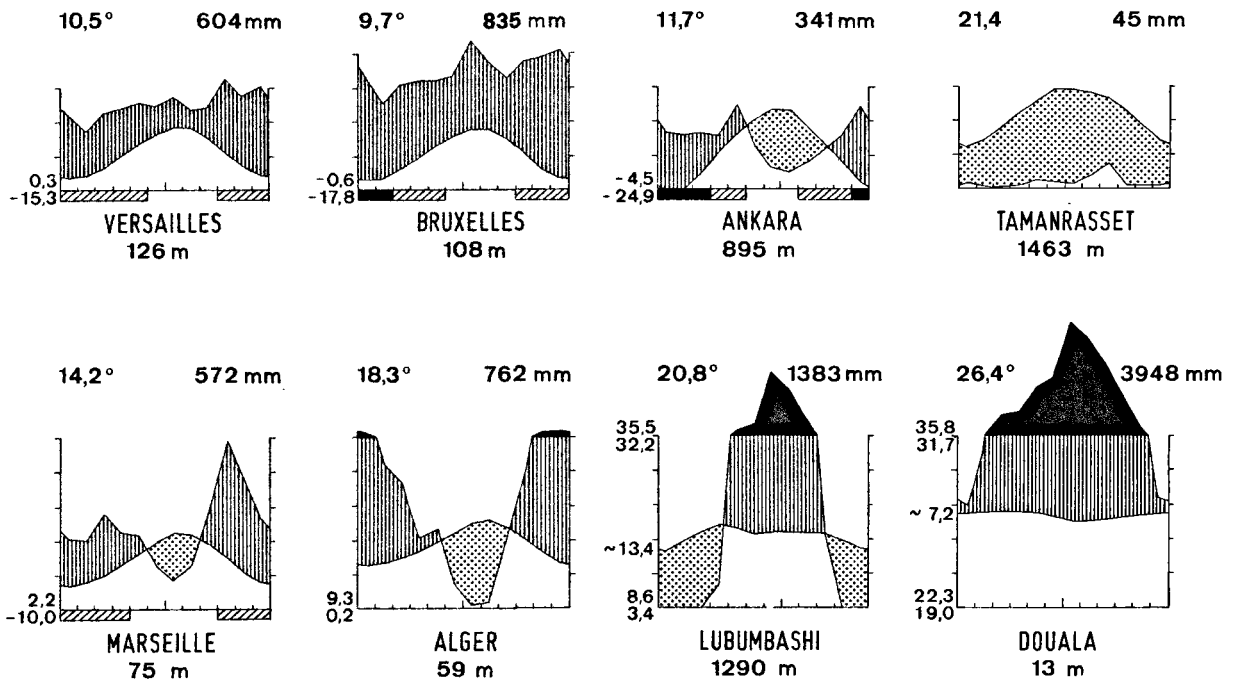


Fig. 3.9 Diagrammes climatiques (ombrothermiques), d'après Walter et Lieth (1960-1967). (Pour explications voir texte).

On a choisi quelques types de bioclimats particuliers :

- Versailles et Bruxelles : tempéré océanique ; le bioclimat bruxellois est plus rude que le bioclimat parisien.
- Alger, Marseille et Ankara : méditerranéen, de plus en plus rude et de moins en moins pluvieux.
- Tamanrasset (Algérie) : désertique chaud (saharien).
- Lubumbashi (Zaire) : tropical, avec saison sèche de 5-6 mois et saison des pluies très pluvieuse.
- Douala (Cameroun) : équatorial avec tendance à une petite saison sèche.

Pour un climat à saison sèche (Alger) : T passe au-dessus de P pendant les mois secs et la surface de croisement délimitée est une mesure de l'importance de la saison sèche :

- en durée : longueur sur l'abscisse ;
- en intensité : surface délimitée par T et P.

Par après, GAUSSEN montre qu'en première approximation, on peut utiliser ces courbes pour une classification générale des climats.

Les diagrammes ombrothermiques de GAUSSEN ont été perfectionnés par WALTER, qui a publié, en plusieurs volumes avec LIETH, un *atlas mondial des diagrammes climatiques* (1960, 1964, 1967).

WALTER fait remarquer que le diagramme mesure la période humide et la période sèche ; il est intéressant d'y ajouter des données sur la durée et l'intensité de la saison froide ; en particulier, il est nécessaire de savoir si, en une période définie de l'année, peuvent se produire ou non des jours de gelée. D'où addition à

l'axe des abscisses de bandes indiquant les périodes où le minimum moyen est de  $0^{\circ}$  (saison froide) et celles où le minimum absolu est en dessous de  $0^{\circ}$  (gelée possible) (bandes hachurées).

La période en dehors de ces bandes est une période sans aucune gelée.

En plus, des chiffres indiquent le minimum moyen du mois le plus froid, et le minimum absolu, la température moyenne et la pluviosité annuelle moyenne.

Pour les régions tropicales, quelques précisions sont nécessaires : l'échelle des précipitations est réduite au 1/10 au-dessus de 100 mm, avec surface correspondante en noir on ajoute :

- le chiffre d'amplitude de la variation journalière ;
- la moyenne du maximum diurne pour le mois le plus chaud ;
- la plus haute température mesurée.

# La biogéocénose et l'Écosystème

## 1. Principes de base et concepts.

### 1) Intégration des biocénoses à leur environnement. Biogéocénose versus écosystème

Les paysages du globe terrestre sont formés par une mosaïque diversifiée de biocénoses, dont chacune appartient à un biome déterminé, et se reconnaît à la physionomie particulière de sa phytocénose (*formation végétale*).

Les innombrables êtres vivants qui composent une biocénose sont joints par des liens de tous types dont les principaux sont de nature alimentaire et chorologique, c'est-à-dire qu'ils se situent au sein d'une lutte constante pour la nourriture et la place.

1. La biocénose dépend étroitement des *facteurs abiotiques* de son environnement. Ces facteurs d'ordre climatique et édaphique, fixent la composition taxonomique, la structure et l'étendue de la biocénose ; ils assurent aussi, surtout lorsque leur intensité ou leur quantité sont suffisantes, le fonctionnement du réseau alimentaire de la biocénose, permettant des synthèses, des flux et des conversions de matières minérales et organiques aboutissant à la production d'une certaine *quantité et qualité de biomasse* aux divers niveaux trophiques.

Ainsi, chaque **biocénose** forme, avec le substrat qui l'alimente (**édaphotope**) et le climat dans lequel elle baigne (**climatope**), un système fonctionnel ou **biogéocénose** (encore appelé *écosystème*), qui est l'unité écologique par excellence ; *unité* parce qu'elle forme un tout de composants biologiques et chimiques fonctionnant de manière cyclique ; *par excellence* parce qu'elle inclut et les organismes et les facteurs de leur environnement abiotique, chacun influençant

les propriétés des autres, et chacun étant nécessaire pour le maintien harmonieux de la vie.

2. La notion de **biogéocénose** s'est imposée indépendamment à ceux qui étudiaient le milieu terrestre et le milieu aquatique. Pour le milieu terrestre, il est normal que le départ ait été donné par les pédologues ; on peut dire que toutes les bases de l'écologie écosystémique furent jetées dès 1889 par le pédologue DOKOUTSCHAEV ; elles furent reprises et amplifiées par ses élèves, et une théorie cohérente de la « biogéocénose », largement inspirée par l'approche biogéochimique de VERNADSKI, fut proposée en 1942 par SOUKATCHEV.

L'intégration étroite, pour des raisons trophiques, des organismes à leur milieu en une organisation fonctionnelle, est à rattacher à un concept exprimé en 1935 par TANSLEY sous le nom d'écosystème et désignant l'*unité écologique fondamentale* :

« La conception fondamentale est le *système* entier, incluant non seulement le complexe d'organismes, mais aussi tout le complexe de facteurs physiques formant ce que l'on appelle l'*environnement* du biome ; ces unités de base de la nature à la surface de la terre peuvent être appelées écosystèmes ».

Pour TANSLEY, l'*écosystème* est à placer dans la série des innombrables systèmes physiques, qui s'étend depuis l'univers pris dans son entier jusqu'à l'atome.

3. Ceux qui ont étudié les *eaux douces* se sont préoccupés depuis longtemps de joindre les organismes à leur milieu et l'on n'en finirait pas de citer les travaux anciens des hydro-biologistes qui ont

approché la notion d'écosystème ; THIENEMAN (1916-1924) mérite largement le titre de « père de l'écosystème ».

C'est cependant LINDEMAN qui, en 1942, a clarifié les nombreuses notions développées pour les eaux douces et leur productivité, en apportant à la notion d'écosystème la cohérence nécessaire, tant dans l'unification des termes que dans l'approche quantitative du flux d'énergie (**concept tropho-dynamique de l'écosystème**).

Bien qu'il ait fait l'étude d'un lac (Cedar bog lake), système complexe comportant *plusieurs* biocénoses, LINDEMAN l'a traité comme une unité écologique primaire à part entière, les diverses biocénoses qui y sont rassemblées dépendant pour leur existence du même *cycle alimentaire lacustre* ; tout au long de ce cycle, la discrimination entre les organismes vivants formant la communauté biotique, les organismes morts et les nutriments inorganiques paraît arbitraire et peu naturelle ; l'écosystème est caractérisé par l'interpénétration dialectique de la vie et de la mort.

Le processus de base est le transfert de l'énergie d'un compartiment à l'autre de l'écosystème. La source d'énergie, dont dépend toute fonction vitale est la *radiation solaire incidente*. Une fraction de cette énergie est transformée, par photosynthèse, en la structure des plantes vertes. Selon la nomenclature de THIENEMANN (1926), les plantes *autotrophes* (*photolithotrophes*) sont les organismes *producteurs* utilisant l'énergie solaire pour la photosynthèse de substances organiques complexes à partir de substances inorganiques simples.

Le lac est un *système bicyclique\**, la production photosynthétique étant assurée par deux formes de vie distinctes, les *macrophytes* (plantes supérieures) de la zone littorale et le *phytoplankton* (microphytes) qui existe aussi bien dans la zone littorale que dans la zone limnétique.

Bien que les plantes libèrent une partie de l'énergie photosynthétique dans des processus cataboliques (respiration), elles en accumulent un surplus important sous forme d'assimilats organiques.

Les animaux *hétérotrophes* (consommateurs au sens de THIENEMANN) se nourrissent de ce surplus d'énergie potentielle, oxydant une fraction considérable des substances consommées pour en libérer l'énergie cinétique nécessaire à leur métabolisme, mais transformant ce qui reste en la matière complexe de leur corps. Il y a des consommateurs primaires

(*herbivores*), secondaires (*prédateurs primaires*), tertiaires (*prédateurs secondaires*), etc...

A sa mort, chaque organisme devient une source d'énergie pour des organismes *saprobies* qui peuvent à leur tour constituer une source d'énergie pour de nouvelles catégories successives de consommateurs. Les *saprobies* les plus abondants sont des Bactéries et des Champignons hétérotrophes ; LINDEMAN (1941) les sépare des consommateurs animaux sous le terme de décomposeurs qu'il préfère à celui de *réducteurs* proposé par THIENEMANN en 1915 (réducteurs fait penser à une réaction chimique réductrice, alors qu'il s'agit le plus souvent d'une oxydation). WAKSMAN (1941) a ajouté le terme de *transformateurs* pour certaines Bactéries transformant la matière organique restante et les cadavres des décomposeurs en matières minérales directement assimilables par les racines des plantes (nitrates provenant de la nitrification, sulfates provenant de la sulfatation).

Sur le fond du lac, les cadavres et matières en décomposition forment une *vase* abiotique qui est rapidement réincorporée à la communauté vivante ; l'action combinée des consommateurs, saprophages et décomposeurs tend à dissiper l'énergie potentielle de ces substances organiques, en les transformant à nouveau en substances inorganiques et en chaleur ; les nutriments minéraux, ainsi remis en solution, sont utilisables à nouveau par les plantes vertes pour resynthétiser des substances organiques complexes et boucler ainsi le cycle alimentaire ; ce cycle continu « matière inorganique-matière organique » est tellement *intégré* que considérer le lac simplement comme une communauté biotique est une hérésie.

Le fonctionnement de l'écosystème aboutit à une certaine production des divers niveaux alimentaires considérés. **La vitesse de production est la productivité.** Elle peut se mesurer par l'énergie mise en circulation que LINDEMAN exprime en cal/cm<sup>2</sup>/an.

4. En U.R.S.S., l'accent a été mis, depuis le début du siècle, sur le *paysage écologique*. BERG, en 1931, le définit comme : une combinaison ou un groupement d'objets et de phénomènes dans lequel les faits du relief, du climat, de l'eau, du sol, du couvert végétal, de la vie animale et aussi de l'activité humaine se combinent en un tout harmonieux, se répétant typiquement tout au long d'une aire territoriale donnée. C'est là l'*écosystème au sens large*, où l'on retrouve aussi la notion de *catena* et celle d'*écorégion*.

Mais la nécessité affirmée d'une unité basée sur une biocénose homogène se développant sur un sol homogène amena SOUKATCHEV à proposer le concept de géocénose (1940), changé en biogéocénose en 1947.

(\*) L'océan dans sa grande étendue est un système *monocyclique* à partir de microphytes, les écosystèmes terrestres sont *monocycliques* à partir de macrophytes.

5. Ainsi, la *biogéocénose* de SOUKATCHEV, semblable à l'écosystème de TANSLEY, n'est pas synonyme de l'écosystème de LINDEMAN, parce que la structure est différente : une seule biocénose dans le premier cas, un ensemble cohérent de biocénoses dans le second cas. Ce que ces systèmes ont en commun, c'est leur fonctionnement. Mais il faudra revenir sur les définitions.

6. En Europe occidentale, de nombreux travaux partiels furent poursuivis dès le siècle dernier dans diverses stations de recherches forestières. Il est évident que sur le plan de la productivité économique, champs, moissons et forêts sont depuis longtemps l'objet d'études étendues de la part des agronomes, des forestiers et aussi des fermiers (lesquels font en général, sans le savoir, et empiriquement, une bonne écologie).

Mais le choix d'un site bien défini fut rarement envisagé, et peu d'efforts furent faits sur le plan de la productivité biologique et du fonctionnement des écosystèmes terrestres, avant la parution des *Fundamentals of Ecology* des frères ODUM en 1949.

## 2) Le récif de corail d'Eniwetok et sa leçon (fig. 4.1).

Une étude conjointe des frères ODUM sur un récif de corail de l'atoll d'Eniwetok, en 1954, permet d'illustrer comment l'étude intégrée au niveau de l'écosystème peut révéler des propriétés propres à des collectivités, passant inaperçues dans des recherches sur sujets isolés. Il s'agit ici d'un phénomène de *symbiose totale*.

Dans la colonie, une « zooxanthelle » (*Symbiodinium*, *Dinoflagellatae*) habite les tissus des Polypes,

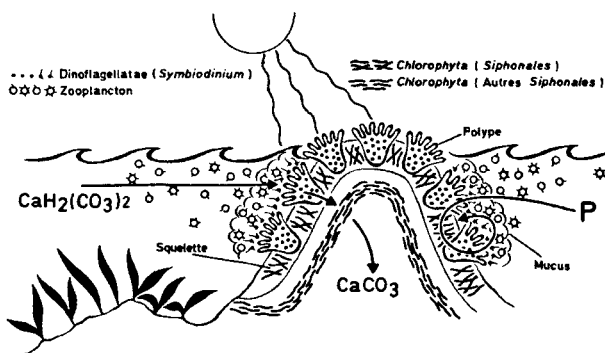
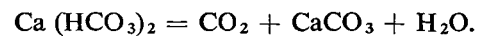


Fig 4.1 Le récif de corail d'Eniwetok. Schéma (d'après Odum, 1954). (Pour explications, voir texte.)

tandis que les Algues vertes filamenteuses (*Siphonales*) vivent dans le squelette calcaire autour des corps animaux.

La Dinophycée cède une partie des hydrates de carbone photosynthétisés au Polype, et ceci est d'autant plus avantageux qu'on se trouve en haute mer où le zooplancton est peu abondant ; toutefois, la sécrétion par le Polype d'un mucus de protection pourrait aussi servir à attirer et agréger proies et nourriture au voisinage de la communauté vivante du récif ; le Dinoflagellate s'y propage d'ailleurs par une forme flagellée. Les proies planctoniques capturées par le Polype serviraient surtout de source de P à la fois à l'animal et à la Dinophycée ; une fois ingéré, le Phosphore serait constamment recyclé dans le corail, ce qui expliquerait la forte productivité malgré la rareté de P dans l'eau océanique.

D'autre part, le Dinophycée aide le Polype à construire son squelette, en prenant son CO<sub>2</sub> au bicarbonate de Ca :



Les Algues filamenteuses du squelette vivent à une lumière faible ; elles sont riches en chlorophylle, mais leur productivité paraît faible.

Dans cet écosystème au sens le plus pur du terme la productivité, établie d'après la courbe diurne d'Oxygène dégagé, est la plus élevée qui soit, la productivité nette égalant la respiration nécessaire à la produire.

Ainsi, les Coraux et les Algues associées sont étroitement liés métaboliquement ; l'influx de nutriments et de nourriture animale à partir des eaux périphériques de l'océan est insuffisant pour maintenir la structure du récif dans le cas où les populations qui le composent fonctionnent de manière indépendante ; la productivité primaire très élevée du récif est une propriété particulière de la symbiose entre composants animaux et végétaux, maintenant un échange d'énergie et un recyclage des nutriments efficaces.

Ce qui a permis à ODUM de poser récemment la question (1977) : « Ces découvertes sur le récif de corail ont-elles une quelconque signification pour l'homme industriel urbain ? » Peut-être ! Le récif de corail du Pacifique, tel un oasis dans le désert, apprend à l'homme que le *mutualisme* entre composants autotrophes et hétérotrophes, comme entre producteurs et consommateurs dans toute société, couplé avec une utilisation efficace de l'énergie et un recyclage efficace des matériaux est la *clé du maintien de la prospérité* dans un monde aux ressources limitées.

### 3) L'écosystème terrestre en tant que superposition de deux systèmes distincts

ENGELMANN (1961) s'est demandé si une transposition des concepts de LINDEMAN aux communautés terrestres était possible, et il s'est adressé à la prairie à *Poa compressa* dans l'écosystème bien connu de l'« Old field » du Michigan. Il y a fait une étude détaillée des Oribatides, de leur position dans le réseau trophique, de leur rôle dans l'industrie du sol (fig. 4.2).

La formation du sol est en gros la suivante :

1. Du matériel mort tombe sur le sol (litière).
2. Les Arthropodes broient ce matériel en petits morceaux (comminution).
3. Bactéries et Champignons attaquent ces petits morceaux, les décomposent et les solubilisent ; les ions libérés peuvent à nouveau être exploités par les plantes vertes.

Mais de quoi les Arthropodes du sol se nourrissent-ils : des matériaux morts ou des Bactéries et mycéliums de Champignons envahissant la litière en décomposition ?

1. Les Arthropodes, qui ne possèdent pas de cellulase, *ingèrent* les matériaux cellulosiques de la litière et *digèrent* les Champignons qui y sont occupés à attaquer la matière organique par la cellulase qu'ils sont, eux, capables d'élaborer.

2. En « nettoyant » cette litière et en la découpant en fragments plus petits, ils mettent à la disposition du mycélium des Champignons une matière alimentaire plus abondante.

3. Les fèces des Arthropodes sont bourrées de spores de Champignons, ce qui tend à accélérer encore la décomposition de la litière.

4. Plus la fragmentation est poussée, plus le rôle des Bactéries, qui ne peuvent pénétrer le matériel et n'agissent qu'en surface, devient grand.

5. Certains Arthropodes du sol sont carnivores. Leur rôle est de contrôler les populations d'« herbivores » de sorte qu'un équilibre s'établisse.

Ceci a permis à ENGELMANN d'adapter au sol le schéma du flux d'énergie de LINDEMAN (fig. 4.2). L'énergie quitte un niveau déterminé sous forme de  $\lambda$ , mais aussi de R (respiration : chaleur radiée vers l'espace extérieur) et de D (décomposition), comprenant l'égestion (fèces) n'ayant jamais fait partie du protoplasme de la population et la mortalité qui elle en a fait partie.

Le schéma trophique de l'« Old field » montre deux flux d'énergie distincts, l'un au-dessus du sol, l'autre en dessous. Le système du dessus est actionné directement par l'énergie solaire captée par les plantes vertes, le système dans le sol est actionné par les cadavres et fèces des organismes aériens. Les organismes du sol peuvent être sériés en niveaux trophiques équivalents à ceux du système aérien ; alimenté en énergie, le système du sol continuera à fonctionner ; de plus, il pourra être complètement modifié dans sa composition et sa structure bien que la phytocénose aérienne à *Poa compressa* reste stable.

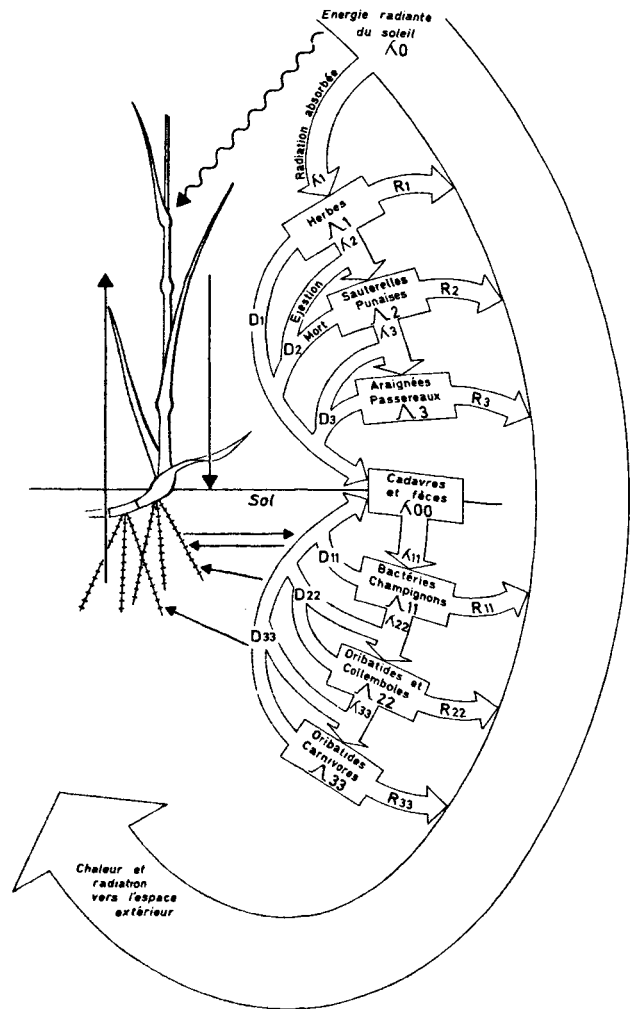


Fig. 4.2 L'écosystème terrestre en tant que superposition de deux systèmes distincts, l'un aérien, l'autre souterrain. Prairie à *Poa compressa*, dans un « Oldfield » du Michigan, (d'après Engelmann, 1961, modifié). (Pour explications, voir texte.)

Ainsi pour ENGELMANN, et beaucoup d'autres édaphologues, le système « sol » doit être considéré comme distinct du système aérien. Dans cette conception, la surface du sol devient une *écotone* et les Araignées, Staphylinides et Carabidés qui s'y déplacent sont des animaux *écotonaux*.

On néglige ici les rapports étroits qui joignent le système sol au système aérien par l'intermédiaire des racines des plantes supérieures. Ces racines constituent une nourriture « solaire » pour de nombreuses espèces animales vivant dans le sol. Le rôle important de la pédofaune sur la productivité primaire des végétaux (action sur le recyclage des nutriments) est trop souvent négligé. Cependant, l'école soviétique de GHILAROV (1968) a montré qu'on peut augmenter la productivité des biogéocénoses forestières en modifiant leur pédofaune, par exemple par chaulage, drainage ou introduction d'espèces animales particulièrement favorables.

#### 4) Liens alimentaires, chaînes et réseaux trophiques (fig. 4.3).

On a vu que les composants d'une biocénose peuvent être classés en divers groupes dépendant les uns des autres au point de vue alimentaire.

Les organismes qui, par photosynthèse ou chimiosynthèse, accumulent de l'énergie potentielle sous forme de matières organiques élaborées à partir du monde minéral, sont les *producteurs*. Ils sont le point de départ de *chaînes trophiques*, séquences coordonnées d'organismes, au cours desquelles les uns mangent les autres avant d'être mangés à leur tour.

Ces chaînes trophiques relient le niveau de production à un certain nombre de niveaux de consommation, en une série de stades hiérarchisés, et l'on peut faire le classement suivant :

1. Les producteurs (fig. 4.3 P) sont pour la plu-

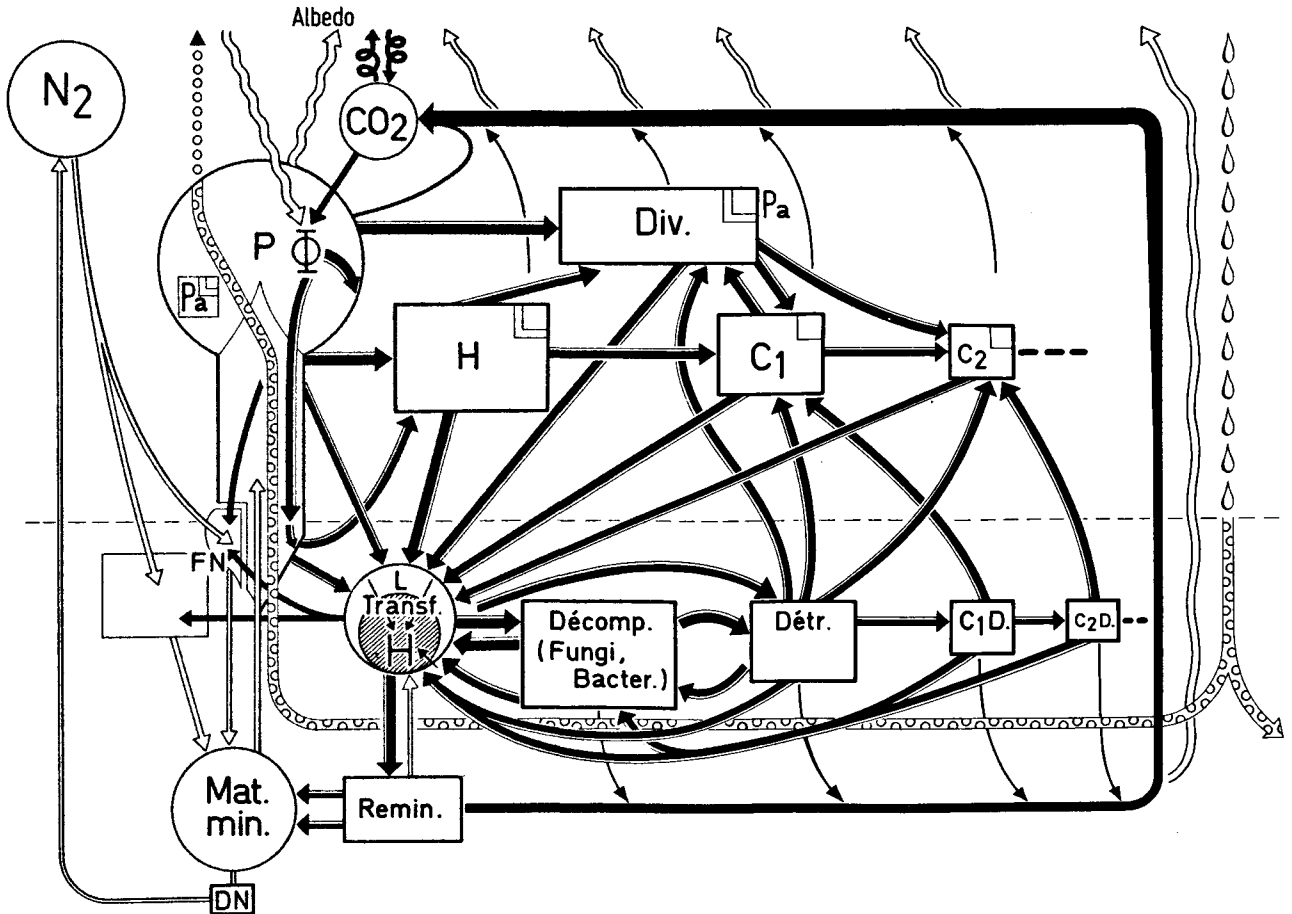


Fig. 4.3 Schéma du fonctionnement de l'écosystème. (Pour explications, voir texte.)

part des plantes vertes, macro- ou microscopiques, transformant l'énergie photique en énergie chimique potentielle s'accumulant dans des composés organiques (glucides, protides, lipides) élaborés à partir de matières minérales ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$ ,  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{PO}_4^{3-}$ , etc...) fournis par le milieu extérieur abiotique.

2. Les **consommateurs** se nourrissent de ces matières organiques complexes déjà élaborées. On distingue :

1) Les **consommateurs proprement dits**, ou consommateurs de matière fraîche :

a) *Consommateurs de premier ordre* ( $C_1$ ) subsistant directement aux dépens des producteurs. Ce sont d'abord des animaux *herbivores* qui dévorent « à pleines dents » les organes ou organismes producteurs ; ce sont aussi, formant un niveau un peu distinct, mais souvent difficile à délimiter, les *parasites* végétaux et animaux des plantes vertes (PA 1).

b) *Consommateurs de deuxième ordre* ( $C_2$ ), se nourrissant de consommateurs de premier ordre ; il s'agit donc de carnivores se nourrissant d'herbivores.

c) *Consommateurs de troisième ordre* ( $C_3$ ), se nourrissant de consommateurs de deuxième ordre ; ce sont des carnivores se nourrissant de carnivores.

Les consommateurs de deuxième et troisième ordres sont, soit des *prédateurs*, capturant leur proie au vol, à la course ou à la nage, soit des *parasites* d'animaux menant une vie plus ou moins sédentaire. Dans les chaînes de prédation et de parasitisme, les stades successifs sont souvent nombreux.

Dans les eaux se raconte l'histoire suivante : le petit Mollusque qui a grignoté des plantes vertes est mangé par un tout petit poisson, qui est mangé par un plus gros poisson, qui est mangé par un énorme poisson (qui n'est pas mangé par une Baleine bleue parce que celle-ci ne mange pas de poisson).

Échappant à ce schéma un peu strict, les **diversivores** (Div.), peuvent avoir une alimentation très variée et se nourrir aussi bien de produits végétaux que d'herbivores ou même de carnivores.

*L'homme est le diversivore le plus complet qui existe.* Certains le disent omnivore, ce qui est peut-être exagéré, même si on se souvient que l'homme primitif fut souvent un *cannibale* invétéré.

2) Les **récupérateurs**, faisant la transition vers les diversivores. Ce sont les *Charognards* ou *nécrophages* (Chacals, Vautours, Hyènes par exemple), animaux consommateurs de cadavres d'animaux frais ou peu décomposés ; ils achèvent souvent le « travail » des carnivores et sont alors difficiles à séparer des niveaux de consommation de deuxième et troisième ordres.

3) Les **détritivores** (Détr.) ou consommateurs de matière morte ou saprophages ; ils se nourrissent de cadavres ou d'excréments et les décomposent de manière à les minéraliser partiellement, et d'autre part à en faire une matière organique nouvelle, amorphe, l'*humus*. D'où le nom de *décomposeurs* donné parfois à ces organismes.

Les détritivores sont souvent appelés **destructeurs** ou **fragmentateurs**, lorsqu'ils réduisent les débris végétaux ou animaux (*litière*) en petits fragments plus ou moins agglomérés, qui peuvent constituer des couches pour Champignons et s'envahir de véritables *prairies* de mycélium. On pense (voir ENGELMANN, 1961) que beaucoup de détritivores se nourrissent en réalité des Bactéries et Champignons ayant envahi au préalable les débris consommés ou se développant sur leurs propres excréments qu'ils remangent ou cèdent à des coprophages. Il y a là un phénomène très généralisé de *mycophagie*, qui s'exalte dans l'immense abondance des *termites* « *champignonnistes* » dans les savanes intertropicales (LAMOTTE, 1978).

Les détritivores peuvent servir d'aliment à des prédateurs extrêmement variés dont les chaînes trophiques se déroulent tant en dessous qu'au-dessus ou à la surface du sol.

3. Les **transformateurs** (Transf.) ou *humificateurs*, seuls, ou en collaboration avec les détritivores, transforment une partie de la matière organique des détritus en *humus*. Ce sont essentiellement des Bactéries et des Champignons.

4. Les **reminéralisateurs** (Remin.) (transformateurs *sensu* WAKSMAN) constituent avec les précédents le niveau des *saprophytes*. Ils décomposent la matière organique morte, remaniée ou non par les détritivores, de manière à assurer son retour au monde inorganique. C'est là un peuple immense de Bactéries et de Champignons qui solubilisent finalement la matière des cadavres ou déjections de tous types en libérant  $\text{CO}_2$ ,  $\text{NH}_3$ ,  $\text{H}_2\text{S}$  et les ions contenus.

Certains oxydent en substances plus assimilables par les plantes, le N et le S existant sous forme réduite : des Bactéries sulfatantes transforment les sulfures en sulfates ; les Bactéries de la nitrification assurent l'oxydation de l'ammoniac en nitrates. Ces derniers organismes sont donc **chémiolithotrophes**, retirant leur énergie de l'oxydation de substances minérales ; à la fois producteurs et reminéralisateurs, ils bouclent les cycles biogéochimiques.

5. Les **fixateurs d'azote** (FN) ont une position particulière : leur nutrition azotée se fait à partir de l'azote moléculaire  $\text{N}_2$ . Mais comme source de carbone et d'énergie, ils doivent utiliser des matières organiques plus élaborées, qu'ils prennent à certains



détritus, ou à la matière vivante des racines ou feuilles de certains producteurs. Ces organismes sont donc hétérotrophes en ce qui concerne le carbone, autotrophes en ce qui concerne l'azote.

Il y a essentiellement trois types de chaînes trophiques :

- *Chaînes de prédateurs* : allant des producteurs ayant assimilé les substances minérales du milieu abiotique, aux herbivores qui les mangent et qui seront à leur tour mangés par de petits carnivores que mangeront de plus gros carnivores et ainsi de suite.
- *Chaînes de parasites* : allant, au contraire des précédentes, d'organismes de grande taille vers des organismes plus petits ; souvent s'observent des parasites de deuxième ordre (*hyperparasites* (Pa<sub>2</sub>)).
- *Chaînes de saprobies* : allant de la matière organique morte (détritus) vers des organismes le plus souvent microscopiques.

Dans la nature, ces chaînes sont généralement mixtes : une chaîne de saprobies peut initier, par exemple à partir d'animaux détritivores, une chaîne de prédateurs.

Un même producteur peut servir d'aliment à des herbivores divers et ceux-ci à des carnivores variés. Il en résulte, dans l'écosystème, une multiplicité complexe de chaînes trophiques ; elles s'anastomosent en un **réseau trophique** (alimentaire).

## 5) Flux ou courant d'énergie

La masse des organismes (= *biomasse*) formant un niveau trophique représente une mesure de l'énergie accumulée à ce niveau sous forme chimique. On appelle **productivité** la biomasse formée pendant un temps déterminé (généralement un jour ou un an), sur une surface déterminée.

En accord avec le second principe de la thermodynamique, le passage d'un niveau à l'autre (*flux* ou *courant d'énergie*) est accompagné chaque fois de la dégradation d'une importante partie de l'énergie potentielle. Déjà une grande partie de l'énergie solaire frappant le niveau de production est dissipée sous forme de chaleur ; l'énergie *maximale* utilisée par la photosynthèse n'est guère que de 1-2 % de l'énergie incidente totale brute ; 2-4 % de la radiation photosynthétique active (de 4 à 7  $\mu$  de  $\lambda$ ). De même, le passage de la matière organique au travers des divers niveaux de consommation se fait avec des pertes considérables (pertes d'énergie chimique), déchets non assimilés, fraction importante brûlée par la respiration. Une petite partie de l'énergie potentielle du niveau précédent est récupérée par le suivant, pour élaborer le nouveau protoplasme, mais la plus grande

partie est dissipée sous forme de chaleur. La productivité diminue ainsi fortement d'un niveau à l'autre.

## 6) Liens chorologiques

La structure de la biocénose, sa stratification, sa phénologie, son organisation en niches écologiques ont été étudiées au chapitre précédent.

## 7) Écosystème et biogéocénose

La biocénose dépend des *facteurs abiotiques* du milieu dans lequel elle vit. Elle leur est liée par les liens les plus divers, où interviennent lumière, température, périodicité, humidité sous toutes ses formes, facteurs chimiques, etc.

L'ensemble de tous les organismes constituant une biocénose, des relations trophiques ou chorologiques diverses qui les unissent entre eux, et de toutes les interactions avec le milieu constitue l'*écosystème*.

*L'écosystème est donc un système fonctionnel qui inclut une communauté d'êtres vivants et leur environnement.*

L'unité écosystémique est la biogéocénose (SOUKATCHEV, 1954), composée d'une biogéocénose homogène (association végétale + organismes hétérotrophes qui l'habitent) développée dans un environnement homogène. C'est aussi l'écosystème au sens strict de beaucoup d'écologistes terrestres. La biogéocénose se compose ainsi (SOUKATCHEV, 1947, 1954) :

1. *Biocénose* : phytocénose, zoocénose, microbiocénoses, mycocénoses ; et tous les liens alimentaires et chorologiques qui les unissent.

2. *Facteurs de l'environnement* : biotope formé du climatope (mésio- et microclimats) et de l'éda-topote (sol, substrat) ; il peut être nécessaire d'ajouter un *hydrotote*, le facteur eau étant « à cheval » sur le climat et le sol dans les écosystèmes terrestres et constituant l'essentiel du milieu abiotique dans les écosystèmes aquatiques.

Le terme d'écosystème peut être appliqué à des biocénoses et environnements d'extensions très diverses :

- microécosystèmes (ex. : souche d'arbre) ;
- mésoécosystèmes (ex. : association forestière) ;
- macroécosystèmes (ex. : paysage, océan).

Quel que soit l'écosystème étudié, forêt vierge ou champ cultivé, il s'agit toujours en définitive, d'un problème d'élaboration, de circulation, d'accumulation et de transformation de matières (*énergie potentielle*) par l'action des êtres vivants et de leur métabolisme.

L'élaboration de matière organique par l'écosystème, c'est-à-dire sa *production* (ou sa *productivité* si l'on fait intervenir le temps), est liée essentiellement au flux d'énergie (qui est en même temps le cycle du carbone), au bilan d'eau et au recyclage des éléments minéraux (azote, soufre, phosphore), parmi lesquels certains cations non constructeurs de matière vivante jouent cependant un rôle considérable (cations biogènes).

### 8) Étendue de l'écosystème La biosphère

Il peut paraître simple de considérer l'écosystème comme une biogéocénose limitée, sur le terrain, à une surface homogène à laquelle correspond une biocénose homogène, un climatope homogène et un édaphotope homogène.

Il est déjà plus difficile d'y choisir des parcelles d'étude qui soient bien représentatives. Souvent, on y observe une *fluctuation* plus ou moins importante du tapis végétal : pour des raisons de microtopographie ondulante et d'agrégation des espèces sociales en touffes (touradons) ou îlots plus ou moins denses, la biogéocénose apparaît comme mosaïquée, constituée de petites unités élémentaires sol-plantes que, par analogie avec les éléments formant les mosaïques antiques, JENNY (1968) a appelées des *tessera*. Ces *tessera* occupent plutôt un volume qu'une surface et l'on peut encore distinguer des *microtessera* et des *megatessera* (DUVIGNEAUD), 1971).

Mais il est souvent très difficile d'assigner à une biogéocénose une limite définie dans un ensemble forestier, prairial ou marécageux, et d'en définir l'étendue. Ne parlons pas des difficultés que présente à cet égard le milieu aquatique, en particulier l'océan.

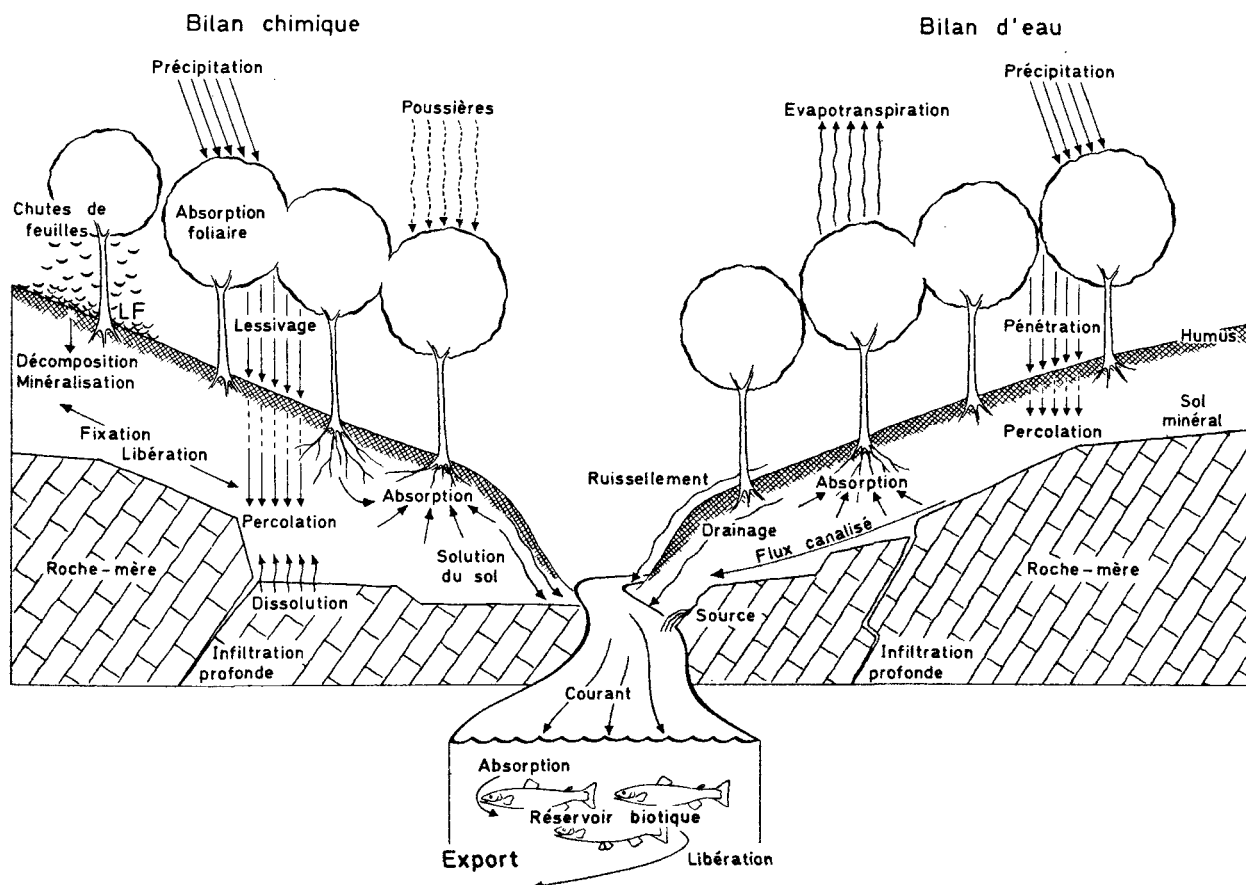


Fig. 4.4 Le bassin considéré comme écosystème (écopaysage).

Relations entre biocénoses par le cycle hydrologique et les cycles biogéochimiques. L'écosystème rivière dépend des bilans hydrique et chimique des écosystèmes terrestres qui l'alimentent (d'après Curlin, 1970).

Mais même en ce qui concerne les biogéocénoses terrestres, en principe reconnaissables à la phytocénose dont elles sont formées, leur délimitation sur le terrain (écotone, p.21) n'est pas toujours facile à cause de l'existence d'un continuum dans le tapis végétal. Ce continuum est dû à des *gradients* ou *séquences*, du type des *chrono-*, *topo-* ou *climoséquences* codifiées par JENNY (1968).

Dans de nombreux cas, rien n'empêche de donner au concept d'écosystème un sens plus large, si, comme l'étymologie l'indique, on considère un *système écologique* : un paysage défini, voire une région déterminée, peuvent constituer des systèmes écologiques fonctionnels particulièrement efficaces. Dans l'*élément de paysage*, les écosystèmes élémentaires sont unis par des rapports latéraux étroits (voir fig. 4.4).

De tels complexes d'écosystèmes correspondent souvent à des dépressions ou à des vallées, ce qui leur confère un cadre topographique qui permet de les délimiter ; un écosystème aquatique, rivière ou lac, peut dépendre profondément pour son alimentation en sels minéraux et en matières organiques (et aussi en matières polluantes) des écosystèmes terrestres qui le bordent ; ceux-ci sont réciproquement influencés au point de vue des facteurs température et eau par la proximité d'une nappe liquide.

Ainsi, des paysages entiers, définis par un certain style géomorphologique, peuvent fonctionner comme des écosystèmes étendus. A la limite, la *biosphère* composée de l'intégration de tous les écosystèmes mondiaux *n'est rien d'autre qu'un gigantesque écosystème* « globe terrestre », dont toutes les parties sont solidaires.

Nous avons d'ailleurs vu, p. 41, que certains paysages des régions intertropicales sont formés d'immenses catenas de sols et végétation, composées de maillons se succédant semblables à eux-mêmes ; chaque maillon avec ses 3 complexes, éluvial, colluvial, illuvial, est une unité écologique fonctionnelle ; la catena elle-même est fonctionnelle, se distinguant des catenas voisines.

Les relations latérales entre écosystèmes formant un paysage ou une catena ne sont pas seulement des relations physiques et chimiques dues à la topographie. Elles sont aussi profondément biologiques, assurées par les transports de diaspores et par les déplacements des animaux, qui peuvent se faire sur des territoires fort vastes ; si des Invertébrés comme les Fourmis sont liés très étroitement à un écosystème déterminé, les grands Mammifères et les Oiseaux étalent leur distribution sur des complexes d'écosystèmes souvent très étendus ; c'est ainsi que certains oiseaux nichant dans des forêts s'alimentent dans les écosystèmes herbeux ou cultivés adjacents, étendant le réseau trophique à

des écosystèmes contrastants ; des Oiseaux terrestres peuvent se nourrir des Poissons de l'Océan et rendre les cycles de N et de P communs à deux écosystèmes apparemment opposés (voir planche 10).

L'écosystème « paysagique » le plus étudié aujourd'hui est le bassin versant. Les écosystèmes « élémentaires » terrestres et aquatiques couvrant ce bassin, sont intimement reliés entre eux par le cycle hydrologique et les cycles chimiques, qui sont inséparables (fig. 4.4). L'eau de précipitation les traverse pour finalement sortir du bassin sous forme d'un cours d'eau (débit) ; elle transporte d'un compartiment à l'autre du paysage les éléments chimiques importés et ceux qui résultent du lessivage des phytocénoses et de la décomposition des litières, de la percolation au travers des sols et de la dissolution des roches-mères.

Ainsi naît une orientation nouvelle des sciences de la terre : la *géochimie des paysages*, qui permet d'établir des types de *séquences géochimiques* dans les sols d'une région (POLYNOV, 1956, PERELMAN, 1964, GLAZOVSKAYA, 1968).

## 9) Régulation des chaînes trophiques

En dehors des matériaux biologiques primaires, les diverses espèces formant une communauté élaborent une très grande variété de substances organiques dites secondaires, glucosides, alcaloïdes, stérols, terpènes, etc... dont le rôle d'« adjuvants éthologiques » n'avait pas été très bien compris jusque vers les années 1960.

Un brusque développement de l'« écologie chimique » a mis alors en évidence les rôles aussi importants que variés que jouent ces substances dans la régulation des chaînes trophiques. Cette chimie des relations entre organismes, des « signaux » qu'ils émettent les uns vis-à-vis des autres, a pris ces derniers temps une telle extension, qu'on doit la considérer comme une des branches les plus importantes et les plus actives de la biochimie moderne. FLORKIN a créé, en 1958, le terme d'*écomones* pour les substances qui créent des interactions chimiques entre organismes, affectant soit les individus d'une même espèce au sein de leur population (effets intraspécifiques), soit les individus d'espèces différentes au sein de la biocénose (effets extraspécifiques) ; dans ce cas, il faut encore distinguer les relations entre espèces d'un même niveau, de celles entre espèces de niveaux différents.

Une nomenclature compliquée mais indispensable est née que nous reproduisons ci-dessous avec quelques exemples, d'après WHITTAKER (1970).

### 1. Effets chimiques intraspécifiques

a) **Autotoxines.** Poisons, déchets, etc... qui sont toxiques ou inhibiteurs pour les individus de la population qui les produisent.

Sont surtout importants les *auto-inhibiteurs adaptatifs* qui limitent la population en nombre, de manière à éviter une densité excessive préjudiciable (substances de vieillissement des Champignons, substances freinantes de la germination des plantes supérieures (FRÖSCHEL) du type de l'acide transcinnamique secrété par les racines du Guayule (*Parthenium*) dans les déserts du Mexique).

b) **Phéromones** (KARLSON), messages chimiques entre individus d'une même espèce, qui déclenchent le comportement sexuel ou sont des signaux d'organisation et de défense de la société ; agissent à dilution très faible.

- *Phéromones sexuelles* : aphrodisiaques ou (et) attractives.
- Phéromones de *reconnaissance sociale*.
- Phéromones d'*alarme* et de *défense*.
- Phéromones de *marquage* des territoires et des pistes.

2. **Effets chimiques interspécifiques** (« allélochimie »)

a) **Allomones**. Donnent un *avantage adaptatif* à l'organisme producteur.

1. *Repellants* : fournissent une défense en repoussant une attaque ou une infection.

2. *Substances de fuite* : facilitent la fuite sans être des repellants au sens vrai (encre des Céphalopodes).

3. *Suppressants* : inhibent ou suppriment d'autres espèces compétitrices.

- Antibiotiques, au service de la compétition entre micro-organismes du sol.
- Substances freinantes de la germination d'autres espèces (juglone secrétée par les racines de *Juglans*) ;
- Analogues de l'hormone juvénile des Insectes ; l'hormone juvénile bloque, à des doses infimes, l'action de l'*ecdysone* qui contrôle la métamorphose et la maturation sexuelle ; la métamorphose n'a lieu

que lorsque les glandes, secrétant l'hormone juvénile, se désagrègent.

De nombreux Ptéridophytes et Conifères élaborent un analogue de l'hormone juvénile, la juvabione, extraite d'abord du papier fait avec le bois d'*Abies balsamea* (LAW et WILLIAMS, 1966) ; ce serait là un moyen de défense contre certains Insectes parasites. D'autre part, certaines Fougères (Polypodiaceae) et Gymnospermes primitives (Taxaceae et Podocarpaceae) élaborent des *phytoecdysones*, dont l'activité endocrine chez certains Insectes provoque une accélération du développement conduisant à la mort (KAPLANIS et al., 1967, STAAL, 1967, etc..).

4. *Venins* : empoisonnent les proies.

5. *Inductants* : modifient la croissance d'une autre espèce à laquelle elles sont associées (*galles*, *nodosités*, *mycorrhizes*).

6. *Contre-actants* : neutralisent les effets d'un venin ou autre agent agressif (*anticorps*).

7. *Attractants* :

a) Appâts chimiques : attirent la proie vers son prédateur ;

b) Attractants de pollinisation.

b) **Kairomones**. Donnent un avantage adaptatif à l'organisme récepteur.

1. *Attractants signalant la localisation de la nourriture*.

2. *Inductants* : stimulent le développement adaptatif de l'organisme récepteur (facteur de développement des anses chez les Champignons piègeurs de Nématodes).

3. *Signaux avertisseurs*, de danger ou de toxicité ayant un avantage adaptatif pour le récepteur.

4. *Stimulants* : du type hormones, bénéfiques pour l'organisme récepteur en induisant sa croissance.

c) **Dépressants**. Inhibent ou empoisonnent sans avantage pour le producteur (toxines bactériennes).

## 2. Bilan d'énergie (fig. 4.5)

L'énergie qui, directement ou indirectement, alimente l'écosystème en lumière et en chaleur, est en partie *réfléchi*, en partie *interceptée* par la biocénose, en partie *transmise* au sol. Bien qu'elle provienne essentiellement des radiations émises par le soleil, on la décompose en deux domaines importants :

a) **La radiation solaire** ou bilan d'énergie de courte longueur d'onde ( $\lambda$  entre 0,28 et 3  $\mu$ ).

$$Q_c = S + D - a(S + D),$$

S est la *radiation solaire directe*, D est la radiation du ciel ou *radiation solaire diffusée* par l'*atmosphère et les nuages*.

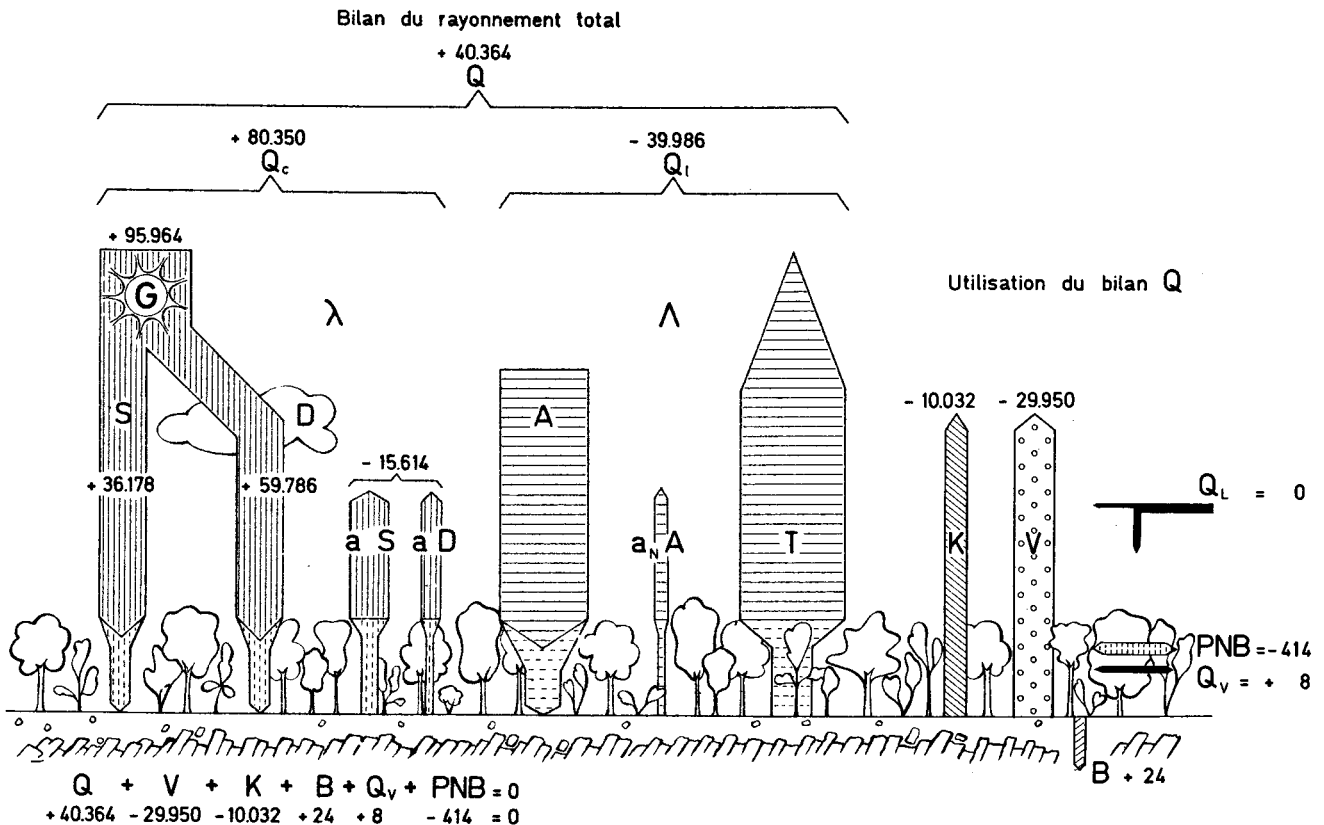


Fig. 4.5 Bilan de l'énergie (en cal/cm<sup>2</sup>) dans la chênaie mélangée de Virelles-Blaimont au cours d'une période d'une année (moyenne 1964-1967). (D'après Galoux, 1973).  $\lambda$  : longueurs d'onde courtes ;  $\Lambda$  : longueurs d'onde longues.

S	Rayonnement solaire sur une surface horizontale	an	Albédo de la surface pour le rayonnement thermique descendant de l'atmosphère
D	Rayonnement du ciel sur une surface horizontale	Qc	Bilan du rayonnement solaire (G - aS - aD)
G	Rayonnement global sur une surface horizontale (S + D)	Ql	Bilan du rayonnement terrestre (T + anA - A)
aS	Rayonnement solaire réfléchi sur la surface	Q	Bilan du rayonnement total (Qc + Ql)
aD	Rayonnement du ciel réfléchi sur la surface	B	Flux de chaleur entrant dans le sol
T	Rayonnement thermique de la terre	K	Flux de chaleur entrant dans l'air
A	Rayonnement thermique descendant de l'atmosphère	V	Flux de chaleur latente utilisée pour l'évapotranspiration
anD	Rayonnement thermique descendant de l'atmosphère réfléchi sur la surface	Qv	Energie calorifique stockée dans la biomasse
a	Albédo de la surface pour le rayonnement global	QL	Energie d'advection
		PNB	Productivité nette de la biocénose

Ces radiations comportent :

l'ultraviolet, de 0,28 à 0,38  $\mu$   
 le visible de 0,38 à 0,78  $\mu$  (radiations photo-synthétiquement actives = R.P.A.)  
 l'infrarouge proche de 0,78 à 3  $\mu$

La somme S + D, sur une surface horizontale, est appelée *radiation globale* (G).

De cette radiation globale, une partie est réfléchi (coefficient d'*albedo*) lorsqu'elle frappe des surfaces naturelles qui sont d'ailleurs souvent de nature complexe ; une prairie verte peut réfléchir 10-15 % de

la lumière visible ; une forêt « noire » d'épicéas, 5-10 %. L'infrarouge proche est réfléchi de façon beaucoup plus importante (jusque 40 %). D'une manière générale, on admet que pour une végétation dense (culture) en région tempérée, 17 % de la radiation solaire sont réfléchis, 70 % absorbés par la phytocénose et 13 % transmis.

b) La **radiation thermique** ou bilan de l'énergie de longue longueur d'onde (infrarouge lointain de  $\lambda$  de 3 à 100  $\mu$ ) :

$$Q_1 = A - anA - T.$$

L'atmosphère terrestre envoie vers la terre sa

propre radiation A (radiation tombant de l'atmosphère, « Gegenstrahlung »), dont l'intensité dépend de la température et de la teneur de l'air en vapeur d'eau et CO<sub>2</sub> ; cette radiation diffuse, partie de l'infrarouge au sens large s'étalant entre 3 et 100 μ, est à son tour réfléchi par les surfaces terrestres, avec un coefficient aN qui est de 4 % pour les feuilles ou aiguilles d'arbres et l'eau, mais peut atteindre 11 % pour le sable clair.

La radiation des surfaces terrestres (T) est fonction de leur température et varie donc très fortement au cours de la journée ; elle est également composée de longues λ de 3 à 100 μ. Presque toujours, tant de jour que de nuit, la radiation terrestre l'emporte sur la radiation de l'atmosphère, de sorte que le bilan des longues λ est négatif, et que le sol radie de la chaleur vers l'atmosphère.

Le bilan du rayonnement total (fig. 4.5), s'exprime donc par la formule :

$$Q = Q_c + Q_l,$$

$$\text{ou : } Q = S + D - a(S + D) + A - aNA - T.$$

$$Q = G - aG + A - aNA - T,$$

Durant le jour, Q est le plus souvent positif. Durant la nuit, Q est toujours négatif : les composantes G et aG sont nulles, et le stock calorique des masses constituées par le sol et les organismes, toujours important, permet un rayonnement T élevé ; A est toujours plus petit que aNA + T.

Au cours d'une journée entière, ou au cours d'une année entière, Q est généralement positif, l'intensité

de la radiation solaire incidente de courte λ l'emportant sur celle de la radiation thermique de grande λ réémise par la terre.

Il devrait en résulter un refroidissement progressif de l'atmosphère et un réchauffement progressif de la surface terrestre, où la vie deviendrait bien vite intenable. Et pourtant, un équilibre thermique est réalisé, que montre la relative constance des climats pendant de longues périodes ; cet équilibre est dû, d'une part, à un transfert de chaleur de la surface terrestre vers l'atmosphère par conduction et convection (chaleur sensible : K), la montée de l'air chaud vers l'atmosphère, son remplacement par de l'air froid étant la cause des vents ; d'autre part, à une utilisation de l'excès de chaleur qui est absorbée par les surfaces végétales et terrestres, pour une vaporisation (évapotranspiration) de l'eau (V) ; cette chaleur latente est récupérée par l'atmosphère lorsqu'il y a condensation de la vapeur d'eau, souvent suivie de pluie.

En dehors de ces deux principaux postes équilibrant l'excès d'énergie frappant la surface terrestre, il en est d'autres, moins importants en quantité, mais très importants en qualité, comme l'absorption de chaleur, surtout diurne, par le sol ou le substrat (B = Q<sub>α</sub>) ou l'utilisation de l'énergie par l'assimilation chlorophyllienne des plantes vertes (ap G = PNB).

En fin de compte on a :

$$Q + V + K + B + PNB = 0,$$

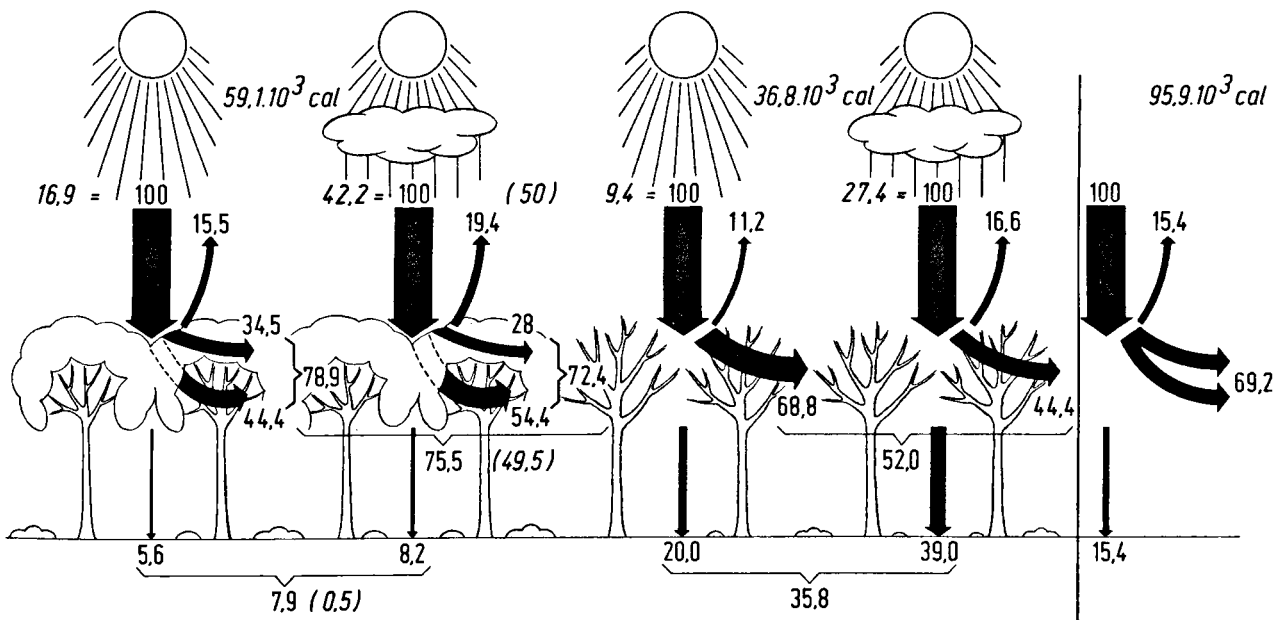


Fig. 4.6 Distribution annuelle de l'énergie (en 10<sup>3</sup> cal/m<sup>2</sup>) dans une forêt caducifoliée de Belgique (Querceto-Carpinetum à Virelles). Réflexion, interception, transmission, pendant la phase feuillée (ciel clair et ciel couvert), pendant la phase défeuillée (ciel clair et ciel couvert) et pour l'année entière.

ces paramètres pouvant être aussi bien positifs que négatifs.

La figure 4.5. donne comme exemple le bilan de l'énergie dans une Chênaie mélangée de Belgique au cours d'une période de végétation.

Sur le terrain, le rayonnement global  $Q_1$  (300 à 3 000 nm) est mesuré, au-dessus et sous le couvert forestier, à l'aide du *pyranomètre sphérique* de BELLANI, et par l'actinographe de ROBITZCH-FRIESS à *coupelle de verre* ; le rayonnement total  $Q$  (300 à 60 000 nm) est mesuré à l'aide du bilanomètre de SCHULZE, à *coupelle de polyéthylène*.

Les quantités et la qualité d'énergie reçue dépendent de la saison, de même que le pourcentage d'énergie réfléchi (albedo), interceptée ou transmise. Les dif-

férences se manifestent également selon que le ciel est serein ou couvert (fig. 4.6).

Quelle que soit la saison, l'énergie solaire interceptée par le couvert forestier (« canopée ») est plus importante au niveau des troncs, branches et rameaux (*forte absorptance*) qu'au niveau des feuilles (*forte transmittance*), bien que l'*index de surface foliaire* atteigne 7-9 ha/ha, tandis que l'*index des surfaces corticales* n'est guère que de 3-5 ha/ha. Ceci plaide pour un rôle photosynthétique beaucoup plus important que prévu (et en toute saison) de la chlorophylle de l'écorce des rameaux jeunes et du manchon d'épiphytes (Algues, Mousses, Lichens) qui recouvre les organes ligneux, de l'extrémité des branches à la base des troncs, en atmosphère non polluée tout au moins (DUVIGNEAUD et TIMPERMAN, 1977).

### 3. Bilan d'eau (planche 9).

#### 1) Introduction

L'eau n'est pas seulement une source d'oxygène et d'hydrogène, mais elle est le constituant le plus abondant des êtres vivants ; l'homme en contient 60 % de son poids, un végétal jusque 95 %. Les Graminées des prairies en contiennent 79 %.

Les grands mouvements de l'eau à la surface du globe terrestre sont bien connus : évaporation, par l'énergie solaire, de l'eau des nappes liquides, produisant l'*humidité atmosphérique* ; condensation de celle-ci sous forme de nuages entraînés par le vent ; refroidissement des nuages amenant la précipitation sous forme de pluie ou de neige ; absorption des précipitations par le sol ou ruissellement à la surface de celui-ci ; retour aux nappes liquides.

Les phases qui se succèdent au sein de la biogéocénose peuvent se classer en *interception, pénétration, évaporation, transpiration, infiltration, ruissellement, drainage*.

#### 2) Bilan d'eau d'un écosystème terrestre (fig. 4.7)

##### 1. Apports.

La source d'eau se trouve principalement dans les précipitations atmosphériques  $R$  (pluie, neige, grêle, etc...) ; il faut y ajouter les brouillards  $B$ , nuages  $N$  et rosées  $R_o$  pour obtenir la *précipitation brute*  $RB$ .

Dans les formations forestières d'altitude, surtout intertropicales, les nuages peuvent être la principale source d'alimentation en eau : interceptés par les axes et les feuilles, ils s'y condensent, et un égouttement continu de gouttelettes d'eau alimente le sol ; les nuages sont dans ce cas la source d'une luxuriante végétation de Mousses et Lichens.

De l'eau peut encore pénétrer dans l'écosystème par des *transferts latéraux*, surtout de brouillard,  $B_{Li}$  ; ruissellement superficiel,  $RSi$  ; drainage horizontal,  $DHi$ .

Ainsi, l'équation générale des apports est :  
 $Apports = R + B + R_o + N + B_{Li} + RSi + DHi$ .

La végétation a une importante fonction écran, interceptant et évaporant dans l'atmosphère une partie de l'eau de précipitation avant qu'elle ne parvienne au sol ; cette *interception*, naturellement maximale lors des faibles pluies, peut atteindre en région tempérée 25 % des précipitations totales.

La fraction non interceptée atteint le sol par des voies diverses :

- une partie parvient directement au sol sans rencontrer d'obstacles : c'est la *pénétration directe* ( $PéD$ ) ;
- une partie chemine dans la canopée, et de feuille en feuille ou de branche en branche, s'égoutte jusqu'au sol par paliers successifs : c'est l'eau d'*égouttement*  $Eg$ . Il est difficile de mesurer séparément  $PéD$  et  $Eg$  l'eau tombant au niveau de l'éda-

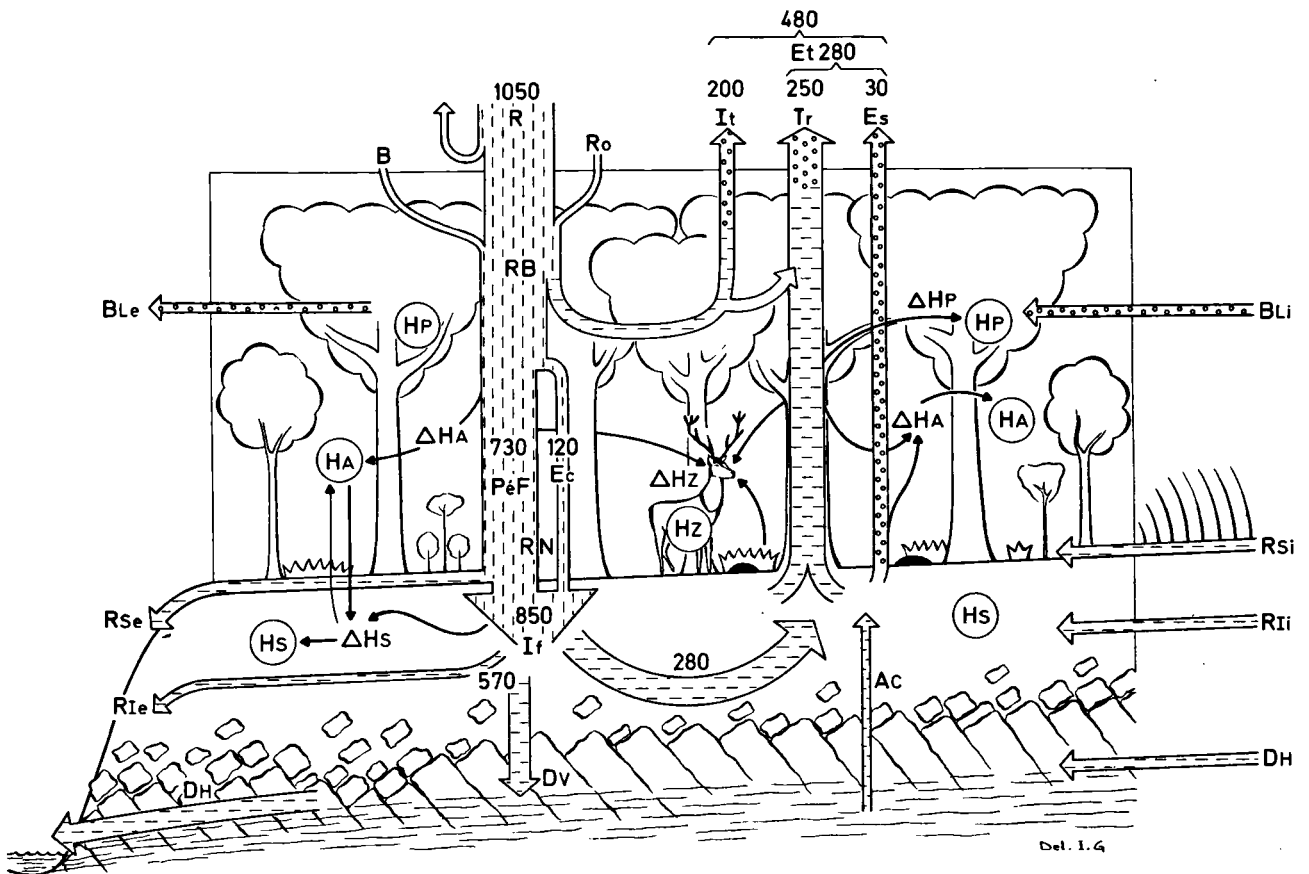


Fig. 4.7 Bilan d'eau dans une biogéocénose forestière. Les chiffres sont ceux de la Hêtraie médioeuropéenne de Mirwart (Belgique) et Solling (R.F.A.). (Pour explications, voir texte.)

photope est recueillie dans des pluviomètres qui ne peuvent faire le départage :  $PéD + Eg = PéF$  ou *pénétration par les frondaisons* (« through fall ») ;

— une partie ruisselle le long des axes et est collectée par la surface du tronc le long de laquelle elle s'écoule, pour irriguer le sol dans l'environnement immédiat des souches : c'est l'eau d'écoulement (Ec) ou « stemflow ». Le « stemflow » est collecté par des hélices de Pb ou de plastique soudées sur la base des troncs.

L'eau qui parvient ainsi au sol est la *précipitation nette RN* ou *pénétration totale* :

$$PéT = PéF + Ec ;$$

elle s'y infiltre (If) ou ruisselle (Rs).

2. Le contenu en eau correspond à la quantité totale d'eau stockée dans l'édaphotope (HS) et dans la biocénose, plantes, animaux, microbes ( $HB = HP + HZ + HM$ ), ainsi qu'à la vapeur d'eau de l'air interne de l'écosystème (HA). On a donc :

$$H = HS + HB + HA.$$

L'eau d'hydratation de la phytomasse (HP) que l'on peut appeler *hydromasse*, et qui se confond presque avec HB, est peu importante par rapport aux précipitations :  $\pm 100$  t/ha dans une forêt, pour  $\pm 10\,000$  t/ha/an (1 000 mm). Les fluctuations journalières et saisonnières de HP sont importantes (atteignant 30 % dans une forêt tempérée). Dans un écosystème en progression, H augmente ( $\Delta H$ ). Seul  $\Delta HP$  peut ne pas être négligeable.

### 3. Pertes en eau.

a) Une partie de l'eau d'infiltration est retenue dans le sol (*eau capillaire*), d'autant plus fortement que le complexe colloïdal (humus et argile) est plus abondant. La fraction qui mouille le sol sur une profondeur plus ou moins grande peut remonter à la surface par capillarité et être ainsi évaporée (Es). De l'eau puisée dans le sol par les racines et amenée aux feuilles est d'autre part transpirée dans l'atmosphère (Tr). On appelle *évapotranspiration* la quantité d'eau évaporée physiquement, additionnée de celle qui est transpirée biologiquement :

$$ES + Tr = ET.$$



L'évapotranspiration peut être estimée pour nos régions à 3 000-7 000 t/ha/an. On appelle *évapotranspiration réelle* la fraction totale de l'eau de précipitation rejetée dans l'atmosphère. On a donc :

$$ETR = It + Tr + Es.$$

On estime à 586 cal la quantité de chaleur nécessaire à vaporiser 1 g d'eau, à la température de 20°. Ce chiffre lie le bilan d'énergie au bilan d'eau.

Une partie peu importante de l'eau absorbée sert à maintenir l'hydratation des plantes, des animaux, des sols et de l'air ambiant ( $\Delta H$ ).

On utilise aussi les notions d'*évaporation potentielle* (EP) et d'*évapotranspiration potentielle* (ETP). La première correspond à la quantité d'eau qui s'évapore à partir d'une nappe d'eau libre (océan, lac, étang, bac d'évaporation), dans les conditions considérées ; la seconde exprime les pertes totales par transpiration et évaporation d'une couverture végétale régulièrement alimentée en eau et couvrant le sol au maximum. Ces pertes peuvent être mesurées (bacs d'eau ou de culture) ou calculées à l'aide de formules empiriques intégrant un certain nombre de facteurs climatiques (Penman, 1963).

b) Lorsque la quantité d'eau de pluie infiltrée dans le sol dépasse la *capacité maximale en eau*, elle percole (*drainage vertical* Dv) jusqu'à la nappe aquifère ; cette **percolation** est d'autant plus importante que le climat est plus pluvieux et que le sol est plus filtrant ; elle est d'autant plus réduite que le sol est plus riche en racines de plantes à transpiration élevée. Cette percolation amène le *lessivage* des éléments biogènes et des colloïdes du sol peptisés.

L'eau perdue par **ruissellement** de surface RSe est d'autant plus abondante que la pente est plus forte et que la végétation est plus réduite ; les sols dénudés et pentus sont l'objet d'une forte érosion. Souvent le ruissellement se fait *sous* la surface du sol (*ruissellement sous-superficiel* RIe). Le drainage latéral ou horizontal (DH) est fréquent, et il est une forme de liaison entre biogéocénoses contiguës ; le flux, plus ou moins canalisé, aboutit à des sources.

L'eau de ruissellement et de drainage constitue l'**eau courante** (« stream flow ») des ruisseaux et rivières, c'est-à-dire qu'elle alimente les écosystèmes aquatiques, et de là, les écosystèmes urbains et industriels.

Les pertes par ruissellement et drainage, pour un écosystème bien déterminé et bien limité dans l'espace, peuvent se mesurer par des *lysimètres*, dont il existe aujourd'hui de nombreux types ; on peut aussi les mesurer dans un bassin de réception constituant un écosystème plus complexe (bassin versant) par mise en place d'un *débitmètre* à l'endroit où l'eau quitte le bassin, à condition toutefois que celui-ci soit géologiquement étanche ; un système de nombreux *petits bassins de versants* situés dans la même région peut

être aménagé (exemple : station américaine de Coweeta), de manière à permettre une comparaison entre les bilans d'eau d'écosystèmes naturels et artificiels les plus divers.

3. Les pertes en eau de la biogéocénose sont donc :

$$\text{Pertes} = RSe + RIe + DV + DL + It + Tr + Es.$$

4. Le bilan d'eau peut s'écrire :

$$\text{Apports} = \text{Pertes} + \Delta H,$$

ou, en négligeant  $\Delta H$  :

$$\text{Apports} = \text{Pertes},$$

ou :

$$\text{Apports} = It + Es + Tr + RS + D = ETR + RS + D.$$

Tr est un important facteur de productivité végétale (voir § suivant) et RS + D constituent la principale source d'alimentation des nappes et du réseau hydrographique [eau potable, eau industrielle, eau agricole (irrigation), eau de navigation] ; il n'y a guère que It et Es qui soient inutiles, et que, dans l'aménagement d'un territoire, on doive tâcher de réduire au maximum.

Or, ETR et RS + D s'opposent : l'augmentation de l'un aboutit à une diminution de l'autre. Dans une politique d'aménagement, il faut rechercher un compromis, en jouant sur le type d'exploitation du sol, le type d'écosystème et la spécificité des espèces.

La figure 4.7 donne des valeurs moyennes du bilan d'eau de la hêtraie à moder médio-européenne ; les valeurs proviennent à la fois de la hêtraie ardennaise de Mirwart et de la hêtraie d'Allemagne centrale de Solling, qui furent toutes deux des sites particulièrement actifs pour les recherches du PBI (DUVIGNEAUD, 1977, ELLENBERG, 1978) ; il est très remarquable que les données soient tellement concordantes (à quelques % près) qu'elles aient permis d'élaborer un modèle unique. On voit qu'un des grands intérêts de cette hêtraie est que la percolation de l'eau est très importante (55 %) parce que l'évapotranspiration réelle est relativement faible, et que, d'autre part, le coefficient transpiratoire est bas : 170.

### 3) Coefficient transpiratoire

La quantité d'eau transpirée par les plantes est généralement grande, d'autant plus grande que leur alimentation en eau est meilleure.

En Suède, on a mesuré qu'un ha de forêt d'Épicéas sur sol sec transpire par an la valeur d'une précipitation de 211 mm (c'est-à-dire 2 100 m<sup>3</sup> d'eau) tandis qu'un ha de même forêt sur sol humide transpire la

valeur d'une précipitation de 378 mm, c'est-à-dire près de 4 000 m<sup>3</sup> d'eau.

D'une manière générale, on peut dire que la consommation d'eau perdue dans l'atmosphère par la *transpiration* du tapis végétal est, dans nos régions, de l'ordre de 2 000 à 3 000 t d'eau par ha et par an ; elle atteint 4 000 à 6 000 t pour des cultures particulièrement exigeantes, ou pour des tapis végétaux toujours verts c'est-à-dire transpirant toute l'année.

Elle peut être encore beaucoup plus élevée pour des écosystèmes constamment alimentés en eau par une nappe liquide superficielle ; on a mesuré, pour un marécage à *Cirsium oleraceum* et Populage des marais, une transpiration annuelle de 11 650 t d'eau à l'ha, ce qui correspondrait à une hauteur de pluie de 1 165 mm, c'est-à-dire supérieure à celle observée.

On a vu que le facteur eau est un important facteur de productivité. On appelle **coefficient transpiratoire** la masse d'eau transpirée par kg de matière sèche élaborée pendant une saison.

Ce coefficient est énorme et très variable suivant les espèces. Il est particulièrement important chez les plantes cultivées en C3 (de 500 à 850), et nettement plus bas chez les arbres (de 170 à 340) ; un cas particulier est celui des plantes en C4, qui fixent le CO<sub>2</sub> de l'air avec plus d'efficacité, et ouvrent leurs stomates moins largement et pendant un temps plus court.

Voici d'ailleurs quelques valeurs du coefficient transpiratoire, d'après LARCHER (1973) :

<i>Plantes C4</i>		<i>Arbres</i>	
Maïs	370	Chêne	340
Vesce	300	Bouleau	320
Amaranthus	300	Hêtre	170
		Pin	300
<i>Plantes en C3</i>		Mélèze	260
Riz	680	Epicéa	230
Blé	540	Douglas	170
Luzerne	840		
Pomme de terre	640		
Coton	570		

Il faut donc 540 t d'eau de pluie (54 mm de précipitation) pour produire 1 t de plantes de Froment, MS ; pour 1 ha produisant annuellement 10 t MS de plantes de Froment (ce qui correspond à 3-4 t de grains de Blé), il faut 5 400 t d'eau de pluie de transpiration, ce qui correspond à près de la moitié des précipitations annuelles.

Il existe des différences importantes qui dépendent surtout du climat : les plantes des zones arides consomment deux fois plus d'eau que celles des régions humides pour produire la même quantité de matière sèche. La « règle de WALTER » nous apprend d'ailleurs que dans les zones semi-arides où la pluviosité annuelle est inférieure à 30 cm, la productivité du

tapis végétal est proportionnelle à la pluviosité ; il s'élabore 1 t d'herbe sèche par tranche de 10 cm d'eau (fig. 4.26).

On observe généralement une adaptation de la végétation au cycle de l'eau de la région où elle se développe.

Si l'on fait des introductions de plantes exotiques, de profondes modifications peuvent se produire. C'est ainsi que les boisements d'*Acacia* ou d'*Eucalyptus* d'Australie introduits dans les régions tropicales transpirent beaucoup plus d'eau que celle fournie par les pluies annuelles ; ils doivent prendre le supplément dans les nappes aquifères dont ils abaissent le niveau au point de tarir les sources (exemple de Pretoria, où il pleut annuellement 760 mm, et où les peuplements d'*Acacia mollissima* et d'*Eucalyptus* transpirent respectivement la valeur de 1 200 et de 2 500 mm d'eau). Dans certains cas, ces plantes spécialisées, qui sont de véritables pompeurs d'eau, (*phreatophytes*), sont utilisées pour assécher les marais.

#### 4) Importance du bilan d'eau

1. On peut parler de la fonction écran des écosystèmes vis-à-vis des précipitations, jouant à deux

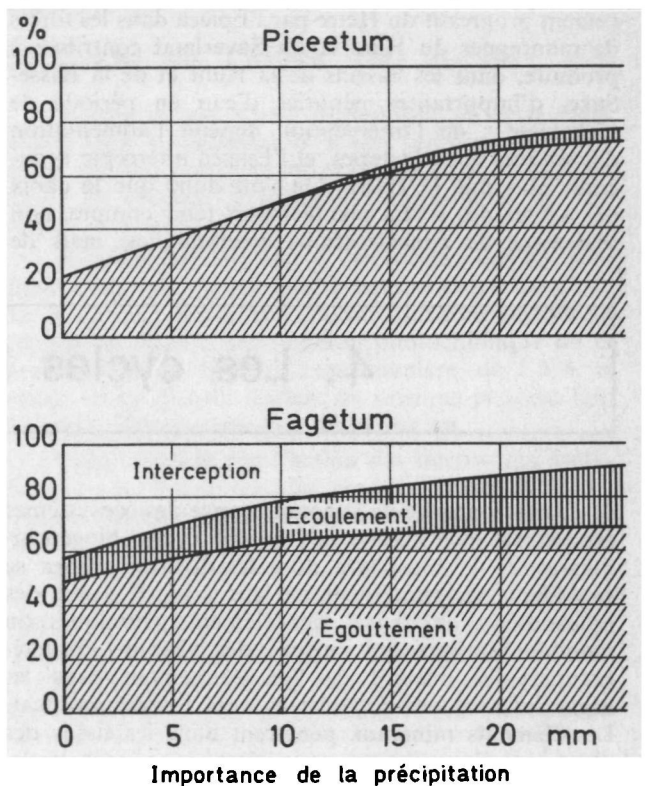


Fig. 4.8 Bilans d'eau comparés de la Hêtraie (Fagetum) et de la Pessière (Piceetum) en Allemagne occidentale, Harz. (d'après Delfs, 1955, 1967).

niveaux : la phytocénose (*écran vert*) et le sol (*écran brun*). L'eau que cet écran « laisse passer » par ruissellement et infiltration est celle qui alimente les cours d'eau et les nappes aquifères superficielles et profondes.

2. L'eau transpirée est responsable de la productivité primaire, et de ce fait, de la productivité secondaire, et il est bon de citer quelques chiffres qui correspondent à l'alimentation réelle en eau des hommes.

Supposons un homme (bien nourri) à alimentation journalière uniquement composée de 1 kg de pain et 500 g de viande : (1 bœuf de 350 kg par an). Le coefficient transpiratoire pour les grains de Blé est d'environ 1 200 ; 1 500 pour la farine ; il faut donc environ 1 500 l d'eau pour produire le Blé qui fournira 1 kg de pain. De même, il faut environ 8 000 l d'eau pour produire les 8 kg de fourrage (MS) nécessaires chaque jour au bœuf. On voit que les  $1\ 500 + 8\ 000 = 9\ 500$  l d'eau nécessaires à produire une ration journalière de 1 kg de pain et 500 g de viande sont immenses par rapport à l'eau de boisson : 50 l pour le bœuf, 1,5 l pour l'homme.

3. Le bilan d'eau d'une écorégion doit être bien connu pour l'établissement des ressources en eau de cette région. La figure 4.8 montre comment le remplacement progressif du Hêtre par l'Epicéa dans les forêts de montagnes du Harz et du Saverland contribue à produire, dans les bassins de la Ruhr et de la Basse-Saxe, d'importantes pénuries d'eau en période de sécheresse : de l'interception dépend l'alimentation des sources et des nappes, et l'Epicéa intercepte beaucoup plus que le Hêtre. On voit donc que le choix des arbres des forêts plantées doit tenir compte, non seulement de considérations économiques, mais de

l'incidence de ce choix sur le régime de l'eau des sources et rivières.

## 5) Une approche quantitative régionale

Une approche quantitative du cycle de l'eau nous est fournie par la planche 9, qui représente le cycle de l'eau dans la République Fédérale Allemande (d'après CLODIUS et KELLER); il s'agit là d'un écosystème complexe et de grande étendue, qui montre cependant un certain nombre de faits saillants.

Pour une pluviosité annuelle moyenne de 771 mm moins de la moitié (367 mm) gagne la mer par les nappes aquifères et les cours d'eau (eau de ruissellement de très loin supérieure à l'eau d'infiltration) ; plus de la moitié (404 mm) est rendue à l'atmosphère par l'évapotranspiration ; il est fort important de constater qu'ici, la part du lion revient à la transpiration du tapis végétal ; près des 38 % des précipitations totales de la région sont absorbés par les plantes et transpirés.

Une remarque très importante est que, malgré une très grande densité de population, la quantité d'eau détournée par l'homme pour ses besoins domestiques et industriels ne dépasse guère la valeur de 20 mm de précipitations, c'est-à-dire 2,5 % des précipitations totales.

Alors que les cycles du carbone et de l'azote produisent une accumulation et un blocage de ces éléments dans l'écosystème, le cycle de l'eau le traverse presque sans perte : environ 1 % de l'eau tombée participe chaque année à l'édification de la biomasse de l'écosystème.

## 4. Les cycles biogéochimiques.

Une approche de la connaissance des écosystèmes est réalisée par l'étude des grands cycles biogéochimiques de la biosphère dont les diverses phases se succèdent nécessairement en leur sein. Il s'agit des mouvements circulaires des éléments chimiques du monde abiotique qui suivent des chemins caractéristiques les menant de l'environnement dans les organismes et des organismes vers l'environnement. Les éléments minéraux pénètrent dans les tissus des plantes et des animaux en croissance, y sont transloqués de mille manières, retournent à l'environnement quand vient la mort.

En fait, les grands cycles biogéochimiques de la

biosphère sont la somme des cycles particuliers qui se déroulent au niveau de chacun des écosystèmes pris isolément, et des rapports latéraux qui les unissent. L'étude de la distribution des bioéléments, dans l'environnement et dans les organismes, et aussi l'analyse de leurs cycles est la **biogéochimie**.

Les cycles ne fonctionnent pas toujours d'une manière régulière et présentent des *points de stagnation*, là où des matières organiques s'accumulent ; ils sont ainsi immobilisés, tout au moins momentanément.

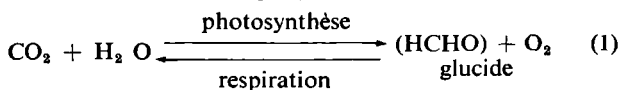
Les cycles biogéochimiques sont principalement ceux du carbone (C), de l'eau (H<sub>2</sub>O), de l'azote (N), du phosphore (P), du soufre (S), des cations biogènes

(K, Ca, Mg) ; leurs phases détaillées nous échappent encore bien souvent, car elles se produisent au sein d'écosystèmes mal connus ; nous en tenterons une synthèse très provisoire au chapitre de la biosphère.

## 1) Cycle du carbone (C)

Ce cycle se confond en partie avec le flux d'énergie. Les sources de C dans la nature sont aussi nombreuses que variées. C'est cependant uniquement le  $\text{CO}_2$  à l'état gazeux dans l'atmosphère (0,03 %), ou à l'état dissous dans les eaux (bicarbonates), qui fournit le C servant de base à l'élaboration de la matière organique des êtres vivants.

Capté par les plantes, ce  $\text{CO}_2$  est transformé par la photosynthèse en glucides :



et, encore par la photosynthèse, ou par d'autres biosynthèses, en protides, lipides, etc. L'hydrogène H nécessaire est fourni par la photolyse de l'eau dont l'oxygène  $\text{O}_2$  se dégage dans l'atmosphère. Les diverses substances ainsi élaborées servent d'aliment hydrocarboné et de matériaux de construction aux plantes vertes et animaux consommateurs. D'autre part, tous les organismes respirent, c'est-à-dire reprennent  $\text{O}_2$  et rejettent C dans l'atmosphère sous forme de  $\text{CO}_2$ . Lorsque la mort survient, les cadavres sont décomposés et minéralisés par des « décomposeurs (bio-réducteurs) de tous types, formant des chaînes au long desquelles C est souvent remis en circulation sous forme de  $\text{CO}_2$  (« respiration du sol »).

Dans certaines conditions, des cadavres et débris végétaux accumulés produisent un *ralentissement* du cycle de C, parce qu'ils sont transformés par la faune et la microflore des saprophytes du sol en un monde de matières organiques nouvelles, formant à la surface du sol une masse brune ou noire, plus ou moins épaisse : l'*humus*, de décomposition plus ou moins lente.

Parfois la chaîne des saprophytes ne peut fonctionner par manque d'air ou à cause d'une acidité trop forte ; les débris organiques s'accumulent sous forme de tourbe et édifient des tourbières. Ici, il y a *stagnation* du cycle.

Dans l'eau, une stagnation du cycle de C se produit aussi, lorsque le  $\text{CO}_2$  s'accumule sous forme de  $\text{CaCO}_3$  (craie, calcaires ou coraux) d'origine chimique ou biogène : tufs, avec végétations de Mousses et Cyanophycées spéciales, récifs coralliens, etc...

## 2) Cycle de l'oxygène (O)

On vient de voir que le cycle de O est étroitement lié à celui de C (réaction (1)).

Tout  $\text{O}_2$  atmosphérique, et de là, celui qui, amené par turbulence de l'air, imprègne activement tous les compartiments de l'écosystème, est produit aujourd'hui par la photosynthèse des producteurs primaires (plantes vertes).

L'équilibre (21 % d' $\text{O}_2$  dans l'air) est dû au fait qu'une quantité de C organique stoechiométriquement égale à celle de  $\text{O}_2$  produit est réutilisée par la respiration des consommateurs, des transformateurs et aussi d'ailleurs des producteurs (respiration des organes non photosynthétiques, respiration nocturne des organes verts). Cette réoxydation peut aussi se produire par les feux de forêt, feux de brousse, etc...

Le seul gain possible de  $\text{O}_2$  provient de la possibilité de séquestration, dans l'écosystème, d'une quantité correspondante de C : séquestration de durée relativement courte dans les organes ligneux pérennants (troncs et branches d'arbres surtout), séquestration de plus longue durée dans un milieu anaérobie ; il s'y accumule alors de l'humus, de la tourbe ou du spropèle, qui à l'échelle géologique, peuvent être transformés progressivement en houille, kérozène ou pétrole et, recouverts de sédiments minéraux, peuvent rester bloqués jusqu'au moment où l'homme en découvre les gisements et les exploite comme *combustibles fossiles*.

## 3) Cycle de l'azote (N) (fig. 4.9)

Malgré sa très grande complexité, ce cycle fonctionne bien et rapidement. L'air, qui contient 80 % de  $\text{N}_2$ , est à la fois le grand réservoir et la soupape de sûreté du système. Il alimente constamment le cycle de plusieurs façons.

D'abord, les décharges électriques qui se produisent lors des orages synthétisent, à partir du  $\text{N}_2$  et du  $\text{O}_2$  de l'air, des oxydes d'azote, qui sont amenés au sol par la pluie ; une fixation photochimique de N peut aussi avoir lieu ; de cette manière, de 1 à 4, et même 10 kg d'azote nitreux ou nitrique peuvent être fournis à l'écosystème par ha et par an.

C'est toutefois par l'action des micro-organismes fixateurs de N que les plus grandes quantités de cet élément entrent dans l'écosystème. Le plus souvent, il s'agit de Bactéries, qui ont le pouvoir d'utiliser l'énergie de leur respiration pour incorporer directement N de l'air sous forme de protides. Ces Bactéries agissent parfois isolément, en aérobie (*Azotobacter*) ou en anaérobie (*Clostridium*), et leurs cadavres enrichissent le sol en N organique, qui est rapidement minéralisé ; ainsi, environ 25 kg de N par ha et par an peuvent être ajoutés au sol.

Les Bactéries les plus efficaces sont celles qui vivent en symbiose avec les Légumineuses, dans des nodules se développant sur les racines de ces plantes ; en présence de molybdène (Mo) comme catalyseur et

en présence d'une forme particulière d'hémoglobine (cas unique chez les végétaux), ces *Rhizobium* assimilent d'énormes quantités de N moléculaire  $N_2$  ; le N organique formé enrichit considérablement les organes aériens des plantes hôtes et diffuse d'autre part dans la **rhizosphère** (partie du sol en contact avec les racines), surtout quand les nodules vieillissent se désagrègent. Les Légumineuses sont de ce fait toujours exceptionnellement riches en protides, et sont très nourrissantes pour les herbivores ; N fixé et accumulé dans les organes aériens et souterrains de ces végétaux atteint dans les cultures de Trèfle ou de Luzerne, des valeurs annuelles de 150 à 400 kg/ha.

Ainsi, la fertilité des champs cultivés peut être maintenue dans certains cas, aussi bien par des rotations contenant des Légumineuses (qui peuvent être « retournées » dans le sol comme *engrais vert*) que par des applications d'engrais azotés. Une technique moderne consiste à inoculer dans les champs de Légumineuses, des *Rhizobium* spécialement actifs.

On peut estimer à 20 kg/ha/an la valeur moyenne de N fixé par les nodosités des Légumineuses à la surface de la terre.

D'autres Bactéries que les *Rhizobium* font symbiose avec d'autres plantes supérieures que les Légumineuses pour fixer le N de l'air ; telles sont celles qui, sous les tropiques, forment sur les feuilles des Rubiacées de petites tumeurs noires fixatrices de N ; tels sont les Actinomycètes qui, dans nos régions, forment avec les racines de l'Aulne des nodosités fixatrices de N qui enrichiraient à ce point le sol, qu'elles justifieraient la présence dans les aulnaies d'une riche flore d'espèces typiquement nitrophiles. De nombreux genres sont aujourd'hui connus qui portent sur leurs racines des nodosités fixatrices de N : *Cycas*, *Gingko*, *Coriaria*, *Myrica*, *Casuarina*, *Elaeagnus*, *Hippophae*, *Ceanothus*, etc...

Enfin, dans les eaux et sur la terre humide, ce sont certaines Algues bleues (Cyanophycées) qui fixent directement le N de l'air ; ces micro-organismes sont les plus « complets » que l'on connaisse, puisqu'ils sont en même temps photosynthétiques ; en Orient, ils jouent un grand rôle dans la productivité des rizières.

Ces diverses sources de N amènent ce dernier au contact des racines, généralement sous forme de nitrates ; absorbés et transformés en acides aminés et véhiculés jusqu'aux feuilles, ils y sont utilisés à la synthèse des protéines des plantes supérieures.

Ces protéines sont à la base de l'alimentation azotée des animaux. Protéines végétales et animales peuvent alors nourrir certaines Bactéries parasites. Survient la mort. Les décomposeurs font repasser progressivement le N à l'état minéral ; des groupes divers de bioréducteurs sont spécialisés chacun dans une partie du travail ; la chaîne se termine par l'action

des ammonisants qui produisent de l'ammoniac.  $NH_3$  peut alors entrer dans le cycle de la **nitrification** : *Nitrosomonas* l'oxyde en nitrite, et *Nitrobacter* oxyde les nitrites en nitrates. Le cycle peut ainsi se poursuivre.

D'autre part, le N est constamment rendu à l'air par les Bactéries dénitrifiantes qui décomposent les nitrates en  $N_2$  et volatilisent celui-ci dans l'atmosphère ; ces Bactéries ne sont toutefois pas aussi redoutables qu'on pourrait le penser : elles n'agissent que si le sol est très riche en N et en C (surtout s'il est fumé avec du fumier animal) et ne décomposent au maximum que 20 % de l'azote total (jusqu'à 50 à 60 kg de N volatilisé à l'ha par an).

Il convient de remarquer encore que, sous climat humide, une faible quantité de N (jusqu'à 5 à 8 kg à l'ha), peut être lessivée sous forme de nitrates, ou de matières organiques solubles).

L'azote peut ainsi sortir du cycle ; entraîné vers les océans par les rivières, il s'y accumule dans les sédiments profonds. En partie repris par des organismes marins de phytoplancton, il entre en même temps que P dans le cycle de prédateurs aboutissant à des poissons, qui servent de proie à des oiseaux ou des mammifères qui le ramènent, par leurs déjections, à la surface des continents (guano), (planche 10).

En dehors du cas spécial des Légumineuses et autres plantes vertes fixant directement N de l'air, la plupart des plantes vertes ne peuvent prendre N, par leurs racines, que sous forme d'anions nitriques  $NO_3^-$  ou de cations ammonium  $NH_4^+$ , produits, à partir des protéines des cadavres, par les chaînes de décomposition ; de transformation et de minéralisation.

Le N minéralisé et utilisable pour les plantes vertes n'est qu'une faible partie du N total du sol. Les plantes ne peuvent, en effet, absorber tout le N minéralisé (c'est-à-dire la *minéralisation brute*  $\alpha$ , fig. 4.9), mais seulement la partie de celui-ci que les autres micro-organismes du sol, en compétition avec elles, veulent bien leur laisser (*minéralisation nette*  $\beta$ , fig. 4.9).

Une analyse du contenu actuel du sol en  $NO_3^-$  et  $NH_4^+$  ne fixe pas sur la vitesse de nitrification puisqu'une partie plus ou moins grande de ce N est constamment absorbée par les racines ; pour exclure de l'analyse cette activité des racines, il convient d'« incubé » des échantillons de chaque horizon du sol pendant un certain temps (6 semaines par exemple), l'activité des racines étant supprimée ; ces incubations sont doublées par des observations *in situ* où des échantillons de sol séparés des plantes supérieures sont placés dans des sachets de polyéthylène et mis à leur place normale.

Les analyses de N total, nitrique et ammoniacal, au début de l'expérience et après 6 semaines, donnent ainsi des indications sur la marche de la nitrification

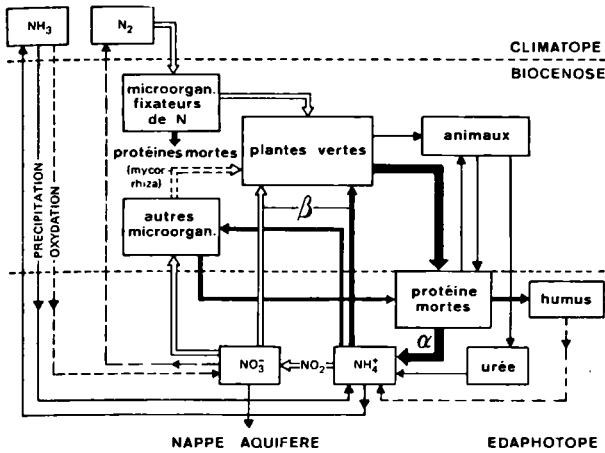


Fig. 4.9 Modèle du cycle de N dans un écosystème terrestre (d'après Ellenberg, 1971).

Minéralisation de N  
 α = brute,  
 β = nette.

et sur la vitesse d'absorption de ces substances par les racines des plantes supérieures.

Dans une forêt dense équatoriale, la minéralisation de N et son absorption par les racines des arbres sont limitées par le contenu en eau du sol, alors que dans une forêt tempérée caducifoliée, elles le sont par la température du sol : dans un *Fagetum*, l'absorption de N par les racines de *Fagus* est la plus active au printemps et à la fin de l'été.

Dans beaucoup de sols forestiers, la minéralisation nette est la plus élevée dans les horizons supérieurs F et H ; la plupart du N stocké dans les horizons plus profonds sous forme d'humus stable peut être difficilement réactivée pour la production végétale. Cependant, il semble exister une relation entre la biomasse totale d'une formation végétale et le N total du sol.

La fourniture de N minéral mesurée par la méthode d'incubation sur le terrain correspond bien à la productivité primaire des écosystèmes. Les forêts les plus productives, les prairies et les cultures vivent sur les sols à très haute minéralisation nette de N, alors que les forêts de Conifères, toundras et tourbières correspondent à une minéralisation faible ou minimale.

La minéralisation de N est extrêmement faible dans les sols correspondant aux savanes et à certaines prairies « riches en mulch » de feuilles desséchées (jamais fertilisées d'Europe centrale) ; cependant, la productivité primaire de ces deux écosystèmes est élevée ; en fait, dans ces deux types herbeux, il n'y a quasi pas de litière incorporée au sol, parce qu'elle est brûlée ou coupée ; mais avant cela, cette litière

jaunit, ce qui s'accompagne d'un retour de N (et de P) dans les organes souterrains. On peut parler d'un « cycle interne de N » (à l'intérieur des plantes vivantes), qui est plutôt un *va-et-vient*, qui est plus efficace que le « cycle externe de N », par décomposition de la litière ; un tel cycle se retrouve dans de nombreux écosystèmes herbeux.

Beaucoup de plantes vasculaires peuvent utiliser indistinctement des ions  $NH_4^+$  ou  $NO_3^-$  ; cependant, certaines plantes, comme les calciphytes, ne peuvent pas absorber  $NH_4^+$  dans un milieu très acide, alors que les oxylophytes le peuvent. Dès lors, le type d'ion est important pour fixer la composition de la phytocénose. Comme on le voit tableau 4.1, on peut distinguer 3 types d'écosystèmes en ce qui concerne leur alimentation azotée : types à  $NH_4^+$ , types à  $NO_3^-$ , types mixtes (Tabl. 4.1).

Malgré la très forte acidité de leur sol, beaucoup d'écosystèmes tropicaux ou tempérés sont du type  $NO_3^-$ , ou tout au moins du type mixte.

Dans la plupart des écosystèmes, le cycle de N est très économique ; de très faibles quantités de N seulement sont perdues par lessivage ou dénitrification.  $NH_4^+$  n'est pas lessivé parce qu'adsorbé sur les colloïdes de l'humus ; mais du  $NH_3$  produit par ammonification peut quitter l'écosystème à l'état de gaz. Ce  $NH_3$  retombe dissous dans la pluie et peut enrichir certains écosystèmes très pauvres en N, comme les tourbières hautes.

On commence à mieux connaître aujourd'hui le rôle des Cyanophycées ; on les trouve dans tous les écosystèmes, bien que leur présence ne soit pas toujours remarquée, les plus efficaces étant celles qui, filamenteuses, possèdent des hétérocystes, cellules jaunâtres sans chlorophylle, *Anabaena*, *Nostoc*, *Calothrix*, etc. ; elles ne fonctionnent bien que dans des milieux peu oxygénés, se protégeant souvent par un phénomène de symbiose (voir plus loin).

Dans les océans, les *Trichodesmium*, sous les tropiques et les *Calothrix*, en zone intertidale, paraissent avoir une action considérable. Les *Calothrix* peuvent fixer jusque 2,5 g N/m<sup>2</sup>/an.

Les Cyanophycées fixatrices de N peuvent aussi présenter des phénomènes de symbiose : déjà certains Lichens (*Stereocaulon*, *Peltigera*, *Solorina*) dont les gonidies sont des *Nostocs*, fixent N de l'air ; dans la toundra, des *Solorina* fixent jusque 8 g N/m<sup>2</sup>/an (80 kg N/ha/an).

Plus curieux est le groupe des *Cycadophyta*, Gymnospermes en forme de Palmiers sortis de l'aire secondaire et véritables « fossiles vivants », dont les racines présentent des poches où s'abritent des Cyanophycées fixatrices de N.

Mais l'intérêt principal se porte aujourd'hui sur la symbiose entre un *Anabaena* fixateur et la Fougère

Tableau 4.1 - Classification des écosystèmes en fonction du type d'alimentation azotée (ELLENBERG 1971)

Type $\text{NH}_4^+$	Type $\text{NH}_4^+ - \text{NO}_3^-$	Type $\text{NO}_3^-$
— Taïga, toundra arbustive basse	— Beaucoup de forêts tempérées caducifoliées sur limon	— Forêts de plaine tropicales humides
— Forêt de Conifères subalpine	— Forêts alluviales	— Forêts caducifoliées tempérées sur sol calcaire (rendzina)
— Forêt de Conifères sur tourbe	— Aulnaie riche	— Prairies amendées, à sol non mouillé; la plupart des jardins
— Forêt de Chênes-Bouleaux	— Nombreux types de pelouses	— Formations rudérales
— Bruyère à <i>Calluna</i>	— Pelouses sèches sur calcaire	
— Marécages	— Savanes tropicales	
— Tourbières bombées à <i>Sphagnum</i>	— Diverses forêts tropicales	

aquatique *Azolla*, qui dans diverses régions, est une véritable « water-pest ». Dans les rizières asiatiques, *Azolla* peut, former sous les plants de Riz un tapis continu, fixant de 103 à 162 kg N/ha/an ; c'est d'ailleurs un engrais vert de première qualité.

Le cas le plus simple de symbiose unit Bactéries fixatrices de N (*Spirillum lipoferum*, *Azotobacter paspali*, etc...) et les racines de Graminées tropicales en C4 (DOBEREINER, 1972-1977) ; ces plantes à photosynthèse élevée exsudent par leurs racines, dans le sol proche, l'excès de leurs assimilats ; ceux-ci servent de source d'énergie aux Bactéries qui s'accumulent dès lors dans la rhizosphère, voire dans les cellules des racines, où elles sont protégées d'un excès d'Oxygène. On trouve d'ailleurs cette association Graminées-Bactéries dans la rhizosphère du Riz, qui est une plante en C3 (BALANDRAU, 1974).

On entrevoit, pour cette association Graminées-Bactéries, un grand espoir d'avenir pour l'agriculture tropicale.

#### 4) Cycle du phosphore (P) (fig. 4.10)

Est un exemple de cycle simple, mais ouvert.

Constituant essentiel du protoplasme, entrant dans la composition des nucléotides et des acides nucléiques, P « tourne en rond » dans les écosystèmes terrestres, mais avec des vicissitudes diverses.

Sa source initiale est l'érosion des roches-mères, mais certaines de celles-ci n'en contiennent que très peu, et les écosystèmes qui s'y développent ont des allures de désert (Australie).

Un phénomène bien connu est la fixation de P dans le sol, sous une forme non assimilable par les plantes. Cette fixation se fait sous forme de dérivés insolubles : en milieu très acide, il se forme des phosphate de Fe, Al et Mn insolubles ; d'autre part, un excès de Ca précipite le triphosphate de Ca (apatite).

L'organomasse du sol joue un rôle de *biotampon* (fig. 4.10) ; si elle est abondante et que son turn-over est rapide, grâce à des populations microbiennes actives, le sol est constamment réalimenté en P assimilable qui n'a pas le temps de se fixer, d'autant plus que l'humus forme des complexes avec Al et Fe et les rend inoffensifs. Ainsi, l'humus et la pédoflore règlent l'alimentation en P de la phytocénose, et de là, de l'ensemble de la biocénose.

Ceci n'empêche pas la perte de P par lessivage, surtout à partir des roches-mères en cours d'érosion,

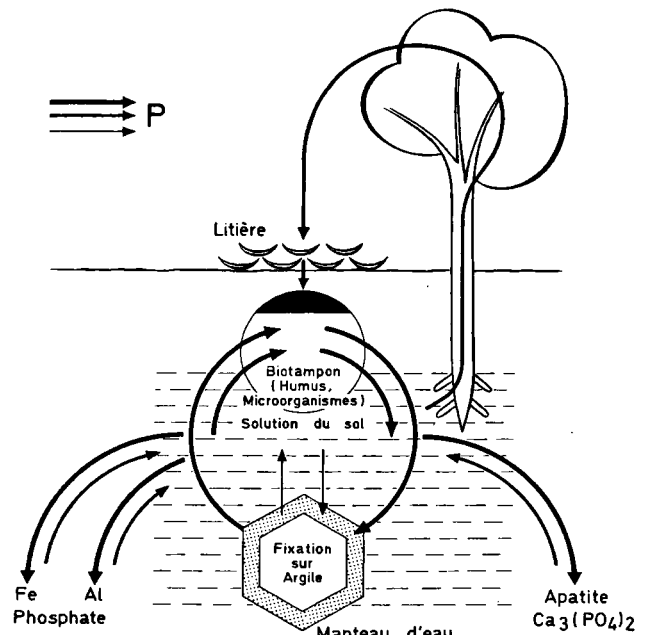


Fig. 4.10 Cycle de P dans l'écosystème. L'hexagone représente une micelle d'argile avec son manteau d'eau orientée. (Pour autres explications, voir texte.)

perte heureuse puisqu'elle va alimenter les écosystèmes aquatiques et y permettre le développement d'êtres vivants. Néanmoins, plus encore que N, P n'est, dans ces écosystèmes, qu'à l'état de traces, ce qui réduit considérablement la productivité (voir cependant *eutrophication*, p. 248).

Par l'épuisement des réserves, qui aboutissent irréversiblement dans le fond des océans (voir p. 201), le cycle de P pose des problèmes préoccupants pour les générations futures.

## 5) Cycle du soufre (S)

S existant dans les sols normaux provient, à l'origine, de la décomposition de la roche-mère, contenant des pyrites ( $\text{FeS}_2$ ) ou des chalcopyrites ( $\text{CuFeS}_2$ ), et ensuite, de la décomposition de la matière organique végétale, la matière organique animale ne contenant que peu de S.

Il existe dans le monde des paysages où la roche-mère est composée de gypses ( $\text{SO}_4 \text{ Ca} \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ ) ; ces paysages entièrement blanchis sont composés, si le climat est assez aride, d'écosystèmes semi-désertiques où la végétation est clairsemée, et composée de sous-arbustes à feuilles plus ou moins crassulentes et riches en cendres (sulfates et chlorures de Ca, Mg, Na) ; tels sont les paysages de la vallée de l'Ebre (Saragossa) ou des zones gypsifères au sud de Madrid (Aranjuez, Calatayud, Grenade), envahis de guarigues à spécialistes du gypse (gypsophytes), comme *Ononis tridentata*, *Gypsophila hispanica*, *Helianthemum squamatum* qui accumulent dans leurs feuilles d'énormes quantités de S (3 à 8 % de la matière sèche, DUVIGNEAUD et DENAEYER-DE SMET, 1968, 1971).

La Somalie est un pays où les sols gypseux occupent une surface supérieure à celle des sols normaux.

Le S du sol est absorbé par les racines des plantes qui l'incorporent dans les acides aminés sulfurés (cystine, cystéine, méthionine), dans des hétérosides sulfurés (*Apiaceae*, *Alliaceae*), ou l'accumulent sous forme minérale ( $\text{SO}_4^-$ ) dans leurs feuilles, dans le cas des gypsophytes (BOUKHRIS et LOSSAINT, 1968-70).

Il est restitué au sol lorsque les plantes meurent.

Cette restitution à partir des cadavres est l'œuvre de nombreux micro-organismes dont certains réduisent le S organique en  $\text{H}_2\text{S}$  (qui peut se dégager dans l'atmosphère ou dans l'eau, former des sulfures ou être oxydé) et dont d'autres oxydent ces produits de décomposition en S ou en sulfates. Ces derniers sont repris par les racines des plantes et assurent la continuation du cycle.

En dehors du S d'origine organique fourni par les plantes, il peut s'introduire dans le cycle des quantités importantes de S apportées par l'atmosphère et l'eau de pluie des régions industrielles (fumées) : de 2 à 260 kg de S par ha et par an.

LIKENS et al. (1971) ont mesuré une exportation de  $\text{SO}_4^-$  atteignant 16 kg/ha/an dans l'eau de drainage d'une forêt caducifoliée des U.S.A.

## 6) Cycle des cations biogènes

Nous avons passé en revue jusqu'ici le cycle des nutriments minéraux (éléments chimiques nutritifs C, N, H, O, P, S) qui forment à eux seuls la quasi-totalité de la matière des êtres vivants. Cependant, ces derniers ne peuvent pas vivre s'ils ne contiennent pas des quantités suffisantes de certains cations. K, Ca, Mg (et parfois Na) appartiennent au groupe des « macroéléments » ou mieux *polynutriments* minéraux parce qu'ils sont nécessaires en grande quantité, tandis que B, Zn, Cu, Co, Mo, V et l'anion Cl, dont il ne faut que de faibles quantités, sont des *oligonutriments* (s'expriment en ppm : parties pour 1 million, mg/kg, de la matière sèche) ; Fe et Mn, également nécessaires, occupent une position moyenne (*mésnutriments*).

Il est important de noter que certains de ces éléments sont nécessaires seulement aux plantes et pas aux animaux, et vice versa. Ceci doit entrer absolument en considération dans l'étude des cycles. Na par exemple, est rarement indispensable pour les plantes, alors qu'absolument nécessaire aux animaux. Mais son étude dans les plantes, qui le fournissent aux animaux, est indispensable.

La concentration absolue de ces éléments dans le sol, et aussi la concentration relative des uns par rapport aux autres (phénomènes d'antagonisme) jouent un rôle important dans la fixation de la composition du tapis végétal. Les cations sont d'ailleurs indissociables des anions correspondant à P, S et N, ce dernier se présentant d'ailleurs aussi bien sous forme d'anion  $\text{NO}_3^-$  que de cation  $\text{NH}_4^+$ .

Sur la terre ferme, la source des cations biogènes est principalement le sol, qui les reçoit des roches-mères décomposées ; mais l'apport par la pluie n'est pas négligeable, si l'on considère le développement parfois abondant des épiphytes. Absorbés par les racines, les cations sont distribués dans les divers organes des végétaux, mais tendent à s'accumuler dans les feuilles ; ils servent ainsi à l'alimentation végétale des herbivores, entrant dans la chaîne trophique des consommateurs de divers ordres.

La minéralisation des déchets et cadavres ramène les cations biogènes dans le sol, au niveau des racines et le cycle semble ainsi pouvoir continuer perpétuellement, bien que dans les forêts, un ralentissement momentané puisse avoir lieu par accumulation dans le bois, et surtout dans les écorces des arbres.

Cependant, dans les climats humides, le cycle peut être profondément contrarié par le lessivage du sol par les pluies ; celles-ci entraînent vers la nappe



aquifère et de là, vers les cours d'eau et vers la mer, des quantités de cations parfois très importantes ; ce lessivage résulte d'une insuffisance du complexe colloïdal absorbant, qui ne retient pas assez les cations, et d'une insuffisance du complexe radiculaire, qui ne les réabsorbe pas suffisamment vite. Le lessivage est un phénomène autocatalytique : plus il progresse et

plus grande est la dégradation des colloïdes du sol : *podzolisation* dans les régions tempérées, *ferrallitisation* dans les régions tropicales.

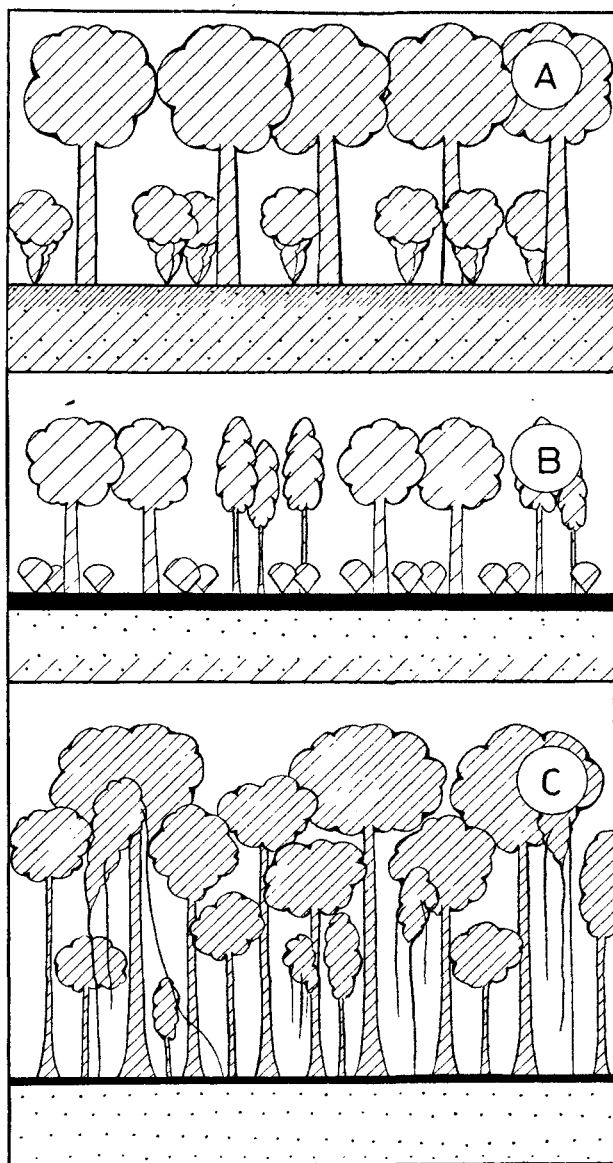
Les sols à colloïdes dégradés se lessivent davantage, et portent une végétation de plus en plus frugale ; ceci n'empêche pas cette végétation frugale d'être dans certains cas luxuriante.

La situation peut devenir particulièrement grave dans les régions tropicales, où l'équilibre est plus difficile à maintenir à cause du lessivage intense dû aux pluies torrentielles et à cause du peu d'efficacité du complexe absorbant du sol (peu d'humus, kaolinite). Les monocultures de Canne à sucre, de Café, de Cacao, de Maïs, d'Arachide, etc... se déplacent des sols épuisés vers les sols plus riches, détruisant sur leur passage des écosystèmes forestiers productifs et laissant derrière elles des écosystèmes ruinés, à productivité très basse.

Les sols tropicaux mûrs ne contiennent pratiquement plus de N organique, de P, de Ca, et sont généralement très pauvres en autres éléments biogènes : ces éléments ont été lessivés par les pluies, et ce qui en reste est accumulé dans la biocénose, qui vit ainsi en économie fermée : les éléments minéraux libérés par la décomposition des cadavres sont immédiatement repris par les racines des plantes et réintroduits dans la phytocénose (fig. 4.11, C). Il s'agit là d'un équilibre très instable : si la forêt est coupée et brûlée pour livrer le sol à la culture, le capital biogène ainsi minéralisé est exporté par les produits agricoles et lessivé par les pluies et le sol perd rapidement sa fertilité ; abandonné momentanément par les cultivateurs (*jachère*), il réussira à donner naissance à une *forêt secondaire* de biomasse inférieure à celle de départ ; si l'opération est répétée au cours des temps, le sol ne produit plus que des végétations de plus en plus frugales et de biomasse de plus en plus faible : le biome évolue vers la savane, la steppe, et finalement le désert.

Dans les régions tempérées, les conséquences du lessivage sont moins extrêmes. Une grande partie des éléments minéraux peut se maintenir dans une couche d'humus épaisse, ce qui produit une stagnation du cycle des cations minéraux, accompagnant celle du carbone et de l'azote : il s'agit de réserves qui ne sont que très lentement libérées et mises à la disposition de la végétation ; on voit alors se développer des espèces frugales comme des Conifères, des Bouleaux, des Myrtilles ou autres *Éricacées* (fig. 4.11, B).

Que par d'abusives coupes à blanc étoc ou surtout par l'essartage et par l'étrépage, on détruit, on enlève ce réservoir d'aliments qu'est l'humus, on rompt alors le cycle dont l'ampleur s'amenuise, et comme dans le cas précédent, on passe à une végétation frugale, de biomasse réduite, de lande ou de pelouse.



**Fig. 4.11** Schéma de la distribution des éléments minéraux dans 3 types d'écosystèmes forestiers.

A. Chênaie à Charmes tempérée (sol à mull.).

B. Chênaie à Bouleaux tempérée (sol à mor).

C. Forêt dense équatoriale.

Éléments minéraux dans l'humus (noir) et dans les parties hachurées.

## 7) Synthèse : Transferts et cycles des éléments biogènes au sein des écosystèmes

Le transfert des éléments biogènes (et autres éléments chimiques) suit deux chemins principaux, qu'on peut nommer, suivant O'VINGTON (1968) : le *cycle biologique*, qui est un cycle fermé et le *cycle géochimique*, qui est un cycle ouvert sur le monde extérieur. Nous prendrons comme exemples des écosystèmes forestiers, qui présentent un maximum de complexité.

### 1) Le cycle biologique (fig. 4.13).

C'est la circulation des éléments biogènes au sein de l'écosystème. Bien qu'on puisse l'étudier à une échelle séculaire, annuelle, saisonnière ou journalière, c'est généralement le cycle annuel qui a retenu jusqu'ici l'attention.

Le cycle biologique annuel se compose de :

L'**absorption** par les racines d'éléments chimiques du sol.

La **restitution** \* au sol d'une partie de ces éléments par chute de litière (feuilles d'arbres, bois mort, plantes herbacées du sous-bois en décomposition, écorces, lichens ou mousses épiphytiques, écailles de bourgeons, pollen, anthères, châtons, fleurs, cupules, fruits, cadavres et excréments de consommateurs divers), eau de lavage de la phytocénose par les pluies (eau d'égouttement et eau d'écoulement), sécrétions radiculaires, racines mortes.

La **retention** de l'autre fraction des éléments absorbés, dans les organes pérennants de la phytocénose, essentiellement dans l'incrément annuel des organes ligneux.

L'absorption, qui correspond à une évaluation grossière des besoins de la biocénose, est naturellement la somme des éléments retenus et des éléments restitués (absorption = rétention + restitution).

Les éléments retenus, s'ajoutant d'une année à l'autre à la biomasse de la forêt en croissance, forment la **minéralomasse** de la phytocénose (DUVIGNEAUD, 1968), (fig. 4.14). Ce contenu total en éléments minéraux divers varie naturellement avec l'âge et le type forestier.

Le cycle des éléments biogènes peut s'étudier par des « Cartes de distribution biogéochimique » du type de celles représentées figure 4.15. On voit que, dans

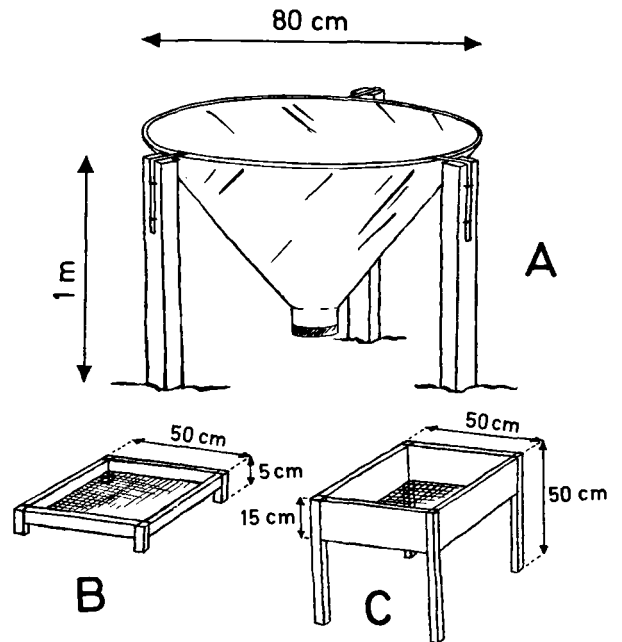


Fig. 4.12 Divers types de trappes à litière.

A. Trappe en matière plastique pour forêts de feuillus.

B-C. Trappes en toile moustiquaire (nylon) pour forêts de résineux.

les divers types de forêts tempérées, c'est toujours le Ca qui est absorbé en plus grande quantité, quel que soit le type de forêt : un ha de forêt de feuillus contient 4 fois plus de Ca qu'un ha de forêt de Pins et 2 fois plus de Ca qu'un ha d'autres Conifères. Par contre, le K prélevé par un ha de forêt de feuillus est à peu près équivalent au K prélevé par ha de résineux (Pins exceptés). Il en est de même de P. La forêt de Pins, déjà beaucoup plus pauvre en Ca, ne prélève que la moitié de K et de P prélevés par les autres forêts.

Dans les trois types de forêt, Ca et K sont essentiellement localisés dans les organes ligneux (75 % du Ca total dans les écorces et bois des feuillus ; 50 % dans les bois et écorces des Conifères).

### 2) Le cycle géochimique.

Le cycle géochimique est un cycle ouvert, une sorte de flux provenant du monde extérieur et branché sur le cycle biologique.

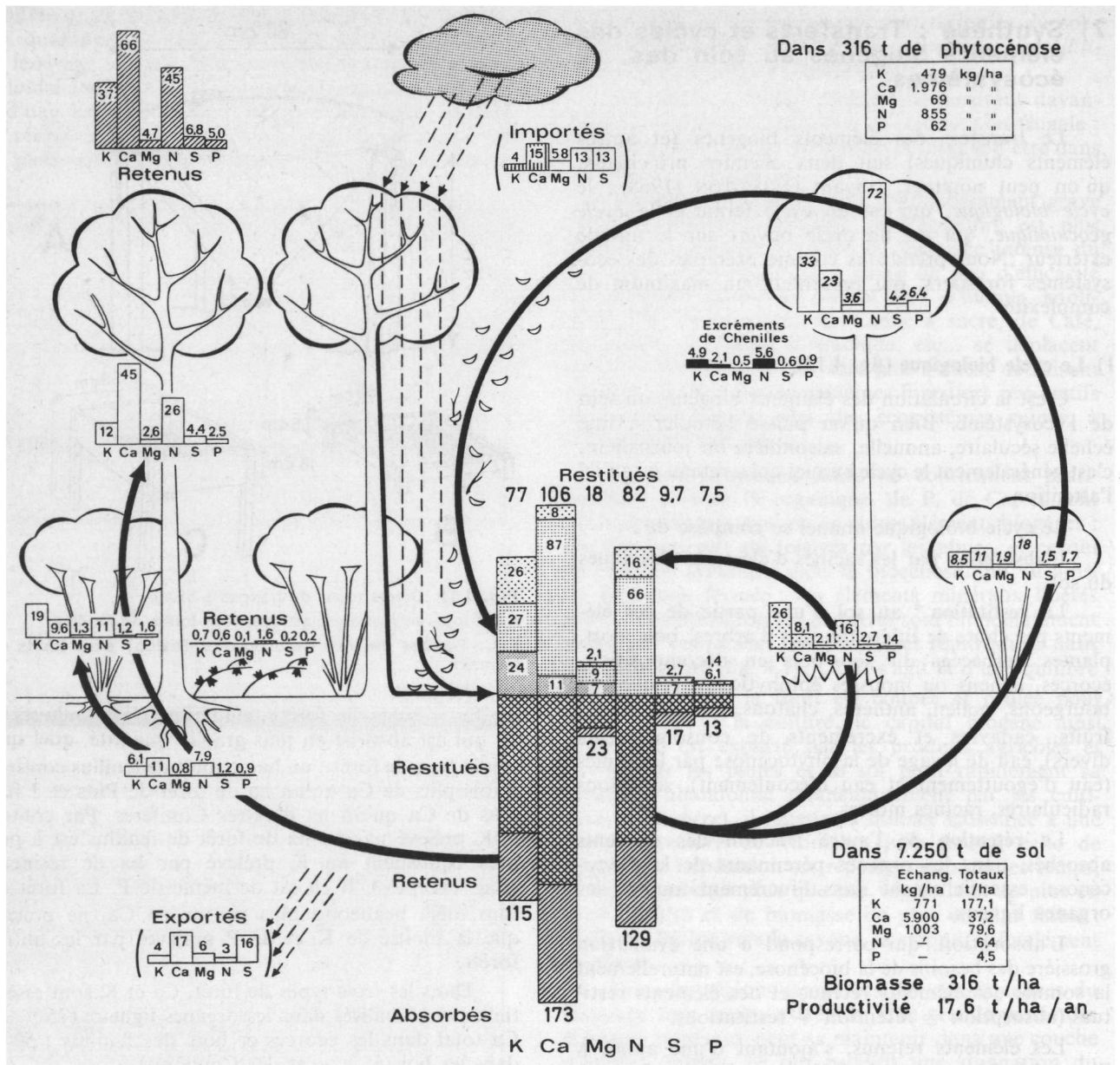
Il comprend deux postes : l'import (input) et l'export (output) d'éléments minéraux.

L'**import** comprend :

a) Une **addition par les précipitations** : poussières, aérosols, pluie, neige, etc...

L'ordre de grandeur de l'addition annuelle par la pluie s'élève, en région tempérée, selon O'VINGTON

(\*) La restitution est évaluée à partir de la quantité annuelle de litière (recueillie dans des « trappes » de réalisation facile fig. 4.12), et de la composition chimique de ses divers composants, et à partir du volume des précipitations et de leur composition chimique, à l'extérieur et à l'intérieur de la phytocénose.



**Fig. 4.13** Cycle annuel (kg/ha/an) des polyéléments biogènes dans une Chênaie-Coudraie (*Querceto-Coryletum*) à Ferage (Haute-Belgique) (d'après Duvigneaud, Denaeyer, et al., 1971).

Age de la futaie : 117 ans ; âge du taillis : 20 ans.

**Retenus** : dans la productivité annuelle de bois et d'écorce des rameaux de 1 an, accroissement des branches, troncs et racines d'arbres et dans les organes pérennants de la strate herbacée (en hachuré).

**Restitués** : par les organes aériens périssables de la strate au sol (en pointillé clair), par la litière des arbres et arbustes : feuilles mortes et « non leaf litter » (bois mort, inflorescences, écales, fruits, cupules), (en grisé clair), par les précipitations (égouttement et écoulement), (en grisé foncé).

**Absorbés** : somme des retenus et des restitués.

**Importés** : par les précipitations incidentes.

**Exportés** dans l'eau de drainage (chiffres d'après Likens, 1971).

A droite, dans les frondaisons, polyéléments contenus dans les feuilles d'arbres en période de pleine végétation (juillet).

Sous le sol et encadré : quantités totales d'éléments échangeables et totaux du sol.

et al. (1968), à 1-10 kg/ha de K, 3-19 kg/ha de Ca, 4-11 kg/ha de Mg, 0,8-4,9 kg/ha de N, et 0,2-0,6 kg/ha de P. C'est cependant S qui domine dans les régions industrialisées. Na est fort important dans les régions littorales.

Le couvert forestier est très efficace dans la capture de poussières aéroportées ; celles-ci peuvent se déposer sur les frondaisons par temps sec, puis être amenées au sol par temps de pluie. La quantité totale d'éléments apportés au sol forestier par la pluie est ainsi la somme des quantités apportées par la pluie et les poussières incidentes (import) et par le lavage et le lessivage des nappes foliaires et des troncs et branches par les eaux d'égouttement et d'écoulement.

b) Une addition de N par fixation de N<sub>2</sub> de l'air par les micro-organismes spécialisés de l'écosystème.

c) Une addition d'éléments chimiques divers par décomposition de la roche-mère : certaines racines

d'arbres pénètrent profondément jusqu'à la roche mère, y puisent les éléments qu'elles peuvent puiser, transmettent ceux-ci aux organes aériens et, de là, au sol par chute de litière ; si le phénomène se produit pendant de longues périodes, il peut aboutir à de véritables accumulations en surface qui, dans l'histoire de la Terre, ont pu marquer des horizons géologiques.

On aboutit ainsi à la loi de la perpétuation forestière de HARTMANN : une accumulation d'éléments minéraux fertilisants peut se produire dans les horizons physiologiquement actifs (richement enracinés) du sol, à partir de la roche-mère, non seulement dans les forêts naturelles, mais tout aussi bien dans les forêts rationnellement exploitées. Cette accumulation peut donc être la base d'une fertilité soutenue du sol, malgré le lessivage des horizons superficiels en climat suffisamment humide.

De tels phénomènes remettent en valeur l'importance de la roche-mère, même dans un sol mûr arrivé

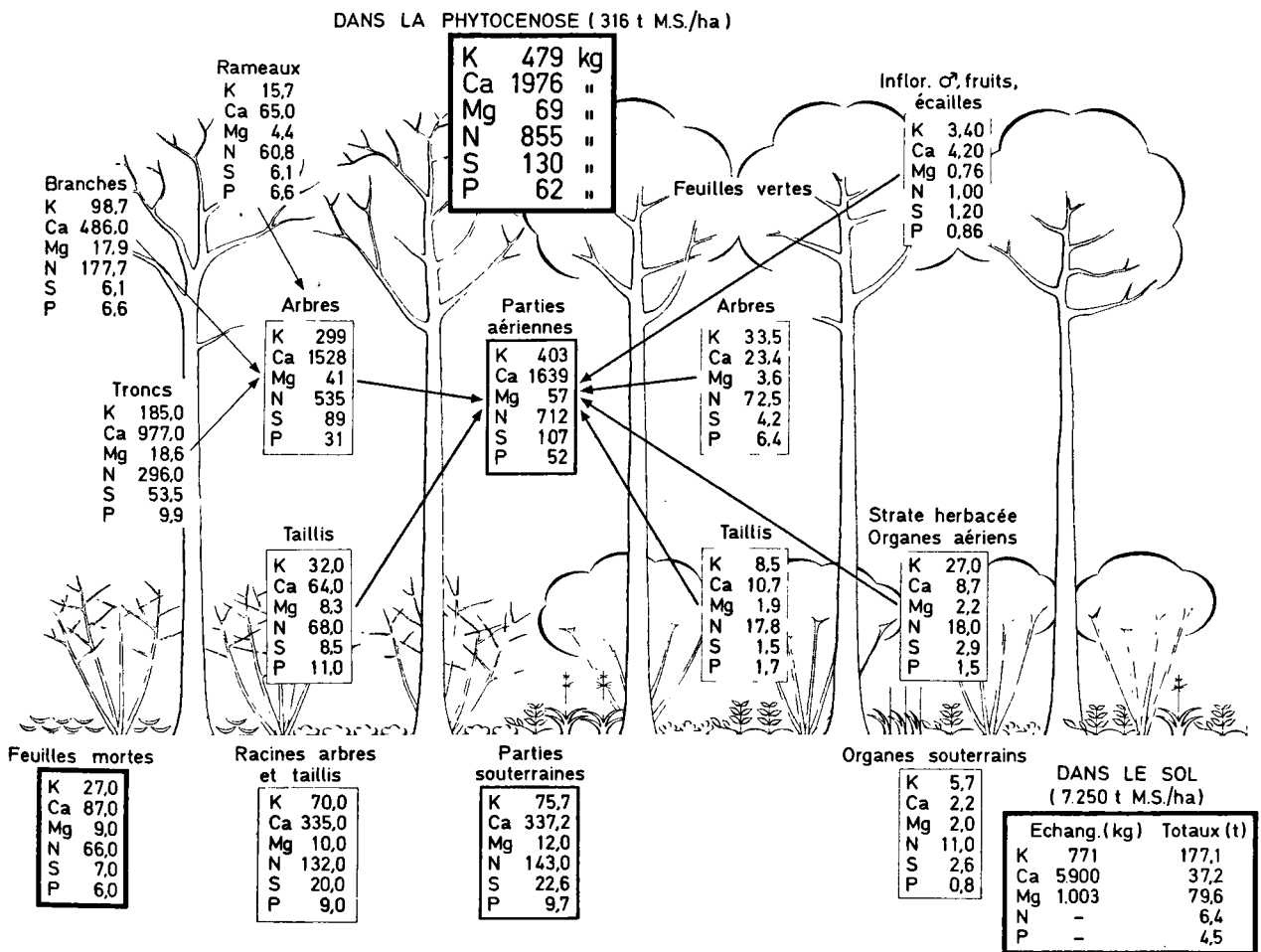
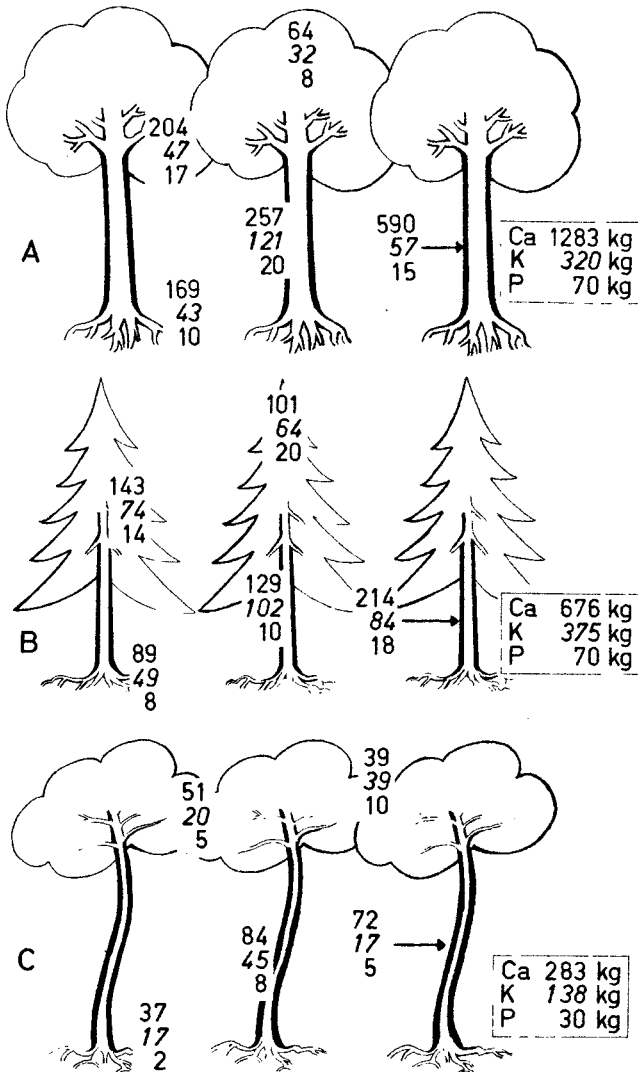


Fig. 4.14 Minéralomasses (kg/ha) dans les compartiments d'une Chênaie-Coudraie (*Querceto-Coryletum*) à Féragé (Haute-Belgique). (Pour explications, voir texte et voir fig. 4.12).

à son climax ; ils montrent que l'évolution physique d'un sol (spécialement de sa texture) ne va pas nécessairement de pair avec son évolution chimique, car seuls des éléments chimiques solubles de la roche-mère peuvent être amenés en surface par des racines profondes.

Ils donnent ainsi une place plus importante à la lithologie des roches-mères dans les études écologiques, puisque ces roches, dont le rôle est indéniable dans les



**Fig. 4.15** « Cartes de distribution biogéochimique », dans trois types de forêts exploitées âgées de 100 ans (régions tempérées). A. Forêts de feuillus. - B. Forêts de Conifères autres que des Pins. - C. Forêts de Pins. Valeurs de Ca, K et P. en kg/ha, dans les feuilles, écorces, troncs et racines ; encadrées, valeurs totales (d'après Rennie, 1957).

écosystèmes à sol squelettique (pelouses), ont aussi leur importance dans les écosystèmes drus sur sol profond (forêts).

Ils remettent en valeur des travaux comme ceux de Jean MASSART, qui basa jadis les districts géobotaniques de la Belgique sur leur soubassement géologique.

Ils permettent d'insister sur la nécessité d'élaborer des cartes lithologiques, qui généralement n'existent pas encore.

#### L'export comprend :

##### a) Des pertes d'éléments dans les eaux de drainage.

Ces pertes, qui doivent être mesurées par des méthodes lysimétriques compliquées et coûteuses, sont peu connues pour les forêts caducifoliées d'Europe ; pour les forêts de Conifères, on possède des données de Finlande (VIRO, 1953) ; dans une forêt de *Pseudotsuga* aux U.S.A., l'exportation annuelle est par ha de 0,6 kg/N, 0,02 kg/P, 1 kg/K, 4,5 kg/Ca (COLE, GESSEL et DICE, 1968).

Une autre méthode est celle des petits bassins versants que l'on peut appliquer lorsque l'écosystème étudié correspond à un bassin reposant sur une roche mère solide ou sur une base imperméable et présente une végétation et une géologie uniforme (fig. 4.4.) ;

	Importation par précipitations (kg/ha)	Exportation brute dans l'eau de drainage (kg/ha)
Ca <sup>++</sup>	2,6	11,2
Mg <sup>++</sup>	0,7	2,9
K <sup>+</sup>	1,1	1,7
Na <sup>+</sup>	1,5	6,9
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	2,7	0,4
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	16,3	8,7
SO <sub>4</sub> <sup>-</sup>	38,3	48,6
Cl <sup>-</sup>	5,2	4,9
Al <sup>+++</sup>	—	1,8
SiO <sub>2</sub> dissous	—	35,1

l'analyse des eaux de drainage retenues, au bas du bassin, par un petit barrage muni d'une jauge, permet d'estimer les éléments exportés. Les résultats ci-dessus, obtenus par LIKENS et al. (U.S.A.) pour une forêt mélangée caducifoliée recouvrant 6 petits bassins versants montrent que les pertes en éléments minéraux ne sont pas importantes sauf pour Ca et SiO<sub>2</sub>.

Il convient de noter que l'écosystème accumule N.

##### b) Des pertes d'éléments par exploitation humaine.

Il y a une perte plus ou moins massive d'éléments lors de la récolte des productions primaire ou secondaire à un certain endroit de leur cycle, et de leur transport hors de l'écosystème.

L'appauvrissement du sol par la récolte du tapis végétal a fait l'objet de nombreuses recherches en agriculture ; on sait aujourd'hui que certaines plantes cultivées épuisent beaucoup plus rapidement le sol (Betterave, Pomme de terre, Oléagineux, exportant chaque année de 300 à 700 kg d'éléments minéraux par ha), que d'autres moins épuisantes (légumes, arbres fruitiers, céréales).

Voici quelques valeurs classiques (WALTER, 1947) :

Perte annuelle du sol, pour une récolte moyenne, en kg/ha :

	N	P	K	Ca
Froment . . . . .	70	30	50	± 30
Pomme de terre . . . . .	90	40	160	76
Luzeerne . . . . .	—	—	—	242

Perte annuelle du sol due à l'exportation par le bétail. Une bête contient, en kg :

	N	P	K	Ca
Bœuf de 600 kg . . . . .	16	5	1	9
Mouton de 70 kg . . . . .	1,6	0,4	0,1	0,6

Le tableau suivant, emprunté à GUERRIN, est un aperçu des réserves moyennes des sols cultivés de France en divers éléments minéraux, et des quantités exportées chaque année par les récoltes :

	Stock moyen kg/ha	Exportation kg/ha
N	3 000	50 - 300
P	654	4,4 - 35
S	325	2,5 - 37
K	1 245	25,0 - 249
Mg	904	6,0 - 60

Ce qui signifie que théoriquement, après un laps de temps pouvant varier de 15 à 150 ans, un sol moyennement riche en éléments minéraux pourrait être totalement épuisé. Ce seul exemple suffit à expliquer la nécessité, pour maintenir une productivité suffisante, de restituer les éléments perdus sous forme d'engrais.

Les forêts n'échappent pas non plus à l'épuisement de leurs réserves : éclaircies, récolte partielle ou totale (coupe à blanc) d'arbres adultes ; lorsque seuls les troncs sont récoltés, il n'y a pas grand mal, car le bois est très pauvre en cendres ; les écorces exportent néanmoins beaucoup de Ca.

RENNIE (1957) a calculé que les éléments nutritifs exportés d'une forêt lors d'une révolution de 100 ans atteignent les valeurs suivantes :

	kg/ha		
	Ca	K	P
Forêt de Pins . . . . .	424	168	38
Forêt de résineux . . . . .	890	466	74
Forêt de feuillus . . . . .	1 930	483	106
Culture (assolement quadriennal : Avoine, Foin, Pommes de terre, Navets) : . . . . .	2 420	7 400	1 060

Les forêts épuisent le sol beaucoup moins vite que les cultures, mais les prélèvements en Ca sont du même ordre de grandeur.

Certaines pratiques, aujourd'hui condamnées, ont pu, jusqu'il y a peu, ouvrir le cycle des éléments biogènes et causer un appauvrissement considérable des écosystèmes forestiers. Le *soutrage* est le fauchage de la strate au sol des forêts, pour en faire de la litière ; le *pâturage sous forêt* aboutit à la même exportation des éléments biogènes. L'*essartage* consiste à brûler la végétation sur place, de manière à ce que les cendres constituent un engrais pour certaines cultures. Le *ratissage* et l'*écobuage* consistent à peler la surface du sol de ses feuilles mortes et de son humus, pour utiliser cette matière comme source d'engrais organiques. Cette exportation entraîne une diminution de plus en plus poussée de la productivité des continents ; dans bien des cas, en Europe, des écosystèmes forestiers furent véritablement détruits par les *cultures vampires* lors desquelles une simultanéité du pâturage sous forêt, du soutrage et du ratissage ont pu produire un épuisement complet du sol.

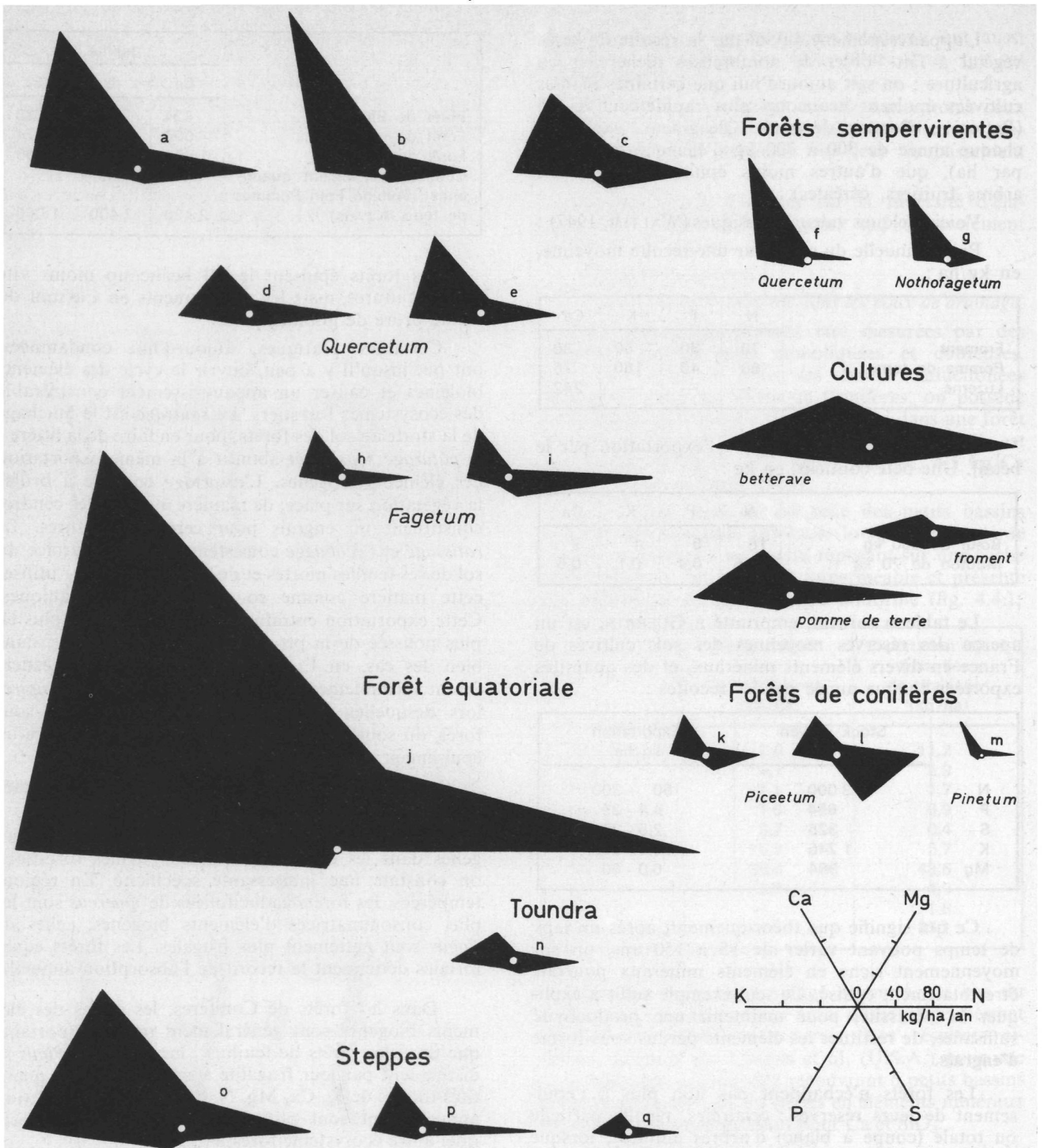
### 3) Comparaison des cycles de quelques écosystèmes terrestres de types divers (fig. 4.6).

Lorsqu'on compare les cycles des éléments biogènes dans les divers types d'écosystèmes forestiers, on constate une intéressante spécificité. En régions tempérées, les forêts caducifoliées de *Quercus* sont les plus consommatrices d'éléments biogènes, celles de *Fagus* sont nettement plus frugales. Les forêts équatoriales détiennent le record de l'absorption annuelle.

Dans les forêts de Conifères, les cycles des éléments biogènes sont généralement moins importants que dans les forêts de feuillus ; les forêts de *Pinus* se distinguent par leur frugalité spectaculaire : les quantités totales de K, Ca, Mg, N et P mises en circulation annuellement sont plus faibles que dans n'importe quel autre écosystème forestier.

Dans la « steppe prairie » les quantités totales d'éléments biogènes (à l'exception de S) mises en circulation annuellement sont plus importantes que dans l'écosystème forêt correspondant ; les absorptions de K, Ca et N sont de même valeur, celle de P nettement supérieure à celle de S.

## Forêts caducifoliées tempérées



**Fig. 4.16** Absorption annuelle (kg/ha/an) des nutriments minéraux dans divers types d'écosystèmes terrestres (d'après Denaeyer, 1973).

a) Chênaie à Coudrier sur sol brun ; b) Chênaie mélangée calcicole ; c) Chênaie famennienne sur sol riche en Mg ; d) Chênaie sur sol acide (Haute-Belgique) ; e) Chênaie « dubrava » en U.R.S.S. ; f) Chênaie d'Yeuse, France méditerranéenne ; g) Hêtraie sur sol riche, Suède ; h) Hêtraie sur sol pauvre, Belgique ; i) Forêt équatoriale, Ghana ; j) Forêt d'Épicéa sur sol riche, Suède ; k) Forêt d'Épicéa sur sol pauvre, Belgique ; l) Pinède, RDA ; m) Toundra à Myrtille, U.R.S.S. ; n) Toundra en taches, U.R.S.S. ; o) Steppe prairie à Graminées et *Filipendula* sur Chernozem, U.R.S.S. ; p) Steppe aride à Graminées et *Artemisia*, U.R.S.S. ; q) Steppe sur Solonetz, U.R.S.S. ; r) Steppe sur Solonchak, U.R.S.S.



Dans la « steppe aride », le cycle des éléments biogènes est moins important.

Dans les cultures (fig. 4.16), le cycle de K est toujours beaucoup plus important que celui de Ca, et l'absorption de P nettement plus élevée que dans n'importe quel autre écosystème.

De ces comparaisons, il apparaît donc que les

divers types d'écosystèmes considérés peuvent être caractérisés chacun par le cycle biologique des éléments biogènes.

RODIN et BAZILEVICH (1967) ont ainsi classé les écosystèmes mondiaux en fonction de leur zonalité et de leur cycle de N, Ca, K et S.

## 5. Flux d'énergie et productivité des écosystèmes.

### 1) Biomasse

On appelle *biomasse* (B) l'abondance des organismes présents dans l'écosystème au moment de l'observation ; on peut l'exprimer en nombre d'individus (*densité*), en poids (de préférence poids sec), en contenu d'énergie (calories), par unité de surface \*.

A cette biomasse s'ajoutent des cadavres, qui, au niveau des phytocénoses terrestres, sont surtout des organes morts encore attachés aux plantes vivantes (bois mort « sur pied » dans les forêts, « mulch » de feuilles mortes dans les prairies) : on peut parler alors de *nécr Masse* (N) (KESTEMONT, 1970). Enfin, au niveau du sol de l'écosystème peut s'accumuler de la matière morte, formée de la litière (L) des organes morts (feuilles, écailles, branches, inflorescence, etc.), qui se décompose plus ou moins fortement en une masse noire, l'*humus* (H) ; à ceci s'ajoute la *litière des racines* mortes dans le sol.

Pour certains auteurs, la biomasse est l'ensemble de toute la matière organique, vivante ou morte, comprise dans l'écosystème. Il est préférable alors de parler de *matière organique totale de l'écosystème* (MOT) :

$$\text{MOT} = \text{B} + \text{N} + \text{L} + \text{H}.$$

Tout cet ensemble constitue la matière organique morte MOM.

La biomasse végétale (*phytomasse*) est d'une mesure plus fréquente et plus facile que la biomasse animale (*zoomasse*).

(\*) Bien que l'on puisse en discuter interminablement, il semble que l'on doive considérer que la biomasse comporte la minéralomasse des cendres : il n'y aurait pas de vie sans bioéléments. Cependant, pour exprimer avec précision la quantité de matière organique produite, il convient de retirer la minéralomasse de la biomasse. Le concept de *bioorganomasse* (masse de matière organique des individus vivants) s'avère dans certains cas nécessaire.

Les tableaux 4.2 et 4.3 donnent respectivement des valeurs de phytomasse et de zoomasse pour un certain nombre d'écosystèmes zonaux.

La mesure de la *phytomasse aérienne* se fait par simple récolte de la végétation sur une surface déterminée ; le poids frais est transformé en poids sec par dessiccation à 85° (ou 105°) ; le poids sec est ramené à l'unité de surface. La technique est particulièrement facile (*fauchage*) pour des végétations basses (prairies, landes, végétations cryptogamiques).

Pour des végétations arbustives ou forestières, la récolte intégrale est souvent trop consommatrice de temps pour être réalisable. On utilise une méthode d'*analyse de dimensions* dont les principes sont appliqués depuis longtemps par les forestiers lors du cubage des peuplements forestiers équiennes (tables de production, voir DELVAUX, 1971).

Le paramètre de base, véritable providence des écologistes, est le DBH, diamètre du tronc à 1,30 m de hauteur (diameter breast height : diamètre à hauteur de poitrine) ; toutes les valeurs importantes de biomasse (tronc, branches, feuilles, etc.) sont, pour chaque arbre d'une forêt, proportionnelles à son DBH.

Il suffit de mesurer et de peser (en les découpant en catégories de diamètres déterminés, si on désire étudier les cycles des éléments minéraux) une quinzaine d'individus choisis dans toute l'amplitude de variation de la population étudiée, pour obtenir des courbes (fig. 4.17) où l'on peut lire ensuite la caractéristique recherchée de chaque individu de la population (biomasse totale, biomasse des troncs, des branches, des feuilles, etc.) pour autant que l'on connaisse son DBH.

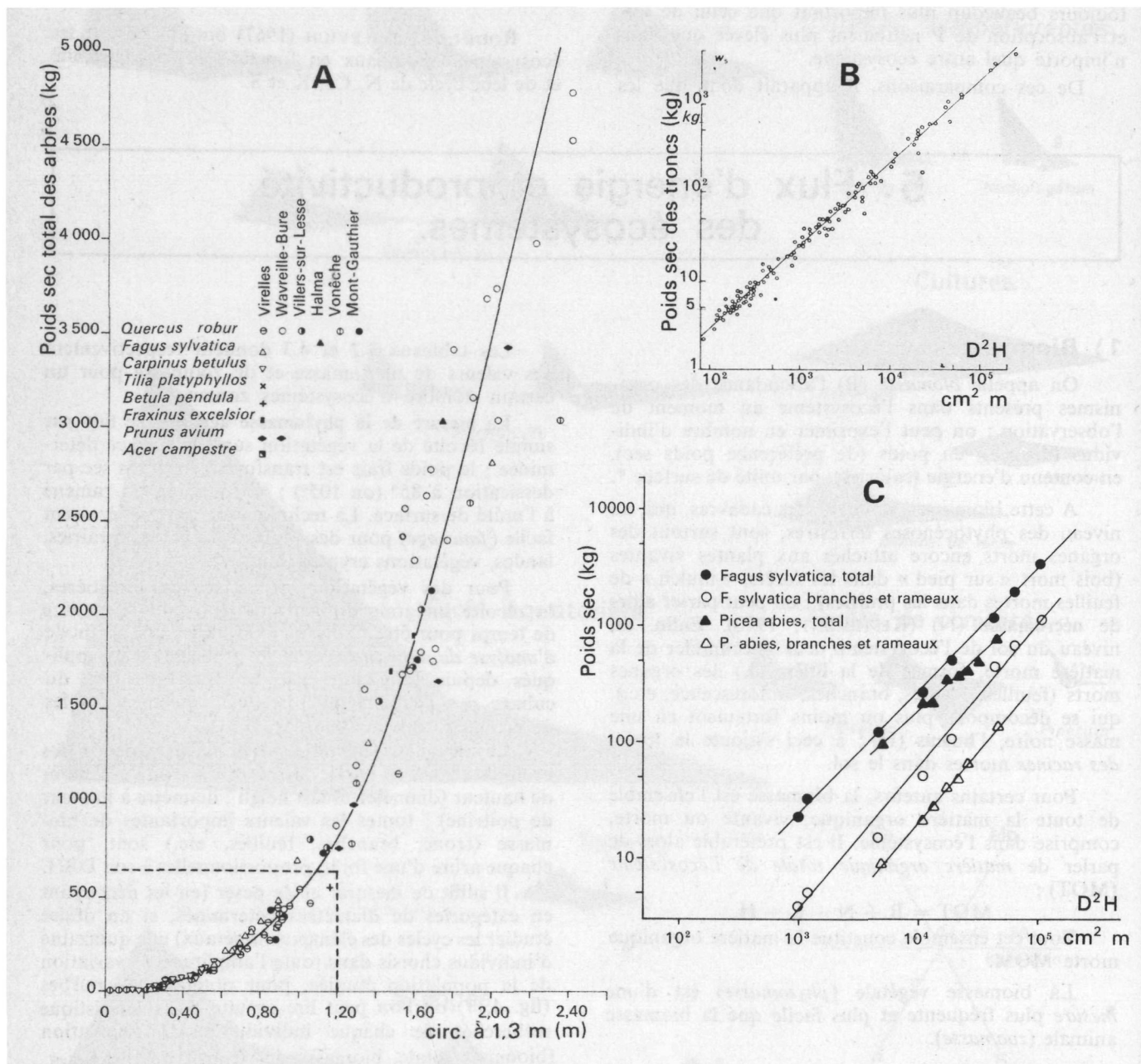
Il suffit donc de faire l'*inventaire* de la population étudiée en ce qui concerne le DBH de tous les individus qui la composent.

Il a été constaté que pour une région déterminée, non seulement la courbe d'une espèce déterminée



est valable pour les divers écosystèmes où on la trouve, mais encore il existe une abaque unique valable à la fois pour de nombreuses essences ligneuses (fig. 4.17).

La phytomasse des strates ligneuses est naturellement la somme de toutes les phytomasses individuelles.



**Fig. 4.17** Relations liant la circonférence du tronc des arbres à 1,30 m (et sa hauteur) à leur biomasse totale, ou à celle de certains organes.

A. Relations entre le poids des arbres (M. S. aérienne) et la circonférence du tronc à 1,30 m, pour 8 essences caducifoliées dans 6 écosystèmes forestiers distincts de Haute-Belgique.

B. Relation allométrique poids des troncs/ $D^2H$  ( $D$  = diamètre à 1,30 m ;  $H$  = hauteur de l'arbre) pour 50 espèces d'arbres dans deux types de forêts dans le sud de la Thaïlande (d'après Kira et Shidei, 1967).

C. Droites de régression biomasses/ $D^2H$  pour une hêtraie et une pessière en Suède (d'après Nihlgard, 1972).

Tableau 4.2 - Zonation N-S des principaux types d'écosystèmes (climax), et de divers éléments de leur productivité primaire

(d'après RODIN et BAZILEVICH 1967)

	Biomasse totale t/ha	Biomasse feuilles t/ha	Chute de litière de feuilles (LF) t/ha	LNF (racines et bois morts) t/ha	PN <sub>2</sub> t/ha	Matière organique morte sur le sol t/ha
Toundras arctiques . . . . .	5	1,5	0,26	0,74	1,0	3,5
Toundras arbustives . . . . .	28	3,2	0,90	1,5	2,5	83,5
Forêts de <i>Picea</i> des Taïga du Nord . . . . .	100	8	1,8	1,7	4,5	30
Forêts de <i>Picea</i> des Taïga centrales . . . . .	260	16,0	3,0	2,0	7,0	45
Forêts de <i>Picea</i> des Taïga du Sud . . . . .	330	18,5	3,4	2,1	8,5	35
Forêts de <i>Pinus</i> des Taïga du Sud . . . . .	280	10,0	4,7	2,5	6,1	44,8
Forêts de Chênes (Dubrava) . . . . .	400	4,0	4,0	2,5	9,0	15,0
Prairie - Steppe . . . . .	25	8,0	8,0	5,7	13,7	12,0
Steppe moyenne . . . . .	25	4,5	4,5	6,7	11,2	6,2
Steppe aride . . . . .	10	1,5	1,5	2,7	4,2	1,5
Semi-désert à <i>Artemisia</i> . . . . .	4,3	0,1	0,1	1,0	1,2	—
Semi-désert salé . . . . .	1,6	0,2	0,2	0,4	0,6	—
Savane herbeuse (Inde) . . . . .	26,8	2,9	2,9	4,4	7,3	—
Forêt équatoriale caducifoliée . . . . .	410	12,0	14	7,0	24,5	10
Forêt équatoriale sempervirente . . . . .	>500	40,0	16,5	8,5	32,5	2,0

Si on exprime les valeurs en logarithmes, les courbes se transforment en droites de régression logarithmique, de lecture plus facile (fig. 4.17, B). Ces abaques de phytomasses sont rendues plus précises encore en associant la hauteur de l'arbre (principal critère dans le cas de peuplements équiennes) à son diamètre ; les auteurs utilisent généralement le paramètre  $(DBH)^2 \times H$  (fig. 4.17, B et C).

Cette « méthode allométrique » est plus précise que celle de l'arbre moyen, qui consiste à établir, sur l'inventaire, la catégorie d'arbres présentant les dimensions les plus moyennes et à couper et peser un de ces arbres, en multipliant ensuite la phytomasse obtenue par le nombre total d'arbres par unité de surface.

La phytomasse, exprimée en poids sec, peut être transformée en kcal par l'utilisation de coefficients déterminés (voir p. 86).

Les organes souterrains doivent être déterrés, et la mesure de leur biomasse est longue et difficile.

La figure 4.19 illustre, en les schématisant, les divers compartiments qui concourent à la biomasse d'une forêt caducifoliée à Ferage, Belgique (caractères droits) ; en italique, les divers éléments de la productivité primaire nette.

## 2) Productivités (fig. 4.18)

La vitesse de production de la biomasse est la *productivité*. La *productivité primaire* est la vitesse

avec laquelle l'énergie est emmagasinée par l'activité photosynthétique des producteurs (plantes vertes), sous forme de matières organiques pouvant constituer un *incrément* ou être utilisées comme aliments par les consommateurs.

On réserve le terme de *productivité secondaire* à la biomasse produite par les consommateurs ou les décomposeurs, détrivores ou parasites.

La *phytocénose productrice* ou *système producteur* de l'écosystème se compose :

- d'un *système photosynthétique* composé des organes assimilateurs qui, dans un écosystème terrestre, sont principalement les feuilles (F) ;
- d'un *système non photosynthétique* (tiges, racines, organes de réserve, etc...), (NF).

On appelle *productivité brute* (PB) le produit de la photosynthèse totale du système photosynthétique (assimilation totale), y compris les assimilats brûlés dans la *respiration de maintenance* du système (RMF = respiration de maintenance des feuilles). La quantité de matière organique assimilée *exportable* vers le système non photosynthétique :

$$PB - RMF = PS,$$

est la *productivité de surplus*.

Cette productivité de surplus, transloquée des feuilles vers le système non photosynthétique, doit assurer :

- la maintenance des organes NF existants,

- la construction d'organes nouveaux,
- l'élaboration et le stockage de matières de réserve.

La maintenance des organes existants (tiges, racines) exige de l'énergie respiratoire, et une partie de PS est ainsi consommée sous forme de *respiration de maintenance du système non photosynthétique* (RMnF).

Il subsiste ainsi :

$$PS - RMnF = PNA,$$

pour servir aux croissances nouvelles.

PNA, **productivité nette d'assimilats**, ne servira pas intégralement à ces croissances nouvelles : une partie fournira l'énergie respiratoire nécessaire à la construction d'organes nouveaux ou de matières de réserves nouvelles ; cette respiration de construction (RC) doit donc être déduite ; pour finir :

$$PN_1 = PNA - RC.$$

PN<sub>1</sub> **productivité primaire nette** (ou photosynthèse apparente) est la somme de tous les tissus formés pendant l'unité de temps choisie, et de toutes les matières nouvellement emmagasinées dans tous les organes.

Tableau 4.3 - **Biomasse et productivité (poids vif) d'ongulés sauvages et domestiques, dans différents habitats** (d'après divers auteurs)

Région	Habitat	Auteur	Type d'animaux	Biomasse. (kg/km <sup>2</sup> )	Productivité (kg/km <sup>2</sup> )
zones à faible production fourragère, 500 à 1 000 kg/ha					
Sibérie	toundra	Andreev et Savkina (1960)	renne	~ 80	—
	steppe	Bannikov (Bourlière, 1962)	antilope saïga	~ 350	—
Canada	toundra	Banfield (1954)	caribou	~ 80	~ 16
Californie	chaparral	Burcham (1957)	bétail	~ 260	~ 80
		Taber et Dasmann (1958)	mule deer	540	105
Sahara (Rio de Oro)	semi-désert à Aizoom	Valverde (1955)	ongulés sauvages	190	—
Tchad	steppe subdésertique	Dragesco (1961)	ongulés sauvages	80	—
zones à production fourragère moyenne, 1 000 à 2 000 kg/ha					
Arizona	désert herbeux	Culley (1937)	bétail	2 000	560
Rhodésie du Sud	forêt à Mopane	Dasmann et Mossman (1962)	bétail	3 800	680
			ongulés sauvages en mélange	4 400	720
Californie	prairie annuelle moyenne		bétail	2 400	900
zones à forte production fourragère, 2 000 à 5 000 kg/ha					
Californie	forêt de conifères	Burcham (1957)	bétail	~ 310	~ 90
		Longharst et al. (1952)	mule deer	~ 480	~ 135
	chênaie	Cooper (1960)	bétail	2 600	940
	forêt-prairie de conifères	Bentley (1958)	élan	5 100	640
Danemark	forêt	Andersen (1953)	chevreuil	410	156
Ghana	forêt dense humide	Collins (1954)	ongulés sauvages	5	—
Michigan	forêt	O'Roke et Hamerstrom (1948)	white-tailed deer	2 100	1 050
zones à très forte production fourragère, plus de 5 000 kg/ha					
Zaire	plaines du parc national Albert	Bourlière (1962)	ongulés sauvages en mélange	23 500	—
Zaire	steppe au Katanga		bétail	5 000	750
Tanzanie	savane	Talbot et Talbot (1963)	ongulés sauvages en mélange	17 500	—
			bétail d'Africains	2 800	—
			bétail d'Européens	5 600	—
	savane	Bell (1971)	ongulés sauvages	25 000	—
	savane à épineux de la Tarangire	Lamprey (1959)	ongulés sauvages	> 12 261	—
Kenya	savane à acacias	Talbot (1960)	ongulés sauvages	15 760	—
Europe	prairie permanente	div. aut.	ongulés domestiques	50 000-100 000	20 000-40 000

C'est donc la vitesse de stockage, dans la phyto-cénose, de la matière organique formée en surplus de celle qui est perdue par la respiration.

$$PN_1 = PB - (RMF + RMnF + RC).$$

On peut désigner par RA (*respiration des auto-trophes*) l'ensemble des pertes par respiration de la phytocénose productrice :

$$RA = RMF + RMnF + RC.$$

On obtient ainsi une formule plus simple :

$$PN_1 = PB - RA.$$

La productivité primaire nette est facile à mesurer à partir de mesures de biomasse (fig. 4.18).

La productivité nette (vitesse de production) peut être obtenue en mesurant la biomasse à deux époques successives  $t_1$  et  $t_2$ . Si, pendant cette période, la biomasse initiale  $B_1$  devient  $B_2$ , et si aucune perte par mortalité ou consommation ne s'est produite dans le système, on aura :

$$PN_1 = \frac{B_2 - B_1}{t_2 - t_1}.$$

Si on choisit  $t_2 - t_1$ , comme l'unité de temps, on a :

$$PN_1 = B_2 - B_1 = \Delta B.$$

C'est-à-dire que, *en principe*, la productivité primaire nette est égale à l'augmentation de biomasse.

Hélas, il est rare qu'entre  $t_1$  et  $t_2$ , une mortalité et une consommation d'organes ne produisent une perte de biomasse. De sorte que, le plus souvent, on a :

$$PN_1 > \Delta B.$$

La *perte de biomasse* est l'ensemble de ce qui est mort M (que l'on peut souvent estimer par la chute de *litière* L) et de ce qui a été consommé par les herbivores C, auquel, on doit le cas échéant ajouter ce qui a été exporté du système : Ex (sous forme de pollen, hydrocarbures volatils, foin, troncs d'arbres, etc.).

$$\text{Ainsi : } PN_1 = \Delta B + M + C + Ex,$$

$$PN_1 = \Delta B + CL + C + Ex.$$

Les *mesures* de productivité primaire nette se font en pesant des récoltes. La mesure de la productivité brute se fait par des méthodes plus physiolo-

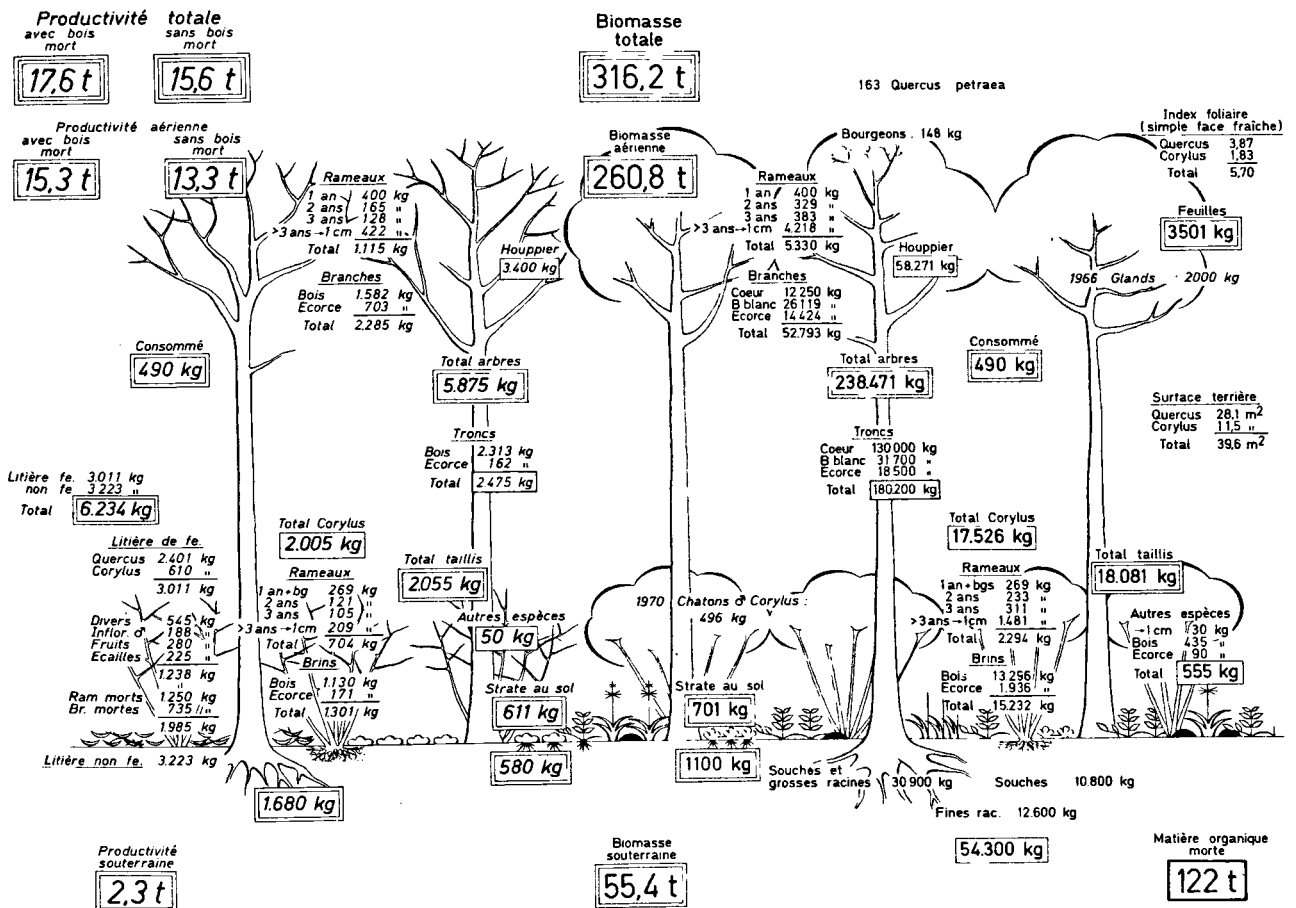


Fig. 4.18 Biomasse (car. droits) et productivité primaire nette (ital) d'une Chênaie-Coudraie (*Querceto-Coryletum*) à Férage (Haute-Belgique) (d'après Duvigneaud, Denaeyer, et al., 1971).

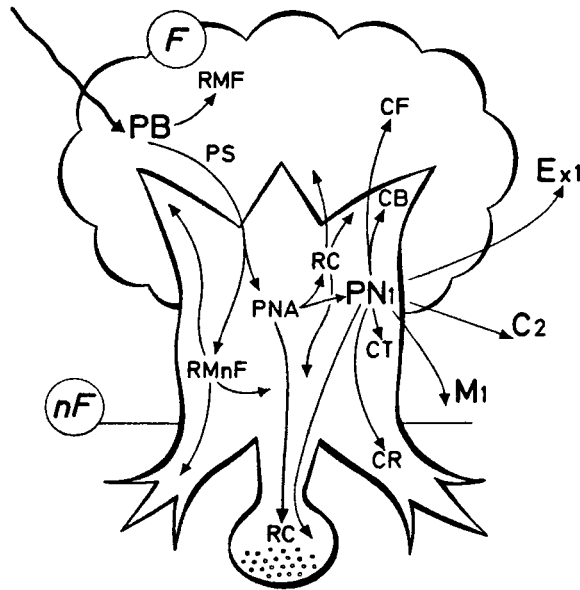


Fig. 4.19 Flux d'énergie et productivités dans un écosystème à phytocénose pérennante.

F : Système photosynthétique ; nF : Système non photosynthétique. PB : productivité brute ; PS : Productivité de surplus ; PNA : productivité nette d'assimilats ;  $PN_1$  : productivité nette primaire ;  $T_1$  : incrément de nouveaux tissus ; RM : respiration de maintenance ; RC : respiration de construction ; C : construction (de feuilles, branches, troncs, racines, réserves).  $M_1$  : mortalité primaire ;  $C_2$  : consommation par herbivore ;  $Ex_1$  : exportation primaire.

giques mesurant l' $O_2$  dégagé ou le  $CO_2$  absorbé par la photosynthèse, par unité de surface assimilatrice (volume s'il s'agit de plancton). Une mesure indirecte de la productivité brute s'obtient par la mesure de la respiration des divers organes dans des respiromètres munis d'absorbants de  $CO_2$  (à KOH) ; par *sommation*, on obtient RA ; on mesure également  $PN_1$  par pesée ;

$$RA + RN_1 = PB.$$

Une méthode moderne pour mesurer la productivité des plantes aquatiques est de mesurer l'absorption de radiocarbone fourni sous forme de carbonate. Il n'est malheureusement pas toujours facile de savoir si on mesure la productivité brute ou nette.

Souvent, les productivités sont exprimées en g ou t de carbone fixé par unité de surface ; pour passer à la productivité de matière organique, il faut multiplier par  $\pm 2$ .

### 3) Importation et réimportation de matières organiques et d'énergie

1. La réimportation dans l'écosystème de matières mortes (**matières organiques autochtones**) formées dans les années précédant la période d'observation est d'une importance capitale pour les cycles de C et des autres nutriments minéraux et le bilan énergétique. Dans le milieu terrestre, il s'agit surtout du bois mort (y compris arbres entiers) des landes et forêts, et du « mulch » des formations herbues permanentes.

Que, dans la forêt, on considère le phénomène comme une *production de bois mort* ou une réimportation d'énergie, d'organomasse et de nutriments, le fait important est qu'il y a *initiation de chaînes trophiques spéciales* par Bactéries, Champignons ou Insectes xylophages, dont l'abondance et la diversité peuvent être énormes ;

### 4) Mortalité, litière, bois mort

#### 1. La matière organique morte.

La matière organique morte de l'*écosystème forêt*, la plus complexe qui soit, comporte :

##### 1. Le bois mort sur pied (N = *nécromasse sensu* KESTEMONT).

- Arbres morts sur pied souvent ébranchés et réduits à leur tronc, dont la partie inférieure tout au moins est encore debout.
- Branches mortes encore attachées à des arbres bien vivants ou mourants.
- Branches mortes détachées mais suspendues dans les cimes par accrochage à des branches vivantes.

##### 2. La litière tombée au sol, tapis d'organes morts peu décomposés, ayant conservé leur forme (L).

- Litière fine (Lf) très complexe, et comportant :

1. Litière de feuilles mortes (LF).
2. Litière d'autres organes (LnF) très variés, comme : écailles de bourgeons, inflorescences desséchées (châtons) cupules, fruits (à l'exception des graines, qui sont en principe vivantes), Lichens ou Mousses épiphytiques, écorces, cadavres et excréments de consommateurs divers, etc...
3. Litière de rameaux morts (Lb), provenant de l'autoélagage de la cime, et se détachant après 5-10 ans au niveau d'une zone d'abscission plus ou moins perfectionnée. Le diamètre de ces rameaux est, en moyenne, de 1 cm.
4. Les organes morts de la strate herbacée (Lh).
  - b) *Litière grosse* (LG) essentiellement composée des branches mortes et troncs (LB) tombés au sol (« timber litter » des écologistes soviétiques).

3. La litière de racines, ou autres organes souterrains morts, litière de fines racines (Lr) et litière de grosses racines (LR), très difficiles à mesurer.

4. L'humus, matière organique noire du sol, litière plus ou moins décomposée. On peut le subdiviser en Ao, ou humus holorganique superficiel, et A<sub>1</sub>, A<sub>2</sub> et B, humus hémorganique H de l'intérieur du sol, mêlé de façons diverses à la matière minérale (migration d'humus peptisé, mélangé par les Lombrics, etc...).

## 2. Chute de litière.

Litière et humus sont alimentés par une chute de litière (CL), qui est la litière tombée pendant l'unité de temps (année) sur une surface déterminée. La litière fine est capturée dans des trappes ou ramassée statistiquement sur de petites surfaces standards (1 m<sup>2</sup>); la litière grosse est récoltée sur des quadrats de surface importante (1 are) préalablement nettoyés. La chute de litière totale (CLT) et ses multiples subdivisions (CLF, CLnF, CLB, CLR, etc...) forment des compartiments essentiels des flux et bilans de l'organomasse, de l'énergie, du Carbone et aussi des autres éléments minéraux, assurant la restitution et la réimportation, et initiant les chaînes trophiques des décomposeurs, sans lesquelles le fonctionnement de la biogéocénose ne pourrait être assuré.

## 5) Flux de matière organique et d'énergie ; cycle du Carbone

Les flux de la matière organique et du Carbone peuvent s'exprimer en g (MS) ; on peut admettre que 1 g de matière organique sèche correspond à 0,5 g de Carbone ; des flux peuvent aussi s'exprimer en kcal ou en kJ, et l'on passe alors au flux d'énergie. Celui-ci

est supposé être initié uniquement par la radiation solaire pendant le temps de l'observation, et, dans ce qui suit, les compartiments de ce flux seront appelés d'un indice *n*, (matières nouvellement formées). Pendant la période considérée, il y a souvent *réimportation* de matière organique vivante ou morte élaborée pendant les périodes précédentes ; ces matières anciennes seront affectées d'un indice *a*.

a) La figure 4.20 représente les principaux événements qui caractérisent les flux de l'énergie et du Carbone au travers d'une biogéocénose idéalisée que l'on a simplifiée à l'extrême en la réduisant à 4 niveaux trophiques essentiels ne comportant chacun qu'une population : producteurs (plante verte), consommateurs herbivores (Lapins), consommateurs carnivores (Renards), et décomposeurs, transformateurs et reminéralisateurs (Bactéries).

On peut supposer que chaque consommateur se nourrit entièrement du seul aliment qui lui est offert par cette chaîne simpliste. L'extension des mécanismes à une chaîne trophique plus complexe ne change d'ailleurs en rien l'allure générale des phénomènes.

b) Le flux d'énergie traversant un niveau trophique est l'assimilation totale à ce niveau, c'est-à-dire la somme de la biomasse produite et des substances respiratoires qui ont servi à la produire ; c'est encore, si l'on se réfère à la figure 1.1 en supposant qu'il s'agit du métabolisme d'une population ou communauté au lieu de celui d'un individu, la différence entre ce qui est consommé et ce qui n'est pas assimilé :

$$A = C - NA.$$

c) Le système est irradié par de l'énergie lumineuse (RPA = radiation photosynthétiquement active, 390 à 760 nm) dont une fraction S<sub>2</sub> est réfléchiée (albedo) et une autre S<sub>3</sub> est transmise à l'écosystème et transformée en chaleur ; de la partie S<sub>4</sub>, absorbée par le système assimilateur, la plus grosse fraction n'est pas utilisée ou assimilée (absorption par la masse d'eau, lumière verte peu efficace), une faible partie seulement est assimilée (A<sub>1</sub>) et forme la productivité brute PB (S<sub>5</sub>). A l'échelle de l'année, PB ne dépasse généralement pas 1-2 % de la lumière reçue par la biogéocénose (S<sub>1</sub>) ; souvent, près de la moitié de PB est perdue en respiration RA, de sorte que la productivité nette primaire PN<sub>1</sub> n'est guère que de 0,5-1 %; cette efficacité photosynthétique très faible pourrait selon certains physiologistes être portée à 4 % (NICIPOROVIC<sup>11</sup>, BASSAM, CALVIN).

d) PN<sub>1</sub> se partage entre :

— une contribution T<sub>1</sub> à l'augmentation de la phyto-masse (élaboration de tissus nouveaux ou de matières de réserve persistant en fin de période : *incrément*) ;

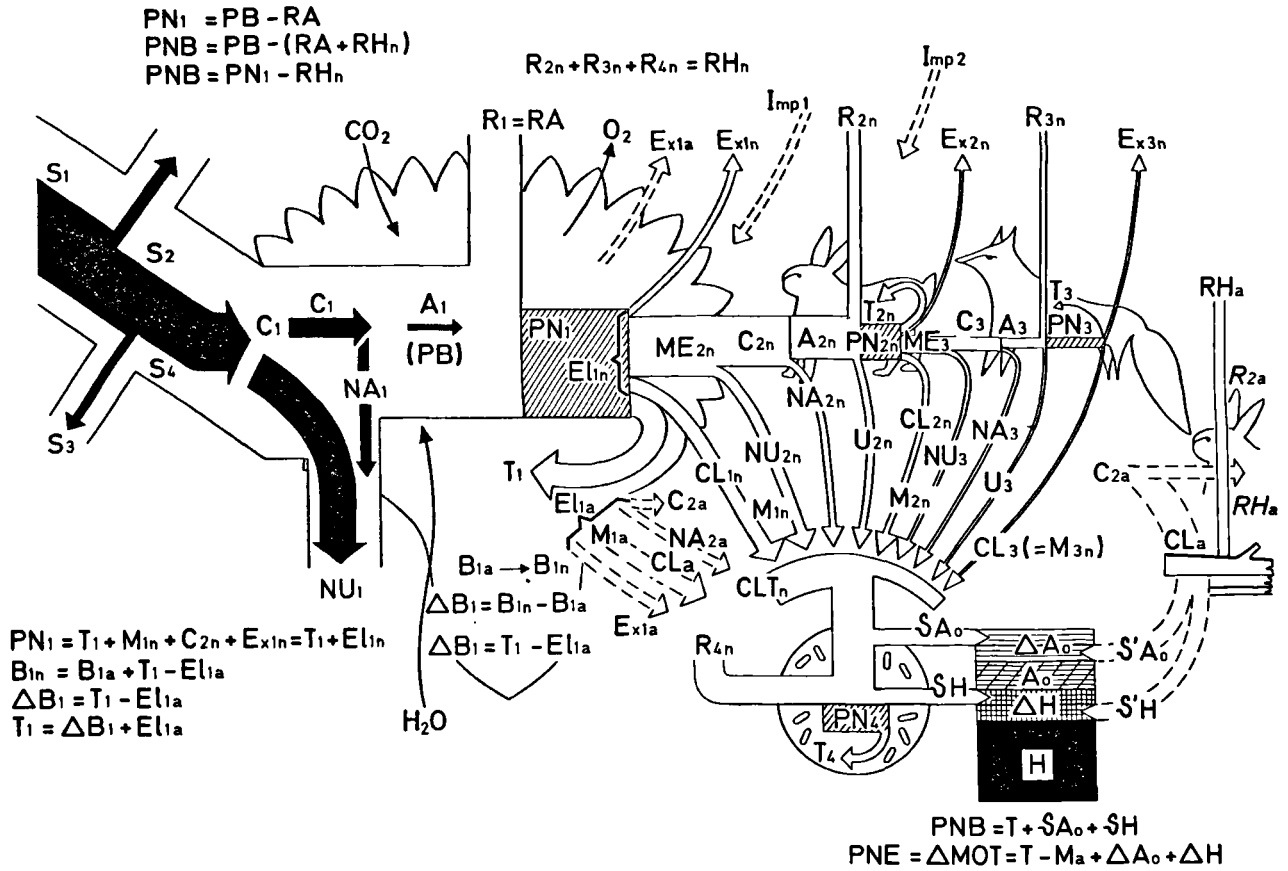


Fig. 4.20 Flux d'énergie dans un écosystème simplifié. (Pour explications, voir texte.)

- un support aux consommateurs hétérotrophes, composé :
  - d'une fraction enlevée par les herbivores ( $ME_{2n}$ ),
  - d'une fraction qui meurt et dont les cadavres ou parties mortes sont livrés aux décomposeurs sous forme de chute de litière  $CL_{1n}$
- une exportation  $Ex_{1n}$  de matériaux divers (pollen, fruits et graines, bois, hydrocarbures, etc...).

On a donc :

$$PN_1 = T_1 + ME_{2n} + CL_{1n} + Ex_{1n}$$

La population herbivore enlève donc  $ME_{2n}$  de la productivité primaire nette dans l'intention de le consommer. Mais un *gaspillage* est fréquent, et une fraction non consommée forme  $NU_{2n}$ , partie non utilisée qui rejoint la chute de la litière. Si  $NU_{2n}$  n'est pas négligeable, il convient de l'ajouter à  $CL_{1n}$ , en un compartiment unique que l'on peut appeler  $M_{1n}$ , *mortalité non consommée* des organes ou individus végétaux.

e) De l'aliment consommé  $C_{2n}$  (ou *mortalité*

*consommée*, ou ingestion), une partie seulement est assimilée ( $A_{2n}$ ), une partie non assimilée étant rejetée sous forme de fèces ( $NA_{2n} = F_{2n}$ ). De la fraction assimilée  $A_{2n}$  une partie est respirée  $R_{2n}$  et une partie, après avoir été entraînée dans le métabolisme de l'Azote, est rejetée sous forme d'urine  $U_{2n}$  ; le reste sert à élaborer de nouveaux tissus ou de nouveaux individus (jeunes), qui formeront  $PN_{2n}$ , ou *productivité nette secondaire* ;  $PN_{2n}$  se distribue en  $T_{2n}$  (incrément du niveau herbivore), en matière enlevée par le carnivore  $ME_3$ , en cadavres ou organes morts  $CL_{2n}$  livrés aux décomposeurs. L'exportation peut se faire par émigration de jeunes quittant la biogécocénose.

On a donc :

$$PN_{2n} = T_{2n} + ME_3 + CL_{2n} + Ex_{2n}.$$

f) Les phénomènes se répètent au niveau de la population du carnivore ; le gaspillage de  $ME_3$  produit  $NU_3$  qu'il convient de fusionner avec  $CL_{2n}$  en  $M_{2n}$ . Comme il s'agit d'un « top carnivore », cette population n'est pas consommée par un niveau suivant.

g) Une notion très importante, dont la complexité apparaît bien ici, est celle de mortalité (M) ; mais comment convient-il de l'utiliser ? Si l'on considère que  $M_{1n}$  est la matière morte non consommée ( $CL_{1n} + NU_2$ ), les équations précédentes peuvent s'écrire :

$$PN_1 = T_1 + C_{2n} + M_{1n} + Ex_{1n},$$

$$PN_2 = T_{2n} + C_{3n} + M_{2n} + Ex_{2n}.$$

On peut encore considérer que la mortalité totale (consommation + chute de litière + NU) et l'exportation forment la *matière éliminée* El. On a alors :

$$El_{1n} = C_{2n} + M_{1n} + Ex_{1n},$$

$$PN_1 = T_1 + El_{1n},$$

et ainsi de suite, ce qui simplifie l'écriture.

h) Les cadavres, organes morts, excréments, etc... constituent la chute de litière totale  $CL_{1n}$  ; celle-ci, livrée aux décomposeurs, est partiellement respirée, ( $R_{4n}$ ) partiellement reminéralisée, partiellement ajoutée à la litière existante ( $\delta A_o$ ) et partiellement transformée en humus ( $\delta H$ ) et incorporée au sol pour un temps  $\pm$  long.

L'humus est donc un important réservoir de Carbone au centre d'un système sol-végétation dont les compartiments et les flux sont représentés par le modèle fig. 4.21.

Le système est alimenté principalement par la chute annuelle de litière primaire  $CL_{1n}$ , formée d'organes aériens et de racines morts (litière de racines, LR) ; la mortalité de la pédofaune et de la pédoflore et les exsudats de racines interviennent aussi, mais sont négligés dans le modèle.

La chute de litière aérienne se décompose à la surface du sol, en une couche complexe  $A_o$  (holorganique), faite d'une litière à peine altérée ( $A_{oo}$ ), d'un horizon de fermentation (F) et, éventuellement, d'un horizon de litière plus altérée (mor) ; la matière organique de  $A_o$ , comminutée et déjà décomposée en surface, est transportée par l'eau ou les animaux dans le sol minéral sous-jacent et mélangé avec celui-ci pour constituer l'humus (H), principal réservoir de Carbone du sol, aussi enrichi par la décomposition des racines mortes.

L'attaque de la matière organique par les décomposeurs peut être mesurée par le dégagement du  $CO_2$  respiré ainsi, on peut distinguer la respiration de  $A_o$ , et la respiration de l'humus du sol ; en y ajoutant la respiration des racines (RR), on obtient la **respiration du sol (RS)**, qui est une partie importante du  $CO_2$  libéré par la biogéocénose ; la respiration des racines est estimée à 30-40 % de la respiration du sol.

Dans les forêts tempérées ou boréales, l'organomasse de l'humus du sol est de l'ordre de 100 à 250 t/ha dans les forêts intertropicales, elle est seulement d'environ 50 t/ha ; dans les prairies ou steppes, elle peut être beaucoup plus élevée, atteignant 300 à 800 t/ha dans les chernozems (voir plus loin).

Revenant à notre modèle de biogéocénose, nous pouvons écrire que les pertes par respiration correspondant aux divers niveaux de consommation valent :

$$R_{2n} + R_{3n} + R_{4n} = RH_n,$$

respiration des hétérotrophes.

Ce qui reste en fin d'année de la productivité primaire nette est l'*incrément annuel de croissance* de la biogéocénose :

$$T_n = T_1 + T_{2n} + T_{3n} + T_{4n},$$

additionné de l'augmentation de matière organique morte :

$$\delta MOM = \delta A_o + \delta H.$$

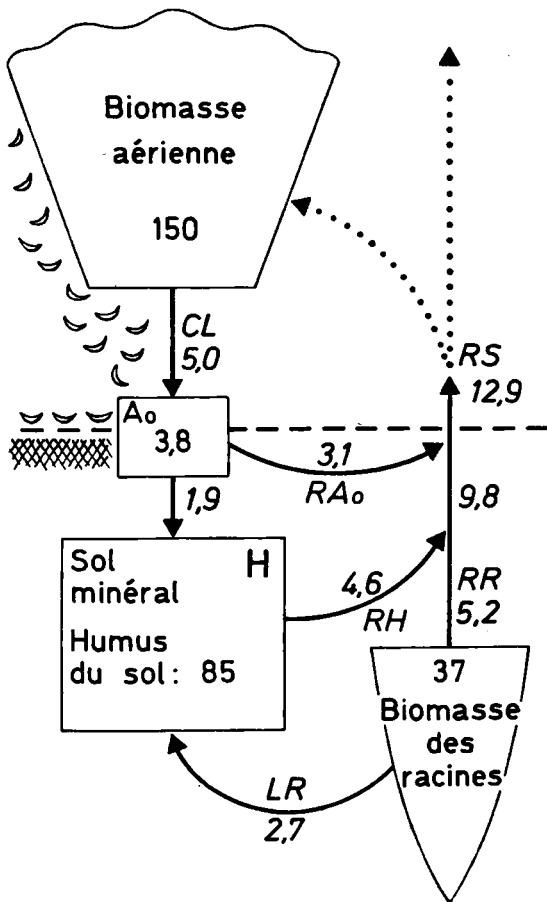


Fig. 4.21 Flux annuel d'énergie et pertes par respiration dans le système sol-végétation d'une forêt lucidophylle japonaise en équilibre, à Nara. CL : chute de litière ; LR : litière de racines ; RR : respiration des racines ;  $\uparrow$ RS : respiration du sol.  $RA_o$  : respiration de  $A_o$  ; RH : respiration de l'humus. (D'après Nakané, 1975.)



On obtient ainsi PNB (**productivité nette de la biocénose**), expression du flux annuel de matières (et de Carbone et d'énergie) ayant traversé la biocénose et s'y étant finalement accumulées :

$$\text{PNB} = T_n + \delta A_o + \delta H = T_n + \delta \text{MOM}.$$

C'est l'ensemble de l'organomasse *provenant de*  $PN_1$  et formée des tissus encore vivants et de ceux qui sont déjà morts et plus ou moins transformés en humus.

Dans une biocénose stabilisée, on estime que  $T_{2n}$ ,  $T_{3n}$ ,  $T_{4n}$  sont peu importants, les divers niveaux de consommation, prédation, décomposition utilisant la matière consommée pour leur respiration, d'où :

$$\text{PNB} = T_1 + \delta \text{MOM},$$

$$\text{PNB} = PN_1 - RH_n.$$

## 6) Les bilans. Réimportation. Augmentation de biomasse et d'organomasse

Pendant la période considérée, une partie de la phytomasse initiale  $B_{1a}$  peut avoir disparu (fig. 4.20)

- par exportation :  $Ex_{1a}$  ;
- par consommation par xylophages, rhizophages, etc. ;  $C_{2a}$  ;
- par mortalité, représentée le mieux par la chute de grosse litière (branches et troncs) :  $CL_{1a}$ , mais comportant aussi racines et autres organes souterrains pérennants ; en tout,  $M_{1a}$ , **réimportation** dans le système d'énergie et de matières qui y étaient stockées.

La matière organique réimportée sous forme de matière morte peut nourrir les Bactéries et participer à l'élaboration de tissus nouveaux  $T_{4a}$  et à un accroissement de l'humus :  $\delta' A_o + \delta' H$  ; de même, les herbivores peuvent se nourrir de matières végétales anciennes ( $C_{2a}$ ) et les carnivores se nourrir des tissus anciens et nouveaux, de vieux herbivores ayant mangé à la fois des matières végétales anciennes et nouvelles ; la distinction entre  $T_{3n}$  et  $T_{3a}$  est impossible.

Il convient souvent de combiner les deux chaînes trophiques, celle qui part de l'énergie solaire et celle qui utilise de la matière organique préformée. On a alors :

$$T_{2n} + T_{2a} = T_2 ; T_{3n} + T_{3a} = T_3 ; \delta H + \delta' H = \Delta H, \text{ etc...}$$

En fin de période, la phytomasse initiale est devenue :

$$B_{1a} - (C_{2a} + M_{1a} + Ex_{1a}) \text{ ou } B_{1a} - El_{1a} ;$$

vient s'y ajouter l'incrément  $T_1$ . La phytomasse nouvelle  $B_{1n}$  devient :

$$B_{1n} = B_{1a} - El_{1a} + T_1.$$

Ainsi, apparaît une nouvelle valeur, le bilan qui est souvent une augmentation de **phytomasse**  $\Delta B_1$  :

$$\Delta B_1 = B_{1n} - B_{1a} = T_1 - El_{1a},$$

et aussi :

$$\Delta B_1 = PN_1 - (El_{1n} + El_{1a}).$$

C'est l'expression d'un bilan annuel au sein de la phytocénose ; au niveau de la biocénose, ce bilan se complique de la mortalité des consommateurs et décomposeurs présents en début de période.

Le bilan de biomasse  $\Delta B = \Delta B_1 + \Delta B_2 + \Delta B_3 \dots$  est donc un concept fort complexe ; mais souvent  $\Delta B_2$ ,  $\Delta B_3$ , etc... sont négligeables, car  $T_2$ ,  $T_3$ ,  $T_4$  sont négligeables. (\*)

Le bilan d'organomasse du système  $\Delta \text{MOT}$  tient compte du fait qu'une partie de  $M_{1a}$  peut s'ajouter à l'humus ; l'augmentation de l'énergie chimique potentielle du système :

$$\Delta \text{MOT} = \Delta B_1 + \Delta B_2 + \Delta B_3 + \Delta B_4 + \Delta A_o + \Delta H$$

peut être simplifiée en :

$$\Delta \text{MOT} = \Delta B_1 + \Delta H.$$

$\Delta \text{MOT}$  est plus ou moins ce que Woodwell a appelé PNE, productivité nette de l'écosystème.

## 7) Mesure de $PN_1$

### 1. Flux ou bilan d'énergie ?

a) Les équations précédentes permettent de constater qu'en plus de PB, il existe plusieurs concepts permettant une mesure ou tout au moins une **évaluation de la productivité primaire, paramètre écologique le plus important.**

Certaines ont trait à un *flux* annuel de matières, d'autres permettent d'établir un bilan.

1.  $PN_1$  et  $T_1$  mesurent les effets d'un flux d'énergie solaire, traversant la phytogécénose pendant l'unité choisie de temps ; leur valeur est toujours positive.  $PN_1$ , **productivité primaire nette**, est la quantité totale de Carbone fixée effectivement par le système photosynthétique *sous forme de matière organique*, pendant la période de végétation ; en fin d'année, une partie de  $PN_1$  est morte ou a été consommée ; ce qui en reste est l'*incrément*  $T_1$ , qui est donc l'ensemble des tissus végétaux (y compris de réserve), nouvellement créés pendant la période d'observation et survivant à la fin de celle-ci.

2.  $\Delta B_1$  exprime le bilan annuel de la phytomasse, au sein de la phytocénose, bilan qui peut être négatif.

(\*) Peuvent faire exception des biogécénoses herbeuses comme la prairie permanente, organisée par l'homme pour la production secondaire de viande.

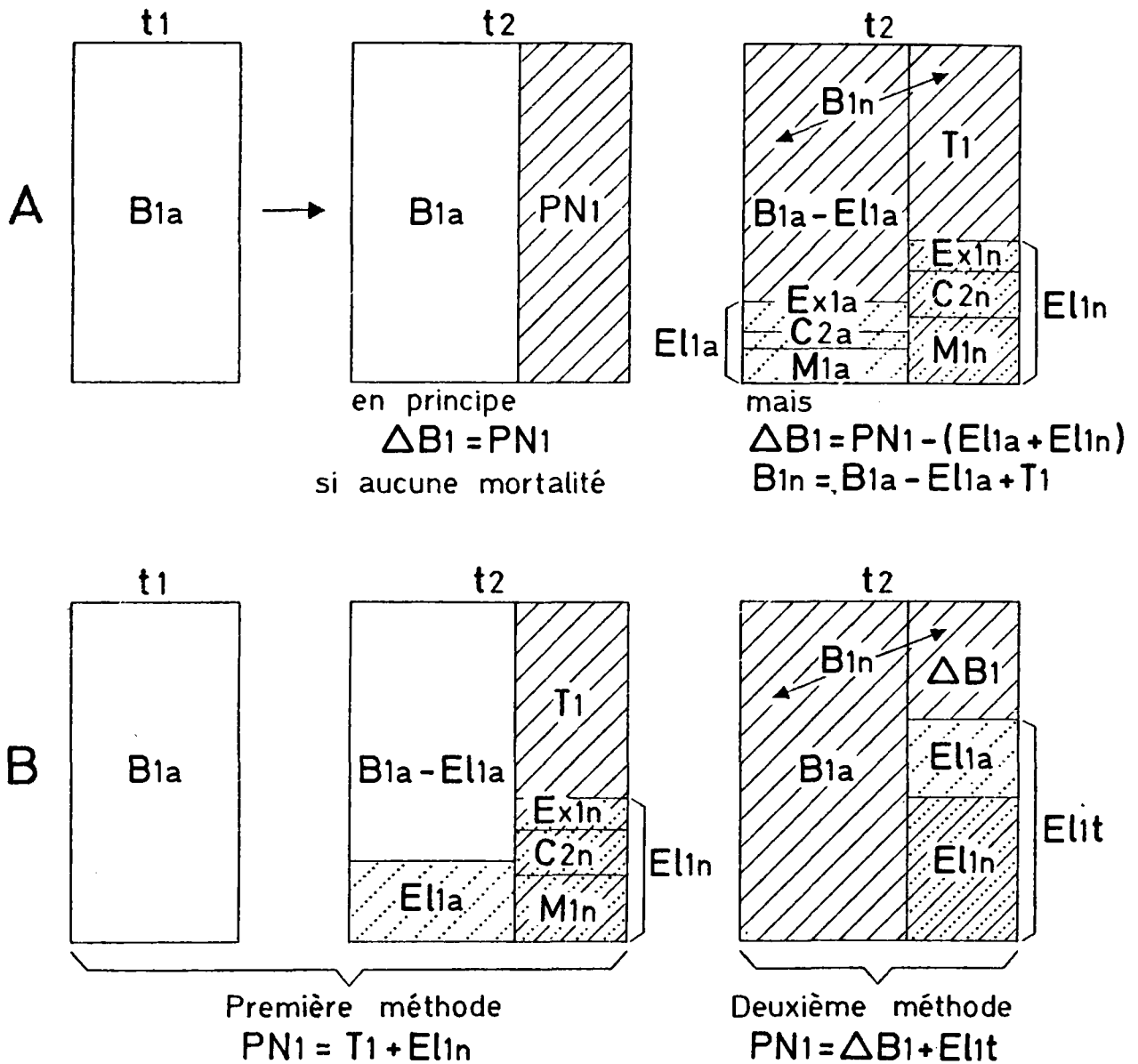


Fig. 4.22 Les deux méthodes d'évaluation de la productivité primaire nette dans les forêts (d'après Kira et Shidei, 1967). (Pour explications, voir texte.)

tif, surtout dans les phytocénoses climax. C'est l'incrément vrai des Soviétiques.

2. Mesure de  $PN_1$  basée sur  $T_1$ , soit sur  $\Delta B_1$ .

Les méthodes de mesure de la productivité primaire nette reposent sur des concepts exposés en 1967 par KIRA et SHIDEI et représentés schématiquement figure 4.22. Considérons par exemple la productivité primaire d'une phytocénose forestière entre les temps  $t_1$  et  $t_2$ .

En  $t_1$ , la phytomasse est  $B_{1a}$  ; entre  $t_1$  et  $t_2$ , la production nette  $PN_1$  vient s'ajouter à cette biomasse

initiale, mais en même temps,  $B_a$  est amputée de parties éliminées par consommation  $C_{2a}$ , mortalité non consommée  $M_{1a}$ , exportation  $Ex_{1a}$ .

L'élimination d'organes et individus végétaux anciens entre  $t_1$  et  $t_2$  est donc de :

$$El_{1a} = M_{1a} + C_{2a} + Ex_{1a}.$$

D'autre part, les nouveaux tissus formés en  $PN_1$  ne prennent pas tous part à l'incrément annuel  $T_1$  : une partie  $C_{2n}$  est consommée, une autre partie  $M_{1n}$  meurt, une autre partie encore  $Ex_{1n}$  peut être exportée. L'élimination des organes nouveaux, entre  $t_1$  et  $t_2$  est

donc de :

$$El_{1n} = C_{2n} + M_{1n} + Ex_{1n}.$$

Ainsi, en fin de période  $t_2$ , la biomasse devenue  $B_{1n}$  est composée de ce qui reste de  $B_{1a}$ , plus les nouveaux tissus  $T_1$ , formés pendant la période concernée :

$$B_{1n} = B_{1a} - El_{1a} + T_1.$$

D'autre part, l'incrément  $T_1$  vaut :

$$T_1 = PN_1 - El_{1n},$$

$$\Delta B_1 = PN_1 - (El_{1a} + El_{1n}) = PN_1 - El_{1t},$$

où :  $El_{1t}$  = élimination totale.

Il y a deux manières d'évaluer  $PN_1$ .

1) Une méthode se base sur la formule :

$$PN_1 = \Delta B_1 + El_{1t} = \Delta B_1 + C_{2t} + M_{1t},$$

où il est tenu compte de la litière totale.

La difficulté réside dans la nécessité de mesurer avec précision la biomasse à deux moments déterminés, en  $t_1$  et  $t_2$ , puisque  $\Delta B_1 = B_n - B_a$  ; à  $\Delta B_a$  souvent difficile à établir de manière précise parce qu'assez faible, surtout en forêt stabilisée, on ajoute les pertes totales dues aux chutes de litière, aux éclaircies et à la consommation, qui se sont produites entre  $t_1$  et  $t_2$ .

En région équatoriale, cette première méthode est généralement la seule utilisable, vu l'absence de cernes d'accroissement annuel.

En région tempérée, on dispose de **tables de production** pour les peuplements régionaux des principales essences forestières ou introduites ; elles concernent des peuplements équiennes (arbres tous de même âge) ; elles donnent l'âge, la hauteur, le nombre d'arbres à l'ha, la surface terrière, le volume de bois fort (diamètre > 7 cm) et parfois même celui de menu bois. On « entre » dans la table par la hauteur et par l'âge, lesquels, une fois connus, permettent de lire les autres caractéristiques du peuplement en cause ; du volume, on peut passer à la phytomasse à partir de mesures de densité.

On peut ainsi déterminer la phytomasse ligneuse pour un âge déterminé ; si l'on refait la mesure dans le même site 5-10 ans plus tard, on obtient par différence un accroissement de phytomasse qui, divisé par 5-10 donne  $\Delta B_1$  (pour détails, voir PARDE 1961, WAUTHOZ 1955, DELVAUX 1969-1971, DECOURT 1964).

2) Une autre méthode s'appuie sur la formule :

$$PN_1 = T_1 + El_{1n} = T_1 + C_{2n} + M_{1n} + Ex_{1n}.$$

Elle ne nécessite qu'une seule série de mesures en fin de période : en  $t_2$ , on mesure la biomasse  $B_{1n}$ , l'incrément du bois et de l'écorce des troncs et branches ( $T_1$ ) par rapport à cette biomasse  $B_{1n}$  (à partir de l'épaisseur des cernes annuels mesurée sur des échan-

tillons standards de troncs et branches de diverses catégories de diamètre). La principale difficulté provient de l'estimation de  $M_{1n}$ .

Quelle est la fraction du bois mort tombé qui correspond au bois mort annuellement produit ? Pour certains, ce pourrait être la fine litière de rameaux CLb, capturée dans les trappes. Dans ce cas :

$$PN_1 = T_1 + CLf + C_{2n} + Ex_{1n}.$$

Pour d'autres, qui considèrent que la réimportation fait partie de la production, c'est la chute annuelle totale qui mesure la productivité annuelle de bois mort et dès lors :

$$PN_1 = T_1 + CLT + C_{2n} + Ex_{1n}.$$

## 8) Expression des résultats

On a vu que la productivité ou l'assimilation d'un niveau trophique peut s'exprimer en grammes de matière sèche produite ou assimilée pendant une unité de temps. Or, des quantités similaires de matériaux biologiques différents n'ont pas nécessairement la même valeur énergétique. Pour exprimer l'énergie, parcourant l'écosystème, il convient de réduire les substances organiques assimilées à une unité commune : la calorie (quantité de chaleur nécessaire à élever la température d'un gramme d'eau de 1° centigrade). On adopte généralement les correspondances suivantes en fonction du poids sec, éléments minéraux compris (voir aussi tableau 8.1, p. 320).

1 g de glucides :	4 kcal.
1 g de protides :	4 kcal.
1 g de lipides :	9 kcal.
1 g de bois de tronc :	4,5 kcal.
1 g de feuilles séchées d'arbre :	4,7 kcal. (mortes : 4,5 kcal).
1 g de feuilles séchées de graminées :	4,2 kcal.
1 g d'algues :	4,9 kcal.
1 g d'insectes :	5,4 kcal.
1 g d'invertébrés (non insectes) :	3,0 kcal.
1 g de vertébrés :	5,6 kcal.

Les accords internationaux ont exigé le remplacement de la calorie par le joule :

$$1 \text{ J} = 0,24 \text{ cal.}$$

$$1 \text{ kcal} \approx 4,2 \text{ kJ.}$$

mais il faudra longtemps pour que les écologistes abandonnent une unité pratique et passe-partout, une unité qui est d'ailleurs comprise par le grand public.

Notons encore que les économistes, à une époque où économie et écologie se rapprochent, continuent à exprimer l'énergie en TEP (tonnes d'équivalents pétrole) ou en TEC (tonnes d'équivalents charbon) :

1 l de pétrole brut =	10 000 kcal.
1 kg de pétrole brut =	10 800 kcal.

1 kg de charbon = 6 900 à 7 000 kcal.  
 1 TEC = 1 t de houille = 7 · 10<sup>6</sup> kcal.  
 1 TEP = 1 t de pétrole = 10,8 · 10<sup>6</sup> kcal.  
 1 TEC ≈ 2/3 de TEP ; 1 TEP ≈ 3/2 TEC.

N'oublions pas non plus que l'unité de puissance est le watt : 1 W = 1 J/sec.

On utilise aujourd'hui les préfixes suivants :

k = kilo = 10<sup>3</sup> = mille fois.  
 M = méga = 10<sup>6</sup> = 1 million de fois.  
 G = giga = 10<sup>9</sup> = 1 milliard de fois.  
 T = téra = 10<sup>12</sup> = mille milliards de fois.  
 1 mégawatt = 1 MW = 10<sup>6</sup> W.  
 1 térawatt = 1 TW = 10<sup>12</sup> W.

Ceci permet de concevoir de nouvelles unités de travail ; le kilowatt/heure (kWh) est le travail réalisé en 1 heure par un agent ayant une puissance constante de 1 kW :

1 kWh = 3,6 · 10<sup>6</sup> J = 860 kcal.

### 9) Efficacité des écosystèmes Pyramides écologiques

Le schéma de la figure 4.20 exprime un fait bien connu : les êtres vivants sont de très mauvais transformateurs d'énergie ; le flux d'énergie diminue fortement le long d'une chaîne trophique à chaque changement de niveau. Autrement dit, les transformations le long d'une chaîne trophique se font avec un très mauvais rendement. Le fonctionnement de l'écosystème se fait avec une mauvaise efficacité.

L'efficacité écologique, rapport entre la productivité nette (voir page 78) ou l'assimilation à un niveau

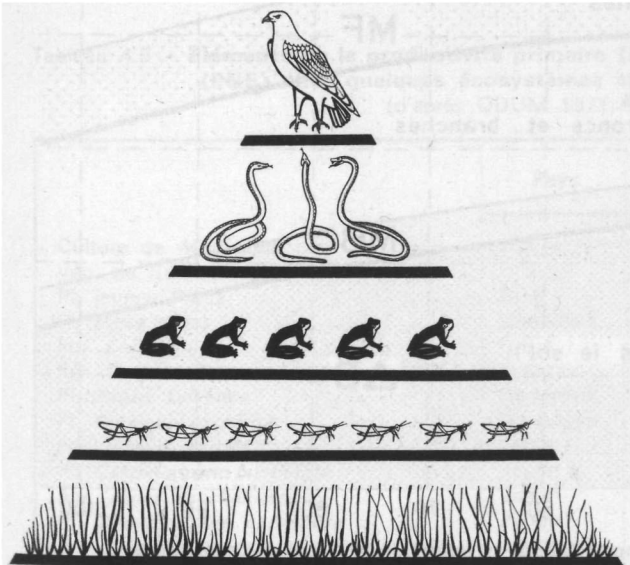


Fig. 4.23 Pyramide des nombres, simplifiée (d'après Bates). On imagine une chaîne trophique très simple : Graminées - Sauterelles - Grenouilles - Serpents - Aigles.

déterminé et celle au niveau précédent d'une chaîne trophique

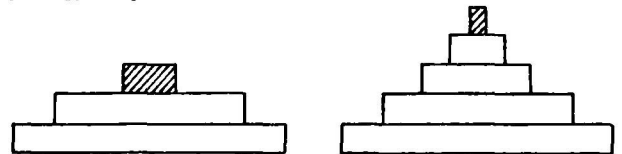
$$\left( \frac{A_2}{PB} \times 100, \frac{A_3}{A_2} \times 100 \right),$$

est toujours faible.

Il est d'usage de l'estimer à 10 %, ce qui n'est qu'un ordre de grandeur.

En fait, l'efficacité photosynthétique de la lumière est de l'ordre de 1 % : le niveau herbivore a une efficacité de 10 %, le niveau carnivore de 20 %.

Si on superpose des barres horizontales de longueur proportionnelle au flux d'énergie ou à la productivité pour chaque niveau successif, on obtient des pyramides écologiques (pyramides de l'énergie, pyramide de la productivité) dont la hauteur est proportionnelle à la longueur de la chaîne (nombre de barres plus grand) :



C'est-à-dire que les carnivores du sommet d'une chaîne trophique sont d'autant moins importants que cette chaîne est plus longue.

Dans une chaîne de prédateurs, on obtient des pyramides semblables si l'on considère simplement le nombre d'individus ou leur biomasse (pyramide de nombre, pyramide de biomasse) ; nous reproduisons ici un cas schématique emprunté à BATES, où chaque niveau trophique serait représenté par une seule espèce (fig. 4.23).

ODUM a calculé, à partir de nombreuses données fournies par la littérature, les éléments d'un écosystème théorique réduit à une chaîne trophique idéalement simple, où le niveau de production est représenté par un champ de 4 ha de Luzerne. Ce champ alimente des Veaux ne se nourrissant que de luzerne, et ces veaux alimentent à leur tour un seul consommateur de 2<sup>e</sup> ordre (carnivore), un Garçon de 12 ans dont le veau serait la seule et unique nourriture.

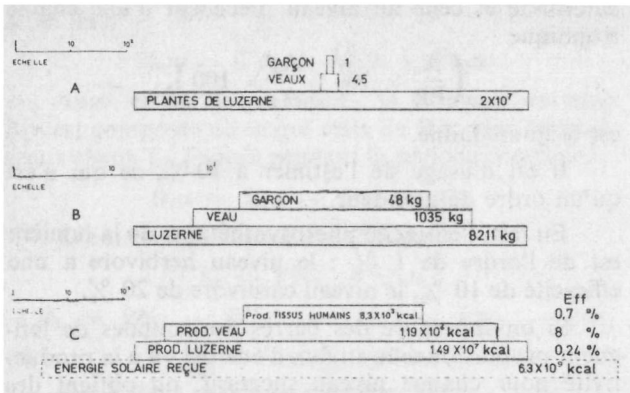
Les résultats sont exprimés dans 3 pyramides (fig. 4.24) : des nombres, des biomasses et de l'énergie.

Ce cas théorique illustre bien le peu d'efficacité des divers niveaux trophiques :

0,24 % de l'énergie solaire est utilisée par la Luzerne ;

8 % de l'énergie accumulée dans la luzerne sont utilisés pour assurer la croissance de Veaux d'un an ; le rendement est bon parce que la luzerne est un aliment idéal sans grands déchets ;

0,7 % de l'énergie accumulée dans les veaux est utilisée pour assurer la croissance de l'Enfant en



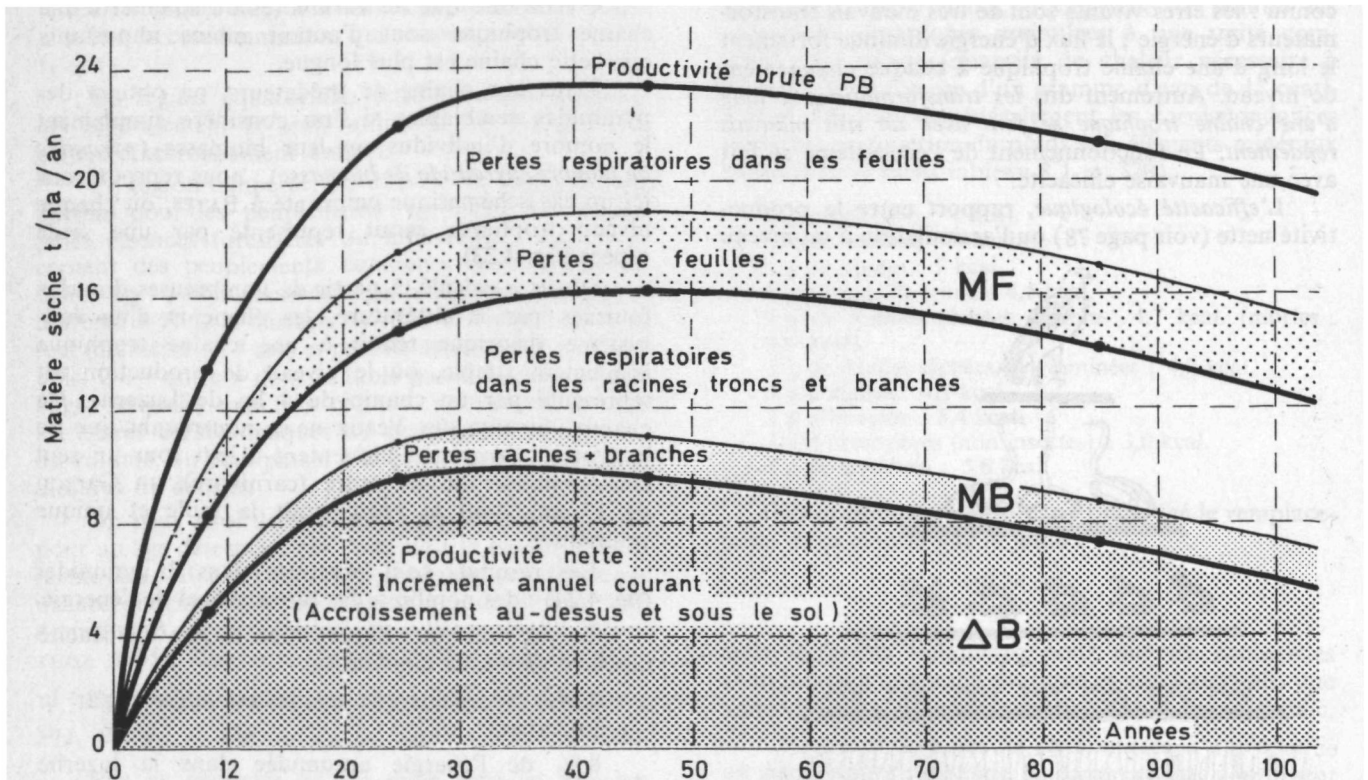
**Fig. 4.24** Pyramides des nombres (A), biomasses (B) et de l'énergie (C), pour l'écosystème simplifié : Luzerne - veaux - garçon de 12 ans (d'après E. P. Odum, 1959). En A, on voit qu'il faut  $2 \times 10^7$  plantes de Luzerne, représentant une culture de 4 hectares, pour produire les 4,5 Veaux qui serviraient d'unique nourriture pendant un an au Garçon. En B, ces nombres sont remplacés par les biomasses. En C, on a représenté la productivité aux divers niveaux et on a ajouté l'énergie solaire incidente ; on voit l'amenuisement progressif des calories quand on s'élève dans la pyramide. (Pour autres explications, voir texte).

une année (de 12 à 13 ans) ; le rendement est faible, surtout parce qu'il y a dans les veaux de nombreuses parties non comestibles.

La faible capacité de la photosynthèse de fixer l'énergie du soleil dans la matière végétale et la baisse de rendement qui caractérise ensuite les maillons suivants d'une chaîne trophique aboutissant aux carnivores est particulièrement bien mise en évidence : de l'énergie solaire tombant sur 4 ha, un peu plus d'un millionième est utilisé pour produire la nourriture d'un garçon de 12 ans ; le reste est perdu.

## 10) Productivité primaire des écosystèmes

L'énergie solaire interceptée annuellement par la terre est de l'ordre de  $5 \times 10^{20}$  kcal ( $1,73 \cdot 10^{17}$  watts), ce qui, dans les moyennes latitudes, représente un impact de 9-10 milliards de kcal/ha/an. On peut se demander avec quelle efficacité cette énergie est utilisée par les divers types d'écosystèmes. Pour les écosystèmes terrestres, les principales données que



**Fig. 4.25** Production (bilan) de la matière sèche d'une hêtraie danoise (*Fagus sylvatica*) de 2<sup>e</sup> classe de productivité.

La courbe supérieure correspond à la productivité brute. La courbe épaisse intermédiaire est la production de surplus de l'action photosynthétique des feuilles. La courbe épaisse inférieure est l'accroissement ligneux au-dessus et sous la surface du sol (d'après Möller, Müller et Nielsen, 1954). L'équation générale utilisée par les forestiers danois, est donc :  $\Delta B = PB - M - R$ , où M est la mortalité des feuilles, branches et racines, et R la respiration des autotrophes.

Tableau 4.4 - Productivité de quelques cultures au Danemark  
(d'après BOYSEN - JENSEN, 1932)

Froment . . . . .	grain : 4,5 t	+ paille : 7,5 t (-15 % d'eau) . . . . .	10,2 t/ha
Betterave fourragère . . . . .	pois frais :	Betteraves . . . . . 75 t Feuilles . . . . . 20 t	11,8 t/ha
	pois sec :	Betteraves . . . . . 9 t Feuilles . . . . . 2,8 t	
Betterave sucrière . . . . .	pois frais :	Betteraves . . . . . 40 t Feuilles . . . . . 40 t	16 t/ha
	pois sec :	Betteraves . . . . . 9,6 t Feuilles . . . . . 6,4 t	

l'on possède sont celles de la *productivité du tapis végétal*, c'est-à-dire du flux d'énergie au niveau des producteurs.

Un hectare de forêt tempérée moyenne produit environ par an (planche 8) :

8 t de bois,  
3 t de feuilles,  
1 t de fruits et divers,  
1 t de racines,

qui, brûlés, donneront approximativement :

$36 + 13,5 + 4,5 + 4,5 = 58,5$  millions de kcal.

Donc, 9 milliards reçus, 55 millions retenus, cela fait une efficacité d'environ 0,6 % (1,2 % des R.P.A.).

Il convient de remarquer qu'il s'agit de la productivité nette, et que la productivité brute est plus importante.

Un diagramme devenu classique est celui de l'assimilation totale et de la production de matière dans une hêtraie danoise (fig. 4.25).

On voit qu'entre 40 et 60 ans, l'activité de l'écosystème est maximale : 23,5 t de matières sont assimilées par ha et par an (PB) ; 16,2 t de productivité de surplus (PS) sont transloquées vers les branches, tronc et racines qui, au cours de l'année, en perdront les 40 % par respiration et parties mortes ; des 7,3 t restées dans les feuilles, 65 % seront utilisées par la respiration ; en hiver il ne tombera que 2,5 t de feuilles mortes.

Donc, près de la moitié des hydrates de carbone formés par la photosynthèse (plus de 10 t par ha) sont respirés et perdus.

On voit aussi que *l'incrément annuel courant* (augmentation des tissus ligneux aériens et souterrains)

Tableau 4.5 - Éléments de la productivité primaire (PB, PN<sub>1</sub>, RA) et de la productivité nette de l'écosystème (PNE) chez quelques écosystèmes typiques (For. = Forêt ; Pl. = Plantation)  
(d'après ODUM 1971, SATOO 1970 et KIRA 1971)

	Pays	Age	PB t/ha/an	RA t/ha/an	PN <sub>1</sub> t/ha/an	RH t/ha/an	PNE t/ha/an
Culture de <i>Medicago</i> . . . . .	U.S.A.	1 an	54,3	20,2	34,1	1,8	32,3
Vég. de Source en Floride . . . . .	U.S.A.		46,2	26,7	19,6	15,1	4,5
Pl. jeunes <i>Pinus</i> . . . . .	G.-B.		27,2	10,5	16,7	10,2	6,5
Pl. <i>Picea abies</i> . . . . .	Danemark	40-45 ans	26,5	8,5	18,0		
For. <i>Liriodendron</i> . . . . .	U.S.A.		32,5	18,8	13,7	10,5	3,2
For. <i>Quercus-Pinus</i> . . . . .	U.S.A.		25,6	14,2	11,4	6,7	4,7
Pl. <i>Fagus sylvatica</i> . . . . .	Danemark	46 ans	23,5	10,0	13,5		
Pl. <i>Fraxinus excelsior</i> . . . . .	Danemark	40 ans	21,5	7,0	13,5		
For. <i>Fagus crenata</i> . . . . .	Japon	30-70 ans	27,5	12,2	15,3		
Pl. <i>Castaneopsis cuspidata</i> . . . . .	Japon	11 ans	45,3	26,6	18,7		
For. <i>Abies sacchalinensis</i> . . . . .	Japon	35-40 ans	50,2	26,5	23,8		
Pl. <i>Cinnamomum camphora</i> . . . . .	Japon	46 ans	60,0	44,2	15,8		
For. <i>Distylium racemosum</i> . . . . .	Japon	(climax)	73,1	52,4	21,6		
Pl. <i>Cryptomeria japonica</i> . . . . .	Japon	24 ans	73,3	58,1	15,1		
For. équatoriale . . . . .	Porto Rico	(climax)	100,0	71,1	28,9	28,9	± 0
For. équatoriale . . . . .	Thaïlande	(climax)	123,2	94,6	28,6		

Tableau 4.6 - **Productivité primaire nette et rendement en produits comestibles : grains, tubercules, sucre (matière fraîche et matière sèche) de quelques plantes de grande culture, dans des pays à agriculture motorisée ou non motorisée, et moyennes mondiales : pour les années 1962-66**  
(d'après FAO 1966 et ODUM 1971)

	PN <sub>1</sub> kg MS/ha	Rendement produit comestible	
		kg/MF/ha	kg MS/ha
<b>Blé</b> : Pays-Bas . . . . .	9 800	4 400	3 220
Inde . . . . .	2 000	900	666
Monde . . . . .	2 890	1 300	955
<b>Riz</b> : Japon . . . . .	12 220	5 100	4 090
Brésil . . . . .	3 780	1 600	1 290
Monde . . . . .	5 120	2 100	1 690
<b>Mais</b> : U.S.A. . . . .	10 000	4 300	3 360
Inde . . . . .	2 440	1 000	778
Monde . . . . .	5 330	2 300	1 800
<b>Pommes de terre</b> :			
U.S.A. . . . .	9 120	22 700	4 530
Inde . . . . .	3 110	7 700	1 555
Monde . . . . .	4 900	12 100	2 420
<b>Sucre brut</b> :			
Canne (Hawaï) . . . . .	30 500		11 000
Betterave (Pays-Bas) . . . . .	18 250		6 600
Canne (Cuba) . . . . .	9 250		3 300
Monde . . . . .	—		3 300

diminue avec l'âge, et est en moyenne d'environ 8 tonnes à l'hectare. Avec la productivité des feuilles (3 t) et des racines et branches mortes (1,5 t), cela donne une productivité primaire nette, de 12,5 tonnes à l'hectare.

C'est là l'ordre de grandeur que l'on trouve dans nos régions pour la plupart des écosystèmes, naturels ou artificiels, se développant dans des bonnes conditions d'alimentation ; le tableau 4.4 fournit quelques exemples de la matière sèche produite par ha et par an dans certaines cultures à haut rendement sur sol bien fumé, cités pour le Danemark par BOYSEN JENSEN.

Les renseignements que l'on possède sont souvent imprécis, parce qu'on ne connaît généralement que les rendements en organes utilisés : stères ou m<sup>3</sup> de bois, tonnes de betteraves fraîches, quintaux ou boisseaux de grains de blé, unités fourragères ou unités amidon de foin, etc. ; généralement, la production des organes souterrains (sauf s'ils sont alimentaires), n'est pas donnée.

Le tableau 4.5 donne les valeurs de PB et PN<sub>1</sub> pour quelques grands types d'écosystème.

Les tableaux 4.6 et 4.7 donnent des valeurs de PN<sub>1</sub> pour quelques cultures importantes et quelques écosystèmes naturels (voir aussi tabl. 4.2.) Parfois,

seule la productivité des organes aériens a été mesurée, là où elle est d'importance capitale (prairies).

On voit que, en régions tempérées, l'ordre de grandeur de 12 tonnes de matière organique élaborée par ha et par an se vérifie pour tous les types de végétation. La production brute est d'environ le double.

Il ne faut pas perdre de vue que, dans les régions tempérées où sont pris les exemples précités, la période de végétation ne dure pas toute l'année, ce qui diminue naturellement la valeur de la productivité annuelle. Il est bon de se rappeler que la productivité dépend aussi des facteurs physiques du milieu, et peut augmenter fortement lors de certaines années exceptionnelles ; BOYSEN JENSEN cite les chiffres maxima de 12 t/ha pour le Froment et de 28 t/ha pour la Betterave sucrière ; une prairie fauchée plus de 6 fois peut fournir 20-25 t d'herbe sèche/ha, si correctement fumée en N.

Rappelons encore la règle de WALTER, qui montre l'énorme importance de l'alimentation en eau dans les zones semi-arides (fig. 4.26) : dans les steppes sud-africaines, la productivité des organes aériens varie de 1 à 6 tonnes de matière sèche à l'hectare, lorsque la pluviosité varie de 100 à 600 mm. Il se forme donc annuellement 1 tonne de matière sèche par 100 mm de pluie tombée. La productivité secondaire est éga-

Tableau 4.7 - Productivité primaire, aérienne ou totale, de quelques types d'écosystèmes herbacés (d'après divers auteurs, dont WESTLAKE, 1963)

		Productivité aérienne	Productivité totale
		t MS/ha/an	t MS/ha/an
Pré salé à <i>Spartina</i> . . . . .	U.S.A.	20	37
Ass. aquatique à <i>Eichornia</i> . . . . .	U.S.A.	15	15 - 44
Roselière à <i>Phragmites</i> . . . . .	Europe	12 - 25	25 - 30
Roselière à <i>Typha</i> . . . . .	U.S.A.	11 - 17	20 - 25
Roselière à <i>Papyrus</i> . . . . .	Afrique	70	80 ?
Marais à <i>Arundo donax</i> . . . . .	Europe	50	60
Steppe à <i>Stipa</i> . . . . .	U.R.S.S.		
année sèche . . . . .	»	1 - 3	4 - 12
année humide . . . . .	»	4 - 8	12 - 24
Steppe trop. à <i>Themeda</i> . . . . .	Afrique	6 - 7	15 - 18
Steppe trop. à <i>Loudetia</i> . . . . .	»	5 - 7	15 - 18
Savane à <i>Hyparrhenia</i> . . . . .	»	10 - 15	20 - 30
Hte Prairie à <i>Andropogon</i> . . . . .	U.S.A.	6	15
Prairie permanente			
semi-naturelle . . . . .	U.R.S.S.	3,5 - 6,5*	7 - 15
fauchée ou paturée . . . . .	Europe	17 - 25	10 - 20
fauchée ou paturée . . . . .	N.Z.	20 - 28	30 - 25
Fougeraie à <i>Pteridium</i> . . . . .	Europe	10 - 25	15 - 30
Canne à sucre (max) . . . . .	Java	85	94
Canne à sucre (max) . . . . .	Hawai	73	83
<i>Pennisetum purpureum</i> (max) . . . . .	Am. Centr.	80	90

(\*) Selon fumure azotée.

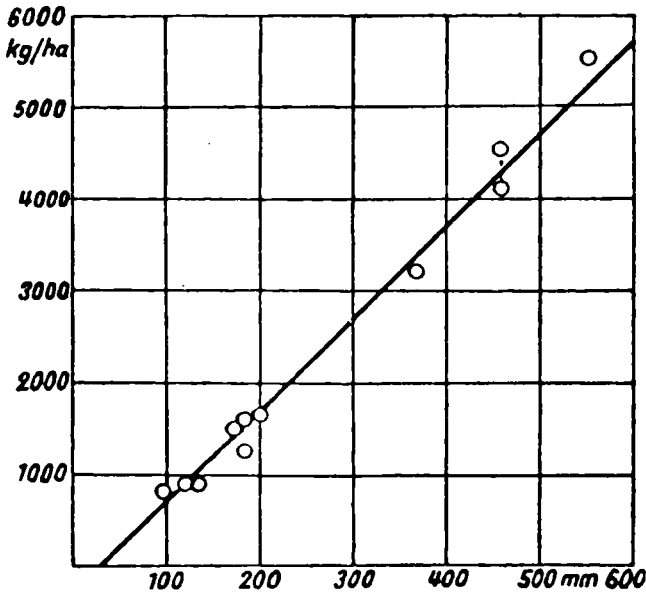


Fig. 4.26 Proportionnalité entre la pluviosité et la production de matière sèche dans les steppes de l'Afrique du Sud (Walter, 1939).

lement proportionnelle à la pluviosité (voir Mouton en Afrique du Nord, p. 168).

Dès lors, la productivité des écosystèmes se modifie fortement lorsque l'on change de zone climatique : la productivité du tapis végétal est fort basse dans les zones alpines et arctiques :  $\pm 0,5$  à 5 t/ha ; elle est particulièrement élevée dans les régions équatoriales où la végétation toujours verte fonctionne pendant les 12 mois de l'année, et où la surface foliaire est d'environ le double.

Savane à *Pennisetum purpureum* (Afrique) : 30 t/ha  
 Plantation de Canne à sucre (Hawai) : 70 t/ha

Cependant, dans une grande partie des tropiques, la productivité annuelle s'abaisse considérablement à cause du développement d'une saison sèche plus ou moins longue. De plus, les nuits étant plus chaudes, la perte de production primaire par respiration nocturne, est toujours beaucoup plus importante (surtout dans les forêts).

D'après des observations déjà nombreuses, on peut tenter une synthèse et établir un schéma de la distribution mondiale de la productivité brute exprimée



en  $10^8$  kcal/m<sup>2</sup>/an. (Pour conversion,  $2,5 \cdot 10^2$  gr/m<sup>2</sup>/an). Il y a quatre ordres de grandeur :

1) Les hautes-mers et les déserts ont une très basse productivité, moins de  $0,5 \cdot 10^3$  kcal, souvent plus ou moins  $0,1 \cdot 10^3$  kcal/m<sup>2</sup>/an. Bien que les facteurs limitants soient complètement différents (éléments nutritifs dans les océans, eau dans les déserts), de même d'ailleurs que les organismes (algues au lieu de spermatophytes), océans profonds et terres arides sont des déserts.

2) Les formations herbeuses (prairies, steppes), les mers littorales, les lacs profonds, les forêts sur sol sec et les champs cultivés moyens, ont une productivité de  $0,5$  à  $4 \cdot 10^3$  kcal (en moyenne  $1 \cdot 10^3$  kcal/m<sup>2</sup>/an).

3) Les forêts et prairies fraîches, les lacs peu profonds, et les champs à culture permanente, ont une productivité de  $4 \cdot 12 \cdot 10^3$  kcal/m<sup>2</sup>/an.

4) Les forêts équatoriales, les champs à cultures intensives tropicales (banane, canne à sucre), les formations alluviales, les estuaires et récifs de corail ont une productivité de  $12$  à  $30 \cdot 10^3$  kcal/m<sup>2</sup>/an.

Le maximum possible de productivité d'un écosystème semble ne pouvoir dépasser  $30 \cdot 40 \cdot 10^3$  kcal/m<sup>2</sup>/an.

La productivité brute moyenne de la biosphère serait de l'ordre de  $12 \cdot 10^{18}$  kcal/an.

## 11) L'efficacité photosynthétique

L'efficacité réalisée ER se distingue en général très nettement de l'efficacité maximale EMax.

On a vu précédemment qu'il est nécessaire de tenir compte des conditions de température, mais la plupart des auteurs, surtout physiologistes, continuent à utiliser les RPA (WASSINCK, NIČIPORVIČ ; etc.).

Quelle que soit la radiation considérée, il faut aussi tenir compte du temps pendant lequel elle exerce son action : pour un écosystème donné, l'efficacité photosynthétique est naturellement plus faible si on l'exprime en fonction de l'année qu'en fonction de la période de végétation.

Pour une Chênaie mixte de Belgique (fig. 4.5), représentant une forêt caducifoliée de productivité moyenne, des informations recueillies de 1965 à 1968 par GALOUX, permettent de calculer ER pour 4 valeurs distinctes de l'énergie incidente :

1) En se basant sur le rayonnement annuel, du 1<sup>er</sup> janvier au 31 décembre :

a) Pour le rayonnement global ( $0,3$  à  $3 \mu$ ) :

$$ER = \frac{PN_1}{S_0} \times 100 = \frac{6\ 771}{921\ 730} \times 100 \text{ kcal/m}^2/\text{an} = 0,73 \%$$

b) Pour le rayonnement photosynthétiquement actif ( $0,3$  à  $0,7 \mu$ ) :

$$ER = \frac{PN_1}{S_1} \times 100 = \frac{6\ 771}{460\ 865} \times 100 \text{ kcal/m}^2/\text{an} = 1,47 \%$$

2) En se basant sur le rayonnement pendant la période de végétation uniquement, c'est-à-dire pendant la période s'étalant du mi-développement des limbes à leur mi-brunissement (du 15 mai au 17 octobre) :

a) Pour le rayonnement global :

$$ER = \frac{6\ 771}{568\ 650} \times 100 \text{ kcal/m}^2/\text{an} = 1,20 \%$$

b) Pour le rayonnement photosynthétiquement actif :

$$ER = \frac{6\ 771}{284\ 321} \times 100 \text{ kcal/m}^2/\text{an} = 2,40 \%$$

Il s'agit là de bons ordres de grandeur pour les écosystèmes naturels des régions tempérées.

Les physiologistes mesurent l'efficacité photosynthétique pendant 1 jour de la période la plus favorable qui, en région tempérée, n'est souvent que de quelques semaines. Il est évident qu'ainsi calculée, l'efficacité est beaucoup plus grande ; et la valeur est aussi plus biologique.

Elle est souvent calculée à partir de valeurs de productivité primaire nette exprimées en cal/cm<sup>2</sup> ou en g/m<sup>2</sup>.

Prenons d'abord le cas de l'efficacité, en pleine période de végétation, d'une culture expérimentale de céréales en région tempérée chaude (U.S.A.), optimalement irriguée et fumée (LOOMIS et WILLIAMS). Pendant la période de végétation, la radiation solaire fournit  $500$  cal/cm<sup>2</sup>/jour, soient  $222$  cal/cm<sup>2</sup>/j de RPA.

La productivité brute PB est de  $107$  g/m<sup>2</sup>/j, qui se répartissent en  $R = 36$  g/m<sup>2</sup>/j =  $14$  cal/cm<sup>2</sup>/j,  $PN_1 = 71$  g/m<sup>2</sup>/j =  $27$  cal/cm<sup>2</sup>/j.

L'efficacité ER est donc, pendant les jours favorables, de  $5,3$  % de la radiation solaire incidente, de  $12$  % des RPA (fig. 4.28).

L'efficacité maximale théorique des RPA, basée sur le fait qu'il faut environ 10 quanta de lumière pour fixer 1 molécule de CO<sub>2</sub>, est d'environ 25 % (WASSINCK). Donc, même dans des conditions de culture qui paraissent optimales, le rendement photosynthétique est assez mauvais. Ceci paraît dû surtout au fait que 8 % des RPA ( $17$  cal/cm<sup>2</sup>/j) sont réfléchis par les feuilles, et qu'une beaucoup plus grande quantité est transformée en chaleur, et se joint aux infrarouges proches pour vaporiser de l'eau (en tout  $200$  cal/cm<sup>2</sup>/j), et pour chauffer le sol par conduction (environ  $125$  cal/cm<sup>2</sup>/j). Notons encore que l'infrarouge est réfléchi par les surfaces foliaires beaucoup plus que le visible ; la fraction peut atteindre 40 % de

l'infrarouge incident ; ici environ 100 cal/cm<sup>2</sup>/j.

Ce cas expérimental étudié par LOOMIS, est particulièrement favorable ; généralement, l'énergie radiante est mal utilisée par les écosystèmes, et ER est beaucoup plus faible, parce que l'alimentation minérale, ou l'alimentation en eau, ne sont pas optimales ; même en Angleterre et aux Pays-Bas, les bons rendements en Blé, Maïs ou Orge, pendant l'été, atteignent seulement 17 à 25 g/m<sup>2</sup>/j, c'est-à-dire une efficacité d'environ 4 % des RPA.

La longueur de la période de végétation joue naturellement aussi, de même que les conditions d'éclairement pendant cette période ; l'état du système photosynthétique des plantes (index foliaire, angle d'inclinaison de feuilles, etc...) est important. En climat tempéré, l'énergie solaire (lumière et température) est, en été, d'environ 500 cal/cm<sup>2</sup>/j, réparties sur 16 h ou plus, alors qu'en hiver, elle n'est que de 50 cal/cm<sup>2</sup>/j, encore que réparties sur 8 h, mais avec une température très basse et peu favorable. En climat équatorial par contre, l'énergie solaire est de 400-500 cal/cm<sup>2</sup>/j pendant toute l'année, par une température uniforme de ± 25°. Divers auteurs (NIČIPORVIČ, CHANG, WASSINCK, etc.) ont ainsi tâché d'établir, à côté de ER, efficacité réalisée dans les écosystèmes naturels, l'efficacité maximale EMax, pour une région déterminée, dans le cas où l'alimen-

tation en eau et substances minérales (obtenues par techniques agricoles), serait optimale.

Pour NIČIPORVIČ (1968), cette efficacité maximale EMax, doit être évaluée à 4,5 % de la RPA pendant la période de végétation active (t° moyenne de l'air pas inférieure à 5-10°).

Selon NIČIPORVIČ, on a en moyenne (fig. 4.27):

Pour les hautes latitudes (65-70° N) et pour des RPA annuelles de 1,5.10<sup>9</sup> kcal/ha, une période de végétation de 2 à 3 mois et une productivité nette optimale de 10 à 15 t/ha.

Pour les latitudes moyennes (35-50° N) et pour des RPA de 4 à 5.10<sup>9</sup> kcal/ha, une période de végétation de 4 à 9 mois et une productivité nette optimale de 30-50 t/ha.

Pour les zones tropicales, où les RPA s'élèvent à 10.10<sup>9</sup> kcal/ha, une période de végétation de 343-365 jours et une productivité optimale de 100-120 t/ha.

Si l'on compare ces productivités maximales calculées aux plus hautes productivités réalisées, on voit qu'il subsiste de vastes possibilités pour augmenter la productivité photosynthétique de la biosphère. Il ne faut pas sous-estimer l'importance de la longueur du jour, qui n'intervient pas dans le schéma de NIČIPORVIČ. Si l'on ne prend que les 4 mois d'été, qui conviennent particulièrement bien à d'importantes céréales comme le Froment, on constate que c'est dans les régions boréales comme le Canada et le Nord de l'Europe, où la photosynthèse potentielle atteint 38 g/m<sup>2</sup>/j (jours très longs pendant l'été) qu'il faut cultiver les céréales à cycle court. Dans les régions tropicales, il faut au contraire cultiver des plantes à cycle long, comme le Maïs et la Canne à sucre. Le choix de l'espèce, et, éventuellement, d'écotypes adaptés, est donc d'une importance considérable.

Il est intéressant de voir l'efficacité du rendement en produits économiques. Pour les céréales, dont les grains ne représentent que le tiers de la plante, une bonne récolte de 5 t de grains/ha/an correspond dans nos régions à une efficacité de 0,6 % de l'énergie lumineuse annuelle. Une récolte de 50 t/ha de tubercules de Pommes de terre correspond de même à une efficacité de 1,2 %. C'est un fait général que la production de tubercules est plus efficace que celle de grains de céréales.

Les prairies permanentes sont encore plus efficaces, car les feuilles de leurs Graminées assimilent toute l'année, et toute la productivité aérienne est récoltée. Des prairies à *Lolium*, qui, fauchées 6-7 fois et abondamment fumées en N, produisent jusque 25 t/an d'herbe sèche, ont une efficacité de 2-3 % de l'énergie lumineuse annuelle, efficacité qui atteint 5 % pendant les mois d'été ; une telle énergie peut satis-

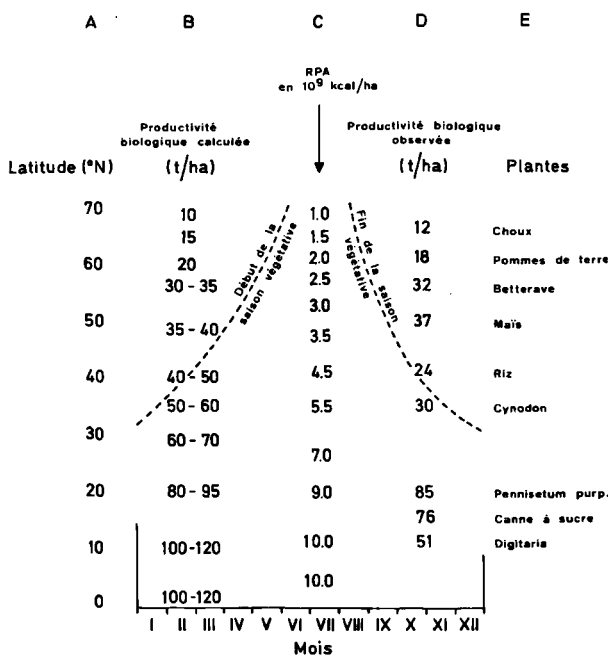


Fig. 4.27 Productivité biologique optimale à diverses latitudes, en supposant une efficacité de 4,5 % des R.P.A. pendant la période de végétation (d'après Ničiporovič, 1968).

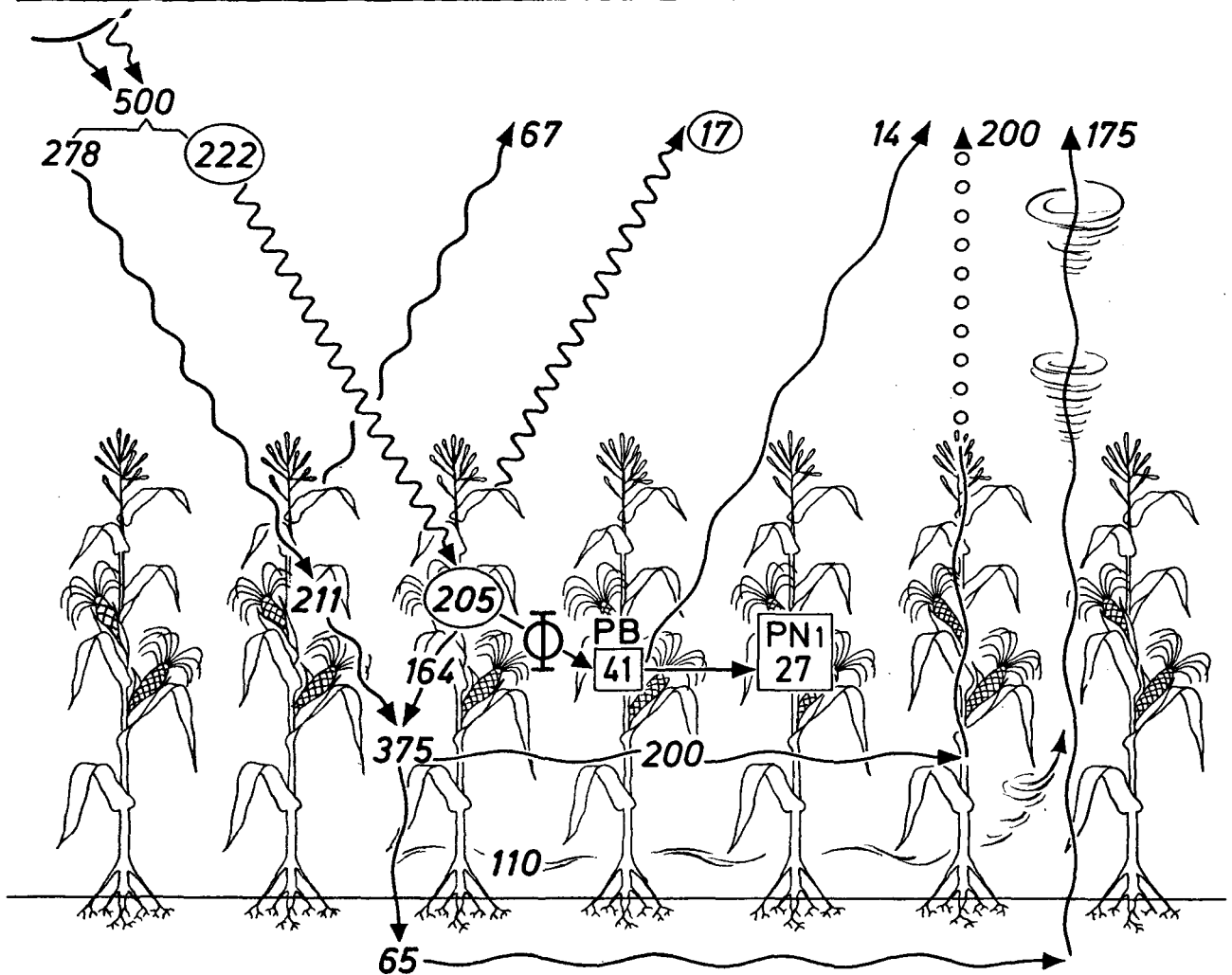


Fig. 4.28 La biogéocénose « Champ de Maïs » aux U.S.A. (données d'après Loomis et Williams in Gates, 1971). Fonctionnement pendant un beau jour d'été, dans des conditions d'alimentation en eau et nutriments optimales. 500 cal/cm<sup>2</sup>/jour d'énergie solaire globales (222 RPA, 278 infra-rouges courts). (Pour explications, voir texte.)

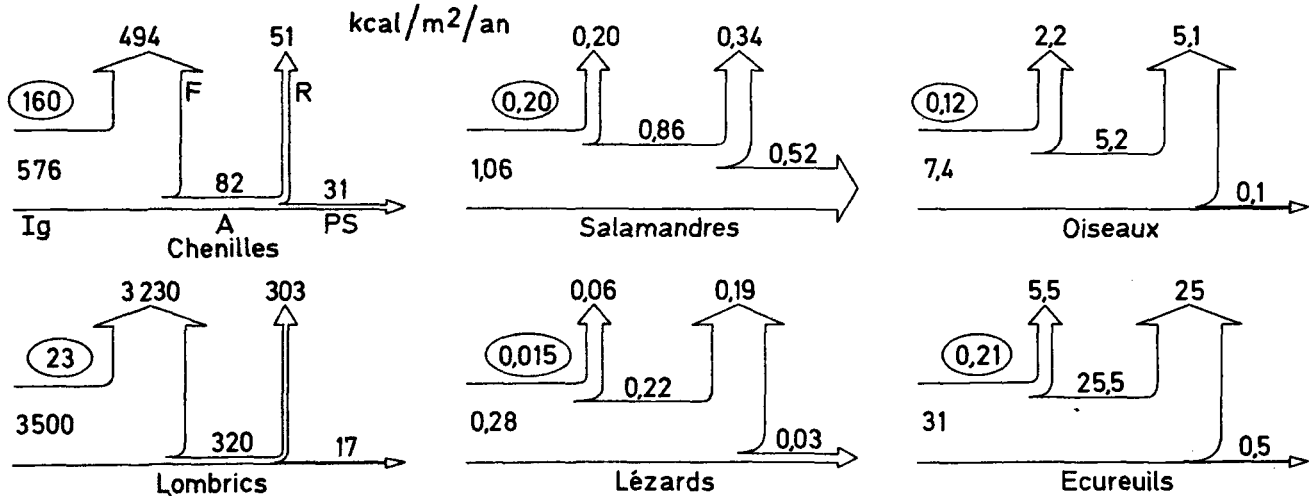


Fig. 4.29 Bilans énergétiques de divers groupes animaux (d'après Gosz et al., 1977 et Lamotte, 1978), en kcal/m<sup>2</sup>/an. En ovale, zoomasse ; Ig : ingestion ; F : NA = égestion ; A : assimilation ; R : respiration ; PS : productivité secondaire.

faire les besoins de 4 vaches laitières/ha, chacune donnant 15 kg de lait/j (HOLMES, 1968).

La Betterave à sucre rejoint l'efficacité des prairies parce que ses feuilles et sa pulpe servent d'aliments au bétail (efficacité 2-3 %).

L'écologiste et l'économiste ont une tendance à ramener l'efficacité photosynthétique à l'année entière. Disons, en résumé de ce qui vient d'être dit et pour fixer les idées, qu'un écosystème fonctionnant bien et dans de bonnes conditions a, dans les régions tempérées au sens large, une efficacité annuelle de 1 % vis-à-vis de la lumière totale du soleil, de 2 % vis-à-vis des RPA.

Si l'on considère maintenant l'efficacité photosynthétique *réalisée* en % énergie solaire annuelle à l'échelle des continents (planche 13), on est frappé de son peu d'importance, dû à des conditions le plus souvent très défavorables et à des dégradations de tous types : silva (forêts) : 1,2 % ; ager (cultures) : 0,66 % ; saltus (prairies) : 0,66 % ; toundra : 0,13 % ; désert : 0,06 %.

On rejoint le chiffre de WASSINCK : un peu moins de 0,3 % pour les plantes terrestres. Si l'on prend 0,12 % pour les océans, on arrive pour l'ensemble de la biosphère à une efficacité de 0,15 à 0,18 %, ce qui est vraiment très peu, et permet bien des espoirs d'amélioration.

## 12) Productivité secondaire

1. Peu de problèmes biologiques sont aussi compliqués que celui de la productivité secondaire des écosystèmes, qui comporte des chaînes initiées par des brouteurs, des détritivores, des parasites, des suceurs de sève, des transformateurs, etc. La productivité secondaire s'applique à tous les organismes hétérotrophes, Animaux, Champignons, Bactéries, Phanérogames décolorés.

Il nous paraît utile, en dehors des *prédateurs* du type phytophage ou zoophage, ou des *parasites*, de bien distinguer, en ce qui concerne la décomposition et le recyclage de la matière organique morte, entre les :  
— *détritivores* animaux, s'alimentant par ingestion ;  
— *transformateurs* fongiques ou microbiens, s'alimentant par absorption diffuse.

2. Les animaux, bien que théoriquement inutiles, participent au fonctionnement de l'écosystème de trois façons principales :

1) En constituant des *chaînes de prédateurs*, contrôlées par de gros carnivores (Brochets dans les eaux douces, Lions dans les savanes, par exemple) qui éliminent les malades ou les mal fichus ; la *productivité secondaire* est importante et exploitable par l'homme (écosystèmes aquatiques et écosystèmes terrestres du type herbacé ou toundra).

La productivité des grands herbivores dans les écosystèmes forestiers bien que souvent très faible (voir planche 11) est importante pour la chasse et souvent accrue artificiellement.

2) En développant des *populations parasites* (Chenilles, Cochenilles, Nématodes, Rongeurs) qui ont pour effet de *diminuer la productivité primaire* (si elles s'attaquent aux organes assimilateurs et en réduisant la surface et le fonctionnement), de *diminuer la biomasse* (si elles consomment les organes vivaces), ou même de *détruire* l'écosystème en détruisant les tissus méristématiques d'une des dominantes végétales (rouille du Châtaignier), ou ses organes de reproduction.

Ici, les conséquences pour l'alimentation des hommes sont négatives.

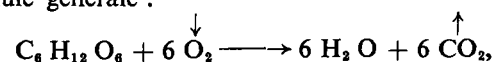
3) En participant au *turn over de la matière organique* par la constitution d'un *réseau de détritivores*, responsables de la vitesse du flux d'énergie et des cycles des éléments minéraux. Une *minéralisation rapide des détritus* (litière) est en rapport avec une fertilité accrue et, par là, avec une *productivité primaire augmentée*.

Cela ne signifie pas que d'autres rôles importants ne sont pas dévolus aux animaux dans l'écosystème : la fécondation des fleurs, le transport des graines ou fruits sont des facteurs importants dans une succession végétale ou dans le maintien d'un climax.

3. Les rôles des Bactéries et Champignons sont encore plus variés que ceux des animaux :

- Champignons parasitant surtout les plantes et Bactéries parasitant surtout les animaux ;
- décomposition et minéralisation de la litière : ligninolyse, cellulolyse, ammonification, nitrification, dénitrification, oxydoréduction de Fe, S, etc. ;
- fixation de l'azote ;
- contribution à la rhizosphère ;
- rôle alimentaire des carpophores des grands Asco- et Basidiomycètes, etc...

4. On a vu (fig. 4.20), pour une population animale, que de la nourriture disponible enlevée (ME) au niveau trophique qui précède, une partie NU n'est pas utilisée, et une partie C est consommée ; de C, une partie est rejetée soit sous forme non assimilée (fèces = NA = F) soit sous forme d'un produit du métabolisme de l'azote, l'urine (U), l'ensemble formant les « rejecta » (FU) ; la partie véritablement assimilée (A) est utilisée soit pour l'élaboration des tissus ou des produits de reproduction (productivité = PN, en fait PN<sub>2</sub>, PN<sub>3</sub>, PN<sub>4</sub> selon les cas) soit pour mener à bien les processus respiratoires (R), dont la formule générale :



indique qu'on peut la mesurer en terme de O<sub>2</sub> absorbé ou de CO<sub>2</sub> dégagé.

Le bilan est donc :

$$I_g = C = PN + R + U + F.$$

On peut, principalement dans l'analyse des cycles d'éléments minéraux, considérer séparément :

F : (egesta) : partie de I<sub>g</sub> éliminée comme fèces, gaz du rumen, ou regurgitée.

D : matériel énergétique digéré (digesta), incluant les matériaux assimilés (A) et ceux qui sont excrétés sous forme d'urine ou de sueur (U), si l'on considère que l'urine ne fait pas partie des matériaux assimilés.

On a ainsi :

$$D = I_g - F = A + U,$$

$$D = PN + R + U,$$

$$C \text{ ou } I_g = PN + R + U + F = D + F.$$

5. La donnée la plus simple est la *zoomasse*, qui peut s'exprimer par le poids (B) ou par le nombre des individus (Nb) présents sur une surface déterminée à un moment déterminé. La mesure de zoomasse utilise trop souvent encore le poids de matière vivante, mais parfois le poids sec, ou plus souvent l'équivalent énergétique de la matière sèche, cal. ou kcal.

Autre chose est la *productivité*. On a vu que pour une phytocénose, même terrestre, le changement de biomasse ΔB, observé à la fin d'une période de mesure, ne donne pas une idée exacte de la productivité : il ne rend pas exactement compte de la biomasse perdue, par mortalité ou exportation, pendant la période de mesure ; dans une phytocénose, une partie de la biomasse perdue peut encore se retrouver sous forme de bois mort ou de feuilles mortes ; mais dans une zoocénose les individus *consommés* ne se retrouvent pas en fin de période (individus éliminés E), et il est difficile de faire un bilan entre ce qui est né et ce qui est mort. Ceci est particulièrement le cas des zoocénoses du sol riches en petits animaux.

6. Deux méthodes de mesure de la productivité s'offrent aux chercheurs : une *méthode analytique* et une *méthode synthétique* (BOURLIÈRE et LAMOTTE, 1967). La méthode analytique nécessite le relevé faunistique de toutes les espèces (ou groupes) *importantes* vivant sur la surface étudiée. Pour le choix, une *capabilité de prédiction* s'impose (REICHLÉ et al., 1971). Pour chaque espèce choisie, il faut faire, à intervalles répétés, un inventaire des parents et des jeunes (de la ou des nouvelles cohortes) nés pendant le temps de la mesure (1 an), de manière à établir leurs fluctuations, et à tenir compte des morts et des disparus ; à partir d'une courbe de croissance moyenne, établie séparément, on passe du nombre à la zoomasse, et à son accroissement global. En faisant la somme des accroissements de chaque espèce, on obtient la *productivité*

*secondaire nette*, ainsi calculée à partir de *bilans instantanés successifs*.

On peut encore, par la mesure de l'énergie respirée par les différentes espèces, ou à partir de la différence :

$$C - A = NA + U,$$

établir le bilan énergétique complet de la zoocénose.

Ceci n'a été réalisé que dans des écosystèmes particulièrement simples.

Il faut en effet mesurer en laboratoire l'intensité de la respiration (R) d'un individu ou d'une population isolée dans des respiromètres perfectionnés qui mesurent la chaleur dégagée (calorimétrie), l'O<sub>2</sub> consommé ou le CO<sub>2</sub> libéré, par unité de temps et de biomasse.

On applique les données obtenues à l'ensemble des populations naturelles, avec le danger que la respiration sur le terrain soit très différente de celle mesurée en laboratoire.

On trouvera, figure 4.30, un exemple de l'énergie respiratoire dépensée par les hétérotrophes d'une forêt de *Quercus*, en Grande-Bretagne (SATCHELL, 1971) : sur les 2 172 kcal au m<sup>2</sup> de litière tombée au sol, les Champignons se taillent la part du lion : 1 734 kcal ; les Lombrics bien que représentant une biomasse fraîche de 60 g/m<sup>2</sup> respirent moins (54 kcal) que 22 g/m<sup>2</sup> d'Enchytraeïdes. La participation des Oribatides de très loin les plus nombreux (32 000 individus au m<sup>2</sup>) est peu importante : 5 kcal.

Il est important de noter que la respiration des micro-organismes (Bactéries et Champignons) est beaucoup plus importante que celle des animaux, même Invertébrés : 35 g (MS) de micro-organismes brûlent en 1 an 1 800 kcal de matière organique par m<sup>2</sup> ; sur la même surface, 18 g (MS) de vers de terre ne brûlent que 220 kcal, soit environ 9 fois moins.

Il faut donc, pour un individu moyen de chaque population choisie, établir ses dépenses de maintenance (entretien et activité), et multiplier le taux respiratoire obtenu par le nombre d'individus.

On commence à disposer de courbes et de tables, qui permettent de transformer les nombres en biomasses, celles-ci en contenus énergétiques, ceux-ci en énergie ou CO<sub>2</sub> libéré.

La figure 4.31 montre par exemple l'étroite dépendance qui existe entre le poids de l'animal et son métabolisme de base (animal au repos, à jeun et à son optimum de température).

La figure 4.32 montre de même que la quantité d'aliments ingérés par un Invertébré détritivore est proportionnelle à son contenu calorifique, qui est lui-même plus ou moins fonction de sa position systématique (REICHLÉ, 1971).

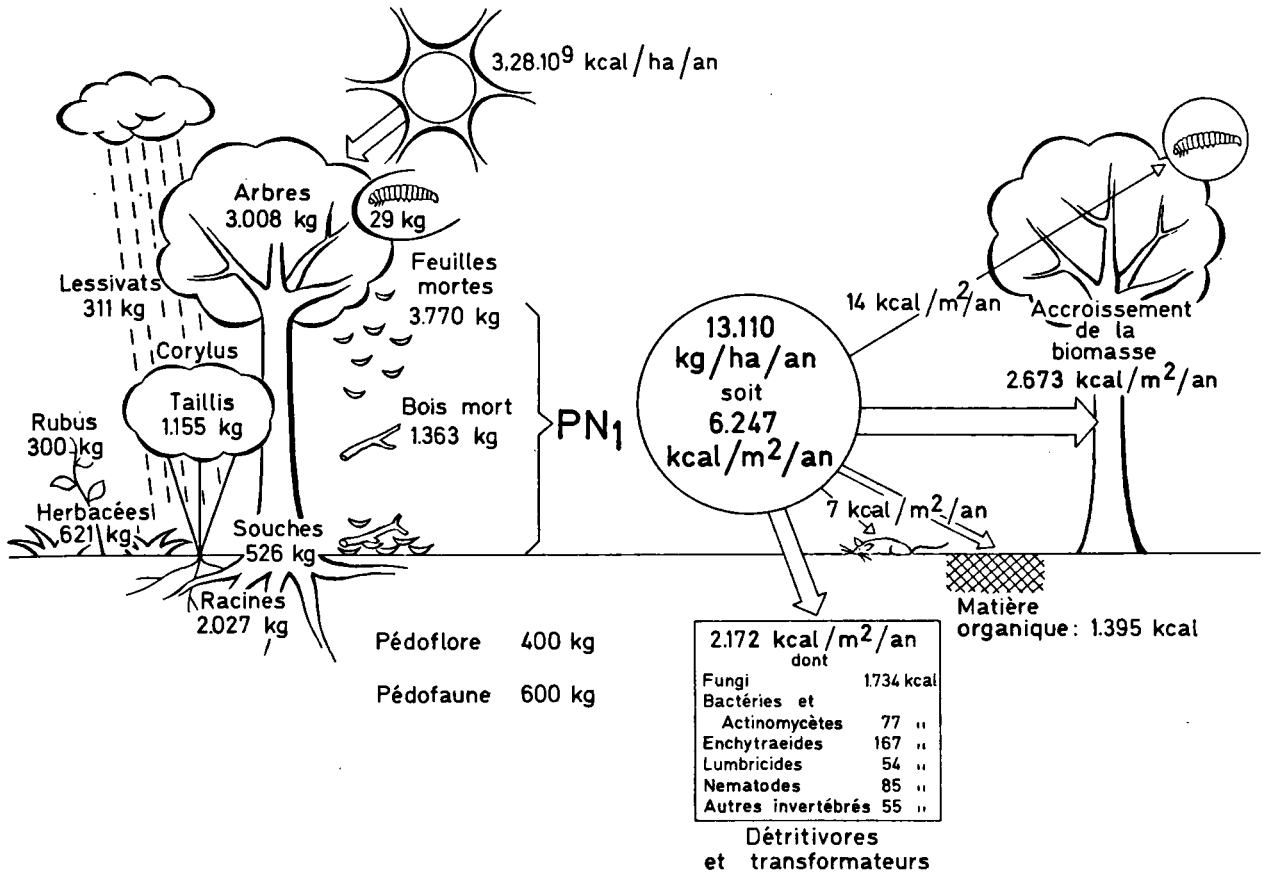


Fig. 4.30 Productivité primaire nette et son utilisation (incrément, productivité secondaire) dans une Chênaie à *Corylus* de Grande-Bretagne (d'après Satchell, 1971).

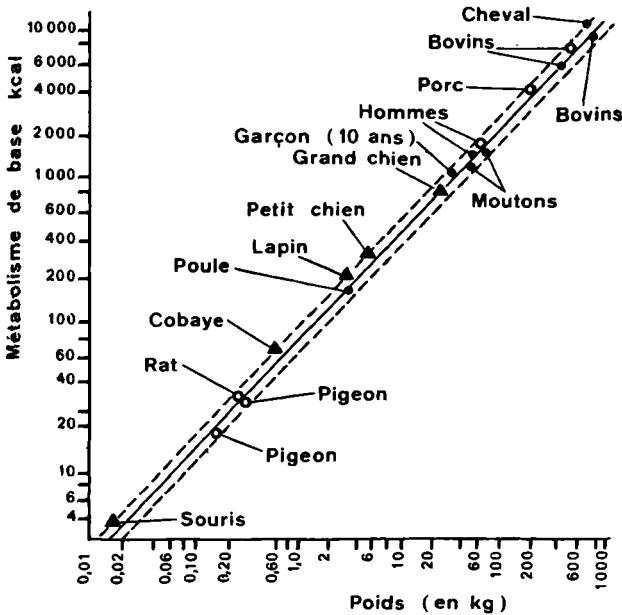


Fig. 4.31 Relation entre le métabolisme de base et le poids vif chez les divers groupes de Vertébrés (d'après Bourlière et Lamotte 1967).

La figure 4.33 montre que, dans un sol forestier, il existe une bonne corrélation entre le métabolisme respiratoire de maintenance et les dimensions du corps des décomposeurs invertébrés appartenant à tous les niveaux trophiques (REICHLÉ, 1971).

De même, une population de Campagnols produit chaque année 2,5 fois son poids de tissus nouveaux, alors qu'une population de Cerfs de Virginie n'en produit que le quart et, un Bœuf que la moitié, une population d'Éléphants d'Afrique que le vingtième.

7. La méthode synthétique consiste à étudier globalement les échanges respiratoires (mesure de O<sub>2</sub> consommé ou de CO<sub>2</sub> rejeté par unité de temps et de surface) d'un niveau trophique ou d'un groupe écologique déterminé ; il est difficile d'isoler un niveau trophique même s'il ne comporte que de une à quelques espèces dominantes ; on utilise des pesticides sélectifs, qui respectent le groupe étudié et tuent les autres (naphtaline tuant les animaux et respectant les microbes) ; si le groupe a une certaine dimension, on élimine les groupes plus gros en mettant la nourriture (litière forestière) dans des sachets percés de

trous de diamètre déterminé (par exemple trop petits pour permettre le passage des Lombrics).

On peut encore utiliser une méthode radio-isotopique en marquant la nourriture végétale avec un isotope à période longue ; les premiers consommateurs marqués seront les herbivores, et la quantité de nourriture ingérée pourra se déduire, au début, de

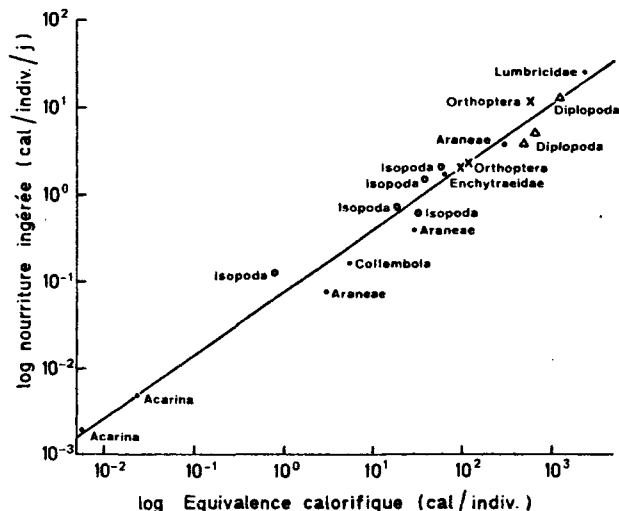


Fig. 4.32 Fonction logarithmique entre l'énergie alimentaire ingérée par les Invertébrés détritvires du sol et leurs prédateurs et leur contenu calorifique (d'après Reichle, 1971).

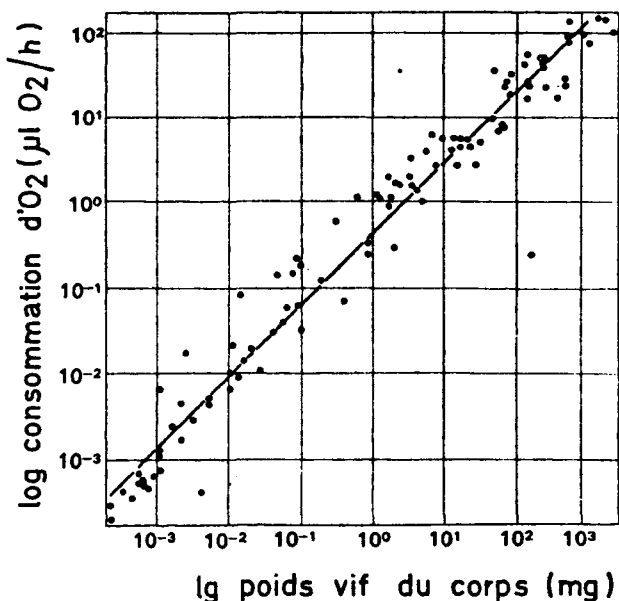


Fig. 4.33 Corrélation entre le métabolisme de maintenance et la taille du corps chez divers niveaux d'Invertébrés du sol (chaîne de détritvires), (d'après Reichle, 1971).

leur radioactivité ; ensuite, leurs prédateurs deviendront à leur tour de plus en plus radioactifs ; les calculs deviendront plus compliqués, mais on pourra ainsi se faire une idée de l'importance et de la vitesse de la chaîne trophique.

8. Nous renvoyons le lecteur particulièrement intéressé par la productivité animale aux travaux de MACFADYEN, PETRUSEWICZ, GHILAROFF, LAMOTTE, BOURLIÈRE, REICHLÉ, etc.

9. Nous avons vu que l'efficacité photosynthétique des producteurs végétaux est toujours faible, d'un ordre de grandeur de 0,5 %.

Le passage du niveau de production au niveau de consommation se fait aussi avec une faible efficacité et une perte considérable d'énergie. Une grande partie des aliments ingérés par les animaux est utilisée à produire de la chaleur, une autre à produire de l'énergie nécessaire aux actions locomotrices, qu'exige notamment la recherche de la nourriture. SLOBOTKIN (1960) a suggéré un maximum d'efficacité de 15 % entre un niveau de consommateurs et le précédent, mais, dans la Nature, cette efficacité est souvent beaucoup moindre.

On admet par exemple, qu'il faut environ 35 kg d'herbe fraîche (7 kg d'herbe sèche) pour faire 1 kg de bœuf (poids vif), ou 450 g (MS) (efficacité 6 %).

Un hectare de bonne prairie améliorée peut nourrir 2 vaches de 500 kg ; mais le ranching sur une steppe naturelle nécessite de 10 à 15 ha pour 1 vache. Dans le cas d'utilisation d'aliments conçus pour le bétail, les rendements sont meilleurs : si, en pisciculture on nourrit le poisson avec de la viande, il faut 5 kg de viande pour faire 1 kg de poisson, c'est-à-dire que l'efficacité est de 20 %.

Nous verrons plus loin l'immense importance, pour l'avenir alimentaire de l'homme, du poulet et du porc, qui, élevés dans des conditions particulières, ont une efficacité d'environ 25 % ; il faut environ 4 kg d'orge pour faire 1 kg de volaille ou de viande de porc.

En fait, dans les chaînes de décomposeurs, les déchets sont souvent très importants (lignine, carapaces, squelettes, poils, etc.) ; en dehors des chaînes trophiques établies dans le milieu aquatique, on ne dispose pas encore aujourd'hui de beaucoup de données.

Voici, comme exemple, les chiffres obtenus pour une zone de pêche sur le littoral américain (BANK) ; les résultats sont la moyenne de 22 ans d'observations ;  $3 \cdot 10^6$  cal tombent par jour sur  $1 \text{ m}^2$  de mer ; cela produit environ 9 000 calories de Diatomées, aux dépens desquelles sont produites plus ou moins 400 calories de zooplancton, le poisson pêché par  $\text{m}^2$  par jour se chiffre en moyenne à 5 calories. L'efficacité de l'écosystème est finalement de 0,00015 %, ce qui

est dû à la très faible fraction d'énergie solaire utilisée par les producteurs marins, et aux pertes subies à chacun des maillons d'une chaîne trophique fort longue.

La biomasse des Vertébrés sauvages dans les écosystèmes naturels est extrêmement réduite, alors que celle des Invertébrés est nettement plus importante. Dans les forêts, le gros gibier et les Oiseaux s'évaluent en quelques kg, voire quelques centaines de g à l'ha ; même les petits Mammifères du sol ne dépassent pas 5 kg/ha. Et encore s'agit-il du poids vif. La productivité animale de ces écosystèmes se réalise au maximum dans la pédofaune, dont le poids est souvent de l'ordre de 1 tonne ou plus à l'hectare.

La biomasse des grands Mammifères est plus importante dans les écosystèmes herboux ; mais on doit généralement l'évaluer en tonne au kilomètre carré pour obtenir des chiffres supérieurs à l'unité.

Le tableau 4.3 donne ces valeurs pour toute une série d'écosystèmes allant de l'Équateur au Canada. Dans les plaines giboyeuses des parcs nationaux africains, on évalue la biomasse des grands Mammifères à environ 20 t/km<sup>2</sup>, soit 200 kg/ha. Par contre, dans une forêt du Ghana, BOURLIÈRE a trouvé pour les Mammifères sauvages une biomasse de 1 kg/ha, même en comptant les Singes et les Écureuils.

Dans les toundras, la biomasse animale est relativement très faible, mais l'augmentation de la productivité du Renne y est devenue un problème crucial.

On verra aux chapitres consacrés aux divers types d'écosystèmes d'autres données sur la productivité secondaire.

### 13) Productivité nette de l'écosystème

Nous avons vu que  $PB = PN_1 + RA$ ,  
ou  $PN_1 = PB - RA$ .

PB, productivité primaire brute, est aussi la productivité brute de l'écosystème.

D'autre part, si on néglige U, qui est généralement peu important,  $R_2 + R_3 + R_4$  est la respiration des hétérotrophes et peut être désigné par RH.

D'où une valeur nouvelle, la *productivité nette de l'écosystème* qui est égal à la productivité brute moins la respiration totale de l'écosystème :

$$PNE = PB - (R_1 + R_2 + R_3 + R_4),$$

$$PNE = PB - (RA + RH),$$

ou encore :  $PNE = PN_1 - RH$ .

PNE est l'augmentation nette d'énergie emmagasinée dans le système ; c'est l'énergie contenue dans l'incrément de tissus vivaces et de matière organique morte :

$$PNE = T + \Delta MOM$$

si on pose  $\Delta MOM = \Delta H :$

$$PNE = T + \Delta H.$$

Nous avons schématisé figure 4.24 la forêt classique de Brookhaven (Querceto-Pinetum) à sous-bois de *Vaccinium*, étudiée par WHITTAKER et WOODWELL. PB, PN<sub>1</sub>, PNE et d'autres valeurs importantes de l'écosystème y sont indiquées. On voit que pour cette forêt médiocre et dégradée, mais en progression parce qu'actuellement protégée contre les facteurs de dégradation, la production brute est de 26,5 t/ha/an, et la respiration totale (ou perte d'énergie), de 21 t/ha/an dont 14,5 t pour RA et 6,5 t pour RH.

La productivité primaire nette annuelle de 12 t/ha, conduit à un emmagasinement annuel (PNE) de 5,5 t, dont 5 t d'incrément de tissus ligneux et 0,5 t de litière et d'humus ; une productivité primaire nette de 12 t/ha/an est d'un type moyen pour un écosystème forestier ; son efficacité vis-à-vis des RPA est de 0,9 %.

Dans un écosystème relativement stabilisé (qu'il soit à son climax, en état d'évolution lente ou entretenu dans un état stable par action humaine), on peut considérer, en dehors des cas où il se forme de la tourbe, que la matière organique du sol et la pédoflore et la pédofaune qui s'en nourrissent, sont en équilibre, (simple *maintenance*), ce qui est marqué par le fait que la quantité de litière et d'humus demeure constante d'une année à l'autre, compte tenu de fluctuations surtout dues à des différences annuelles de climats. Les niveaux animaux aériens de consommation sont aussi en équilibre (lorsqu'il n'y a pas *invasion* par Chenille ou Champignon parasite) et en moyenne, la même quantité de tissus végétaux est consommée chaque année.

RH, valeur complexe correspondant à la respiration des Animaux, Champignons et Bactéries, peut ainsi être simplifié et considéré comme correspondant à la masse de tous les organes végétaux morts ou vivants ayant été consommés ; on peut considérer en particulier qu'une quantité de matière organique égale à la litière totale a servi d'aliment respiratoire aux hétérotrophes du sol.

RH est donc, à peu de choses près, égal à la mortalité primaire M<sub>1</sub>.

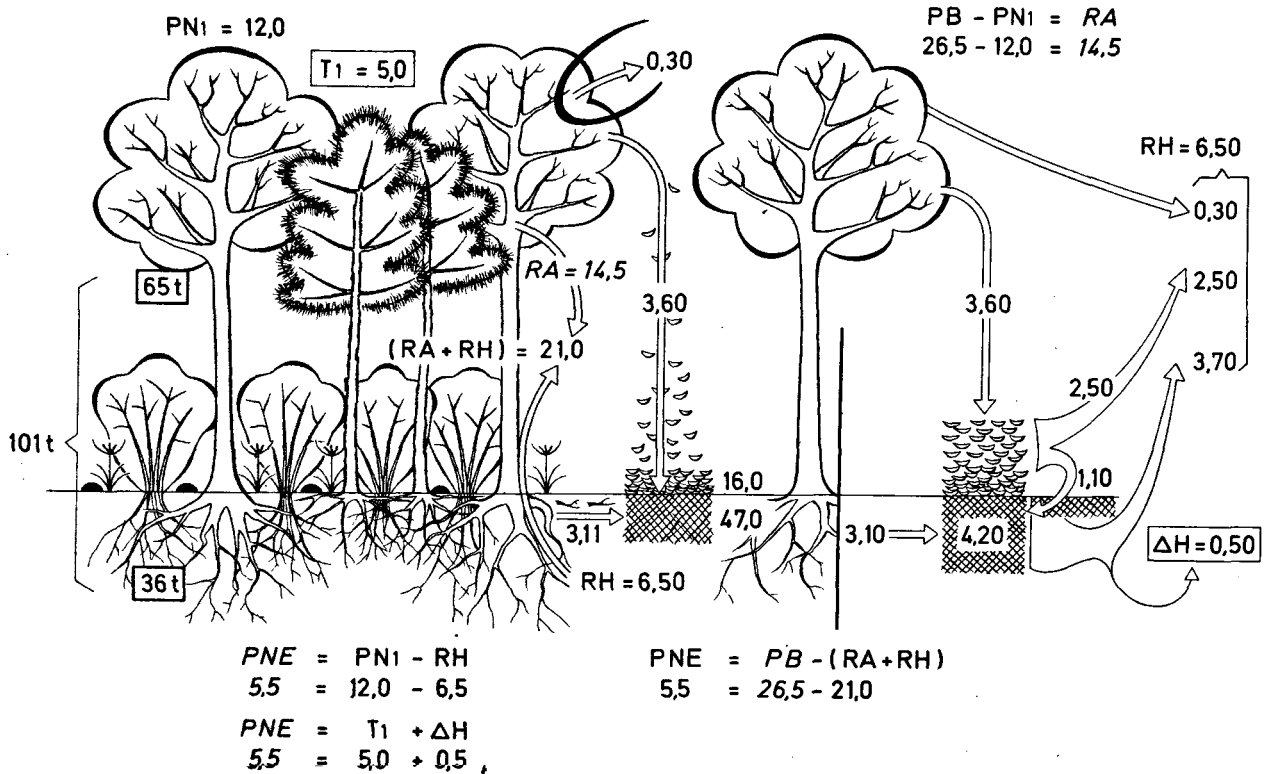
On a donc  $RH = M_1$ ,  
et  $PNE = PN_1 - M_1$ .

Or, au climax,  $PNE = 0$ , c'est-à-dire que :

$$PN_1 = M_1 \text{ ou } PB = RA + RH.$$

Ainsi, dans un climax où l'action des herbivores est négligeable, la productivité primaire peut être mesurée par la *chute* de litière totale ; si les herbivores se manifestent, il faut ajouter la biomasse végétale consommée.





**Fig. 4.34** Éléments de la productivité (productivité brute PB, productivité primaire nette  $PN_1$ , productivité nette de l'écosystème PNE, respiration des autotrophes RA, respiration des hétérotrophes RH, incrément des organes végétaux vivaces  $T_1$ , augmentation d'humus  $\Delta H$ ) dans une forêt mixte (*Quercus-Pinus*) à Brookhaven (U.S.A.), (d'après Woodwell et al., 1968 et 1969).

Le climax correspond donc à un stade de développement de l'écosystème où vie et mort sont en équilibre : la matière qui naît est égale à la matière qui meurt. Dans un écosystème non parvenu à son climax, la vie l'emporte sur la mort, et la dominance relative de la matière qui naît sur celle qui meurt, représentée par PNE simplifié, est d'autant plus forte que l'écosystème est plus jeune (tableau 4.5).

Cette notion simplifiée de PNE, où l'on considère comme stable la biomasse des hétérotrophes, est ce que les Soviétiques appellent *l'incrément annuel vrai* ; il nous paraît plus rationnel de l'appeler *bilan d'organo-masse végétale* ( $PNE = PN_1 - M_1$ ).

#### 14) Dynamique de l'écosystème

Nous avons raisonné jusqu'ici en fonction d'un écosystème voisin d'un état stable ou parvenu à son climax. Or, un écosystème est presque toujours en évolution dynamique, et ce phénomène est souvent complexe. Dans un tapis végétal naturel ou seminaturel, la phytocénose appartient à une série dynamique, qui va théoriquement des groupements pionniers du sol nu au climax ; par conséquent, la phytocénose voit se modifier, en fonction du temps, sa

composition floristique qualitative et quantitative ; les niveaux de consommation évoluent parallèlement, de même que l'édaphotope. La succession peut être considérée comme une augmentation progressive de la biomasse B, jusqu'au climax, où elle devient constante et maximale, à certaines fluctuations près ; à une biomasse constante correspond une PNE nulle (fig. 4.35, A).

Si la phytocénose est une plantation monospécifique d'arbres, sa dynamique en fonction de l'âge n'a surtout que des aspects quantitatifs, ce qui simplifie le problème.

Les divers aspects de la productivité en fonction de l'âge peuvent se déduire de schémas représentés et inspirés des observations de MÖLLER, MULLER et NIELSEN sur la productivité de *Fagus sylvatica* au Danemark et de celles de chercheurs japonais sur les plantations monospécifiques d'essences diverses (fig. 4.35, B).

On voit (fig. 4.35, A) que la productivité primaire nette est maximale pour un peuplement relativement jeune, puis diminue progressivement avec l'âge. Lorsque l'écosystème tend vers le climax, c'est-à-dire vers un équilibre entre la fixation d'énergie PB et les pertes d'énergie  $RA + RH$ , la biomasse B est optimale ; PB paraît en légère diminution sur le maximum

possible, probablement parce que les feuilles sont moins bien irriguées. La biomasse foliaire reste constante, et ce sont les parties ligneuses qui augmentent sans cesse ; par conséquent, la respiration des autotrophes RA ne fait qu'augmenter et est maximale au climax. Le résultat en est une diminution de  $PN_1$  qui ne cesse cependant pas, car il y a toujours production de feuilles, de rameaux d'un an, d'une certaine quantité de tissus de branches, troncs et racines, mais les parties encore produites ne peuvent que compenser les pertes de matière cédée aux hétérotrophes (RH).

On devrait s'attendre à ce que, dans une région densément occupée depuis longtemps par l'homme comme l'est l'Europe occidentale, les phénomènes rapportés ci-dessus rendent difficile des comparaisons de productivité entre écosystèmes forestiers ou peuplements d'arbres différant par l'âge ou le mode d'exploitation. Cependant, les exemples cités tableau 4.13 montrent qu'on obtient des valeurs de  $PN_1$  très comparables pour un type d'écosystème donné quels que soient la biomasse et le type d'exploitation humaine. Ce qui change naturellement, c'est la *productivité relative* par rapport à la biomasse. Le fait nous paraît dû à ce que l'action humaine — notamment le jardinage des forêts et les prélèvements par éclaircies calculées — bien que résultant de l'empirisme, maintient la productivité nette à un niveau très élevé et plus ou moins constant, suivant le schéma de la figure 4.35, C.

Le concept de PNE paraît simple ; mais nous avons vu que les hétérotrophes consomment soit des matières formées dans le flux d'énergie (RHn) soit des matières anciennes de réimportation (RHa). Leur action correspond en réalité à deux valeurs distinctes. PNB, *productivité nette de la biocénose* (ODUM) est l'aboutissement annuel du flux d'énergie solaire et correspond à :

$$PNB = PN_1 - RHn \text{ (toujours positif).}$$

$\Delta MOT$ , *bilan d'organomasse*, tient compte de la mortalité et de la consommation d'organes anciens (réimportation) et de ce qui en reste en fin de période :

$$\Delta MOT = PN_1 - (RHn + RHa),$$

$$\Delta MOT = \Delta B + \Delta H \text{ (parfois négatif).}$$

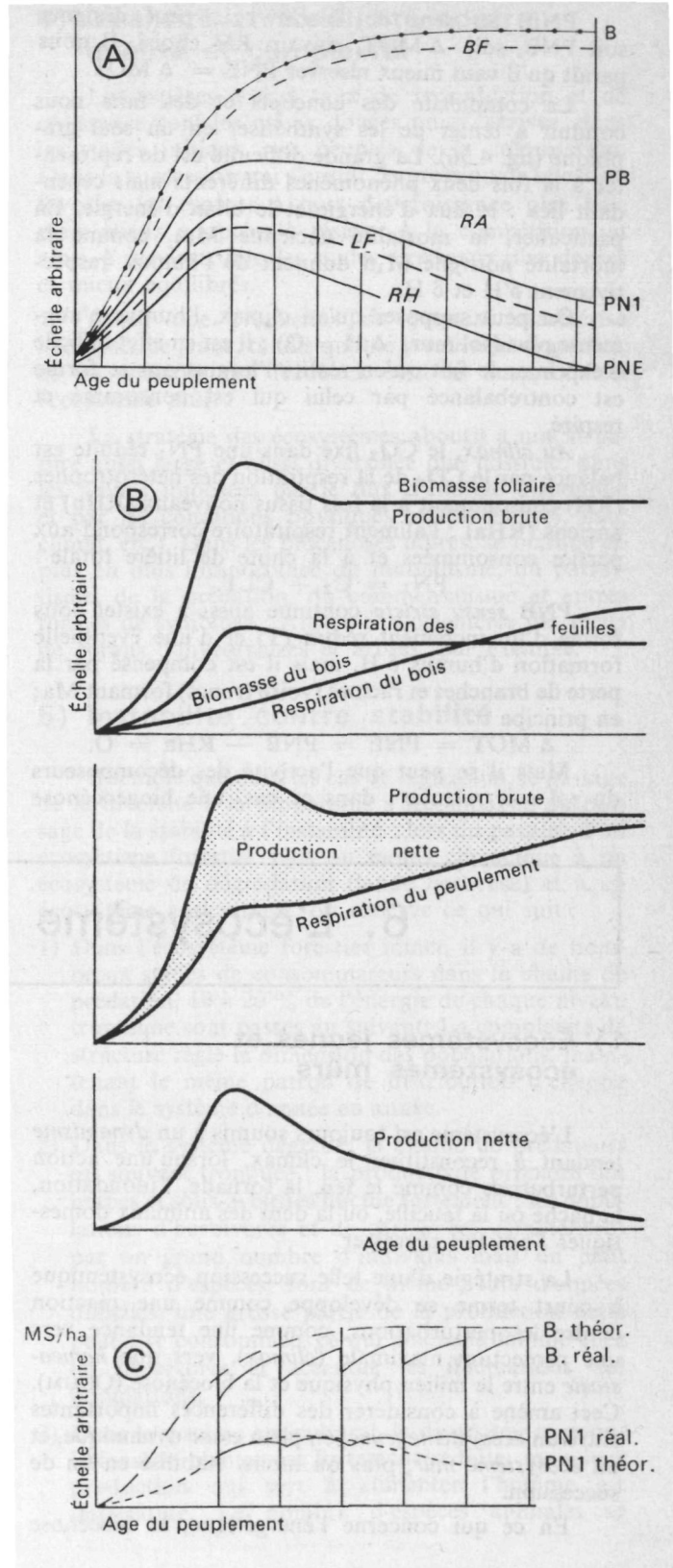
Fig. 4.35 Dynamique de l'écosystème forêt.

A. Schéma de la dynamique de l'écosystème forestier naturel  
En hachuré,  $PN_1$  ;  $RH = PN_1 - PNE$ .

B. Évolution schématique, en fonction de l'âge, de la productivité brute, de la respiration, de la productivité nette et de la biomasse, dans des peuplements purs denses (Kira et Shidei, 1967).

C. Schéma de la dynamique de l'écosystème forestier exploité rationnellement par l'homme.

B. théor. = biomasse théorique ; B. réal. = biomasse réalisée par une succession d'éclaircies ;  $PN_1$  théor. = productivité primaire nette théorique ;  $PN_1$  réal. = productivité primaire réalisée ; MS/ha = matière sèche par hectare.



PNE, au sens de WOODWELL, peut désigner soit PNB, soit  $\Delta$  MOT, suivant RH choisi. Il nous paraît qu'il vaut mieux réserver  $PNE = \Delta$  MOT.

La complexité des concepts et des faits nous conduit à tenter de les synthétiser en un seul graphique (fig. 4.36). La grande difficulté est de représenter à la fois deux phénomènes différents mais cependant liés : le flux d'énergie et le bilan d'énergie. En particulier, la mortalité ancienne  $M_{1a}$ , comme la mortalité nouvelle  $M_{1n}$  donnent de l'humus, respectivement  $\delta H$  et  $\delta H$ .

On peut supposer qu'au climax, l'humus n'augmente plus (sol mur,  $\Delta H = 0$ ) ; il est en effet difficile d'exprimer le fait qu'en réalité l'humus qui se forme est contrebalancé par celui qui est consommé et respiré.

Au climax, le  $CO_2$  fixé dans une  $PN_1$  réduite est balancé par le  $CO_2$  de la respiration des hétérotrophes (RH) consommant à la fois tissus nouveaux ( $RH_n$ ) et anciens ( $RH_a$ ) ; l'aliment respiratoire correspond aux parties consommées et à la chute de litière totale :  $PN_1 = C_2 + CLT$ .

PNB *sensu stricto* continue aussi à exister sous forme d'un incrément réduit (T) et d'une éventuelle formation d'humus  $\delta H$ , mais il est compensé par la perte de branches et racines (voire troncs) formant  $M_a$  ; en principe :

$$\Delta MOT = PNE = PNB - RH_a = 0.$$

Mais il se peut que l'activité des décomposeurs du sol soit ralentie ; dans ce cas, une biogéocénose

climax peut continuer à former de la matière organique morte ( $\Delta H$ ), qui peut à la limite s'accumuler sous forme de tourbe (H) pendant de très longues périodes (séquestration du Carbone) : tourbières bombées à Sphaignes par exemple.

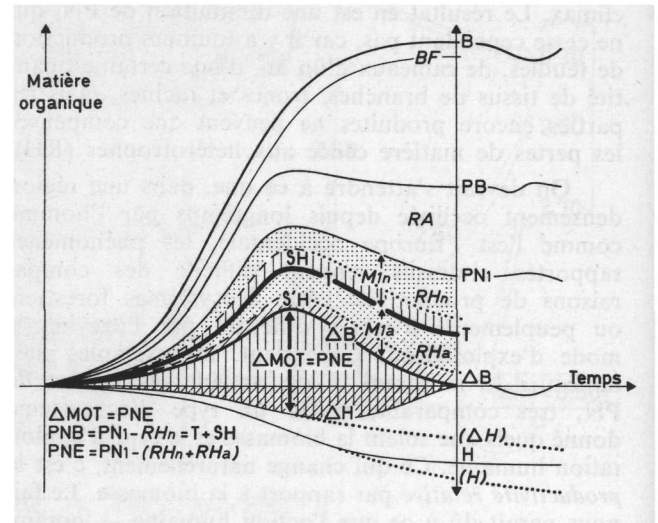


Fig. 4.36 Rapports entre flux et bilan d'énergie, au sein de l'écosystème, au cours de son évolution dynamique vers le climax. Essai d'explication des différences existant entre : productivité brute (PB), productivité primaire nette ( $PN_1$ ), productivité nette de la biocénose (PNE), variation de biomasse ( $\Delta B$ ), variation de matière organique totale ( $\Delta MOT$ ) et variation de matière morte ( $\Delta H$ ).

## 6. L'écosystème en action (ODUM, 1967)

### 1) Écosystèmes jeunes et écosystèmes mûrs

L'écosystème est toujours soumis à un *dynamisme* tendant à reconstituer le climax, lorsqu'une action perturbatrice comme le feu, la tornade, l'inondation, la hache ou la faucille, ou la dent des animaux domestiques l'ont fait régresser.

La stratégie d'une telle succession écosystémique à court terme se développe comme une réaction contre les perturbations, comme une tendance vers une protection maximale (*climax*), vers une *homeostasie* entre le milieu physique et la biocénose (ODUM). Ceci amène à considérer des différences importantes entre un *écosystème jeune*, en plein essor dynamique, et un *écosystème mûr*, plus ou moins stabilisé en fin de succession.

En ce qui concerne l'énergétique, la biocénose

jeune a une productivité élevée,  $\frac{PB}{B}$  étant grand ; au

fur et à mesure de la maturité, B augmente et  $\frac{PB}{B}$  diminue. Au climax, ce qui naît égale ce qui meurt,  $PN_1 = M$  et  $PNE = 0$ .

La structure se modifie parallèlement :

- les chaînes trophiques, initialement linéaires et principalement à base de broutage, deviennent réticulées et basées sur les détritux ;
- la diversité augmente de plus en plus ;
- la stratification et l'hétérogénéité spatiale faiblement organisées au départ, s'organisent de mieux en mieux.

### 2) Diversité et stabilité

Il y a plusieurs types de *diversité*.

Il y a la *diversité spécifique*, qui se présente sous deux aspects :

- 1) La *variabilité* spécifique, ou nombre d'espèces par unité de surface.
- 2) L'*équité*, ou répartition des individus entre les diverses espèces.

Stratification et hétérogénéité spatiale s'ajoutent à la variété et à l'équité spécifiques, pour créer la diversité au sein de l'écosystème.

Une tendance importante dans une succession est une augmentation de la *diversité biochimique*, tant dans les constituants essentiels de la biomasse, y compris les enzymes et les pigments (MARGALEF a observé, en milieu aquatique, une augmentation du nombre de pigments végétaux au cours d'une succession) que dans les sous-produits du métabolisme excrétés et sécrétés dans le milieu extérieur (phéromones, écomones (p. 55) ; ces *extramétabolites organiques* voient leur rôle acquérir de plus en plus d'importance, lors d'une succession vers un écosystème climax, dont ils régularisent et stabilisent la croissance et la composition.

La relation de cause à effet entre *diversité et stabilité* est d'une grande importance. Le fait que la diversité biotique renforce la stabilité du milieu justifie, dans une politique de conservation et d'aménagement d'un territoire humanisé, la préservation de bois, bosquets, haies, nappes d'eau, landes et marécages, etc..., même si une telle préservation doit mener à une réduction de la production alimentaire et économique. *La diversité* est-elle seulement le piment de l'existence, ou est-elle nécessaire à la survie de la biosphère, écosystème englobant l'homme et la nature ? (ODUM, 1967).

### 3) Fermeture du cycle des bioéléments

Quand la succession progresse, le cycle biogéochimique des poly-éléments, comme Ca, N et P, tend à se fermer. Les écosystèmes mûrs ont une plus grande capacité que les jeunes à capturer et retenir les nutriments dans le cycle biologique interne. Ainsi, LIKENS et BORMANN ont estimé qu'un bassin versant avec un pool total de 385 kg/ha de Ca<sup>++</sup> échangeable n'en exporte annuellement que 8 kg/ha par ruissellement et drainage s'il est couvert d'une forêt mûre. Si on remplace la forêt par un stade plus jeune à biomasse végétale réduite, une plus grande quantité d'eau est exportée qui entraîne une plus grande quantité de nutriments (eutrophication vers l'aval). On peut prendre comme exemples d'écosystèmes jeunes, les cultures intensives, qui ont des cycles ouverts qui ne peuvent être maintenus que par adjonction d'engrais.

### 4) Quantité et simplicité contre qualité et complexité

Les espèces à fort taux de reproduction et de croissance sont les mieux douées pour survivre, dans les stades initiaux peu peuplés de la colonisation. Dans la succession qui s'ensuit, la pression de sélection favorise les espèces à taux de croissance plus bas, mais mieux adaptées à résister à la compétition, et ainsi, à survivre dans les stades terminaux plus denses et mieux équilibrés.

Ainsi, une *production de quantité* caractérise l'écosystème jeune, tandis qu'une *production de qualité*, et un contrôle par feedback sont la marque d'un écosystème mûr.

La stratégie des écosystèmes aboutit à une structure aussi large et aussi diversifiée que possible, dans les limites imposées par le flux d'énergie disponible et par les conditions physiques existantes (sol, eau, climat, etc.). Dans les biocénoses mûres, se marque de plus en plus l'importance du mutualisme, du parasitisme, de la prédation, du commensalisme et autres formes de symbiose : Algues et Coelentérés des récifs de coraux ; mycorrhizes et arbres, par exemple.

### 5) Instabilité contre stabilité

Il semble que dans les cas de régression, le passage de la diversité à la monotonie s'accompagne du passage de la stabilité à l'instabilité ; lors du passage d'un écosystème forestier plus ou moins climacique à un écosystème de dégradation (lande herbeuse) et à un écosystème agricole, on observe ce qui suit :

- 1) Dans l'écosystème forestier intact, il y a de nombreux stades de consommateurs dans la chaîne de prédation, 10 à 20 % de l'énergie de chaque niveau trophique sont passés au suivant. La complexité de structure règle la dimension des populations, maintenant le même patron de distribution d'énergie dans le système d'année en année.
- 2) Dans le système dégradé, la chaîne de prédateurs est souvent tronquée ; la productivité primaire des herbes et sous-arbustes fluctue fortement ; les populations d'herbivores et de carnivores caractérisées par un grand nombre d'individus mais un petit nombre d'espèces, font de même ; lors d'années difficiles, une grosse partie de la production nette peut être consommée, ce qui amène la famine chez les herbivores et accentue les fluctuations des populations.
- 3) Dans le système agricole, la diversité des populations de plantes est fortement réduite, mais leur production qui sert à alimenter l'homme est importante. Le nombre d'espèces animales se

réduit, mais on peut voir pulluler des parasites à reproduction rapide comme des insectes ou rongeurs, qui entrent en compétition avec l'homme. Pour maintenir la stabilité de ces écosystèmes, il est nécessaire d'y introduire l'énergie de combustibles fossiles, liée à des techniques culturales (tracteurs), et de l'énergie de fabrication de pesticides et d'insecticides.

## 6) Ecosystèmes, écologie humaine et aménagement du territoire

L'homme essaye donc d'obtenir un maximum de productivité du paysage, en développant des types d'écosystèmes jeunes (monocultures), ou en rajeunissant constamment les écosystèmes mûrs sans les laisser évoluer vers leur climax (voir pour forêts, la fig. 4.35).

Et cependant ! l'homme ne vit pas seulement d'aliments ; il lui faut une atmosphère équilibrée en  $O_2/CO_2$  ; il lui faut de l'eau pure, pour usages personnels, agricoles et industriels. Beaucoup de ressources essentielles, pour ne pas mentionner les besoins récréationnels et esthétiques, sont ainsi fournies par les paysages adultes peu productifs.

La purification de l'air et son enrichissement en oxygène, la purification de l'eau, le recyclage des nutriments, etc., sont les fonctions protectrices des écosystèmes stabilisés ; hélas, ces fonctions sont de plus en plus altérées par les processus technologiques, ce qui affecte grandement les équilibres naturels, au sein desquels l'homme doit vivre ; les pollutions produisent une perte de structure et de diversité qui s'accompagne d'une perte de stabilité (**rupture d'équilibre**).

C'est une chose que, faute d'éducation dans ce domaine, la plupart des hommes n'ont pas encore comprise. La civilisation a apporté un tas de choses dont on croit qu'elles sont bonnes : le champ de blé ou de maïs, par exemple, et tous pensent qu'il faut en tirer un maximum de production alimentaire, et en étendre la superficie ; mais peu nombreux sont ceux qui désireraient vivre dans une région entièrement

couverte de cet écosystème (monotonie). Il est d'ailleurs dangereux de couvrir toute une région par une monoculture, toujours à la merci d'une adversité climatique ou d'une invasion généralisée par parasite.

Faire des réserves d'eau est utile pour l'agriculture, l'industrie et le tourisme ; et cependant, personne ne demande à ce que toute une région soit inondée. C'est cependant un peu le problème des grands barrages ; de grands réservoirs peuvent aider à solutionner certains problèmes, mais ils ne sont pas nécessairement le meilleur moyen d'emmagasiner l'eau ; celle-ci peut être retenue par de petits barrages, par des systèmes agricoles étudiés, et par la réalisation d'aquifers souterrains. De plus, le prix de construction d'un grand barrage draine une partie importante des revenus du pays. Cependant, les gouvernements manquent tellement de compétence écologique qu'ils préparent des plans pour barrer toutes les rivières où la chose est possible (ODUM, 1967).

En fait, le problème est qu'il faut aujourd'hui limiter ce que l'on considère comme de bonnes choses ; par exemple, les insecticides utilisés sans discrimination et sans contrôle.

En somme, l'homme a besoin à la fois d'écosystèmes jeunes et d'écosystèmes mûrs, dont les caractéristiques s'opposent :

écosystèmes jeunes	écosystèmes mûrs
Production	Protection
Croissance	Stabilité
Quantité	Qualité
Simplicité	Complexité

De plus, un type d'écosystème intermédiaire entre l'écosystème jeune productif et l'écosystème mûr protecteur est aussi un compartiment intéressant du paysage.

Un tel écosystème (estuaire, marais à huitrières ou à rizières, forêts à bois et, en même temps, lieux d'agrément, pelouses permettant une agriculture de détritiques, etc.) qui joint la haute productivité d'un écosystème agricole aux avantages d'un écosystème naturel peu productif, est un **écosystème de compromis**.

# 7. Écosystèmes d'eau douce. La Limnologie.

## 1. - Généralités

### 1. Les conditions du milieu liquide

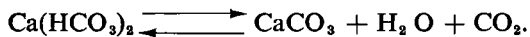
Les propriétés physiques et chimiques du milieu aquatique sont fort différentes de celles du milieu

terrestre. La densité de l'eau est 775 fois plus grande que celle de l'air, ce qui explique que les tissus de soutien des organismes végétaux sont réduits.

En ce qui concerne la radiation solaire, une partie importante est réfléchiée. Les rayons de grande  $\lambda$

(rouge) sont presque immédiatement absorbés et les rayons verts deviennent dominants en profondeur.

Le milieu aquatique est une solution nutritive influençant la composition des biocénoses et, inversement, modifiée par les prélèvements, excréments et décomposition des organismes. Pratiquement tous les bio-éléments connus existent dans les eaux mais N et P, en concentration très faible, sont limitants. Le pH est important ; stable dans les océans ( $\pm 8$ ), il varie de 3 à 10 dans les eaux douces, selon l'efficacité du tamponnement par les produits de dissociation des éléments du système :



La consommation du  $\text{CO}_2$  par la photosynthèse des végétaux déplace l'équilibre vers la droite, ce qui provoque l'augmentation du pH, et la précipitation du carbonate (tuf). La consommation de l' $\text{O}_2$  par la matière organique en décomposition des végétaux morts peut mener à l'asphyxie de la faune dans les écosystèmes fermés (lacs).

## 2. La distribution des organismes

La vie *pélagique* (nageante ou flottante) comporte les communautés suivantes :

*necton* : animaux nageants (Poissons, Céphalopodes, Décapodes, Mammifères) ;

*neuston* : organismes nageant dans le microclimat de l'interface eau-air ;

*seston* : ensemble des particules et organismes flottant dans l'eau ; se subdivise en :

*plancton* : organismes vivants, microscopiques : nanoplancton, phytoplancton, bactérioplancton, zooplancton et

*tripton* : débris d'origine organique ;

*pleuston* : organismes de surface poussés par le vent.

La vie benthique est liée au fond de l'eau : formes fixées, mobiles ou nageantes ; phytobenthos, bactériobenthos, zoobenthos, poissons benthivores.

D'une manière plus spécifique, on peut classer les organismes du benthos en fonction de leur inféodation :

*rhizomenon* : plantes aquatiques fixées par racines ;

*biotecton* : communautés recouvrant le substrat solide tel que pierres, débris ;

*épiphyton* : communautés fixées sur plantes aquatiques ;

*psammon* : sur sédiments sableux, etc...

On appelle souvent *périphyton* l'ensemble des Algues fixées sous la surface de l'eau ; le *rhizomenon* forme le groupe des Macrophytes, et il y a des émergents (hélrophytes) ou des submergés (hydrophytes).

## 3. Les écosystèmes d'eau douce

L'eau tombant sur la surface des continents s'écoule vers la mer dans des cours d'eau ou s'accumule dans des cuvettes ou dépressions d'origines fort diverses, formant des lacs ou des étangs.

Les conditions de vie sont très différentes suivant que l'eau est courante ou calme ; on parle, dans le premier cas, d'*habitat lotique* (rivières), dans le second d'*habitat lentique* (lacs, étangs) Une transition est fournie par les cours de fleuves coulant dans des vallées très plates ; vers leur embouchure, les eaux de ces fleuves peuvent subir l'action chimique des marées et offrir une transition vers le milieu marin ; on passe ainsi progressivement à l'écosystème d'eau saumâtre (*estuaire*).

## 2. - Le lac

### 1. Caractéristiques

Un lac est une nappe d'eau très étendue ; typiquement, la profondeur est suffisante, (dix à quelques centaines de mètres) pour produire une *stratification thermique* importante, tout au moins à certains moments de l'année.

Cependant, la profondeur de nombreux lacs (surtout « man-made lakes », lacs construits par l'homme) ne dépasse pas un à quelques mètres ; la stratification thermique y est nulle. La profondeur moyenne, pour l'ensemble de la planète, est de 10 m.

Les facteurs essentiels du milieu sont, en dehors de la lumière dont la pénétration dépend de la limpidité de l'eau, la température, la tension d'oxygène, la composition chimique de l'eau et son pH.

La surface du lac, exposée au vent, peut être agitée par des vagues qui réduisent la végétation des bords.

### 2. Stratification thermique (fig. 4.37).

Les facteurs thermiques produisent le plus souvent une stratification saisonnière du lac en deux couches d'eau superposées, de propriétés fort différentes ; la couche supérieure chaude (*épilimnion*) est séparée de la couche inférieure froide (*hypolimnion*) par une couche intermédiaire (*mésolimnion*) où la variation de température est si rapide (*thermocline*) que tout mélange des eaux de l'hypolimnion avec celles de l'épilimnion est impossible.

En région tempérée par exemple, durant l'été, les eaux superficielles (épilimnion) deviennent plus chaudes que les eaux profondes ; seules, ces eaux plus chaudes, et donc plus légères, circulent, agitées par le vent, et ne se mélangent pas aux eaux profondes plus visqueuses ; il se crée un thermocline très efficace. L'hypolimnion est une masse d'eau froide immobile et profonde.



L'épilimnion est bien éclairé : un phytoplancton abondant s'y développe, dégageant beaucoup d' $O_2$  favorable à une vie animale prospère. Il y a une forte consommation des bioéléments par les organismes, l'eau s'appauvrit progressivement. Les cadavres et les excréments sombrent dans la profondeur peu éclairée : ils sont décomposés et reminéralisés par les micro-organismes hétérotrophes de l'hypolimnion, qui s'enrichit en bioéléments et s'appauvrit en  $O_2$ . La situation est donc la suivante : appauvrissement en bioéléments de l'épilimnion très oxygéné, enrichissement en bioéléments de l'hypolimnion désoxygéné.

A la fin de l'été, la température des eaux de surface baisse et tend vers celle des eaux profondes : le thermocline disparaît ; l'action du vent se manifeste de plus en plus profondément jusqu'au fond du lac et l'eau, entièrement brassée, a une température et une composition chimique homogène : *circulation automnale*.

Ensuite va s'installer le repos hivernal : pour une température de  $4^{\circ}$ , l'eau atteint son maximum de densité ; la situation s'étend à toute la masse de l'eau

du lac, qui est surmontée cependant d'une couche plus froide et plus légère, qui à  $0^{\circ}$ , se transforme en une couche de glace. On a la *stagnation hivernale*.

Puis au printemps, la glace fond, l'eau de surface s'échauffe, lorsqu'elle atteint  $4^{\circ}$  il y a à nouveau action du vent et *brassage printanier*. Le cycle se continue par la formation de thermocline, et ainsi de suite.

Ainsi, le rythme annuel du lac est réglé par une dynamique essentiellement physique et climatique. En région tempérée, ce rythme comprend deux périodes de *pleine circulation* alternant avec deux périodes de *stagnation*.

### 3. Zonation : Importation

Le lac présente 3 zones étroitement interdépendantes :

- la *zone littorale*, bordure peu profonde colonisée par une *ceinture végétale* de Phanérogames fixées ; ces macrophytes se distribuent en 3 sous-zones :
  - les macrophytes émergentes (*Phragmites*, *Typha*, *Papyrus*),

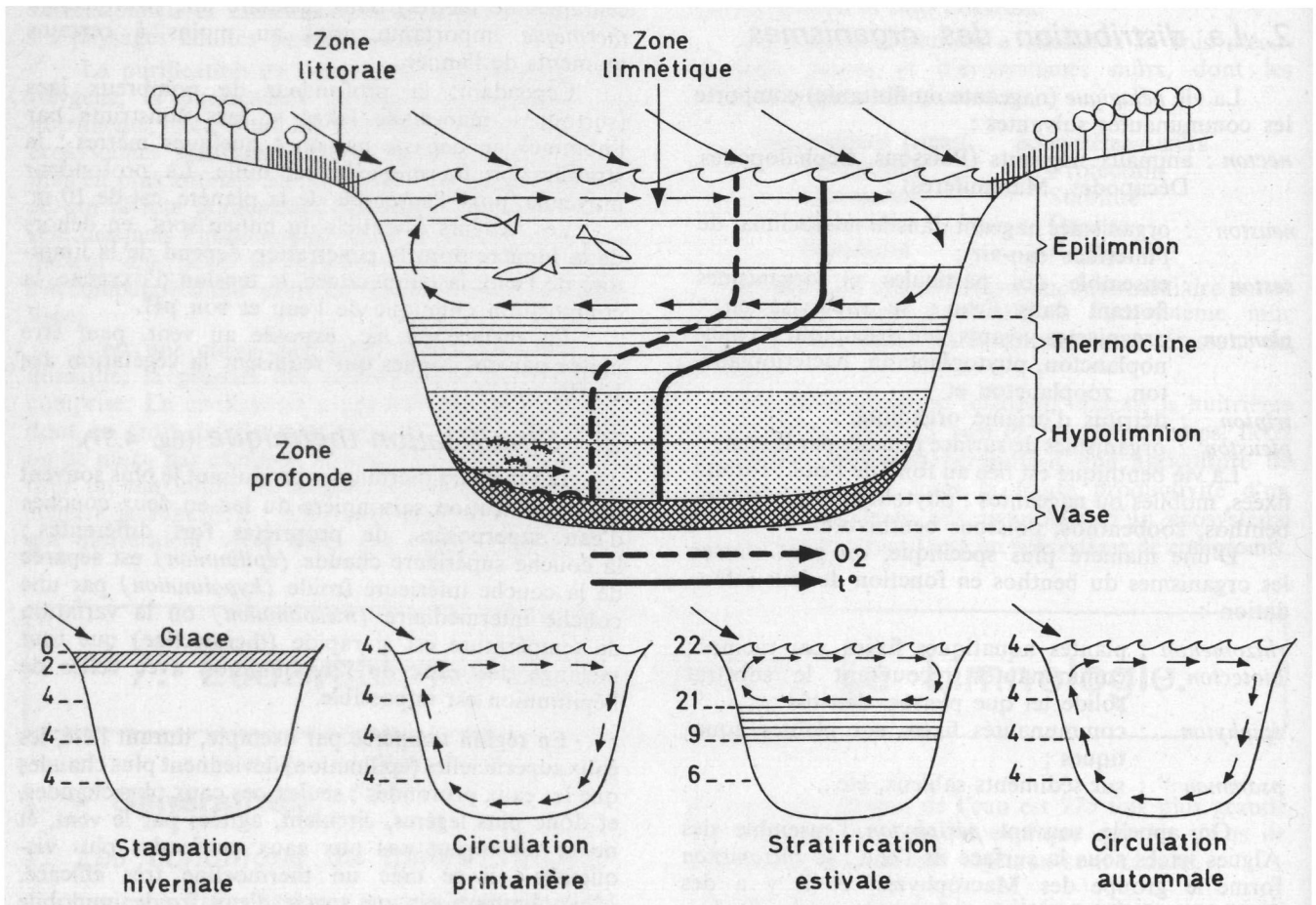


Fig. 4.37 L'écosystème « Lac ». Structure et dynamique annuelle (Pour explications, voir texte.)

- les macrophytes à feuilles flottantes (*Nymphaeaceae*),
- les macrophytes submergées (*Elodea*, *Ceratophyllum*, *Potamogeton*).

Il y a aussi des macrophytes non fixées, qui se baladent au gré du vent (*Gemma*, *Pistia*, *Eichhornia*, *Azolla*) et constituent souvent pour l'homme des « water-pests » :

- la **zone limnétique**, eau libre, colonisée essentiellement par du phytoplancton (Diatomées, Chlorophycées, Cyanophycées) parfois si dense qu'il forme des « fleurs d'eau », par du bactérioplancton et par un zooplancton extrêmement diversifié ;
- la **zone profonde**, sombre ou obscure, où s'accumulent sur le fond (*benthos*) des détritiques, que décomposent Bactéries et Champignons, mais qui nourrissent aussi de nombreuses formes animales (larves de Chironomides ou de *Corethra*, par exemple).

Beaucoup de lacs sont situés dans des zones très peuplées ; l'énergie lumineuse y est doublée par l'importation (par affluents, et parfois égouts) de *substances organiques allochtones* (déchets humains ou industriels, végétaux) alimentant des chaînes trophiques dont le point de départ est constitué par des Bactéries (bactérioplancton, bactériobenthos), dont l'importance est parfois plus grande que celle des producteurs phytoplanctoniques. Ces matières organiques peuvent être à l'état dissout (DOC)\* ou à l'état solide, particulaire (POC)\*.

#### 4. Eléments biogènes

Le résidu d'évaporation d'une eau lacustre peut varier de 50 mg/l pour une eau pauvre en région tourbeuse à 500 mg/l pour les lacs eutrophes. Les sels principaux (carbonates, sulfates, chlorures de calcium, magnésium, sodium, potassium) se maintiennent en proportion relativement constantes au cours de l'année. La Silice, l'Azote et le Phosphore sont en moindre quantité et avidement consommés par le phytoplancton (d'où fluctuations saisonnières très marquées). La richesse d'une eau est principalement liée à ces oligoéléments et à la teneur en calcium exprimée sous forme de réserve alcaline.

On peut ainsi classer les lacs suivant leur teneur en nutriments minéraux (et en matière organique) :

*Lacs sans acides humiques :*

- *type oligotrophe* : lacs profonds et limpides à productivité faible ; pauvres en nutriments minéraux ; pauvres en plancton ; prédominance de Chlorophycées sur les Cyanophycées ; si l'eau est acide : Desmidiées ; haute teneur en O<sub>2</sub> ; ceinture végétale réduite ;
- *type eutrophe* : lacs peu profonds à productivité forte, à bords plats avec large ceinture végé-

tale, riches en planctons, formant des fleurs d'eau ; eau peu transparente ; beaucoup d'éléments nutritifs ; N > 1 mg/l, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> > 0,5 mg/l ; peu d'O<sub>2</sub> en profondeur ; la productivité en C d'un lac eutrophe est 6 fois plus importante que celle de l'océan.

*Lacs avec acides humiques :*

- *type dystrophe* : lacs de tourbières, très pauvres en éléments biogènes, eau colorée en brun (DOC), acide ; peu d'O<sub>2</sub> ; plancton dilué, mais varié ;
- *type sapropelotrophe* : lacs peu profonds, bordés de forêts ; pas beaucoup de Ca, mais les autres sels sont abondants ; plancton riche en Flagellates et fleurs d'eau à Cyanophycées.

*Lacs particuliers, riches en sel :*

- *type salé* : ex. : Grand Lac Salé, mer Caspienne, mer Morte,
- *type alcalin* : ex. : lac Nakuru, lac Tchad,
- *type volcanique*.

### 5. Le réseau trophique

#### 1) Niveaux de productivité primaire et bactérienne

a) La productivité primaire nette PN<sub>1</sub> se déduit généralement de la productivité brute PB.

b) En mourant, les organismes végétaux livrent une partie de leur matière organique, le **bactérioplancton** : il s'agit là d'un niveau de consommation ou décomposition. Mais, souvent, la ration principale du bactérioplancton provient de *matières allochtones* (DOC), importées à partir des berges et des affluents ; ce bactérioplancton est le point de départ d'une chaîne de « broutage », et est de ce fait considéré par certains comme un niveau de production.

Cette production hétérotrophe double la production autotrophe ; c'est le « missing link » constaté dans l'alimentation du zooplancton.

#### 2) Niveau secondaire, « herbivore », de consommation. Les animaux filtreurs

a) La nourriture primaire très variée énumérée ci-dessus constitue la ration d'animaux herbivores formant le *zooplancton filtreur* (non « prédateur ») ; il s'agit surtout de Protozoaires (Infusoires) et de Copépodes, Cladocères et Rotifères, dont beaucoup retiennent par filtration les Bactéries et le nanoplancton, et aussi certaines matières allochtones solides finement divisées (POC) ; le filtre est constitué par des peignes de soies disposés sur les appendices thoraciques. Un tel niveau de petits animaux filtreurs peut se retrouver au niveau du benthos ; mais ici, de beaucoup plus gros animaux filtreurs (Mollusques du type Anodonte) peuvent jouer un rôle important.

(\*) Doc : dissolved organic carbon ; POC : particulate organic carbone.



b) On peut considérer comme « filtreurs non prédateurs » de nombreux Poissons herbivores, surtout tropicaux (*Tilapia*, *Choanos*), qui se nourrissent de phytoplancton (*planctonivores*), et qui, dès lors, par raccourcissement de la chaîne trophique, ont une productivité considérable ; il y a aussi les *Poissons mangeurs de benthos* (*benthonivores*).

### 3) Niveaux de consommation tertiaire. Les prédateurs

On retrouve des Crustacés prédateurs (Cladocères, *Cyclops*, etc...) à un niveau de consommation plus élevé : le *zooplancton* et le *zoobenthos* prédateurs. Il arrive que ceux-ci se nourrissent surtout d'Infusoires et de Rotifères. Ils sont aidés dans la consommation du zooplancton herbivore par les larves de Poissons et jeunes Poissons mangeurs de plancton.

Tout cet ensemble constitue un lien intermédiaire entre le zooplancton herbivore et les *Poissons prédateurs*.

### 4) Les Poissons

On en fait souvent un niveau à part vu leurs caractéristiques particulières et leur utilité pour l'homme. On peut classer les Poissons en non prédateurs (*planctonivores* et *benthonivores*) et prédateurs.

## 6. Biomasses et productivités

### 1) Fixation du carbone. Productivité primaire

La productivité des macrophytes émergents (mesurée par récolte) est la plus élevée qui soit au monde. Mais elle trouve son maximum d'expression dans les formations denses et serrées (roselières, typhaies, marais à *Papyrus*), qui n'ont pas un réel caractère lacustre.

En ce qui concerne les lacs proprement dits, c'est surtout vers la fixation de C par le phytoplancton que se sont orientés les hydrobiologistes utilisant les techniques des bouteilles à oxygène, ou de la fixation du  $^{14}\text{C}$ . Ces techniques sont loin d'être au point, de même que les méthodes d'échantillonnage, et les chiffres que l'on possède aujourd'hui sont plus des ordres de grandeur que des valeurs précises.

On admet que la bouteille à oxygène donne la productivité brute PB du phytoplancton ; les avis divergent sur RA, qu'il faut retirer de PB pour obtenir la productivité primaire nette ; LIKENS (1975) estime que  $\text{PN}_1 = 0,6 \text{ PB}$  ; en U.R.S.S., WINBERG (1972) accepte, pour la plupart des lacs,  $\text{PN}_1 = 0,8 \text{ PB}$ .

La productivité primaire des lacs est importante comme fraction du cycle mondial du Carbone, et LIKENS a recensé les principaux travaux effectués à ce sujet jusqu'en 1975. Ils portent surtout sur la fixation du  $^{14}\text{C}$  par le phytoplancton. L'auteur distingue

des lacs :

ultraoligotrophes	: < 50 mg C/m <sup>2</sup> /jour
oligotrophes	: 50-300 mg C/m <sup>2</sup> /jour
dystrophes	: < 50-500 mg C/m <sup>2</sup> /jour
mésotrophes	: 250-1 000 mg C/m <sup>2</sup> /jour
eutrophés	: 600-8 000 mg C/m <sup>2</sup> /jour

(les très fortes valeurs pour les lacs tropicaux).

Ceci correspond à une fixation de :

- 1-35 g C/m<sup>2</sup>/an pour les lacs froids, arctiques ou antarctiques (20-700 kg MS/ha/an) ;
- 50-250 g C/m<sup>2</sup>/an pour les lacs tempérés non ou peu eutrophés (1 000-5 000 kg MS/ha/an) ;
- 200-900 g C/m<sup>2</sup>/an pour les lacs eutrophés, les très fortes valeurs pour les lacs eutrophés artificiellement (4 000-18 000 kg MS/ha/an).

Les grands lacs laurentiens fixent entre 250 g C/m<sup>2</sup>/an (lac Erié, le plus productif) et 40-80 g C/m<sup>2</sup>/an (lac Supérieur).

Pour le lac Nakuru (Kenya), avec sa très forte population de Flamants roses, maintenant un haut niveau de N et P, on obtient la valeur record de 12 800 mg C/m<sup>2</sup>/jour.

LIKENS constate que la productivité des lacs est bien inférieure à celle des marais et prend comme chiffres de synthèse pour le monde :

lacs	: 200 g C/m <sup>2</sup> /an	( 4 t MS/ha),
marais	: 1 500 g C/m <sup>2</sup> /an	(30 t MS/ha).

### 2) Fonctionnement de l'écosystème

La plus grande partie de l'énergie consommée ( $I_g$ ) ou *ration* est *assimilée* (A) ; une partie de A est dépensée pour le métabolisme (dépense métabolique = RU, respiration, urine), une autre correspond à la productivité (P). Un pourcentage de l'énergie ingérée n'est pas assimilé (indigestible), et la fraction assimilée est  $1/u I_g$ ,  $1/u$  étant l'assimilabilité de l'aliment, toujours inférieure à l'unité : 0,8 (80 %) environ. On a donc :

$$1/u I_g = A = RU + P = I_g - F_u$$

Les valeurs précitées sont exprimées en kcal/m<sup>2</sup>/an ; approximativement, 1 g de poids frais d'organisme aquatique correspond à 1 kcal ; exception pour le zooplancton : 0,75 kcal. Pour obtenir ces valeurs, il faut connaître la biomasse B. Or, contrairement à ce qui se passe dans le milieu terrestre, la biomasse (*phytoplancton*, *bactérioplancton*, *zooplancton*) est très faible par rapport à la productivité : les microorganismes sont consommés à peine produits, le « turn-over » est rapide, et il arrive que la biomasse soit 50-100 fois consommée au cours de l'année (B de 50 à 100 fois inférieure à  $\text{PN}_1$ ).

On mesure la densité (nombre d'individus pour une surface ou un volume déterminés N) et on multiplie par le poids moyen p d'un individu :  $B = pN$ . Ce poids moyen est donné dans des tables, en fonction des groupes systématiques.

La productivité relative  $\frac{P}{B}$  est un des paramètres les

plus importants dans la mesure de la productivité ; c'est naturellement le taux ou vitesse de recyclage (« *turn-over* »).

Un autre rapport important est l'efficacité de croissance des tissus (proportion de A servant à produire de nouveaux tissus) :  $P/A = K_2$ .

## 7. Le lac Baïkal

(MOSKALENKO et VOTINSEV, 1972)

Prenons comme exemple le lac Baïkal. Situé au centre de l'Asie, il est le lac le plus profond du monde. Long et étroit, il couvre une surface de 31 500 km<sup>2</sup> ; la profondeur moyenne est de 730 m (thermocline à 250 m) ; avec ses 23 000 km<sup>2</sup> d'eau, ce lac oligodystrophe représente 20 % des réserves mondiales d'eau douce.

La température moyenne annuelle des eaux superficielles (10-15 m) est de 4,5° C, mais à la fin de l'été, elle peut monter à 10-12° C.

Les bords étant abrupts, la frange macrophytique est peu importante. Dans l'eau du lac, on trouve 600 espèces de plantes (30 % d'endémiques) et 1 200 espèces d'Animaux (60 % d'endémiques) ; cependant, on peut simplifier la chaîne trophique : le phytoplancton est à dominance de Diamotées (*Melosira*, *Synedra* et *Cyclotella*) et de Péridiniens de l'espèce endémique *Gymnodinium baicalensis*.

La production brute est de 972 kcal/m<sup>2</sup>/an, et PN<sub>1</sub> est de 875 kcal/m<sup>2</sup>/an ; la production primaire totale du lac est de 7,8 millions de t de phytoplancton (PS). Cette productivité nécessite 282 000 t de N (9 g/m<sup>2</sup>) et 62 000 t de P (2 g/m<sup>2</sup>), fournis par les 250 m supérieurs d'eau du lac.

La radiation solaire tombant sur le lac est de 10,56.10<sup>5</sup> kcal/m<sup>2</sup>/an. Le coefficient d'utilisation (efficacité) de cette radiation par le phytoplancton est donc de 0,09 %.

Le premier niveau de consommation est constitué essentiellement par le Copépode *Epishura baicalensis*, qui « fait » de 80 à 95 % de la biomasse du zooplancton. Pour une ration de 407 kcal/m<sup>2</sup>/an, *Epishura* en assimile 326 (défécation 407 — 326 = 81 kcal) et, sur ces 326 kcal assimilées, en utilise 80,5 pour sa productivité et 245,2 pour ses dépenses métaboliques (respiration). La biomasse correspondante est de 6 kcal/m<sup>2</sup>, de sorte que  $P/B = 13,4$ .

*Epishura* ne consomme que 33 % du phytoplancton produit (292 kcal), car il se développe surtout à des périodes où ce phytoplancton est peu abondant ; l'analyse du tube digestif montre que le Copépode se nourrit de Bactéries en toute saison.

D'où vient le bactérioplancton ? Ses sources alimentaires sont nombreuses ( $\pm 80$  kcal/m<sup>2</sup>/an de matières allochtones) ; mais la principale est le phyto-

plancton mourant ; par ce moyen, au moins 60 % de la productivité primaire aboutit aux Bactéries sous forme de cellules mortes (583 kcal/m<sup>2</sup>/an) et de déchets divers. La ration du bactérioplancton est de 600 kcal/m<sup>2</sup>/an et pratiquement tout en est assimilé (non assimilées, 14 kcal) ; 25 % de cette nourriture (150 kcal/m<sup>2</sup>/an) sont transformés en protéines bactériennes et presque 75 % respirés (450 kcal/m<sup>2</sup>).

Le rôle du phytoplancton n'est donc pas monolinéaire : il nourrit en partie le zooplancton, mais en mourant, il nourrit le bactérioplancton qui, à son tour, nourrit le zooplancton.

Le second niveau de consommation est formé par les organismes zooplanctoniques prédateurs d'*Epishura* : des *Cyclops* et *Macrohectopus* dévorent 42 % de la productivité des *Epishura*, 10 % pour leur propre productivité, et 32 % pour leurs dépenses métaboliques.

Le gammaride bathypélagique *Macrohectopus* transporte la matière organique dans les couches profondes du lac où il est mangé par les Poissons. Biomasse dans la couche d'eau de 500 m : 23 000 t ; productivité : 180 000 t/an ;  $P/B = 1,5$ .

Le niveau « Poissons » comporte 4 espèces dominantes qui sont à la fois zooplanctonivores et cannibales. Les plus abondants sont deux espèces de *Comephorus*, dispersées dans toute la masse de l'eau jusqu'à plus de 500 m de profondeur ; leur biomasse et productivité y ont été évaluées respectivement à 105 000 t et 85 000 t ;  $P/B = 0,8$  ; leur ration, de 850 000 t, consiste en zooplancton, mais aussi en leurs propres jeunes (jusque 50 % de la ration).

Les Chabots (*Cottocomephorus*) sont moins abondants ; leur biomasse et leur productivité respectives sont de 10 000 t ;  $P/B = 1$ . La ration annuelle de 100 t comporte jusque 25 % de frai.

Les Corégones, (*Coregonus autumnalis*, « Omul ») vivent en bancs très exploités par les pêcheurs. Leur productivité de 0,38 kcal/m<sup>2</sup>/an, 0,04 % de la productivité primaire du lac, correspond à 3,8 kg/ha/an de poisson frais, ce qui n'est pas mal pour un lac oligotrophe. La productivité pour l'ensemble du lac est de 5 000 t/MS/an pour une biomasse de 25 000 t :  $P/B = 0,2$ . La ration, d'environ 20 000 t, comporte 48 % de zooplancton et 42,5 % de jeunes Poissons.

Les carnivores de Sommet sont des Phoques (*Pusa siberica*) venus de l'océan Arctique. Ils consomment environ 40 % de la productivité annuelle des *Comephorus* et des Chabots (ration : 32 800 t/an de poisson pour une biomasse de 15 500 t et une productivité de 2 800 t :  $P/B = 0,18$ ). 21 % de la productivité des Phoques sont utilisés par l'homme.

Les Corégones sont actuellement surpêchés, et leur biomasse et leur productivité diminuent. On se préoccupe aujourd'hui d'augmenter cette productivité par diverses techniques, mais en introduisant des espèces exotiques comme le Saumon.

La transformation du lac Baïkal en un vaste système de pêcheries à l'échelle industrielle risque de faire disparaître cet exemple incomparable et unique de lac continental bourré d'espèces endémiques qui s'y sont formées au cours des âges. ROSSOLINO (1968, a étudié les divers aspects de ce problème de conservation.

### 8. Lacs peu profonds en Russie d'Europe. Lacs réservoirs de la Volga

WINBERG et al. (1972) dans l'idée de clarifier le patron général du flux d'énergie dans les lacs de la Russie d'Europe y ont comparé la productivité primaire avec celles des autres niveaux trophiques. Fidèles au principe de zonalité, WINBERG et al. ont choisi des lacs s'étageant du Nord au Sud, la plupart étant des lacs de retenue (réservoirs) du cours de la Volga, peu profonds surtout vers leur amont, enrichi dès lors d'une flore très dense de Macrophytes.

La productivité brute (PB) est très basse dans les lacs Krugloe et Krivoe du Grand Nord (55 à 160 kcal/m<sup>2</sup>/an ; PN<sub>1</sub> : 35 à 136 kcal/m<sup>2</sup>/an) ; elle s'élève jusqu'à 3 500 kcal/m<sup>2</sup>/an dans le réservoir de Kiev, en

passant par des valeurs de 1 000 à 2 000 kcal/m<sup>2</sup>/an pour les lacs de position intermédiaire, valeurs qui sont moyennes pour les lacs eutrophes de la Russie d'Europe.

On retrouve ici l'énorme importance du bactérioplancton, déjà mise en évidence dans le lac Baïkal. Dans les lacs oligotrophes, le nombre de cellules bactériennes est de l'ordre de centaines de milliers par millilitre d'eau ; dans les lacs eutrophes, ce nombre atteint plusieurs millions. En gros, la productivité du bactérioplancton est du même ordre de grandeur que celle du phytoplancton ; elle la dépasse dans les lacs où les macrophytes et le périphyton jouent le rôle principal dans la productivité primaire. Dans les réservoirs de la Volga, qui reçoivent beaucoup de substances allochtones, l'assimilation de ces substances par le bactérioplancton dépasse alors très largement PN<sub>1</sub>. P/B du bactérioplancton varie entre 38 et 95 ; ainsi les communautés bactériennes se remplacent de 30 à 100 fois par an.

Prenons l'exemple du lac-réservoir de Rybinsk (fig. 4.38) (SOROKINE, 1972). La productivité primaire du phytoplancton (500 kcal/m<sup>2</sup>/an) se développe principalement sous forme de fleurs d'eau, avec un maximum de fin de printemps à Diatomées et un

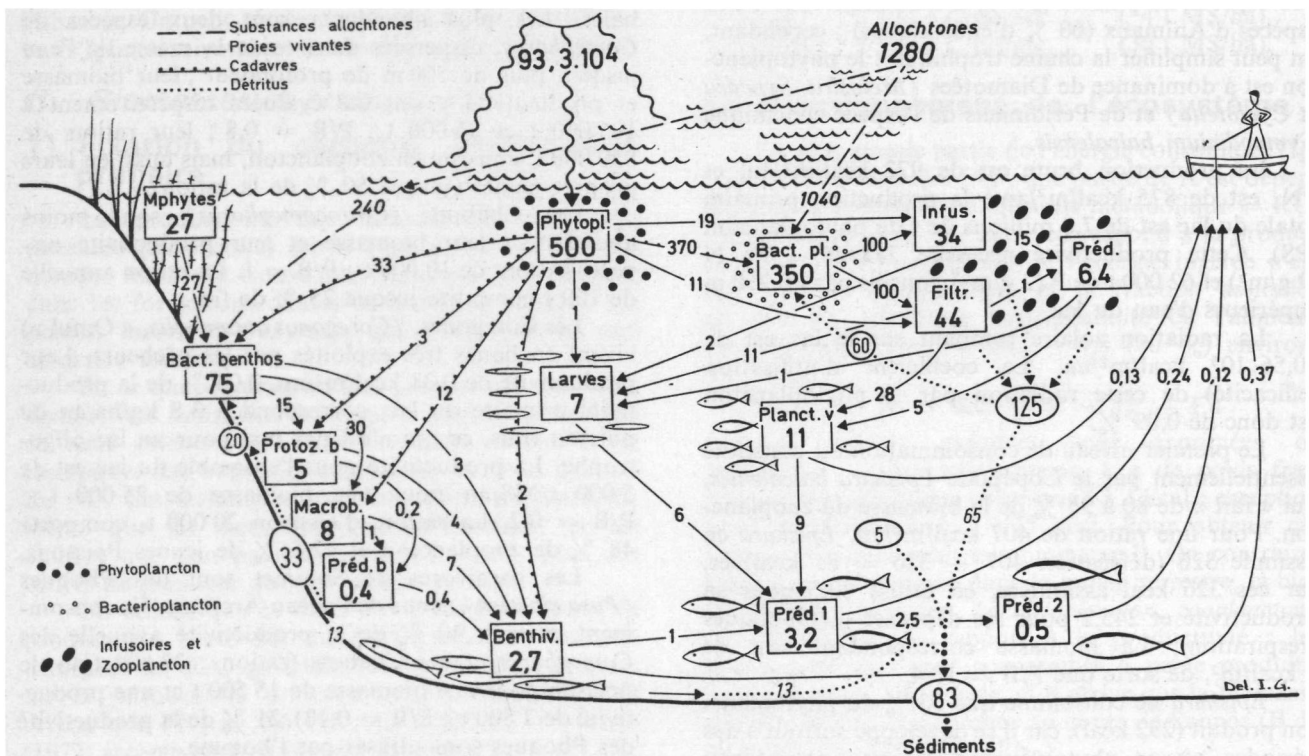


Fig. 4.38 Productivité biologique et flux d'énergie dans l'écosystème « lac-réservoir » à Rybinsk (U.R.S.S.), de 1964 à 1967 (d'après Sorokine, 1972).

Dans les carrés : productivité ; sur les flèches : ration ; dans les ovales, détritits ; dans les cercles : ration de détritits pour Bactéries ; sur les lignes ponctuées, en italique : sédimentation de détritits.

A gauche, zone amont du réservoir à pente très fortement exagérée et schématisation du benthos. (Pour autres explications, voir texte.)

maximum de fin d'été à Cyanophycées ; les gros flocons formés sont difficilement assimilables par les filtreurs du zooplancton, et beaucoup doivent être attaqués au préalable par les Bactéries qui en prennent 75 %, c'est-à-dire 370 kcal/m<sup>2</sup> (37 g/m<sup>2</sup>), dont 1/4 (90 kcal/m<sup>2</sup>) forment la productivité, et 3/4 sont perdus par respiration.

Mais d'autre part, le bactérioplancton reçoit 1 040 kcal/m<sup>2</sup>/an de *substances allochtones* ; leur efficacité de 25 % produit 260 kcal/m<sup>2</sup>/an de Bactéries supplémentaires. Ainsi sont offertes, comme nourriture aux animaux planctoniques : 130 kcal/m<sup>2</sup> de phytoplancton + 350 kcal/m<sup>2</sup> de bactérioplancton.

Ainsi, non seulement l'apport d'énergie par matières allochtones est très supérieur à l'apport d'énergie solaire par photosynthèse, mais encore l'apport de nourriture pour les espèces animales est en grande partie sous forme de Bactéries ; la plupart de ces Bactéries proviennent de la transformation directe des substances allochtones et constituent une sorte de niveau primaire : « L'idée traditionnelle de productivité primaire est insuffisante. Elle crée de réelles difficultés dans l'estimation des bilans d'énergie et de matières organiques des écosystèmes aquatiques » (SOROKINE). Nous avons vu qu'il n'en va guère autrement dans les écosystèmes terrestres.

Il y a deux sources d'énergie : la photosynthèse à partir de lumière et la bactériosynthèse à partir de substances allochtones, qui, dans les écosystèmes aquatiques, sont souvent de même valeur.

L'assimilabilité de la nourriture par le zooplancton est de 0,53 ; K<sub>2</sub>, coefficient d'efficacité de croissance, a été évalué à 0,4.

On peut suivre (fig. 4.38) la marche du flux d'énergie jusqu'aux Poissons. Malgré son oligomésotrophie, le réservoir de Rybinsk a la productivité piscicole la plus forte. C'est parce qu'il présente un mélange équilibré de *Poissons planctonivores*, *benthonivores* et *prédateurs* (Perche, Lotte, Brochet) ; l'ichthyomasse est de 25-30 g/m<sup>2</sup> ; la productivité annuelle est de 24 g/m<sup>2</sup>/an, (240 kg de poissons frais/ha/an) dont 7 g de larves de Poissons, dont beaucoup seront mangées en même temps que les Poissons encore petits, par les Poissons prédateurs (productivité 3,7 g/m<sup>2</sup>/an).

## 9. Les lacs des régions tropicales

Les régions tropicales, particulièrement favorisées par le soleil et la température, paraissent le lieu idéal pour la conversion de l'énergie radiante en Poissons. C'est pourquoi de nombreuses études ou recherches ont été réalisées, ou sont encore en cours.

Nous ne prendrons ici que l'exemple de l'Inde ; GANAPATI et SREENIVASAN (1972) ont étudié la productivité primaire et la productivité piscicole de 6 réservoirs et 7 lacs et étangs dans l'Inde tropicale. Dans les écosystèmes petits et peu profonds plus ou moins aménagés, l'énergie solaire fixée varie de 1,5 à 4,0 % ; (17 à 64 t MS/ha/an) ; dans les grands réservoirs faits par l'homme, de 0,2 à 1 % (2-14 t MS/ha/an).

Comme les écosystèmes considérés sont peuplés de Poissons typiquement phytophages (Tilapia, Choanos) dévorant les énormes masses de plancton et algues filamenteuses flottant sur les eaux, la productivité piscicole secondaire est de 0,14 à 0,77 % de la

Tableau 4.8 - Productivité secondaire (Poissons) de lacs et étangs

	kcal/m <sup>2</sup> /an	kg MF/an
<b>Eaux ± naturelles</b>		
Lacs dans taïga (U.R.S.S.) . . . . .	0,05-1,2	0,5-12
Grands Lacs (U.S.A.) . . . . .	0,2-1,6	2-16
Lacs de Russie moyenne . . . . .	4-8	40-80
<i>Id.</i> eutrophes . . . . .	11-21	110-210
Lacs africains . . . . .	0,4-50	4-500
Etangs de pêche (U.S.A.) . . . . .	9-34	90-340
Etangs d'élevage (R.F.A.)		
Carpes . . . . .	22-80	220-800
Marais (Inde) . . . . .	220	2 200
<b>Eaux artificiellement fumées ou aménagées (Poissons herbivores)</b>		
Etangs (R.F.A.) . . . . .	202-336	2 000-3 500
Etangs (Inde) . . . . .	140-160	1 400-1 600
<b>Nourriture ajoutée</b>		
Hong-Kong . . . . .	450-900	4 500-9 000
Malaisie . . . . .	785	7 850
Chine du Sud . . . . .	202-3 024	2 020-30 240

productivité primaire dans les petits écosystèmes et de 0,02 à 0,09 % dans les grands réservoirs. Parmi ces réservoirs, celui d'Amaravathi a fourni un rendement en Poissons de 160 kg MF/ha/an ; celui de Chetpat (un marais à eau saumâtre), 2 200 kg MF/ha/an ; les étangs aménagés en pisciculture de 1 400 à 1 600 kg/MF/ha/an ; les valeurs moyennes les plus fréquentes vont de 50 à 160 kg MF/ha/an.

Les valeurs les plus basses de la productivité

piscicole correspondent à des écosystèmes où la communauté ichthyologique comporte plus de 5 % de Poissons prédateurs (Poissons-chats).

### 10. La productivité piscicole (tableau 4.8)

La productivité primaire des lacs et des étangs est un des éléments importants du cycle de C à la

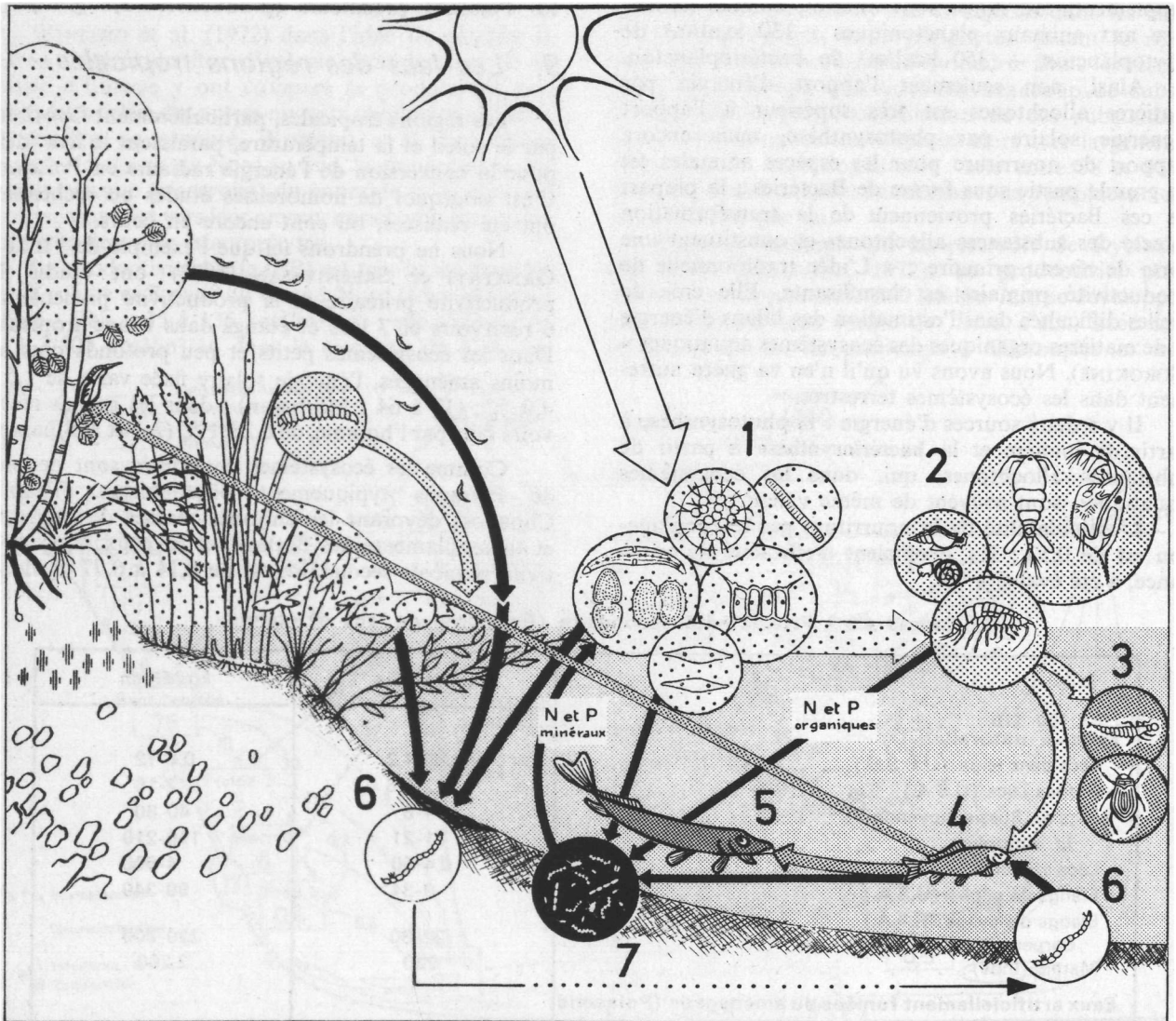


Fig. 4.39 Schéma de l'écosystème étang.

1. Phytoplancton : *Navicula*, *Scenedesmus*, *Pandorina*, *Closterium*, *Cosmarium*, *Oscillatoria*.
2. Zooplancton : *Gammarus*, *Cyclops*, *Daphnia*, *Limnaeus*, *Planorbis*.
3. Dytique (larves et adultes).
4. *Cyprinus carpio* (jeune Carpe).
5. *Esox licius* (Brochet).
6. Larve de Chironomide. 7. Bactéries.

surface des continents. C'est toutefois la productivité piscicole qui intéresse surtout l'homme, productivité piscicole parfois mise en danger par un top carnivore terrestre (Phoques du Baïkal, Canards plongeurs des Lochs écossais).

Le Poisson est presque essentiellement constitué de protéines ; 1 kg de poisson frais comporte 200 g de protéines, et après nettoyage, il en reste 100 g propres à la consommation ; ces protéines ont une composition bien équilibrée en acides aminés indispensables, avec 10,6 % de lysine ; celle-ci paraît le complément indispensable à une ration alimentaire basée sur le Blé ou le Riz.

La productivité piscicole dépend de la richesse de l'eau en N et P, de la productivité primaire, de la longueur de la chaîne trophique, des importations de matières alimentaires allochtones.

La fumure des eaux consiste à importer des engrais minéraux (phosphates) et des produits végétaux (légumineuses) ou animaux (déchets).

### 3. - L'étang

L'étang est un lac de surface réduite et de profondeur limitée. Il se prête le mieux aux pratiques d'amélioration et d'exploitation humaines. Le *benthos* y est souvent prédominant. Il représente le type d'écosystème le plus simple et le mieux limité (fig. 4.39).

En région tempérée, le niveau de production comprend deux types de végétaux :

les *Algues planctoniques* : Algues vertes (*Pandorina*, *Scenedesmus*, *Closterium*, *Cosmarium*), Algues bleues (*Oscillatoria*), Diatomées (*Navicula*) ;

les *végétaux supérieurs* submergés (*Potamogeton*), flottants (*Sagittaria*, *Nuphar*, *Nymphaea*), ou dressés près des berges (*Typha*, *Phragmites*).

Ces végétaux sont consommés par la *faune herbivore* constituée du *zooplancton* (petits Crustacés nageurs, tels que Daphnies, Cyclopes et Gammarés), de Gastéropodes vivant sur les substrats tels que la Limnée et le Planorbe, de *Poissons végétariens*.

Ces herbivores servent de nourriture à des *poissons carnivores* de 1<sup>er</sup> ordre tels que la Carpe. Mais le zooplancton est également l'objet de l'attention d'un autre carnivore, le Dytique qui court-circuite le cycle.

Une partie des carnivores de 1<sup>er</sup> ordre sont consommés par des prédateurs de 2<sup>e</sup> ordre tels que le Brochet qui termine le cycle.

Des échanges peuvent s'établir entre écosystèmes. Certains herbivores terrestres tels que les Chenilles peuvent accidentellement atteindre la surface de l'eau et être ingérés par les carnivores aquatiques ; divers carnivores terrestres comme le Martin-pêcheur prélèvent leur nourriture parmi les Poissons de l'étang.

Les végétaux morts servent de nourriture à un monde de saprophages. Ainsi, les larves de Chiro-

nomides décomposent la matière organique végétale, qu'elle soit d'origine aquatique ou terrestre (débris de la végétation riveraine) ; devenant ensuite la proie de poissons comme la Carpe, elles réintroduisent dans le cycle une partie de la matière organique. Enfin, les Bactéries décomposent la matière organique et libèrent les éléments minéraux, restituant ainsi aux plantes vertes les éléments biogènes nécessaires à leur assimilation.

Dans les eaux suffisamment riches et aérées (étang à Cyprinides), la productivité primaire du plancton est d'environ 350 g/m<sup>2</sup>/an de carbone, ce qui représente l'élaboration de 6 000 kg/ha/an de matière organique ; la productivité secondaire en poissons est de 150 kg/ha/an, pour une biomasse de 300 kg/ha. Dans les eaux stagnantes et les cours d'eau, la productivité annuelle est de 100 kg/ha/an pour une biomasse de 200 kg/ha.

## 4. - Les écosystèmes lotiques (eaux courantes)

### 1. Caractéristiques.

Dans le réseau hydrographique terrestre, les eaux courantes des rivières se distinguent des eaux calmes des étangs et des lacs par les caractéristiques écologiques suivantes :

1) Le courant, qui produit un *mouvement* plus ou moins rapide de l'eau vers l'aval. Sa vitesse peut être extrêmement variable, tant d'une rivière à l'autre qu'au long de la même rivière.

2) L'*oxygène*, dont la teneur est plus grande que dans les eaux calmes.

3) Les *échanges avec le milieu terrestre* (végétation des berges, galeries forestières), dont les rivières dépendent pour l'énergie alimentaire de base (*type hétérotrophe*).

4) La zonation en horizons verticaux n'existe guère, de sorte que la *distribution des organismes est longitudinale*.

### 2. Les producteurs.

Ils sont extrêmement variés : Cryptogames fixées aux pierres, Phanérogames submergées ou émergentes, phytoplancton (entraîné par le courant), végétation herbacée ou ligneuse des berges alimentant le fond de la rivière en feuilles mortes, etc... Les grands fleuves tropicaux charrient des masses énormes de Jacinthes (*Eichornia*) ou Salades (*Pistia*) formant de véritables *prairies flottantes* mobiles arrachées à l'amont.

Cependant, l'utilisation de matières organiques allochtones dépasse bien souvent 50 % de l'énergie photosynthétique.

La végétation des berges joue aussi un rôle écran vis-à-vis de l'énergie solaire, qui peut être très important dans le cas de rivières sous-forêts.



### 3. Zonation longitudinale.

Dans toute rivière, les conditions de vie se modifient de la source à l'embouchure ; des zones écologiques distinctes, auxquelles correspondent des communautés distinctes, se succèdent de l'amont vers l'aval. On peut distinguer :

1) Le **crénon** : zone des sources.

2) Le **rhitrion** : zone supérieure, à forte pente et courant rapide, à fonds érodés (rocheux ou pierreux non recouverts de dépôts, eau saturée en O<sub>2</sub> ; température de l'eau basse en toutes saisons ; amplitudes annuelles inférieures à 20° C ; le *rhitrion* présente des phytocénoses cryptogamiques (Algues, Hépatiques, Mousses) densément fixées aux pierres et formant des touffes plus ou moins rases. Dans les zoocénoses dominent les larves d'Insectes, Plécoptères, Diptères du type *Sialis*.

3) Le **potamon** : zone inférieure, à faible pente et courant lent, à fonds alluviaux (dépôts de sable, limon, argile ou vase) ; déficit possible d'O<sub>2</sub> en été ; température plus élevée en été avec amplitudes annuelles dépassant 20° ; le *potamon* peut s'envahir d'herbiers (*Ranunculus*, *Ceratophyllum*, *Hippuris*, *Potamogeton*), abritant des larves d'Ephémères et d'Odonates. Dans les zoocénoses abondent des Mollusques, des Oligochètes (*Tubifex*), des Coléoptères, des Diptères du type Chironomides, Culicides, Tabanides.

C'est surtout les Poissons qui ont retenu l'attention. En Europe occidentale tempérée, HUET considère les zones suivantes, liées à la pente (et aussi à la largeur de la rivière) :

— crénon et rhitrion : **région salmonicole** ; productivité limite 10-12 g/m<sup>2</sup>/an :

- zone à *Truite*,
  - zone à *Ombre*.
- potamon : **région cyprinicole** ; productivité plus forte :

- zone à *Barbeau*,
- zone à *Brème*.

Certaines zones peuvent manquer ou il peut y avoir inversion de zones.

### 4. Un exemple, la Tamise.

L'exemple le mieux connu et le plus souvent cité est celui de la Tamise en amont de Londres, étudiée en détail par MANN (1969-1972) et de nombreux collaborateurs.

Les matières allochtones, détritiques organiques, et Insectes tombant à la surface des eaux alimentent les plus gros Poissons, alors que les Cladocères et les Rotifères nourrissent les plus petits.

A partir d'une productivité primaire de 1 907 kcal/m<sup>2</sup>/an (Diatomées centriques du printemps à l'automne, Chlorophycées l'hiver) et de quantités à peine moindres de matières introduites (feuilles d'arbres, résidus de macrophytes, pain, déchets divers), se développe un réseau trophique très diversifié, au bout duquel se produit 198 kcal/m<sup>2</sup>/an de Poissons divers, dont 94 kcal/m<sup>2</sup> de jeunes Roches et 43 kcal/m<sup>2</sup> de jeunes Ablettes.

Les auteurs font remarquer que par certaines modifications de composition et de structure, la Tamise a adapté son écosystème aux conditions économiques actuelles de pollution très forte et d'eutrophication certaine ; la situation actuelle, loin d'être défavorable (productivité : 1 980 kg de Poissons/ha/an) pourrait encore être améliorée par certains aménagements.

## 8. L'écosystème océan (écologie marine). (Planche 10)

### 1. - Conditions spéciales du milieu

Les conditions spéciales du milieu marin peuvent se résumer dans les 7 points suivants (ODUM) :

1. **La mer est immense** : elle couvre 363.10<sup>6</sup> km<sup>2</sup>, soit 70 % de la surface du globe.

2. **La mer est profonde**, et les êtres vivants s'étendent à toutes les profondeurs : cependant leur biomasse n'est pas plus grande que celle des organismes terrestres, car la mer n'est pas un milieu particulièrement favorable à la vie.

Le plus important volume d'êtres vivants est constitué par le plancton, organismes végétaux et

animaux microscopiques, flottant passivement dans l'eau. Le niveau des producteurs est formé par le *phytoplankton*, principalement Diatomées et Péridiniens, qui, faute de lumière, ne se développent pas à une profondeur supérieure à 100 mètres (zone photique).

Les consommateurs des divers niveaux se classent en animaux *pélagiques* (flottant ou nageant) et en animaux *benthiques* (fixés sur le fond).

Le niveau de consommation de premier ordre est principalement occupé par le *zooplankton*. Il n'y a pas, comme sur la terre, de grands animaux herbivores. Mais de très gros Cétacés vivent uniquement de plancton. On estime que plus de 90 % de la biomasse

animale des océans est formée d'Invertébrés du type Huîtres, Moules, Homards, Crevettes, Poulpes, etc...

3. Contrairement aux continents, **la mer est continue**, et il n'y a pas d'obstacles *physiques* à ce que des êtres vivants d'une espèce déterminée ne s'y propagent partout ; cependant, une distribution déterminée est réglée par la *température*, et dans une moindre mesure par la salinité et la profondeur.

On y observe une *zonation* très importante, schématisée planche 10. Généralement, un *plateau continental* s'étend jusqu'à une certaine distance du rivage (en moyenne 20 km), puis le fond de mer plonge brusquement (*pente continentale*), jusqu'à des profondeurs souvent très grandes.

La zone d'eau peu profonde recouvrant le plateau continental est la **province néritique** ; l'eau y est généralement *verte*, à cause de la présence en solution d'une « substance jaune » ayant son maximum d'absorption dans les courtes longueurs d'onde du spectre ; on ne sait pas encore si cette substance est secrétée par le phytoplancton, ou si elle provient d'une accumulation d'humus soluble d'origine terrestre.

La zone des plateaux continentaux contient la plupart des grandes Algues fixées, brunes ou rouges, et est de très loin la plus riche en espèces animales, puisqu'elle abrite les 2/3 des espèces connues de poissons marins, et la quasi-totalité de celles qui sont mangées par l'homme. On y pêche de par le monde 22 espèces différentes de Crevettes.

La région des hautes mers au-delà du plateau continental est la **province océanique** ; l'eau y est bleue ou vert bleu. Les 200 premiers mètres, qui continuent vers le large la zone néritique, forment une zone photique, pénétrée par la lumière, dont l'activité photosynthétique est surtout importante dans les 50 premiers mètres (*zone euphotique*) ; les profondeurs obscures des océans, sous cette zone photique, se divisent en *zone bathyale* correspondant à la pente continentale, et *zone abyssale* des grands fonds.

Selon que l'on a affaire à des biocénoses fixées sur le fond, ou flottant ou nageant au large, on peut parler de *zones nérito-*, *bathy-*, ou *abyssobenthiques*, ou au contraire de *zones nérito-*, *épi-*, *bathy-*, ou *abyssopélagiques*.

La faune épipélagique comporte plusieurs milliers d'espèces de poissons, mais n'a guère été prospectée jusqu'ici au point de vue alimentaire, à l'exception de certains poissons de haute mer comme les Thons. Les géants des mers sont les *Baleines*, mammifères souvent pélagiques.

Les *Baleines à baleines* dont les Baleines bleues, les plus grands de tous les animaux, atteignent 35 m de long et une biomasse de 100 tonnes, se nourrissent de plancton et appartiennent donc à une chaîne trophique courte ; longues de 8 m à leur naissance, elles peuvent

atteindre 25 m à 2 ans, ce qui correspond à une vitesse de croissance qui n'est possible que dans les régions de la mer hautement productives, avec prodigieuse concentration de plancton ; elles servent d'ailleurs d'indicatrices pour le repérage de ces régions. Des 39 439 Baleines à baleines pêchées en 1955-56, 80 % le furent dans l'Antarctique.

Les *Baleines à dents*, dont le Cachalot qui peut atteindre 20 m de long, vivent en haute mer et appartiennent à une chaîne trophique plus longue ; elles se nourrissent surtout de Poulpes géants qu'elles capturent à de grandes profondeurs (750 m). 18 625 de ces Baleines furent pêchées en 1955-56.

Pêchées pour leur viande (20 % de protéines) et pour leur huile, les Baleines dont la capacité de reproduction est naturellement très faible sont menacées d'extinction (McVAY, 1966),

La faune bathypélagique concentrée entre 300 et 1 000 mètres de profondeur paraît bien plus riche que ce à quoi on s'attendrait, et comporte surtout des poissons à lanternes et des « *Cyclothones* » ; les poissons à lanternes peuvent remonter de nuit jusque près de la surface grâce à une vessie nata-toire remplie d'huile ; on en connaît 24 genres et 175 espèces ; les *Cyclothones* sont de très petits poissons transparents et luminescents, si répandus dans le monde qu'on doit les considérer comme les plus abondants de tous les poissons, certainement en nombre et peut-être en biomasse.

On ne sait pas grand-chose de la richesse des abysses, où les poissons les plus importants sont les Grenadiers, apparentés aux Morues.

4. **La mer est en circulation continue.** Elle est remuée par des *courants*, dus aux vents et à la rotation de la terre, qui se déplacent dans le sens des aiguilles d'une montre dans l'hémisphère Nord, dans le sens contraire dans l'hémisphère Sud. En hiver, les eaux de surface plus denses et plus lourdes s'écoulent vers les profondeurs, remplacées par des eaux profondes plus légères et plus riches en éléments nutritifs. De plus, dans certaines régions côtières, aux basses latitudes, où le vent souffle vers la côte pendant de longues périodes, l'action combinée du vent et des courants marins enlève l'eau de surface, qui est remplacée par l'eau sous-jacente plus froide et plus riche : c'est le phénomène de l'*upwelling*.

D'autres zones d'*upwelling* sont associées à certaines parties du trajet de courants marins importants.

5. **La mer est dominée par vagues et marées.** Les *marées* transforment constamment l'aspect du littoral, surtout sur les côtes plates où la ligne de rivage peut avancer ou reculer alternativement de plusieurs kilomètres, le niveau montant ou baissant de plusieurs mètres.

Il y a là une place immense (les continents ont



Tableau 4.9 - Principaux constituants de l'eau de mer  
(d'après GESSNER 1959)

Cations			Anions		
	g/kg	méq/kg		g/kg	méq/kg
Na . . . . .	10,75	467,56	Cl . . . . .	19,34	545,59
K . . . . .	0,39	9,98	Br . . . . .	0,06	0,83
Mg . . . . .	1,29	106,50	F . . . . .	0,001	0,07
Ca . . . . .	0,41	20,76	Sulfates . . . . .	2,70	56,23
Sr . . . . .	0,01	0,30	Bicarbonates . . . . .	0,14	—
			Acide borique . . . . .	0,03	—
		605,10			602,72
Excès de cations par rapport aux anions forts = . . . . .		—602,72			
Alcalinité de l'eau de mer = . . . . .		2,38 méq/kg			

leur littoral souvent très découpé) pour une végétation amphibie particulière, constituée sur les substrats rocheux par d'énormes masses de grandes Algues vertes, brunes et rouges (Varechs et Goémons) et sur les substrats vaseux des estuaires par des végétations phanérogamiques (Slikke et Schorre en régions tempérées, Mangroves en régions tropicales). Le rivage de la mer peut être divisé, suivant le degré de submersion, en divers étages :

*supralittoral*, *littoral* (intertidal), *sublittoral*, *infralittoral* (voir planche 10).

6. La mer est salée. L'eau de mer contient 3,5 % de sels minéraux, dont 2,7 % de NaCl (tabl. 4.9). Les cations les plus abondants sont Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>, Mg<sup>++</sup> et Ca<sup>++</sup>.

Il y a 0,004 mg d'or par m<sup>3</sup>.

Parmi les anions, il faut noter l'abondance de Cl<sup>-</sup> et SO<sub>4</sub><sup>=</sup>.

C'est-à-dire, que parmi les « oligoéléments », en concentration inférieure à 1 mg par litre (tabl. 4.10), il faut compter N, P et Fe, éléments plastiques indispensables en abondance aux organismes vivants ; il faut encore noter que certaines grandes Algues marines extraient vraiment le Br et l'I de l'eau de mer, les concentrant dans des cellules spéciales.

7. En conséquence, certains éléments biogènes, surtout N et P, sont accumulés dans le plancton et les organismes qui en vivent ; ils descendent dans les profondeurs avec les déchets et les cadavres, dont la minéralisation se fait plus bas que la zone photique : ils ne sont donc pas récupérables par le phytoplancton. La fertilité de surface n'est rétablie que lorsque l'eau profonde, riche en N et P, est ramenée en surface par des phénomènes mécaniques, upwelling aux basses latitudes, refroidissement hivernal aux latitudes plus élevées.

Les régions les plus productives de la mer, là où le phytoplancton de base se développe à son optimum, sont donc les zones d'upwelling, comme les

côtes de Californie et du Portugal (pêcheries de Sardines), ou du Pérou (pullulement d'Oiseaux de mer pêcheurs de Poissons, ramenant à terre du guano, riche en nitrates et phosphates) ; autour du continent antarctique s'est développée une zone excessivement riche en éléments nutritifs, qui est une des plus productrices de tous les océans ; une production primaire énorme de Diatomées alimente un petit Crustacé transparent aux gros yeux, *Euphausia superba*, appelé « krill » par les baleiniers norvégiens ; cette petite crevette dont la densité peut atteindre 20 000 individus/m<sup>3</sup>, est la principale nourriture des baleines bleues ; les quelque 150 millions de t de krill constituent une énorme réserve de protéines, supportant la plus grande concentration mondiale de Baleines.

La figure 4.40 qui montre que l'abondance des organismes dans le phytoplancton croît de l'Équateur vers le pôle Sud, illustre bien ce phénomène.

Tableau 4.10 - Concentration de quelques oligoéléments dans l'eau de mer  
(d'après GESSNER, 1959)

N (NO <sub>3</sub> , NO <sub>2</sub> , NH <sub>3</sub> )	1 000 mg/m <sup>3</sup> ,
P	60
Fe	50
I	50
Cu	5
Ag	0,3
Co	0,1
Au	0,004

## 2. - Représentation schématique de l'écosystème « Océan » (Planche 10).

La planche 10 illustre très schématiquement l'écosystème Océan qui a été fortement simplifié et réduit à quelques chaînes trophiques essentielles ; il est bien entendu qu'en réalité, les interactions de

nature alimentaire sont extrêmement nombreuses et le plus souvent d'une infinie complexité.

A la surface des océans, l'énergie solaire est utilisée par des individus chlorophylliens microscopiques : Diatomées (surtout abondantes dans les mers tempérées et froides, où elles atteignent une taille de 0,2 mm et où on peut en dénombrer 3-15 millions d'individus par litre d'eau), Péridiniens et Coccolithophoridacées (surtout abondants dans les mers tropicales). La flore planctonique compte également un petit nombre de Volvocales et de Cyanophycées.

Dans les eaux du large (province océanique), le phytoplancton est essentiellement constitué d'organismes très petits (**nanoplancton**), de 5 à 25  $\mu$  de longueur. Dans la zone côtière, s'ajoute un **microplancton** d'organismes plus grands, atteignant 100  $\mu$ . Enfin, dans les zones d'upwelling, le phytoplancton comporte non seulement des organismes de grande taille, mais ceux-ci sont associés en **colonies**, formant des filaments (*Nitzschia*, *Skeletonema*) ou des amas gélatineux (*Chaetoceros*) atteignant plusieurs mm, parfois plusieurs cm.

Tout ceci a beaucoup d'importance, vu qu'il existe généralement une relation entre les dimensions d'une proie et celles de son prédateur.

La fonction photosynthétique du phytoplancton qui n'occupe qu'une couche d'une quarantaine de mètres de profondeur en régions tempérées et froides et d'une centaine de mètres dans les régions tropicales (zone photique), est étroitement liée à l'intensité de la lumière qui lui parvient.

On peut joindre, au niveau de production, les Algues marines macroscopiques (Algues vertes, brunes, rouges) et les Spermatophytes (*Posidonia*, *Zostera*, etc.) fixées sur le Substrat dans l'étage littoral ; l'extension de ces végétaux en profondeur est essentiellement régie par l'absorption sélective de la lumière par l'eau.

Le *phytoplancton* qui constitue la « prairie » marine est consommé par des organismes herbivores de petite taille, Foraminifères, Radiolaires, Copépodes, Alevins, stades larvaires de différents Invertébrés marins, formant le *zooplancton*. Ces deux niveaux trophiques sont concentrés essentiellement dans les zones néritopélagiques et épipélagiques.

Le *zooplancton* sert de nourriture à un *premier groupe de carnivores* (nageurs passifs), et aux poissons tels que le Hareng et la Sardine, constituants du *necton* (nageurs actifs), qui se déplacent dans les eaux de surface.

Les *carnivores de deuxième ordre* forment le troisième niveau de consommation, représenté par de *grands prédateurs* tels que le Thon et le Requin qui vivent aux dépens du necton.

Chaque stade de cette chaîne trophique simplifiée se caractérise par une perte d'énergie se traduisant par une diminution de la biomasse produite. Le rende-

ment de cette chaîne au point de vue énergétique, passant de l'Algue microscopique au carnivore de second ordre, n'est pas très élevé, 10 à 15 % environ de l'énergie passe d'un maillon au suivant. Ainsi, par exemple, une grande quantité de phytoplancton conduit à une très faible quantité de Thon.

Toutefois, il existe dans l'Océan des chaînes trophiques très courtes. Considérons l'exemple de la Baleine : malgré sa taille considérable, ce Mammifère marin se nourrit de micro-organismes planctoniques. Ici donc, la chaîne trophique reliant la matière organique synthétisée à la matière organique consommable par l'homme ne comporte qu'un nombre réduit de maillons. La perte d'énergie est faible et la masse de la Baleine considérable. L'intérêt de cette chaîne trophique pour l'homme est donc évident.

RYTHER a montré que la longueur des chaînes trophiques varie en fonction des zones où elles déroulent leurs maillons, ceci en partie à cause des différences spécifiques de dimension des organismes du phytoplancton (1969).

a) Dans les eaux du large, le *nanoplancton* nourrit un *microzooplancton* formé de Foraminifères, Radiolaires, etc., herbivores minuscules, lui-même la proie d'un *zooplancton carnivore* de Copépodes pré-

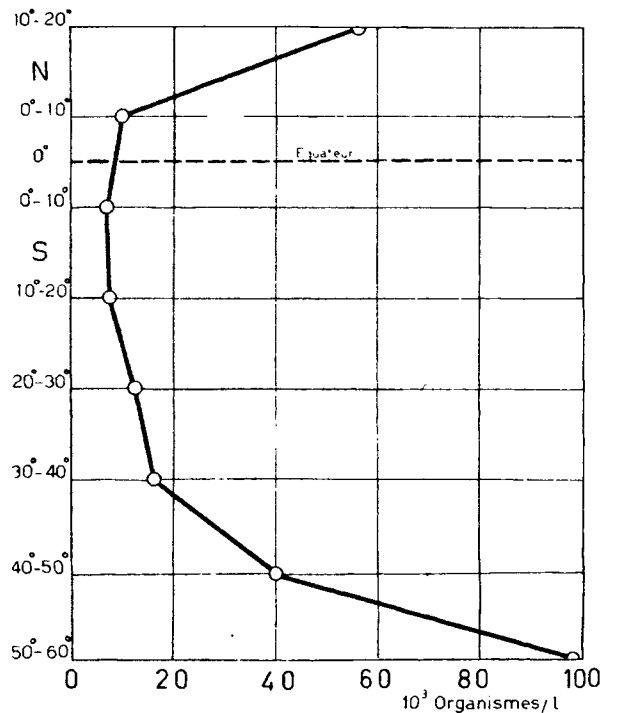


Fig. 4.40 Répartition des micro-organismes du plancton en fonction de la latitude dans l'Océan Atlantique Sud (d'après valeurs obtenues entre 0 et 50 m, Hentschel, 1933).

dateurs ne dépassant pas 1-2 mm. En passant par les Chaetognathes, il faut encore compter sur 1 à 2 niveaux trophiques d'Invertébrés ou Poissons médiocres pour arriver aux carnivores de sommet, qui sont les Thons, les Dauphins et les Seiches.

Ainsi, la chaîne trophique du grand large comprend au moins 5 niveaux trophiques pour produire du poisson exploitable, d'où sa faible productivité utilisable.

b) Dans la zone côtière, un *phytoplancton plus grand alimente un zooplancton plus grand* (Copépodes, Euphausiides), qui peut alimenter à son tour des poissons clupéoïdes pélagiques comestibles.

La chaîne trophique comporte 3,5 niveaux.

c) Dans les zones d'upwelling, les grosses colonies de *phytoplancton alimentent directement les poissons clupéoïdes herbivores* (Sardines, Anchois, etc.) ; la chaîne trophique est très courte, comptant en moyenne 1,5 niveaux.

La mort transforme les organismes en nourriture pour une série de *saprophages et saprophytes*. Dans cette dernière phase du cycle, des cadavres sont transformés en sels minéraux par des Invertébrés qui réduisent la matière organique et par les Bactéries qui réalisent la minéralisation. Ces dernières constituent l'élément bioréducteur principal dans le milieu marin ; on en trouve à toutes les profondeurs. Dans les eaux côtières, elles peuvent accélérer considérablement la phase réductrice grâce à leur nombre très élevé : 500 000 à 3 000 000 de Bactéries par litre d'eau. Cette récupération rapide des élé-

ments biogènes, spécialement des phosphates et des nitrates, augmente considérablement la productivité des eaux côtières.

Les eaux du large contiennent seulement de 5 000 à 20 000 Bactéries par litre. Dans ces eaux, une partie des restes végétaux et animaux ne sont pas minéralisés dans la zone photique et sont accumulés dans les eaux profondes : ils sortent donc du cycle de la matière vivante.

Les éléments minéraux ne remontent à la surface qu'à l'occasion de courants ascendants. Les eaux de surface contiennent de

0,001 à 0,08 mg N par litre

0,002 à 0,003 mg P par litre

alors que la teneur minimale pour une bonne production primaire est d'environ 0,04 mg N et de 0,005 mg P par litre.

Les couches profondes servent de réservoirs en sels nutritifs provenant de la décomposition des cadavres. A partir de 1 000 mètres, les teneurs en N sont de 0,24 à 0,55 mg/litre et en P de 0,05 à 0,09 mg/litre (fig. 4.41).

De tous les océans, seul l'Océan Antarctique possède un excès d'éléments biogènes de telle sorte que la productivité est limitée seulement par la radiation lumineuse.

La faune abyssale est constituée d'Invertébrés limnivores, de Poissons carnivores et saprophages possédant des organes lumineux ou de longs appendices tactiles.

Mentionnons en outre, qu'il existe des échanges entre l'écosystème marin et l'écosystème terrestre. Une quantité non négligeable d'azote et de phosphore est restituée à l'écosystème terrestre par la chaîne trophique reliant le necton à certains oiseaux palmipèdes : ainsi le Fou de Bassan plonge dans la mer pour y prélever du poisson et ses excréments s'accumulent sur la terre ferme sous forme de guano.

Le guano du Pérou est dû aux Pélicans et Cormorans consommateurs d'Anchois.

Les apports terrestres au milieu marin sont les sels minéraux en solution dans l'eau des fleuves.

### 3. - Productivité des océans

#### 1. Productivité primaire

Le niveau des producteurs est occupé presque essentiellement par le phytoplancton ; la vitesse de croissance de celui-ci est si rapide, et si rapide aussi est sa disparition par sédimentation ou par broutage par les animaux marins, que des pesées ne renseignent guère sur sa productivité. Des mesures directes de photosynthèse sont nécessaires, par dosage de l'oxygène dégagé ou du radiocarbone assimilé (fourni sous forme de bicarbonate), dans des flacons de plancton

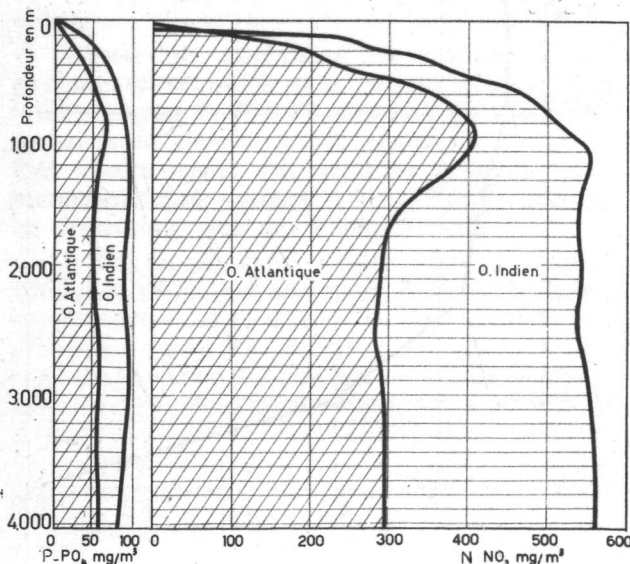


Fig. 4.41 Concentration des phosphates et nitrates dans les océans, en fonction de la profondeur (Sverdrup, 1949).

suspendus à diverses profondeurs : les résultats sont intégrés de manière à donner la *quantité totale de carbone fixé par unité de surface d'eau*.

La méthode au radiocarbone a été utilisée en 1957 par STEEMAN NIELSEN, lors d'un voyage au long cours sur le navire *Galathea* ; les résultats en sont devenus classiques : la productivité des océans varie de 0,01 à 3,0 g de carbone fixés par m<sup>2</sup> et par jour. Les plus hautes valeurs furent obtenues dans le courant du Benguela, au large de la côte ouest de l'Afrique du Sud : 6 tonnes C/ha/an. Mais la plupart du temps, les régions tropicales de l'Océan ont une productivité très basse, située entre 0,1 et 0,2 g C/m<sup>2</sup>/an. STEEMAN NIELSEN en arrive ainsi à estimer la productivité moyenne des océans à environ 550 kg/ha/an ; la productivité de la Mer du Nord serait de 800 kg/ha/an (STEELE, 1958). La productivité totale se situe vers 15.10<sup>9</sup> tonnes de C, soit 30 milliards de tonnes de matière organique.

Ainsi, la productivité des océans est beaucoup plus faible que celle des continents : les raisons en sont nombreuses : principalement, les producteurs microscopiques sont immergés dans l'eau, et ± distants les uns des autres, car P et N sont rapidement épuisés en surface (fig. 4.41) ; les rayons lumineux sont en grande partie absorbés par l'eau.

Une zone de très haute productivité s'étend le long des côtes, où dominent les grandes Algues brunes et rouges fixées du benthos, littoral et infralittoral. Malheureusement, les données que l'on possède sont sporadiques et exprimées en poids frais. Le long de la côte californienne, la biomasse du goémon varie entre 60 et 100 tonnes par ha, le rendement annuel se situant entre 10 et 15 tonnes par ha. Le long de la côte écossaise, la biomasse du goémon varie entre 20 et 45 tonnes par ha, tandis qu'en Nouvelle-Écosse, dans l'Antarctique, on a trouvé des valeurs variant de 20 à 130 tonnes. Les Algues brunes contiennent environ 15 % de matière sèche ; on peut utiliser cette valeur pour calculer la production de matière organique.

Un cas particulier est la mer des Sargasses. Algues brunes pélagiques flottant sur plus de 4 millions de km<sup>2</sup> ; la densité de cette prairie flottante est géné-

ralement faible, la biomasse des Sargasses étant évaluée de 4 à 10 millions de tonnes.

Les chaînes trophiques étant souvent longues la productivité de l'Océan en Poissons d'une certaine taille doit être relativement faible ; on ne connaît que deux espèces de Poissons de très forte taille : des sortes de Requins se nourrissant exclusivement de plancton comme de vulgaires Baleines.

## 2. Productivité secondaire de l'océan pélagique

A partir de la productivité primaire et du nombre moyen de niveaux dans les chaînes trophiques des trois provinces marines, RYTHER (1969) a pu calculer la productivité secondaire de l'Océan utilisable par l'homme (tabl. 4.11).

On voit que le grand large (90 % de l'Océan ; 3/4 de la surface de la planète) est un *désert biologique* ; il ne produit qu'une proportion négligeable des poissons pêchés par l'homme, et il y a peu d'espoir pour que sa productivité augmente dans l'avenir. Les zones d'upwelling (1‰ de l'Océan) produisent par contre la moitié du poisson pêché ; l'autre moitié est produite par les zones côtières (10 %).

Une difficulté est la délimitation des zones productrices de l'Antarctique, dont la productivité primaire peut varier, d'un point à l'autre, de 0,01 à 0,15 g/C fixé/m<sup>2</sup>/jour (SAIJO et KAWASHIMA, 1964). En supposant que la zone hautement productive de l'Antarctique correspond à 1/4 de la surface de l'Océan s'étendant jusqu'à 30 km des côtes, RYTHER (1969) estime que cette surface de 160 000 km<sup>2</sup> fixant 300 g C/m<sup>2</sup>/an doit produire 50 × 10<sup>6</sup> t d'animaux marins utilisables, dont la plus grande partie est constituée par le krill (Crustacés du genre *Euphausia*). MOISEV (1968) a estimé la production de krill de l'Antarctique à 75.10<sup>9</sup> t/an, mais il est probable qu'elle dépasse 150.10<sup>9</sup> t/an.

L'estimation de RYTHER (1969) d'une productivité annuelle totale de l'océan de 240 millions de t de poissons (poids frais) se rapproche de la valeur de 200 millions de t établie d'une tout autre manière par SCHAEFFER (1965) ; il semble que l'on ne soit pas loin de serrer la vérité.

Tableau 4.11 - Productivité primaire et secondaire (piscicole) de l'écosystème Océan (d'après RYTHER 1969)

Province	Surface km <sup>2</sup>	PN1 moyenne g C/m <sup>2</sup> /an	PN1 totale 10 <sup>9</sup> t C/an	Niveaux trophiques	Efficacité écologique %	Productivité piscicole (t mat. fraîche)
Océanique . . . . .	326 x 10 <sup>6</sup>	50	16,3	5	10	16 x 10 <sup>5</sup>
Côtière . . . . .	36 x 10 <sup>6</sup>	100	3,6	3	15	12 x 10 <sup>7</sup>
Upwelling . . . . .	0.36 x 10 <sup>6</sup>	300	0,1	1 1/2	20	12 x 10 <sup>7</sup>
	362,3 x 10 <sup>6</sup>		20,0			24 x 10 <sup>7</sup>

Cette production, relativement faible, ne correspond pas à la récolte potentielle. L'homme doit d'abord partager avec les carnivores de sommet.

Par exemple, le long des côtes du Pérou, la production d'anchois est partagée entre :

- ± 10 millions pêchés par l'homme,
- ± 4 millions « piqués » par les oiseaux à guano,
- ± 4 millions mangés par les Thons, les Seiches et les Dauphins,
- ± 2 millions laissés pour maintenir à son maximum la productivité des années ultérieures.

On peut donc conclure que le maximum potentiel de récolte par l'homme ne peut dépasser 100 millions de t par an.

On se trouve aujourd'hui aux environs de 70 millions de t. Ceci signifie qu'on n'est plus loin du maximum : la plupart des zones de pêches sont aujourd'hui surexploitées, ou se rapprochent du maximum d'exploitation.

Par exemple, la zone côtière de l'Atlantique N. W. (fig. 4.42), dont la productivité est de 1 million de t, a fourni actuellement entre 1963-1965, un peu plus de 1 million de t, et est ensuite tombée en déclin : on a dû réglementer aujourd'hui la pêche à la Morue et à la Merluche (haddock).

Le paradis piscicole du Pérou (60 000 km<sup>2</sup> seulement (800 × 30 miles)) doit produire environ 20.10<sup>6</sup> t,

d'Anchois par an; la pêche est soigneusement réglementée à environ 10.10<sup>6</sup> t, c'est-à-dire au rendement commercial plus la mortalité naturelle (voir § précédent).

Ainsi, une augmentation appréciable de la pêche des produits de mer ne peut venir que d'espèces actuellement inexploitées (plancton, un rêve ?) ; des produits nouveaux provenant de régions écartées, comme le *krill antarctique* disponible depuis l'extermination des Baleines, pourrait constituer des ressources nouvelles, bien qu'actuellement, il n'existe pour eux aucune technologie de pêche ni aucun marché.

### 3. Produits de la pêche (fig. 4.43).

La productivité des Océans est en fait fort mal connue, et ne peut être évaluée qu'en fonction des pêches annuelles qui ne s'adressent qu'à certaines espèces (voir ISAACS, 1969, HOLT, 1969).

En 1976, on a pêché dans le monde 72.10<sup>6</sup> t de Poissons (Mollusques et Crustacés) marins, dont seulement 4.10<sup>6</sup> t de formes épipelagiques ; ceci indique que la presque totalité des Poissons ont été pêchés dans la zone néritique des plateaux continentaux, de très loin la plus riche.

Les Invertébrés, pourtant les plus nombreux, n'interviennent que pour environ 15 % dans la pro-

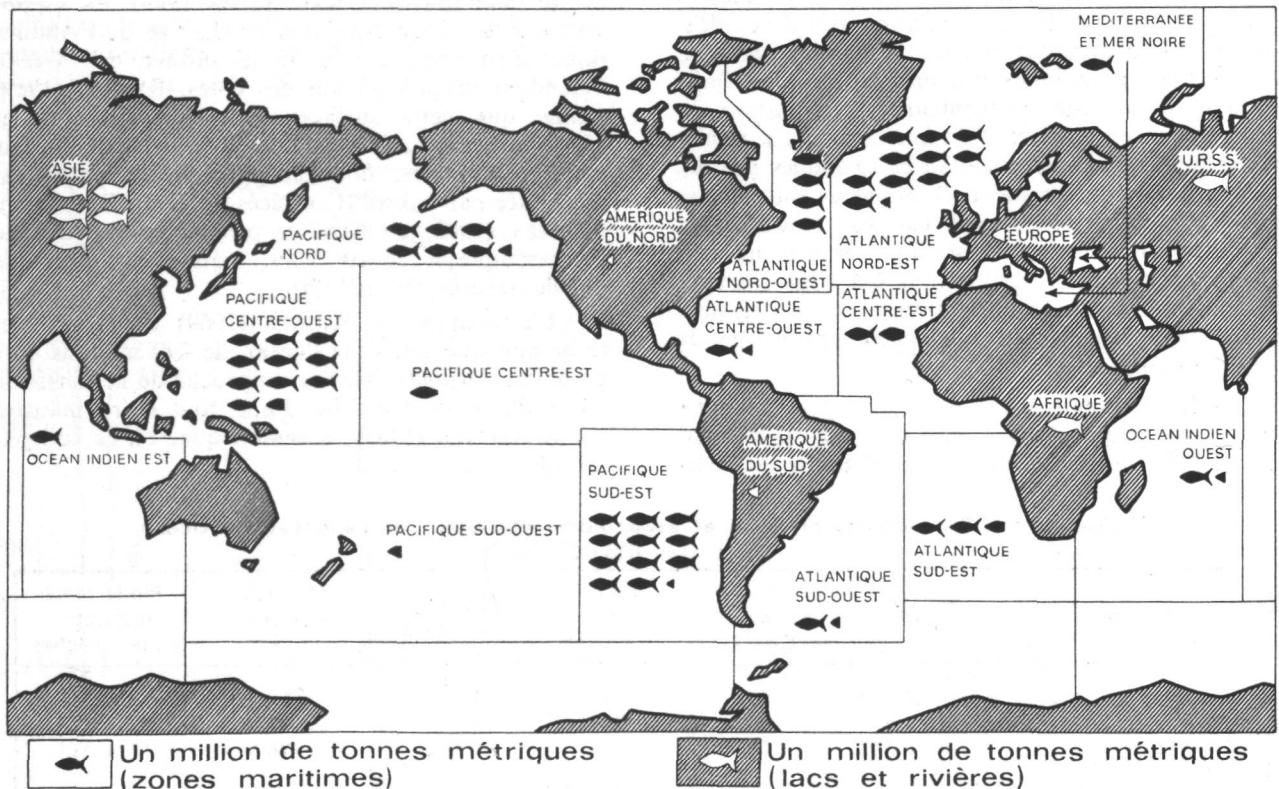


Fig. 4.42 Zones de pêche et pêches mondiales en 1967 (Cérés, F.A.O., 1968).

duction totale d'aliments marins, soit environ 6 millions de tonnes, dont 68 % de Mollusques et 22 % de Crustacés.

Le long des côtes japonaises, on pêche par année 600 000 tonnes de Poulpes et plus de 300 000 tonnes d'Algues.

En France, on pêche chaque année 60 000 tonnes d'Huitres, et de 100 000 à 400 000 hectolitres de Moules, ce qui, sans les coquilles, représente environ 1 million de tonnes d'aliments.

On trouvera d'autres données sur les produits de la mer p. 211-212 .

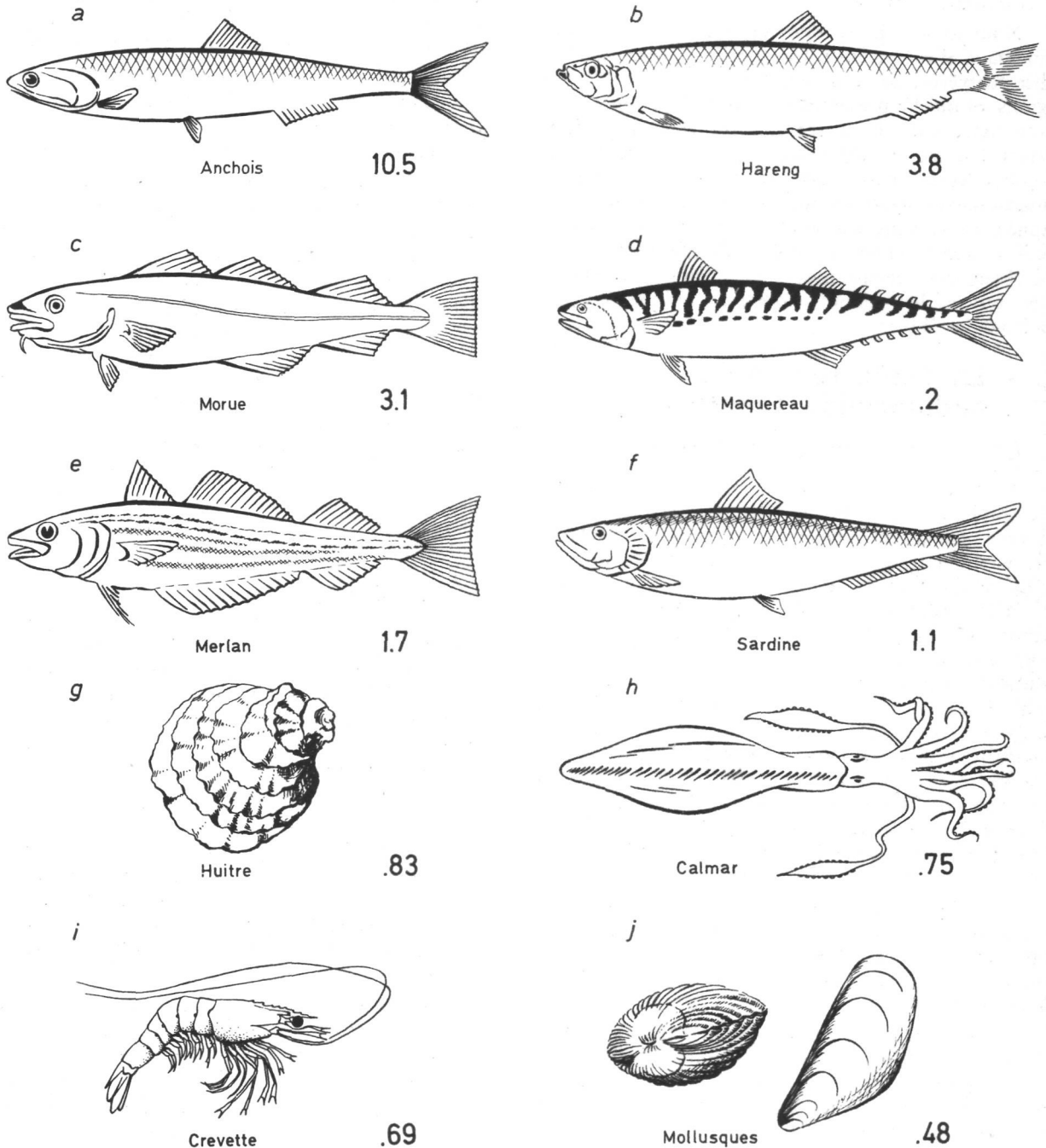


Fig. 4.43 Principaux constituants des pêches maritimes, en 1967 (en 10<sup>6</sup> t.) Total 53 millions de tonnes (d'après Holt, 1969).

## 9. L'écosystème forêt.

Il s'agit de l'écosystème présentant la distribution la plus vaste au sein de la biosphère, et offrant, de par sa complexité structurale, un maximum de variété.

Nous avons choisi, dans ce qui suit, trois types principaux d'écosystèmes forestiers : la forêt caducifoliée tempérée, parce qu'elle forme le climax de nos régions, et qu'elle présente, à cause de l'existence d'un hiver rude, une alternance très tranchée de phénophases feuillée et défeuillée ; la forêt équatoriale toujours verte, parce que vivant dans un climat constamment chaud et humide, elle conserve toute l'année un système assimilateur fonctionnel (fait de feuilles larges) ; enfin, la forêt de Conifère à aiguilles, qui, bien que persistantes toute l'année, voient le plus souvent leur photosynthèse se réduire à cause du froid de l'hiver.

### 1. - La forêt tempérée caducifoliée (aestisilve)

#### 1. *Les liens trophiques* (GALOUX, 1957).

L'énergie solaire est utilisée par les végétaux verts autotrophes, organisés en diverses strates. Cette énorme masse de *producteurs* ligneux et herbacés sert de nourriture à des *consommateurs* de premier ordre représentés par les *animaux herbivores* : grands et petits *Mammifères* (Cerf, Chevreuil, Sanglier, Lapin, Campagnol, Écureuil) se nourrissant de feuillages, Graminées, racines et bulbes, fruits et graines ; *Oiseaux frugivores et granivores* (Ramier, Geai, Faisan) ; *Insectes* se nourrissant de pollen et de nectar (Bourdon, Abeille, Syrphé, Chrysomèle) et jouant ainsi un rôle dans la fécondation des Tilleuls, Érables, Merisiers, etc. ; *Insectes parasites* ravageant les plantes de la strate herbacée et de la strate ligneuse (Cynips, Tordeuse verte, Scolyte, vivant aux dépens, respectivement, des feuilles, des fruits et du bois d'une même essence forestière : le Chêne).

La fig. 4.44 donne une idée du nombre de consommateurs (herbivores) pouvant s'attaquer à une même essence forestière, le Chêne. Elle met de plus en évidence leur *inféodation* à un organe déterminé de la plante.

Ainsi, chaque espèce végétale héberge un nombre relativement élevé de consommateurs divers. Ceux-ci sont plus ou moins spécialisés dans leur nourriture. Certains sont soumis à une inféodation stricte, d'autres sont ubiquistes (GALOUX, 1957).

Certaines plantes sont relativement peu appréciées, comme l'If (*Taxus. baccata*), le Houx (*Ilex aquifolium*), le Genévrier (*Juniperus communis*) et le

Lierre (*Hedera helix*) qui montrent le plus souvent des organes intacts tout au long des saisons ; d'autres sont abondamment visitées ; c'est le cas de la plupart des espèces ligneuses qui entretiennent une foule de consommateurs obligatoirement inféodés.

Dans l'ensemble de la communauté vivante, les Insectes consommateurs ne constituent qu'une masse infime, mais qui peut néanmoins devenir très agissante.

Si la communauté forestière est en *équilibre* avec le milieu, chacun des *niveaux* trophiques trouve sa stabilité grâce au jeu des effectifs en présence, se contrôlant mutuellement par action et par rétroaction. Les facteurs, mal connus, qui assurent cet équilibre dynamique, correspondent essentiellement à des rapports de nourriture, de populations, de fluctuations et de rythmes de facteurs écologiques. *Un déséquilibre dans le niveau de consommation* donne lieu à des processus spectaculaires qui sont les *pullulations de ravageurs*. Il arrive, qu'un consommateur accuse une poussée démographique brusque, très rapide ; le cas est fréquent chez les Insectes qui ont un potentiel de multiplication généralement très élevé. Il peut se produire un déséquilibre tel que le consommateur pullule sans aucune retenue. D'importantes masses de Chenilles ravagent totalement le feuillage des forêts sur de vastes territoires ; on entend parfaitement les légions de ravageurs grignoter les parenchymes foliaires et la pluie ininterrompue de leurs excréments tambourinant le tapis herbacé. Aux heures d'essaimage, des nuages de Lépidoptères ou d'Hyménoptères s'élèvent au-dessus des frondaisons et se dispersent pour des pontes nouvelles dans les cantons environnants.

On peut se rendre compte, d'une façon grossière, de la masse de feuilles consommées au cours de la période de végétation d'une communauté forestière *en équilibre*, par l'éclaircissement léger, mais net, des frondaisons d'une chênaie à Charme. Chaque feuille est généralement entamée en l'un ou l'autre point. La surface chlorophyllienne se réduit, mais dans une proportion qui ne semble pas dépasser le *cinquième*.

Dans les cas exceptionnels de défoliation totale suite à une rupture d'équilibre, on peut affirmer que les consommateurs ont ingéré plusieurs tonnes de feuilles à l'hectare (jusqu'à 2 tonnes de poids sec).

Les herbivores sont consommés par un nombre réduit de *carnivores de premier ordre* : le Renard, la Belette, la Martre se nourrissent d'autres Mammifères ; la Taupe, la Musaraigne, le Pic et la Fauvette



Tableau 4.12 - Exemples de chaînes trophiques de l'écosystème forêt. Chacun des animaux d'un niveau ne contrôle pas nécessairement tous les animaux du niveau précédent mentionnés dans le tableau

Producteurs	Consommateurs			
	Herbivores	Carnivores de 1 <sup>er</sup> ordre	Carnivores de 2 <sup>e</sup> ordre	Carnivores de 3 <sup>e</sup> ordre
Végétaux				
Feuillage	— Cerf, Chevreuil. — Lapin.	— Ours, Loup, Renard. — Renard, Blaireau, Putois, Hermine, Belette, Grand-Duc, Buse.	— Pulicides.  — Hérisson, Renard, Crécerelle, Buse. — Épervier.	— Pulicides, Ixodides.
	— Limaces, Escargots. — Géométrides, Hyménoptères.	— Grenouille, Crapaud, Orvet, Vipère, Lézard, Hérisson. — Fauvette, Coucou, Pinson, Lorient, Mésange, Gobe-mouches, Pouillot, Hyménoptères.		
	— Melolonthides (Hanneton).	— Chauve-souris, Taupe, Crécerelle, Faucon, Buse.	— Buse, Renard.	
Racines	— Sanglier, Campagnol, Mulots.	— Loup, Putois, Belette, Hermine, Renard, Moyen-Duc, Grand-Duc, Hulotte, Crécerelle.		
Fruits	— Ramier, Tourterelle, Geai, Merle, Grive.	— Martre, Fouine, Chat sauvage, Autour, Épervier, Faucon, Milan, Ixodides.	— Pulicides, Ixodides.	
	— Lérot, Écureuil.	— Martre, Fouine, Chat sauvage, Hulotte.		
	— Guêpes.	— Bondrée.		
Bois, écorce	— Buprestides. — Scolytides.	— Pics. — Hyménoptères.	— Hyménoptères.	

sont insectivores ; de plus petits animaux, comme l'Araignée coureuse (*Pisaura mirabilis*), se nourrissent également d'Insectes.

Vu l'importance des Insectes ravageurs, il est clair que les Oiseaux insectivores ainsi que tout autre prédateur d'Insectes, jouent un rôle de premier plan dans le maintien de l'équilibre biologique de la communauté forestière.

Les carnivores de 1<sup>er</sup> ordre sont eux-mêmes recherchés par quelques *carnivores de 2<sup>e</sup> ordre* comme les Rapaces nocturnes (Hibou) et diurnes (Buse, Milan, Épervier). Enfin, tout au sommet de la pyramide trophique concrétisant les interactions alimentaires de l'écosystème, se placent des organismes parasitant les carnivores de 2<sup>e</sup> ordre, comme l'Ixode (Acarien).

Parmi les chaînes trophiques les plus simples parcourant l'écosystème forêt, on peut citer : la chaîne cellulose (bois)-Scolyte-Pic ; la chaîne plantes vertes-Lapin-Renard ; la chaîne racines-larves d'Insectes-Musaraignes-Hibou ; les chaînes fleurs-Bourdon ou feuilles - Hanneton - Fauvette - Rapace diurne - Ixode. Les rapports trophiques sont généralement plus complexes, faisant intervenir un nombre considérable de végétaux et d'animaux de tous les niveaux, qui se contrôlent mutuellement, formant un réseau trophique très étendu. Le tableau 4.12 donne un

aperçu de certaines de ces chaînes trophiques.

La mort des producteurs (végétaux verts) et des consommateurs (animaux divers) entraîne le retour au sol d'une grande masse de matière organique constituant la *litière*. Celle-ci alimente une quantité considérable d'*animaux saprophages* : Coléoptères (Bousier, Carabe, Staphylin) et larves de Coléoptères (Scarabée), Collemboles, Protoures, Japygides et Campodéides (Insectes aptères et décolorés, adaptés à la vie hypogée), Myriapodes (Scolopendre et Géophile parmi les Chilopodes, Iule et Glomeris parmi les Diplopodes), Acariens, Nématodes et surtout Lombricides, Vers de terre dont la masse constitue l'essentiel de la pédofaune des bons sols forestiers.

Cette *pédofaune* (planche 11) décompose la litière en produits organiques complexes, à leur tour métabolisés par les Champignons, Actinomycètes et Bactéries du sol. Ces saprophytes microscopiques constituant la *pédoflore* possèdent un catabolisme dont une des fonctions essentielles réside dans la transformation respiratoire des composés complexes hydrocarbonés en CO<sub>2</sub>, « aliment » de la photosynthèse des végétaux chlorophylliens.

Ces organismes restituent également des éléments biogènes comme l'N, le P, le S, le Ca, le K, etc... qui sont repris dans l'édification de la matière vivante.



L'étude plus détaillée de l'écosystème formé par la pédoflore, la pédofaune, et l'humus, fait l'objet du chapitre 10.

Les chiffres de productivité démontrent que la forêt, au même titre que d'autres écosystèmes naturels, est un *transformateur médiocre de l'énergie solaire*. Environ 1,5 % seulement de l'énergie lumineuse incidente (soit  $4,7 \cdot 10^9$  kcal/ha/an sous nos latitudes), 2,5 % si l'on ne considère que la période de végétation, s'édifie en énergie chimique sous forme de matière organique par l'intermédiaire de la *nappe foliaire chlorophyllienne*.

L'*index de surface foliaire* d'une Chênaie à Charmes de type moyen est d'environ 5 à 8 ha à l'ha, c'est-à-dire que les 25 à 40 millions de feuilles d'un ha de forêt non clairière occupent une surface de 5 à 8 ha (ELLENBERG 1939).

Cette surface chlorophyllienne varie évidemment en fonction d'un certain nombre de facteurs non seulement écologiques, mais aussi liés à la nature même de la forêt. Ainsi, pour un même éclaircissement, elle est d'autant plus grande que le sol est plus humide et plus riche en éléments minéraux dissous : la Chênaie à Charme à *Primula veris* caractéristique des pentes calcaires exposées au sud, chaudes et relativement sèches, a une surface foliaire de 3 à 4 ha/ha, tandis que celle de la Chênaie à Charme, fraîche et riche, à *Filipendula ulmaria*, occupant généralement des terrains humides aux abords des cours d'eau, est de 7 à 9 ha/ha.

Les Chênaies à Bouleaux sur sols très pauvres (pH 3,6) ont une surface foliaire de 4 à 6 ha/ha.

Ces diverses données ne tiennent pas compte de la strate herbacée, dont la surface foliaire peut atteindre 1 ha/ha.

La surface chlorophyllienne varie également avec l'essence forestière : celle d'une forêt d'Épicéa, qui n'est pas soumise à la défoliation annuelle comme une forêt caducifoliée, peut atteindre 16 ha/ha, tandis que les aiguilles d'un ha de forêt de Sapin occupent une surface d'environ 17 ha.

Le Hêtre, qui, des feuillus, a la nappe foliaire la plus dense peut atteindre une surface foliaire de 10 ha/ha.

Enfin, la surface de la nappe foliaire est fonction du stade évolutif de la forêt : dans une jeune forêt en pleine croissance, dont les frondaisons n'occupent pas encore tout l'espace disponible, la surface chlorophyllienne est évidemment inférieure à celle d'une communauté forestière mûre.

La matière organique élaborée par la nappe chlorophyllienne est transformée en bois par un tissu particulier, le *cambium*. Elle s'accumule, au niveau des surfaces cambiales réparties autour des racines, troncs, branches et rameaux, sous forme de *cernes* ligneux plus ou moins fins, donnant lieu à un accroissement annuel.

On arrive à des valeurs de surface cambiale de 0,5 à 3 ha/ha ce qui signifie donc que cette surface dépasse celle du terrain occupé par la forêt.

On a trouvé, comme il fallait s'y attendre, qu'il existe une certaine relation positive entre la surface foliaire, la surface cambiale et la production de bois.

L'accroissement ligneux qui peut s'exprimer par l'épaisseur des cernes annuels ou par le volume total du bois, varie fortement avec l'essence forestière (*densité* du bois) et avec les conditions du milieu dans lesquelles elle se développe ; ainsi, l'accroissement en volume de l'Épicéa (surface chlorophyllienne de 16 ha/ha), est 4 fois plus élevé ( $20 \text{ m}^3$ ) que celui du Chêne.

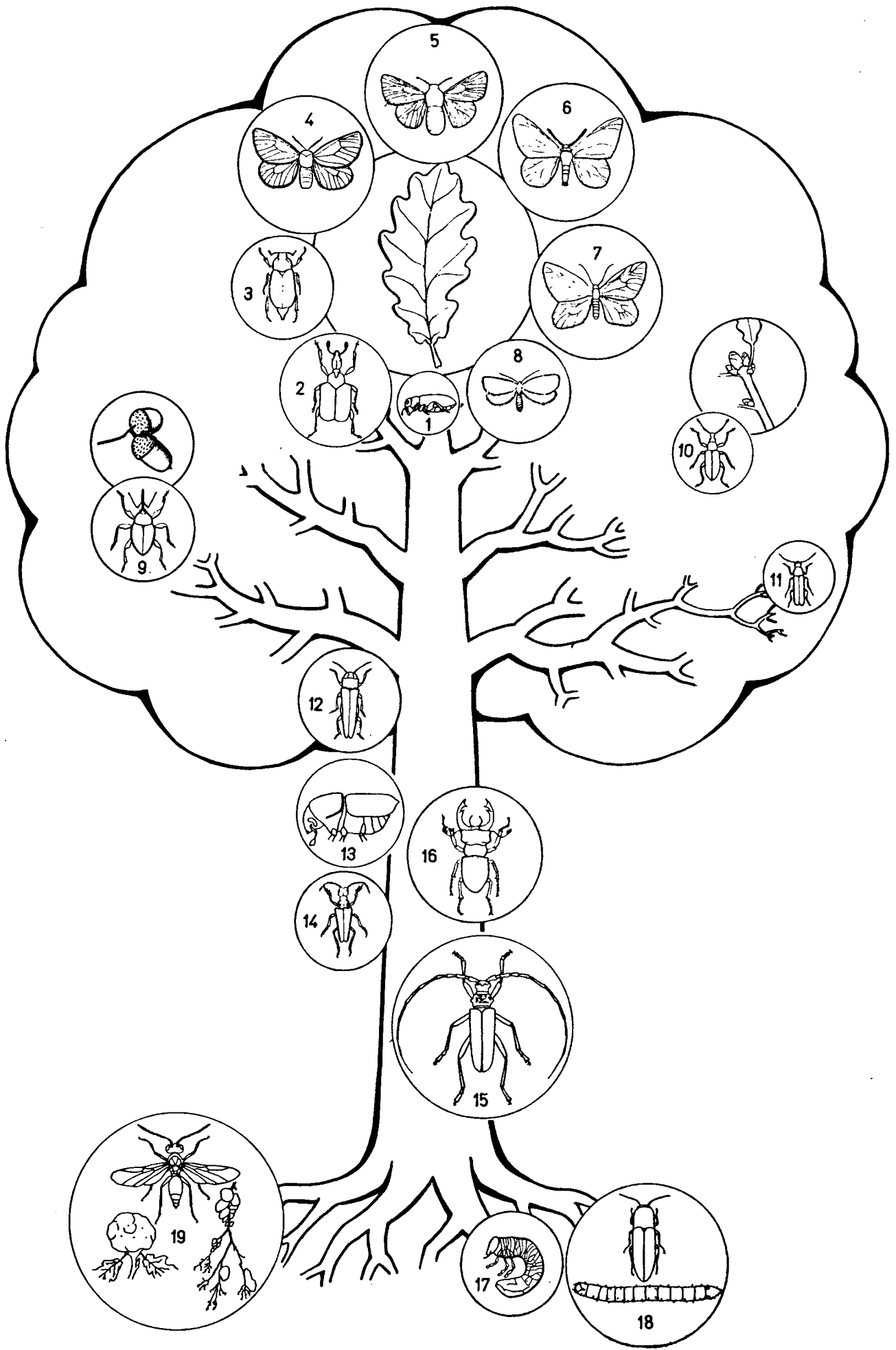
Il convient toutefois de remarquer que si l'accroissement ligneux mesuré ne porte que sur le bois fort (jusque 7 cm de diamètre), les Conifères sont assez nettement avantagés, qui ont un tronc droit et unique où se porte le maximum de l'accroissement.

Dans le cas du Hêtre qui croît sur des sols de richesse très variable, on note une diminution très nette de l'accroissement annuel — et par suite de la productivité — de la Hêtraie riche à la Hêtraie plus pauvre ; la Hêtraie à Fétuque (la meilleure), la Hêtraie à Luzule, et la Hêtraie dégradée à *Deschampsia*

Fig. 4.44. Les consommateurs du Chêne.

Schéma représentant les principaux d'entre eux groupés par organe consommé.

Feuilles :	1. <i>Orchestes quercus</i> L. (x 3)	Rameaux :	11. <i>Cantharis obscura</i> L. (x 1)
	2. <i>Attelabus curculionoides</i> L. (x 5)	Écorce	
	3. <i>Melolontha vulgaris</i> L. (x 0,5)	du tronc et	
	4. <i>Euproctis chrysorrhæa</i> L. (x 0,5)	des branches :	12. <i>Agrilus viridis</i> L. (x 2)
	5. <i>Bombyx neustria</i> L. (x 0,5)		13. <i>Scolytus intricatus</i> Ratz. (x 5)
	6. <i>Hibernia defoliaria</i> L. (x 0,5)		14. <i>Rhagium</i> sp. (x 0,4)
	7. <i>Operophtera brumata</i> L. (x 1,2)	Bois :	15. <i>Cerambyx heros</i> Fabr. (x 0,5)
	8. <i>Tortrix viridana</i> L. (x 0,5)		16. <i>Lucanus cervus</i> L. (x 0,3)
Fruits :	9. <i>Balaninus</i> (x 1,5)	Racines :	17. <i>Melolontha vulgaris</i> L. (larve) (x 2)
Bourgeons :	10. <i>Phyllobius piri</i> L. (x 1,5)		13. <i>Elatér lineatus</i> L. (x 1)
			19. <i>Cynips aptera</i> Fabr. (x 3)



*flexuosa* représentent un accroissement annuel moyen en bois fort, respectivement de 7,4, 5,4 et 3,6 m<sup>3</sup>.

Pour une Chênaie à Charmes de 120 ans, avec taillis de 20 ans, la biomasse à l'ha des principaux producteurs (poids sec) et consommateurs (poids vif) se répartit comme suit :

— arbres : 4 t de feuilles, 90 t de branches, 210 t de troncs	
— taillis .....	30 t
— plantes herbacées .....	1 t
— grands Mammifères (Sanglier, Cerf, Chevreuil) .....	2 kg
— petits Mammifères (rongeurs, carnivores, insectivores) .....	5 kg
— Oiseaux .....	1,3 kg
— pédofaune représentée par les Lombricides.	900 kg

On constate donc que l'énorme masse de matière végétale forestière n'entretient qu'une quantité minime de Mammifères et d'Oiseaux. La production animale de l'écosystème forêt apparaît concentrée dans la pédofaune, surtout représentée quantitativement par les Lombrics, ce qui fait du sol, contrairement à l'idée générale, le niveau le plus peuplé de la forêt (par ha, 20 fois plus d'organismes que la population humaine du globe).

Des indications sur la flore et la faune détriticoles des forêts caducifoliées sont données au chapitre 4 (p. 129 - 130.).

## 2. Les liens chorologiques. La phénologie

(Stratification dans l'espace et dans le temps)

L'interdépendance des organismes au point de vue de la place qu'ils occupent dans la biocénose conduit à la structure particulière de l'écosystème forêt, organisé en strates : deux strates ligneuses dominant, l'une arborescente, l'autre arbustive ; leur couvert crée un microclimat (température, lumière, humidité) auquel sont adaptées la strate herbacée et la strate muscinale. Cette stratification correspond à une utilisation rationnelle de l'énergie solaire. Elle s'observe également au niveau des organes souterrains où elle répond à une exploitation rationnelle des minéraux du sol. Les racines de certaines plantes n'exploitent que la zone superficielle du sol, d'autres descendent plus profondément jusqu'à atteindre la roche-mère : c'est le cas des plantes ligneuses.

Un autre caractère structurel est la succession dans le temps de phases de développement en rapport avec l'évolution du couvert forestier.

Cette succession des vagues de floraison ou de végétation, que l'on appelle aussi « phénophases », s'observe le plus nettement dans des forêts établies sur sols frais et riches en éléments minéraux. C'est dans de telles conditions, que se développe le mieux un groupe socioécologique de plantes « vernaies »,

caractérisées par un cycle biologique relativement court ; la richesse du milieu permet à ces plantes d'accumuler pendant leur courte période de végétation des réserves alimentaires suffisantes pour le printemps suivant. Telle est par exemple la Ficaire (*Ranunculus Ficaria*) qui, développant ses feuilles dès le mois de février-mars, est la première, avec l'Anémone sylvie (*Anemone nemorosa*) à fleurir la forêt encore dégarnie. Puis se succèdent sous les frondaisons confluentes la Primevère (*Primula elatior*), la Cardamine (*Cardamine pratensis*), la Violette des bois (*Viola silvestris*). En été, lorsque le couvert forestier approche de sa plus grande densité, on assiste à la floraison estivale du Lamier jaune (*Lamium galeobdolon*) puis des Graminées forestières (*Milium effusum*, *Deschampsia caespitosa*). Le Lierre (*Hedera helix*), ayant conservé le rythme tropical de la famille des Araliacées fleurit à l'automne.

Les phénophases les plus importantes pour la forêt caducifoliée sont celles qui correspondent à la période de foliation de chaque essence forestière, puisque de la longueur de cette période dépend la quantité de matière assimilée. On se contente de faire des moyennes pour l'ensemble du couvert forestier, et de distinguer une phénophase feuillée et une phénophase défeuillée ; dans la Chênaie à Charme, la phénophase feuillée est d'environ 200 jours, et la défeuillée de 165 jours.

## 3. Flux d'énergie. Productivité. Biomasses

On a longuement décrit p. 62-75 les cycles de bio-éléments qui se déroulent dans l'écosystème forêt.

Le flux d'énergie, qui aboutit à une certaine productivité, et de là à l'établissement des biomasses, est représenté et commenté planche 11.

L'accroissement annuel des arbres apparaît en tant qu'allongement et surtout épaississement d'axes ligneux (*incrément*) : troncs (3 t) branches (4 t), racines (2 t) ; mais en plus de cette formation de matières ligneuses nouvelles, la production comprend également les écailles de bourgeons, les inflorescences, les fleurs mâles, les fruits (1 t), et surtout les feuilles (4 t). Il convient d'ajouter à cela le bois mort provenant de tissus ligneux nés et morts pendant l'année ; mais son estimation est fort difficile ; certains l'assimilent au bois mort tombé et recueilli chaque année sur le sol.

Il faut encore compter, dans une Chênaie à Charmes, 1 t de strates au sol (la plupart des Hêtraies ont des strates au sol nulles ou très réduites).

En réalité, toutes ces matières formant la productivité primaire PNI (15 t), ne représentent qu'environ la moitié de ce qui a été fabriqué par la photosynthèse au niveau des feuilles ; l'autre moitié ( $\pm 14$  t)

est perdue par la respiration de maintenance et de croissance de la phytocénose.

Rappelons l'équation :

$$PB = PN_1 + RA$$

En gros, on peut donc estimer que la productivité brute PB vaut  $15 \text{ t} + 14 \text{ t} = 29 \text{ t/ha/an}$ .

D'une manière générale, on peut estimer que dans les forêts tempérées caducifoliées, les produits bruts de la photosynthèse (PB) se partagent entre 45 % brûlés par la respiration, 16 % éliminés sous forme de litière d'écorces, feuilles, branches, racines mortes, etc..., 3 % éliminés par chute de racines, 3 % éliminés par chute d'écorces, 3 % consommés par des herbivores, 29 % conservés sous forme d'incrément ligneux, 1 % conservé sous forme de graines ou fruits servant à la régénération forestière (mais souvent consommées par les herbivores, surtout Oiseaux).

La strate au sol, dont la partie aérienne meurt l'hiver, peut être entièrement consommée par les herbivores (Mollusques, Arthropodes, Vertébrés) ; c'est ainsi que les Ronces (*Rubus*) sont une nourriture importante pour le Chevreuil.

Les 4-5 t de litière sont le point de départ d'un réseau de détritivores extraordinairement complexe, aboutissant à l'humus et à sa minéralisation ; voir page 180.

Les principaux éléments du réseau trophique très complexe de la forêt sont schématisés tableau 4.12 et pl. 11 ; nous nous en voudrions d'insister d'avantage.

Le fonctionnement de l'écosystème et son aboutissement, qui est le *maintien* de l'écosystème lorsqu'il est à son climax (*écosystème protecteur*), ou sa *croissance* lorsqu'il est jeune (*écosystème producteur*), sont le résultat des actions du flux d'énergie, du bilan d'eau, et du cycle des bioéléments.

Ces actions ont été détaillées dans les 5 premiers chapitres de la partie 4 (p. 46-102).

Rappelons seulement ici que dans nos régions le rayonnement solaire global tombant sur l'écosystème (G) est d'environ  $9.10^9 \text{ kcal/ha/an}$ , ce qui donne pour les RPA (radiations photosynthétiquement actives),  $4,4.10^9 \text{ kcal/ha/an}$  ou  $2,8.10^9 \text{ kcal/ha/période de végétation active}$ . 15 % du rayonnement global sont réfléchis, 15 % sont transmis au sol, 69 % sont interceptés ; environ  $3.10^9 \text{ kcal/ha/an}$  (soit 33 %) sont nécessaires à l'évapotranspiration de l'eau par la végétation et par le sol.

Comme  $PN_1$ , traduit en kcal, est d'environ  $0,07.10^9 \text{ kcal/ha/an}$  ( $15.10^9 \text{ g} \times 4,5 \text{ kcal}$ ), l'efficacité photosynthétique du système est de :

0,75 % si on considère G/an  
1,25 % » » G/période de végétation

1,50 % » » RPA/an  
2,50 % » » RPA/période de végétation

D'autre part, les précipitations, d'environ 1 000 mm par an, se répartissent en :

interception 17 %  
pénétration 83 %  
dont : égouttement 77 %  
écoulement 7 %.

L'eau évapotranspirée par l'écosystème varie fortement ; dans une forêt calcaire en Belgique, on a mesuré qu'elle s'élève à 53 % des précipitations, alors que l'eau livrée aux nappes et cours d'eau par drainage est de 43 % (voir aussi fig. 4.7).

Le cycle des bioéléments met en action chaque année environ 80 t de K, 120 t de Ca, 20 t de Mg, 100 t de N, 15 t de S et 8 t de P, pris au sol par le système, et en partie retenus si la forêt est en progression (fig. 4.19).

Les données ci-dessus correspondent à des ordres de grandeur moyens et acceptables pour les forêts caducifoliées de l'Europe occidentale.

Mais les bilans sont très variables suivant les stations (topographie, degré d'humidité et de richesse du sol) et les espèces composant la forêt, suivant l'âge, le couvert, etc. On pense cependant que la formation de 1/3 de substances ligneuses, par rapport à l'énergie totale absorbée, est une bonne approximation (voir ci-dessus).

Il est bon de savoir que les forestiers utilisent deux types de productivité : la **productivité courante**, qui est celle de l'année en cours, et qui est celle qui est adoptée par les écologistes, et la **productivité moyenne**, qui intéresse davantage les économistes lorsqu'il s'agit du rendement de plantations, et qui s'obtient en divisant la biomasse par l'âge. La productivité moyenne est une valeur plus facile à obtenir que la productivité courante ; elle élimine l'estimation de la mortalité, mais exige que les populations soient équiennes (de même âge).

Voici, d'après O'VINGTON (1962), les 8 types de productivité forestière que l'on peut dès lors envisager, appliqués à des forêts ou boisements d'Europe occidentale de *haute productivité* :

	MS t/ha
Productivité brute courante (PB)	40
Productivité nette biologique courante ( $PN_1$ )	22
Productivité économique courante (bois fort)	17
Incrément courant de matière organique	10
Productivité brute moyenne	20
Productivité nette biologique moyenne	15
Productivité économique moyenne	12
Incrément moyen de matière organique	7

Le tableau 4.13 donne les détails de biomasse et de productivité pour des forêts caducifoliées de Belgique très différentes en ce qui concerne leur

Tableau 4.13 - Éléments de biomasses et productivité, dans les 4 principaux types d'écosystèmes forestiers en haute Belgique

Localité	(QUERCETO-CARPINETUM)				FAGETUM		PICEETUM	
	Ferage		Vonèche		Mirwart		Mirwart	
Type d'humus . . . . .	Mull.		Mor.		Moder		Mor	
Age moyen des arbres dominants . . . . .	117		135		130		55	
Nombre d'arbres/ha . . . . .	163		422		175		1 085	
Nombre de brins/ha . . . . .	15 000		1 170		0		0	
Hauteur des arbres (m) . . . . .	24		22		30		19	
Hauteur du taillis (m) . . . . .	4		3-6		0		0	
Surface terrière (m <sup>2</sup> ) . . . . .	39,6		20,9		31,0		41,5	
	Biomasse t/ha	Produc- tivité t/ha/an	Biomasse t/ha	Produc- tivité t/ha/an	Biomasse t/ha	Produc- tivité t/ha/an	Biomasse t/ha	Produc- tivité t/ha/an
<b>AERIEN</b>								
Arbres tronc . . . . .	180,2	2,5	120,9	0,7	224,6	2,5	167,9	6,9
houppier gros bois . . . . .	30,0	0,8	52,1	0,7	94,0	1,6	0	0
menu bois . . . . .	28,1	2,5	23,6	1,5	49,9	2,3	15,5	2,6
ramx 1 an . . . . .	0,1	0,1	0,2	0,2	0,4	0,4	1,1	1,1
Total . . . . .	238,5	5,9	196,8	3,0	368,9	6,8	184,5	10,6
Taillis . . . . .	18,1	2,1	2,0	0,1	0	0	0	0,1
Feuilles vertes/mortes . . . . .	3,5	3,0	3,2	2,8	3,0	3,0	16,0	2,5
Strate au sol . . . . .	0,7	0,6	2,3	1,8	2,9	1,4	0,2	0,1
Total biomasse . . . . .	260,8	—	204,2	—	374,8	—	200,7	—
Bois mort sur pied (nécromasse) . . . . .	3,4	—	8,2	—	1,8	—	7,8	—
<b>Litières annuelles</b>								
Feuilles . . . . .	—	3,0	—	2,8	—	3,0	—	2,5
Infloresc., fruits, écailles, et divers . . . . .	—	1,2	—	0,8	—	0,8	—	0,3
Bois mort . . . . .	—	2,0	—	1,8	—	1,0	—	0,4
<b>Total productivité (sans bois mort)</b>	—	12,8	—	8,5	—	12,0	—	13,5
<b>SOUTERRAIN</b>								
Plantes ligneuses . . . . .	54,3	1,7	36,2	0,6	74,0	1,9	55,3	3,2
Strate au sol . . . . .	1,1	0,6	2,6	1,0	1,2	0,4	0,2	0,1
Litière de racines mortes . . . . .	—	(0,5)	—	(0,5)	—	(0,5)	—	(0,5)
<b>Total biomasse/productivité</b> . . . . .	55,4	2,8	38,9	2,1	75,2	2,8	55,5	2,3
<b>AERIEN + SOUTERRAIN</b>								
— biomasse . . . . .	316,2	—	243,1	—	450,0	—	256,2	—
— productivité (sans bois mort)	—	15,5	—	10,6	—	14,8	—	17,3
(avec bois mort)	—	17,5	—	12,4	—	15,8	—	17,7

composition floristique et leur mode d'exploitation (\*). Nous y renvoyons le lecteur, n'ayant pas la place pour détailler les nombreux postes qui concourent à ces caractéristiques essentielles de l'écosystème forêt.

(\*) La biomasse et la productivité des organes ligneux aériens, se lisent pour chaque arbre de la phytocénose, sur des abaques établies au préalable, et valables pour toute une région, où biomasse et productivité sont données en fonction du diamètre à 1,30 m (voir p. 76). Pour les racines, on prend empiriquement, et selon les essences, de 15 à 30 % de la biomasse aérienne. Les fines racines annuelles sont estimées à 0,5 t. Feuilles et litières diverses sont capturées dans des trappes spéciales (fig. 4.12).

La productivité diminue lorsque la forêt évolue vers son climax. Pour exploiter valablement la forêt, l'homme la coupe « à blanc » avant l'obtention du climax, ou la jardine, en la rajeunissant sans cesse tout en l'exploitant par éclaircies ; cette dernière technique permet de la maintenir en constant état de productivité quasi maximale (fig. 4.35, C).

Les forestiers ont l'habitude de mesurer la production en volume. Une telle mesure ne donne cependant qu'une idée imparfaite de la productivité en poids, car les m<sup>3</sup> de bois ont des densités très différentes selon les espèces.

Ceci pose le problème des milieux isopotentiels. Une loi due à WEBER (1888) considère que : *un milieu donné produit environ la même quantité de matière sèche quelles que soient les espèces qui le peuplent*, à condition bien entendu, que chacun de ses constituants soit suffisamment adapté aux conditions du milieu considéré.

Pour les forêts caducifoliées, la biomasse au climax est de l'ordre de 300 à 450 t/ha.

#### 4. Productivité secondaire

Dans la forêt tempérée, les Vertébrés sont peu abondants et très peu productifs, mais leur action peut être énorme. En dehors des chiffres approximatifs cités pour la Belgique, mentionnons les chiffres moyens obtenus par TURCEK sur la « bodymass » des Vertébrés dans les forêts d'Europe :

Reptiles	: 1,7 kg/ha
Oiseaux	: 1,3 kg/ha
Mammifères	: 7,4 kg/ha.

Les Invertébrés sont beaucoup plus abondants. La productivité secondaire peut monter en flèche lors d'années de prolifération des Chenilles de Lépidoptères. Lors d'années normales, le nombre de ces défoliateurs, qui attaquent surtout les feuilles et inflorescences jeunes au printemps, est de l'ordre de 200 000 à 1 000 000/ha. Mais certaines années, ce chiffre monte à plusieurs millions. Pour des densités de l'ordre de 2-4 millions de chenilles (*Lymantria dispar*)/ha dans une Chênaie adulte ( $\pm$  250-500 kg/de matière fraîche/ha soit  $\pm$  75 à 150 kg MS/ha), on peut observer une défoliation quasi totale, c'est-à-dire un enlèvement de 1 000 à 2 000 kg de matière sèche de feuilles à l'ha ; de cette matière enlevée, plus de la moitié est consommée et une fraction importante est gaspillée sous forme de morceaux de feuilles tombant au sol : ils alimenteront cependant la litière, et de là, la pédofaune.

La consommation des feuilles d'arbres par les chenilles s'accompagne d'une véritable pluie printanière d'excréments ; cette matière entomogène atteint, dans les cas de pullulation, de 400 à 1 000 kg/ha, et modifie dès lors le cycle des détritivores, qui est, sinon, axé principalement sur la chute automnale des feuilles mortes.

Il arrive que les arbres régénèrent leur feuillage après destruction printanière par les phytophages, mais cela ne compense pas les pertes de productivité primaire, les nouvelles feuilles utilisant pour leur développement les réserves faites dans les organes ligneux et apparaissant à un moment où la photosynthèse est peu favorable ; une vraie catastrophe survient alors si une nouvelle invasion de Chenilles, d'une espèce estivale, succède à la première. Si de telles défoliations, se répètent au cours de plusieurs

année successives, une sorte d'imprégnation rémanente empêchant la reprise normale de la production aboutit à la mort des arbres (JOLY).

Il est évident que la consommation des organes de reproduction, qui ne cause pas une perte sensible de productivité, peut par contre avoir des conséquences néfastes sur la régénération forestière.

En dehors des chenilles consommatrices, un grand nombre d'Insectes volent, sautent, courent, ou grimpent, dans l'espace aérien des forêts ; LECLERCQ (1971) et KRIZELT (1971) ont trouvé que dans les forêts de haute Belgique, cette « entomofaune circulante » peut atteindre 17 millions d'individus à l'ha dont 90 % de Diptères ; ceux-ci (14 kg/ha) sont pour la plupart des Diptères forestiers, dont les larves vivent dans l'humus.

D'une manière constante, c'est la faune et la flore du sol qui dominent la production secondaire de la forêt, et spécialement les Champignons et les Oligochètes (Lombricides), en biomasse, et les Collembolés et Oribatides en nombre d'individus.

Il existe en gros trois types de forêts caducifoliées (voir fig. 4.62) ;

- les forêts sur sol riche à Mull, riches en Lombricides ;
- les forêts sur sol à Moder, riches en Oribatides et Collembolés ;
- les forêts sur sol à Mor, riches en Champignons.

Les Champignons, de loin les plus abondants, sont mal connus ; les Lombricides sont plus faciles à étudier. Dans les Chênaies caducifoliées sur mull, leur nombre atteint en moyenne 100 individus par m<sup>2</sup>, ce qui correspond à une biomasse fraîche approximative de 0,8-1 t/ha, et à une MS de 130 kg/ha (\*). Lorsque le sol se lessive ou se podzolise, le pH bas et l'absence de Ca fait régresser les Lombrices, dont les populations tendent vers 0 dans les Querceto-Betuletum et les Fagetum sur sol acide.

Il est normal que la biomasse des Lombrices soit plus élevée au printemps, la nourriture de litière de feuilles étant plus abondante ; ZAJONC (1971) a observé jusque 219 individus au m<sup>3</sup> (2,5 t poids vif/ha), au printemps, le nombre diminuant régulièrement jusqu'en hiver.

On dispose aujourd'hui d'une étude complète de la productivité des Invertébrés dans une forêt caducifoliée américaine (Oak Ridge) à dominance de Tulipier (*Liriodendron*) en 1970 (REICHLE et al. 1972). La phytomasse aérienne, de 173 t MS/ha, comportait 3,8 t de fe/ha et 6,3 t/ha de bois et troncs morts debout ; les grosses racines atteignaient 20 t MS/ha, et les moyennes et petites racines 21 t MS/ha.

(\*) Pour convertir le poids vif des Lombrices en MS, on soustrait d'abord 30 % correspondant au contenu des intestins, puis on prend 17 % du reste (SATCHELL, 1967).

Tableau 4.14 - Biomasses et activités respiratoires des niveaux de consommation dans une chênaie caducifoliée du Royaume-Uni (d'après SATCHELL 1971)

Décomposition par les Micro-organismes :		
	Densité	Respiration
<i>Bactéries et Actinomycètes</i>		
Sur litière de <i>Quercus</i> . . . . .	3,2 . 10 <sup>7</sup> /g MS litière	0,23 kcal/m <sup>2</sup> /an
Sur litière de <i>Fraxinus</i> . . . . .	9,6 . 10 <sup>8</sup> /g MS litière	1,68 kcal/m <sup>2</sup> /an
Dans l'humus . . . . .	3,96 . 10 <sup>7</sup> /g humus	33 kcal/m <sup>2</sup> /an
Dans l'horizon A . . . . .	6,96 . 10 <sup>6</sup> /g sol	17 kcal/m <sup>2</sup> /an
Dans l'horizon B . . . . .	1,73 . 10 <sup>6</sup> /g sol	25 kcal/m <sup>2</sup> /an
	Total :	77 kcal/m <sup>2</sup> /an
<i>Champignons (Mycena galopus)</i>		
Litière de feuilles . . . . .	1 370 m/g MS litière	543 kcal/m <sup>2</sup> /an
Dans l'humus . . . . .	1 131 m/g humus = 97 g/m <sup>2</sup>	220 kcal/m <sup>2</sup> /an
Dans les horizons A et B . . . . .	1 100 m/g sol = 182 g/m <sup>2</sup>	380 kcal/m <sup>2</sup> /an
	Total :	1 143 kcal/m <sup>2</sup> /an
Décomposition par les Invertébrés.		
Protozoaires . . . . .	1 000 - 3 000 ind./g sol	12 kcal/m <sup>2</sup> /an
Nématodes . . . . .	2,3 . 10 <sup>6</sup> ind./m <sup>2</sup> sol	85 kcal/m <sup>2</sup> /an
Lombricides . . . . .	60 g/m <sup>2</sup> sol	54 kcal/m <sup>2</sup> /an
Enchytraeides . . . . .	22 g/m <sup>2</sup> sol	167 kcal/m <sup>2</sup> /an
Mollusques . . . . .	1 g/m <sup>2</sup> sol	3 kcal/m <sup>2</sup> /an
Oribatides . . . . .	32 000 ind./m <sup>2</sup> sol	5 kcal/m <sup>2</sup> /an
Collemboles . . . . .	8 000 ind./m <sup>2</sup> sol	2 kcal/m <sup>2</sup> /an
Larves de Diptères . . . . .	12 000/m <sup>2</sup> = 1,5 g/m <sup>2</sup> sol	9 kcal/m <sup>2</sup> /an
Autres Arthropodes . . . . .		24 kcal/m <sup>2</sup> /an
	Total :	361 kcal/m <sup>2</sup> /an

Une litière de 5,6 t surmontant des horizons hémorganiques où la matière organique (jusque 75 cm de profondeur) atteignait 130 t/ha.

La biomasse des Invertébrés se décompose comme suit :

Couvert aérien (Arthropodes) :

Herbivores (Chenilles, etc.) : 2,43 kg MS/ha (243 mg/m<sup>2</sup>)

Carnivores (Araignées) : 0,61 kg MS/ha (61 mg/m<sup>2</sup>)

Litière

Macroinvertébrés (690-2 700 ind/m<sup>2</sup>) : 8,42 kg MS/ha  
(842 mg/m<sup>2</sup>)

Microinvertébrés (5,9 . 10<sup>3</sup> ind/m<sup>2</sup>) : 3,42 kg MS/ha  
(342 mg/m<sup>2</sup>)

total : 11,84 kg MS/ha

Sol.

Vers de terre (*Octolasion*) : 140 kg MS/ha  
(14 kg/m<sup>2</sup>)

Microinvertébrés (3,9 . 10<sup>3</sup> ind/m<sup>2</sup>) : 2,2 kg MS/ha  
(220 mg/m<sup>2</sup>)

total : 142,2 kg MS/ha

La biomasse des microbes était ici beaucoup plus faible : 0,07 kg MS/ha (7 mg/m<sup>2</sup>), dont 65 % de Champignons et 35 % de Bactéries.

D'autres chiffres basés sur l'activité respiratoire complète des hétérotrophes dans une Chênaie calcicole de Grande-Bretagne (SATCHELL 1971), peuvent être cités ici (tableau 4.14 ; voir aussi fig. 4.30).

La décomposition du bois mort, si on suppose que ce qui tombe est égal à ce qui se décompose, est de 657 kcal/m<sup>2</sup>/an ; SATCHELL attribue 90 % aux micro-organismes, soit 591 kcal/m<sup>2</sup>/an.

On voit que, au point de vue de l'activité respiratoire, les micro-organismes, de biomasse beaucoup plus faible, mais avec une respiration libérant 1 120 kcal/m<sup>2</sup>/an sont autrement efficaces que les Invertébrés du sol, qui ne respirent que 361 kcal/m<sup>2</sup>/an.

## 5. La hêtraie de l'Europe moyenne (Fagetum)

### 1) Généralités

On comprend que la simplicité et la régularité de structure de cette biogéocénose et sa relativement haute productivité aient attiré récemment de nombreuses recherches en écologie écosystémique. Nous voudrions seulement rassembler ici quelques cas bien

étudiés, particulièrement Mirwart (Belgique), Fontainebleau (France), Solling (Allemagne), Kongalund (Suède). Il s'agit de forêts mûres et exploitées d'un âge moyen de 100 ans et plus.

## 2) Phytomasses et productivités primaires (fig. 4.45 et 4.46)

A Mirwart (Ardennes belges), deux Hêtraies contiguës furent étudiées : une herbue à *Festuca altissima* sur roche-mère quartzoschisteuse recouverte de placages de limon, une « nue », sur même roche-mère affleurant presque jusqu'en surface et donnant lieu à un sol squelettique caillouteux. L'humus est du type moder (C/N = 20-25) ; le sol est très acide (pH 3,8-3,9).

La pluviosité annuelle, très variable, est en moyenne de 1 000 mm ; la température moyenne est de 7,6° ; la période de végétation varie de 135 à 150 jours.

Les figures 4.45 et 4.46 donnent les phytomasses et productivités primaires de la Hêtraie herbue, haute futaie-cathédrale de grande bonité et de 145 ans d'âge.

En faisant la somme de la productivité de tous les organes que l'on peut peser ou évaluer (dont 3 286 kg/ha de feuilles, en tenant compte de celles des très nombreuses plantules dont 224 kg/ha de faines) on obtient une productivité primaire nette (PN<sub>i</sub>) de 14,04 t/ha/an pour une phytomasse de 450 t/ha.

Mais il faut encore ajouter environ 300 kg de matière organique soluble *récrétée* et amenée au sol par les pluies, 200 kg de matière foliaire consommée par les Arthropodes phyllophages et au moins 100 kg de racines consommées par les rhizophages.

Ainsi, la productivité primaire nette de la hêtraie ardennaise atteint au moins  $14,04 + 0,60 = 14,64$  t/MS/ha/an. Si on ajoute à cela le bois mort tombé au sol ( $\pm 1$  t/ha), PN<sub>i</sub> atteint finalement 15,6 t/MS/ha/an.

La Hêtraie de Solling, superposable à celle de Mirwart en ce qui concerne le biotope (même flux d'énergie solaire, même bilan d'eau (fig. 4.7), même type de sol), la structure et la composition (mais dépourvue de strate au sol) est aussi très proche en ce qui concerne PN<sub>i</sub> : 15,9 t/ha/an ; la Hêtraie nue de Mirwart a une PN<sub>i</sub> de 14,4 t/ha/an, sur sol médiocre.

En climat plus océanique, NIHLGARD (1972) a étudié dans le sud de la Suède une Hêtraie un peu plus jeune sur sol plus riche (type à Galeobdolon) et trouvé une productivité (sans faines) de 17,8 t/ha/an. En 1977, NIHLGARD et LINDGREN ont étudié dans la même région deux Hêtraies supplémentaires ; l'une, sur sol très riche (type à *Mercurialis*), a une PN<sub>i</sub> de 20 t/ha/an ; l'autre, sur sol très pauvre (type à *Deschampsia*) ne produit que 10,6 t/ha/an.

Tous ces chiffres de productivité sont *logiques*, et fort proximes pour des Hêtraies de biotope et de

structure plus ou moins semblables. Il apparaît nettement que la richesse du sol est un facteur de productivité et la strate au sol une bioindicateur de cette richesse et de cette productivité. Tout concourt à montrer que la théorie des écosystèmes est vraiment la base d'une véritable science écologique quantitative.

Dans la Hêtraie « climax » de Fontainebleau, à laquelle il ne fut plus touché depuis des siècles, LEMEE (1978) a évalué PN<sub>i</sub> à  $\pm 10,21$  t/ha/an (sans bois mort) pour les zones où domine la futaie. Cette forêt « vierge » offre un aspect de délabrement qui contraste avec celui des Hêtraies-cathédrales bien entretenues.

## 3) La chaîne de détritits (saprophages = détritivores)

1. La chute annuelle de fine litière et de racines, à Mirwart comme à Solling, est d'environ 5 500 kg MS/ha. La chute de litière de gros bois est de l'ordre de 1 t/ha.

### 2. Les détritivores (saprophages).

a) Dans les forêts à moder, l'attaque de la litière est plus le fait des Oribates et Collemboles que celui des Lombrics, qui évitent le pH acide et le manque de Ca.

b) Les « Microarthropodes édaphiques », Collemboles et Oribatides, et groupes apparentés, *comminuteurs* (*destructeurs*) de la litière, ont dans la Hêtraie à moder une densité communautaire d'environ 100 000 ind/m<sup>2</sup> ; leur nombre diminue dans les Hêtraies à sol plus riche. La biomasse fraîche est de l'ordre de 15-40 kg/ha, la biomasse sèche de 3-10 kg/ha ( $\pm 1$  g/m<sup>2</sup>). Y correspond une consommation de 2 500 000 kcal/ha/an de litière de feuilles ; l'assimilation est de 200 000 kcal : 100 000 kcal pour respiration, 100 000 kcal pour productivité annuelle ; 2 300 000 kcal sont excrétées. Ceci se traduit par une consommation de litière de 500 kg MS/ha/an, dont la plus grande partie (450 kg) est transformée en fèces microsphériques formant la fraction organique du moder.

Ces microsaprophages sont contrôlés par de féroces Oribatides zoophages, les Gamasides du genre *Gamnus*, qui constituent jusqu'au quart de la communauté des microarthropodes.

### 3. Les Macroarthropodes édaphiques.

Ils sont nombreux à la surface du sol ; les Isopodes (Crustacés) et Diplopodes se nourrissent de litière et de bois mort et leur importance est de l'ordre de celle des Microarthropodes ; les Diplopodes, Myriapodes et Araignées, Coléoptères et Staphylinides prolongent le réseau trophique en consommant Collemboles et Acariens ; mais leur rôle est plus complexe, car leurs larves sont souvent endogées et ils dévorent aussi les phyllophages tombant de la canopée, ou les rhizophages sortant du sol sous forme d'*imagos*.



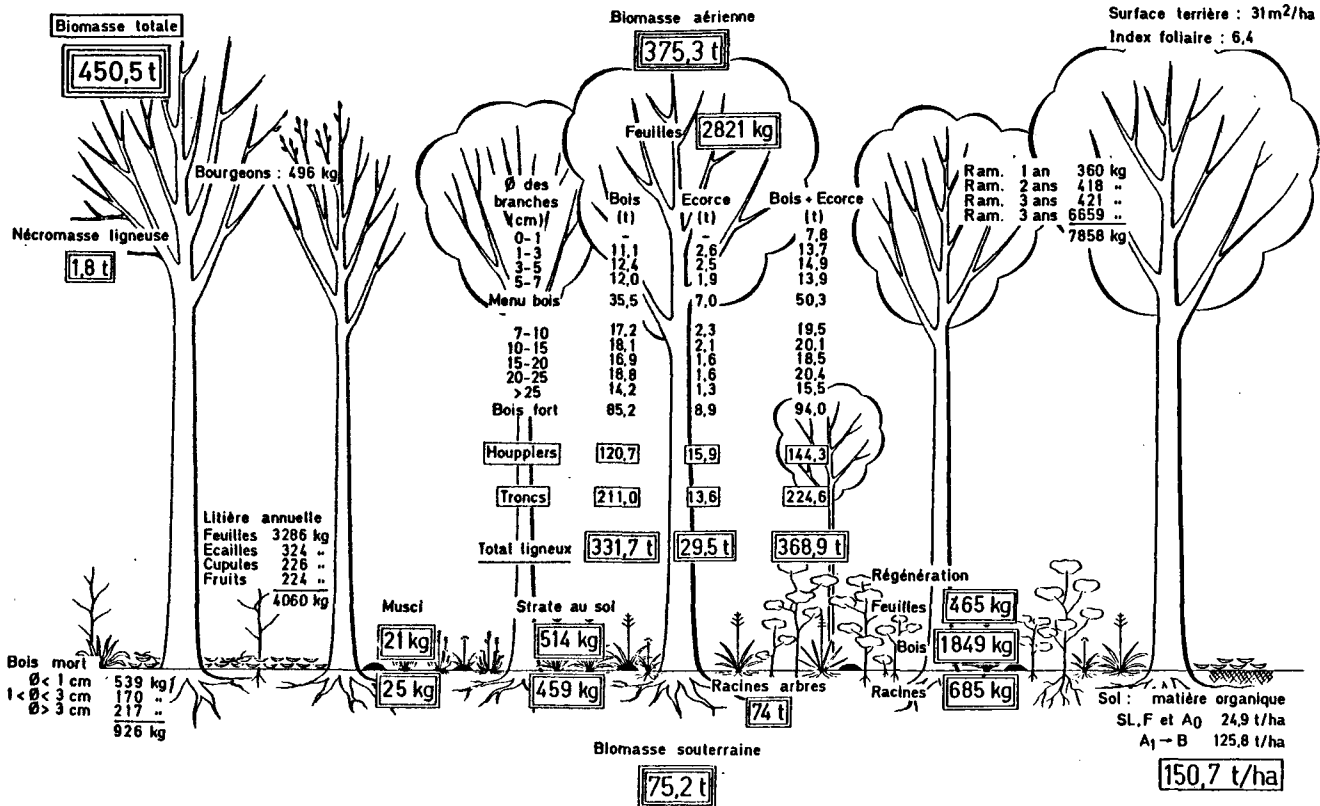


Fig. 4.45 Fagelum herbeux à Mirwart. Biomasse aérienne et souterraine ainsi que matière organique à l'hectare des divers compartiments de la phytocénose (Duvigneaud et Kestemont, 1978).

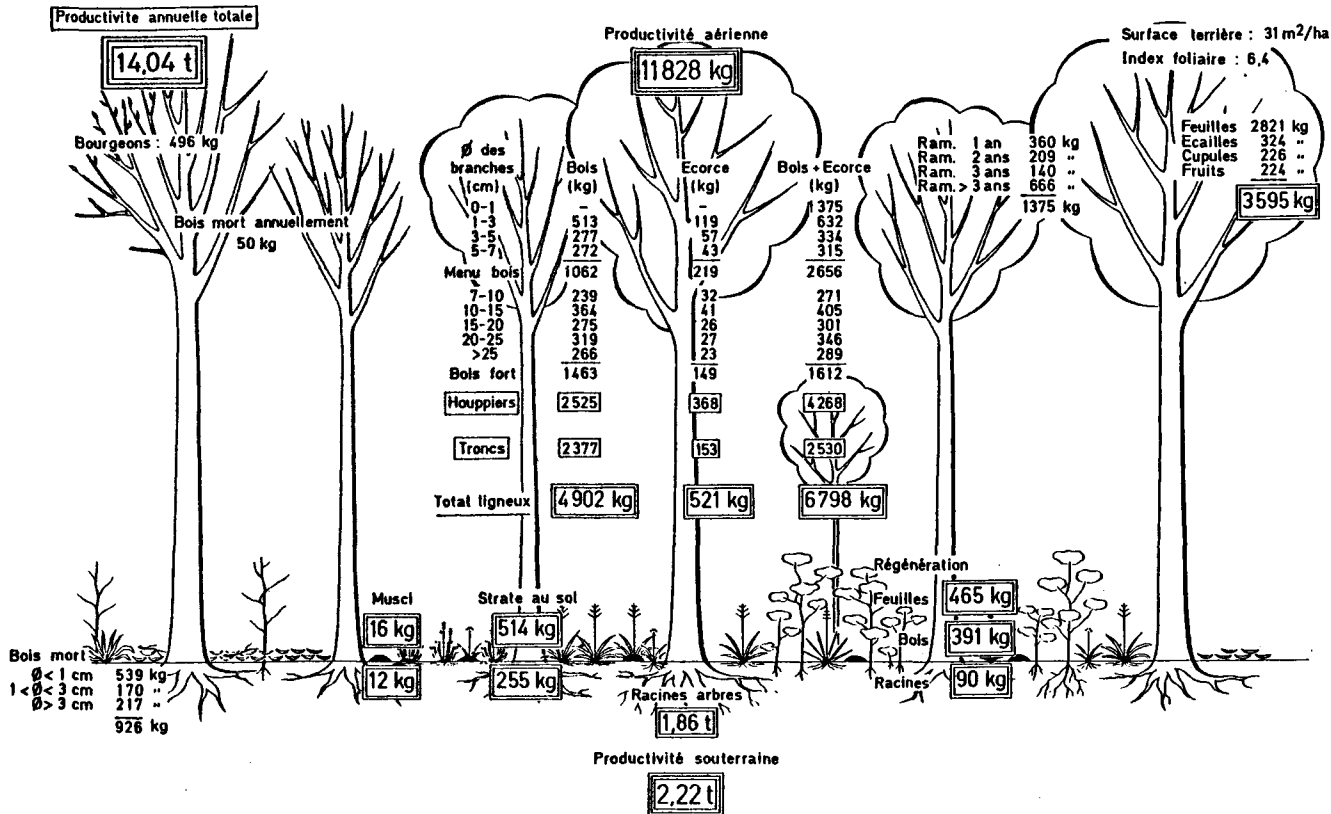


Fig. 4.46 Fagelum herbeux à Mirwart. Productivité annuelle aérienne et souterraine à l'hectare des divers compartiments de la phytocénose (Duvigneaud et Kestemont, 1978).

A Mirwart, l'ensemble des Macroarthropodes prédateurs atteint 3 kg MS/ha ; en supposant un rendement écologique de croissance de 15 %, ils dévorent 20 kg de proies, phyllo-, rhizo- ou saprophages (ayant mangé une valeur correspondant à  $\pm 400$  kg de litière).

#### 4. La vie dans l'humus. L'émergence.

Dans la litière et dans l'humus grouillent une énorme quantité de larves d'Insectes qui, commençant leur vie comme sapro-, rhizo- ou zoophages, se transforment d'avril à juin en adultes (*imagos*) qui émergent du sol pour constituer la faune circulante de l'atmosphère forestière, pour aller parasiter les feuilles des arbres ou pour enrichir les communautés de surface des Arthropodes édaphiques.

On peut capturer ces *imagos* lorsqu'elles émergent du sol, dans des pièges spéciaux (*photoélecteurs*) (FUNKE) ; à Mirwart, de juin 1973 à juin 1974, cette faune s'est élevée à  $11,6 \cdot 10^6$  individus/ha, soit 12 kg MS/ha, dont 5,8 kg MS/ha de Diptères (3,4 kg de Tipulidae)) JOSENS et PASTEELS, 1977).

En prenant comme rendement écologique de croissance, 4 % pour les saprophages (63 % de l'ensemble), 8 % pour les rhizophages (19 %), 15 % pour les zoophages (17 %), ces auteurs ont calculé une consommation de 674 kg MS/ha/an de matières végétales.

### 4) La chaîne de prédation

#### 1. Phytophages.

a) Les **phyllophages** des feuilles de Hêtres (Chenilles, en moyenne 20 kg MS/ha, Curculionides, Pucerons) sont des brouteurs ou des suceurs. Certains ont leur vie entière un régime phyllophage ; d'autres, comme le Curculionide *Phyllobius argentatus*, ont, à l'état larvaire, un régime rhizophage (productivité  $1,4 \cdot 10^3$  kcal/ha/an) et, à l'état adulte, après avoir émergé du sol, une productivité en imagos de  $5,4 \cdot 10^3$  kcal/ha/an (FUNKE, 1977).

On peut assez facilement évaluer la proportion moyenne de feuilles mangées (en dehors des années d'invasions de Chenilles). Environ  $7,5 \cdot 10^5$  kcal/ha/an (175 kg) dont  $6 \cdot 10^5$  kcal consommées ( $C_{2n}$ ) et  $1,5 \cdot 10^5$  non utilisées ( $NU_{1n}$ ) tombant avec la chute de litière.

La défécation (75 %) est de  $4,5 \cdot 10^5$  kcal d'excréments (environ 100 kg/ha) dont la chute alimentera les saprophages du sol. Nombreux sont les phyllophages qui tombent au sol, et y constituent une nourriture supplémentaire pour les consommateurs zoophages.

b) Les **rhizophages** ont, à Solling, des valeurs de respiration et de production de  $80-110 \cdot 10^3$  kcal/ha/an. (Voir plus haut.)

c) Les **spermatophages ou Granivores** sont avant tout les petits Mammifères du sol : [Mulots (*Apode-*

*mus*) et Campagnols rousseâtres]. Leurs populations sont fortement liées à la quantité de faines produites. En prenant une valeur moyenne de 50 individus à l'ha, pesant ensemble 400 g MS (2 kg MF/ha) et mangeant environ 100 kg de faines (suppléées par des racines lors des années de disette), on obtient une productivité d'environ 1 kg MS/ha ( $5,5 \cdot 10^3$  kcal/ha/an).

d) Les **Grands Mammifères** herbivores de la forêt (Chevreuils, Biches, Sangliers) sont en quantité négligeables.

#### 2. Zoophages.

a) Dans la canopée, les insectes prédateurs sont très diversifiés ; il y a de nombreux *aphidivores* (mangeurs de Pucerons) : Syrphides, Coccinellides, etc. ; il y a aussi beaucoup d'Araignées, qui tendent leur toile à tous les niveaux ; il y a encore des Diptères prédateurs (Empidides). Les parasites sont surtout des Hyménoptères ( $250 \text{ ind./m}^2$ ) ; certains sont hyperparasites.

b) Les Oiseaux ont fait l'objet d'une étude détaillée dans la forêt de Fontainebleau (LEMEE, 1977). Ce sont surtout des Passereaux qui représentent une biomasse de 240 g MS/ha, également répartie entre 7 types de niches, avec cependant abondance particulière des Mésanges (91 g/ha) ; l'abondance des Troglodytes est due à la grande quantité de gros bois mort.

c) Les **carnivores de sommet** (Buse, Renard) sont peu abondants et leur contrôle sur le réseau trophique est peu apparent.

### 5) Les diversivores ou panthophages

Un exemple : les larves du Carabidé *Athous subfuscus* se nourrissent de larves de Curculionides, de chenilles de Papillons, d'Enchytraeïdes ; elles sont aussi cannibales et peuvent encore manger des faines, voire des particules d'humus. Le développement complet dure 7 ans. Les imagos ne vivent que peu de temps dans la canopée où, entre autres, elles se nourrissent du miélat du Puceron *Phyllaphis fagi* (Solling, STREY, 1972).

Le flux d'énergie annuel au travers de la population aboutit à une assimilation de  $121,6 \cdot 10^3$  kcal/ha, presque autant que tous les phytophages réunis (respiration intense).

### 6) Les reminéralisateurs (Champignons et Bactéries)

1. A Mirwart, REMACLE a recensé 66 m de mycélium de champignons par g de sol sec ( $13 \cdot 200 \cdot 000$  km myc/ha), ce qui correspond à  $\pm 50$  kg mycélium sec/ha. Il s'agit surtout de Phycomycètes (*Mortierella*), d'Ascomycètes (*Penicillium*) et Fungi imperfecti

(*Trichoderma*). Mais il y a aussi des Basidiomycètes, plus spectaculaires à cause de leurs carpophores souvent comestibles et parce qu'ils constituent des mycorrhizes avec les racines du Hêtre.

La biomasse des carpophores a été estimée : Champignons terricoles 17,5-26,0 kg MF/ha = 1,6-2,4 kg MS/ha ; Champignons lignicoles (bois mort) 2,0-3,5 kg MF/ha = 0,2-0,7 kg MS/ha.

2. La biomasse des Bactéries est moins importante et très variable au cours de l'année. C'est au sortir de l'hiver qu'elle atteint son maximum (jusqu'à 45 000.10<sup>3</sup> ind./g sol sec), qui correspond à environ 2 kg MS bact/ha. Ces Bactéries sont surtout ammonifiantes et amylolytiques ; la cellulolyse et la ligninolyse étant plutôt le fait des Champignons. Les Bactéries nitrifiantes libèrent 32 kg N/ha/an de la litière en décomposition, sous forme de NO<sub>3</sub> ou NH<sub>4</sub>. Il y a des fixateurs de N : environ 10-12 kg/ha/an sont fixés, dont 3,6 kg au niveau de la litière, 2,7 kg au niveau de la rhizosphère, et 4,7 kg au niveau de la phyllosphère.

### 3. Coefficient de décomposition des litières.

A Mirwart, DELECOUR (1977) a évalué l'indice de JENNY,

$$K = \frac{A \cdot 100}{A + L}$$

où A est la chute de fine litière et L le poids des horizons holorganiques par unité de surface. Il a trouvé, pour la Hêtraie nue : 18,8 ; pour la Hêtraie herbue : 17,5. Le temps de résidence de la litière est donc d'environ 6 ans.

## 7) La respiration du sol et le cycle du carbone (FROMENT et LEDEL, 1977)

En prenant une moyenne de 5 t/ha pour la chute annuelle de fine litière et de litière de racines, on peut calculer que la *respiration du sol* d'une Hêtraie est de

l'ordre de 42.10<sup>6</sup> kcal/ha/an, compte tenu de 17.10<sup>6</sup> kcal pour la respiration des racines (40 %).

Les 25.10<sup>6</sup> kcal de décomposition annuelle de la litière et de l'humus englobent les quelques 10.10<sup>6</sup> kcal consommées par une pédofaune active, mais de biomasse peu importante ; la plus grosse partie de la litière consommée est rejetée sous forme de fèces, de sorte que au moins 70 % de la chute de litière est livrée aux Bactéries et Champignons qui la respirent.

Elle permet de comprendre qu'en ce qui concerne le flux d'énergie, le cycle du Carbone et de là tous les autres cycles, l'écosystème forêt comporte deux compartiments essentiels : le niveau de productivité primaire et le niveau de reminéralisation par les Bactéries et Champignons.

On peut se poser une question traditionnelle : à quoi servent les animaux ?

## 8) Rôle des animaux

Pourquoi un réseau trophique si compliqué dans une structure si simple ?

Les fonctions des *saprophages* sont bien définies : comminution de la litière (préparation de la niche alimentaire des Bactéries et Champignons), complexes argilo-humiques, etc... Ils sont sans conteste un facteur de fertilité du sol.

Les *phyllophages* n'ont, en période normale, qu'une influence très réduite sur la photosynthèse et la productivité. Mais par leurs déjections abondantes, ils peuvent amener au sol une nourriture abondante, à un moment où elle fait défaut.

Il semble que les *zoophages* exercent avant tout, sur la densité de population des phyllophages, un contrôle nécessaire à éviter des explosions ou invasions destructrices qui pourraient mener à la défoliation complète.

Mais le problème reste posé : un réseau trophique

Tableau 4.15 - Fagetum « nu » à Solling. Cycle des éléments biogènes. (d'après Ulrich, in Ellenberg, 1978)

	K	Ca	Mg	N	P	S	Na	Cl
Précipitations . . . . .	2,0	12,4	1,8	23,9	0,5	24,8	7,3	17,8
Egouttement . . . . .	18,1	26,6	3,5	22,5	0,6	40,8	11,3	38,0
Ecoulement . . . . .	7,5	5,8	0,7	2,6	0,0	16,5	2,3	6,5
Chute de litière . . . . .	21,9	15,0	1,5	53,0	4,3	3,2	0,9	0,8
Apport au sol . . . . .	47,5	47,4	5,6	78,1	4,9	60,5	14,5	45,3
Export du sol . . . . .	1,6	14,1	2,4	6,2	0,0	19,8	8,8	28,6
Absorption . . . . .	45,9	33,3	3,2	71,9	4,9	35,8	5,7	27,5

très diversifié est-il plus efficace qu'un réseau plus simple ? Dans la Hêtraie, la suprématie de la diversité contre la simplicité n'est pas prouvée !

**9) Les cycles des éléments minéraux**  
(fig. 4.47 et 4.48, tableau 4.15)

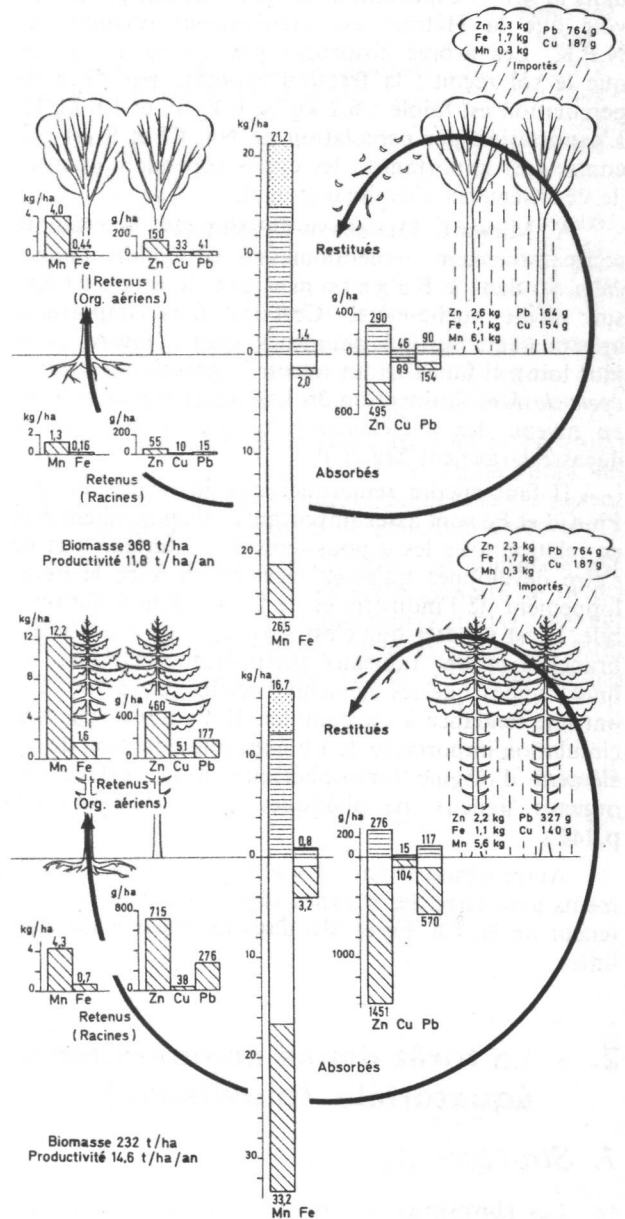
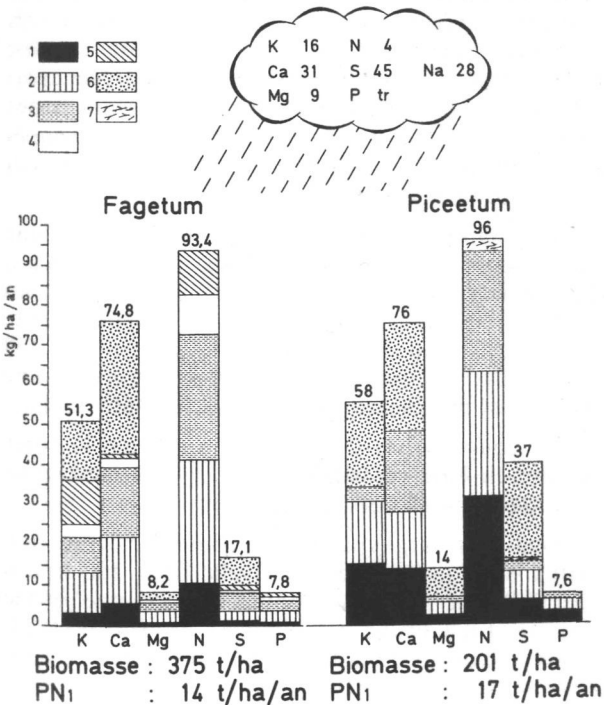
N est l'élément dominant du spectre d'absorption par la phytocénose : 94 kg N/ha/an à Mirwart, 72 kg N/ha/an à Solling ; mais aujourd'hui jusque 24 kg N/ha sont importés chaque année par les précipitations ; l'analyse des tourbières montre qu'avant l'âge industriel, seulement 6-8 kg/ha/an étaient importés de cette façon (ELLENBERG, 1978).

Ca, comme toujours, fait l'objet d'une consommation de luxe en fonction du Ca du sol, mais dans le cas des Hêtraies sur sol pauvre, l'apport par les précipitations (32 kg/ha à Solling, 10-38 kg/ha à Mirwart) n'est pas sans importance ; ce produit de l'intérieur, comme l'appelle ELLENBERG, ayant pour origine des poussières continentales s'oppose aux Na et Cl provenant d'embruns marins amenés loin sur les continents par les tempêtes.

Mg se comporte comme Ca. Na introduit par les précipitations (5-29 kg/ha/an à Mirwart, 7 kg à Solling) est équilibré par Na percolant dans le sol en

dehors de la zone des racines ; il en va de même de Cl (18 kg importés, 18 kg exportés).

Le problème de S est aussi fort curieux. Il est importé en grande quantité (25 kg/ha à Solling, 12-45 kg/ha à Mirwart) suite à la pollution de l'atmosphère, par SO<sub>2</sub>, surtout sous formes d'aérosols de H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> (acidifiant les sols), et ± équilibré par l'export-



**Fig. 4.47** Fagetum herbeux et Piceetum planté à Mirwart. Comparaison de l'absorption annuelle des polyéléments biogènes. Rétenion dans racines (1) et dans troncs et branches (2), restitution par feuilles mortes (3), fruits (4), strate herbacée (5), pluiolessivage (6), bois mort (7).

**Fig. 4.48** Comparaison du cycle biologique annuel de divers oligonutriments et du plomb dans une pessière (A) et dans une hêtraie (B) contiguës sur sol jaune (Haute-Belgique). Traits obliques : rétenion dans l'accroissement ligneux annuel ; traits horizontaux : restitution par chute de citère ; pointillé : restitution par pluioles/sivage.

tation par percolation (20 kg/ha à Solling, 32 kg/ha à Mirwart) ; mais l'apport au sol par égouttement et écoulement indique une *circulation intense* : 57,3 kg à Solling, 52 kg à Mirwart ; pourquoi tout ce  $S_2$  alors que sa minéralomasse est très faible surtout par rapport à K, Ca et N ?

La méthode Solling (absorption = importation dans le sol — exportation par percolation) permet de voir que la Hêtraie est *extrêmement économe* de N.P.K. Les arbres absorbent pratiquement tout ce que le sol reçoit ; la fraction exportée par l'eau de percolation est faible : 6,2 kg N, 0 kg P, et 1,6 kg K. L'exportation par percolation de Na, Cl et S est par contre très importante ; les cycles cependant intenses de ces éléments s'expliquent mal.

A Mirwart, DENAEYER-DESMET (1977) a étudié comparativement minéralomasses et cycles d'*oligo-éléments* dans le *F a g e t u m* et dans le *P i c e e t u m* sur même roche-mère. Certains faits importants apparaissent, surtout accentués chez l'*Épicea* (voir plus loin). Il faut surtout retenir la *grande intensité du cycle de Mn*, (absorption 30 kg/ha/an) lequel se hisse au niveau des polyéléments les plus abondants, et dépasse largement Mg et P.

Il faut encore remarquer que les cycles de Zn, Pb, Cd et Fe sont assez importants ; ils pourraient être en relation avec les « poussières de l'intérieur » et ne s'être développés qu'assez récemment, avec le développement de l'industrie et de la circulation automobile. Il est à noter que c'est surtout dans l'écorce des branches et des rameaux périphériques et dans les fines racines que les éléments précités, et surtout Pb, ont une tendance à s'accumuler. Il n'y aurait pas une circulation importante de Pb mais une rétention de cet élément d'origine atmosphérique à la surface des organes ligneux périphériques (voir *P i c e e t u m* p.142).

Autre observation : il y a redistribution des éléments avec l'âge des organes végétaux ; d'où la haute teneur de Si, Ca, Fe et Mn dans les organes devenues litière.

## 2. - La forêt dense sempervirente équatoriale (pluviisilve)

### 1. Structure (fig. 4.49)

Les *pluviisilvae* (forêts denses équatoriales, sempervirentes ou semi-caducifoliées) encore appelées *ombrophytes*, se développent dans des climats à température élevée et constante toute l'année ( $\pm 25^\circ$ ), et dans une humidité constante (pluviosité très élevée, souvent de 2 000 à 5 000 mm/an) ; l'existence fréquente d'une courte saison sèche est compensée par une

grande humidité de l'air. Les sols appartiennent au groupe de ferrallites.

On distingue généralement 3 strates d'arbres : la plus élevée (*émergentis*) (A) a une hauteur moyenne de 50 m, mais peut atteindre 70 à 80 m ; elle est plus ou moins dispersée. La strate moyenne (B), plus rarement la strate inférieure, est dense et continue. Les arbres ont un fût très élancé et un branching modeste ; le tronc est souvent muni à sa base de racines adventives développées en échasses ou contreforts de types divers. Les feuilles sont moyennes à grandes, laquées, brillantes, minces, souvent terminées en pointe égoûttoir ; une cuticule mince, des hydátodes et des stomates en relief, favorisent l'évaporation, et par là, les cycles d'éléments minéraux. La cauliflorie est fréquente.

La croissance continue ou subcontinue ne permet pas de déceler des cernes annuels dans les axes ligneux.

Ces arbres sont envahis de *lianes* (L) et d'*épiphytes vasculaires* (Ep) développant feuilles et fleurs dans les cimes supports ; troncs et racines en forme de câbles pendent et s'enchevêtrent jusqu'au sol ; les cryptogames épiphytes peuvent abonder dans les sous-bois ombragés.

La strate herbacée (E) est très réduite à cause d'une interception presque totale de la lumière par les strates supérieures ; on y trouve dès lors de très nombreux saprophytes et holoparasites de racines, ou de graines (champignons séminicoles). Cependant, dans certaines circonstances, et surtout suite à des interventions humaines, des herbes géantes des groupes des Zingibérales et des Arales peuvent former des fourrés infranchissables.

Très rarement, cette forêt est composée d'une seule essence forestière dominante, telle la forêt à *Macarobium Dewevrei* du Zaïre. En général, au contraire, elle se caractérise par une extrême variété des essences ; au Brésil, WARMING a compté 400 espèces d'arbres sur 3 miles carrés ; souvent une espèce n'est représentée que par un individu à l'ha.

La coupe suivie de jachère transforme la forêt primaire en *forêt secondaire* jeune et plus productive (à *Musanga*, parasoliers, en Afrique).

Une très large proportion des Vertébrés non volants sont arboricoles et vivent dans les strates supérieures de la forêt ; beaucoup ont une queue prenante. En Guyane britannique, HAVILAND (1927) a observé que sur 59 espèces de Mammifères, 31 sont arboricoles. Les Insectes foisonnent : on a dénombré 20 000 espèces d'Insectes dans une pluviisilve de Panama. Les Oiseaux insectivores, frugivores, ou nectarivores sont aussi extrêmement variés et souvent multicolores (Toucans, Perroquets, Oiseaux du paradis, Colibris etc...).

Le cycle de C est rapide et met surtout au niveau du sol, beaucoup de cellulose et lignine à la disposition d'innombrables Fourmis et Termite, alimentant elles-mêmes des Myrmécophages variés ; à part cela, la faune de détritivores, nécrophages et coprophages est réduite, à cause d'une déficience alimentaire due à une décomposition extrêmement rapide de la litière, favorisée par une température élevée.

## 2. Fonctionnement, Productivité et biomasses

Cet écosystème est un des plus actifs qui existent : le flux d'énergie et le cycle des bioéléments y sont particulièrement rapides ; la photosynthèse, et de là la productivité brute, y sont particulièrement importants, mais aussi la respiration. Autant de points qui justifieraient que ce type d'écosystème soit pris comme modèle, comme cobaye de l'écologie de productivité. Et cependant, très peu de sites ont été étudiés jusqu'ici d'une manière approfondie.

Un des premiers sites à être étudiés fut la forêt de Kade, au Ghana (GREENLAND et KOWAL, 1960). Elle appartient à la forêt dense semi-caducifoliée, à *Celtis-Triplochiton* (pluviosité 1 650 mm/an).

Bien qu'il s'agisse d'une vieille forêt secondaire de 50 ans d'âge, la surface terrière de 55 m<sup>2</sup>/ha est la valeur optimale d'une forêt équatoriale climax. Le site choisi comporte les 3 strates arborescentes classiques : les émergents (5 individus/ha), *Nauclea* et *Piptadeniastrum*, ont de 50 à 65 m de haut, et plus de 3 m de circonférence ; la strate B dispersée, a de 20

à 40 m de haut ; la strate C, de 5 à 16 m de haut, est continue et dense ; la strate arbustive D, de plus ou moins 5 m de haut, est dense mais franchissable ; la strate au sol E est surtout composée d'herbes prostrées de 30 à 70 cm de hauteur.

L'organomasse, entièrement pesée par GREENLAND et KOWAL, 1960, sur deux parcelles de 25 ares, comporte :

	Poids sec kg/ha
Feuilles et rameaux (5 cm de diamètre).....	25 514
Lianes (mél. feuilles et rameaux) .....	14 448
Litière .....	2 262
Bois moyen .....	64 400
Bois large .....	108 640
Bois mort debout .....	71 792
Souches au-dessus du sol .....	19 600
au-dessous du sol .....	29 344
Racines .....	24 752
<b>Total .....</b>	<b>360 752</b>

La biomasse du gros bois est donc de 173 600 kg/ha. La biomasse des racines est de 24 750 kg/ha, dont 85 % sont localisées dans les 30 premiers cm de sol.

La quantité totale de litière (feuilles et rameaux) tombant en 12 mois est de 10 500 kg/ha, dont les 2/3 (environ 7 000 kg) sont des feuilles et le 1/3 restant est constitué de rameaux et de petit bois (NYE 1961).

Une telle production de litière est conforme aux données obtenues pour une forêt secondaire de 18 ans à *Musanga cecropioides* à Yangambi (Zaïre) (12 300 kg/ha) (LAUDELOUT et MEYER 1954) et pour une forêt ombrophyte en Colombie (7 840 à 10 200 kg/ha) (JENNY et al. 1948).



Fig. 4.49 Structure de la forêt dense équatoriale. (Pour explications, voir texte.)

Des récoltes effectuées toutes les deux semaines montrent que la chute de litière est continue et relativement constante, tout au long de l'année, avec une légère augmentation pendant la petite saison sèche et légère diminution au cœur de la saison des pluies. Le recyclage d'une telle litière est extraordinairement rapide. Il peut se déduire de la chute annuelle de litière, et de la quantité de litière présente à un moment déterminé.

Le taux de décomposition est de :

$$\frac{10\ 500}{2\ 260} \times 100 = 465 \text{ \%/an, ou } 1,3 \text{ \%/jour.}$$

La mortalité annuelle du gros bois (timber) est d'environ 11 000 kg/ha.

Si l'on suppose que dans une forêt mûre, ce qui meurt est égal à ce qui se produit, (voir p. 99) la production annuelle de gros bois est aussi de l'ordre de 11 000 kg/ha ; la production annuelle de petit bois et de feuilles est de l'ordre de 10 500 kg/ha, 7 000 kg pour les feuilles et le reste pour le petit bois. La productivité aérienne primaire nette est donc d'environ 21 500 kg/ha.

On peut estimer d'autre part que les productions de matière organique au-dessus et en dessous du sol sont dans le même rapport que celui des biomasses.

Le rapport organes aériens/racines est de :

$$\frac{212\ 800}{24\ 750} = 8,5.$$

Si la production annuelle (= litière totale) des organes aériens est de 21 500 kg/ha, celle des racines (= mortalité des racines) est donc de :

$$\frac{21\ 500}{8,5} = 2\ 500 \text{ kg/ha.}$$

La productivité primaire nette totale de la forêt est donc de :

— gros bois	11 000 kg
— rameaux et feuilles	10 500 kg
— racines	2 500 kg
	24 000 kg/ha/an

C'est une productivité minimale pour la région, puisqu'il s'agit d'un cf climax.

L'étude, la plus complète et la plus récente d'une forêt équatoriale, est celle de la forêt de Khao Chong, dans la Thaïlande, effectuée par KIRA et OGAWA (1967).

C'est une forêt développée sous une pluviosité annuelle de 2 696 mm, avec une température moyenne de 27,2° centigrades, présentant 3 strates d'arbres, dont la supérieure est formée d'émergents de 35 à 40 m et la moyenne d'un couvert dense d'arbres de 15 à 25 m ; l'inférieure est moins bien limitée, et comporte de petits arbres et arbustes. La diversité est considérable : 98 espèces d'arbres et de lianes, de

DBH > 4,5 cm, sur 0,32 ha. L'index de surface foliaire est de 12,3 ha/ha, pour une biomasse aérienne de 325 t/ha ; la biomasse totale est de plus ou moins 360 t/ha, si on ajoute 10 % pour les racines.

En voici les principales caractéristiques en ce qui concerne la productivité :

	t/ha/an		t/ha/an
$\Delta B$	: 5,3	RnF	: 37,6
LnF	: 12,6	RF	: 57,0
LF	: 11,9	RA	: 94,6
PN 1	: 29,8		

La productivité brute :

$$PB = PN_1 + RA = 29,8 + 94,6 = 124,4 \text{ t/ha}$$

On retrouve pour  $PN_1$  une valeur de même ordre que pour la forêt du Ghana.

Plus récemment, à Puerto Rico, une équipe dirigée par ODUM a étudié une forêt équatoriale plus ou moins climax à *Dacryodes* et Palmiers (*Euterpe*) ; les résultats obtenus sont voisins de ceux de Khao Chong : pour une biomasse de 272 t/ha on a :

$$PB = PN_1 + RA \\ 119 = 14 + 105 \text{ t/ha.}$$

L'accroissement en bois est particulièrement faible : 2,5 t/ha/an, et PNE est comme il se doit, pratiquement nul (voir tabl. 4.5).

Une caractéristique des forêts équatoriales est donc qu'elles se comportent, après quelques décennies, comme des forêts en équilibre. La productivité nette est faite surtout de feuilles et de petit bois ; l'accroissement des troncs n'étant pas plus important que dans des forêts caducifoliées tempérées.

L'autre caractéristique, d'ailleurs capitale, est que, malgré une productivité brute considérable ( $\pm 120$  t/ha), la respiration est telle (haute température nocturne) qu'il ne reste pas grand chose pour la productivité nette ; bien que de biomasse réduite par rapport à celle du bois, les feuilles respirent (surtout de nuit) de manière intense.

Ainsi, si la différence en productivité brute est énorme entre une forêt équatoriale et une forêt tempérée, la différence est bien moins forte en ce qui concerne la productivité nette. Mais répétons que les cas considérés sont voisins du climax. Une forêt jeune et à croissance rapide, du type plantation d'Eucalyptus peut avoir une productivité nette de 50 t/ha/an (KIRA).

Le fait que bien des forêts équatoriales (ou tropicales) sont en équilibre (voisin du climax) permet d'estimer leur productivité par leur biomasse. On peut dès lors estimer (KIRA) que la forêt équatoriale la plus productive est celle de la côte Est de Bornéo, particulièrement arrosée : la productivité brute y atteindrait 150 t/ha/an, pour un index foliaire de 15 ha/ha, et une biomasse aérienne de 493 t.



La pédofaune des forêts équatoriales a été longuement étudiée au Zaïre par MALDAGUE (1970).

La forêt dense équatoriale se présente souvent sous la forme d'une forêt périodiquement inondée (*varzea, igapo* au Brésil) ; la forêt amazonienne, inondée ou de terre ferme, a fait l'objet de nombreuses études écologiques menant à une connaissance de la productivité biologique, laquelle n'est cependant pas encore bien établie (FITTKAU, KLINGE, SIOLI, etc..., synthétisés par PIRES, 1978).

### 3. Cycle des nutriments minéraux (forêt du Ghana) (NYE).

Pour NYE, la somme annuelle des éléments restitués par la litière, le bois mort et le pluviollessivage donne la vitesse du cycle.

Le pluviollessivage de K est extrêmement élevé ; P et Mg sont modérément lessivés. Ca et N sont très peu lessivés. L'extrême mobilité de K est classique.

Le stemflow, récolté sur 12 arbres, par des ceintures d'Al, n'est que de 1 % de la pluviosité totale.

La restitution par décomposition des racines est difficile à estimer. On peut admettre que s'il se produit 2 500 kg de racines par an, il en meurt autant, et que les racines mortes libèrent des quantités égales à celles retenues par les racines nouvellement formées.

Le cycle biologique se présente comme suit (en kg/ha/an) :

	N	P	K	Ca	Mg
retenus	130	8,4	68	168	24
restitués	211	11,0	288	235	63
absorbés	341	19,4	356	403	87

On voit à quel point ce cycle est plus important que dans les forêts tempérées.

### 4. Forêts denses en Côte d'Ivoire

Deux forêts denses de plateau, fort semblables à celle du Ghana, ont été récemment étudiées en Basse-Côte d'Ivoire, par BERNHARDT-REVERSAT, HUTTEL et LEMEE (1970-1978) ; elles sont sempervirentes, à dominance d'*Allanblackia floribunda*, *Dacryodes klaineana*, *Strombosia glaucescens* et *Turraeanthus africana*.

La première (Banco), psammohygrophile, se rattache au *Turraeantho-Heisterietum* de MANGENOT (pluviosité : 2 095 mm/an) ; la seconde (Yapo), pélohygrophile (sol riche en argile), au *Diospyro-Mapanietum* (pluviosité : 1 739 mm/an).

Malgré cette forte pluviosité, le climat présente deux saisons sèches alternant avec deux saisons des

pluies, et la durée de vie des feuilles n'excède guère un an ; l'humidité relative ne descend guère sous 65 % et la température moyenne oscille entre 24 et 28°.

Les sols, ferallitiques sont désaturés et appauvris en argile. Le Ph est inférieur à 5,5.

Le Banco (97 espèces d'arbres) présente, par ha, 265 arbres de circonférence > 40 cm et 66 arbres de circonférence > 120 cm ; surface terrière : 30 m<sup>2</sup>/ha ; indice de surface foliaire (ISF = LAI) = 11-12 ; hauteur des dominants : 29-49 m.

Le Yapo (124 espèces d'arbres) présente, par ha, 427 arbres de circonférence > 40 cm et 68 arbres de circonférence > 120 cm ; surface terrière : 31 m<sup>2</sup>/ha ; hauteur des dominants : 29-49 m.

Le bilan d'eau s'établit comme suit, en prenant 100 % pour les précipitations à découvert :

	Banco	Yapo
égouttement	90 %	77 %
écoulement	1 %	1 %
interception	9 %	22 %
évapotranspiration	54 %	51 %
ET réelle totale	63 %	73 %
drainage	36 %	27 %

La productivité primaire nette, établie par la méthode de sommation est évaluée comme suit :

	t/ha/an	
	Banco	Yapo
Δ B troncs et branches	4,6	4,6
Δ B racines	0,7	0,7
CL feuilles	8,2	7,1
CL fleurs et fruits	1,1	1,1
CL branches	2,6	1,5
PN <sub>1</sub>	17,2	15,0

Les phytomasses s'élèvent à 420-435 t/ha, dont 60 t de racines. Ces diverses valeurs sont celles de forêts se rapprochant de leur climax. Le temps de résidence de la litière est de 9-11 mois, ce qui a été retrouvé au Ghana et au Nigéria. Les quantités de Carbone incorporées au sol sont en t/ha : 170 pour Banco, 70 pour Yapo.

Les cycles annuels courants des nutriments minéraux sont les suivants, pour le Banco :

	K	Ca	Mg	N	P
pluviollessivage	60	23	34	60	1,5
restitution	28	57	44	161	9,8
réention	7	12	6	13	1,0
absorption	95	92	84	234	12,3

Il y a dans le sol 6 500 kg N/ha, pour 1 370 kg N/ha stockés dans la biomasse ; le rapport de 4 est beaucoup plus faible que dans les autres types forestiers, ce qui est à mettre au compte d'une nitrification ultra-rapide et totale.



### 3. - La forêt de résineux à aiguilles (conisilve, « taïga »)

#### 1. Structure et liens trophiques

Les forêts de Conifères couvrent d'immenses étendues dans la partie boréale du Nouveau et de l'Ancien Monde ; elles forment également des étages de végétation sur les montagnes tempérées. En Euro-Sibérie, l'immense taïga relaie l'aestisilve vers le Nord (ou vers le sommet des montagnes), là où le climat devient défavorable aux essences feuillues caducifoliées, c'est-à-dire que les étés sont trop courts et les hivers trop longs.

En moyenne, il y a moins de 120 jours où la moyenne journalière de la température dépasse 10° et la saison froide dure au moins 6 mois. Les précipitations se font surtout sous forme de neige. L'hiver le sol peut être gelé sur une profondeur de 50 à 85 cm et n'est entièrement dégelé qu'en été. Les sols appartiennent au groupe des podzols.

Les arbres appartiennent surtout aux genres *Picea*, *Pinus* et *Abies*, et sont en forme de bonnets d'astrologues très allongés. Leur hauteur moyenne est de 20-25 m. Les feuilles en aiguilles vivent plusieurs années (chez *Pinus* jusque 9-10 ans, chez *Picea* jusque 11 ans), sauf chez *Larix* qui est caducifolié. Les Lichens épiphytes et notamment les Usnéacées en barbes pendantes peuvent être fréquents sur les branches mourantes. La strate au sol peut se diviser en une strate herbacée et une strate muscinale qui peuvent être toutes deux continues. Elle comporte une végétation frugale liée à l'épaisse couche de mor, et où abondent des espèces des genres *Vaccinium*, *Calamagrostis*, *Lycopodium*, *Pyrola*, *Oxalis*, *Maianthemum*, *Polytrichum*, *Sphagnum*, etc...

La litière, épaisse (50 t/ha), se décompose lentement en donnant un mor épais, qui libère des acides fulviques agressifs, produisant l'horizon gris cendré lessivé du podzol (voir p. 184). Les racines des arbres, se développent superficiellement dans cette assise nourricière et présentent nécessairement des mycorrhizes ectotrophes (nombreux chapeaux de Basidiomycètes en sous-bois).

Les *Pinus*, à enracinement plus profond, colonisent les endroits plus secs et peuvent présenter une strate au sol réduite à des Lichens (*Cladonia*, *Cetraria*). Dans les zones plus froides dominent les Mélèzes, à aiguilles caduques (2,3.10<sup>6</sup> km<sup>2</sup> de forêts de *Larix dahurica* en Sibérie).

La pédoflore proprement dite est extrêmement riche en Champignons. La pédofaune est abondante, mais surtout composée de micro-arthropodes parmi lesquels les Oribatides dominent ; les Lombrics sont peu abondants et diminuent au fur et à mesure que

progressent une podzolisation dont leur rareté est d'ailleurs responsable.

Un recyclage continu du couvert végétal, est assuré par la reconstitution constante de clairières par l'action des tornades ou des incendies naturels.

La taïga présente une faune très variée de Vertébrés. Les plus grands sont l'Élan (moose), le Wapiti et autres Cervidés ; le Caribou établit la liaison avec la toundra ; le Lièvre à pattes neigeuses, le Coq de bruyère (grouse) dépendent des strates herbacées ou des feuillus ; les graines des Conifères sont une nourriture abondante pour de nombreuses espèces d'Écureuils, Sciuroptères et Oiseaux (tarins, bec-croisés du genre *Loxia*, etc.). Les baies des *Vaccinium*, *Maianthemum*, etc., sont aussi une nourriture abondante pour de nombreux frugivores.

Comme carnivores principaux : les Lynx et les Loups.

Plus encore que les feuillus, les Conifères sont particulièrement sensibles aux Insectes phytophages qui consomment leurs feuilles ou leurs tissus corticaux : les invasions de défoliateurs peuvent entraîner la mort de peuplements tout entiers ; parmi les Chenilles de Lépidoptères, la Nonne (*Lymantria monacha* L.) peut ainsi faire d'énormes ravages dans les peuplements de *Picea* ; la Fidonie du Pin (*Bupalus piniarius* L.) s'attaque de même au Pin sylvestre, et la processionnaire du Pin (*Thaumetopoea pityocampa* SCHIFFERM) au Pin maritime. Un Hyménoptère, le Lophyre du Pin (*Diprion Pini* L.) s'attaque de préférence au Pin sylvestre, et ses invasions sont célèbres. Les Conifères sont également très sensibles aux attaques des *Scolytes* ; ces insectes n'agissent pas seulement par leur action directe sur le cambium et le liber, mais ils sont les vecteurs de nombreux Champignons parasites.

Les attaques de ces parasites sont encore accrues si les arbres sont affaiblis par la pollution atmosphérique. Le milieu abiotique peut ainsi avoir une importance considérable sur le degré d'invasion par les parasites. Une excellente démonstration du phénomène est faite par les remarquables études des « forestiers allemands » (SCHLENKER 1969, SCHONHAR 1969 et 1971, etc.) sur la « pourriture rouge » de *Picea abies*. Cette maladie, *Fomes annosus*, qui s'attaque au bois de cœur de *Picea*, et le fait pourrir, a envahi les plantations établies en dehors de l'aire naturelle de l'espèce (altitudes plus basses), surtout sur d'anciens champs ou prairies à statut minéral élevé (CaCO<sub>3</sub> est particulièrement favorable) ; il se pourrait que ce statut provoque une déficience en Mn particulièrement propice à l'attaque du Champignon : sur les sols profonds, plus ou moins riches, *Fomes* est accompagné d'*Armillaria mellea* ; sur les limons podzolisés, l'attaque est faible : *Fomes* est presque entièrement remplacé par *Polyporus abietinus*.

Les phytophages destructeurs sont, heureusement pour l'avenir de l'écosystème, le premier niveau d'une chaîne de prédateurs ; de nombreux zoophages sont là pour contrôler leur population. GRISON et JACQUIOT (1964) ont par exemple établi le rôle respectif des prédateurs de *Diprion pini* qui avait envahi, en 1963-64, 60 à 90 % des peuplements de Pins sylvestres de la forêt de Fontainebleau. Au cours de l'hiver 1963-64, 60 à 90 % des cocons furent vidés de leur contenu par les Rongeurs et les Oiseaux ; dans les cocons intacts, la mortalité était énorme (75 à 90 %), parce que les nymphes étaient parasitées par des Ichneumonides et des Champignons entomophages. Au printemps, les larves, encore assez nombreuses, furent à nouveau décimées par les Ichneumonides et les Tachinides ; les œufs des quelques rares adultes ayant pu se développer furent presque tous dévorés par des Insectes oophages. Ainsi, l'invasion était conjurée en peu de temps.

## 2. Productivité et biomasses

Le biome « Conisilve » est en principe très productif : les arbres toujours verts peuvent photosynthétiser pendant toute l'année, et la surface foliaire est considérable ( $\pm 16$  ha/ha).

Cependant, de très grandes différences sont dues à un énorme étalement du biome en latitude : dans les zones respectivement boréales ou montagnardes, la basse température de l'hiver est d'autant moins propice qu'on se rapproche soit du cercle polaire, soit des hautes altitudes.

C'est pourquoi on est assez déçu par la taïga. RODIN et BAZILEVIC donnent, pour les forêts de *Picea abies* des divers types de taïga, les chiffres moyens suivants :

	Biomasse t/ha	PN1 t/ha
Taïga du Nord . . . . .	100	4,5
Taïga centrale . . . . .	260	7,0
Taïga du Sud . . . . .	330	8,5

Pour des forêts parvenues à maturité, vers les 40 ans, la productivité passe par un pic, qui peut, sur bon sol, atteindre 10,5 t/ha/an dans la Taïga centrale et 20 t/ha/an dans la Taïga du Sud.

KOLLI (1971) donne, pour la productivité d'une forêt de *Picea abies* de 80 ans, sur bon sol près de Tartu en Esthonie, la valeur de 14 t/ha/an pour une biomasse de 300 t (\*) ; c'est une bonne moyenne pour la zone tempérée à hivers moins rigoureux : les chiffres sont très voisins de ceux d'une plantation de bonité moyenne de l'Ardenne belge (tableau 4.13) et de

55 ans d'âge, dont la productivité (sans bois mort) est de 15,1 t/ha/an.

La fig. 4.50 montre d'ailleurs que le chiffre de 14 t/ha/an est aussi celui des plantations de *Picea* de bonité I en Allemagne centrale ; mais déjà pour la classe de bonité III, cette productivité tombe à 9,5 t/ha/an.

Grâce à leur frugalité, les Pins colonisent des sols extrêmement pauvres, où ils sont rejetés par la concurrence (voir p. 31) ; la productivité primaire nette des Pinèdes naturelles est dès lors très faible ; en Allemagne, 9 t/ha/an pour les pinèdes de *Pinus sylvestris* de bonité 1, 5 t/ha/an pour les pinèdes de bonité 3 ; mais que l'on ajoute des engrais (surtout Phosphates), ou que l'on plante des Pins sous des climats et sur des sols favorables, et alors, on voit monter en flèche la productivité.

C'est ainsi que *Pinus radiata*, arbre médiocre de la Californie, introduit dans les régions tempérées chaudes de l'hémisphère S (Australie, Nouvelle-Zélande, Afrique du Sud, Chili) y est devenu un *arbre miracle*, de productivité prodigieuse.

Au Chili, dans la « zone générale » à sols normaux, la masse de bois utilisable atteint, à l'âge de 26-30 ans, la valeur moyenne de 403 t/ha ; ceci correspond à un accroissement des troncs de 31 m<sup>3</sup>/ha/an (14,7 t/ha/an), ce qui représente 8 fois l'accroissement des forêts naturelles ; dans certaines situations favorables, l'accroissement annuel moyen des troncs atteint 45 m<sup>3</sup>/ha/an (21,5 t/ha/an) (MATTE 1971).

En Nouvelle-Zélande, la productivité primaire nette de *Pinus radiata* est de 24 t et de 45 t/ha/an, respectivement pour les plantations de qualité II et I, ce qui correspond à une productivité économique de 25-50 m<sup>3</sup>/ha/an de bois utilisable. Que l'on compare à cela la productivité des forêts naturelles correspondantes, à *Nothofagus truncata*, qui sont aussi sempervirentes : productivité primaire nette = 9 t/ha/an ; productivité économique : 3 m<sup>3</sup>/ha/an (WILL, 1959).

Des « Conisilves » diverses existent en climat tempéré ou chaud (U.S.A., Japon) ; pour leur productivité, voir tableau 4.5 et WHITTAKER, 1966.

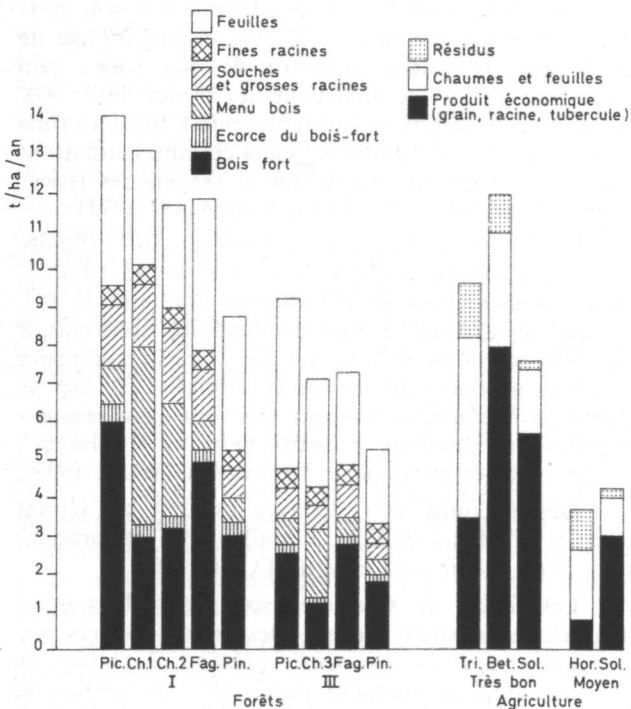
Les forêts de Conifères sont aussi fréquentes sous climat méditerranéen ; elles paraissent très peu productives : *Pinus halepensis* présente 3 classes de productivité ; la première, rare, sur sols fertiles, a, à 75 ans, une productivité en bois fort de 4 m<sup>3</sup>/ha/an ; la seconde, de 3 m<sup>3</sup>/ha/an ; la troisième, la plus fréquente, de 1,5 m<sup>3</sup>/ha/an (PARDE 1957).

En Europe occidentale, les plantations de Pin sylvestre ont fait l'objet d'études détaillées d'OVINGTON (1962) et d'EHWALD (1957) (voir fig. 4.50).

(\*) Sans bois mort.

En Grande-Bretagne, la productivité biologique totale (herbacée comprise) augmente rapidement dans le jeune âge et passe par un maximum de 22 t/ha/an à l'âge de 20 ans ; cette productivité considérable due en partie à une strate au sol abondante est maintenue jusqu'à 35 ans d'âge, puis décline ; au-delà, la productivité moyenne de 13 t/ha/an est essentiellement due aux arbres ; elle correspond aux normes d'exploitation (OVINGTON), et comporte environ 8 t de bois, et 5 t de feuilles, cônes, racines, etc...

La principale « usine à bois » de l'Europe occidentale est la « forêt » de Pins maritimes (*Pinus pinaster*) établie dans le triangle des Landes de Gascogne, entre l'océan atlantique et les vallées de l'Adour et de la Garonne (surface : un million d'ha). D'après DECOURT et LEMOINE (1969) et LEMOINE (1971), la pinède landaise a un accroissement moyen (en volume de bois fort sur écorce) maximal entre 40 et 45 ans ; il s'échelonne entre 13,4 m<sup>3</sup>/ha/an pour la classe 1 (hauteur des dominants = 28,6 à 62 ans) et 3,5 m<sup>3</sup>/ha/an pour la classe 5 (hauteur des dominants : 15,4 m à 62 ans).



**Fig. 4.50** Productivité primaire nette comparée de différents types de peuplements forestiers et de quelques grandes cultures agricoles (d'après Ehwald, 1957 et Duvigneaud, 1971). I et III, classes de bonité en Allemagne, pour *Fagus*, *Picea* et *Pinus*. Chênaies (Ch) de Belgique.

Pic = *Picea abies* ; Ch = *Quercus robur* et *petraea* ; Fag. = *Fagus sylvatica* ; Pin = *Pinus sylvestris* ; Tri = *Triticum vulgare* ; Bet = *Beta vulgaris* ; Sol = *Solanum tuberosum* ; Hor = *Hordeum vulgare*.

L'accroissement courant est maximal entre 24 et 28 ans : de 5,2 m<sup>3</sup> pour la classe 5 à 19,8 m<sup>3</sup> pour la classe 1. En prenant 15 m<sup>3</sup> pour une bonne pinède à l'état mûr, on obtient une productivité de bois de 7,8 t/ha/an ; en ajoutant 4 t de feuilles, inflorescences et cônes, 1 t de branches et 1,2 t de racines, on obtient une productivité primaire biologique de 14 t/ha.

### 3. Les forêts et les plantations de *Picea abies* en Europe

Le *Piceetum* de l'Europe est la biogéocénose forestière la plus étendue et la plus exploitée de ce continent. Des résultats provenant du PBI, il apparaît :

- que dans les zones les plus froides, le *Piceetum* produit surtout des feuilles ; la productivité des troncs et rameaux est fort réduite ; celle des Mousses (*Hylocomium*, *Polytrichum*) peut dépasser 1 t/ha/an ;
- que la productivité est plus forte s'il arrive à l'Épicea de pousser sur des sols à mull (plus riches), alors qu'essence très frugale il caractérise des podzols très pauvres ;
- que l'introduction de *Picea* dans des climats plus cléments (climat atlantique de la Belgique ou de la Suède par exemple), augmente considérablement sa productivité biologique. Ce qui explique que cette productivité biologique augmente du Nord au Sud, et surtout d'Est en Ouest.

La productivité du bois fort (productivité moyenne, productivité courante) a depuis longtemps fait l'objet de très nombreuses mesures effectuées par les forestiers d'Europe occidentale ; des tables dendrométriques ont été établies.

Pour chaque classe de productivité (*bonité*) et pour chaque période de 5 ans, les tables donnent entre autres, compte tenu des éclaircies, la *productivité annuelle du bois fort*, en m<sup>3</sup> ; par exemple, pour l'Ardenne, DELVAUX distingue (1976), pour une pessière de classe II (hauteur des dominants : 27 m à 60 ans) une productivité annuelle :

entre 25 et 30 ans : 22,4 m<sup>3</sup>/ha = 10,5 t/ha,  
entre 40 et 45 ans : 18,8 m<sup>3</sup>/ha = 8,8 t/ha,  
entre 70 et 75 ans : 13,8 m<sup>3</sup>/ha = 6,5 t/ha,  
entre 85 et 90 ans : 12,4 m<sup>3</sup>/ha = 5,8 t/ha.

Les cycles des nutriments minéraux peuvent varier très fortement avec l'âge, passant rapidement par un maximum d'intensité à l'âge du perchis ( $\pm$  38 ans) en s'abaissant ensuite progressivement ; voici, d'après REMEZOV pour des *Piceetum* au N de Moscou, en conditions semblables, les valeurs d'absorption de N et K, en kg/ha/an :

	N	K
24 ans	16	6
39 ans	61	48
60 ans	38	19
72 ans	32	14
93 ans	28	8

Les polynutriments ont été étudiés dans de nombreux *Piceetum* d'âge moyen en Europe.

Ca et Mg sont absorbés en fonction de leur quantité dans le sol (*consommation de luxe*) ; pour Ca, les valeurs moyennes varient de 40 à 100 kg/ha/an, pour Mg, de 4 à 12 kg/ha/an, pour K, de 20 à 60 kg/ha/an, pour N, de 40 à 90 kg/ha/an. Les différences sont en partie dues au climat. A l'Est, les *Piceetum* d'U.R.S.S. et les plantations de *Picea* de la R.D.A. ont des cycles peu importants, sauf dans les cas particuliers où, comme en Esthonie, on trouve des forêts d'Épicéa sur roches-mères calcaires avec sols de rendzina, sols bruns forestiers et sols bruns lessivés (Ca : 200 ; Mg : 53 ; N : 125).

A l'Ouest, où l'Épicéa est planté pour sa très haute productivité, les cycles sont aussi très intenses, (fig. 4.48) et rejoignent ceux de la Hêtraie établie sur même sol. L'absorption de N approche 100 kg/ha/an, celle de K est de l'ordre de 55 kg/ha/an.

Comme dans le *Fagetum*, les sulfates abondent dans les eaux d'égouttement et d'écoulement ; font-ils partie d'un cycle biologique important, où proviennent-ils d'une atmosphère polluée ? Le problème est grave, car une grande partie des sulfates percole jusqu'aux nappes aquifères, entraînant certains cations échangeables, et en acidifiant, appauvrissant et podzolisant le sol.

Les oligoéléments ont été étudiés à Mirwart par DENAEYER-DE SMET ; en raison de l'acidité du sol, Mn est absorbé en énormes quantités, se comportant comme un polyélément dont l'absorption atteint 33 kg/ha/an.

Les écorces des troncs, branches et rameaux et les fines racines des *Picea* sont particulièrement riches en Zn, mais aussi en Cu, Pb, Fe et Cd.

Des différences importantes avec la Hêtraie (*Fagetum*) apparaissent dans les cycles de Zn et Pb. L'absorption de Zn est 3 fois plus élevée dans le *Piceetum*, mais on sait que les Conifères sont des accumulateurs de Zn (les géologues utilisent cette propriété dans la prospection biogéochimique). Les différences les plus importantes se manifestent dans le cycle de Pb : l'« absorption » annuelle de cet élément toxique est 5 fois plus élevée dans le *Piceetum* que dans le *Fagetum*. Il paraît bien cependant qu'il ne s'agit pas d'absorption, mais de *captation* de Pb atmosphérique par les écorces des rameaux et branches périphériques.

On a vu (fig. 4.8) qu'une particularité des forêts toujours vertes de *Picea* est la très forte interception des précipitations annuelles. Bien plus que le *Fagetum*,

le *Piceetum* réduit le drainage, et de là l'alimentation des nappes et des sources.

#### 4. - Autres écosystèmes forestiers

1. Il existe dans la biosphère bien d'autres écosystèmes forestiers que ceux qui viennent d'être passés en revue. Particulièrement importantes en qualité et étendue sont les forêts tropicales. Mais une grande confusion règne à leur sujet du fait de l'utilisation abusive du mot « *tropical* », que nous avons dénoncée, sans succès, dans un symposium de l'U.N.E.S.C.O. (DUVIGNEAUD, 1971).

On confond, sous le terme général de « forêts tropicales » :

a) les *forêts équatoriales*, souvent sempervirentes et à croissance continue, de phytomasse et  $PN_1$  élevées à très élevées ;

b) les *forêts tropicales*, généralement caducifoliées et à croissance discontinue, à cause de l'existence d'une saison sèche efficace plus ou moins longue, de phytomasse et  $PN_1$  médiocres.

Ainsi, on ne peut perdre de vue l'existence des « *Hiemisilves* » et « *Spinisilves* », largement répandues à la surface des continents, mais encore peu étudiées au point de vue écosystémique.

2. Par contre, la forêt la plus étudiée à ce point de vue est sans doute la *forêt lucidophylle* japonaise et chinoise, forêt feuillue sempervirente à feuilles coriaces et brillantes (*laurisylve*) des climats tempérés chauds de l'Asie orientale. Le  $PB_1$  japonais en a fait une étude intensive, mais la place nous manque pour la développer ici (voir cependant fig. 4.21 pour le recyclage du Carbone).

$PB$  est d'environ 53 t/ha/an ;  $PN_1$  varie de 18 à 25 t/ha/an avec une chute de litière considérable : 8,9 t/ha/an dont 4,2 t de feuilles. Les cycles des nutriments minéraux sont très voisins de ceux des forêts caducifoliées européennes.

3. Les *forêts sclérophylles et maquis du type méditerranéens* (*Durisilvae*) sont très régulièrement distribuées en bandes plus ou moins larges dans deux ceintures parallèles à l'équateur, l'une au N entre 30° et 40° de latitude N, l'autre au S, aussi entre 30° et 40° de latitude S :

- forêts de Chênes-verts et de Chênes-lièges, maquis et garrigues, vergers d'Oliviers ceinturant le bassin méditerranéen ;
- Chaparals de Californie ;
- Fynbos d'Afrique du Sud ;
- forêts d'Eucalyptus de l'Australie, etc...

D'après de nombreuses données établies par LOS-SAINT et RAPP (1971) pour des forêts de Chênes verts (*Quercus Ilex*) et leur garrigue de dégradation à Kermès (*Quercus coccifera*), on peut établir :

- pour la forêt sclérophylle développée ; phytomasse de l'ordre de 250 à 350 MS/ha, dont 4,5 t de feuilles de première année et 2,5 t de feuilles de seconde année ;  $PN_1$  de 7-10 t/ha/an ; matière organique du sol de l'ordre de 100 — 200 t/ha ;
- pour la garrigue ( $\pm$  maquis) sclérophylle : 20 à 40 t MS/ha, dont 4-6 t de feuilles ;  $PN_1$  : 3-4 t MS/ha/an.

## 5. - Biomasse et productivité primaire des forêts du globe

Nous avons aussi passé en revue les principaux écosystèmes forestiers existant dans la biosphère.

On trouvera des données sur leur biomasse et leur productivité tout au long de ce qui précède, et particulièrement au tableau 4.5, et encore à la fig. 4.50.

La productivité primaire nette de l'écosystème forêt est une question très discutée. On a trop souvent confondu productivité biologique et productivité économique (troncs et branches jusqu'à un diamètre de 7 cm) ; d'autre part, on ne possède guère de valeurs précises quant à la biomasse des racines et à leur productivité. Enfin, les forestiers mesurent généralement la biomasse et la productivité en volume, alors que les écologistes expriment ces valeurs en poids sec (t/ha, g/m<sup>2</sup>) ou en kcal.

La fig. 4.50 permet de comparer entre eux quelques types importants d'écosystèmes forestiers et agricoles en Europe occidentale. On y voit que les forêts bien gérées égalent ou dépassent en productivité des cultures de céréales, pomme de terre, ou bette-

rave. On voit aussi que les forêts de *Picea* ou de feuillus sont nettement plus productrices que celles de *Pinus* ; cependant, en ce qui concerne le bois fort, les chênaies viennent en queue.

WHITTAKER et LIKENS (1972) ont estimé comme suit la productivité des grands types de forêts du globe (pour plus de détails, voir tableau 4.16).

	Surface 10 <sup>6</sup> km <sup>2</sup>	$PN_1$ t/ha/an	Productivité mondiale 10 <sup>9</sup> t/an
Forêts boréales (taïga)	15	8	12
Forêts tempérées . .	11	13	14,3
Forêts claires tropicales . . . . .	6	12	7,2
Forêts équatoriales .	11	22	24,2
Total . .	43		57,7

Il est toutefois difficile d'aboutir à un chiffre précis sauf si on considère les productivités potentielles, parce que les forêts âgées (et surtout climax) produisent beaucoup moins que les forêts jeunes (surtout plantations d'essences exotiques).

Il nous paraît que le chiffre approximatif de 13 t/ha, soit 56.10<sup>9</sup> t pour la planète, puisse être actuellement retenu pour la productivité mondiale annuelle des forêts. Cette productivité mondiale est supérieure à celle de l'Océan, bien qu'il s'agisse d'une surface 10 fois plus petite.

Ainsi s'éclaire la position clé des forêts dans la productivité primaire de la biosphère.

# 10. L'écosystème prairie. Le saltus.

## 1. - Introduction

Nous désignerons par « prairie » tout biome ou écosystème en grande partie ou totalement dépourvu d'arbres, et couvert d'une formation basse, continue, où les Graminées dominent. Cette formation se décompose en divers types dont les principaux sont les *Duriprata* (steppes, pelouses ou savanes dont la dureté des feuilles est assurée par l'abondance de tissus mécaniques et d'épidermes silicifiés à cuticule épaisse) et les *Molliprata* (*Sempervirentiherbosa*) : prés toujours verts à feuilles érigées grâce à leur turgescence (tissus mécaniques peu abondants).

Ces divers types de prairies sont-ils naturels ou anthropogènes ? La thèse intermédiaire est la plus vraisemblable : à l'origine, les formations herbeuses auraient couvert des surfaces limitées (« clairières » forestières impropres à la croissance des arbres parce que à sol trop pauvre, trop sec ou trop asphyxiant), qui se seraient progressivement élargies, aux débris de la forêt, à la suite d'actions humaines très variées : fer (défrichement), feu et dent des animaux domestiqués. Les hommes primitifs ont dû accélérer le phénomène dans des zones immenses où ils désiraient développer des territoires de chasse : si la phytomasse des steppes et savanes est réduite par

rapport à celle des forêts originelles substituées, la zoomasse des grands herbivores est, par contre, fortement augmentée.

Les prairies tempérées ont pour la plupart été créées par l'homme pour l'élevage du gros bétail.

## 2. - Steppes et savanes (*duriprata*)

### 1. Structure

A première vue, l'écosystème prairie paraît moins stratifié que l'écosystème forêt. En fait, il l'est tout autant dans l'espace, et souvent plus dans le temps : les nombreux aspects saisonniers de certaines steppes, que l'on dit « saturées phénologiquement », sont bien connus ; on distingue ainsi jusque 11 phénophases successives dans le développement annuel des prairies et steppes de l'U.R.S.S.

La phytocénose comporte en principe deux strates aériennes, une strate au sol, et deux strates racinaires.

*La strate aérienne supérieure* est faite des chaumes des Graminées, elle peut aussi comporter des touffes de Dicotylédones suffrutescents.

*La strate aérienne inférieure* comporte les feuilles de base des Graminées dominantes, qui se développent en touffes cespitueuses plus ou moins espacées ; et toute une série d'espèces qui y sont mêlées ; celles-ci peuvent être des plantes à rhizomes et à bulbes, qui constituent souvent des phases vernalles.

*La strate au sol* comporte des plantes à rosettes (qui seront favorisées lors du pâturage ou du fauchage), des Mousses, Lichens et Algues diverses. Les Cyanophycées peuvent être particulièrement abondantes.

Cette phytomasse aérienne doit être séparée entre une biomasse proprement dite de parties vertes (**feuillage**), et une nécromasse de feuilles et chaumes desséchés encore attachés aux plantes-mères (« **mulch** ») et se transformant progressivement en **litière** et en humus.

Dans le sol, les racines se renouvellent rapidement, mais les parties mortes constituent un important humus noir, qui peut colorer le profil du sol sur une grande profondeur (« terres noires », chernozems).

D'ailleurs, dans l'écosystème prairie une partie importante de la productivité de surplus est dirigée vers les organes souterrains, dont la biomasse est souvent beaucoup plus élevée que celle des organes aériens. Ainsi, la prairie offre aux consommateurs d'ordres divers et aux décomposeurs un cadre stratifié de diversité inégalée où l'on ne reconnaît généralement que trois grandes strates de consommateurs et décomposeurs :

— la strate herbicole (ou hypergaion),

— la strate au sol (ou épigaion),  
— la strate souterraine (ou hypogaion).

**L'hypogaion**, qui peut s'enfoncer, en même temps que les racines des plantes, jusque environ 2 m de profondeur, est surtout caractérisée par les terriers de très nombreux Mammifères, principalement Rongeurs. Certains de ces animaux très adaptés et très transformés, vivent uniquement sous terre, creusant des tunnels pour se procurer bulbes, rhizomes et racines ; d'autres sont larvivores.

Les terriers sont aussi utilisés par des animaux appartenant aux strates aériennes ; certains les utilisent pour faire leur nid.

Dans la prairie américaine, le Crotale vert poursuit le Chien de prairie dans ses terriers.

Parmi les invertébrés, les Fourmis sont particulièrement abondantes dans le sol de la prairie, et de nombreuses Araignées y creusent également leurs terriers. Par contre, les Lombrics sont moins abondants que dans la forêt ou la prairie permanente.

**L'épigaion** comporte les animaux se nourrissant de la litière. Il comporte aussi des animaux qui vivent sur le sol mais se nourrissent du feuillage de la strate herbacée ; à côté de nombreux Insectes, comme les Sauterelles, ou de petits Rongeurs, comme les Campagnols (*Microtus*) et les Hamsters, se situent dans cette catégorie de grands Herbivores coureurs de la prairie, qui à part les grands Oiseaux coureurs (Autruches d'Afrique, Nandous d'Amérique du Sud et Émeus d'Australie) sont essentiellement des Mammifères à sabots ; il y a enfin les grands Carnassiers.

ALLEE et al. (1949) attribuent à ces grands animaux des actions biotiques très importantes :

a) Présence de prédateurs en quantité suffisante (surtout Mammifères coureurs du type Chat ou du type Chien, chassant isolés ou en bandes), pour assurer l'équilibre herbe ↔ herbivores ↔ carnivores, équilibre nécessaire au maintien de l'écosystème.

b) Contribution, par leurs excréments, au développement d'un milieu nouveau alimentant des myriades de Bactéries, Acariens, et Insectes coprophages, point de départ d'un important réseau trophique. Certains Coléoptères (ex. *Geotrupes*) et Diptères (ex. *Sarcophaga*), pondent leurs œufs sur le fumier (en place, ou transporté sous forme de boulettes) qui alimentera plus tard les larves, qui alimenteront des prédateurs, etc.

Cet extraordinaire réseau trophique de coprophages s'adapte aujourd'hui aux excréments du bétail domestique lorsque celui-ci remplace les ongulés sauvages : le bétail produit 26 kg d'excréments par 500 kg de poids vif par jour ; on peut estimer à 250 kg la biomasse fraîche d'un ongulé moyen de la prairie ; cet ongulé rejette ainsi environ 13 kg d'excréments

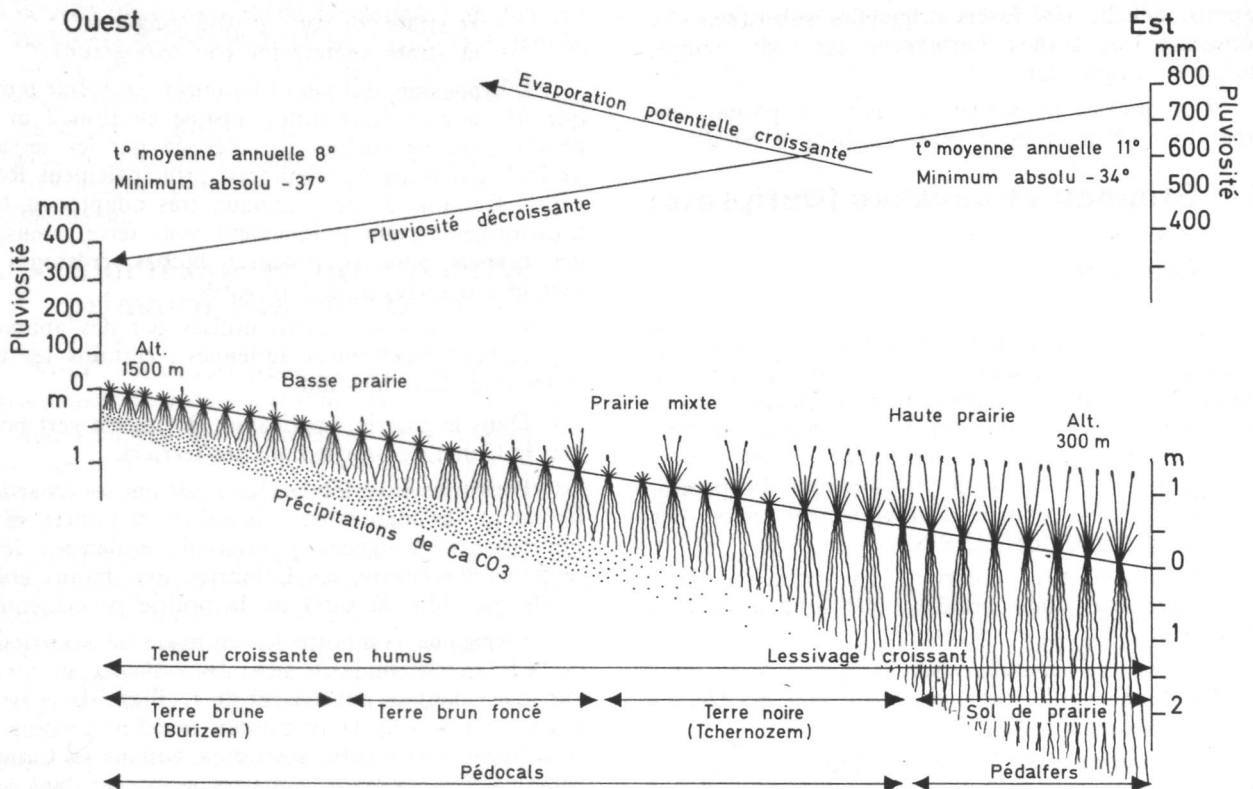


Fig. 4.51 La prairie américaine et ses trois principaux types (d'après Walter, 1970).

par jour. Or, la charge de la prairie américaine a été de 1 bison par 8 ha ; cela donne au moins 1 kg d'excréments/ha/jour, c'est-à-dire 365 kg/ha/an ; les coprophages du fumier de Bison se nourrissent aujourd'hui du fumier de Vache dans les grandes prairies américaines.

On peut estimer que la moitié des bousats alimente le réseau des coprophages et qu'il reste environ 150 kg/ha recyclés dans l'humus et servant à réalimenter les végétaux en N.

L'hypergaion habite, et en même temps se nourrit de la strate herbacée, qui, haute de 20 à 200 cm, comporte : feuilles, tiges, fruits et graines ; suivant l'espèce et la saison, ce matériel est tendre ou durci.

On y trouve surtout des Invertébrés macroscopiques, Punaises, Coléoptères, larves de Lépidoptères, Mollusques, au nombre moyen de 1 000 ind./m<sup>2</sup>.

La structure de l'écosystème et son fonctionnement se compliquent du fait que de nombreux animaux changent de régime alimentaire et de lieu d'habitat au cours de l'année.

## 2. Biomasse et productivité des steppes

On possède un certain nombre de données, d'une part sur la prairie américaine, d'autre part sur la steppe russe.

**1) L'immense prairie nord-américaine** s'étend d'Est en Ouest, sur plus de 1 000 km, depuis la zone planétaire des forêts caducifoliées, jusqu'à des altitudes de l'ordre de 1 500 m ; en même temps qu'augmentent d'E en O la continentalité et l'altitude, la pluviosité diminue et l'aridité augmente, de sorte que l'on observe le long de ce gradient, une chute progressive de biomasse à laquelle correspondent en gros trois types de prairies (fig. 4.51) :

1. La haute prairie ou la prairie d'herbes longues, où dominent au Nord, des *Stipa* (*Stipa comata*) et plus au Sud des *Andropogon* à caractère plus tropical (*A. scoparius*, *A. gerardii*).
2. La prairie mixte.
3. La basse prairie ou prairie d'herbes courtes, dont les Graminées les plus typiques sont *Bouteloua gracilis* et *Buchloe dactyloides*.

Il s'agit là, en somme, d'un immense biome, complexe d'écosystèmes dont les éléments de liaison sont principalement le Bison (*Bison bison*), l'Antilope à cornes fourchues (*Antilocapra americana*), le Blaireau (*Taxidea taxus*) et plusieurs espèces de Serpents ; parmi les Graminées, des *Stipa*, *Koeleria*, *Agropyrum*, *Bouteloua*, etc.

La prairie haute, à *Andropogon*, a été étudiée sous tous ses aspects dans le Missouri (KUCERA, DAHLMAN et al., 1962, 1965, 1967) et la fig. 4.52



rassemble les données importantes concernant la biomasse et la productivité (lors de l'année 1962).

On voit qu'au sortir de l'hiver, la prairie ne comporte au-dessus du sol que des parties mortes, mulch et humus provenant des années précédentes : 8,9 t/ha en tout ; sous le sol, il y a 14,8 t de rhizomes (4,8 t) et racines (10 t) de l'année précédente.

Vient le printemps, puis l'été : des feuilles nouvelles poussent, dont certaines d'ailleurs se dessèchent avant que soit atteint le pic de biomasse : si on ajoute cette mortalité, évaluée par pesées successives au cours de la saison, au pic de biomasse, on obtient la productivité aérienne : 5,3 t/ha ; en pesant les rhizomes et racines formés au cours de la saison, on obtient respectivement 1,8 t et 3,7 t, ce qui fait, pour finir, une productivité annuelle totale de 10,8 t/ha (10,2 t sans les éléments biogènes). Cette valeur est trop faible, car les racines et rhizomes sont vivaces (ils vivent encore 4 ans), et reçoivent une partie des assimilats ; ce qui explique que, au cours de la saison, la perte de poids des racines et rhizomes de plus d'un an n'est que de 12 %, tombant de 14,8 à 12,5 t/ha. En admettant une mortalité de 30 %, il ne devrait rester environ que 10 t ; les racines ont donc reçu environ 12,5 t — 10 t = 2,5 t d'assimilats ; en prenant 2 t, la productivité souterraine totale paraît donc proche de :

$$1,8 + 3,7 + 2 = 7,5 \text{ t/ha/an}$$

et la productivité primaire nette totale de la prairie est donc d'environ 5,3 t + 7,5 t = 12,8 t/ha/an (\*).

L'année 1962 fut mauvaise et pour obtenir une valeur moyenne, il convient d'augmenter tous les chiffres de 20 %.

L'action du feu change les données. Dans la même prairie du Missouri, KUCERA et ERENREICH ont observé, en 1960, qu'une parcelle non brûlée avait une productivité aérienne de 5,9 t/ha, dont 0,65 t

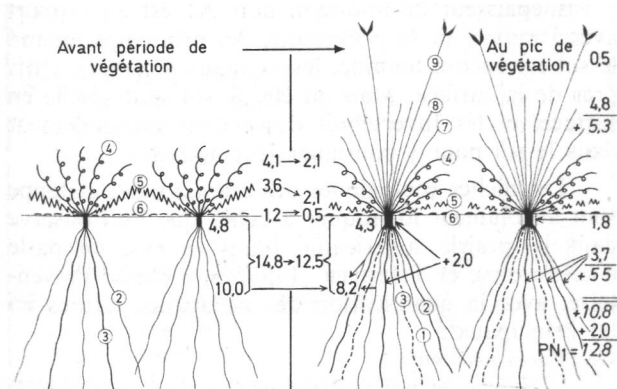


Fig. 4.52 La Prairie Américaine à *Andropogon* du Missouri, au début du printemps et au pic de végétation.

1. Racines nouvelles ; 2. Racines vieilles vivantes ; 3. Racines vieilles mortes ; 4. Mulch d'un an ; 5. Mulch de 2-3 ans ; 6. Humus ; 7. Feuilles de l'année mourantes ; 8. Feuilles de l'année ; 9. Chaumes.

de chaumes fleuris, alors qu'une parcelle voisine, brûlée l'année précédente, avait une productivité aérienne de 12,7 t/ha, dont 4,3 t de chaumes fleuris.

Ceci est général pour toutes les végétations prairiales : l'année qui suit le feu est marquée par une exubérance du développement des inflorescences, qui augmente la productivité biologique.

Dans la haute prairie américaine, la biomasse atteint ainsi de 20 à 30 t/ha, dont plus ou moins les 75 % se trouvent sous la surface du sol, et reçoivent plus de 50 % des assimilats. L'efficacité photosynthétique est d'environ 1,2 % des R.P.A. annuels, ce qui n'est pas mal.

En ce qui concerne la productivité secondaire, de nombreux écologistes ont concentré des études sur une prairie basse (Old Field) du Michigan, à *Poa compressa*, dont la biomasse (et productivité) aérienne est d'environ 3-4 t/ha/an, et dont la productivité en racines (de 2 à 10 t/ha/an selon les auteurs), aboutit à une biomasse de 8 à 25 t/ha.

GOLLEY a étudié une chaîne trophique importante qui part de cette productivité primaire. (Fig. 4.53.) Encore que certaines estimations soient assez grossières, il s'agit là d'un excellent exemple de la déperdition d'énergie au long d'une chaîne trophique. Celle-ci se compose essentiellement d'une Graminée de prairie (*Poa compressa*) alimentant une population de Campagnols (*Microtus pennsylvanicus*) alimentant elle-même une population de Belettes prédatrices (*Mustela rixosa*). La chaîne a été étudiée de mai 1956 à septembre 1957. On voit que la végétation n'utilise l'énergie solaire disponible qu'avec un peu plus de 1 % d'efficacité ; la population de Campagnols à son tour ne consomme que 2 % de la nourriture disponible (une partie importante est consommée par des Punaises ou des Sauterelles) et n'utilise que 2 % de ces 2 % à sa croissance. Le transfert de nourriture de la population de Campagnols à la population de Belettes prédatrices est meilleur (30 %) mais l'efficacité d'utilisation de cette nourriture consommée pour la croissance de la population de Belettes est à nouveau de 2,5 % seulement. L'efficacité de l'opération totale, de l'énergie solaire à la population de Belettes, est d'environ 0,000 0005. Il faut d'ailleurs faire appel à une immigration importante de Campagnols.

Une grande partie de l'énergie est perdue par respiration ; cette perte respiratoire (énergie respirée/énergie consommée), déterminée pour chaque niveau trophique, est de 15 % pour la végétation, 68 % pour la population de Campagnols, 93 % pour la population de Belettes ; elle s'élève donc progressivement du niveau de production primaire aux divers niveaux de consommation.

(\* Dans les cas de recyclage rapide, il faut encore tenir compte de la vitesse de disparition des organes morts.



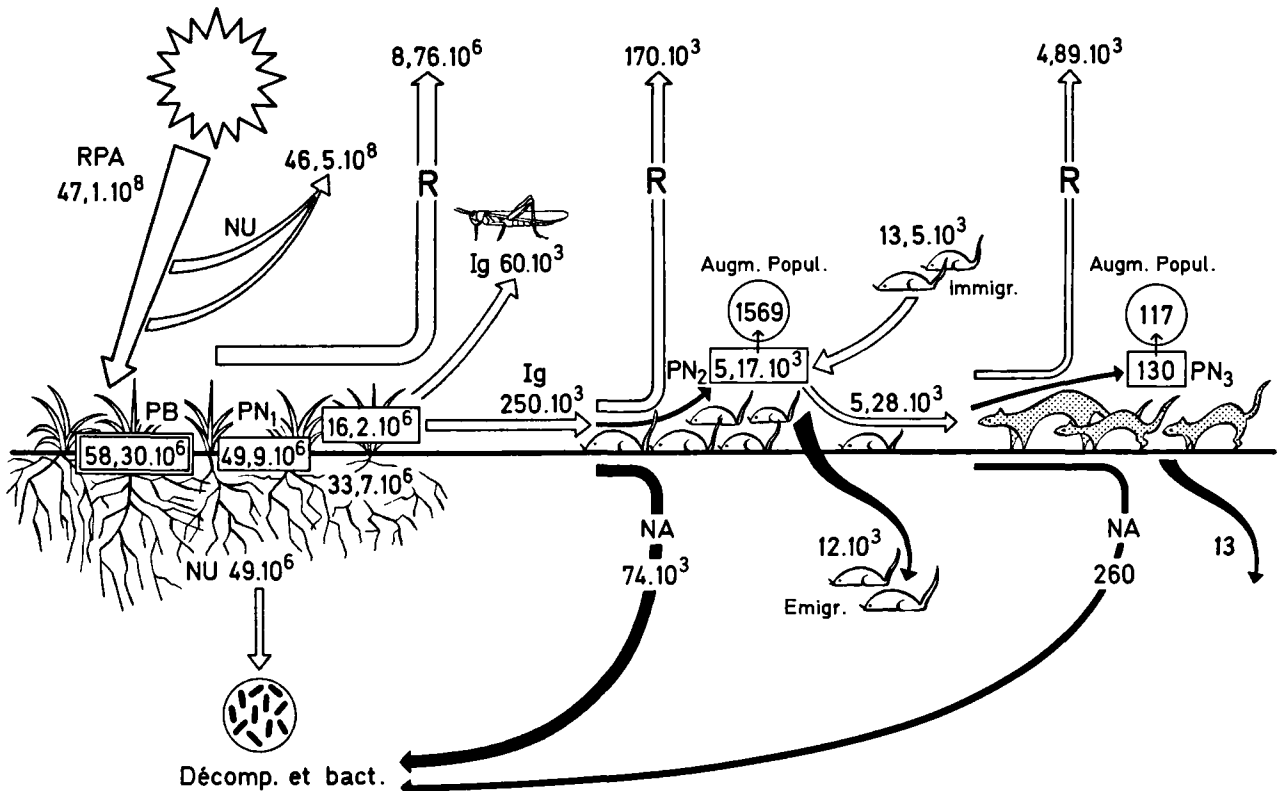


Fig. 4.53 Chaîne trophique dans la prairie à *Poa compressa* du Michigan (d'après Golley, 1959). R. : respiration. (En kcal/ha/an ; pour autres explications, voir texte.)

2) La steppe russe est partiellement climatique, mais en grande partie détruite par la culture ou l'élevage.

Le contact septentrional avec la zone forestière correspond à peu près à la ligne de pluviosité annuelle de 450 mm. Vers le Sud-Ouest, les steppes passent aux semi-déserts du Turkestan.

Le sol est la terre noire ou *tchernozem* (voir p.185); sous une mince carpe brune, organique, de feuilles en décomposition, tissée d'un réseau dense de racines, on trouve un horizon humifère plus ou moins épais.

On distingue des sous-zones de terres noires et de steppes correspondantes : septentrionales (prairies-steppes), épaisses (steppes-prairies), ordinaires (steppes typiques) et australes (steppes arides). Dans les « tchernozems épais », l'horizon humifère peut atteindre 1,70 m d'épaisseur, cette épaisseur diminue vers le Nord et le Sud ; chez les « tchernozems ordinaires », la teneur en matière organique est maximale (7 - 8 %).

Au printemps, la fonte des neiges lessive le  $\text{CaCO}_3$ , jusqu'à un horizon d'effervescence (avec HCl) dont la profondeur est d'autant plus faible que le climat est plus aride ; en dessous de cet horizon le  $\text{CaCO}_3$  précipite, soit sous forme vermiculaire de

*pseudomycelium*, soit sous forme d'ocelles (biologlaski). Le profil est parcouru de galeries de taupes (*Spalax thyphlus*), qui peuvent descendre jusqu'à 4 - 8 m de profondeur ; près de la surface, ces galeries peuvent être remplies de terre claire, en profondeur de terre noire (*krotovinas*).

L'épaisseur de l'horizon noir A1 est en rapport avec l'activité de la pédofaune. Au printemps, quand le sol est encore humide, les animaux sont très actifs près de la surface. Mais en été, le sol se dessèche en surface, et les Invertébrés descendent profondément dans le sol pour y continuer leur activité.

Les niches écologiques des animaux de la steppe sont absolument identiques à celles que l'on observe dans la prairie américaine (dans ce cas, on parle d'*isocénoses*), et TISCHLER (1955) en a dressé l'inventaire, avec la qualification des occupants. Citons ici les principaux :

*Herbivores fouisseurs :*

1. Habitat et nourriture sous le sol : Souris-aveugle (*Spalax*).
2. Habitat souterrain ; nourriture en surface : Suslich (*Citellus*), Hamster (*Cricetus*).

*Carnivores fouisseurs :*

Habitat et nourriture souterrains : Taupe (*Talpa*).

**Herbivores coureurs**, habitat au sol, nourriture dans la strate aérienne ; mammifères vivant en troupeaux :

Antilope saïga (*Saiga tatarica*), Gazelle goitreuse (*O. subgutterosa*), Ane sauvage (*Equus hemionus*), Cheval sauvage (*Equus przewalskii*, tarpan, aujourd'hui éteint), Cerf (*Cervus maral*).

**Carnivores coureurs :**

Chat de steppe (*Felis manul*), Renard de steppe (*Canis corsac*), Loup (*Canis lupus*), Guépard (*Arcinomyx*).

**Serpents carnivores :**

Vipère de steppe (*Vipera renardii*), Élaphe de Chine (*Elaphe dione*), Cobra (*Naja naja*).

Comme dans la prairie américaine, la biomasse souterraine l'emporte très largement sur la biomasse aérienne.

Dans les steppes sur plakor (climax), la biomasse varie de 10 à 27 t/ha, dont de 65 à 95 % sous forme d'organes souterrains. La biomasse aérienne varie de 1 à 8 t/ha ; dans la steppe typique, elle est d'environ 3 à 4 t/ha ; dans la prairie steppe, elle atteint de 4 à 7 t/ha.

Le rapport des racines aux organes aériens augmente d'ailleurs du Nord au Sud :

2-3 dans la steppe relativement fraîche (steppe prairie et prairie steppe).

4-5 dans la steppe relativement sèche.

6-10 dans la steppe sèche et aride.

La productivité aérienne qu'on a généralement assimilée à la biomasse aérienne, est étonnamment variable d'une année à l'autre, suivant l'humidité du climat ; par contre, la productivité souterraine paraît beaucoup plus stable.

	biomasse (t/ha)	
	racines	organes aériens
Steppe à <i>Stipa-Festuca</i> (KOROTKOVA 1957) . . . . .		
années sèches . . . . .		0,7 - 2,7
années humides . . . . .		4,5 - 6,2
Steppe à <i>Stipa-Artemisia</i> (BASILEVITCH 1962)		
année sèche 1955 . . . . .	9,2	0,4
année humide 1954 . . . . .	8,4	1,4
Prairie-steppe (BASILEVITCH 1962)		
année sèche 1955 . . . . .	23	2,8
année humide 1954 . . . . .	20,1	4,5

Dans la steppe, la phytomasse aérienne meurt totalement dans l'année et constitue un mulch abondant ; cependant, la transformation en humus est lente, de sorte qu'une partie importante du mulch subsiste les années suivantes, en un tapis de feuilles

et chaumes desséchés que percent aux printemps les nouvelles feuilles et tiges.

La masse de mulch est de :

8-10 t/ha pour la prairie-steppe et la steppe-prairie,  
6 t/ha pour la steppe typique,  
3 t/ha pour la steppe aride.

C'est-à-dire qu'elle est supérieure à celle des organes aériens verts, au moment où ceux-ci sont au maximum de leur développement (55 à 75 % de l'organomasse aérienne totale).

Les racines sont vivaces : comme leur phytomasse est beaucoup plus importante que celle des organes aériens, elles fournissent (sous forme de parties mortes) la plus grande proportion de l'humus : de 40 à 50 % dans la prairie-steppe, jusque 70 % dans la steppe aride, 60 à 65 % dans la steppe typique.

### 3. Les « Savanes » tropicales

a. On ne peut passer sous silence les immenses zones herbeuses qui s'étendent entre les tropiques, et que l'on désigne souvent du terme général de savanes, bien qu'elles se présentent sous des aspects et avec des biomasses et productivités extrêmement variées. On peut distinguer :

1) **Les steppes tropicales**, végétations basses dont la phytomasse principale, ne dépassant guère 50 cm de hauteur, est surmontée d'un étage de chaumes de 1 m de haut en moyenne ; ces steppes sont le plus souvent saturées phénologiquement, présentant une phénophase herbeuse de saison des pluies et une phénophase de saison sèche, au cours de laquelle s'épanouissent des Dicotylédones, utilisant les réserves d'eau accumulées pendant les pluies par des parties souterraines hypertrophiées : *geofrutex*, arbres enterés.

Le sol, trop sec en saison sèche, ou trop asphyxiant en saison des pluies, ou tout simplement trop pauvre, ne permet pas le développement des arbres. Parfois cependant, des arbustes tout à fait spécialisés ont pris naissance, comme par exemple *Acacia drepanolobium* (base des stipules épineuses renflées en sphères abritant des fourmis) dans les steppes Masai au Kenya.

L'alternance saisonnière de végétation est accentuée par le feu de brousse. L'extraordinaire richesse et spécificité floristique de ces steppes est en faveur d'une origine naturelle de cette formation.

2) **Les savanes fraîches ou humides**, correspondant à un climat tropical à saison sèche courte, sont faites de Graminées de haute taille, à feuilles larges et longues, et chaumes robustes et feuillés (*Hyparrhenia*, *Pennisetum*, etc.) ; la phytomasse occupe un volume énorme, le sommet de la strate herbacée atteignant 2-4 m et même plus. Le feu de brousse est particulièrement meurtrier et après son passage, le sol reste longtemps noir de cendres, avant que n'en sortent

les jeunes repousses des espèces incendiées.

On ne peut guère parler ici d'alternance saisonnière de végétation, la végétation typique de saison sèche étant clairsemée ou de phytomasse peu abondante. *La savane n'est pas saturée phénologiquement.*

A la strate herbacée des savanes s'ajoute fréquemment une strate d'arbustes bien adaptés à résister au feu (**pyrophytes**), à feuilles larges et troncs tordus, à liège épais (savanes arbustives ou « arborées »).

Ces savanes sont pour la plupart *dérivées*, c'est-à-dire établies sur des zones où la forêt primitive a été détruite par l'homme. Leur végétation est *banale*, c'est-à-dire peu variée et faite d'espèces dont l'aire de distribution est très étendue.

3) Les savanes sèches ou savanes à épineux (contact avec les Spinisilves), correspondent à un climat où la saison sèche s'étend sur la moitié de l'année au moins. Les Graminées y sont basses, comme dans la steppe, mais beaucoup plus xéromorphiques. Une strate arbustive ou arborescente s'y ajoute, riche en arbres épineux à feuilles souvent composées : *Acacia*, *Prosopis*, *Commiphora*, etc...; à côté des essences à feuilles caduques, il y en a à feuilles persistantes très dures (Capparidaceae); certains sont résineux (Anacardiaceae). Aux Graminées se mêlent encore des espèces succulentes de tiges (Cactaceae en Amérique du Sud, *Euphorbia* en Afrique) ou de feuilles (Bromeliaceae en Amérique du Sud, *Sansevieria* en Afrique), et des arbres bouteilles (Bombacaceae).

b. Ces formations plus ou moins disparates formant aujourd'hui des zones herbeuses continues au niveau des tropiques, sont unies par des éléments de liaison, qui sont surtout de grands Vertébrés coureurs, capables de parcourir de grandes distances, ne serait-ce que pour trouver des *points d'eau* pendant la saison sèche.

Autre caractéristique des savanes : les Fourmis et les Termites d'une part, caractérisés par leurs nids, et d'autre part les Mammifères myrmécophages (Fourmiliers). La vue s'étendant au loin, les Oiseaux rapaces sont également abondants.

Les immenses zones de savanes africaines présentent presque toujours des catena de sols et de végétation (p. 41), dont les divers chaînons sont parcourus dans un ordre souvent bien réglé, par les troupeaux de grands Vertébrés sauvages; un des exemples les plus typiques est celui des plaines de Tanzanie étudiées sur les 23 000 km<sup>2</sup> du Parc de Serengeti (BELL 1971).

La catena de sols et végétation peut s'y étudier en certains endroits à topographie nettement ondulante (fig. 4.54 A et B); les trois complexes classiques : éluvial, colluvial, illuvial y constituent un gradient d'humidité croissante du sol, avec comme consé-

quence le développement de 3 types de steppes et savanes : à herbes basses, à herbes moyennes, à herbes hautes. Un tel paysage est peuplé de grands ongulés herbivores, dont la biomasse atteint plus de 90 % de la biomasse totale des Mammifères.

	(a) Poids vif moyen (kg)	(b) Nombre	(c) Biomasse (kg/km <sup>2</sup> )
Buffle ( <i>Syncerus caffer</i> )	447	42 000	816
Zèbre ( <i>Equus burchelli</i> )	219	220 000	2 095
Wildebeest ( <i>Chonocaetes taurinus</i> ) . . . . .	163	330 000	2 339
Topi ( <i>Damaliscus korrigan</i> ) . . . . .	108	20 000	94
Gazelle de Thomson ( <i>Gazella thomsoni</i> ) . .	16	150 000	104

En saison des pluies, tous ces herbivores se concentrent par groupes mixtes sur les élévations à herbes basses; dans ces parties bien drainées de la catena, où le sol est ferme, le pâturage se fait dans des conditions optimales, les herbes étant maintenues courtes, et à un stade de développement où les cellules sont peu lignifiées et riches en protéines; c'est à ce moment qu'a lieu la mise bas des veaux et la lactation. Lorsque vient la saison sèche, les herbivores sont forcés de descendre vers les dépressions, où la fraîcheur du sol permet une croissance permanente de la végétation; dans ces savanes élevées où les chaumes dominent, les Zèbres et les Buffles, qui digèrent bien les membranes celluloses, viennent en tête et ouvrent la végétation (en éclaircissant par piétinement et pâturage l'énorme densité de chaumes) et de là le marché alimentaire pour les suivants; viennent ensuite les Topi et Wildebeest, qui mangent les feuilles jeunes se régénérant sur les souches; enfin viennent les Gazelles, qui choisissent les fruits riches en protéines de plantes herbacées poussant au sol.

Il se développe ainsi une « succession de pâturage » dont l'ordre est provoqué par la sélectivité du régime alimentaire et aussi par la biomasse des diverses populations animales.

L'étude de la catena de Serengeti permet de définir des types de végétation en fonction d'un gradient d'humidité édaphique; dans une région plus étendue, les groupes socioécologiques décelés par la catena permettent de révéler des territoires écologiques distincts. C'est le cas du parc de Serengeti, où l'on distingue (fig. 4.54 D) :

- le territoire Nord, à haute pluviosité et haute savane;
- le territoire des plaines de Serengeti, à basse pluviosité et savane basse;
- le territoire Ouest, intermédiaire.

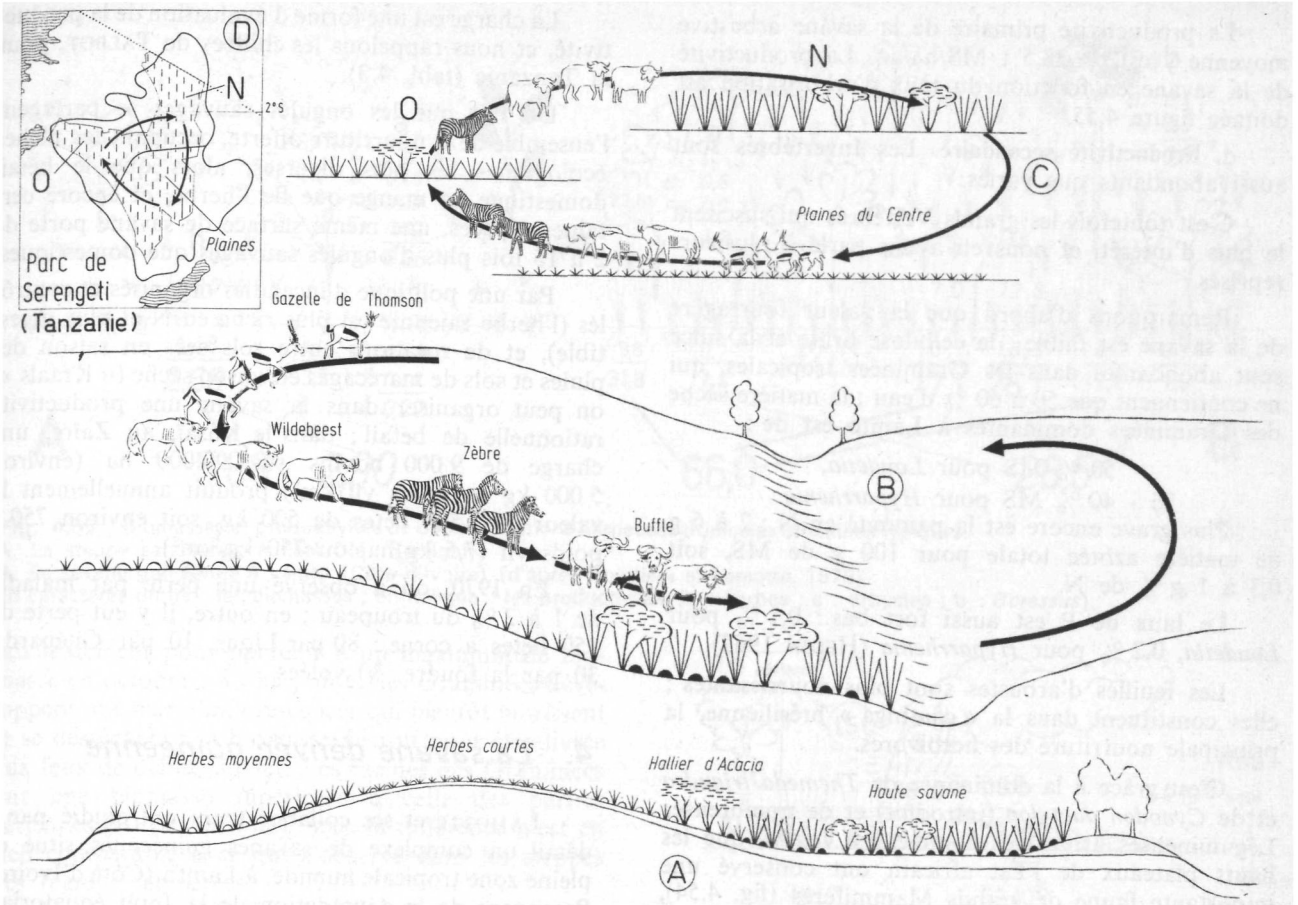


Fig. 4.54 La catena de Serengeti, en Tanzanie (d'après Bell, 1971). (Pour explications, voir texte.)

Des migrations saisonnières massives des animaux susmentionnés vont s'y produire, semblables aux mouvements s'effectuant dans la catena. Les animaux se concentrent en saison humide dans les plaines de Serengeti ; au début de la saison sèche, ils émigrent, Buffles et Zèbres en tête, vers les territoires de l'Ouest ; de là, vers la fin de la saison sèche, ils migrent vers les zones plus fraîches et à savanes plus drues du territoire N, et dans le début de la saison des pluies, reviennent à leur point de départ.

De tels mécanismes giratoires se répètent dans de nombreuses régions herbeuses de l'Afrique tropicale. Ce sont ces régions elles-mêmes qu'il convient dès lors de considérer comme des écosystèmes (BELL 1971). Apparaît ici bien nettement la complexité du concept.

**c. Productivité primaire.** La difficulté principale dans l'évaluation de la productivité primaire est la mortalité : un mulch extrêmement dru s'accumule si le feu ne passe pas. La mesure du pic de biomasse dans les savanes où l'herbage se renouvelle annuelle-

ment après la saison sèche et le passage du feu permet une mesure plus efficace, encore qu'incomplète.

Au Ghana, NYE 1959 a évalué la biomasse totale de deux savanes herbeuses :

- Savane à *Imperata* :
  - organes aériens : 4 200
  - mulch : 600
  - organes souterrains : 8 400
  - 13 200 kg/ha
- Savane à *Andropogon* :
  - organes aériens : 14 000
  - mulch : 170
  - organes souterrains : 4 440
  - 18 610 kg/ha

Pour une savane fortement arborée au Ghana, NYE a mesuré :

- Strate herbacée aérienne : 9 500 kg/ha
- racines : 5 280 kg/ha
- Strate arborée feuilles (décidues) : 600 kg/ha
- bois : 57 600 kg/ha

La savane africaine la plus étudiée et la mieux connue est celle de LAMTO, en Côte d'Ivoire (LAMOTTE).

La productivité primaire de la savane arbustive moyenne y est de 28,5 t MS/ha/an. La productivité de la savane en fonction du taux d'arborisation est donnée figure 4.55.

d. **Productivité secondaire.** Les Invertébrés sont aussi abondants que variés.

C'est toutefois les grands Vertébrés qui suscitent le plus d'intérêt, et nous en avons parlé à plusieurs reprises.

Remarquons d'abord que la valeur fourragère de la savane est faible ; la cellulose brute et la silice sont abondantes dans les Graminées tropicales, qui ne contiennent que 50 à 60 % d'eau : la matière sèche des Graminées dominantes à Lamto est de :

50 % MS pour *Loudetia*,

35 - 40 % MS pour *Hyparrhenia*.

Plus grave encore est la pauvreté en N : 2 à 6 g de matière azotée totale pour 100 g de MS, soit 0,3 à 1 g % de N.

Le taux de P est aussi fort bas : 0,1 % pour *Loudetia*, 0,2 % pour *Hyparrhenia* (HEDIN 1967).

Les feuilles d'arbustes sont plus nourrissantes ; elles constituent dans la « caatinga » brésilienne, la principale nourriture des herbivores.

C'est grâce à la dominance de *Themeda triandra* et de *Cynodon dactylon* (introduit) et de nombreuses Légumineuses arbustives comme les *Acacia*, que les hauts plateaux de l'Est africain ont conservé une importante faune de grands Mammifères (fig. 4.54), accrue parfois dans des proportions exagérées par l'installation d'immenses Parcs Nationaux ou réserves : les Éléphants qui abattent les arbres pour les manger, en font un gaspillage énorme ; là où ils sont trop nombreux, les Éléphants transforment les zones boisées en steppes (Tsavo) se privant ainsi de leur principale nourriture.

Une aire déterminée ne peut porter qu'un nombre limité d'animaux. La charge doit se rapprocher de la densité optimale, et non de la densité de subsistance où la population dispose de suffisamment de nourriture pour survivre, mais pas suffisamment pour être vigoureuse, de petits changements de climat ou de productivité végétale étant profondément ressentis. C'est hélas le niveau dans lequel l'homme maintient ses animaux domestiques dans de nombreuses parties du monde.

La densité optimale est le niveau auquel les besoins des animaux, sont pleinement satisfaits. Taille, santé, croissance, reproduction, productivité sont proches du maximum. Les populations ne restent pas à ce stade sauf si elles sont contrôlées par des prédateurs, ou par l'homme ou si la territorialité ou d'autres mécanismes du comportement empêchent une augmentation supplémentaire de la population.

La charge est une forme d'évaluation de la productivité, et nous rappelons les chiffres de TALBOT, pour la Tanzanie (tabl. 4.3).

Du fait que les ongulés sauvages se partagent l'ensemble de la nourriture offerte, occupant les niches écologiques les plus diverses, alors que le bétail domestique ne mange que de l'herbe, et encore certaines espèces, une même surface de savane porte de 2 à 15 fois plus d'ongulés sauvages que domestiques.

Par une politique d'incendies organisés et contrôlés (l'herbe rajeunie est plus riche en N et plus digestible), et de rotations entre sols secs en saison des pluies et sols de marécages en saison sèche (« Kraals ») on peut organiser dans la savane une productivité rationnelle de bétail ; dans le Kasai, au Zaïre, une charge de 9 000 bovins sur 90 000 ha (environ 5 000 kg de poids vif/km<sup>2</sup>) produit annuellement la valeur de 1 500 bêtes de 500 kg, soit environ 750 t poids vif (7,5 kg/ha, ou 750 kg/km<sup>2</sup>).

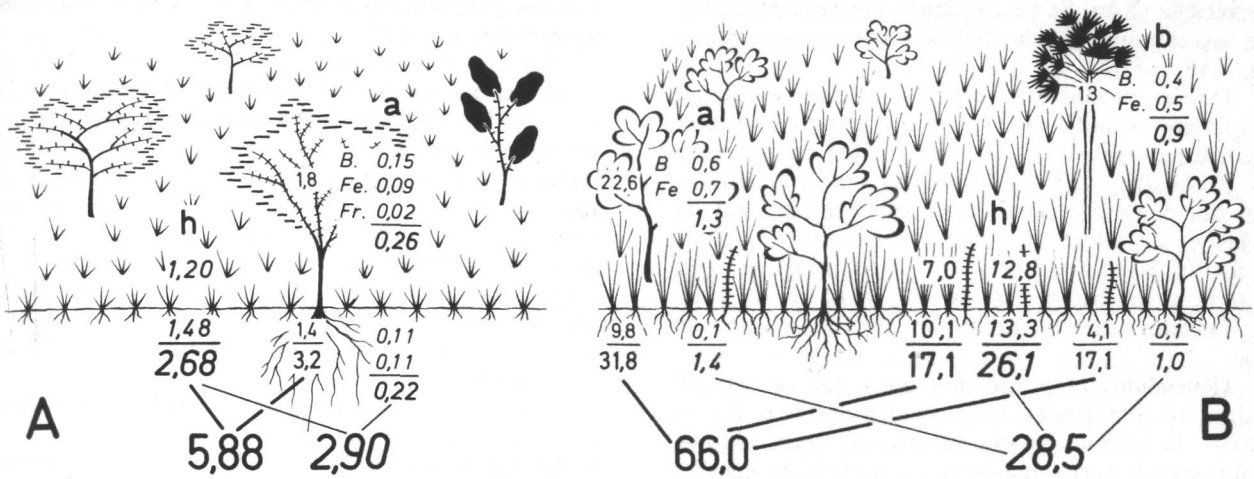
En 1970, on a observé une perte par maladie de 1 à 2 % du troupeau ; en outre, il y eut perte de 150 bêtes à corne : 80 par Lions, 10 par Guépards, 30 par la foudre, 30 volées.

#### 4. La savane dérivée guinéenne

LAMOTTE et ses collaborateurs ont étudié par le détail un complexe de savanes guinéennes, situé en pleine zone tropicale humide, à Lamto (Côte d'Ivoire). Provenant de la dégradation de la forêt équatoriale proche, ces savanes dérivées sont entretenues par le feu.

La structure est typique : hautes herbes, surtout Graminées, où dominant comme il se doit les *Hyparrhenia* (*H. diplandra*, *H. chrysargyrea*), semées d'arbustes pyrophytiques (*Annona senegalensis*, *Bridelia ferruginea*, *Piliostigma thonningii*, *Cussonia barteri*, *Crossopteryx febrifuga*, et autres espèces communes dans toutes les savanes de la région guinéo-congolaise, tant au N qu'au S de l'équateur). La seule particularité est qu'une population du palmier *Borassus aethiopicum* domine l'ensemble ; mais elle est suffisamment clairsemée pour ne pas influencer fortement la savane sous-jacente. L'intérêt de celle-ci est qu'au long d'un unique transect, elle présente tous les degrés de densités arbustives, ce qui permet de grouper en une seule étude les différents types de savanes guinéennes : herbeuse non arbustive, arbustive claire densément arbustive, savane-bosquet. En plus, dans les dépressions sur sol noir, s'est développée une forme simple de la steppe tropicale à *Loudetia simplex*. La figure 4.55 B détaille la savane arbustive claire, type moyen permettant une comparaison avec la steppe arbustive sahélienne.

Il n'y a pas dans la savane d'alternance de phase. Après le feu de brousse, fin janvier, la croissance se



**Fig. 4.55** Biomasses et productivités de deux formations herbeuses tropicales africaines typiques.  
**A.** La steppe sahélienne à Fété-Oilé (Sénégal).  
**B.** La savane guinéenne à Lamto (Côte-d'Ivoire) (d'après Bourlière et Lamotte, 1978).  
 En caractères droits : les biomasses ; en italique : les productivités (h : herbes ; a : arbustes ; b : *Borassus*).

fait lentement pour parvenir à un maximum de biomasse en octobre : 8 t/ha ; alors, les Graminées développent une mer d'inflorescences qui bientôt mûrissent et se dessèchent ; la biomasse décroît pour être livrée aux feux de début janvier. Les racines des Graminées ont une biomasse supérieure à celle des parties aériennes (10-14 t MS/ha), mais la différence n'est en rien comparable à ce qui s'observe dans les steppes des régions tempérées.

La productivité aérienne a été obtenue par la méthode des coupes successives sur des parcelles différentes, en ajoutant chaque fois la mortalité.

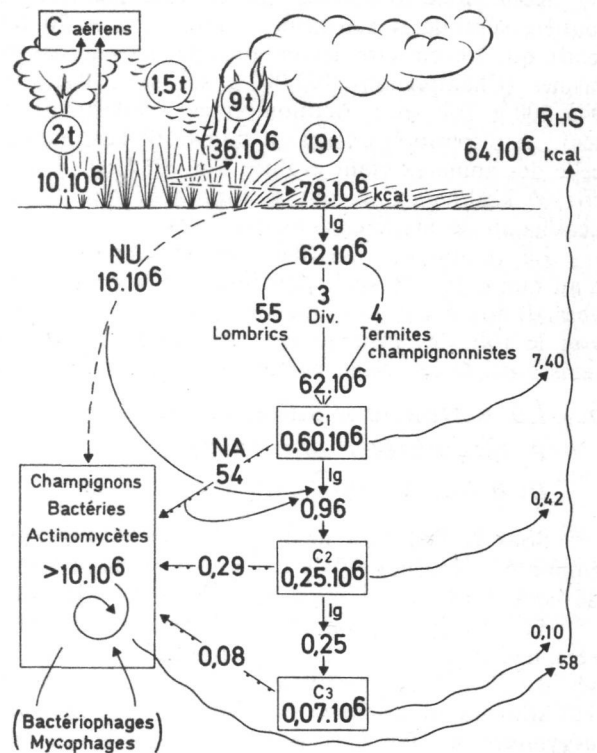
La productivité souterraine a de même été obtenue par des prélèvements successifs, où sont pesées racines vivantes et racines mortes.

Pour les arbustes, l'augmentation de biomasse ligneuse a été obtenue par des abaques donnant la biomasse en fonction du diamètre du tronc et en refaisant les mesures à intervalle de 3 ans ; c'est cependant la productivité des pousses et feuilles de l'année (ajoutée) qui est la plus importante.

On voit figure 4.55, B que dans la savane arbustive claire, la productivité des parties aériennes des herbes est voisine des parties souterraines : 12,8 t + 13,3 t = 26,1 t MS/ha/an ; celles des arbustes ne compte pour presque rien : 1,3 t aériennes (dont 0,7 de feuilles) et 0,15 t souterraines. Avec les *Borassus*, la productivité totale est de 28,5 t MS/ha/an.

Comme la radiation solaire globale est de 16,850. 10<sup>9</sup> kcal/ha/an, l'efficacité photosynthétique est de 0,67.

Tous les groupes animaux ont fait l'objet d'études approfondies, ce qui a permis d'en déterminer les populations les plus importantes, et d'en estimer le bilan d'énergie. De là, il fut possible d'établir le bilan



**Fig. 4.56** Flux d'énergie dans une savane guinéenne, moyennement arbustive, à Lamto (Côte d'Ivoire).  
 Encadrées : productivités (en 10<sup>6</sup> kcal/ha/an) des divers niveaux de consommation dans le sol.  
 RS : participation approximative des hétérotrophes à la respiration du sol ; NU (en tireté) : non utilisé ; NA (en ligne ponctuée) : non assimilé ; lignes ondulées : énergie respiratoire. (Pour autres explications, voir texte.) (D'après Lamotte, 1978).

énergétique global de l'écosystème, qui fait apparaître, une fois de plus, le rôle énorme des microorganismes (fig. 4.56).

D'une production primaire nette d'environ 28 t/ha/an, essentiellement due aux plantes herbacées et correspondant à  $114 \cdot 10^6$  kcal, le feu consomme 9 t ( $36 \cdot 10^6$  kcal).  $78 \cdot 10^6$  kcal restantes sont à la disposition des consommateurs, essentiellement à l'état de mulch et de litière. Sur une consommation globale de  $62 \cdot 10^6$  kcal/ha/an, (NU =  $16 \cdot 10^6$  kcal) les Vers de terre se taillent la part du lion, avec  $55 \cdot 10^6$  kcal, les Termites champignonnistes viennent en second lieu.

Cependant, la production n'est que de  $0,6 \cdot 10^6$  kcal/ha/an (rendement de croissance des Vers P/I = 0,006) ; la respiration des Invertébrés étant réduite, la plus grande partie de l'énergie ingérée passe dans les egesta (NA) :  $54 \cdot 10^6$  kcal/ha/an.

Le flux d'énergie traversant les niveaux de consommation secondaire et tertiaire est peu important : ingestions  $1,2 \cdot 10^6$  kcal, production  $0,32 \cdot 10^6$  kcal.

Reste donc disponible une énorme quantité de matière végétale et d'excréments ( $16 + 54 = 70 \cdot 10^6$  kcal), qui doivent être décomposés par les microorganismes (Champignons 103 000/g sol sec ; Bactéries 945 200/g sol sec ; Actinomycètes 1 901 800/g sol sec) ; la respiration du sol est de  $64 \cdot 10^6$  kcal/ha/an ; celle des animaux étant évaluée à  $6 \cdot 10^6$  kcal, il reste  $58 \cdot 10^6$  kcal/ha/an, ce qui se rapproche des  $70 \cdot 10^6$  kcal/ha/an de matières consommables.

La production des Bactéries et Champignons, d'au moins  $10 \cdot 10^6$  kcal (plus que tout le peuplement animal) doit à son tour être consommée, et l'on entrevoit le rôle des Protozoaires, Nématodes Acariens, mais aussi le recyclage par les Vers et les Termites.

### 5. La « steppe » sahélienne, à Graminées annuelles et arbustes épineux (fig. 4.55, A)

Sous la direction de F. BOURLIÈRE (1978), une équipe d'écologistes PBI a étudié par le détail 1 km<sup>2</sup> de cette formation semi-aride à Fété-Olé (Sénégal).

La topographie ondulante dégage des sommets secs, peu arborisés, et des fonds plus frais, plus arborisés. BILLE (1973) a synthétisé 1 ha moyen, comportant 133 arbustes, où domine *Guiera senegalensis*. *Balanites aegyptiaca* et *Boscia senegalensis* ont des feuilles épaisses toujours vertes ; *Acacia senegal* et *Commiphora africana* ont un fin feuillage caducifolié et sont épineux, comme la plupart de la quinzaine d'espèces ligneuses arborisant la steppe ; celle-ci est composée de Graminées thérophytiques à durée de vie généralement inférieure à 80 jours ; la saison sèche dure en effet 9 mois. Les Graminées appartiennent aux genres classiques des zones arides des régions tropicales : *Aristida*, *Chloris*, *Eragrostis*, *Ctenium*, *Cenchrus*, etc.

Les phytomasses et productivités primaires sont représentées fig. 4.55.

En saison des pluies, la phytomasse maximale et la productivité nette de la strate herbacée est de 1 201 kg MS/ha pour la partie aérienne et 1 482 kg MS/ha pour les organes souterrains ; cette productivité herbacée de 2 683 kg/ha se réduit, en saison sèche, à une litière variant de 1 000 à 700 kg/ha ; les racines mortes se conservent en majeure partie jusqu'à la saison des pluies suivante.

Biomasses et productivités des arbustes sont peu importantes (respectivement 3,2 et 0,46 t/ha/an) ; vu la rareté des feux de brousse, le bois mort subsiste au sol en saison sèche.

En ce qui concerne les consommateurs animaux, on conçoit que dans un milieu si particulier, il n'y ait ni Lombrics, ni Mollusques. Par contre, la steppe sahélienne est le paradis des Insectes sociaux, Fourmis et Termites (60-90 % des consommateurs primaires). Ces derniers (biomasse : 1-3 kg MS/ha ; productivité 9 kg MS/ha/an) forment les niches écologiques les plus diverses, exploitant les conditions alimentaires extrêmement variables imposées par la topographie et les saisons.

La strate herbacée d'éphémérophytes est naturellement très productrice de graines à grande capacité de dormance (20 à 40 kg MS/ha), et les arbustes ont une productivité de fruits non négligeable (20 kg/ha), d'où, l'abondance relative des Oiseaux (biomasse : 180-400 g/ha/mois) en grande partie granivores et souvent migrateurs.

Les grands mammifères ont été remplacés par du bétail, dont la charge peut atteindre 2,3 t MF/km<sup>2</sup>, mais est fortement diminuée par la sécheresse ; la strate herbacée est insuffisante pour assurer l'alimentation de ce bétail, et on doit mettre à sa disposition les branches (coupées) des arbustes et les gousses d'*Acacia*.

Les animaux doivent s'adapter au manque d'eau libre et à la température diurne très élevée, caractérisant la longue saison sèche ; ils le font par *estivation* (vie ralentie), *refuge sous terre*, cycle de développement accéléré pendant la saison des pluies, *nomadisme* ou *migration*.

Cependant, la saison sèche a l'avantage de *conserver longtemps la nourriture* des herbivores (pailles, graines et bois mort).

Toutes ces adaptations aux conditions difficiles du Sahel permettent de comprendre la *résilience* de l'écosystème, qui supporte les périodes de sécheresse, puis reconstitue sa biocénose une fois ces périodes passées.

Hélas, récemment, une activité humaine exagérée est venue interférer avec la dynamique naturelle de l'écosystème, et une désertification progressante se développe, due à la destruction des arbres, à la multi-



plication des feux, à la sédentarisation des troupeaux et au surpâturage en résultant.

### 3. - La prairie permanente (*Sempervirentiprata*)

#### 1. Définition. Composition floristique. Structure (VOISIN, 1960, HEDIN, 1972).

Établi essentiellement en région tempérée à climat humide toute l'année, cet écosystème à feuilles rigides par turgescence ne connaît guère de repos hivernal : les Graminées forment quelques pousses tout au long de l'hiver, et la prairie est de ce fait sempervirente (« *sempervirentiherbosa* » au sens de RUBEL).

Les prairies toujours vertes les plus typiques sont celles qui vivent dans les montagnes au voisinage de la limite des arbres, et qui ont été étendues par l'action humaine pour constituer de vastes pâturages de type alpin.

En Europe, la prairie à *Trisetum flavescens* des moyennes altitudes (1 000 - 2 000 m) est relayée plus haut par la prairie à *Poa alpina*. Sur sol acide, domine à toutes les altitudes, la prairie à *Nardus stricta*.

L'homme a largement propagé la prairie toujours verte, au point de la faire devenir *permanente*, dans les régions de basse altitude préalablement boisées. La prairie a été créée par défrichement et elle retourne à la forêt si on l'abandonne. L'homme a fait un effort considérable pour améliorer cette prairie permanente, qui devient une prairie « grasse » si on lui apporte des engrais ; pour rendre l'herbe plus nourrissante pour les animaux domestiques, on ajoute au sol des quantités parfois très grandes de N et de P, sans oublier dans certains cas Ca et Co nécessaires à une bonne constitution du squelette. La prairie est ainsi devenue l'écosystème le plus « humanisé » qui soit.

Les prairies, qui repoussent sans cesse, peuvent être coupées une ou plusieurs fois au cours de l'année ; un système de coupe bien étudié permet d'augmenter considérablement leur productivité.

La coupe se fait de deux façons :

- par la fauche (*prairies à foin, prés de fauche, Arrhenatheretalia*) ;
- par la dent des animaux domestiques eux-mêmes (*pâtures, Lolio-Cynosuretalia*).

On combine parfois les deux systèmes au cours d'une année, ce qui paraît bénéfique.

Les vraies prairies à foin font parfois partie d'un système de rotation des cultures, et le bétail n'y est pas admis.

L'écosystème prairie permanente nous paraît mériter un chapitre particulier (« La Vache et l'Herbe ») tant est grande son extension et son importance pour

l'économie humaine, tant est vaste son intérêt didactique, tant est simple sa structure, tant sont nombreuses les données que l'on peut, dès aujourd'hui, rassembler à son sujet.

La composition floristique de la prairie varie avec les propriétés du sol. Dans nos régions, un sol frais et riche en azote favorise *Lolium perenne*, *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis* et *Phleum pratense*, qui constituent les éléments les plus importants de la nourriture du bétail en même temps que les Trèfles, qui fixent directement l'azote de l'air. Cependant, en présence de l'ion ammoniacal, ces espèces nitrato-philes sont défavorisées face à *Agrostis tenuis*, *Poa trivialis*, *Holcus lanatus* ; la Pâquerette (*Bellis perennis*) et la Renoncule rampante (*Ranunculus repens*) sont des indicateurs d'ammoniac.

Sur les sols mal balancés (pauvres parce que trop acides ou trop basiques) dominent des variétés innombrables de Festuques à feuilles étroites (*Festuca ovina*, *Festuca rubra*). D'une manière générale, l'appauvrissement du sol est marqué par la prédominance d'espèces frugales, souvent à tendance xéromorphe, comme *Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Cynosurus cristatus*, etc.

Une partie de l'azote fixé par les Trèfles parvient aux Graminées qui en sont enrichies, poussent mieux, et sont plus nourrissantes pour le bétail. Il y a donc là une coopération biologique qu'il faut se garder de détruire, par exemple par un apport trop massif d'engrais azotés qui développent les Graminées au point qu'elles étouffent le Trèfle. On développe le Trèfle par un apport d'engrais phospho-potassiques, ce qui fait dire paradoxalement à VOISIN : « les engrais phospho-potassiques sont les premiers engrais azotés de nos herbages ».

La composition floristique de la prairie varie aussi avec le surpâturage : au début, on observe une progression des espèces qui se reproduisent par graines (*Anthoxanthum*, *Cynosurus*) ; bientôt, on voit abonder les plantes en rosettes, comme les Pâquerettes et les Plantains, ou les Graminées xéromorphes (*Nardus*, *Festuca ovina*) ; enfin, le surpâturage favorise les espèces non appétibles, qu'elles soient piquantes comme les Chardons ; ou vénéneuses comme les Renoncules, Colchiques, Vêtrates, Gentianes, etc.

Ainsi, la composition quantitative et qualitative de la prairie dépend de la compétition entre groupes socioécologiques différemment adaptés. Un important facteur influençant cette compétition est la hauteur et la fréquence de la coupe. En gros, un pré de fauche est coupé pour la première fois au moment de la floraison, puis, pour une seconde fois, lorsque l'herbe a repoussé jusqu'à une hauteur de 25 cm (HEDIN). Dans un pâturage, la hauteur optimale de l'herbe en rapport avec le système de cisaillement du bétail (forme des machoires) est de 10 cm (VOISIN) ;



pour que cette hauteur soit maintenue, il faut régler le nombre de passage du bétail en pâture et la longueur de ce passage (de 1 à 3 jours) si l'on recherche une productivité à la fois primaire et secondaire optimales. L'herbe repousse beaucoup mieux si elle est coupée bas, à peu près à la hauteur atteinte par le cisaillement de l'animal : 1,5 à 2 cm de haut.

D'une manière générale, les *Graminées hautes*, pauvres en feuilles situées près du sol, résistent mal à des coupes répétées, et conviennent surtout pour les prés de fauche (*Arrhenatherum*, *Phleum pratense*, *Festuca pratensis*, *Alopecurus pratensis*) ; les *Graminées basses*, plus riches en feuilles situées près du sol, conviennent mieux pour les pâtures (*Lolium perenne*, *Cynosurus cristatus*, *Festuca rubra*, *Trisetum flavescens*). Certaines espèces comme *Dactylis glomerata* conviennent bien aux deux.

La hauteur de l'herbe est donc importante : des vaches mises sur un pâturage de 25 cm de haut (phytomasse : 5 500 kg d'herbe fraîche/ha) n'y récoltèrent que 32 kg/ha/j, contre 68 kg/ha/j si mises sur un pâturage de 10 cm de haut (phytomasse : 5 000 kg/ha) (JOHNSTONE-WALLACE).

Ces phénomènes sont importants pour la composition floristique de la prairie : si on fauche un mélange de *Poa pratensis* et de *Trifolium repens*, on obtient pour une coupe répétée toutes les semaines, une phytocénose comportant 80 % de *Trifolium*, toutes les 4 semaines : 50 % de *Trifolium*, toutes les 12 semaines : 1 % de *Trifolium*.

Une partie importante de la productivité photosynthétique des feuilles est transloquée vers les organes souterrains, dont la biomasse l'emporte sur celle des organes aériens ; la prairie, coupée plusieurs fois l'an, doit pouvoir compter à divers moments sur un apport massif de matières organiques pour reconstituer ses organes aériens ; cet apport provient des racines, qui sont donc des organes *régulateurs* du développement du système complexe herbe/animal pâturant.

Dans la plupart des cas, 80 % au moins de la masse des racines sont concentrés dans les 5 premiers cm de sol.

## 2. Biomasses et productivité primaire

1. Il est difficile de trouver, dans la littérature, des études réalisées sur une prairie laissée à elle-même ; toujours intervient la fauche, ou la dent des animaux pâturants (VOISIN, 1960).

IGNATENKO et al. ont étudié (1968) la dynamique annuelle d'une prairie mésophytique à *Agrostis tenuis* et *Anthoxanthum* des environs de Leningrad. Au maximum de leur développement, les biomasses au-dessus et en dessous du sol sont respectivement de 4 t/ha et 20 t/ha, c'est-à-dire dans une proportion de 1 à 5.

Pour des prairies alluviales de la région de Moscou, EVDOKIMA et GRISHINA (1968), ont pu établir les valeurs moyennes suivantes :

	t mat. sèche/ha	
	Racines	Organes aériens
Prairies sur sol humique, à <i>Anthoxanthum</i> . . . . .	11,0	3,0
Prairies sur sol frais, à <i>Phleum pratense</i> et <i>Festuca pratensis</i> . . . . .	13,4	3,4
Prairies sur sols tourbeux à <i>Carex</i> , <i>Deschampsia caespitosa</i> et <i>Poa palustris</i> . . . . .	25,5	6,3

Le rapport de biomasse des organes aériens et souterrains est d'environ 1 à 4 pour la prairie moyenne sur sol frais ; on a environ 3,5 t d'herbes sèches (foin) pour 14 t de racines/ha.

Il convient de remarquer que certaines racines vivent souvent de 3 à 4 ans, alors que les feuilles et chaumes sont annuels.

2. La situation observée dans une prairie laissée intacte se renverse lorsque cette dernière est coupée de manière répétée par le fauchage ou la dent des animaux domestiques.

La plus grande partie des assimilats se mettent dans les feuilles : la croissance des racines diminue, la production de feuilles, répétée après chaque coupe, augmente considérablement. La biomasse des racines peut passer de 7 t/ha, pour une prairie coupée 3 fois, à 3 t/ha pour la même prairie coupée 20 fois.

La flouve odorante (*Anthoxanthum*) voit le poids de ses racines réduit à un cinquième si on lui fait subir 8 fauches par an.

Pour la prairie normalement fauchée ou pâturée, HEDIN donne, comme biomasse des racines, de 7,5 à 12 t/ha ; la productivité annuelle de ces racines serait de plus ou moins 5,5 t/ha/an.

La phytomasse aérienne peut être estimée par le pic de biomasse, si la prairie n'est pas traitée ; sinon ce pic est variable tout au long de l'année, avec des hauts qui précèdent les coupes, et des bas qui les suivent. Mieux vaut donc l'estimer par la production annuelle.

Compte tenu du fait que sous nos latitudes, la période de végétation active de la prairie est de 180 - 220 j/an, la production aérienne dépend essentiellement du nombre annuel de coupes (espacement, périodes de repos) et du stade de développement auquel l'herbe est coupée.

Pour le pré à *Dactylis*, REBISCHUNG donne un rendement annuel de 14,2 t/ha pour des fauches ayant lieu toutes les 4 semaines après le début de la floraison (15,7 t/ha si les coupes sont espacées de 6 semaines).

Les fauches réalisées dès le stade précoce de 10 cm de haut peuvent donner un rendement annuel aussi faible que 9,2 t/ha.

ZURN a pu comparer le rendement annuel en herbe verte d'un pâturage alpin de la Suisse pour trois systèmes de temps de repos : courts (8 rotations), moyens (7 rotations), longs (6 rotations) ; il a obtenu les résultats suivants :

	Herbe fraîche	Matière sèche (*)	Protéines brutes (**)
Repos courts	17,9 t	3,9 t	1,03 t
Repos moyens	26,6 t	5,9 t	1,35 t
Repos longs	36,6 t	8,0 t	1,45 t

Il est évident que si l'on ne donne pas à l'herbe le temps de « se refaire » après une fauche ou un pâturage, sa productivité diminuera dans des proportions catastrophiques.

D'une manière générale, on obtient pour les prairies des régions tempérées (à régime hydrique et alimentaire favorable, une adjonction d'engrais azoté étant presque toujours nécessaire) et soumises à des coupes répétées, une production annuelle de 5 à 15 t/ha de matière sèche d'organes aériens.

Si l'on prend comme moyenne de la productivité des racines dans les mêmes conditions une valeur de 5 t/ha, on obtient pour la prairie verte permanente régulièrement coupée :

	Phytomasse	Productivité
Organes aériens . . . . .	5 - 15 t/ha	5 - 15 t/ha
Organes souterrains . . . . .	10 t/ha	5 t/ha
Total :	15 - 25 t/ha	10 - 20 t/ha

On voit qu'on est dans l'ordre de grandeur de la productivité de la forêt originelle.

3. L'étude actuellement très poussée des prairies permet un certain nombre de considérations théoriques à partir de mesures écophysologiques et de cultures expérimentales sur des parcelles réduites.

Pour la production annuelle, il faut tenir compte des modifications de l'énergie, particulièrement importantes en région tempérée : 500 cal/cm<sup>2</sup>/j en été, 50 cal/cm<sup>2</sup>/j en hiver. Il faut aussi tenir compte de l'évolution biologique de la phytocénose : productivité accélérée lors de la floraison, suivie d'un creux, malgré des conditions d'énergie maximales. Il faut tenir compte du système de coupe, qui en Europe, comporte

5-8 récoltes à 4 et 5 semaines d'intervalle ; la fumure jusque 600 kg N/ha, avec compléments adéquats de P et K), est particulièrement importante.

Pendant la forte intensité lumineuse de l'été (90 000 lux à midi), l'efficacité photosynthétique de la nappe foliaire atteint 5-6 % et aboutit à la production de 10-20 g de MS/m<sup>2</sup>/j (200 kg/ha/j) ; hélas, malgré une efficacité de 12-15 % durant l'hiver, la lumière fournie est si faible que cela ne représenterait que 1 g - 2 g MS/m<sup>2</sup>/j (20 kg/ha/j) s'il n'y avait en plus le froid pour tout compliquer (voir COOPER 1970).

En tenant compte de tout cela, on a pu réaliser en Angleterre et aux Pays-Bas, avec *Lolium perenne* sur parcelle expérimentale, une productivité en matière sèche aérienne de 20-25 t/ha, correspondant à une conversion annuelle de l'énergie lumineuse incidente de 3-4 % (4-5 % en été). Dans les tropiques, l'herbe aux éléphants (*Pennisetum purpureum*), cultivée dans des conditions optimales d'eau et de température, et coupée tous les 90 jours, a produit annuellement plus de 80 t MS/ha (Porto Rico, San Salvador), dépassant le record de 60 t/ha établi à Hawaï par la Canne à sucre. L'obtention de telles valeurs nécessite une fumure très élevée : 1 344 kg N/ha pour le *Pennisetum* de Porto Rico (voir COOPER 1970).

Il convient de considérer ces résultats avec un optimisme modéré. Le plus souvent en effet, les herbes de la prairie connaissent des stress d'hydratation dus à un manque d'eau passager ou durable, qui diminue fortement la productivité ; il en va de même des températures hivernales ou nocturnes : une température nocturne inférieure à 15° peut être complètement défavorable à des Graminées tropicales ; enfin, les besoins en N sont souvent si importants que leur compensation par des engrais est financièrement fort coûteuse.

On peut conclure de tout ceci que, alimentées convenablement en eau et en substances minérales, les prairies tempérées et tropicales peuvent, si on y maintient une interception adéquate de la lumière, utiliser au moins 3 % de celle-ci à la synthèse de matières organiques, ce qui dépasse les niveaux habituels de productivité. En région tempérée humide, on peut ainsi obtenir un rendement (aérien), de l'ordre de 20 t MS/ha/an ; dans les tropiques humides, ce rendement s'élève à 40 t MS/ha/an, mais les Graminées tropicales ont un mauvais taux de digestibilité et de faibles teneurs en protéines et éléments minéraux.

A l'occasion du PBI, de nombreuses études furent menées sur l'écosystème prairie.

Dans les plaines de la Russie centrale, GURITCHEVA, DEMINA *et al.* (1975) ont étudié 41 types de prairies dans 12 stations différentes. Leur composition floristique ressemble fort à celle des prairies de l'Europe occidentale (*Festuca*, *Briza*, *Trifolium*, *etc.*).

(\*) 21 % de la matière fraîche.

(\*\*) Azote Kjeldahl multiplié par 6,2.

Les prairies sur sol normal ont une phytomasse aérienne de 3-11 t MS/ha, et une phytomasse souterraine de 27-48 t MS/ha, les extrêmes étant 15-60 t MS/ha ; le rapport moyen entre organes aériens et souterrains est de 1-6.

Au Japon, MIDORIKAWA *et al.* (1975) donnent, pour la prairie à *Miscanthus sinensis*, une valeur de phytomasse de environ 18 t MS/ha (7 + 11) ; YANO et KAYANA (1975) donnent, pour la prairie de « bambou » nain (*Zoysia japonica*), une phytomasse maximale de 56 t MS/ha (11 + 45) et une productivité primaire de 20 t MS/ha/an (6,5 + 13,5).

### 3. Productivité secondaire de la prairie verte permanente

(VOISIN 1957, HEDIN 1967).

#### 1) Périodicité

Il s'agit d'un écosystème anthropogène particulier. Le fermier ne maintient pas son bétail sur le pré pendant la mauvaise saison, qui peut s'étendre de novembre à mai. Pendant cette saison, la productivité de l'herbe est très faible et il vaut mieux la laisser en repos pendant 100-150 jours, pour qu'elle se refasse. Le bétail, souvent laissé à l'étable, reçoit alors du foin, et parfois des aliments importés. Cela complique terriblement le travail de l'écologiste, qui, généralement, ne possède de chiffres que ceux qui portent sur les 180-220 jours annuels de pâturage ; cependant, le temps passe, l'hiver à l'étable ne sert généralement qu'à la maintenance ou développement des jeunes.

Il est bon toutefois de remarquer que, dans beaucoup d'exploitations, le bétail est nourri l'hiver par du foin coupé, en bonne saison, sur le pré lui-même ; hélas ! les données d'un tel écosystème complet sont introuvables.

Les chiffres de productivité secondaire cités ci-dessous s'appliqueront dès lors le plus souvent à la période favorable classique de 180 jours.

Il faut encore remarquer que parfois, la prairie produit d'abord du foin, que l'on coupe début juin. Après la fauche, la prairie sert au pâturage.

#### 2) Le complexe herbe/animal pâturant

Les besoins de l'animal pâturant (bœuf, vache laitière) doivent couvrir des dépenses (fig. 1.2) :

- d'entretien (maintenance),
- d'activité de pâturage,
- de production.

En écologie, il est nécessaire d'exprimer ces besoins en kcal. En Europe occidentale, on a pris l'habitude de distinguer entre 3 formes d'énergie, qui rendent mieux compte de l'énergie ingérée :

— l'énergie brute est la quantité totale d'énergie

contenue dans l'aliment ; elle correspond au c de la fig. 1.2 ; on peut encore la désigner par ig (matière sèche ingérée) ;

— l'énergie métabolisable est la fraction de l'énergie brute effectivement utilisée par l'animal :

$$EM = c - fu, \text{ où } fu = na + u \text{ (fig. 1.2),}$$

c'est-à-dire l'énergie consommée moins tout ce qui est rejeté sous forme de fèces, d'urine ou de gaz ;

— l'énergie nette est plus ou moins  $EM - r$ , c'est-à-dire l'énergie métabolisable moins sa fraction utilisée à la respiration de maintenance.

Pratiquement, on retranche de EM 1 kcal par g d'aliment ingéré (ig kcal).

Ainsi,  $EN = EM \text{ (kcal)} - ig \text{ (g)}$ .

La transformation de l'énergie métabolisable en énergie nette se fait avec une efficacité plus ou moins bonne.

Voici, d'après HEDIN, quelques chiffres en thermies/kg :

	énergie brute	énergie métabolisable	énergie nette
amidon . . . . .	4,1	3,7	2,2
foin de <i>Phleum</i> . . . . .	4,0	1,7	0,95
paille . . . . .	4,1	1,3	0,22

En France, on a l'habitude d'exprimer l'énergie en unités fourragères (U.F.) ; l'U.F. est la valeur énergétique nette d'1 kg d'orge ; elle est de 1 883 kcal chez les ruminants et de 2 222 kcal chez les porcins.

On utilise, pour 1 kg d'herbe verte (21 % de matière sèche), la valeur de 0,16 U.F., c'est-à-dire 0,8 U.F. pour 1 kg d'herbe sèche. 1 U.F. correspond donc à peu près à 1,25 kg d'herbe sèche et à 5,5 kg d'herbe fraîche (herbe de haute qualité nutritive).

Sur les 4.10<sup>8</sup> ha de prairies permanentes que possède la France, seulement 1/3 produisent nettement plus que 2 000 U.F./ha, ce qui est la valeur moyenne habituelle pour les autres, qui sont plutôt du type pelouse ou steppe que du type prairie.

Voici, d'après HEDIN et DUVAL (1967), des valeurs moyennes pour l'énergie d'un bovin.

L'énergie d'entretien peut s'évaluer par la formule :

$$Ec = 0,75 P \text{ unités fourragères,}$$

où P est le poids vif de l'animal exprimé en quintaux.

Pour un bovin de 500 kg, on a :

$$Ec = 0,75 \times 5 = 3,75 \text{ U.F.} = 4,7 \text{ kg d'herbe sèche.}$$

L'énergie dépensée au pâturage est très variable : ne dépassant pas 0,75 U.F., pour des déplacements peu importants dans un pâturage de qualité, elle

peut être de 2,5 à 3 U.F., pour des animaux obligés de faire de longs parcours.

On peut prendre une moyenne de 1 U.F. soit 1,3 kg d'herbe sèche.

L'énergie de production est en moyenne :

- de 0,4 U.F. pour 1 l de lait, soit 0,5 kg d'herbe sèche ;
- de 3,5 à 4,5 U.F. pour 1 kg de viande, soit 5 kg d'herbe sèche.

Pour une vache donnant 14 l de lait par jour, il faut une énergie de production de :

$$0,4 \times 14 = 5,6 \text{ U.F.} = 7,0 \text{ kg d'herbe sèche.}$$

Donc, une vache de 500 kg donnant 14 l de lait par jour consomme :  $4,7 + 1,3 + 7,0 = 13 \text{ kg d'herbe sèche}$  (correspondant à plus ou moins 65 kg d'herbe verte), représentant 10,6 U.F.

L'U. F. tient compte de la *qualité de l'aliment*. Il faut un *coefficient de digestibilité* suffisant ; celui-ci peut s'estimer par le teneur en cellulose brute ; la digestibilité est de 80 % pour des teneurs en cellulose brute de l'ordre de 20 % ; c'est le cas de l'herbe fraîche nouvelle ; par contre, de la paille ou du Dactyle fructifié ont un coefficient de digestibilité de 35 à 40 %, pour une teneur en cellulose brute de 50 à 60 %.

Les besoins énergétiques s'accompagnent de *besoins en protéines* ; on estime qu'il faut 80 g de protéines digestibles (PD = 75 % des protéines totales) par U.F. pour des bœufs à l'engrais, et 150 g pour des vaches laitières.

Il ne faut pas non plus négliger les bioéléments : P, Ca, Mg, Na, etc... dont les oligoéléments comme Cu et Co.

Pour fixer les idées, disons en concluant que :

- par jour, une vache laitière (de 500 kg) mangeant 14 kg d'herbe sèche (70 kg de matière fraîche) correspondant à plus ou moins 11 U.F. et contenant 1,7 kg de protéines digestibles, donne 15 l de lait ;
- dans les mêmes conditions, un bœuf à l'engrais (de 350 kg) mangeant 9 kg d'herbe sèche, accroît son poids vif de 1 kg par jour.

Ceci pendant la période de végétation active de 200 jours.

La division de la prairie en parcelles permet un pâturage rationnel (paddock), le bétail passant d'une parcelle à l'autre par périodes calculées. Pour des prairies grasses de Normandie, BERANGER (1971) donne les valeurs suivantes du gain en poids vif à l'ha (225 jours) d'un bétail dont l'optimum est de 2,5 bêtes/ha.

- prairie non fumée, avec pâturage non contrôlé : 200-250 kg/ha ;
- prairie divisée en 2 paddocks pâturés alternativement pendant des périodes de 21 jours : 400 kg/ha ;

— prairie divisée en 8 paddocks chacun pâturés 4 fois pendant 7 jours : 450 kg/ha.

Avec une nourriture d'appoint au cours des mauvaises journées et en automne-hiver, on peut arriver dans nos régions pour une densité de 2-3 bêtes à l'ha, à une production de 7 000 l de lait/ha/an, ou 600 kg de viande/ha/an.

### 3) Importance des excréments

Le recyclage des bioéléments par les excréments des ovins est extrêmement important : au cours d'une journée de pâturage, un bovin de 500 kg dépose de 12 à 30 bousats pesant ensemble plus ou moins 25 kg, soit pour une saison de pâturage de 180 j, 4 500 kg de bousats, de diamètre moyen de 25 cm ; si on admet 2 bovins à l'ha, leurs bousats annuels recouvriront une surface de près de 300 m<sup>2</sup> c'est-à-dire 3 % de la surface de la prairie.

Or, la vache guidée par l'odeur refuse de manger l'herbe qui pousse à l'endroit où elle a déposé un bousat : il se forme, à cette place, un « refus », fait d'herbe de haute qualité, que la vache mange d'ailleurs si on la lui présente à un autre endroit.

Par contre, la vache recherche l'herbe, vert foncé et riche en N, qui pousse à l'endroit où est tombée son urine (VOISIN).

Quoi qu'il en soit, les excréments des grands animaux, en plus qu'ils assurent le recyclage, particulièrement de N et des autres bioéléments, sont un facteur important d'amélioration de la prairie.

- 1. Ils produisent une modification de la flore augmentant le rapport Graminées/Trèfles, et en favorisant les bonnes Graminées par rapport aux mauvaises.
- 2. Ils favorisent le développement des Lombrics, améliorateurs du sol.

### 4) La faune semi-naturelle de la prairie

Le fonctionnement de l'écosystème prairie ne se réduit pas aux rapports de l'« herbe » et de la vache. Une faune immense d'animaux invertébrés s'y est installée et adaptée, créant des chaînes trophiques souvent compétitives, mais parfois coopératives, avec celle que l'homme n'a cessé de perfectionner en vue de son alimentation protéique et dont il est en somme le carnivore du sommet.

Cette faune se divise en : *hypergaion*, faune aérienne en concurrence avec le bétail pour la nourriture, *épigaion*, faune de détritivores se nourrissant d'humus, *endogaion*, faune souterraine ou les Lumbri-cides détritivores dominant.

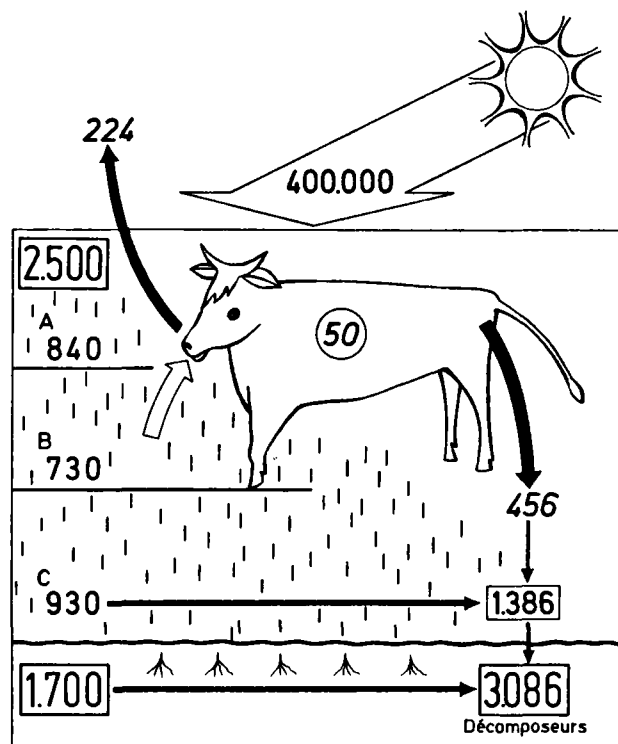
Dans l'*hypergaion*, les Diptères et Homoptères (RICOU 1967) dominant en nombre, les Mollusques, Nématodes et larves diverses l'emportent en biomasse.

Dans l'*épigaion*, les Collembolés sont les plus nombreux mais les Diptères (larves de Tipula) et les

Mollusques (Limaces) sont les plus importants par leur biomasse.

Cette faune aérienne fluctue fortement au cours de l'année. Dans la prairie normande, RICOU a observé des pics de : 35 g/m<sup>2</sup> pour les phytophages (Limaces et larves de Tipules surtout). La moyenne annuelle de 10 g/m<sup>2</sup> (100 kg/ha) est impressionnante.

Bien plus impressionnantes encore sont les années où pullule tel ou tel phytophage ; RICOU a observé en 1962 en Normandie, des pullulations de larves de *Tipula* atteignant 670 kg/ha ; ces larves consommèrent 5 t/ha d'herbe (MS), ce qui représentait les 3/4 de la productivité primaire aérienne annuelle ; de tels dommages produisant des éclaircies envahies par les Chardons, la production d'herbe fut encore perdue sur 1/4 d'ha l'année suivante ; ainsi, pendant deux ans, l'action des larves de Tipules a supprimé l'alimentation d'une vache laitière produisant 3 600 l lait/ha.



**Fig. 4.57** Le bœuf et l'herbe (d'après Macfadyen, 1963 p.p.)  
Éléments principaux de la chaîne trophique ramenés à une surface de 1 m<sup>2</sup> (kcal/m<sup>2</sup>/an).

A. Herbe consommée par des invertébrés herbivores.

B. Herbe ingérée par le bœuf.

C. Herbe abandonnée aux décomposeurs.

On voit que la très grande partie de l'aliment ingéré par le bœuf est perdue par respiration, fèces et urine. (Pour explications, voir texte.)

Dans la prairie permanente, les racines des herbes sont concentrées près de la surface du sol ; d'autre part, le piétinement du bétail enfonce une quantité importante de feuilles et litière dans la même zone. Dès lors, il n'y a rien d'étonnant à ce que l'horizon supérieur, plus ou moins noir du sol, soit d'une exceptionnelle richesse en aliments organiques et minéraux, et soit le siège d'une vie intense ; la pédofaune prairiale (**endogaion**) est dominée par les vers de terre, dont la biomasse peut atteindre, ou même dépasser, celle du bétail ; on trouve souvent, par ha de prairie portant deux bêtes de 500 kg chacune, jusque 4 millions de vers de terre, pesant frais 2 t (FINCK 1952).

Citons comme ordre de grandeur :

— Lumbricides : (poids individuel moyen 600 mg)  
100 à 450 au m<sup>2</sup>.

— Enchytraeides : (poids individuel moyen 1 mg)  
10 000 à 30 000 au m<sup>2</sup>.

Ceci représente en moyenne 1 à 2 t (matière fraîche)/ha.

L'action des Lumbricides est la plus efficace, surtout si le pH du sol et sa teneur en Ca sont suffisamment élevés (voir p. 174). La fertilité du sol est augmentée par transformation de la matière organique en mull, et par mobilisation des éléments minéraux du sol, dont l'assimilabilité par les végétaux est fortement augmentée (cas du Molybdène, indispensable à la fixation de l'Azote par les Légumineuses) ; les excréments de Lombrics, comparés au sol correspondant, sont 5 fois plus riches en N (Nitrates), 2 fois plus riches en Ca, 2,5 fois plus riches en Mg, 7 fois plus riches en P, 11 fois plus riches en K, assimilables.

Le poids des excréments de Lombrics dans les prairies permanentes est d'environ 50 t/ha/an ; en moyenne, 1 million de Lombrics, pesant chacun 600 mg, soit 0,6 t/ha, produisent annuellement 52 t/ha d'excréments enrichissants, auxquelles il faut encore ajouter 13 t/ha d'excréments d'Enchytraeides, produits par 100 millions d'individus pesant chacun 1 mg (GRAFF, 1953).

Ces chiffres démontrent à suffisance le travail de titan réalisé par ces « laboureurs lilliputiens », comme les appelle VOISIN.

## 5) Synthèse : l'herbe et le bœuf

On peut résumer ce qui a été dit au cours de ce chapitre par un exemple simple : celui de bœufs non améliorés (comparables à du gibier) paissant librement sur un pré semi-naturel en Grande-Bretagne (fig. 4.57).

On voit que les 400 000 kcal d'énergie lumineuse absorbées annuellement par 1 m<sup>2</sup> de prairie servent à élaborer 2 500 kcal d'herbes sèches, dont un bœuf n'utilise que 730 kcal pour élaborer péniblement 50 kcal de sa propre matière : 244 kcal sont en effet utilisées à la respiration (surtout pour déplacements et mouvements de la tête), et 474 kcal sont rejetés sous forme de fèces ou d'urine.

Ceci peut se traduire approximativement comme suit : sur 1 ha de prairie, et en 1 an (période de pâturage de 200 j), environ 5,5 t d'herbes sèches servent à 1,2 bœuf de 350 kg pour produire 210 kg de bœuf sur pied (poids vif), soit environ 105 kg de viande fraîche.

On voit l'immense gaspillage par le bœuf de la matière végétale produite : 29 % seulement sont consommés ; de ceux-ci 4 % seulement servent à la productivité nette, le reste étant perdu sous forme d'excréments et d'urine, ou par une respiration intense. 840 kcal sont ingérées par d'autres herbivores, Mollusques, larves de Diptères qui, pour une biomasse beaucoup moindre, doivent manger beaucoup plus que les Mammifères, vu le rapport beaucoup plus grand de leur surface à leur poids, et 930 kcal de parties mortes ou écrasées sont mises, avec les 474 kcal d'excréments, à la disposition des décomposeurs. De plus, 1 700 kcal de racines/m<sup>2</sup> (4 t/ha) sont encore mises à la disposition des chaînes de décomposeurs. Mais on s'est placé dans le cas, tout à fait défavorable d'un écosystème proche d'un écosystème naturel.

Une utilisation complète de l'herbe par le bétail donnerait, pour une bonne prairie non fumée (5,5 t MS/ha d'herbe ; 600 kg PD/ha), une occupation de :  
 — soient 2,2 vaches/ha donnant 5 880 kg de lait/ha,  
 — soient 4,6 bœufs/ha donnant un gain de poids vif de 820 kg/ha.

HOLMÈS (1968) a calculé que, dans des conditions tout à fait optimales (fumure de 300 kg N/ha, consommation de toute l'herbe produite par technique étudiée de paddocking), une productivité primaire de 12 t MS/ha d'herbe (1 600 kg PD/ha), permettrait à 4,6 vaches à l'ha de donner 12 500 kg de lait pendant une période de pâturage de 180 jours.

De tels chiffres sont d'ailleurs parfois atteints.

Les chiffres correspondants pour la viande sont de 9,8 bœufs à l'ha, donnant un croît de 1 770 kg de poids vif. Ceci est théorique ; un croît de 1 000 kg/ha pour la saison de pâturage est le maximum enregistré en Europe.

Remarquons encore que des techniques agricoles permettent de faire produire beaucoup plus : une bonne vache laitière mangeant en un jour 15 kg d'herbe (MS) et 27 kg d'aliments concentrés, produit jusqu'à 70 l de lait par jour (jusqu'à 14 000 l de lait en 305 jours).

D'autre part, certains sont partisans du *pâturage zéro* : bétail maintenu à l'étable et nourri essentiellement de foin et de concentrés. Les ruminants, animaux polygastriques ayant, dans leur tube digestif, une microflore symbiotique très active, peuvent être partiellement alimentés avec de la sciure de bois additionnée de sels azotés produits par l'industrie.

Pour l'écosystème prairie-mouton, nous renvoyons le lecteur à la belle synthèse de HUTCHINSON

(1971). Pour les prairies de France, voir HENTGEN 1972, HEDIN 1972.

### 6) La prairie normande (fig. 4.58)

Certaines remarques et objections que l'on peut faire à ce qui précède sont rencontrées dans les travaux sur la prairie normande menés sous l'égide du PBI sous la direction de G. RICOU (1977). RICOU et al. ont pu étudier le flux d'énergie, de matières et de nutriments minéraux dans une prairie normande modèle, du type *Lolieto-Cynosuretum*.

La saison moyenne de pâturage est de 200 jours par an ; la parcellisation est organisée pour 4-5 passages. Le troupeau (40 vaches laitières de race normande), représente, par ha, 3,2 vaches de 540 kg chacune : 1 730 kg MF/ha ou 951 kg MS. Une vache consomme 12,4 kg d'herbe sèche par jour, et produit 2 850 l de lait par an (200 jours) avec un gain de poids vif de 44 kg. La technique de pâturage rationalisé permet une consommation de 85 % de la phytomasse verte, les 15 % restants se partageant entre le refus et la consommation par les phytophages. La quantité d'herbe ingérée est donc de 40 kg MS/ha/jour, 8 t MS/ha en 200 jours. La production annuelle de lait est en moyenne de 900 kg MS/ha, le croît est de 77 kg MS/ha/an (PS ≈ 520 kcal/m<sup>2</sup>/an).

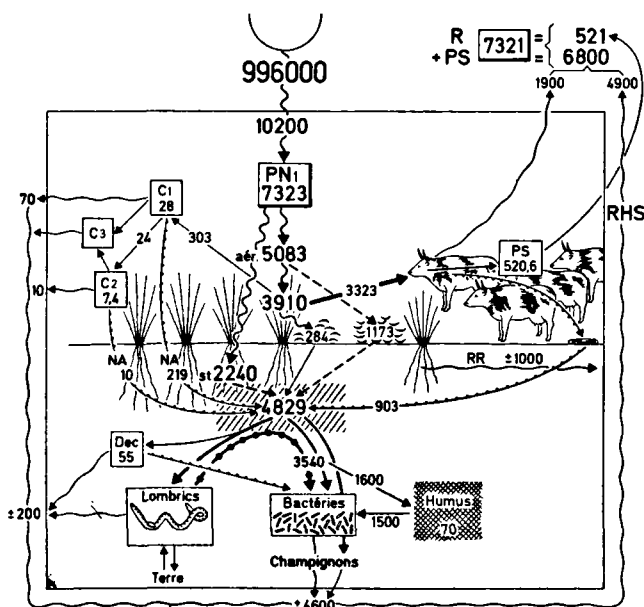


Fig. 4.58 Flux d'énergie (en kcal/m<sup>2</sup>/an) dans une prairie de Normandie (Haras au Pin) (d'après Ricou, 1978). Ondulé court : énergie solaire ; ondulé long : énergie respiratoire (infra-rouge long) ; tireté : matière végétale morte livrée aux décomposeurs ; lignes ponctuées : matières animales mortes livrées aux décomposeurs. RR : respiration des racines ; RHS : respiration des hétérotrophes du sol.

Le flux d'énergie est donnée fig. 4.58, (en kcal/m<sup>2</sup>). L'énergie globale, de 9,96.10<sup>9</sup> kcal/ha/an, produit, avec une efficacité de 0,73 %, une phytomasse (MS) de 9 200 kg d'organes verts (3 910 kcal/m<sup>2</sup>), 2 760 kg de litière (1 173 kcal/m<sup>2</sup>), 5 500 kg de racines (2 240 kcal/m<sup>2</sup>), en tout 17 460 kg MS/ha/an ; ceci avec l'aide d'engrais : 160 kg N, 35 kg P, 33 kg K, par ha/an. La litière n'est guère apparente, car enlevée par les Lombrics sitôt produite. De plus, une microfaune d'Acariens et une mésofaune édaphique (Diptères, Staphilinides) dont la production est d'environ 100 kg/ha s'attaquent aux détritiques de surface.

Par ha, 7 820 kg d'herbe verte (3 323 kcal/m<sup>2</sup>) sont consommés par les Bovins, qui en excrètent 1 612 kg (903 kcal/m<sup>2</sup>/an), en utilisent 977 kg pour leur production (PS = 520 kcal/m<sup>2</sup>/an), et respirent le reste (1 900 kcal/m<sup>2</sup>/an). La part alimentaire des Arthropodes phytophages (Elatérides, Curculionides, Tipulides) est petite : 713 kg.

Les Lombrics (180 ind./m<sup>2</sup>), dont la biomasse moyenne de 71 kg MS/ha atteint 260 kg MS/ha en période de pleine activité, jouent un rôle important dans la trituration d'une matière organique qui, dans le sol, s'accumule à raison de 1,5 t/ha/an (litière + refus + racines + excréments divers + urine) ; ils ingèrent ± 55 % de la production de litière, avec un transit de terre de 35 kg/m<sup>2</sup>/an.

Il appartient aux Bactéries (biomasse 140 kg MS/ha) et Champignons de décomposer cette matière organique, tout en équilibrant la quantité d'humus, le système étant considéré en équilibre quasi stationnel.

Les Champignons n'ont pas été étudiés. Les Bactéries consomment 8,35 t/ha ; 3 t d'humus néoformé correspondent à 3 t d'humus déshumifié.

La respiration du sol s'élève à 5 900 kcal/m<sup>2</sup>/an, et équilibre plus ou moins l'apport de matière organique (± 4 900 kcal/m<sup>2</sup>/an, compte tenu du fait que 1 000 kcal, de la respiration des racines ont été décomposés lors de l'établissement de la productivité de celles-ci.

Ainsi un flux annuel d'environ 650 g C ou 5 000 kcal traverse chaque m<sup>2</sup> de sol. En y ajoutant 1 900 kcal pour la respiration des bovins et 520 kcal pour leur productivité, on équilibre vers 7 400 kcal/m<sup>2</sup>/an (photosynthèse 7 323 kcal) les échanges d'énergie de l'écosystème avec l'extérieur.

Il apparaît évident que, comparé à l'écosystème prairie quasi sauvage l'écosystème prairie bien organisé par l'homme fonctionne avec une efficacité bien plus grande, en ce qui concerne l'utilisation de l'herbe par le bétail et la productivité de celui-ci.

## 7) La prairie canadienne

La « prairie » mixte canadienne sur sol argileux, en climat semi-aride, à *Agropyron dasystachyum* et

*Koehleria cristata*, a couvert jadis de très vastes espaces dans le Sud-Ouest du Saskatchewan (Northern Great Plains). Elle est aujourd'hui remplacée par la culture du blé, mais il en reste encore quelques fragments que se sont empressés d'étudier COUPLAND et son équipe du PBI (« Grassland Biome », projet Matador). Voici quelques caractéristiques de la biogéocénose (COUPLAND, 1975). Le sol est du type tchernoziem brun, profond, modérément calcaire (pH 7,2-8,3).

L'organomasse des plantes supérieures s'élève à 35 000 kg/ha, dont 14 % pour les pousses vertes aériennes, 7 % pour la litière à la surface du sol, 4 % pour les bases des pousses (dans le sol), 1 % pour les rhizomes, 4 % pour la litière souterraine et 70 % pour les racines. Le pic de biomasse des pousses aériennes est obtenue en juin-juillet.

Les racines, concentrées dans les 10 premiers centimètres (8 420 kg/ha) pénètrent profondément ; il y en a encore 1 t/ha à 80-90 cm de profondeur et 210 kg à 140-150 cm de profondeur, sur un total de 24 230 kg/ha (racines mortes non distinguées).

De 1969 à 1972, la productivité primaire moyenne (PN<sub>i</sub>) fut de 11 830 kg MS/ha/an, correspondant à 53 240 kcal. La productivité aérienne fut de 4 810 kg/ha/an, la productivité souterraine de 7 020 kg/ha/an.

Les consommateurs primaires et secondaires ont une biomasse de 42 à 65 kg/ha dont pour les Invertébrés de surface (20 % de Sauterelles) 3 kg MS/ha.

La principale chaîne trophique aérienne se compose de : Graminées (173 kg/ha/an récoltés, dont seulement 30 kg ingérés et les autres gaspillés) → Sauterelles (productivité 900-4 600 g MS/ha/an, conversion 13 %) → Araignées (productivité 700 g MS/ha/an, conversion tissu de Sauterelle en tissu d'Araignée 28 %).

Les Oiseaux représentent 70 g/ha, les petits Mammifères 10 g/ha.

Dans le sol, il y a 97,7 % de Microbes et 2,3 % d'Invertébrés, dont 70 % de Nématodes et 15 % d'Annelides.

La biomasse des microorganismes du sol a été estimée pendant 3 années consécutives (1968-1970), ce qui n'est pas fréquent et donne beaucoup d'importance aux valeurs trouvées :

bactéries	464 kg MS/ha
champignons	1 771 kg MS/ha
levures	7 kg MS/ha
protozoaires	70 kg MS/ha
total	2 312 kg MS/ha.

Le temps de décomposition de la moitié de la cellulose est de 24 semaines ; la fixation biologique totale de N<sub>2</sub> est de 2 kg/ha, auxquels viennent s'ajouter 3,2 kg importés par les précipitations.

## 11. L'écosystème « ager ».

1. Fournissant à l'homme la plus grande partie de son alimentation, c'est l'écosystème le plus sophistiqué, le plus travaillé par l'homme, le plus simplifié et par là le plus vulnérable (sensible aux adversités climatologiques, aux parasites végétaux et animaux de tous genres). Étudier l'ager est entrer dans le domaine de l'*agriculture*, et, nous n'y ferons ici, qu'une brève incursion.

L'ager est cultivé pour la productivité primaire de sa phytocénose, que l'on s'efforce de réduire à la population d'une seule espèce à haut rendement ; cette population est parfois perenne ou bisannuelle, le plus souvent annuelle. Telles sont en tout cas les céréales, comme le Riz, le Froment et le Maïs. Leur productivité est limitée par le fait qu'elles ont besoin d'une longue période de développement depuis la germination des graines (petites) jusqu'à la formation définitive d'une surface foliaire importante ; celle-ci, qui dépend de l'apport d'aliments azotés, n'est réalisée que pendant quelques semaines, au cours desquelles l'efficacité photosynthétique est extrêmement élevée ; une intervention optimale de lumière est favorisée si les feuilles sont dressées.

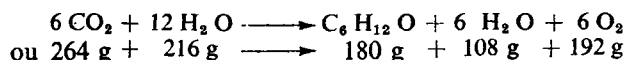
Jadis, les cultures étaient plus ou moins envahies de *mauvaises herbes*, qui leur apportaient le charme particulier de leurs fleurs colorées (bleuets, coquelicots, camomilles, moutardes, etc.) ; mais ces compétiteurs diminuaient les rendements et on tend aujourd'hui à les éliminer des agers bien entretenus par l'emploi de graines sélectionnées et d'herbicides sélectifs. Quand encore présentes, ces mauvaises herbes peuvent servir d'indicateurs des conditions du sol, ou abriter de « bons » Insectes capables de livrer la « lutte biologique » aux Insectes parasites.

2. Le schéma de la fig. 4.59 A, établi d'après NIČIPORVIČ 1968, illustre le **fonctionnement** de l'écosystème **champ de froment** ; il est pris à une latitude moyenne en U.R.S.S. où le R.P.A., pendant une période de végétation active d'environ 4 mois, a une valeur d'environ  $2,2 \cdot 10^9$  kcal/ha.

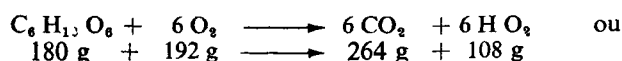
Le schéma est simplifié : il ne faut pas perdre de vue que la radiation solaire comporte autant d'infrarouge proche que de R.P.A., et que cet infrarouge joue un rôle important dans l'échauffement des plantes, et de là, dans leur transpiration.

Les réactions essentielles au sein de l'écosystème sont l'établissement d'une productivité brute PB et celui d'une productivité primaire nette PN<sub>1</sub>.

Pour PB, on a :



Pour PN<sub>1</sub>, c'est-à-dire PB - R, on a :



C'est-à-dire que pour obtenir une PN<sub>1</sub> de 10 t/ha (4 t de grains, 5 t de paille et 1 t de racines assimilés à C<sub>6</sub>H<sub>12</sub>O<sub>6</sub>), il faut partir de 16 t H<sub>2</sub>O et 20 t de CO<sub>2</sub>.

Dans les feuilles, les 16 t H<sub>2</sub>O sont transformées, par photolyse, en 14 t O<sub>2</sub> qui se libèrent dans l'atmosphère et 2 t H, qui sont utilisées à réduire CO<sub>2</sub> en 14 t de matière organique (PB), avec libération de 8 t H<sub>2</sub>O.

Pour accomplir ce travail photochimique colossal, les plantes absorbent plus ou moins  $1,3 \cdot 10^9$  kcal de lumière solaire ; mais la plus grande partie de cette énergie se transforme en chaleur, ce qui amène les plantes à évaporer (principalement sous forme de transpiration) une énorme quantité d'eau.

Le courant transpiratoire permet l'intervention nécessaire, dans l'élaboration de matière organique, de plus ou moins 1 t de nutriments minéraux (N, P, K, S, Ca, etc...).

Au cours du développement de la phytocénose jusqu'à sa maturité, les processus respiratoires de maintenance et de production vont utiliser 4 t des glucides produits par photosynthèse ; ces 4 t de glucides combinés à 4 t d'oxygène, libéreront 6 t de CO<sub>2</sub> et 2 t H<sub>2</sub>O.

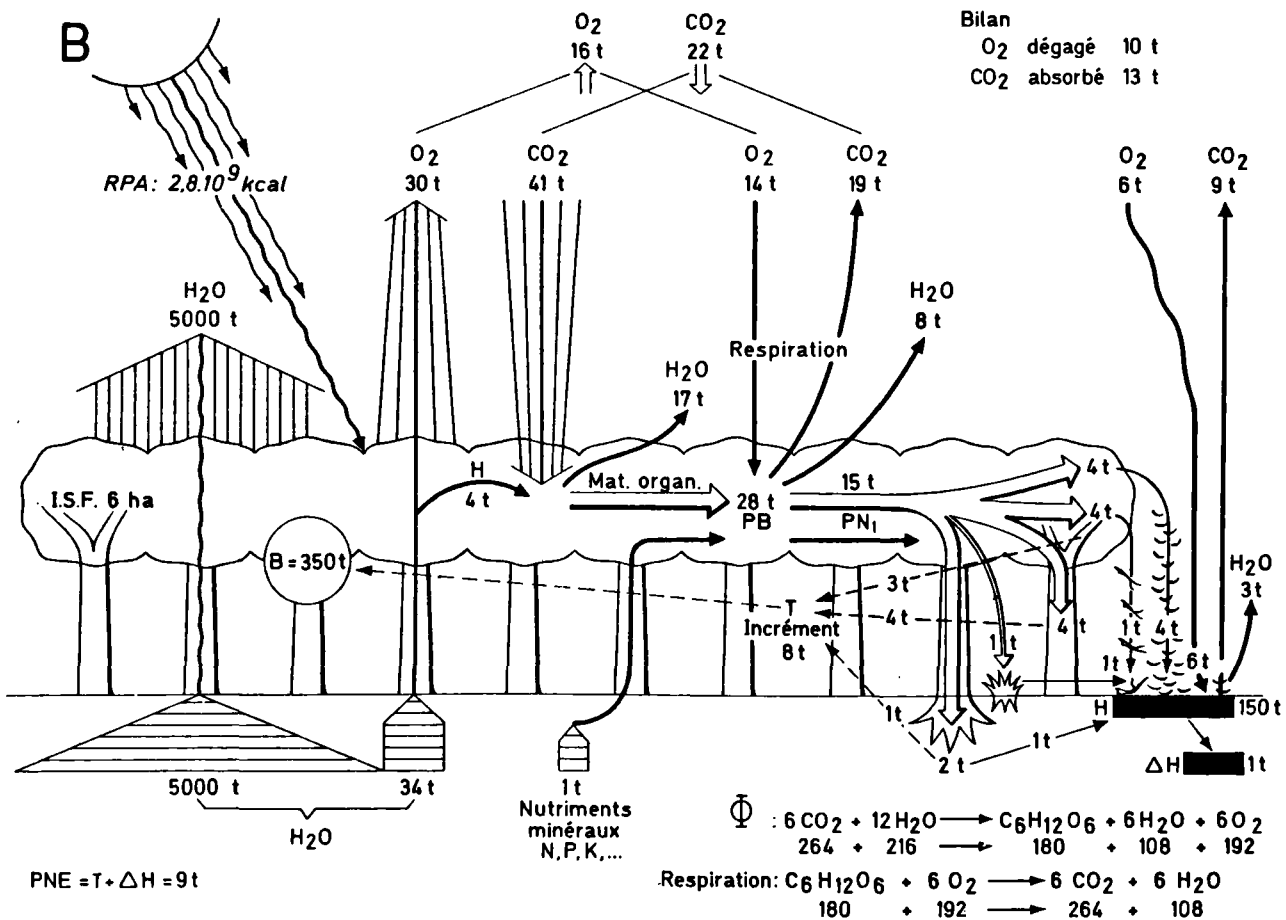
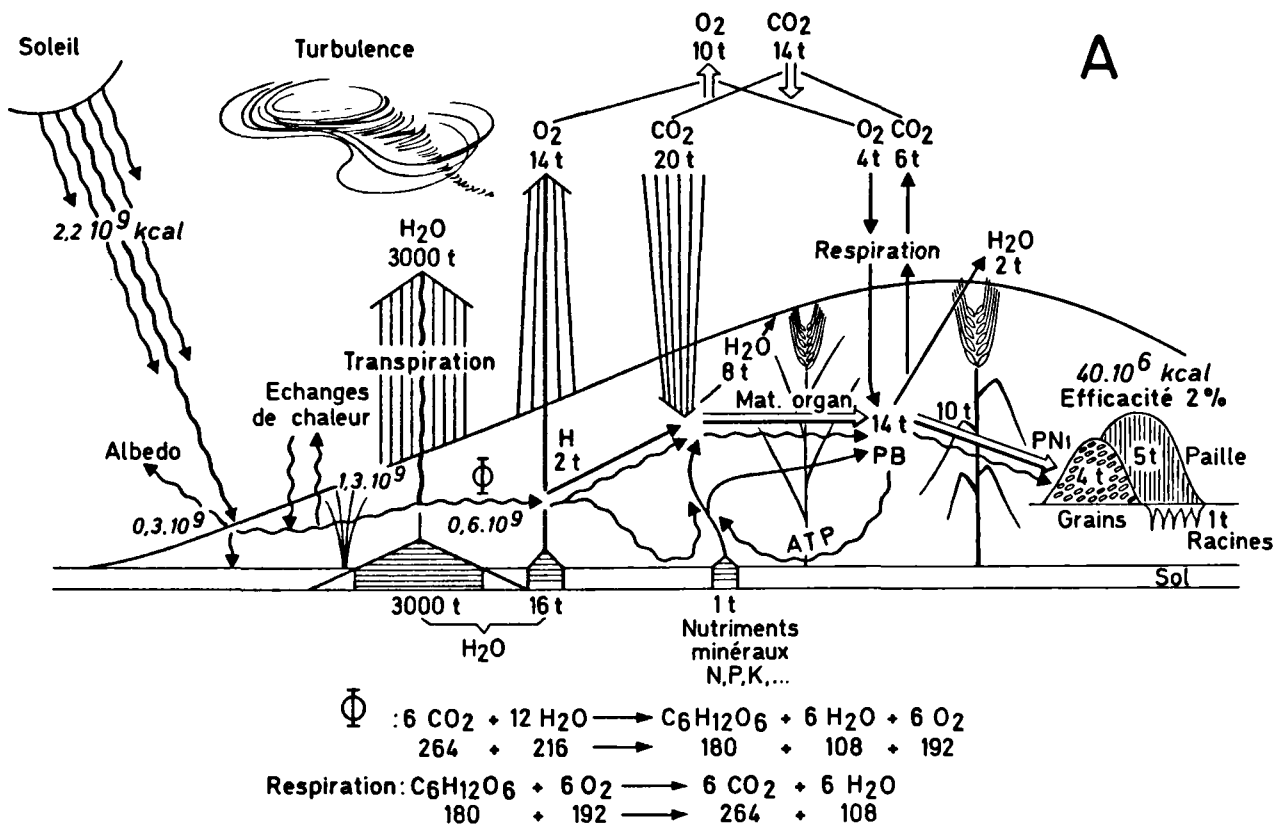
On voit que l'efficacité est faible :  $2,2 \cdot 10^9$  kcal de R.P.A. donnent  $40 \cdot 10^6$  kcal de matière sèche de froment, soit une efficacité de 1,8 % (période végétative).

On voit aussi que, par ha, 10 t de O<sub>2</sub> (provenant de l'eau !) sont libérées ; elles sont entraînées dans l'atmosphère par turbulence, et iront ailleurs entretenir la respiration d'autres plantes ou organismes hétérotrophes, homme compris.

3. Le sol de l'ager abrite une **pédofaune** aussi nombreuse que variée : les racines et les restes de chaumes constituent une nourriture abondante.

Les chiffres donnés par STOCKLI (1940), pour un champ de fertilité moyenne, donnent un ordre de grandeur acceptable pour cette vie aussi grouillante qu'insoupçonnée :





**Fig. 4.59** Comparaison du fonctionnement de l'écosystème « Champ de blé » (A) (d'après Ničiporovič, modifié) avec celui de l'écosystème forêt caducifoliée (B). Valeurs à l'ha. (Pour explication, voir texte.)

	Nombre	Biomasse fraîche (kg/ha)
Bactéries . . . . .	600 000 000/g sol	10 000
Champignons . . . . .	400 000/g sol	10 000
Protozoaires . . . . .	1 500 000 000/dm <sup>2</sup> sol	379
Nématodes . . . . .	50 000/dm <sup>2</sup> sol	50
Enchytraeides . . . . .	20/dm <sup>2</sup> sol	15
Lumbricides . . . . .	2/dm <sup>2</sup> sol	4 000
Myriapodes . . . . .	14/dm <sup>2</sup> sol	50
Collemboles . . . . .	220/dm <sup>2</sup> sol	6,5
Oribatides . . . . .	150/dm <sup>2</sup> sol	4,4
Arachnides . . . . .	5/dm <sup>2</sup> sol	15
Divers . . . . .		300
Total . . . . .		25 000

Les 25 t de matière fraîche ne correspondent qu'à environ 2,5 t de matière sèche (Champignons et Bactéries contiennent  $\pm 90\%$  d'eau), mais on conçoit que si la productivité de cette biocénose est relativement faible, son activité doit être énorme, au niveau des 3 grands groupes, Bactéries, Champignons et Lombrics.

4. C'est au niveau de l'ager, qui, au sens large, comporte aussi les plantations d'arbres (fournisseurs de bois, de fruits, de résine, de caoutchouc, etc.), que se développent au maximum les **chaînes de consommateurs parasites**. Champignons et Animaux invertébrés trouvent dans les plantes cultivées, un aliment de choix. Ils entrent, d'une manière sévère, en compétition avec l'homme, qui aujourd'hui s'efforce d'enrayer leur action par des fongicides et pesticides des plus variés qui peuvent devenir à leur tour des nuisances (voir p. 248). Les Invertébrés parasites des cultures peuvent constituer une nourriture abondante pour des prédateurs (Insectes, Oiseaux), ou pour leurs parasites.

Nous avons vu que dans la nature (p. 141) le contrôle biologique des parasites des producteurs primaires est automatique ; en agriculture, il faut souvent l'aider, en introduisant ou en favorisant les ennemis du parasite : c'est ce que l'on appelle la **lutte biologique** : par exemple, pour lutter contre les pucerons des arbres fruitiers, on recourt aux services de Coccinelles particulièrement friandes de ces parasites ; de la même manière, on a pu contrôler, par l'introduction de parasites sympatriques, l'invasion des U.S.A. par le Millepertuis d'Europe, et celle des îles Hawaï par *Lantana camara*. Tout en restreignant l'emploi de dangereux pesticides, cette lutte permet de redonner aux écosystèmes cultivés une diversité qu'ils ont perdue, car il faut organiser pour les « bons animaux », à proximité ou mêlés aux cultures, les

substrats qui leur sont nécessaires : populations de plantes sauvages, haies, bosquets.

Le problème est si vaste que nous ne pouvons que renvoyer le lecteur aux travaux d'écologie agricole, et à certaines mises au point, comme celles de GRISON (1969), BOURDHEUIL (1967), VAN DEN BOSCH (1971).

5. Dans l'ager, le cycle des nutriments minéraux est fort particulier. La figure 4.60 représente ce cycle dans un champ de Maïs à Nivelles, dans la zone sablolimoneuse de la Belgique. Le Maïs étant une plante en C4, sa productivité primaire nette (19 t/ha/an) est plus élevée que celle du Froment. Il s'agit ici de Maïs d'ensilage ; les plantes entières (sauf la base et les racines, situées sous la faucheuse) sont exportées et données en alimentation au bétail.

Une partie des nutriments minéraux sont réimportés sous forme de fumier, après passage à l'étable ; les quantités réimportées ne sont pas suffisantes, et N, P et K supplémentaires sont ajoutés sous forme d'engrais chimiques (« agriculture chimique »).

On n'a pas mesuré les exportations par lessivage et érosion du sol. On voit que les importations par l'atmosphère au voisinage d'une grande ville (Bruxelles) sont importantes, particulièrement Ca, N, S et Na. Ce dernier n'est malheureusement guère absorbé par le Maïs, bien que nécessaire en assez grande quantité à son consommateur animal.

6. On pourrait consacrer à l'écologie de l'ager un livre entier, bien que le problème écosystémique soit rarement considéré dans son ensemble par les auteurs. On trouvera des renseignements assez complets dans les livres de TISCHLER 1965 et 1976.

7. Pour bien comparer deux biogéocénoses essentielles de nos régions, nous avons repris, fig. 4.59, B, à côté du champ de Froment, l'exemple tant de fois cité d'une forêt caducifoliée de Chênes et Charmes en Belgique (DUVIGNEAUD, 1967) de biomasse (B) de 350 t/ha et de *surface foliaire* (I.S.F.) de 6 ha/ha, et en pleine croissance.

La période de végétation étant plus longue, sa productivité est plus importante que celle du champ de Froment.

L'écosystème se complique du fait que la phytocénose est vivace. Chaque année, un incrément T de 8 t d'organes ligneux s'ajoute à la biomasse des organes pérennants. Des 7 t de *litière* (feuilles, rameaux, racines) tombant annuellement, 6 sont respirées par les décomposeurs, et 1 t forme de l'humus  $\Delta H$ , s'ajoutant à 150 t d'humus préexistants (H). L'efficacité vis-à-vis des RPA (période de végétation) est ici de 2,3 %.

8. Dans les pays développés, la productivité de l'ager est très fortement augmentée par l'importation de grandes quantités d'énergie fossile (pétrole, gaz

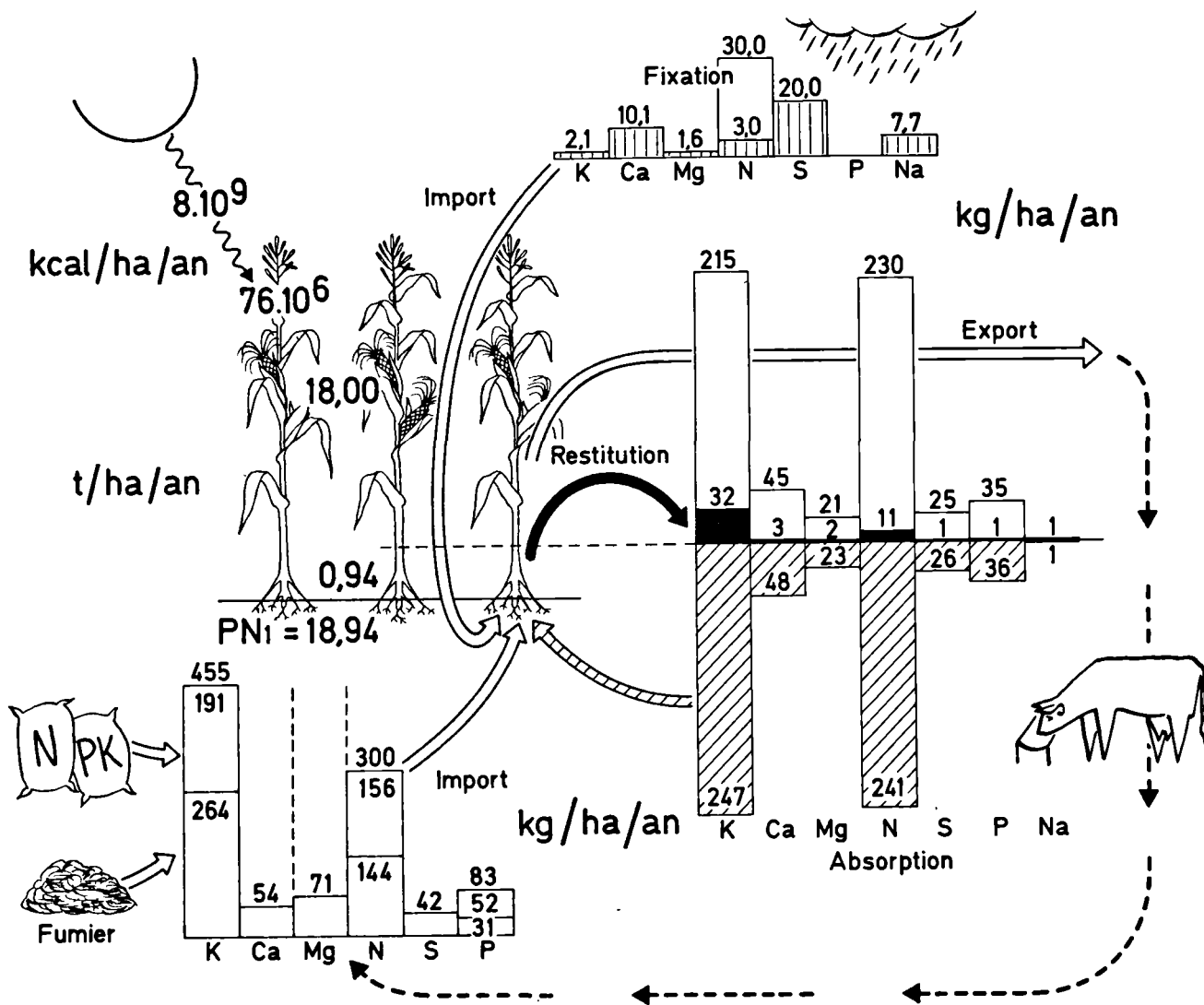


Fig. 4.60 Fonctionnement de l'agrobiogéocénose « Champ de Maïs » à Nivelles (Belgique). Cycles des nutriments minéraux ; importation (d'après Duvigneaud, 1978).

naturel), liées aux machines agricoles, transports, irrigation, engrais, pesticides, aménagement des installations, etc...

Pour illustrer ce problème on peut prendre l'exemple de l'écosystème « champ de Maïs » aux U.S.A., étudié par PIMENTEL et al. (1973) (fig. 4.61). En moyenne, pendant la période de végétation aux U.S.A., le champ de Maïs reçoit par ha 5,1.10<sup>8</sup> kcal d'énergie solaire totale ; 1,26 % de cette énergie est convertie en PN<sub>i</sub> de Maïs total, soit 64.360.10<sup>3</sup> kcal, correspondant à 16 t MS/ha/an ; environ le 1/3 de cette production correspond aux grains : 20.432.10<sup>3</sup> kcal (5,1 t MS grains/ha/an), représentant en tout environ 0,4 % de l'énergie solaire reçue. La figure 4.62 montre qu'une telle productivité ne peut être obtenue qu'à l'intervention à de très nombreux

niveaux, de quantités importantes de combustibles fossiles.

a) Il faut l'énergie de tractoirisation (E, F, G, K) : 2 000.10<sup>3</sup> kcal de fuel pour faire marcher les tracteurs, mais aussi 1 050.10<sup>3</sup> kcal pour construire et réparer les tracteurs. 175.10<sup>3</sup> kcal sont nécessaires pour assurer les transports à l'intérieur de la ferme.

b) Il faut l'énergie de fabrication des engrais (H), surtout azotés :

- pour 112 kg N/ha : 2 353.10<sup>3</sup> kcal (surtout gaz naturel)
  - pour 31 kg P/ha : 118.10<sup>3</sup> kcal (« mining et processing »)
  - pour 60 kg K/ja : 170.10<sup>3</sup> kcal (« mining et processing »)
- en tout : 2 641.10<sup>3</sup> kcal.

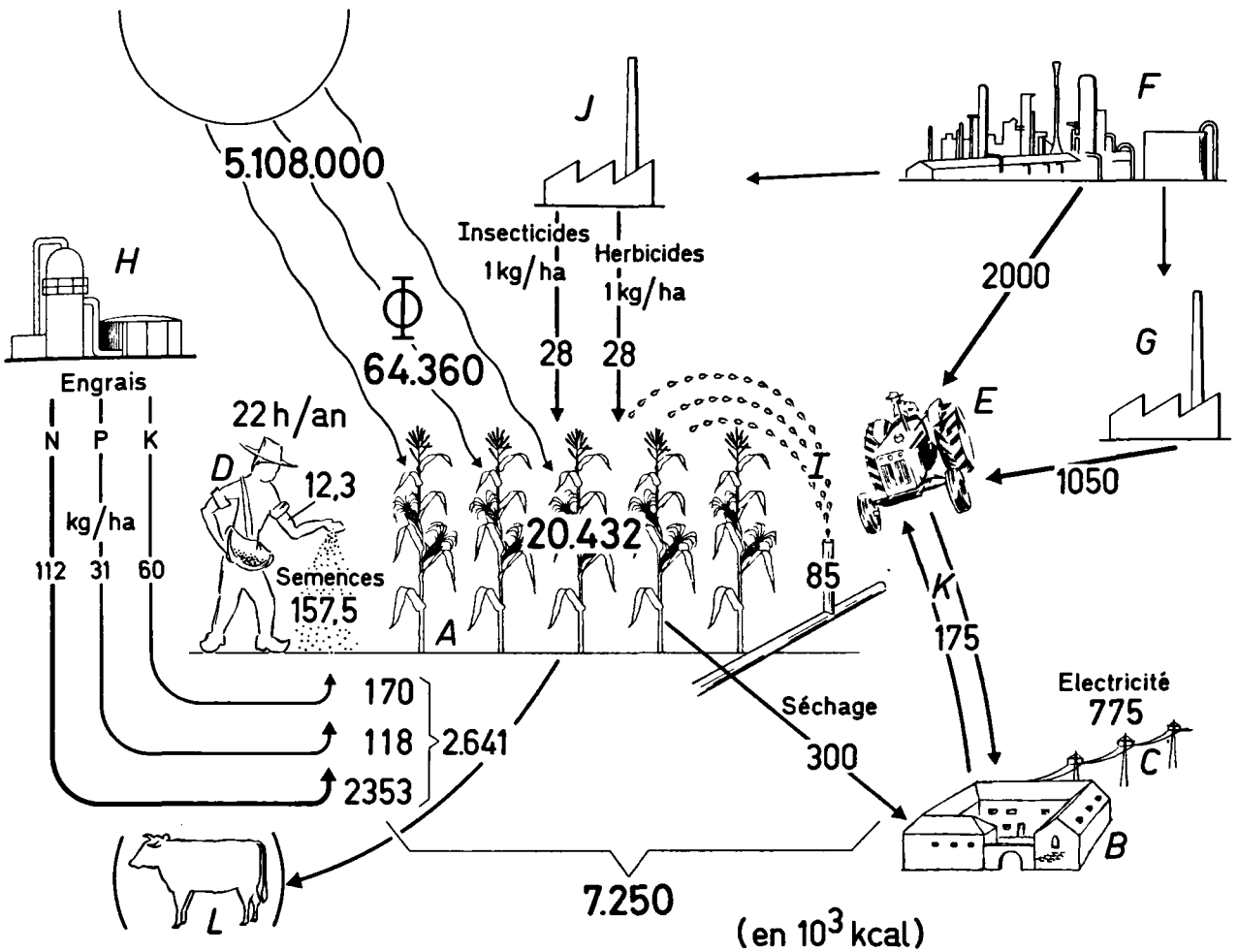


Fig. 4.61 Fonctionnement de l'agrobiogéocénose « Champ de Maïs » aux U.S.A. Introduction d'énergie subsidiaire (données de Pimentel et al., 1973). (Pour explications, voir texte.)

c) Il faut l'énergie de fabrication des pesticides (J) : en moyenne 28.10<sup>3</sup> kcal pour 1 kg d'insecticides, et la même quantité pour 1 kg d'herbicides.

d) Il faut l'énergie d'irrigation (I). On a vu l'importance de l'eau comme facteur de productivité. Aux U.S.A. (comme dans de nombreux pays à climat tropical ou méditerranéen), de grandes quantités d'eau d'irrigation sont nécessaires à la productivité du Maïs dans de nombreux états ; en moyenne, 85.10<sup>3</sup> kcal d'énergie sont nécessaires pour amener l'eau et la distribuer sur 1 ha de culture de Maïs.

e) Il faut l'énergie de séchage. Le grain mûr de Maïs (hybride) contient 13 % d'eau ; cette hydratation est trop forte pour la conservation en silo : le grain risque d'y moisir. Il faut diminuer l'hydratation dans des séchoirs, d'où, utilisation pour ce faire de 300.10<sup>3</sup> kcal d'énergie.

f) Il faut de l'énergie électrique pour les besoins les plus variés de la ferme (B, C), et PIMENTEL a

estimé à 775.10<sup>3</sup> kcal l'énergie nécessaire à produire cette électricité rapportée à 1 ha de champ cultivé.

g) Il faut introduire, dans le système, les graines sélectionnées (Maïs hybride) pour plantation ; à raison de 220 kg par ha, et en doublant leur valeur calorifique pour tenir compte de l'énergie déployée pour leur obtention à la station de sélection, on obtient une importation d'énergie dans le système de 157.50<sup>3</sup> kcal.

h) Il faut de l'énergie humaine. Il faut remarquer que, ainsi traité, le champ de Maïs est le moins consommateur d'énergie humaine qui soit. Aux U.S.A., où l'on considère qu'en 1970 un ouvrier agricole travaille 40 heures par semaine en consommant 21 770 kcal/semaine et que ce travailleur passe, pour toute la saison, 22 h sur 1 ha de champ de Maïs, cela représente 12.3.10<sup>3</sup> kcal d'énergie alimentaire dépensée.

Si on fait la somme de tous ces apports, on obtient le chiffre de  $7\,250 \cdot 10^3$  kcal/ha/an, ce qui est considérablement inférieur à celui de l'énergie solaire, mais représente plus du 1/3 de cette énergie fixée sous forme de grains (2,8 kcal de grains produits pour un import de 1 kcal de fuel).

Ceci paraîtrait raisonnable, si le fuel en question ne devenait pas rare et cher. De plus, la culture du Maïs est exceptionnellement efficace (plante en C4) et beaucoup de systèmes agricoles utilisent d'autres espèces. Mais surtout, l'immense quantité de grains de Maïs produite étant en grande partie réservée à

l'alimentation des animaux domestiques, si on applique la règle des 10 %, 90 % de cette énergie est perdue lors de la transformation de la matière végétale en matière animale (l'efficacité des porcs et de la volaille est meilleure que 10 %, mais celle des ruminants est plus faible).

On doit donc penser que dans un système agricole du type U.S.A., les  $20\,432 \cdot 10^3$  kcal de grains de Maïs produits à l'ha deviennent en grande partie  $2\,500 \cdot 10^3$  kcal de viande. Il faut, dès lors, compter 3 kcal de fuel pour produire 1 kcal de viande à partir de 9 kcal de grains de Maïs.

## 12. Autres types d'écosystèmes terrestres.

Nous avons choisi à titre d'exemple quelques types d'écosystèmes qui nous paraissaient particulièrement importants.

Il y a aussi les semi-déserts, qui couvrent sur les continents une surface d'environ 20 millions de km<sup>2</sup>. Ils ont fait l'objet d'études intensives, que nous avons résumées dans un paragraphe consacré à la biologie des déserts (p. 257-260).

L'étude des steppes semi-désertiques du Maghreb, comme bien d'autres, met en relief l'écosystème simplifié Herbe-Mouton (LE HOUÉROU 1970).

Ces steppes, correspondant à une pluviosité comprise entre 100 et 400 mm (10 % du territoire du Maroc, de l'Algérie, de la Tunisie, de la Lybie), couvrent une surface de quelque 460 000 km<sup>2</sup>.

Composées de Graminées (*Stipa*, dont *S. tenacissima* (« Alpha »), *Lygeum*, *Aristida*, etc...) et de suffrutex (*Artemisia*, *Salsola*, etc...), parfois de plantes halophytes (*Atriplex*, *Arthrocnemum*, etc...), elles sont essentiellement utilisées au pâturage du Mouton.

La productivité primaire varie naturellement avec la pluviosité.

LE HOUÉROU donne, pour l'ensemble de la région, pour une pluviosité de 75 à 400 mm/an, les valeurs moyennes suivantes :

pâturages médiocres	20- 300 kg fourrage sec/ha
pâturages moyens	50- 800 kg fourrage sec/ha
pâturages bons	100-1 000 kg fourrage sec/ha

RODIN et al. (1970) donnent pour l'Algérie une productivité moyenne de 250 kg de fourrage/ha/an.

Dans le Negev, TADMOR et al. (1971) ont montré que pour des pluviosités de 40 à 400 mm/an l'on peut arriver, par un aménagement scientifique et rationnel, à des productivités de 3 000 à 4 900 kg de MS/ha.

La zoomasse des Moutons atteint, pour les steppes d'Afrique du Nord :  $33 \cdot 10^6$  moutons, soit en moyenne 1 mouton adulte pour 2 ha ; la productivité secondaire est d'environ 8-10 kg de poids vif mouton/ha/an. Elle varie suivant la quantité de nourriture et, de là, suivant la pluviosité ; les courbes de la fig. 4.62 montrent la situation actuelle, et ce à quoi, selon LE HOUÉROU, on pourrait arriver par un aménagement de type courant.

Ce qui fournirait :

pour pluviosité	productivité en poids vif kg/ha
de 70-100 mm	4,0- 5,0
100-200 mm	6,0- 8,0
200-300 mm	15,0-18,0
300-400 mm	35,0-50,0

Un tel aménagement est indispensable : la population double ici tous les 25 ans ; un surpâturage aussi inutile que dangereux se développe, qui a actuellement pour effet une extension du désert vrai aux dépens du semi-désert.

Il y a la toundra. La découverte de pétrole dans l'Alaska a attiré l'attention sur cette énorme formation de 8 millions de km<sup>2</sup>, où la chaîne trophique la plus importante pour l'homme est : végétation rase d'herbes et Lichens/Renne.

A la toundra arbustive se rattache toutes les landes à Éricacées, et par là le maquis méditerranéen, ou les maquis des montagnes de l'Afrique centrale, ou ceux de l'Afrique du Sud, ou encore les landes à Empetrum de Patagonie, et à Épacridacées de la Nouvelle-Zélande, etc.

On peut passer de là aux garrigues. Ici, nous disposons d'une étude approfondie de la garrigue à Chêne-Kermès, effectuée à Montpellier par l'équipe LOSSAINT-RAPP (1971).

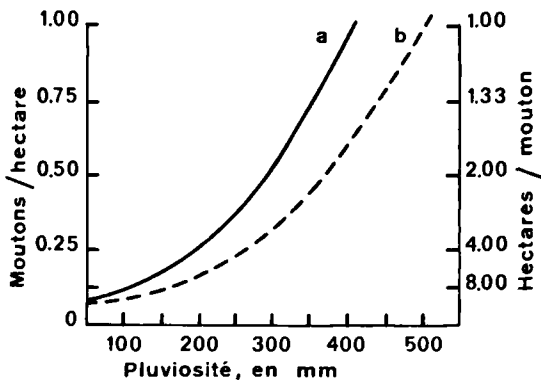


Fig. 4.62 Rapport entre la pression de pâturage et la pluviosité en Afrique du Nord. a : pression actuelle ; b : pression améliorée par un aménagement rationnel, sans nourriture d'appoint (d'après Le Houérou, 1972).

A côté de ces écosystèmes qui ont valeur de biomes, il y a tous les écosystèmes intra- ou inter-

zonaux : prés salés, mangroves, tourbières basses, garrigues sur gypse, etc., que nous ne pouvons traiter ici. Le tableau 4.2, d'après RODIN et BAZILEVICH (1966) reproduit un certain nombre de caractéristiques d'écosystèmes divers.

D'autre part, le tableau 4.16 donne les biomasses et productivités primaires des grands types d'écosystèmes (biomes) qui se partagent la biosphère et aboutit à une **productivité primaire totale de la biogéosphère** de 135 milliards de t de matière sèche par année.

Il semble toutefois que  $135 \cdot 10^9$  soit un chiffre trop bas : il apparaît de plus en plus que l'on a mésestimé la productivité des racines, particulièrement dans les toundras et prairies.

De sorte que le chiffre de  $172 \cdot 10^9$  avancé par RODIN et al. se rapproche peut être davantage de la réalité. Cependant, on peut craindre aussi une surestimation de la productivité forestière dans les tropiques, due à la confusion entre forêts équatoriales et forêts tropicales.

## 13. Synthèse. Phytomasse et productivité des écosystèmes formant la biosphère.

1. Nous avons passé en revue dans ce qui précède les principaux zonobiomes ou écosystèmes se partageant la planète. Pour le biologiste, ce ne sont pas nécessairement les plus captivants : il y a les *orobiomes*, ou écosystèmes de montagnes, dont l'étude est à peine ébauchée ; il y a les *édaphobiomes*, avec leur multitude de biocénoses adaptées à des sols anormaux (gypse, serpentine) ou riches en métaux lourds ; il y a la végétation de l'« estuaire » : estuaires, prés salés, plages et dunes littorales, mangroves, rochers maritimes ; il y a les marais à hautes herbes (*Phragmites*, *Papyrus*) dont la productivité est si élevée qu'on songe à les exploiter pour en faire du papier ou de l'énergie de biomasse. Ces « roselières », si abondantes en Grande-Bretagne, en Pologne et dans le delta du Danube, ont été étudiées en détail en Tchécoslovaquie par une équipe dirigée par DYKYOVA et KVET (1978) ; la productivité primaire nette atteint 67 t MS/ha/an, dont 37 t d'organes aériens. Rarement écosystème fut autant étudié et avec autant de sérieux dans autant de pays.

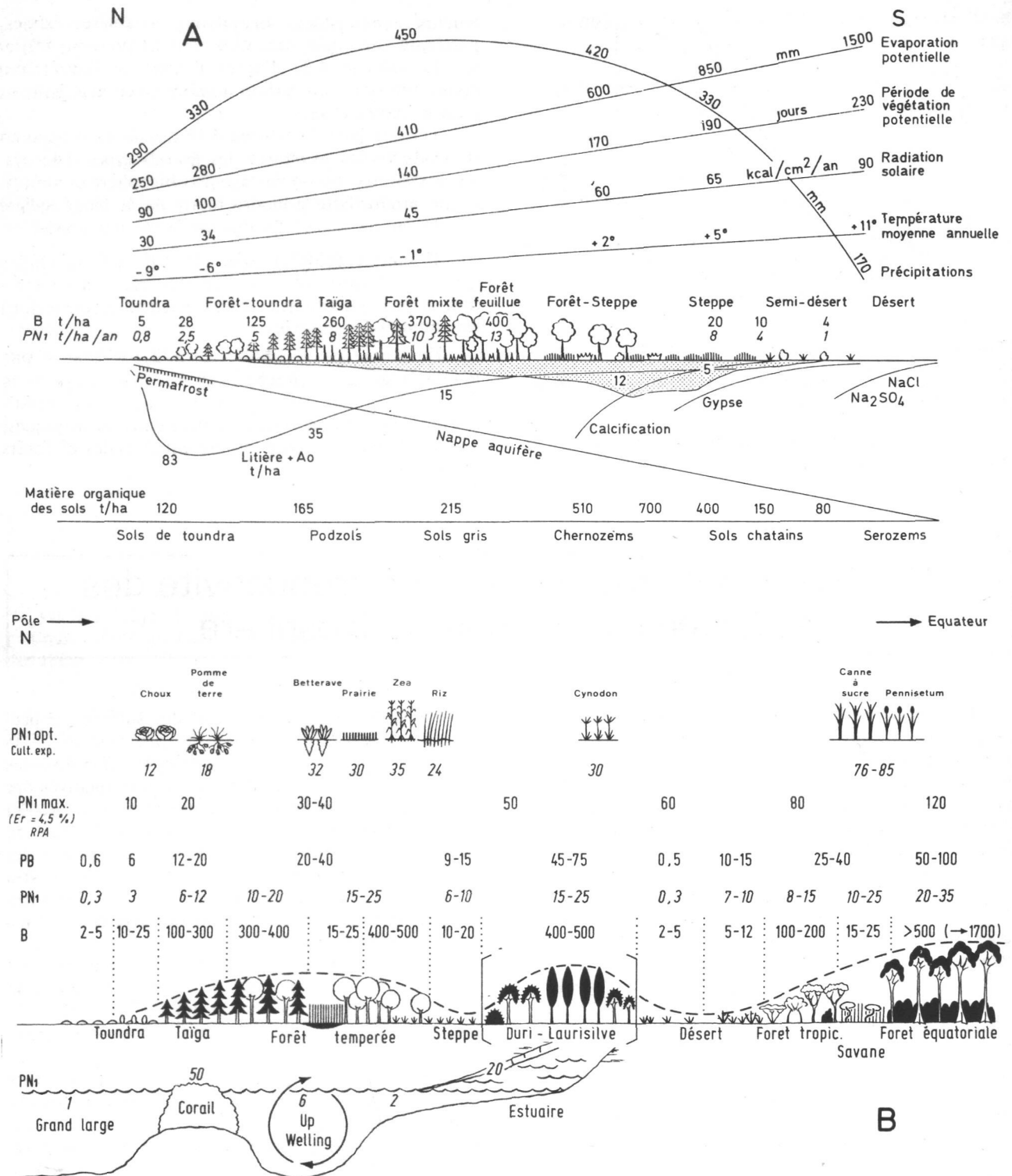
2. Cependant, le présent chapitre s'est déjà traîné beaucoup trop en longueur, et l'on y mesure l'importance que peut prendre, dans le monde d'aujourd'hui, l'écologie quantitative. Divers auteurs se sont efforcés, depuis quelques années, d'évaluer, à

partir des données de terrain et des surfaces respectives des divers écosystèmes, la phytomasse et la productivité primaire nette de la biosphère. Les données s'améliorent peu à peu, mais les surfaces relatives des écosystèmes se modifient constamment, suite à l'action humaine, dont on découvre chaque jour l'impact de plus en plus important ; par exemple, la surface des forêts équatoriales, qui, mesurée sur la plupart des cartes phytographiques mondiales, est d'environ 18-20 millions de km<sup>2</sup>, semble ne pas dépasser aujourd'hui 11 millions de km<sup>2</sup>.

Ainsi, l'actuelle biosphère (technosphère) n'a pas la même physionomie, la même biomasse, la même productivité qu'une biosphère naturelle, climatique, qui se développerait sans intervention humaine.

Cependant, il est possible, en utilisant ce qui reste des écosystèmes naturels ou semi-naturels et les climats correspondants, d'établir la productivité idéale, ou tout au moins le plésioclimax de la biosphère, ce qu'ont tenté RODIN et BAZILEVICH, alors que WHITTAKER et LIKENS (1972) puis LIETH (1975) s'efforçaient de se situer en 1950.

Retravaillant le système de BAZILEVICH et RODIN, en remplaçant certains écosystèmes naturels par des agroécosystèmes cultivés (surface totale



**Fig. 4.63** Succession Nord-Sud des principaux zonobiomes et de leurs biomasses et productivités (en t/ha et t/ha/an). A. En U.R.S.S., depuis la toundra jusqu'au désert (d'après Vysotsky, Pogrebnyak et Walter, modifié). B. Du pôle à l'équateur (d'après Rodin, Bazilevitch, Nitchiporovitch, Duvigneaud, etc...). Productivités maximales pour une efficacité de 4,5 % des RPA. Productivités optimales obtenues dans des cultures expérimentales dans des conditions optimales. (Pour explications, voir texte.)

15.10<sup>6</sup> km<sup>2</sup>, F.A.O. 1978), tenant compte aussi de l'intervention de l'homme dans certains écosystèmes semi-naturels plus ou moins exploités (forêts), utilisant au maximum les données de phytomasse et productivité du P.B.I., nous avons composé pour 1978 le tableau 4.16.

Voici, en 10<sup>9</sup> t MS, les valeurs comparatives ainsi obtenues pour la phytomasse et la productivité de la biogéosphère, d'après BAZILEVICH et RODIN (1972, B et R), WHITTAKER et LIKENS (1975, W et L) et DUVIGNEAUD (1979, D) :

	B et R	W et L	D
phytomasse	2 402,5	1 837	1 300
productivité PN <sub>1</sub> :	171,5/an	117,5/an	135/an

La comparaison de nos valeurs avec celles des auteurs russes montre une considérable différence avec la productivité et la phytomasse potentielles ; la comparaison avec WHITTAKER ou LIETH, montre que *l'homme diminue la phytomasse pour augmenter la productivité* ; le remplacement au Brésil d'une certaine surface de forêt vierge amazonienne par une même surface de plantations de Pins des Caraïbes a pour effet de diminuer de 4 fois la phytomasse, en multipliant par 4 au moins, la productivité végétale.

Utilisant les données sur la productivité et la phytomasse des grands biomes terrestres, et les valeurs obtenues pour leurs cycles biogéochimiques, RODIN et BAZILEVICH (1972) ont établi (provisoirement !) les cartes des cycles biogéosphériques de certains éléments : Ca, K, N ; ils ont également cartographié à l'échelle des continents la litière, la chute de litière, le rapport CL/L, etc...

### 3. Zonalité des biogéocénoses et de leur productivité.

Comme les climats et la végétation correspondante, les biogéocénoses ou écosystèmes présentent une *zonation horizontale*, du pôle à l'équateur.

Un transect devenu classique (fig. 4.63, A) et que nous avons quelque peu modifié, permet de définir les grands types d'écosystèmes de l'U.R.S.S. et leur zonalité. Ce transect permet une remarquable approche de la biogéocénose, car il donne aussi les principales caractéristiques du *climatope* (RPA, température moyenne, précipitations, évaporation potentielle, période de végétation) et de l'*édaphotope* (type de sol, litière, humus, niveau moyen de la nappe aquifère, apparition en surface d'horizons de calcification, de gypsification, de salinisations diverses lorsqu'on va vers des climats de plus en plus arides). *La zonalité de la litière et de l'humus* est sous la dépendance de la

*zonalité de la pédofaune* et, de là, de la *pédoflore* (GHILAROFF, 1968).

Dans la toundra, les restes végétaux s'accumulent sous forme d'une litière épaisse peu favorable à la vie animale ; la pédofaune est surtout concentrée dans la strate muscinale ; ses possibilités de migrations verticales étant limitées par la température trop basse, l'horizon humifère est faiblement développé.

Dans les *podzols à gley* de la taïga du Nord, la pédofaune est plus variée, mais sa densité est faible ; elle est limitée principalement à la litière superficielle ; l'horizon humifère Ao, peu développé, du type mor, émet des acides organiques solubles podzolisant le sol.

Dans la taïga du Sud sur sol *podzolique*, la pédofaune est plus riche et plus abondante ; le sol sèche en été, ce qui permet la pénétration des animaux ; un horizon humifère A<sub>1</sub> particulier (*moder*) est formé, qui peut atteindre une épaisseur de 10-15 cm. Dans la zone des *forêts mixtes (sols gris forestiers)*, le sol est plus chaud : assèchement et aération peuvent gagner toute son épaisseur. Une pédofaune abondante et multiforme mélange la matière organique au sol sur une grande profondeur, formant un horizon humifère A<sub>1</sub>, mull, de 30-40 cm.

Dans la zone des *steppes*, le phénomène s'amplifie et l'horizon humifère atteint 1 m d'épaisseur (mull calcique, profil de *tchernozem*).

Dans les déserts, le profil du sol (*sol gris semi-désertique, sierozem*) est peu développé, malgré que des Invertébrés peu abondants fassent des migrations très profondes. Il n'y a pas d'humus en surface.

Cette zonalité s'applique aussi à la productivité primaire nette (PN<sub>1</sub>), estimée aussi par la biomasse (B) des écosystèmes climax.

On peut étendre le transect à l'ensemble de l'hémisphère N. Du pôle à l'équateur, la variation de la productivité exprimée par PN<sub>1</sub> ou par la biomasse au climax (fig. 4.62, B) suit une sorte de sinusoïde à 2 ou 3 maxima selon que l'on inclut ou pas dans le transect la forêt tempérée chaude sempervirente (*lucidophylle*).

En supposant une efficacité de 4,5 % de RPA (conditions optimales de l'édaphotope, permettant l'action optimale des facteurs énergétiques du climatope), NIČIPOROVIČ a proposé des valeurs maximales qui montrent que la productivité nette des diverses zones de la biosphère peut être fortement augmentée. A côté des maxima théoriques, on a porté sur la figure 4.62, B, les productivités maximales obtenues, à diverses latitudes, pour des cultures expérimentales, où l'on avait réalisé des conditions optimales d'alimentation en eau et en substances minérales.



Tableau 4.16 - La biogéosphère - Surfaces, phytomasses et productivités des biomes constituants

Types d'écosystèmes	Surf. 10 <sup>6</sup> km <sup>2</sup>		Phytomasse			Productivité primaire nette		
			MO t/ha	MO tot. 10 <sup>9</sup> t	C tot. 10 <sup>9</sup> t	MO t/ha	MO tot. 10 <sup>9</sup> t	C. tot. 10 <sup>9</sup> t
Forêts denses équatoriales	11,0	11,0	350,0	385,0	175,00	22,0	24,0	11,0
Forêts tropicales	6,0							
à feuilles larges		4,0	180,00	72,00	32,70	14,0	5,60	2,55
épineuses		2,0	110,0	22,00	10,00	12,0	2,40	1,09
Savanes dérivées	9,0							
herbeuses		4,5	30,0	13,50	6,14	20,0	9,00	4,09
arborescentes		4,5	70,0	31,50	14,32	22,0	9,99	4,54
épineuses		7,0	50,0	35,00	15,90	10,0	7,00	3,18
Steppes tropicales	2,0	2,0	50,0	10,00	4,50	12,0	2,40	1,09
Déserts chauds	17,8							
tropicaux		5,6	1,0	0,56	0,25	0,1	0,06	0,03
subtropical-médit.		4,2	2,5	1,05	0,48	0,5	0,21	0,10
extrêmes		8,0	0,1	0,08	0,03	0,01	0,01	0,004
Semi-déserts (suffr. et gram)	9,2							
subtropical-médit.		6,9	6,0	4,14	1,88	3,0	2,07	0,94
tempérés		2,3	11,0	2,53	1,15	2,0	0,46	0,21
Déserts froids	2,5							
Sols gris ou sabl.		1,0	4,0	0,40	0,19	1,0	0,10	0,05
de montagne		1,5	7,0	1,05	0,48	1,5	0,23	0,10
Forêts sclérophylles	4,0	1,3	150,0	19,50	8,26	10,0	1,30	0,59
chaparrals et maquis		2,7	70,0	18,90	8,59	8,0	2,16	0,98
Forêts tempérées	8,0							
sempervirentes		2,0	300,0	90,00	40,91	17,0	5,10	2,32
caducifoliées		4,0	280,0	112,10	50,91	13,0	5,20	2,36
plant. de Conifères		2,0	180,0	36,00	16,36	17,0	3,40	1,55
Prairies tempérées								
sempervirentes	3,4	3,4	20,0	6,80	3,09	13,0	4,42	2,00
steppes	6,6							
tchernozems		3,5	20,0	7,00	3,18	12,0	4,20	1,91
kastanozems		2,8	14,0	3,92	1,78	6,0	1,68	0,76
solonetz		0,3	13,0	0,39	0,18	5,0	0,15	0,07
Forêts mixtes	1,5	1,5	280,0	45,00	20,45	11,0	1,65	0,75
Taïga	15,4							
du Nord		2,1	110,0	23,10	10,50	5,0	1,05	0,48
moyenne		6,0	230,0	138,00	62,73	7,0	4,20	1,91
du Sud		1,6	260,0	41,60	18,91	10,0	1,60	0,71
de montagne		5,7	165,0	94,05	42,75	6,0	3,42	1,55
Tourbières	1,5	1,5	35,0	5,25	2,39	4,0	0,60	0,27
Toundras	6,7							
sols à gley		3,7	35,0	13,30	6,05	2,5	0,95	0,43
de montagne		2,9	15,0	4,35	0,66	1,5	0,46	0,21
Déserts polaires	1,5	1,5	0,7	0,10	0,34	0,3	0,05	0,02
Mangroves	0,3	0,3	80,0	2,40	1,09	15,0	0,45	0,20
Marais	2,0							
tempérés		0,6	50,0	3,00	1,36	25,0	1,50	0,69
tropicaux		1,4	120,0	16,80	7,64	40,0	5,60	2,55
Halophytes	0,5	0,5	4,0	0,20	0,10	1,0	0,05	0,02
Lacs et cours d'eau	2,0	2,0	4,0	0,80	0,36	0,2	0,04	0,02
Cultures	16,0							
tempérées annuelles		6,7	12,0	8,04	3,65	12,0	8,04	3,65
vivaces		0,3	30,0	0,90	0,41	11,0	0,33	0,15
tropicales annuelles		8,5	15,0	12,75	5,41	15,0	12,75	5,30
		0,5	40,0	2,00	0,91	16,0	0,80	0,37
Glaciers	13,9	13,9						
Villes	1,0	1,0	35,0	3,50	1,59	5,0	0,50	0,23
<b>TOTAL</b>		<b>148,8</b>		<b>1 288,56</b>	<b>584,18</b>		<b>135,38</b>	<b>61,514</b>

# 14. Écosystèmes constitués par les sols naturels.

## 1. Introduction

1. Le sol est un mélange de substances minérales résultant de la décomposition des roches-mères par les agents physiques et chimiques, et de matières organiques particulières produites par la décomposition des résidus végétaux par les agents biologiques ; tout grouillant d'un monde de plantes et d'animaux de tous types, il est l'entité biologique qui illustre le mieux la complexité d'un écosystème.

Il s'agit cependant d'un écosystème au sens restreint puisqu'il se case à un endroit déterminé d'un écosystème plus général, la prairie ou la forêt, par exemple, et que le niveau de production est représenté par des racines et des cadavres. Un argument en faveur d'un écosystème distinct est que de nombreuses chaînes trophiques sont initiées par des « prairies » de mycelium de Champignons.

Sous les tapis végétaux naturels herbacés ou forestiers, la surface du sol est constamment enrichie en feuilles mortes et débris végétaux variés, branches, brindilles, écorces, péricarpes, etc. ; les Mammifères, Reptiles, Batraciens, Oiseaux et Insectes de tous genres y ajoutent les déchets de leur métabolisme, et leurs cadavres ; dans la profondeur du sol, les racines font de même. Tous ces détritiques organiques, forment la litière, source de vie pour d'autres organismes de petites dimensions, d'existence éphémère, et d'accomplissement immense : ces micro-organismes libèrent le CO<sub>2</sub> et les substances minérales qui permettront, par de nouvelles photosynthèses, la fabrication renouvelée de matière organique fraîche.

Peu de phénomènes sur notre planète égalent en complexité et immuable sagesse le drame joué au niveau du sol et dans le sol par les innombrables légions de Coléoptères, Myriapodes, Fourmis, Collemboles, Nématodes, Acariens, Rotifères, Protozoaires, larves diverses, et nombreux organismes trop petits pour qu'on les voie. Tous sont engagés dans une bataille souvent mortelle pour libérer le monde des résidus organiques qui ont une tendance à s'y entasser nombreux et pourraient causer une telle stagnation du cycle du carbone que la vie sur la planète cesserait d'être possible. Cette bataille a pour résultat final la libération, par les Bactéries, Actinomycètes et Champignons, d'éléments comme le C, N, P, K, Mg et S, sous une forme assimilable par les végétaux supérieurs.

2. Un des aliments organiques les mieux connus est la **litière forestière** ; dans les régions tempérées, le

tapis de feuilles mortes tombant annuellement des arbres atteint une valeur moyenne de 3 tonnes à l'ha, qu'il s'agisse de résineux ou de feuillus. Cependant cette valeur est variable suivant la nature ou la richesse des associations forestières. Dans certaines forêts tropicales, on a évalué que la *chute de litière* peut atteindre annuellement 15 tonnes à l'ha.

Les feuilles mortes contiennent des glucides (amidon, hémicelluloses, cellulose), de la lignine (10 à 30 %), des protéines en assez petite quantité, des huiles, cires, tanins, résines, etc. Leur teneur en éléments minéraux est assez importante (Ca y domine largement (1,5 à 2 %), K repris par les troncs et les branches avant la chute des feuilles a une teneur réduite de 0,5 % ; N est en concentration de 0,6 à 1,4 % chez les feuillus, et de 0,4 à 0,6 % chez les résineux ; P ne dépasse guère 0,2 %.

3. Cette vie intense du sol se développe sur un substrat minéral provenant de la désintégration mécanique et de la décomposition chimique des **roches-mères** formant la partie superficielle de la lithosphère. La désintégration mène à un « squelette » grossier (sable) ou fin (limon) ; la décomposition chimique, accompagnée de la dissolution d'éléments basiques (**bases échangeables**), aboutit par « héritage », ou néoformation, à l'élaboration d'une **fraction argileuse** ; les argiles appartiennent principalement à deux grands groupes : celui de la montmorillonite (feuillet Si - Al - Si à 3 couches), à capacité d'échange élevée ( $\pm 85$  meq/100 g), celui de la kaolinite (feuillet Si - Al à 2 couches), à capacité d'échange faible ( $\pm 5-10$  meq/100 g). L'argile est intimement mêlée à la fraction organique du sol.

## 2. Formation de l'humus

### 1) Désintégration de la litière par les animaux. Humus coprogène. Moder et Mull (Planche 11)

#### 1. Moder.

Les masses foliaires desséchées tombant sur le sol sont en général trop pauvres en eau pour être abondamment appréciées par les organismes ; elles ne sont cependant déjà plus entières, car les consommateurs ont généralement entamé les parenchymes au cours des phénophases vivantes. Il faut les abondantes pluies d'automne pour humecter et tasser la litière au sol ; à ce moment, il se produit un lessivage considérable des sels solubles, ce qui peut s'observer en analysant le contenu minéral important des eaux de

ruissellement ; les feuilles mortes ainsi imbibées s'entourent de films d'eau qui deviennent de véritables bouillons de culture où foisonnent des Bactéries, des Amibes, des Rotifères, des Flagellates, des Algues bleues ou vertes ; le tout est envahi par le mycelium de Champignons divers.

C'est cette masse ramollie et en voie de digestion qui est mise à la disposition des décomposeurs animaux.

Les initiateurs du travail en chaîne de décomposition de la litière sont principalement des Arthropodes et des Lombrics (*Saprophages*).

Les **Acariens** (Oribatides) sont probablement les plus efficaces, bien que leur rôle soit souvent mésestimé, car ces animaux sont si petits qu'ils échappent à la vue ; cependant au microscope, on les compte par dizaines ou centaines de milliers au mètre carré ; ces minuscules « araignées » découpent et rongent le parenchyme foliaire entre les nervures, s'attaquant aux poils et à l'épiderme ; de nombreuses espèces « cuirassées » peuvent vivre dans les litières relativement sèches. Les **Collemboles**, à peine moins nombreux que les Acariens (40 000 au m<sup>2</sup>) jouent le même rôle que ces derniers ; moins bien adaptés à la sécheresse, ils tendent à devenir dominants dans les litières humides.

Il incombe à d'autres Arthropodes encore (Cloportes, Fourmis, Coléoptères, larves de Diptères, etc...) de déchiqeter la litière ; les **Diplopedes** (Myriapodes à 2 paires de pattes par segment), occupent une place importante dans les sols squelettiques rocailloux ; des Glomérides et des Iules, par dizaines au mètre carré, y remplacent les Acariens et les Collemboles dans la réduction des feuilles tendres déjà ramollies par les Champignons.

Ce rôle, également dévolu aux Limaces et aux Escargots, consiste donc à fragmenter les feuilles et débris végétaux, à les émietter, à les transformer par digestion en un granulé ou une *poudre brune d'excréments globuleux*, qui se mêlent *sans s'y combiner*, à des tissus végétaux non ingérés et à des particules de sol, pour former une matière pulvérulente : le **moder** (fig. 4.41), forme d'humus très répandue sur les sols pauvres. Les excréments eux-mêmes contiennent encore beaucoup de débris végétaux de cellulose et de lignine peu attaqués par les sucs digestifs.

Le compost formé par le moder est un milieu favorable aux activités microbiologiques de décomposition ; il peut s'envahir de filaments mycéliens (Champignons) formant parfois de véritables prairies qui sont le point de départ de chaînes trophiques de prédateurs : ces prairies mycéliennes sont en effet broutées par des populations d'Acariens et de Collemboles, *mycophages* servant à leur tour de nourriture à des Myriapodes prédateurs et carnassiers.

Il se forme ainsi au niveau de la litière, un réseau trophique de chaînes innombrables, complexes, et enchevêtrées.

## 2. Mull.

Sur les sols riches, le travail est poussé plus loin par l'action des Lumbricides, Vers de terre rouges ou roses appartenant à un nombre de genres bien plus élevé qu'on ne le croit généralement (fig. 4.65)

La nuit, les grands Lombrics entraînent dans leurs terriers des fragments de feuilles ou même des feuilles entières. Ces Vers ingèrent un mélange de débris organiques et de terre ; un Lombric a des déjections totalisant une livre par an ; pour une densité de 30 000 Lombrics à l'hectare, ce qui est peu, on évalue que ces animaux peuvent retravailler une tonne et demie de feuilles par saison, les mélangeant à près de 15 tonnes de terre sèche. En moyenne, leurs déjections atteignent 25 tonnes par ha et par an. Ce qui signifie que, en 65 ans, toute la partie superficielle du sol, sur la hauteur d'un sillon de charrue, passe par le tube digestif des Lombrics.

Dans les jardins et cultures richement fumées et dans les forêts (sols argileux), le nombre des Lombrics peut atteindre 2 500 000 à l'ha ; à raison de 0,5 g par individu, cela fait jusque 1,2 tonnes. Dans l'Europe occidentale surpeuplée, la biomasse des Lombrics au km<sup>2</sup> est supérieure à celle des hommes.

Les Lombrics recherchent de préférence les sols riches et frais. D'autres Oligochètes, les Enchytraeides, petits Vers blancs de 5 à 30 mm de long, et qui ont le même mode alimentaire, peuvent résister à plus de sécheresse et à une plus grande acidité. On en dénombre souvent des milliers au m<sup>2</sup>. Par les sécrétions de glandes spécialisées, Lumbricides et Enchytraeides rendent neutre ou alcaline la masse alimentaire de terre et de débris végétaux qui traverse leur tube digestif ; leurs volumineux excréments constituent un milieu idéal pour les activités microbiologiques, et spécialement pour celles qui conduisent à l'élaboration des matières humiques ; bien structuré (aéré) et enrichi en azote, ce milieu est bien plus fertile pour les radicules des plantes que la terre ordinaire.

La matière travaillée par les Lombrics est donc un mélange complexe d'argile et de colloïdes organiques ; la matière végétale entièrement digérée et transformée en humus est incorporée à l'argile et il se forme des complexes argilo-humiques dont les éléments ne peuvent plus être séparés mécaniquement et que l'on appelle **mull** ou **humus doux** (fig. 4.41). Par les mouvements constants des Lombrics et à cause

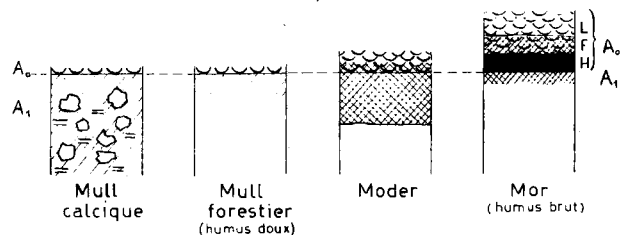


Fig. 4.64 Les types d'humus.

Tableau 4.18 - Nombre, biomasse et consommation d'oxygène de différents groupes d'animaux dans quelques sols forestiers danois  
(d'après BORNEBUSCH et RUSSEL 1950)

	Mull sous Hêtre pH 6,1 — 5,8			Mor sous Hêtre pH 5,6 — 3,6		
	Nombre en millions par ha	Biomasse kg/ha	Consommat. d'Oxygène en litre/jour/ha	Nombre en millions par ha	Biomasse kg/ha	Consommat. d'Oxygène en litre/jour/ha
Lombrics . . . . .	1,80	537,0	1 860	0,87	54,0	244
Enchytraeïdes . . . .	5,40	10,8	198	7,90	15,7	288
Gastéropodes . . . .	1,05	50,0	240	0,52	32,4	150
Diplopodes . . . . .	1,80	76,0	495	0,40	11,4	78
Chilopodes . . . . .	0,80	12,9	112	0,20	5,1	40
Acariens et Collem- boles . . . . .	44,50	2,8	148	114,00	5,5	322
Diptères et larves d'Élateridae . . . . .	2,48	17,2	123	13,20	106,0	704
Autres Insectes, Iso- podes et Araignées . .	4,75	8,5	126	6,55	11,4	174
Total . . . . .	62,58	715,2	3 302	143,64	241,5	2 000

Tableau 4.19 - Abondance moyenne des principaux groupes d'animaux dans le sol  
(d'après GRAFF et SCHEFFER-ULRICH, 1953)

Biotope	Insectes et larves nb/m <sup>2</sup>	Lumbricides		Enchytraeïdes		Collem- boles nb/m <sup>2</sup>	Acariens nb/m <sup>2</sup>	Nématodes	
		nb/m <sup>2</sup>	kg/ha	nb/m <sup>2</sup>	kg/ha			nb/m <sup>2</sup>	kg/ha
Forêts . . . . .	3.10 <sup>3</sup>	78	400	3,5.10 <sup>3</sup>	100	4.10 <sup>4</sup>	8.10 <sup>4</sup>	6.10 <sup>6</sup>	60
Prairies . . . . .	4,5.10 <sup>3</sup>	97	500	10,5.10 <sup>3</sup>	300	2.10 <sup>4</sup>	4.10 <sup>4</sup>	5.10 <sup>6</sup>	50
Cultures . . . . .	1.10 <sup>3</sup>	41	200	2.10 <sup>3</sup>	60	1.10 <sup>4</sup>	1.10 <sup>4</sup>	4,5.10 <sup>6</sup>	45

de leur alimentation mixte organo-minérale, le mull se mélange intimement à l'horizon supérieur du sol, lui donnant généralement une teinte plus foncée.

## 2) Populations animales du sol (fig. 4.65)

L'étude de la formation du mull et du moder, qui méritent bien le nom d'*humus coprogène* par lequel ils sont parfois désignés, nous a montré l'existence dans le sol d'une pédofaune excessivement nombreuse et variée, dont les éléments occupent les nœuds d'un réseau trophique compliqué, dominé par les chaînes de saprophytes, mais comportant aussi des chaînes secondaires de prédateurs.

Le tableau annexé à la planche 8 donne une idée des densités de population des divers éléments de la pédofaune dans un bon sol à mull de Haute Belgique.

Le tableau 4.18, emprunté à BORNEBUSCH donne les densités de population, poids à l'ha, et quantités d'O<sub>2</sub> absorbées, pour deux sols excessivement différents, un à mull et un à mor, développés tous deux dans la hêtraie danoise.

Le tableau 4.19, permet une approximation des valeurs moyennes en nombre et en poids, pour les sols des forêts, des prairies et des cultures.

On voit que les animaux les plus nombreux sont les Nématodes, qui ne jouent pas un rôle important dans les processus d'humification. Ces vers non segmentés, d'un mm de long environ, sont cependant si nombreux qu'un hectare de forêt peut en contenir autant qu'il y a d'hommes sur la terre. C'est généralement par millions au m<sup>2</sup> qu'on les compte. Les plus nombreux sont saprophages, mais il en est d'autres qui parasitent les racines des plantes supérieures. D'autres encore sont carnassiers qui parfois se nourrissent de Nématodes saprophytes ou parasites, développant ainsi une chaîne de prédateurs au sein d'un même groupe systématique. Tout ce monde de Nématodes alimente des Acariens et autres Arthropodes prédateurs.

Un autre groupe excessivement abondant dans les sols est celui des Protozoaires, représentés par des Flagellates et des Rhizopodes ; parmi ces derniers, les Thécamœbiens sont particulièrement spectaculo-

lares. L'importance de ces animaux unicellulaires que l'on dénombre par centaines de milliers ou par millions au cm<sup>3</sup> de sol, est qu'ils se nourrissent de Bactéries et peuvent ainsi contrôler dans une certaine mesure les activités microbiologiques du sol et les chaînes trophiques de décomposition et de minéralisation.

Le rôle des Fourmis dans les écosystèmes naturels est généralement sous-estimé ; cependant, ces animaux paraissent jouer un rôle très important dans certaines forêts, landes ou tourbières, et il est bon de rappeler ici les Fourmis jardinières de l'Amazonie.

Dans les tropiques, les Termites paraissent, dans bien des cas, être les éléments dynamiques les plus importants de l'évolution des sols ; ils remontent l'argile des zones profondes, en des termitières souvent denses et énormes (Katanga), et retardent le durcissement superficiel des cuirasses latéritiques.

Les animaux envisagés jusqu'ici forment la micro- et la mésofaune.

Il ne faut cependant pas perdre de vue qu'il peut exister dans le sol une macrofaune importante ; les petits Mammifères tels que la Taupe, le Mulot, la Musaraigne jouent un rôle parfois très important dans l'aération du sol et dans l'incorporation en profondeur de l'humus, par leur action de fouissement de la terre.

### 3) L'humus mycogène ou mor (fig. 4.41)

Mêlés aux millions d'habitants de la litière, vivent les *Champignons saprophytes* du sol. Il n'est pas de brindille ou de feuille morte qui n'en contienne, et leur mycélium peut former de véritables prairies broutées souvent par une foule d'Arthropodes mycophages.

Ce mycélium devient spécialement abondant lorsque, sur sol pauvre et acide, la litière fournie par un tapis végétal frugal, est également pauvre et indigeste à cause de sa haute teneur en fibres lignifiées (feuilles d'Éricacées, aiguilles de Conifères, feuilles de Hêtre lorsque celui-ci pousse en peuplements purs).

Dans ces circonstances, l'action des Lombrics, toujours petits, est faible ou nulle, comme l'est celle des Myriapodes et Protozoaires divers. C'est à peine si les feuilles mortes sont entamées par les Mollusques sans coquille, par de grands Collembolés pigmentés et bons sauteurs, et par des Acariens pullulants mais trop petits. Les animaux saprophages ne semblent donc pas à même de consommer une masse importante de matière organique ; de sorte que celle-ci tend à s'accumuler progressivement sur le sol.

Ainsi la litière, tissée d'un réseau très dense de filaments mycéliens, et lentement digérée sur place par des consommateurs diffus, se tasse sans fragmentation notable de ses composants, et se transforme en une sorte de galette noire reposant sur le sol minéral comme une carquette qui s'en laisse détacher par grandes plaques cohérentes. Dans cet humus mycogène que l'on appelle *mor*, on reconnaîtra pendant longtemps encore la structure anatomique des végétaux constitutifs.

Le mycélium peut intervenir dans des proportions de 10 à 15 % dans la constitution du mor ; bien que débordé par une nourriture surabondante, le peuple des Arthropodes mycophages y régresse, car les conditions du milieu ne paraissent pas lui être favorables.

**Fig. 4.65** Principaux groupes d'animaux du sol avec quelques-uns de leurs représentants les plus caractéristiques et les plus fréquents.

#### Les animaux du sol

##### Diptères - Bibionides

1. *Bibio* (larve) (x 3,5)

##### Diptères - Campodéides

2. *Campodea staphylinus* (x 12)

##### Symphyles - Symphilides

3. *Scutigera* (x 6)

##### Protoures

4. *Eosentomon* (x 40)

##### Pauropodes

5. *Pauropus* (x 35)

##### Collembolés

6. *Tomocerus plumbeus* (x 8)
7. *Isotoma saltans* (x 30)
8. *Folsomia quadrioculata* (x 40)
9. *Orchesella* (x 7)
10. *Onychiurus* (x 15)

##### Myriapodes

- Diplopodes (anglais : millipedes)
11. *Polyzoniium* (x 4)
12. *Glomeris* (x 1,5)
- Chilopodes (anglais : centipedes)
13. *Geophilus* (x 1,5)

14. *Lithobius* (x 3)

##### Malacostracés

15. *Armadillidium* (x 2)

##### Acariens

16. *Belba* (x 60)
17. *Oribotridia* (x 50)

##### Pseudoscorpions

18. *Neobisium* (x 8)

##### Tardigrades

19. *Echiniscus* (x 100)

##### Vers - Annélides

20. *Lumbricus terrestris* L. (x 0,7)
21. *Allolobophora caliginosa* Sav. (x 0,5)
22. *Dendrobaena octaedra* Sav. (x 0,5)

##### Nématodes

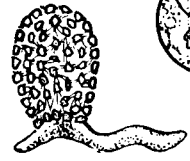
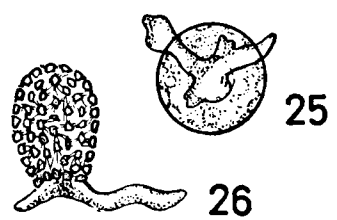
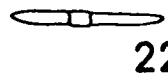
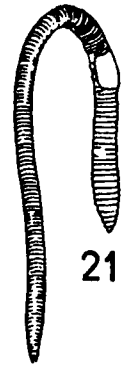
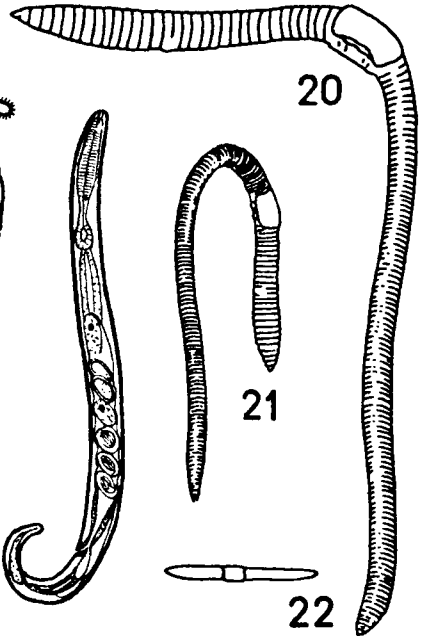
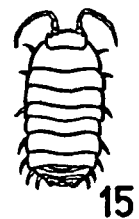
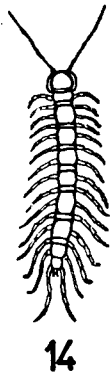
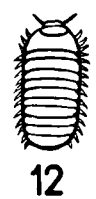
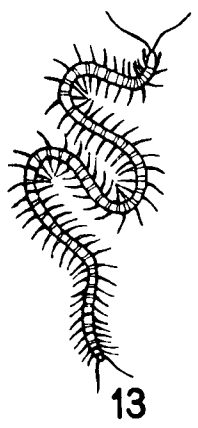
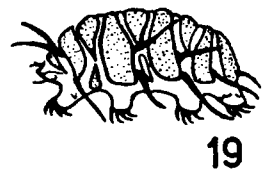
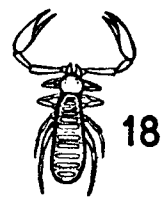
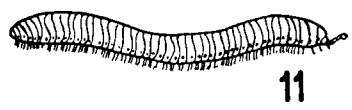
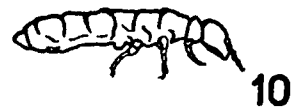
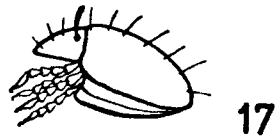
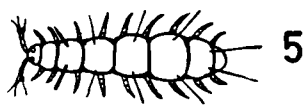
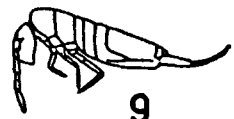
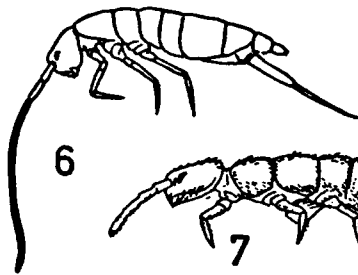
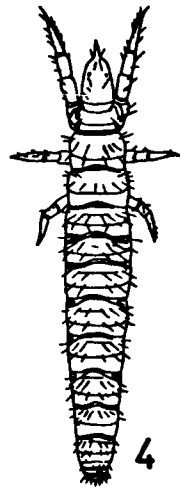
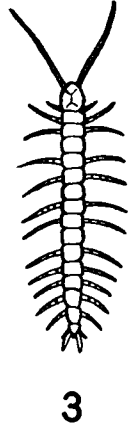
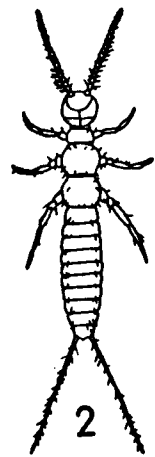
23. *Plectus* (x 5)

##### Rotifères

24. *Philodina* (x 40)

##### Protozoaires - Thécamoebiens

25. *Arcella* (x 200)
26. *Euglypha* (x 200)



En plus, le mor est parcouru par le chevelu radicaire de plantes supérieures appartenant aux diverses strates de la phytocénose exploitant le sol : Myrtille, Muguet, Maïanthème, Chêne, Hêtre ; des associations symbiotiques racines-Champignons peuvent ainsi se former, surtout au niveau des racines des arbres, dont le développement coralloïde est le phénomène de *mycorrhization*, en rapport principalement avec la nutrition azotée, si difficile dans ce milieu particulier.

A cause de son mode spécial de formation, le mor est exclusivement composé de matières organiques ; il forme en surface un *horizon holorganique* appelé  $A_0$  ; la grande acidité n'est pas propice à l'activité des Bactéries dont l'attaque est lente ; le rapport C/N supérieur à 20 indique la pauvreté en azote.

En plus des matières organiques mal décomposées qui le forment, il est imprégné d'acides fulviques, acides organiques riches en noyaux phénoliques résultant de l'altération des membranes ; ces acides colorent en brun les eaux d'infiltration ; agressifs vis-à-vis des colloïdes de l'argile, ils les altèrent et forment des colloïdes complexes organo-minéraux capables de migrer vers les profondeurs du sol.

#### 4) Dissolution hydrolytique par la microflore du sol : Pectinolyse, Cellulolyse

Nous avons assisté jusqu'ici à une désintégration mécanique de la nourriture de base par une foule de petits animaux, qui la transforment en un granulé d'excréments, de cadavres, de carapaces et de coquilles minuscules.

Parallèlement à cela, se développent d'une façon moins spectaculaire des processus de dissolution chimique des membranes responsables de la cohésion des tissus végétaux ; ces membranes qui se composent principalement de pectine, de cellulose et de lignine sont lentement hydrolysées par un monde de *microbes saprophytes* dont la densité n'a rien à envier à celle de la faune des *décomposeurs animaux*.

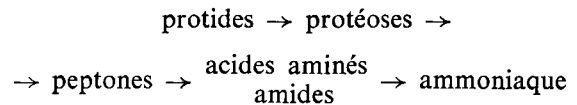
La *microflore* exerce son action sur les divers constituants de la litière ; parmi ceux-ci, certains sont facilement digestibles (sucres, amidon, hémicelluloses, protéines), d'autres ne le sont que beaucoup plus difficilement (pectines, celluloses) ; enfin, l'attaque de la lignine est lente et malaisée.

Lorsque la litière est incorporée au sol, la compétition pour les sucres solubles ou facilement hydrolysables, comme l'amidon et les hémicelluloses, est intense, et ces éléments disparaissent en quelques jours, entièrement brûlés en  $CO_2$  et  $H_2O$ , s'il y a assez d'oxygène en présence, par les Bactéries et Champignons les plus divers, fonctionnant en chaînes qui font passer l'amidon par divers stades de dex-

trines. En absence d'oxygène, certaines fermentations se produisent, et l'on voit apparaître dans le sol, des acides et des alcools organiques. Ceux-ci serviront d'ailleurs d'aliment à d'autres micro-organismes.

En résumé, décomposés par un réseau trophique excessivement complexe de Champignons et Bactéries connaissant une multiplication rapide et une digestion vigoureuse, ces aliments énergétiques idéaux sont transformés en  $CO_2$  et  $H_2O$ , avec dégagement intense de  $CO_2$  (**respiration du sol**) et grande libération d'énergie. Ce pic de l'activité microbiologique du sol n'est possible que si des matériaux azotés sont présents en quantité suffisante pour l'édification de la biomasse des micro-organismes.

Ceux-ci se procurent cet azote nécessaire dans les protéines brutes formant 1-15 % de la litière ; ces protides subissent la décomposition progressive suivante :



Une certaine quantité de ces substances, à l'un ou à l'autre stade de dégradation, est incorporée dans le protoplasme des Bactéries, Champignons, Actinomycètes, et autres organismes présents ; une autre partie se combinera avec les produits de décomposition de la lignine pour former certains types d'humus, échappant, momentanément du moins, à la décomposition enzymatique totale.

Pendant cette intense période d'activité microbienne, la cellulose est aussi attaquée : principal constituant des membranes, elle forme une sorte de squelette diffus à l'intérieur des tissus végétaux ; son attaque est grandement facilitée si les cellules se présentent isolées aux agents de la cellulolyse ; d'où la grande utilité des *organismes pectinolytiques* qui désintègrent les tissus, par hydrolyse du ciment pectique qui unit leurs cellules.

Le phénomène de *pectinolyse* est bien connu dans le cas du rouissage du Lin qui consiste en la séparation des fibres de la tige par hydrolyse des pectines qui les cimentent. De nombreux organismes du type *Bacillus*, *Clostridium*, *Aspergillus*, *Penicillium*, etc... sont capables de « rouir » les tissus végétaux accumulés à la surface du sol ; *leur action rapide ouvre le marché de la cellulose*.

Celle-ci est envahie par des *agents cellulolytiques* appartenant aux groupes des Bactéries et des Champignons : le mycélium de ces derniers (*Penicillium*, *Aspergillus* ou *Fungi imperfecti*), peut perforer les membranes cellulaires et attaquer la cellulose par l'intérieur.

En aérobiose, agissent des *cellulolytiques obligatoires*, Bactéries en bâtonnets arqués ou flexueux,

plus ou moins mobiles, des genres *Cytophaga* et *Cellvibrio* ; ces micro-organismes décomposent la cellulose en molécules plus petites, cellobiose et glucose, et en remétabolisent immédiatement une bonne partie pour en faire une substance muqueuse de poids moléculaire élevé : la **gelée cytophagienne** ; le restant devient la nourriture des Bactéries polyphages les plus diverses. La gelée cytophagienne est constituée de polymères du glucose ou du cellobiose riches en acides uroniques (polyuronides).

En anaérobiose, micro-organismes et produits finaux de la cellulolyse sont différents. Les microbes anaérobies des genres *Clostridium* et *Plectridium* transforment la cellulose en acides gras (acétique, butyrique) avec dégagement de  $\text{CO}_2$  et  $\text{H}_2$  ; les acides gras sont alors repris par les micro-organismes de la fermentation méthanique (*Methanobacterium*), et finalement décomposés et volatilisés sous forme de  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2$ , et  $\text{CH}_4$ .

Le terme final de la décomposition bactérienne de la cellulose est donc bien différent suivant qu'elle se produit en aéro- ou anaérobiose : dans le premier cas, il y a néo-formation dans le sol d'un mucus gélatineux ; dans le second cas, volatilisation totale en produit gazeux.

## 5) Biosynthèse de l'humus (humification)

### 1. Composition chimique de l'humus.

Le compost formé par la litière en décomposition, est un véritable musée de micro-organismes, d'animaux et de végétaux, vivants ou à l'état de cadavres plus ou moins mêlés à de la terre et à des substances organiques de tous types.

C'est au sein de ce milieu particulier que l'on voit s'élaborer une matière organique colloïdale brune ou noire, l'*humus*. Cette matière résiste fortement aux agents de la décomposition, de sorte que souvent son accumulation en surface aboutit à la formation d'un horizon foncé  $A_0$  ou  $A_1$ . Les matériaux organiques de base qui la composent sont les *acides humiques*. Ce sont de hauts polymères (polyones) dont les éléments constitutifs (monones) sont eux-mêmes des molécules complexes constituées de noyaux aromatiques iso- ou hétérocycliques joints par des ponts d'oxygène ou d'azote et hérissées de groupes réactifs dont les principaux sont des groupes phénol, méthoxyle, ou amino.

### 2. Formation d'humus par transformation de la matière alimentaire. Ligninolyse.

Contrairement aux autres matières premières fournies par la litière, la *lignine*, qui en est un des constituants dans la proportion de 10 à 30 %, est très difficilement décomposable. Lorsqu'elle imprègne les membranes cellulaires (bois, fibres, sclérenchymes), elle retarde considérablement la cellulolyse.

Ce haut polymère de nature phénolique est cependant attaqué par le mycélium de nombreux Champignons supérieurs du groupe des Basidiomycètes (« Champignons à chapeau »), qui produisent ce que l'on appelle la « pourriture blanche » (Polypores, Armillaires, Pleurotes, etc...) ; cette action est particulièrement intense en milieu très aéré et peu acide.

En milieu très acide, l'action des Basidiomycètes est excessivement lente ; leurs polyphénoloxydases oxydent la lignine en dérivés mélaniques noirs, pauvres en azote, simples *précurseurs* de l'humus s'accumulant généralement pour former du mor (*humus mycogène*).

Dans les milieux plus riches et mieux aérés, les dérivés phénoliques résultant de la pectinolyse sont au contact du « bouillon » de culture formé par tous les micro-organismes et les produits de décomposition des glucides et protides. C'est ici que se fait la synthèse des véritables *acidès humiques bruns* : les produits phénoliques oxydés résultant de la ligninolyse ou d'une transformation des celluloses et hémicelluloses s'additionnent des peptides ou acides aminés provenant de la protéolyse, ou d'ammoniaque dont l'origine peut être variée, et d'hémicelluloses à propriétés mucilagineuses.

Pour ajouter encore à la complexité de cette réaction, il convient de se rappeler qu'elle a lieu principalement dans le tube digestif des animaux du sol, spécialement des Lombrics qui y ajoutent encore probablement du leur (*humus coprogène*).

### 3. Néo-formation d'humus par synthèse microbienne.

Mais ce n'est pas tout !

Certains micro-organismes du sol élaborent des pigments noirs dont la composition chimique est voisine de celle des substances humiques : (mycélium de nombreux « Fungi imperfecti », fructifications de l'*Aspergillus niger*). A la mort de ces mycélium, les pigments se mélangent au sol.

La transformation des produits d'autolyse de diverses Bactéries est responsable de l'accumulation, dans le sol, d'acides humiques ne se formant qu'en milieu alcalin : *acides humiques gris*. Par manque d'aliment ou à cause de l'accumulation de substances toxiques dans le milieu, des populations entières de Bactéries, spécialement cellulolytiques, sont décimées ; leurs cellules en décomposition mêlent leurs protoplasmes désorganisés à la gelée qui les entoure : c'est l'*autolyse* ; les systèmes enzymatiques libérés agissent de manière anarchique ; les polymères sont dépolymérisés ; on voit apparaître : acides aminés, monosaccharides, dérivés quinoniques. Des repolymérisations s'opèrent avec formation d'acides humiques riches en azote et floculant facilement par les ions calcium. Contrairement aux précédents, ces *acides humiques gris* se forment en absence de lignine, à partir de la cellulose et des protéines fournies par les débris végétaux.



### 3. Minéralisation de l'humus

L'entrée de la litière fraîche dans les chaînes trophiques de l'écosystème « Sol » s'accompagne presque aussitôt d'une activité microbiologique intense ; la disparition rapide des composés organiques facilement digestibles et oxydables est marquée par la libération d'une énorme quantité d'énergie potentielle et par une intense respiration du sol ; Bactéries, Actinomycètes et Champignons en pleine activité décomposent et resynthétisent à la fois : l'humus, néo-formé, apparaît.

La formation de l'humus qui protège N, en l'incorporant, contre une minéralisation immédiate, produit une stagnation du cycle de cet élément. Au fur et à mesure que de l'humus s'accumule, on voit diminuer l'activité des bactéries du sol, ce qui rend disponible, pour les racines des plantes, une certaine quantité de produits simples comme des phosphates, sulfates, nitrates et cations biogènes.

Beaucoup plus lentement, l'humus va à son tour être minéralisé, au long de nouvelles chaînes trophiques.

Les premiers maillons, où interviennent parfois successivement des Bactéries, Actinomycètes et Champignons, aboutissent à la décomposition de la matière organique et à la libération de N sous forme de  $\text{NH}_3$ , et à celle de C sous forme de  $\text{CO}_2$ . Ce processus minéralisateur est connu sous le nom d'*ammonification*.

La quantité d' $\text{NH}_3$  ainsi remise à la disposition de l'écosystème dépend du rapport C/N : elle est d'autant plus importante que ce rapport est plus petit. Aussitôt que réapparaît une forme facilement assimilable d'azote, l'activité de la *microflore banale* reprend ; mais cette activité peut être restreinte par le manque d'aliment hydrocarboné ; c'est alors que, en milieu plus ou moins neutre et en présence d'oxygène, démarre une chaîne d'organismes autotrophes, qui font la *chimiosynthèse* de leurs glucides à partir du  $\text{CO}_2$  du sol et qui utilisent comme énergie pour cette synthèse l'oxydation de l'ammoniaque en nitrate. Cette oxydation (**nitrification**) se fait en deux temps :

1. **Nitritation** : *Nitrosomonas* oxyde  $\text{NH}_3$  en  $\text{NO}_2$ .
2. **Nitratation** : *Nitrobacter* oxyde  $\text{NO}_2$  en  $\text{NO}_3$ .

Les plantes supérieures absorbent alors par leurs racines un maximum de ces nitrates, ce qui permet en définitive le fonctionnement cyclique de l'écosystème.

**Dénitrification.** Un degré de plus dans la minéralisation des dérivés azotés : des Bactéries dénitrifiantes peuvent utiliser l'acide nitrique comme accepteur d'hydrogène, et le réduire à l'état d'*azote gazeux*, qui est alors rendu à l'atmosphère.

(\*) Pour la microbiologie du sol, voir WAKSMAN (1952), ALEXANDER (1961), DOMMERGUES et MANGENOT (1970), WITKAMP (1972), etc...

### 4. Fixation de l'azote de l'air

Une entrée importante d'azote est due à des Bactéries, qui fixent l'azote de l'air sous forme de protides, et l'ajoutent, à leur mort, au réseau trophique général. Les *Azotobacter*, qui ne peuvent utiliser pour leur nutrition carbonée que de petites molécules, les reçoivent de Bactéries et Champignons cellulolytiques avec lesquels ils vivent en symbiose. Certains *Clostridium*, surtout répandus dans les sols tropicaux, se nourrissent directement de cellulose.

### 5. La microflore du sol (fig. 4.66) (\*)

On a vu le rôle immense joué par la microflore du sol dans la minéralisation et la transformation en humus de la litière, souvent décomposée au préalable par la pédofaune.

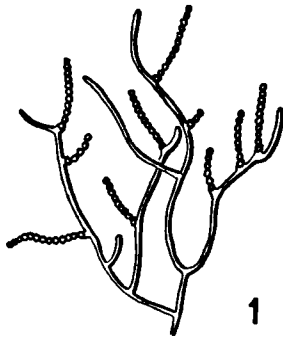
Les Bactéries dépassent tous les autres microorganismes du sol par leur nombre et la variété de leurs activités. Leur densité est de l'ordre de un à plusieurs milliards ( $1 \cdot 10^9$ ) par g de sol, ce qui, dans les bons sols, représente une biomasse de plus de 500 kg/ha. Certaines sont *chimiotrophes*, puisant leur énergie dans l'oxydation de l'ammoniaque en nitrites et nitrates (nitrification) ou dans l'oxydation du soufre ou des sulfures en acide sulfurique ou encore dans l'oxydation du fer ferreux en fer ferrique (*Ferrobactériales*). Elles sont ainsi un chaînon important des cycles de l'azote, du soufre et du fer. La plupart sont *hétérotrophes*, retirant leur énergie de l'oxydation de substances organiques ; on peut ainsi les classer en groupes fonctionnels (fixateurs d'azote, cellulolytiques, ammonisants, etc...) ; on constate que dans un sol de type déterminé, la proportion de chacun de ces groupes est à peu près constante, ce qui permet une classification microbiologique des sols.

Les Bactéries sont des organismes extrêmement petits, de dimensions et de forme très variables au cours de leur cycle de reproduction. La fig. 4.43, 4 illustre le phénomène pour une Bactérie de nodosité (*Bacillus radicicola*) formée sur racine de Légumineuse. Les formes en bâtonnet (a), en massue et ramifiée (b) existent dans les nodosités jeunes. Lorsque les nodosités se décomposent, les Bactéries se vacuolisent (c) et donnent naissance aux formes *Coccus* (c), (d), puis aux Bactéries mobiles (e, f) libérées dans le sol et pénétrant dans d'autres racines pour y former de nouvelles nodosités.

La plupart des Bactéries des sols sont aérobies : les anaérobies strictes ne dépassent pas 5-10 % de la population bactérienne totale.

Les Bactéries sont cosmopolites, mais elles s'associent dans le sol en associations régionales distinctes ; elles différencient des races régionales. En U.R.S.S., où le territoire est suffisamment vaste pour qu'un phéno-

# ACTINOMYCETES



1

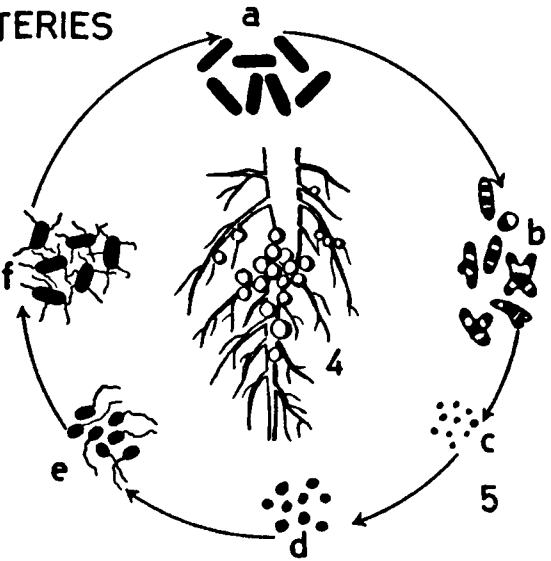
# BACTERIES



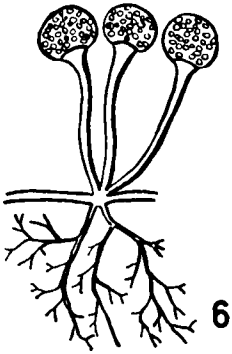
2



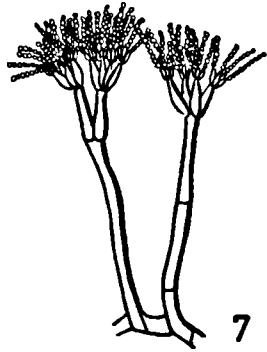
3



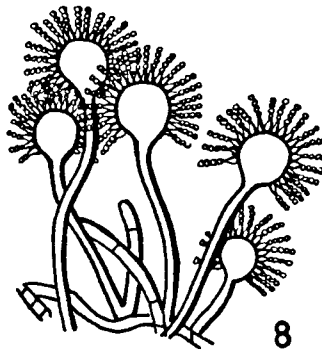
# CHAMPIGNONS



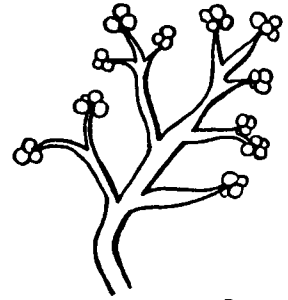
6



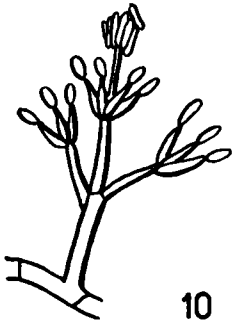
7



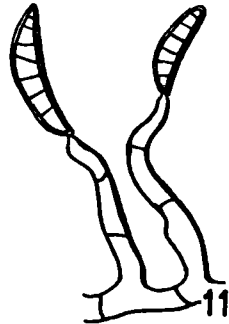
8



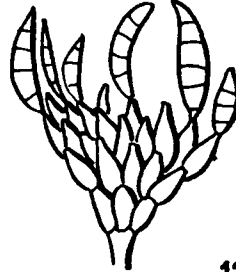
9



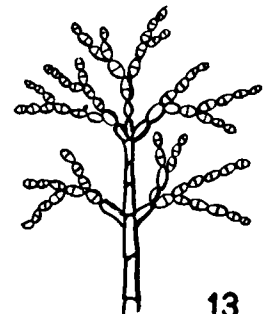
10



11



12



13

Fig. 4.66 Organismes caractéristiques de la pédoflore (d'après Pochon, 1955 et Waksman, 1952).

## Actinomycètes :

1. *Streptomyces*.

## Bactéries :

2. *Cytophaga* (cellulolytique, aérobie).
3. *Clostridium* (fixateur de N, anaérobie).
4. Nodosités bactériennes de racines de Légumineuses.
5. Cycle de reproduction d'une Bactérie de nodosité (*Bacillus radicicola* montrant l'extrême variabilité morphologique des phases parcourues) — (voir explication dans texte).

## Champignons :

### Phycomycètes :

6. *Rhizopus* (avec sporanges).

### Ascomycètes :

7. *Penicillium* (avec conidiophores et conidies).
8. *Aspergillus* (avec conidiophores et conidies).

### Fungi imperfecti (avec conidiophores et conidies) :

9. *Trichoderma*.
10. *Verticillium*.
11. *Helminthosporium*.
12. *Fusarium*.
13. *Cladosporium*.

mène puisse être suivi sur de nombreux degrés de latitude, on constate que vers le Sud les sols s'enrichissent progressivement en Bacilles et Actinomycètes.

Les Actinomycètes, Bactéries filamenteuses et ramifiées à mycélium plus ténu que celui des Champignons, se comptent par *centaines de milliers* à *plusieurs millions par g de sol* ; très résistants à la dessiccation, ils peuvent constituer, dans les régions arides, jusqu'à 25 % de la microflore des sols.

Les plus abondants sont les Streptomycètes qui se reproduisent en égrenant des spores exogènes à l'extrémité de leurs filaments. Responsables de l'odeur particulière de la terre riche en humus, ils ont une grande activité cellulolytique et ammonificatrice.

Lorsqu'on les cultive en milieu artificiel, plus de 60 % d'entre eux manifestent un violent antagonisme vis-à-vis des Bactéries et Champignons placés dans leur voisinage ; cet antagonisme est marqué par la sécrétion de substances toxiques, **antibiotiques** comme la **streptomycine** utilisée en thérapeutique humaine. On ne sait pas encore à quel point les Actinomycètes usent dans le sol de cette terrible arme chimique : on n'a pas réussi à extraire du sol des quantités appréciables d'antibiotiques.

#### Les Champignons.

Difficiles à compter, on en trouve, suivant les cas, *des milliers ou des centaines de milliers par g de sol*. Leur optimum de développement se situant entre pH 4,5 et 5,5, ils deviennent dominants dans les sols acides qui conviennent moins bien aux Bactéries et Actinomycètes. Comme ces derniers, on peut les classer en groupes fonctionnels, suivant le substrat dont ils tirent énergie et subsistance. Il est intéressant de constater qu'il existe un certain parallélisme de ces groupes avec de grandes unités systématiques.

1. Les *Phycomycètes*, à mycélium non cloisonné (*Mucor*, *Rhizopus*, fig. 4.66, 6) se nourrissent principalement des éléments les plus simples et les plus solubles (sucres) de la litière.

2. Les *Ascomycètes*, de l'ordre des Plectascales (*Penicillium*, *Aspergillus*) auxquels on joint un grand nombre de formes dont la reproduction sexuée n'a pas encore été découverte et que l'on appelle pour cette raison *Fungi imperfecti* (ici surtout famille des Moniliacées : *Trichoderma*, *Fusarium*, *Verticillium*, etc...) attaquent des matériaux plus résistants comme la cellulose, les hémicelluloses et la lignine.

3. Les *Basidiomycètes*. Champignons à « cha peau » souvent comestibles et servant de nourriture à la faune épigée, sont les organismes les plus aptes à attaquer et à digérer la lignine. D'autre part, ils forment des mycorrhizes avec la plupart des essences forestières permettant à celles-ci de prospérer dans des sols à mor où ils rompent la stagnation du cycle de l'azote.

Ils jouent donc des rôles multiples, mais encore mal connus.

Leur abondance peut se chiffrer en dizaines de milliers de carpophores à l'ha. Dans les divers types de forêts hongroises, on a mesuré des biomasses de 2 à 12 kg de carpophores à l'hectare.

## 6. La Rhizosphère

Une autre partie de l'écosystème "Sol" est constituée par les organes souterrains des plantes supérieures, et particulièrement par leurs racines. Leur chevelu s'empare des produits de la minéralisation de la litière pour les restituer aux organes aériens qui élaboreront une nouvelle litière et ainsi de suite.

Des phénomènes écologiques particuliers se produisent au niveau des racines : celles-ci modifient la structure du sol qui est mieux aéré à leur contact ; elles dégagent du CO<sub>2</sub> mais en même temps, laissent diffuser dans le milieu extérieur des exsudats comprenant des substances énergétiques, des acides aminés, des facteurs de croissance ; leur surface abandonne des débris tissulaires. Dès lors, on observe au voisinage des racines, une densité accrue des populations microbiennes du sol ; au contact des racines, cette densité peut être si forte que les racines sont pratiquement isolées par un manchon continu de micro-organismes.

Cette zone d'activité microbienne intense porte le nom de **rhizosphère**.

Les modifications de l'activité microbiologique comparée à celle du sol normal portent le nom d'*effet rhizosphère*. C'est pour les Bactéries que cet effet est le plus notable. Les groupements fonctionnels caractérisant le réseau trophique du sol (fixation, ammonification, nitrification, cellulolyse, etc...) sont fortement modifiés au sein de la rhizosphère, et des problèmes excessivement complexes se posent. C'est ainsi qu'on observe souvent, au niveau des racines, une grande concentration de Bactéries et de Champignons capables de dissoudre les phosphates insolubles de Ca et de Fe, et de mettre ainsi à la disposition des plantes supérieures le P nécessaire.

Nous ne retiendrons ici que deux phénomènes très importants qui s'accompagnent de modifications morphologiques. Dans certaines circonstances, on voit en effet apparaître sur les racines des protubérances résultant de phénomènes symbiotiques : **nodosités fixatrices d'azote** et **mycorrhizes**.

Dans le premier cas, les racines sont envahies à partir des poils radiculaires, par des « cordons » constitués de bâtonnets alignés de Bactéries du genre *Rhizobium*. Ces cordons induisent l'hypertrophie en **nodules** de certains tissus de la racine, dans les cellules desquelles ils libèrent leurs bâtonnets. Dans ces cellules envahies, se fait, à l'intervention d'un pigment rouge du groupe de l'hémoglobine, une intense fixation

de N moléculaire, qui est ensuite incorporé aux tissus de l'hôte. La vie des nodules est assez éphémère ; ils dégèrent et se décomposent, mettant en liberté, à l'usage des micro-organismes de la rhizosphère, de grandes quantités de N qui peuvent d'ailleurs profiter à d'autres plantes supérieures non légumineuses, grâce à la chaîne de nitrification.

Les *mycorrhizes* sont produites par des Champignons symbiotiques. Il en est de deux sortes : les *ectotrophes*, déformations souvent coralloïdes entourées du mycélium du Champignon comme d'un manchon ; les *endotrophes*, peu déformées ou simplement « tuberculisées » pénétrées par le mycélium qui développe dans les cellules corticales des vésicules ou arbuscules caractéristiques.

Les *mycorrhizes ectotrophes* apparaissent principalement sur les racines des arbres, résineux et feuillus, lorsque ceux-ci se trouvent en difficultés alimentaires ; elles sont dues presque toujours aux grands Basidiomycètes à chapeau ; les avantages retirés par l'arbre sont aussi importants que variés : d'abord, l'*absorption des substances minérales, surtout N et P bloqués dans l'humus, est grandement facilitée* : à partir du manchon radiculaire, le mycélium se répand dans le sol, le tissu d'un réseau absorbant bien plus dense que ne pourraient le faire les poils radiculaires ; ce réseau est aussi plus efficace grâce aux acides et enzymes sécrétés rendant possible l'utilisation des sources nutritives peu solubles, comme N du mor ou de la tourbe, P de l'apatite, Ca des roches calcaires, K des feldspaths ; ensuite, il y a *absorption directe de substances organiques* élaborées par le Champignon : le Bolet du Pin transfère, à l'arbre, de l'acide glutamique qu'il a élaboré à partir de l'azote organique de l'humus ; enfin, le Champignon transmet à l'arbre des facteurs de croissance sans lesquels celui-ci ne peut vivre que très difficilement.

Le bénéfice retiré par le Champignon est mal connu mais certain : les Basidiomycètes des *mycorrhizes* des Conifères ne produisent leur chapeau fructifère que quand la symbiose est effectivement réalisée.

On pense que le Champignon recevrait de l'arbre certains matériaux énergétiques (glucides) nécessaires.

Pour plus de détails sur les *mycorrhizes*, voir BOLLARD et MOREAU 1962.

## 7. Action des biocénoses sur le milieu abiotique.

### *Lessivage et Podzolisation*

(DUCHAUFOR 1970).

Dans l'exposé qui précède, on a vu que constamment, les conditions physiques et chimiques du milieu abiotique interfèrent avec le déroulement des diverses phases du réseau trophique.

Réciproquement, ces phases du réseau trophique exercent une action importante sur les facteurs abiotiques, et principalement, modifient les conditions physico-chimiques du milieu édaphique. C'est ainsi que les organismes du sol enrichissent ce dernier en substances de tous genres, y compris les célèbres *antibiotiques*.

Diverses formes d'humus sont capables de modifier considérablement les colloïdes minéraux de l'argile, en formant avec eux des *complexes argilo-humiques* : les acides humiques bruns forment avec l'argile des complexes assez peu stables, mais par contre, les acides humiques gris forment des complexes si stables que leur minéralisation en est rendue presque impossible (*rendzina*).

La *gelée cytophagienne* cimente les particules du sol en petits agrégats stables, modifiant ainsi considérablement la structure physique du sol ; la même structuration grumeleuse est provoquée par l'action agglomérante des filaments mycéliens ou des radicelles des plantes supérieures.

Une action particulièrement remarquable des organismes du sol sur leur milieu est le rôle important qu'ils jouent lors des phénomènes de lessivage et de podzolisation.

On appelle *lessivage*, l'entraînement, vers les profondeurs du sol, sous l'action percolante de l'eau de pluie, des ions minéraux solubles et des fines particules d'argile ; ces dernières ne vont jamais bien loin, s'accumulant à une certaine distance de la surface en un horizon d'accumulation (B) compact, à texture argileuse, capable de s'organiser parfois en une couche imperméable.

Le phénomène est favorisé par le développement, en surface, d'un humus à minéralisation rapide, lors de laquelle apparaissent des substances organiques solubles qui, complexant le fer et peptisant les particules d'argile, augmentent leur mobilité ; ces substances, fermentescibles, disparaissent du profil à mesure qu'elles migrent en profondeur. Les ions minéraux peuvent être lessivés jusqu'à la nappe aquifère et être ainsi « exportés » de l'écosystème.

On comprend qu'un lessivage continu, enlevant de l'écosystème les éléments biogènes et favorisant le développement d'une nappe perchée asphyxiante, provoquerait à la longue la mort de l'écosystème ou son remplacement par un écosystème oligotrophe et résistant aux conditions d'asphyxie.

La lutte contre un lessivage total est menée de front par les racines des plantes qui remontent en surface les ions en voie de lessivage, et par les Lombrics (les Termites dans les régions tropicales) qui remontent l'argile.

La *podzolisation* est un processus d'altération chimique des colloïdes argileux, libérant des sesquioxydes de fer et d'aluminium qui sont entraînés

en même temps que les bases, vers les profondeurs du sol. Le phénomène se produit lorsque, en surface, se forme un mor à minéralisation lente, libérant des acides fulviques solubles et durables qui attaquent les colloïdes minéraux et en libèrent les éléments constitutifs, silice et alumine. La totalité des oxydes de fer est complexée et entraînée. Sous la galette noire superficielle de mor ( $A_0$ ) qui retient et contient à elle seule la presque totalité des éléments biogènes, se forme un horizon gris de lessivage  $A_2$  (squelette et silice) sous lequel s'accumulent les sesquioxydes et composés humiques migrants, sous forme d'horizons B d'accumulation très colorée ( $B_1$  noir,  $B_2$  brun rouge) (fig. 4.66, 1 et 2).

Les bases non retenues en  $A_0$  sont entraînées vers la nappe aquifère et perdues pour l'écosystème ; les horizons minéraux s'appauvrissent ainsi de plus en plus, et le cycle biologique tend à se localiser dans les horizons humifères de surface.

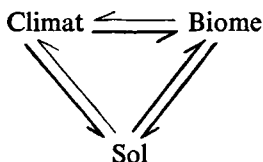
## 8. Pédologie et édaphologie

On a fait de l'étude des sols une science particulière, la *pédologie*. Une grande partie des travaux qui lui sont consacrés ont trait à l'étude détaillée de la texture, de la structure, de la nature et des propriétés des argiles, à la recherche sybilline des moindres variations existant dans les profils. Racines et organismes sont oubliés. C'est pourquoi l'étude du sol considéré comme un écosystème particulier (voir p. 173) s'appelle mieux *édaphologie* (HUGUET DEL VILLAR, 1926).

## 9. Dynamique et classification des sols zonaux mondiaux

Le sol ne se crée pas en un jour aux dépens de la roche-mère : il se développe et « mûrit » lentement sous l'action du climat, de la végétation qui le recouvre, et des organismes qui le peuplent.

Il existe donc une espèce de trilogie dont les membres influent réciproquement les uns sur les autres :



C'est là un écosystème au sens vrai du terme qui évolue progressivement jusqu'à un état d'équilibre ; en particulier, la *dynamique du sol* est marquée par la migration des colloïdes argileux peptisés et des éléments biogènes solubles qui accompagnent les mouvements de l'eau ; en climat humide, la

*migration descendante* conduit au lessivage et à la formation sous l'horizon de lessivage  $A_2$ , d'un horizon (B) plus argileux ; parfois le phénomène se complique de *podzolisation* avec formation d'un horizon B d'accumulation de sesquioxydes d'aluminium et de fer et de matières humiques ; en climat aride, la *migration ascendante* conduit à l'efflorescence en surface d'une croûte ou caliche de sels minéraux solides.

Cette zonation de la matière minérale du sol en horizons superposés se complique d'une stratification de la matière organique ; suivant les cas, une litière épaisse et de l'humus coprogène ou mycogène s'additionnent en horizons plus ou moins bien limités ( $A_0$ ,  $A_1$ ) (voir fig. 4.64).

Les sols bien drainés établis sur topographie horizontale ou mollement pentue (*plakor*) reflètent dans leur profil les conditions de température, pluviosité et végétation des zones bioclimatiques où on les trouve ; on peut ainsi parler des sols zonaux que l'on oppose aux sols intrazonaux conditionnés plus par des facteurs particuliers de drainage ou de richesse minérale que par le climat, et aux sols azonaux non mûrs et squelettiques sur roches-mères peu décomposées.

Six grandes classes de sols zonaux se partagent la surface du globe

- sols podzoliques ;
- sols tchernoziémiques ;
- sols désertiques ;
- sols latosoliques ;
- sols rouges méditerranéens ;
- sols de toundras.

Il faut y ajouter les sols de montagnes.

### 1) Sols podzoliques

#### 1. Les podzols (fig. 4.67, 1-2)

Se forment sous les climats froids à précipitations élevées ; la végétation climax est la forêt de Conifères riche en Éricacées (taïga), c'est-à-dire une phytocénose frugale prenant au sol peu d'éléments biogènes.

La litière pauvre et fibreuse se transforme d'autant plus facilement en mor que le climat est peu favorable à l'activité des Lombrics et des Bactéries. La galette de mor se formant en surface, sous l'action des Champignons, est épaisse, la minéralisation étant très lente ; en période humide, le mor laisse percoler dans le sol minéral de grandes quantités d'acides fulviques agressifs ; il s'ensuit normalement une podzolisation, décomposant l'argile (montmorillonite) en silice et sesquioxyde d'aluminium. Les sesquioxydes d'Al et Fe, complexés par les acides organiques, sont entraînés dans la profondeur où ils constituent les horizons d'accumulation B très colorés.

Sous l'horizon  $A_0$  très épais, l'horizon  $A_2$  podzolisé et lessivé, et composé principalement de silice,

prend une teinte gris cendré caractéristique (podzol = cendre).

En période de sécheresse et d'évaporation intense, il peut y avoir sursaturation des solutions accumulées en B et formation de concrétions capables de fusionner en une croûte dure continue, l'*allios* ou *orstein*, qui empêche le drainage et la pénétration des racines.

Dans le monde, ces sols couvrent environ 15 millions de km<sup>2</sup>, surtout en U.R.S.S., Finlande, Suède et Canada. Peu favorables à la nutrition des plantes (grande pauvreté en bases) et difficiles à améliorer (complexe argileux déficient), ces sols conviennent surtout à leur végétation climax de forêts de Conifères, principale réserve de la biosphère en cellulose et particulièrement en pâte à papier.

## 2. Les sols bruns forestiers (fig. 4.67, 3)

Se forment sous les climats tempérés humides ; la végétation climax est la forêt de feuillus caducifoliés, perdant ses frondaisons pendant l'hiver froid. Ce sont typiquement des sols à *mull*, caractérisés par une minéralisation aisée de la litière, et par conséquent par un cycle rapide des éléments biogènes.

Les colloïdes argileux, à base de montmorillonite, sont bien stabilisés par un statut élevé des bases échangeables ; ils sont mêlés à des oxydes de fer bruns qui donnent au sol sa couleur caractéristique.

Il n'y a donc aucune dégradation chimique des argiles, mais tout au plus un léger lessivage de celles-ci.

Le profil du type A B C comprend les horizons suivants :

A<sub>1</sub> mull brun noir, grumeleux, de quelques cm d'épaisseur ;

A<sub>2</sub> brun, à agrégats grumeleux ;

B brun, plus argileux, à structure polyédrique.

En Europe, ces sols bruns forestiers se développent de façon optimale dans le climat à tendance continentale (pluviosité surtout estivale) de l'Europe centrale.

A mesure qu'on progresse vers l'Ouest et que la tendance atlantique (pluviosité abondante l'hiver) du climat s'accroît, le lessivage devient plus important et la distinction entre les horizons A<sub>2</sub> et B devient plus nette ; par contre, l'horizon A<sub>1</sub> s'estompe, tant la minéralisation est rapide (*cryptomull*) ; on parle dans ce cas d'un sol brun lessivé, variante atlantique du sol brun continental.

Ces sols correspondent à l'optimum de nutrition des plantes, et fournissent d'excellentes terres de culture qui ont fait la fortune agricole de l'Europe occidentale (défrichement considérable).

Cependant la rapidité avec laquelle se déroule le cycle des éléments biogènes rend ces sols instables ; leur dégradation est facile et fréquente ; une exagération

du lessivage provoque la podzolisation ; dans la forêt, le phénomène est dû à des actions humaines trop brutales, comme coupes à blanc répétées, incendies, ramassage de la litière, fauchage de la végétation herbacée ; il s'ensuit une aggravation du lessivage accompagné d'un appauvrissement général du sol ; une végétation nouvelle s'établit, plus riche en espèces frugales (chênaie acidophile) ; le mull fait place à du moder puis à du mor ; les acides fulviques libérés par celui-ci attaquent l'argile (montmorillonite) dont le réseau cristallographique éclate, libérant silice et sesquioxyde d'Al ; la podzolisation fait ainsi suite au lessivage ; la chénaie dégradée à Bouleaux et à Bruyères ou Myrtiliers finit par faire place à la lande, établie sur podzol typique.

Une autre cause de dégradation est la podzolisation directe obtenue par une modification de la végétation forestière, comme par exemple la substitution, à un peuplement feuillu, d'un peuplement résineux. La litière des résineux, plus riche en lignine, étant d'attaque plus difficile, a une tendance à former du mor dont les acides fulviques agressifs peuvent attaquer l'argile des horizons sous-jacents et la détruire, provoquant la podzolisation du sol. C'est là un grand danger de l'introduction massive de peuplements monophytiques d'Épicéas dans une région dont le climax est la forêt feuillue.

À la suite de la dégradation de la forêt par l'homme créant un horizon d'accumulation d'argile imperméable, il peut aussi se former un sol à *pseudogley*. Le drainage n'étant plus suffisant, l'eau de pluie enrichie en matières organiques réductrices (humus) forme une nappe phréatique perchée temporaire. Un horizon g se forme dans la zone de stagnation temporaire de l'eau ; sa couleur grise est due au lessivage du fer solubilisé par réduction. Des taches rouille (marmorisation), dues à la précipitation du Fe<sup>3+</sup> provenant de l'oxydation du Fe<sup>2+</sup>, se forment autour des radicelles, lors de la disparition de la nappe d'eau temporaire. L'horizon Bg est formé de larges bandes verticales blanches (absence de fer) parcourues de canaux étroits correspondant à des racines mortes ou d'anciennes fissures et colorées en brun par des dépôts de Fe<sup>3+</sup> se formant lors de l'infiltration lente de la nappe d'eau.

Des peuplements de Joncs, de Carex, de Molinies s'installent sur le sol qui peuvent être le prélude au développement d'une tourbière à *Sphagnum*.

Les sols bruns, correspondant à la zone des aestisilves, couvrent environ 3,5.10<sup>6</sup> km<sup>2</sup> en Europe occidentale, au Canada et aux U.S.A.

## 2) Sols tchernoziémiques (voir p. 148 - 149).

### 1. Les tchernoziems (terres noires) (fig. 4.67, 4)

Se forment sur roches-mères riches en carbonates de calcium et magnésium (souvent : loess), sous

climat continental semi-aride. La végétation climax est la steppe dense à Graminées (*Stipa, Bouteloua*).

Le profil, du type AC, est caractérisé par un horizon humifère A<sub>1</sub>, noir et très épais (60-150 cm).

Les pluies peu abondantes (350-450 mm) ne provoquent pas le lessivage des argiles (montmorillonite) et du fer de cet horizon, mais sont suffisantes pour lessiver complètement les carbonates qui s'accumulent dans un horizon Ca à la limite de pénétration des racines, sous forme de filaments (pseudomycélium) ou de concrétions (crotovinas). L'horizon A<sub>1</sub> demeure néanmoins toujours saturé en calcium et magnésium, les colloïdes humiques sont bien floclés (sol très aéré) et forment avec l'argile des complexes bien agrégés, riches en acides humiques gris à haute teneur en N.

L'abondance de l'humus est due :

- à l'énorme masse organique fournie par les Graminées ;
- à l'activité biologique limitée aux périodes favorables du climat semi-aride ;
- à la présence d'argile protégeant l'humus de la décomposition microbienne.

Le système racinaire très développé des Graminées, localisé dans cet horizon, permet aux plantes de réabsorber rapidement les éléments minéraux provenant de la décomposition de l'humus.

Il existe des tchernozems en Europe centrale, en U.R.S.S. (Ukraine), en Asie centrale, dans la Prairie américaine et dans la Pampa argentine. Ils couvrent environ 4.10<sup>6</sup> km<sup>2</sup>. Ce sont, par excellence, les sols convenant à la culture des céréales. Ils sont d'ailleurs réputés comme étant les sols les plus fertiles du monde.

## 2. Les sols châtaîns et les sierozems.

Se formant en climat continental plus aride (pluviosité de 250 à 300 mm), ces sols sont moins riches en matière organique et moins décarbonatés en surface que les tchernozems. La végétation steppi-

que est plus clairsemée. L'horizon de surface A<sub>1</sub>, d'une cinquantaine de centimètres d'épaisseur, est coloré en brun chocolat par l'humus calcique ; il contient encore de 3 à 7 % de carbonates.

Dans les régions encore plus sèches, la teneur en humus est plus faible, et la couleur générale du sol est brune (*sols bruns des steppes*).

Enfin, en bordure des déserts, là où la pluviosité est de l'ordre de 100 à 200 mm par an, le sol pauvre en humus et dépourvu d'oxydes de fer libres offre un horizon superficiel uniformément gris, riche en carbonates. L'évaporation intense peut amener en surface l'efflorescence d'une croûte gypso-calcaire (*sols gris subdésertiques* ou *sierozems*).

On estime que les sols châtaîns et les sols gris occupent chacun environ 9 % de la surface des terres émergées. Ils sont beaucoup moins fertiles que les tchernozems, car plus pauvres en humus, plus secs, à réaction trop alcaline, souvent plus ou moins salés. Cependant, leur grande richesse minérale permet de les livrer à certaines cultures productrices, lorsque l'irrigation est possible sans augmentation de la salinité.

## 3) Sols désertiques

Se forment sous des végétations naturellement très clairsemées.

La décomposition de la roche-mère est purement mécanique, l'absence d'eau ne permettant pas une décomposition chimique. Il n'y a pas d'humus. On peut distinguer le *reg*, désert de pierres souvent cimentées par une croûte durcie, de l'*erg*, désert de sable.

L'évaporation dominante amène en surface de grandes quantités d'éléments biogènes. Ces sols sont donc potentiellement très riches et peuvent être hautement productifs lorsqu'il est possible d'y amener les quantités d'eau suffisantes.

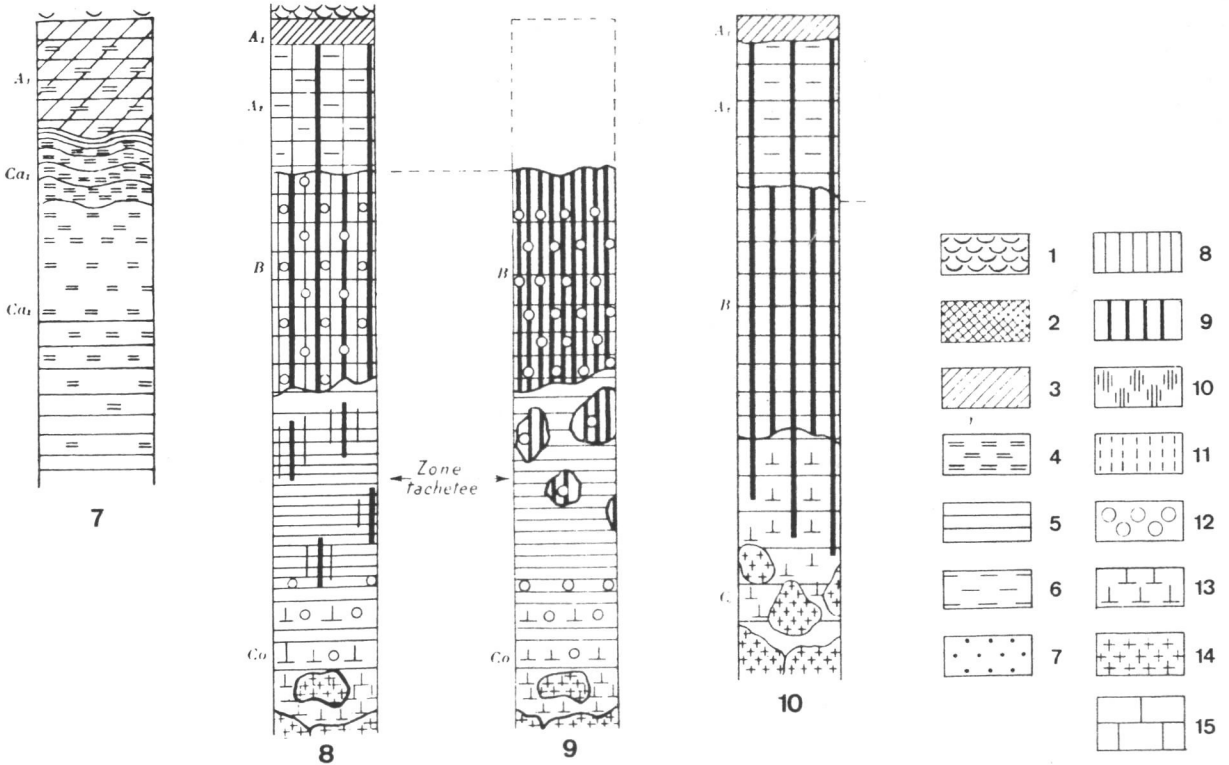
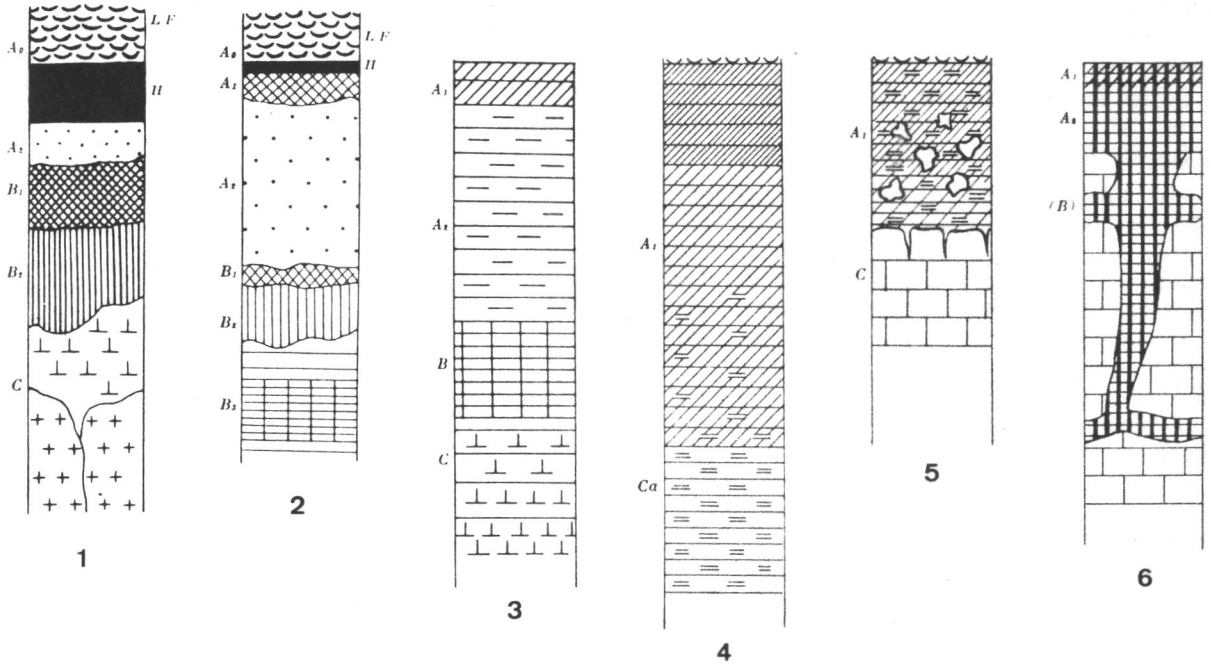
Fig. 4.67 Types de sols (Duchaufour, 1960) :

1. Podzol boréal ; 2. Podzol atlantique ; 3. Sol brun lessivé ; 4. Tchernozem ; 5. Rendzine ; 6. Sol rouge méditerranéen sur Terra rossa ; 7. Sol brun de steppe à croûte calcaire ; 8. Sol rouge ferrallitique ; 9. Cuirasse ferrallitique ; 10. Sol ferrugineux tropical lessivé.

### Légende des symboles

- |  |   |
|--|---|
| 1. Couche organique peu décomposée (A°).                       | 9. Accumulation de fer ferrique déshydraté (rouge).             |
| 2. Horizon humifère particulière peu actif.                    | 10. Précipitation localisée de fer ferrique.                    |
| 3. Horizon humifère grumeleux actif.                           | 11. Gley : fer ferreux dominant (gris verdâtre).                |
| 4. Carbonate de chaux.   | 12. Alumine libre.  |
| 5. Argile (avec oxyde de fer absorbé).                         | 13. Roche-mère en cours d'altération (p. ex. arène granitique). |
| 6. Horizon lessivé, limoneux.                                  | 14. Roche-mère siliceuse non altérée.                           |
| 7. Horizon cendreuse.  | 15. Roche-mère calcaire non altérée.                            |
| 8. Accumulation de fer ferrique hydraté (ocre vif ou rouille). |   |

N.B. — L'abondance des différents éléments est indiquée par l'espacement plus ou moins grand des lignes ou la densité des symboles utilisés.





Les grandes zones désertiques (13.10<sup>6</sup> km<sup>2</sup>) comportent de plus, de nombreux sols zonaux ou azonaux : sols salés, sols des oasis, sols des ouadi, etc...

#### 4) Sols ferrallitiques (latosols)

(fig. 4.67, 8-9)

##### Latosols.

En climat tropical, humide ou équatorial, la décomposition des roches-mères se fait beaucoup plus vigoureusement qu'en climat tempéré ; il y a une forte tendance au lessivage de la silice et à l'accumulation, dans un sol profond aux horizons souvent indistincts, de sesquioxydes d'Al et de Fe ; le lessivage des éléments biogènes se fait sur une profondeur considérable.

Si les roches-mères sont basiques, on observe un lessivage rapide des bases et de la silice et il subsiste un mélange d'hydroxyde de fer et d'aluminium ou *bauxite* (riche en alumine libre = gibbsite), principal minéral d'aluminium (**ferrallites**).

Si les roches-mères sont acides et riches en silice, une partie de cette dernière se combine à l'alumine pour former des argiles peu fertiles du groupe de la kaolinite, mêlées à de l'hydroxyde de fer avec fort peu d'alumine libre (**sols ferrallitiques**).

La figure 4.67, 8-9 représente un profil dans un sol rouge ferrallitique forestier de la Côte d'Ivoire (d'après DUCHAUFOR) établi sur roche siliceuse (riche en kaolinite).

Il se forme un épais horizon B, rouge, d'accumulation de fer et d'alumine, surmontant une zone tachetée plus pauvre en sesquioxyde, riche en kaolinite néoformée, et au contact de la roche-mère.

Ces sols, qu'ils aient ou non un horizon d'accumulation B, se développent sous les forêts denses équatoriales ou sous les bonnes forêts claires tropicales. Les particules individuelles sont fines (argile ou limon) mais en climat tropical (saison sèche de 5 à 7 mois) elles sont souvent cimentées en pisolithes ou en petits agrégats ayant les dimensions de grains de sable (*pseudosable*) ; ainsi malgré leur texture argilo-limoneuse, ces sols sont peu plastiques, ne gonflent pas par l'humidité, sont légers, perméables et faciles à cultiver ; cependant *leur fertilité est basse* ou très basse, parce que la capacité d'échanger des bases est elle-même très basse, le complexe colloïdal étant formé de sesquioxydes et de kaolinite. En raison de la chaleur et de l'humidité du climat, les feuilles mortes tombées sur le sol, ont une décomposition très rapide. Grâce à la rapidité du cycle des éléments biogènes (fig. 4.11, C), ces sols, naturellement peu fertiles, conviennent surtout à la végétation climax des forêts denses équatoriales.

##### Formation de cuirasses.

Lors de la destruction de la forêt par l'homme, de sa mise en jachère et de sa transformation en

savane, l'horizon B enrichi en Fe<sub>2</sub>O<sub>3</sub>, est finalement dénudé par érosion, et ainsi exposé au soleil et aux feux de brousse ; il y a déshydratation des oxydes de fer qui durcissent en concrétions pisolitiques (sphérules de la grosseur d'un pois) ou vermiculaires ; ces concrétions se soudent entre elles en carapaces ou cuirasses spongieuses ayant la consistance et la couleur de la brique.

On parle alors de *latérite* (latin : later = brique), terme que divers pédologues remplacent aujourd'hui par celui de *ferrallite*. Lorsque ces cuirasses affleurent naturellement, ou que l'érosion a enlevé les horizons tendres recouvrant des cuirasses fossiles, on peut dire que le *sol est mort* ; imperméable à l'eau et aux racines des plantes, il se présente comme une roche dure, improductive, que vont recoloniser lentement les pionniers frugaux d'une série de végétation peu dynamique. Des cuirasses latéritiques se forment aussi pour des raisons naturelles, spécialement là où la zone de balancement des eaux est importante, c'est-à-dire dans les climats à longue saison sèche : le fer, ramené des profondeurs « *per ascensum* » précipite au niveau supérieur de la nappe aquifère en saison des pluies ; il se concrétionne lorsque, en saison sèche, il est soumis à dessiccation par abaissement de la nappe.

Les sols ferrallitiques présentent de nombreux sous-types distincts, rouges, jaunes, ocre, ou gris. On estime qu'ils couvrent dans le monde environ 20.10<sup>6</sup> km<sup>2</sup>. Comme déjà dit, ils sont exceptionnellement pauvres, et une culture soutenue nécessite une fumure considérable.

#### 5) Les « sols rouges » méditerranéens (terra rossa) (fig. 4.67, 6)

Se forment sous climat méditerranéen typique (hiver humide — été très sec), et sur roche-mère calcaire dure.

Sous l'action de la chaleur et de l'humidité élevée (800-1 000 mm de pluie), l'altération profonde de la roche-mère libère des argiles et des quantités importantes d'oxydes de fer. En saison humide, ces oxydes forment avec la silice provenant de la roche-mère, des complexes ferro- ou ferrisiliciques ; en saison sèche, ces complexes sont détruits, le fer précipite sous forme d'oxydes plus ou moins déshydratés *rouges* imprégnant les argiles de décalcification et leur donnant la couleur rouge caractéristique (= rubéfaction). Ces argiles, mêlées de silice, remplissent toutes les fissures et excavations des calcaires durs.

Les eaux d'infiltration, qui dissolvent la surface de la roche encaissante, forment, à une certaine profondeur, un horizon plus clair Ca d'accumulation de carbonates, sous forme de nodules ou poupées calcaires irrégulières.

La « terra rossa » se forme localement, où la végétation est clairsemée (alternance de phase humide et sèche accentuée) ou à la suite de l'érosion de sols bruns de type méditerranéen.

Leur formation peut aussi résulter d'un processus d'évolution ancien, datant d'une période géologique à climat tropical humide (= sols fossiles).

## 6) Sols ferrugineux tropicaux ocres

(fig. 4.44, 10)

En climat tropical sec (saison sèche d'au moins 8 mois), dans la zone des spinisilves, ou steppes semi-désertiques tropicales, les sols, plus profonds que dans les régions tempérées, sont plus riches en oxyde de fer, et colorés en jaune ou ocre. Riches en concrétions ferrugineuses, ils ne peuvent cependant former de cuirasses que dans des dépressions à nappes permanentes ; ils font la transition entre les sols méditerranéens et les ferrallites.

## 7) Sols des toundras

Caractérisent les régions polaires, à végétation clairsemée. La basse température réduit les activités biologiques et chimiques.

Il se forme un profil élémentaire AC sur roches-mères dures non décomposées ou sous-sol gelé en permanence (permafrost, merzlota, pergélisol).

La matière organique ne se décompose que très lentement et forme un humus brut tourbeux très épais. Le lessivage et la podzolisation sont faibles.

On peut évaluer à  $10.10^6$  km<sup>2</sup> la surface de ces sols impropres à la culture.

## 8) Sols de montagnes

On classe ici les sols de tous types mais souvent squelettiques qui couvrent les importants massifs montagneux du globe : Alpes, Anatolie, Himalaya, Andes, Sierra Nevada. Leur surface est difficile à

délimiter :  $40.10^6$  km<sup>2</sup> suivant DEMOLON. GUÉRIN estime à  $10.10^6$  km<sup>2</sup> la surface des sols de haute montagne impropres à la culture.

**En guise de conclusion**, voici d'après PRASSOLOV, le pourcentage dans le monde de ces divers types de sols :

Neiges, glaciers, lacs. . . . .	11,5 %
Sols désertiques . . . . .	8,7 %
Sols de montagnes . . . . .	16,3 %
Toundras. . . . .	4,0 %
Podzols . . . . .	9,2 %
* Sols bruns forestiers . . . . .	3,5 %
Latosols . . . . .	17,1 %
* Tchernozems . . . . .	5,2 %
Sols châtaîns . . . . .	8,9 %
Sols gris . . . . .	9,4 %
* Sols alluviaux . . . . .	3,9 %
Divers . . . . .	3,2 %

Les sols les plus fertiles, et en grande partie livrés à l'agriculture, sont ceux marqués d'un astérisque. Ils ne représentent que 10 % environ de la surface des continents.

Les sols du premier groupe sont en grande partie impropres à la culture. Les podzols ont plutôt une vocation forestière.

C'est éventuellement aux sols châtaîns et gris, d'ailleurs très riches en éléments biogènes nutritifs, qu'il faudrait faire appel pour une augmentation importante des surfaces cultivées ; mais ici se pose le problème de l'eau ; ces sols semi-désertiques doivent être irrigués. On rejoint ici les problèmes de la biologie des déserts.

Certains latosols (surtout les latosols rouges établis sur roches-mères basiques) ont à la fois une texture et une structure très favorables à la vie des plantes ; mais ils sont très pauvres et à faible capacité d'échange (alumine, kaolinite) ; de très délicats problèmes de fumure se posent à ceux qui tentent de les cultiver.

# La biosphère

## 1. Définition.

La portion du globe terrestre qui contient les êtres vivants et où fonctionnent les écosystèmes est la **biosphère**. C'est la partie de la surface terrestre, où, grâce à l'activité des écosystèmes, l'énergie des radiations solaires produit des modifications fondamentales, chimiques et physiques, de la matière minérale inerte de la terre, en la transformant en matière organique vivante, qui s'organise, en un tapis végétal bigarré, source de nourriture et de vie pour les animaux et les hommes ; la partie continentale de la biosphère est une mince pellicule superposée à la

**lithosphère** ; la partie océanique de la biosphère est plus épaisse mais plus diluée, puisque, à partir d'une zone photique de quelques dizaines de mètres, la vie animale peut, en utilisant comme nourriture les cadavres sombrant dans la profondeur, se développer jusque dans les fonds abyssaux ; ainsi, la biosphère s'étend à toute la masse de l'**hydrosphère**.

Plus particulièrement, la productivité de la biosphère, sur laquelle l'homme a établi aujourd'hui sa domination, est la somme des productivités des divers écosystèmes qui la composent.

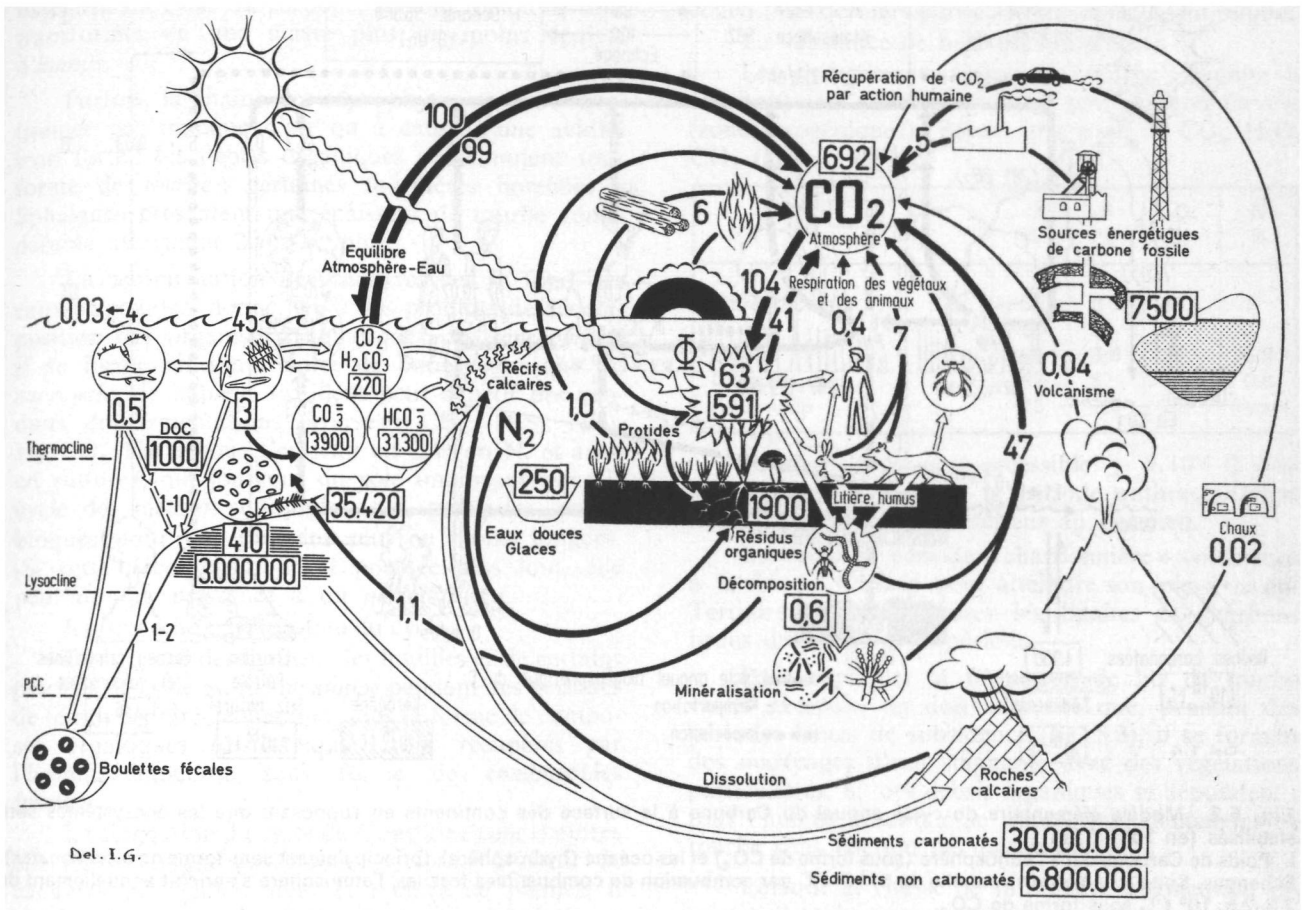
## 2. Les cycles biogéochimiques globaux.

Une approche de la connaissance de la biosphère est réalisée par l'étude des grands *cycles biogéochimiques dont la plupart des phases se déroulent au sein des divers écosystèmes*. Il s'agit des mouvements circulaires des éléments chimiques du monde abiotique qui suivent des chemins caractéristiques (atmosphère, hydrosphère) les menant de l'environnement dans les organismes et des organismes vers l'environnement, des océans vers les continents et des continents vers les océans. Ces éléments pénètrent dans les tissus des plantes et des animaux en croissance, s'y incorporent, retournent à l'environnement quand vient la mort, se redistribuent, subissent souvent des transformations et translocations compliquées avant d'être repris par d'autres organismes.

Les cycles ne fonctionnent pas toujours d'une manière régulière et présentent des points de stagnation, par exemple là où des matières organiques s'accumulent, immobilisant les éléments qu'elles contiennent pendant des périodes parfois très longues.

La principale stagnation est due au **cycle sédimentaire** qui est celui des particules solides. Elle affecte principalement les éléments contenus dans les particules de sol, qui, arrachées aux continents par l'érosion, sont déversées en énorme quantité dans les océans par les rivières et les retombées atmosphériques ; P est particulièrement visé.

La décharge totale annuelle de particules solides dans les océans est d'environ 20 milliards de t, dont 16 milliards proviennent du continent asiatique.



**Fig. 5.1** Cycle du Carbone dans le monde. Carbomasses (encadrées), en 10<sup>12</sup>C. Flux du Carbone, en 10<sup>12</sup>C/an. Valeurs d'après Scope 13, 1978. (Pour explications, voir texte.)  
 Les flèches noires correspondent au cycle court : Carbone mobile et constamment remis en circulation.  
 Les flèches blanches correspondent au Carbone qui se fixe pendant des périodes très longues : sédiments calcaires, pétrole, houille.

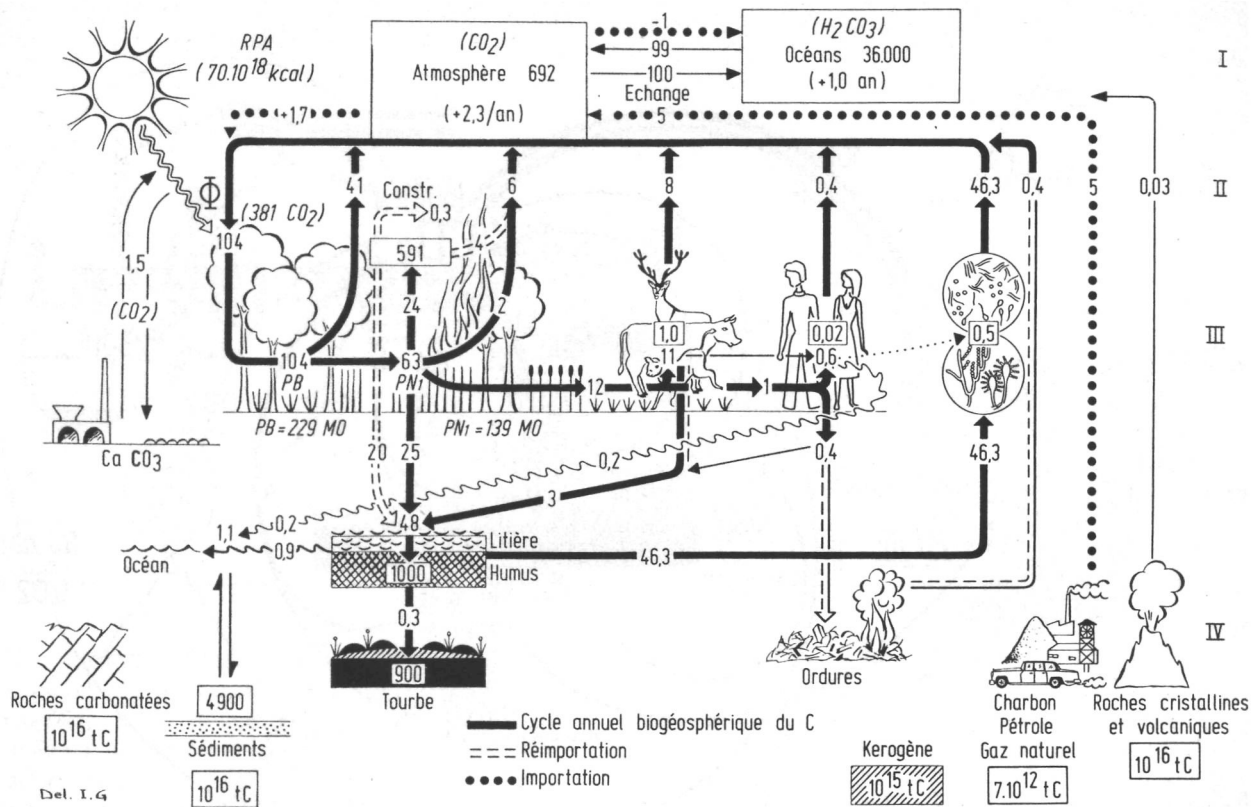
En période actuelle de volcanisme réduit, ces particules s'accumulent comme sédiments dans le fond des océans, et il y a blocage des éléments qu'elles contiennent pour des durées d'ordre géologique, dans l'attente d'une phase de haut volcanisme et de construction de montagnes. Il y a cependant un faible retour à la terre de ces éléments par des aérosols liquides soulevés de la surface des océans par des tempêtes (voir cycle de S). Il convient, pour l'homme moderne, de réduire la vitesse de la phase continents → océans du cycle sédimentaire par la lutte antiérosive.

Les cycles biogéochimiques sont principalement ceux du carbone, de l'oxygène, de l'eau, de l'azote, du phosphore, du soufre, des cations biogènes.

Aujourd'hui, on attache une attention de plus en plus grande aux cycles d'éléments qui, à la suite de retombées industrielles ou agricoles, peuvent devenir polluants et dangereux : tels sont Pb, As, Hg ou Cd.

### 1. Cycle du carbone (fig. 5.1)

A l'inverse de N, dont la source essentielle est l'air atmosphérique, les sources de C dans la nature sont aussi nombreuses que variées. C'est cependant uniquement le CO<sub>2</sub> à l'état gazeux dans l'atmosphère (± 700 milliards de t de C) ou à l'état dissous dans les eaux (± 500 milliards de t dans les eaux de surface, ± 34 500 milliards de t dans les eaux profondes),



**Fig. 5.2** Modèle élémentaire du cycle annuel du Carbone à la surface des continents en supposant que les écosystèmes sont stabilisés (en  $10^9$  t C/an).

I. Poids de Carbone dans l'atmosphère (sous forme de  $CO_2$ ) et les océans (hydrosphère) (principalement sous forme de bicarbonates). Echanges. Suite à l'émission annuelle de  $5 \cdot 10^9$  t C par combustion de combustibles fossiles, l'atmosphère s'enrichit annuellement de  $2,3-2,5 \cdot 10^9$  t C sous forme de  $CO_2$ .

II. Quantités de Carbone dégagées dans l'atmosphère sous forme de  $CO_2$  lors de divers processus d'oxydation (respiration, incendies, bois de chauffage, oxydation de l'humus, fermentation).

III. Biomasses (carbones) des grands groupes d'organismes terrestres (encadrées) et quantités de matières organiques élaborées et consommées. A) Végétaux ; B) Animaux ; C) Hommes ; D) Bactéries et Champignons.

IV. Réserves de Carbone dans la lithosphère.

Ici, l'importation de  $1,7 \cdot 10^9$  t C est équilibrée par la séquestration sous forme de tourbe et de matériaux de construction (constr.) de  $0,6 \cdot 10^9$  t C et par l'exportation vers l'océan de  $1,1 \cdot 10^9$  t C de débris organiques par les égouts et les cours d'eau.

RPA : radiations photosynthétiquement actives. L'efficacité photosynthétique (productivité brute  $1,3$  % ; productivité nette  $0,9$  %) est très mauvaise.

qui fournit le carbone servant de base à l'élaboration de la matière organique des êtres vivants.

Sur les continents, ce  $CO_2$ , capté par les plantes est transformé, par la photosynthèse, en une production brute d'environ  $229 \cdot 10^9$  t, qui servira à alimenter les plantes elles-mêmes, les animaux, les bactéries et l'homme (fig. 5.2).

Si l'on suppose une biosphère en équilibre, ces  $229 \cdot 10^9$  t de matière organique doivent servir seulement à sa maintenance et se décomposent dès lors comme suit :

- $90 \cdot 10^9$  t pour assurer la respiration de  $1.860 \cdot 10^9$  t de plantes vertes ;
- $13 \cdot 10^9$  t pour couvrir les dépenses dues aux incendies ;

- $24 \cdot 10^9$  t pour assurer la maintenance de  $2 \cdot 10^9$  t d'animaux ;
- $1,3 \cdot 10^9$  t pour assurer la maintenance de  $0,1 \cdot 10^9$  t d'hommes.
- $102 \cdot 10^9$  t pour couvrir les besoins respiratoires de  $1 \cdot 10^9$  t de bactéries et champignons.

Les quatre derniers postes forment la productivité primaire nette, d'environ  $140 \cdot 10^9$  t.

On voit l'importance des microbes, qui pour une biomasse de 2 000 fois inférieure à celle des plantes vertes, respirent autant que celles-ci.

Du C supplémentaire est ajouté chaque année à l'atmosphère par les sources gazeuses et les volcans.

Dans certaines conditions, des cadavres et des

débris végétaux accumulés produisent un **ralentissement** du cycle du carbone, surtout lorsqu'ils sont transformés en une masse plus ou moins épaisse d'*humus*.

Parfois, la chaîne des saprophytes ne peut fonctionner par manque d'air ou à cause d'une acidité trop forte : les débris organiques s'accumulent sous forme de *tourbe* ; certaines tourbières bombées à Sphaignes présentent une épaisseur de tourbe considérable atteignant 20 m et plus.

La sédimentation des cadavres sur le fond des eaux stagnantes, donne lieu à des produits de décomposition des organismes aquatiques, les *sapropélites*. Il se forme ainsi une sorte de boue organique ou *sapropèle*, de laquelle distillent petit à petit des produits de fermentations diverses :  $\text{CH}_4$ ,  $\text{H}_2\text{S}$ ,  $\text{NH}_3$ ,  $\text{H}_2$ ,  $\text{CO}_2$ . Cette boue s'enrichit en C et en N, et aussi en sulfures, qui joueront un rôle important dans le cycle des métaux sulfophiles, qui, précipités, seront bloqués pour des périodes plus ou moins longues. (Si cette décomposition est poussée plus loin, elle peut donner naissance à du *pétrole*).

Ici, il y a donc **stagnation** du cycle.

Dans le cas des lignites, des houilles et de certains pétroles, le cycle est même *stoppé* pendant des périodes de temps d'ordre géologique, sous la forme de composés organiques fossiles qui seront récupérés par l'homme moderne sous forme de **combustibles fossiles**.

La stagnation du cycle de C entraîne celle d'autres éléments : lorsque de l'humus se forme à partir de cadavres de feuilles, tiges et racines de plantes, il contient les éléments minéraux correspondant à ces organes ; certains de ces éléments peuvent être retenus dans l'humus, sous forme d'hydroxydes et jusqu'à véritablement s'y concentrer si la période est suffisamment longue ; tels sont entre autres, Ag, Au, Zn, Cd, Pb, As, Mn, Co, Ni, Hg. Si du charbon s'est formé à partir d'un humus de ce type, on retrouvera dans ses cendres une concentration homologue des éléments concernés.

C'est le « **principe d'enrichissement** » de GOLDSCHMIDT (1934). Aujourd'hui, on assiste au déblocage des éléments précités, par combustion du charbon, émission de poussières et de suies dans l'atmosphère, et immission dans les écosystèmes. Il est par exemple facile de calculer que, en prenant 1 ppm comme valeur moyenne (trop basse !) de Hg dans le charbon, il y a rejet annuel dans la biosphère de 3 000 t Hg, rien que par la combustion de charbon, dont le niveau annuel est de  $3 \cdot 10^9$  t. Que l'on compare à cela les 200 t Hg lessivées des roches-mères, et les 1 600 t Hg libérées par la combustion du pétrole !

Le charbon se forme à partir d'accumulation de tourbe et de sapropèle. Il y a donc des charbons humiques et des charbons sapropéliques (charbons

d'Algues : bog heads ; charbons de spores : cannel coals) ; ces derniers particulièrement riches en bitume.

La substance de base est la lignine.

Les changements chimiques (tourbe → lignite → charbon) sont favorisés par des températures élevées (zones orogéniques) : départ progressif de  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$ ,  $\text{CH}_4$  (grisou) et  $\text{N}_2$ .

	C %	H %	O %	N %
Fibre de bois . . . . .	50	6	43	1
Tourbe . . . . .	59	6	33	2
Lignite . . . . .	69	5,5	25	0,8
Charbon gras . . . . .	82	5	13	0,8
Anthracite . . . . .	95	2,5	2,5	traces

Le **charbon** (réserve accessible  $\pm 5 \cdot 10^{13}$  t) s'est surtout déposé pendant la période anthracolithique allant du Carbonifère inférieur au Permien.

La seconde période « charbonnière » commence à la fin du Crétacé pour atteindre son pic à la mi-Tertiaire ; presque toutes les lignites et charbons bruns datent de cette période.

Pour expliquer la formation de lits de tourbe vastes et épais, on doit admettre que, pendant des périodes lentes de subsidence (fig. 5.3), il se formait des marécages d'eau stagnante avec des végétations particulières, où des débris organiques se déposaient ; tout l'humus accumulé se transformait lentement en tourbe sous l'action des bactéries.

Lorsque la vitesse de subsidence augmentait, on voyait alors la mer envahir le bassin, submerger les végétations et recouvrir l'assise organique de sédiments minéraux. Ce cycle se répétant assurait l'alternance de couches de houille et de couches de roches minérales.

Le **pétrole** ( $\pm 1,5 \cdot 10^{12}$  t de C dans l'écorce terrestre) est un mélange complexe d'hydrocarbures liquides (aliphatiques, alicycliques et benzoïques) où des hydrocarbures gazeux et solides sont dissouts. On y trouve (ZOBELL 1945) :

C	: 82,2 - 87,1 %
H	: 11,7 - 14,7 %
S	: 0,1 - 5,4 %
N	: 0,1 - 1,5 %
O	: 0,1 - 4,5 %

Substances minérales : 0,1 - 1,2 %, dont surtout Ni, V, Pb, La et Fe (catalyseurs de la synthèse des hydrocarbures).

La forme la plus commune de C organique dans le monde est le **kérogène**, matière organique insoluble des roches sédimentaires (surtout schistes bitumeux). Le contenu total de la planète en cette matière est de l'ordre de  $3 \times 10^{15}$  t. Les réserves de charbon étant

estimées à  $5 \times 10^{13}$  t, il y a donc 1 000 fois plus de kérogène que de charbon dans l'écorce terrestre. Son exploitation est cependant difficile.

Dans les océans, qui comportent environ  $35.000.10^9$  t de C sous forme de carbonates et bicarbonates dissouts, la productivité primaire est d'environ  $45.10^9$  t, ce qui correspond à une fixation de C d'environ  $20.10^9$  t, par une phytomasse qui, selon RODIN et al. ne dépasse pas, à un instant déterminé,  $0,17.10^9$  t ; selon les mêmes auteurs, cette phytomasse est constamment consommée par un réseau trophique d'animaux marins dont la zoomasse est estimée à  $3.10^9$  t, soit plus ou moins  $1.10^9$  t de matière sèche ; cette zoomasse est donc de 6 fois supérieure à la phytomasse. On estime à environ 3 000 milliards de t le C bloqué dans l'organomasse des cadavres accumulés dans le fond des océans, surtout sous forme d'endo- ou exosquelettes.

Dans l'eau, une stagnation du cycle du carbone peut aussi se produire lorsque le  $\text{CO}_2$  s'accumule sous forme de  $\text{CaCO}_3$  (craie, calcaire ou coraux) d'origine chimique ou biogène (réserves mondiales environ  $20.10^{15}$  t). C'est après des périodes géologiques que ce  $\text{CaCO}_3$ , formant des roches émergées, voit son C et son Ca remis en circulation : dissolution par les pluies, attaque par les Lichens ou par les racines des Phanérogames.

Le carbone ainsi stocké dans le sol et dans les roches peut en être aussi libéré par des actions humaines : feu (chauffage, industries), fours à chaux, moteurs à essence (voitures automobiles, bateaux) ; dans ce dernier cas, une partie importante du C utilisé est libéré sous forme d'oxyde de C (CO).

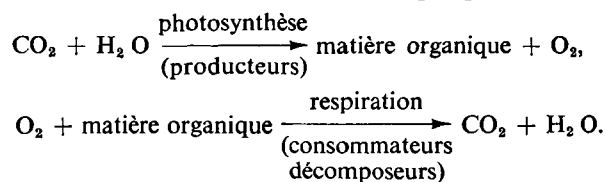
## 2. Cycle de l'oxygène

1. Le cycle de l'oxygène s'est profondément modifié au cours des âges géologiques, et la composition actuelle de l'atmosphère en  $\text{O}_2$ , 21 %, est le reflet de ces modifications.

Au début de l'apparition de la vie sur la terre (— 3 éons), l'atmosphère terrestre était réductrice, pratiquement dépourvue d' $\text{O}_2$ , et les premiers vivants ne pouvaient être que des fermentateurs anaérobies. Il a fallu qu'apparaissent des organismes photosynthétiques (*Cyanophyta*), utilisant l'hydrogène de l'eau en la photolysant, pour que s'en dégagent des quantités importantes d' $\text{O}_2$ .

On ne sait pas si la concentration actuelle a été atteinte progressivement, ou par paliers successifs ; mais il convient de remarquer que l' $\text{O}_2$  à peine produit est immédiatement utilisé à des oxydations, comme celle du Fe ferreux en Fe ferrique, et surtout à la réoxydation des dérivés organiques réduits du C, produits par la photosynthèse elle-même.

On sait que dans un écosystème en équilibre, on a simultanément les 2 réactions réciproques :



Il n'y a pas de gain possible d' $\text{O}_2$  dans l'atmosphère sans un blocage de matière organique (cycle du carbone) permettant à  $\text{O}_2$  de se libérer sans contrepartie respiratoire.

Ceci paraît démontré par le fait que le carbone accumulé au cours des âges dans les roches sous forme de graphite, lignite, tourbe, charbon, pétrole, gaz naturel (et aujourd'hui dans les êtres vivants ou leurs cadavres) équivaut à l'oxygène des roches sédimentaires oxydées et de l'atmosphère dans le rapport qu'ils ont dans  $\text{CO}_2$ , c'est-à-dire 12/32 ; la source essentielle de l'oxygène atmosphérique aurait été la photosynthèse, où il y a échange de C et d' $\text{O}_2$  dans cette proportion.

Une autre conséquence de la présence d' $\text{O}_2$  dans l'atmosphère est la polymérisation d'une partie de celui-ci à haute altitude en une couche d'ozone ( $\text{O}_3$ ) protégeant la surface de la planète d'une irradiation par des rayons ultra-violet de courte longueur d'onde ( $\lambda < 250$  nm) ; ceux-ci sont terriblement nocifs et détruiraient, s'ils n'étaient absorbés par la couche d' $\text{O}_3$ , tout vivant qui ne se protégerait pas sous une couche d'eau d'une certaine épaisseur.

L'apparition de l' $\text{O}_2$  sur la planète a donc permis à la fois la vie aérobie (respiration aérobie) et la vie terrestre, en dehors des eaux.

Les diverses étapes de l'évolution de la biosphère sont donc en étroite connexion avec le développement du cycle de l'oxygène. Au départ (— 3 éons), les premiers organismes (*Procaruyotes*) dégagent  $\text{O}_2$  doivent se protéger des UV de courte longueur d'onde en vivant sous l'eau ; il faut que l'atmosphère atteigne une concentration de plus ou moins 1 % d' $\text{O}_2$  pour qu'un écran protecteur suffisant d'ozone se forme dans la stratosphère ; c'est d'ailleurs cette concentration qui constitue le « point de PASTEUR », où les micro-organismes peuvent transformer leur métabolisme du type fermentatif en type oxydatif ; ceci correspond à l'émergence des *Eucaryotes* (— 1,2 éons) ; or, aussitôt que  $\text{O}_2$  apparaît dans l'atmosphère, il va être sollicité par le règne minéral : oxydation du Fe ferreux (« banded iron formation »), formation d'importants dépôts de gypse ; il y a donc compétition avec les vivants. C'est probablement pour cette raison qu'il faut attendre — 0,64 éons pour voir apparaître les Métazoaires pour lesquels il semble qu'une tension de  $\text{O}_2$  supérieure à 1 % soit nécessaire.



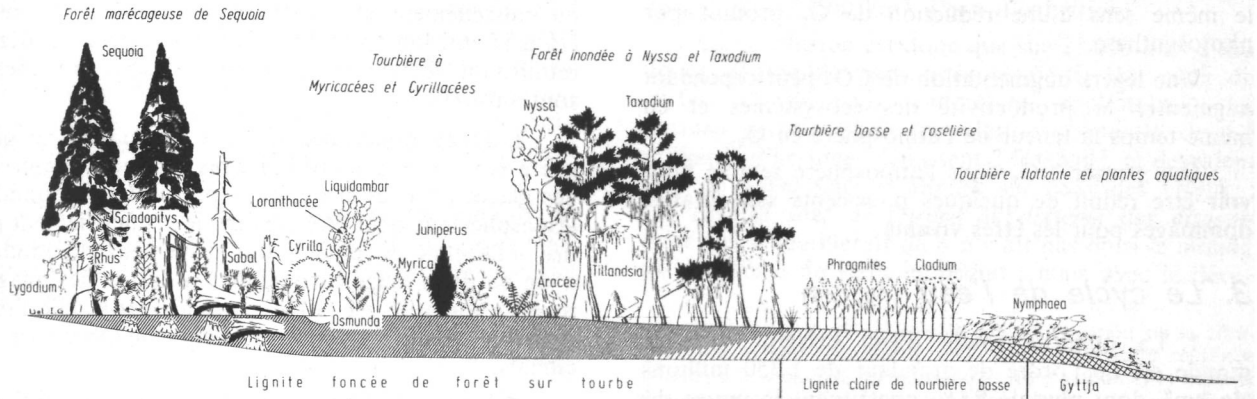
Ensuite, la teneur en  $O_2$  de l'atmosphère s'élève-t-elle progressivement ou par paliers successifs, ceux-ci correspondant à de grandes périodes de séquestration du carbone, comme la grande période houillère du Carbonifère-Permien, ou la grande période d'accumulation de lignite du Tertiaire (fig. 5.3) ?

Il paraît intéressant de prendre comme exemple de blocage du cycle du carbone, ayant permis la libération de grandes quantités d'oxygène, celui des écosystèmes tertiaires, aujourd'hui bien connus, qui

ont constitué les puissants gisements de lignite de l'Allemagne de l'Ouest, et dont l'exploitation fournit aujourd'hui 30 % de l'énergie électrique de la RFA.

Les réserves du triangle Cologne-Düsseldorf-Aix-la-Chapelle sont estimées à  $50 \cdot 10^9$  t, ce qui correspond à  $40 \cdot 10^9$  t de C. Le blocage de ces  $40 \cdot 10^9$  t de C correspond à une libération dans l'atmosphère d'environ  $110 \cdot 10^9$  t d' $O_2$ .

La fig. 5.3 représente, d'après TEICHMULLER, l'écosystème responsable du blocage de C.



**Fig. 5.3** Écosystème complexe de l'ère Tertiaire, dans le bassin du Rhin, lié à la formation de lignite, au blocage du cycle du carbone, et à la libération d'oxygène. Existe encore aujourd'hui aux U.S.A. (d'après Teichmüller, 1957).

En fait, il s'agit d'un ensemble de phytocénoses correspondant à un gradient d'humidité du substrat allant depuis l'eau libre jusqu'à une terre ferme relativement fraîche :

1. **Eau libre**, où se déposaient des détrit grossiers ou des gyttja plus fines.
2. **Tourbières basses** à végétation herbacée, sans arbres, de plantes aquatiques flottantes ou héliophytiques (*Cladium*, *Carex*, *Juncus*, *Phragmites*) ; les détrit donnent naissance à une lignite claire.
3. **Forêts marécageuses** :  
— à Taxodiaceae, *Nyssa*, très fréquemment submergées,  
— à Myricaceae, Cyrillaceae, moins fréquemment submergées.  
Ces forêts donnent une lignite foncée.
4. **Forêt sur sol humide** à *Sequoia*. La lignite est surtout constituée de troncs et de souches de *Sequoia* bien conservés.

Ceci est à mettre en rapport avec une subsidence de vitesse variable : les horizons de troncs et souches de *Sequoia* correspondent à des périodes de subsidence ralentie de l'estuaire du Rhin ; les horizons de lignite foncée (forêts marécageuses) à des périodes de subsidence normale, les horizons de lignite claire (roselières) à des périodes de subsidence rapide.

L'exemple nous paraît particulièrement intéressant parce qu'il précise en la compliquant la notion d'écosystème. 4 ou 5 écosystèmes distincts (au sens strict), mais formant un système écologique cohérent,

dont les éléments alternent et se remplacent, dans l'espace et dans le temps, concourent à l'atterrissement de la cuvette bas-rhénane lors de ses mouvements de subsidence et au blocage du cycle du carbone sous forme d'une organomasse énorme de lignite.

Les physiologistes ont montré que la photosynthèse peut être fortement augmentée (y compris naturellement le  $O_2$  dégagé), si on augmente la teneur de l'air en  $CO_2$ . Il n'est donc pas exclu que dans l'histoire de la terre, de grandes périodes de volcanisme émettant d'immenses quantités de  $CO_2$  aient été accompagnées de végétations luxuriantes enrichissant l'air en  $O_2$  limitant l'extension des grands animaux, non habitués à cette tension.

2. L'oxygène est engagé dans des combinaisons diverses dont les plus importantes pour les vivants sont l'eau ( $H_2O$ ) et le bioxyde de carbone ( $CO_2$ ). Il se répartit, de manière équilibrée entre la biosphère, l'atmosphère, la lithosphère et l'hydrosphère. L'ensemble des 1,5 milliard de  $km^3$  d'eau de l'hydrosphère sont photolysés par photosynthèse et reconstitués par respiration environ tous les 2,5 millions d'années.

3. Le cycle de  $O_2$  est aujourd'hui fortement affecté par l'homme. En plus de la respiration d'hommes de plus en plus nombreux, il y a la combustion de plus en plus importante des fuels fossiles.

D'autre part, l'empoisonnement de la mer par



le DDT diminue l'efficacité photosynthétique du phytoplancton ; le phénomène est aggravé par le pétrole répandu en un mince film superficiel, qui augmente l'albedo (réflectivité) et diminue l'efficacité à la fois lumineuse et thermique de l'énergie solaire.

On ne sait pas grand-chose des continents. Une baisse de température des océans pourrait influencer sur la température moyenne des continents, et diminuer la longueur de la période de végétation dans les zones tempérées. La restriction des zones vertes par l'extension des entreprises humaines opère certainement dans le même sens d'une réduction de  $O_2$  produit par photosynthèse.

Une légère augmentation de  $CO_2$  peut cependant augmenter la productivité des écosystèmes et en même temps la teneur de l'atmosphère en  $O_2$ .

Que penser ?  $O_2$  dans l'atmosphère semble pouvoir être réduit de quelques pour-cents sans grands dommages pour les êtres vivants.

### 3. Le cycle de l'eau (fig. 5.4)

1. La quantité totale d'eau existant dans le monde est de l'ordre de grandeur de 1 350 millions de  $km^3$ , dont plus de 97 % constituent la masse des océans. Toute eau vient des océans et y retourne tôt ou tard, par un cycle hydrologique continu.

L'eau se présente sous ses trois états, dans les quantités et proportions suivantes (d'après NACE et LEOPOLD 1964) :

	Volume en $km^3$	% du total
<i>Eau liquide :</i>		
Océans	1 300 000 000	97,2
Lacs d'eau douce	123 000	0,009
Lacs et Mers internes (souvent salés)	100 000*	0,008
Cours d'eau	1 230	0,0001
Eau du sol	65 000	0,005
Nappes aquifères (jusqu'à 800 m de profondeur)	4 000 000*	0,31
Eaux profondes	4 000 000	0,31
<i>Eau solide :</i>		
Glaciers et calottes polaires	32 500 000	2,50
Glaciers des régions tempérées et tropicales	1 000	0,0001
<i>Eau vapeur :</i>		
Eau dans l'atmosphère	12 700	0,001
<i>Eau contenue dans les organismes vivants</i>		
	400	0,00005

Sous l'impact de l'énergie solaire rayonnante (rayonnement global, température), l'eau passe d'une

forme à l'autre, et circule dans la biosphère, poussée par les courants atmosphériques (vents) et marins.

L'énergie solaire produit une évaporation annuelle de l'eau des océans d'environ 450 000  $km^3$ , et une évapotranspiration annuelle de l'eau des écosystèmes continentaux, d'environ 70 000  $km^3$  ; les précipitations en retour sont d'égale importance, mais le bilan est négatif sur l'océan, et positif sur les continents : 39 000  $km^3$  des précipitations continentales proviennent des océans et y retournent en grande partie par l'eau des fleuves (27 000  $km^3$ ), provenant du ruissellement et du drainage (sources). Le reste (10 à 15 000  $km^3$ ) s'infiltré, dans les nappes aquifères, retournant lentement à la mer lorsque les roches sont saturées.

2. L'eau douce nécessaire à l'humanité ne peut guère être prise aujourd'hui dans l'immense réservoir des glaces polaires et des eaux profondes. L'humidité atmosphérique peut être condensée artificiellement par des « faiseurs de pluie » qui dispersent de l'iodure d'Ag ou de la neige carbonique au-dessus des nuages, mais sa quantité est faible ; la pluie artificielle fabriquée en masse risquerait d'ailleurs de perturber les climats.

On en est réduit à utiliser la partie *disponible* de l'eau qui tombe, c'est-à-dire celle qui alimente les eaux de surface et les eaux souterraines.

Des eaux de surface, estimées à 27 000  $km^3$ , on peut espérer parvenir à utiliser, à force de technique et de travail, environ la moitié, soit 13 500  $km^3$  ; on peut d'autre part espérer extraire la totalité des eaux souterraines d'infiltration annuelle, soit au moins 10 000  $km^3$ . Cela fait en tout un maximum d'eau disponible d'environ 25 000  $km^3$ .

Cependant, le problème est compliqué par l'irrégularité des débits annuels, par des variations de pointes et d'étiages ; des réservoirs de retenue, qui s'ajoutent aux barrages construits pour l'énergie hydro-électrique, construits, souvent à tort et à travers, défigurent les paysages traditionnels ; surtout, la qualité de l'eau est modifiée par des pollutions de tous genres.

Car il y a l'eau industrielle. Dans une usine, l'eau *prélevée* connaît, après **circulation**, deux sorts distincts : une partie en est perdue par évaporation et par incorporation dans les produits fabriqués ; l'autre partie est rejetée après avoir été souillée ; elle peut cependant être plus ou moins épurée.

Certaines usines réutilisent l'eau à ses divers stades de dégradation, jusqu'à ce qu'elle ne soit plus utilisable (**recirculation**, COLAS 1964) ; dans ce cas, les prélèvements sont moins importants, pour une circulation identique.

Souvent, plusieurs usines sont établies le long d'un fleuve ou d'une rivière, et l'eau est réutilisée

(\*) COLAS (1964) ne donne, pour les eaux souterraines, que 250 000  $km^3$  ; par contre, KALININ et BYKOW (1969) donnent, pour les eaux profondes, 56 000 000  $km^3$  ; ils donnent pour les lacs, 750 000  $km^3$ .

plusieurs fois en succession (**recyclage**) et la pollution progresse vers l'aval, sauf si les usines sont suffisamment distantes pour qu'une **auto-épuration** se produise, ce qui est rarement le cas : le plus souvent, une population dense est établie le long de ces rivières ; les villes, les industries, les exploitations agricoles, évacuent les eaux usées, laissent écouler leurs eaux de ruissellement, repompent, traitent ou ne traitent pas, réutilisent et rejettent l'eau toujours plus souillée chaque fois, d'autant plus souillée que le niveau d'étiage est plus bas. Il s'effectue ainsi, le long des cours d'eau, une série de recyclages successifs dont le résultat final est visible dans les secteurs proches de la mer, où l'eau est devenue tellement polluée qu'elle est quasi abiotique, et même impropre à des usages industriels (Escaut, à Anvers) ; que souvent toute vie aquatique a disparu, et la navigation peut même s'en trouver affectée.

Une solution à ce problème est une dilution de l'eau polluée par un lâcher d'eau pure, accumulée en période de fortes eaux dans des réservoirs construits à cet effet.

Les besoins en eau des hommes se décomposent en : eau potable, eau agricole, eau industrielle, eau nécessaire à la navigation intérieure.

Ils varient fortement suivant le degré de développement et selon que le pays est agricole ou industriel (\*) : de 1 200 à 1 500 m<sup>3</sup>/an/habitant aux U.S.A. à des valeurs de l'ordre de 600 m<sup>3</sup>/an/habitant pour la France (surtout eau ménagère ou industrielle) ou des pays du tiers monde où l'irrigation est possible ; jusque 40 m<sup>3</sup>/an/habitant pour certaines zones arides.

En prenant une moyenne de 650 m<sup>3</sup>/an par habitant de la planète, on obtient, pour la satisfaction des besoins annuels de l'humanité tout entière, une consommation actuelle d'environ 3 000 km<sup>3</sup> d'eau douce, dont 2 500 km<sup>3</sup> d'eau d'irrigation.

La conclusion est donc que sur 25 000 km<sup>3</sup> d'eau douce disponible par année (à partir des eaux de surface et des eaux souterraines exploitables), les besoins actuels d'une population mondiale de 4,5 milliards d'hommes dépassent 3 000 km<sup>3</sup>, et devraient être de 7 000 km<sup>3</sup> si alignés sur ceux des U.S.A. ; ces besoins sont de l'ordre du dixième des disponibilités, et il semblerait qu'il n'y ait pas dans le monde un problème de l'eau immédiat ; mais avec le déve-

(\*) L'eau utilisée en agriculture pour l'irrigation ne se récupère pas. L'eau industrielle peut être au contraire réutilisée plusieurs fois dans la même usine (« recirculation ») et aussi le long d'un cours d'eau déterminé (recyclage).

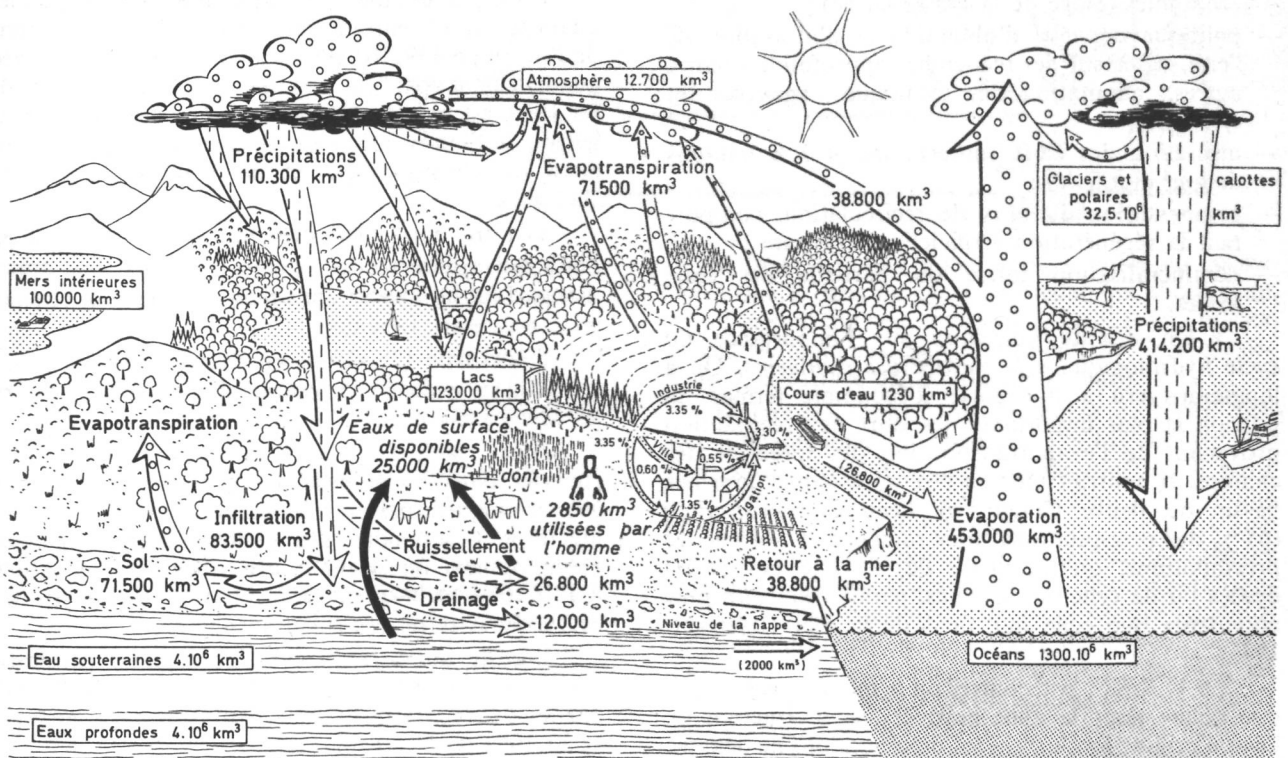


Fig. 5.4 Le cycle de l'eau dans le monde. Valeurs d'après Nace et Léopold (1964), Revelle, Falkenman (1974), Lvovitch (1977), etc. (Pour explications, voir texte.)

loppement de la civilisation, et la croissance de la population du globe, les besoins en eau par habitant devraient croître considérablement d'ici l'an 2 000 ; en estimant les besoins à 2 000 m<sup>3</sup>/an/habitant, on arrive à un besoin total de 13-14 000 km<sup>3</sup>. On atteindrait ainsi l'équilibre entre besoins et ressources vers 2020.

La croissance de la population, combinée au développement du progrès technique, risque, à l'échéance de l'ordre d'un demi-siècle, de mettre exactement en balance les disponibilités et les besoins en eau ; il ne serait alors plus de salut que dans une augmentation du taux de circulation, c'est-à-dire dans la **régénération artificielle de l'eau**. (COLAS). Les pays limitrophes de l'Océan pourraient développer des techniques de désalinisation de l'eau de mer.

Le problème se complique d'une très grande inégalité dans la répartition géographique des ressources en eau, et dans le fait que la pluviosité annuelle peut, en une région déterminée, varier fortement d'une année à l'autre : ainsi, dans de nombreux pays, le problème de l'eau est devenu crucial, et il convient d'envisager diverses solutions pour le résoudre :

- établissement de réserves, sous forme de réservoirs (« barrages ») de préférence nombreux, petits et disséminés ;
- techniques de recharge des nappes aquifères ;
- économies (éloge de la crasse latine) ;
- politique nouvelle d'obtention et d'utilisation de l'eau, basée sur des recherches approfondies (entre autres, adaptation des techniques agricoles et sylvicoles) ;
- utilisation des eaux souterraines (4 à 8 millions de km<sup>3</sup> inutilisés) ;
- augmentation du taux de recirculation, comportant la régénération artificielle d'eau pure ;
- déminéralisation totale ou partielle des eaux salées.

3. On discute beaucoup sur l'importance du cycle hydrologique à la surface des continents. On a longtemps cru à une sorte d'économie fermée, la portion la plus importante des eaux de précipitation provenant de l'évapotranspiration des forêts et des champs. Il pourrait bien en être ainsi dans l'immense bassin du fleuve Congo, où l'eau évapotranspirée (65 % des précipitations) puis ramenée au sol par les précipitations, qu'il s'agisse de la zone des forêts denses ou de celle des savanes, paraît beaucoup plus abondante que celle qui vient de la mer (BERNARD 1945).

En U.R.S.S. par contre, on a montré récemment que même pour la zone européenne, la fraction de l'eau d'origine locale dans les précipitations ne dépasse

pas 15 %. Dans la vallée du Mississippi, on estime que 90 % des précipitations viennent de la mer.

Un nouveau problème est ainsi posé à la biosphère où l'homme utilise de plus en plus activement l'eau douce terrestre et la rejette à la mer : un déplacement des réserves d'eau des continents (où elle est douce) vers celles des océans (où elle est salée, et beaucoup plus difficilement utilisable).

#### 4. Cycle de l'azote (fig. 5.5)

L'unique réservoir de N est l'atmosphère. La pluie ramène chaque année au sol environ 120 millions de tonnes d'azote en partie fixé par ionisation ou décharges électriques ; mais il faut penser qu'au moins 95 % de cet azote est d'origine terrestre ; les continents peuvent émettre des oxydes d'azote, ou de l'ammoniac lorsque le soleil chauffe des sols à réaction neutre ou basique ; les fumées des usines peuvent libérer de l'ammoniac, qui peut faire immission jusqu'à raison de 4,5 kg/ha/an dans les écosystèmes terrestres ; l'Océan qui est alcalin, doit libérer des quantités importantes de NH<sub>3</sub>.

Ainsi, seulement 5 % du N des précipitations soit 8.10<sup>6</sup> t de N/an seraient fixées par l'atmosphère.

C'est par **fixation biologique** que les plus grandes quantités de N rentrent dans la biosphère. On estime de l'ordre de 139.10<sup>6</sup> t/N la quantité de N ainsi fixée annuellement par les continents. Une fixation de 40.10<sup>6</sup> t est prévue dans l'océan (probablement exagérée), à l'intervention de Bactéries fixatrices, mais aussi de Cyanophycées et de Bactéries photosynthétiques.

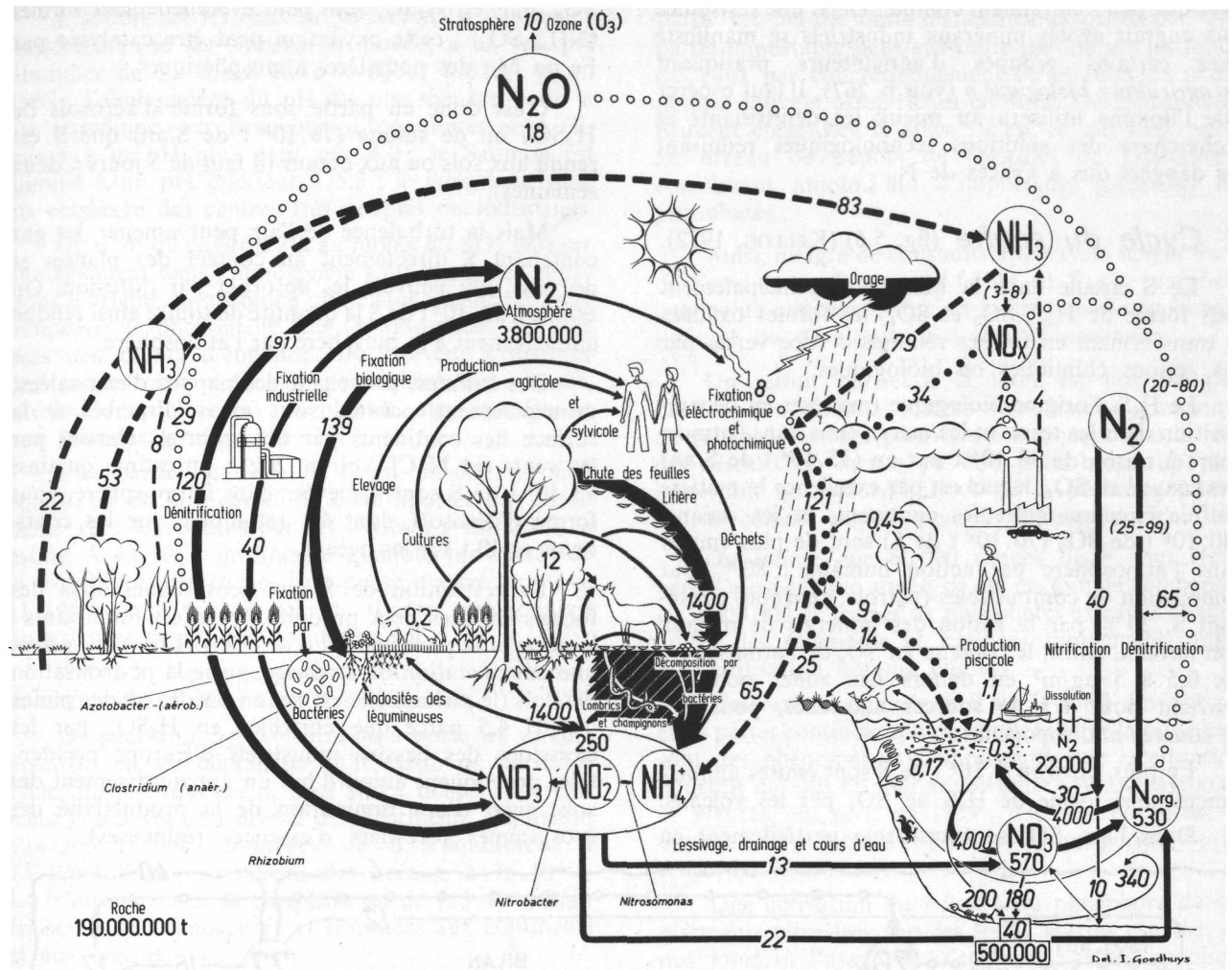
D'autre part, l'industrie fixe 40.10<sup>6</sup> t de N de l'air, qui ajoutées sous forme d'engrais aux précédentes, font un import annuel de 179.10<sup>6</sup> t de N dans les écosystèmes terrestres.

Une partie (35.10<sup>6</sup> t) est lessivée vers les cours d'eau et les océans ; le reste tend à s'accumuler dans les sols continentaux.

Ainsi, petit à petit, l'azote fixé devrait s'accumuler dans les écosystèmes terrestres de manière à y provoquer une eutrophication peu favorable, et même à y atteindre des concentrations toxiques. Heureusement intervient la **dénitrification** ; on estime à 120.10<sup>6</sup> t/an la quantité de N ainsi rendue par les écosystèmes terrestres à l'atmosphère.

L'azote qui sort du cycle continental par lessivage des sols et est amené chaque année à l'océan par les fleuves, se distribue en 10.10<sup>6</sup> t de N nitrique et 20.10<sup>6</sup> t de N organique.

Fig. 5.5 Le cycle de l'Azote dans la biosphère (en partie d'après Delwiche, 1970). Chiffres en caractères droits : quantités totales, en 10<sup>6</sup> t. Chiffres en italiques : flux annuel, en 10<sup>6</sup> t.



L'atmosphère reçoit aussi de la biosphère de grandes quantités d'ammoniac, résultant de l'ammonisation des litières et détritius, qui n'est pas entièrement livré à la nitrification ; une partie est volatilisée à partir des sols alcalins, des engrais et des déchets végétaux, animaux et humains, de la combustion du bois et du charbon.

Dans le phénomène de dénitrification,  $N_2$  est souvent accompagné d'oxyde nitreux ( $N_2O$ ), qui joue un rôle important dans la régulation de l'ozone stratosphérique et dans l'irradiation conséquente de la biosphère par les U.V. courts ; selon CRUTZEN (1974), une augmentation de 1 % du taux d'émission de  $N_2O$  provoquerait une diminution de 0,2 % de l'ozone stratosphérique et une pénétration d'U.V. nocifs causant des cancers de la peau (dangers d'un excès d'engrais azotés).

Les  $NO_x$  ( $NO_2$ ,  $NO$ ) formés par la chaleur de combustion des combustibles fossiles sont des toxiques au niveau des poumons et de l'hémoglobine des humains.

Il faut toutefois noter que N entre en même temps que P dans un cycle de prédateurs aboutissant à des Poissons qui peuvent servir de proie à des Oiseaux ou des Mammifères qui le ramènent, par leurs déjections, à la surface des continents (guano).

Malgré les dénitrifiants, la teneur de N fixé par les continents tend à augmenter : l'N fixé industriellement sous forme d'engrais double tous les 6 ans ; la culture des Légumineuses augmente d'au moins 10 % la quantité naturellement fixée ; ainsi, les sols et les cycles biologiques des écosystèmes peuvent s'enrichir progressivement en N ; par exportation, ces écosystèmes enrichissent alors les nappes aquifères dans des proportions qui, déjà, deviennent dangereuses pour la consommation humaine ; de plus, les déchets et déjections azotés des animaux et de l'homme sont évacués dans les rivières, les lacs et la mer : ils en provoquent l'eutrophication et la pollution.

L'enrichissement exagéré des continents en azote (9 millions de t/an selon DELWICHE 1970) peut être le danger le plus grave qui menace l'homme, d'autant

plus que peu s'en rendent compte. Déjà, une résistance aux engrais azotés minéraux industriels se manifeste chez certains groupes d'agriculteurs pratiquant l'« agriculture biologique » (voir p. 267). Il faut espérer que l'homme utilisera au mieux les dénitrifiants et recherchera des solutions technologiques réduisant les dangers dus à l'excès de N.

### 5. Cycle du soufre (fig. 5.6) (KELLOG, 1972).

Le S circule dans la biosphère, principalement sous forme de  $H_2S$ ,  $SO_2$  et  $SO_4^{2-}$ , les formes oxydées se transformant en formes réduites et vice versa, par des actions chimiques ou biologiques.

Le  $H_2S$  d'origine biologique (matières en décomposition dans les terres et les mers), émis dans l'atmosphère à raison de  $36 \cdot 10^6$  t par an ( $35 \cdot 10^6$  t de S/an) y est oxydé en  $SO_2$ , lequel est par excellence la matière soufrée circulant entre les continents et les océans.  $140 \cdot 10^6$  t de  $SO_2$  ( $70 \cdot 10^6$  t de S) sont de plus émises dans l'atmosphère par action humaine : 80 % par combustion de combustibles (pétrole, charbon) contenant S, 20 % par la fusion des minerais de métaux non ferreux. Ainsi, le contenu en  $SO_2$  de l'atmosphère (de 0,5 à 5  $\mu g/m^3$  en dehors des zones polluées) provient pour 1/3 de sources naturelles, pour 2/3 de sources anthropogènes.

En plus, environ  $4 \cdot 10^6$  t de S sont émises annuellement sous forme de  $H_2S$  ou  $SO_2$  par les volcans.

Dans l'air,  $SO_2$  se transforme partiellement en

$SO_3$ , puis en  $H_2SO_4$  (qui peut éventuellement former  $(NH_4)_2SO_4$ ) ; cette oxydation peut être catalysée par Fe ou Mn des poussières atmosphériques.

C'est donc en partie sous forme d'aérosols de  $H_2SO_4$  ou de sulfate ( $78 \cdot 10^6$  t de S/an) que S est rendu aux sols ou aux océans (il faut de 5 jours à deux semaines).

Mais la turbulence de l'air peut amener les gaz contenant S directement au contact des plantes et des sols, qui peuvent les absorber par diffusion. On estime à  $28 \cdot 10^6$  t de S la quantité de soufre ainsi rendue annuellement à la biosphère par l'atmosphère.

Des sulfates, provenant des nappes d'eau salées, principalement océans, sont aussi dispersés à la surface des continents par des embruns chassés par les vents (id. NaCl, voir p. 202) : on estime qu'ainsi  $43 \cdot 10^6$  t de S sont soulevées dans l'atmosphère, sous forme d'aérosols, dont 4 t retombent sur les continents et 40 t sur les océans.

La restitution de S aux écosystèmes sous des formes oxydées peut produire des effets importants : la neige et la pluie sont plus acides (pH bas) et causent une augmentation du lessivage, voire la podzolisation des sols (le phénomène est net en Suède, où des pluies de pH 4,5 parce que enrichies en  $H_2SO_4$  par les émissions des bassins industriels d'Europe occidentale, provoquent aujourd'hui un appauvrissement des sols, suivi d'une diminution de la productivité des écosystèmes forestiers d'essences résineuses).

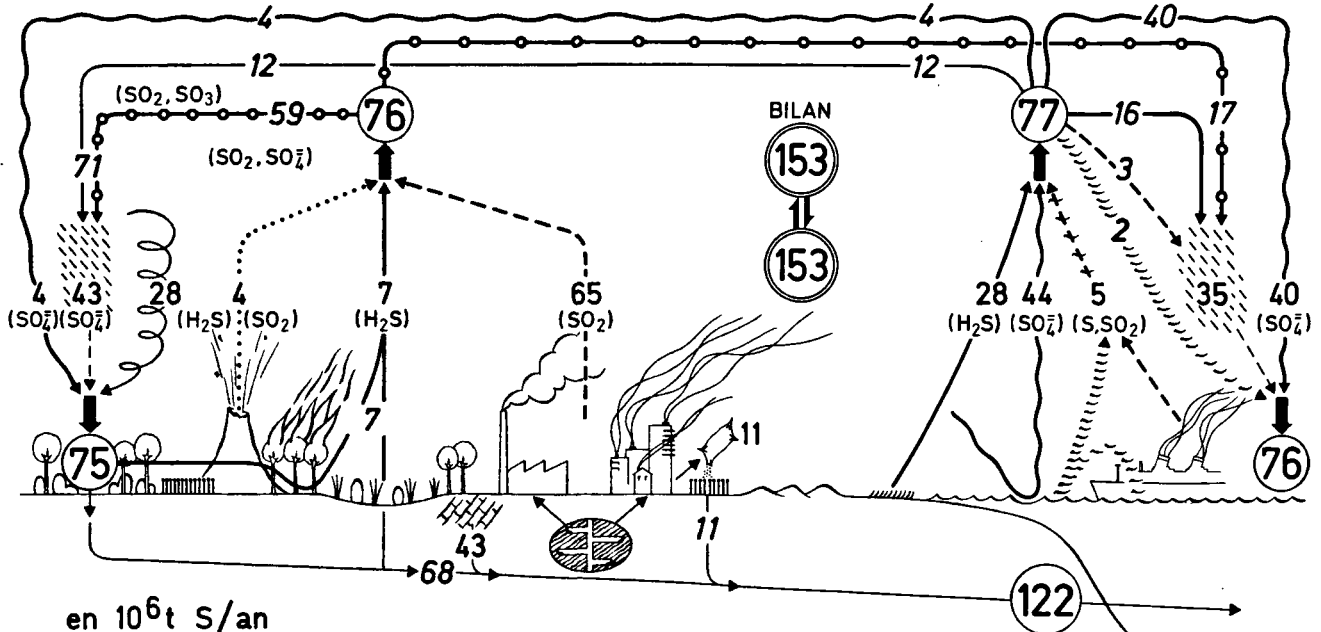


Fig. 5.6 Modèle du cycle du Soufre (d'après Ericksson, 1959 et Granat et Halberg, 1975).

Exprimés en  $10^6$  t de S/an, les composés de S correspondant aux diverses phases du cycle sont indiqués entre parenthèses. Trait plein : S d'origine biologique ; trait ondulé : S des embruns et pluies salées ; trait interrompu : S provenant des pollutions ; pointillé : S d'origine volcanique ; hachuré oblique : S apporté par les pluies ; trait mince : exportation des continents vers l'océan ; trait avec ronds blancs : retombées de S d'origine continentale, surtout anthropogène. Pour autres explications, voir texte.

L'action sur les eaux de surface n'est pas moins importante : le lac Vanern, en Suède, a vu son pH diminuer de 7,3 à 6,8 entre le début 1965 et la mi 1967 ; l'abaissement du pH est une menace pour la vie aquatique, car beaucoup d'organismes sont éliminés à un pH plus petit que 4,0 ; le Saumon est éliminé à un pH inférieur à 5,3 ; le danger se situe au voisinage des centres très peuplés ou industriels.

On a vu qu'environ 2/3 au moins du SO<sub>2</sub> entrant annuellement dans l'atmosphère sont dus à des émissions d'origine anthropique ; il ne faut absolument pas minimiser le phénomène, car les retombées ont lieu près des points d'émission, où peuvent s'observer des concentrations locales particulièrement denses, causant des nuisances aux plantes, aux animaux et aux hommes (voir p. 246-247).

Une partie du cycle de S est ouverte, et mal connue : c'est la quantité de S transportée des continents vers les océans par les rivières : ERIKSSON a estimé à 43.10<sup>6</sup> t de S/an la quantité provenant de la dissolution des roches ; on pense d'autre part que 11.10<sup>6</sup> t de S évacué par les rivières proviendrait du lessivage des engrais ajoutés au sol.

Enfin, le lessivage général des sols entraînerait annuellement 68.10<sup>6</sup> t de S vers les océans.

On peut voir fig. 5.6, où l'on a porté les valeurs précitées en les détaillant, qu'il existe un véritable cycle biosphérique de S, basé sur 2 bilans apparemment équilibrés : au niveau des continents, l'émission annuelle et les retombées de S s'équilibrent à 75.10<sup>6</sup> t S/an ; au niveau des océans, à 76.10<sup>6</sup> t. Le bilan annuel de la biosphère est de 153.10<sup>6</sup> t S/an émises dans l'atmosphère et restituées aux continents et aux océans.

Cependant, ce n'est là qu'un faux bilan, car chaque année, 79.10<sup>6</sup> t de S sont déversées par les fleuves dans l'océan où elles sont bloquées (cycle sédimentaire). Le bilan ne peut être rétabli que par la mise en action de réserves de S fossile, et principalement de celui qui est contenu dans le pétrole et le charbon. Le S anthropogène est donc capté par les océans.

## 6. Cycle du phosphore (fig. 5.7)

Le grand réservoir de P est formé par des roches du type de l'apatite (phosphate tricalcique) qui par décomposition cèdent des phosphates aux écosystèmes terrestres ; mais accompagnant le cycle de l'eau, de grandes quantités de phosphates sont lessivées et entraînées vers la mer où elles enrichissent les eaux côtières et alimentent le phytoplancton et les chaînes trophiques qui s'y rattachent ; avec les cadavres, elles descendent ensuite dans les profondeurs de l'océan ; une partie est déposée dans les sédiments peu profonds, et est récupérable par les écosystèmes marins, une

partie est perdue dans les sédiments profonds. Une partie importante peut aussi être perdue sur les fonds des eaux par concrétionnement de nodules de phosphates, souvent assez riches en fluor. Des phosphates peuvent épigéniser la silice ; c'est ce qui s'est passé au niveau de dépôts de frustules de Diatomées, constituant aujourd'hui d'importants gisements de phosphates.

Ainsi, malgré de constants apports, la teneur en P de l'eau des océans reste faible, et P s'y comporte comme un oligoélément, c'est-à-dire comme un facteur limitant du développement des organismes.

Un retour partiel à la terre est possible par l'action des oiseaux marins (les fameux gisements de *guano* de la côte péruvienne indiquent que le rôle des oiseaux de mer a pu être jadis beaucoup plus important qu'aujourd'hui) et de la pêche (poissons utilisés comme engrais pour la culture du riz).

On estime que 60 000 tonnes de P sont récupérées ainsi chaque année, ce qui est loin de compenser les 2 000 000 de tonnes de phosphates extraites chaque année des gisements et lessivées rapidement, après leur utilisation comme engrais.

L'ouverture du cycle de P sur le fond des océans, et les pertes continues qui en résultent pour la biosphère sont des phénomènes si importants que la situation pourrait devenir un jour angoissante ; WELLS, HUXLEY et WELLES ont écrit en 1939 : « le phosphore est le « weak link » dans la chaîne de vie qui permet l'existence des hommes ».

Une activation du « flux » du phosphore de ses gisements terrestres vers les fonds marins est due, de nos jours, à l'usage des détergents, riches en phosphates, qui, sur leur trajet, eutrophisent les rivières (voir p. 248), et y développent des mousses polluantes.

## 7. Cycle des cations biogènes

Sur la terre ferme la principale source de cations biogènes est le sol, qui les reçoit des roches-mères en décomposition. Mais on se rend compte aujourd'hui que l'apport par les précipitations atmosphériques solides ou liquides est souvent d'une très grande importance ; il suffit de considérer le développement abondant des Cryptogames épiphytes, pendant en guirlandes dans des atmosphères toutefois non polluées.

Les vents soufflant sur les océans et sur les sols desséchés et poudreux, emportent à des distances parfois considérables, des aérosols ou poussières riches en bioéléments minéraux ; des poussières soulevées lors de tempêtes de sable au Sahara retombent sur les îles Bahama ; la forêt équatoriale guinéenne reçoit de même des apports importants de nutriments minéraux provenant du Sahara, à partir



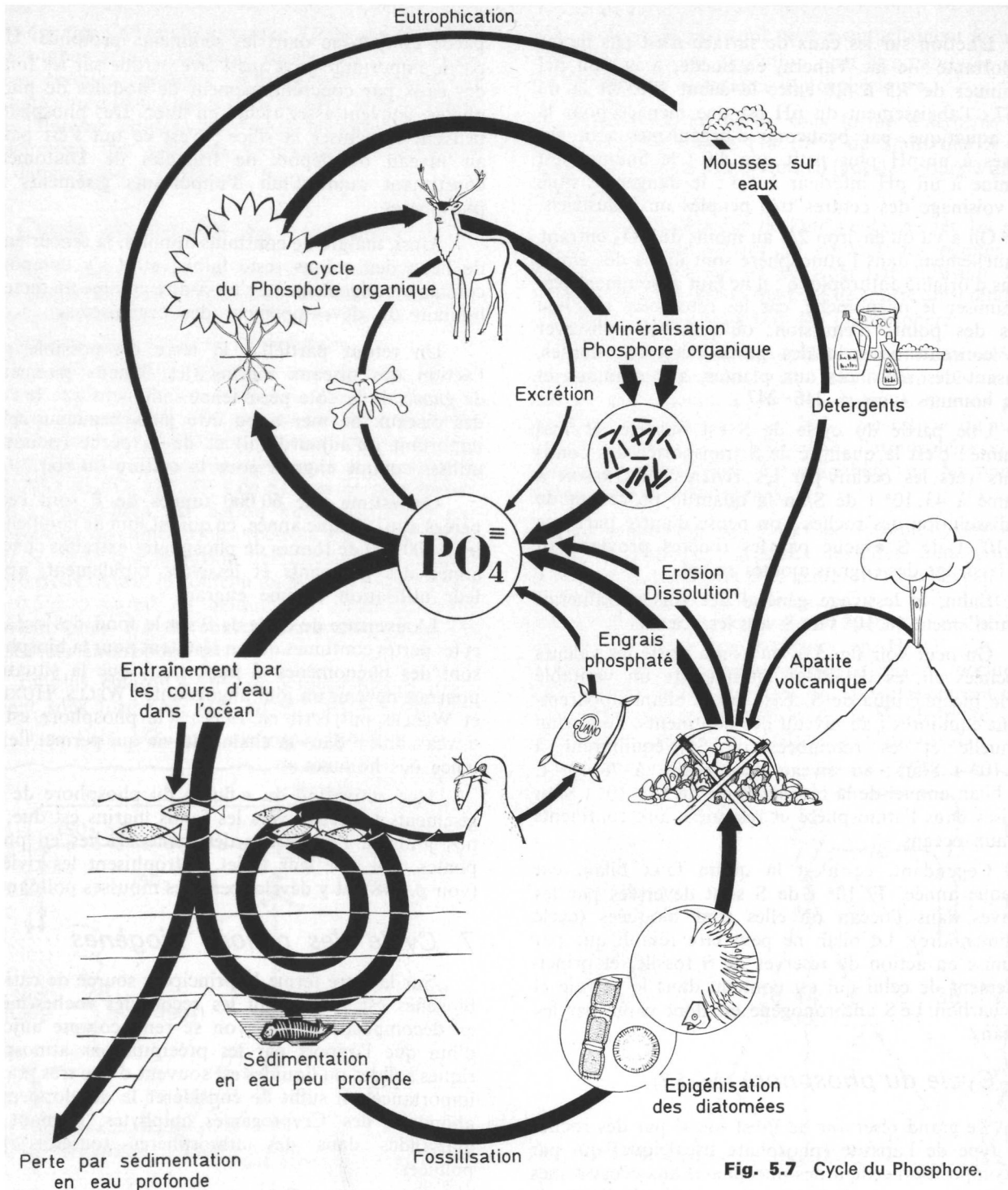


Fig. 5.7 Cycle du Phosphore.

de poussières transportées sur des centaines, voire des milliers de km, par les vents du Nord ; à Bruxelles on observe que, lors de vents pluvieux soufflant du Sud, les voitures en stationnement se couvrent d'une poussière rouge de terres méditerranéennes.

Lorsqu'on a pu l'étudier, le rôle des poussières terrestres sur le fonctionnement des écosystèmes s'est

toujours révélé important.

Le rôle des océans est bien connu, le vent y soulève des embruns salés qui retombent sur les continents ; le cycle mondial de NaCl, c'est-à-dire des bioéléments indispensables Na et Cl, suit par exemple celui de S (fig. 5.5, lignes ondulées).

Dans les climats humides, le cycle peut être

profondément contrarié par le lessivage du sol par les pluies ; les cations biogènes sont entraînés au loin par les nappes et cours d'eau.

## 8. Cycle des métaux lourds

Le cycle de divers métaux lourds (Hg, Cd, Pb, As, etc...) est considéré aujourd'hui avec beaucoup d'attention, parce que ces éléments sont d'une grande toxicité pour l'homme ; libérés aujourd'hui par les entreprises humaines en quantités plus importantes que par la décomposition naturelle des roches-mères, ils polluent les écosystèmes, entrent dans les chaînes trophiques, et causent à la santé des hommes des accidents parfois très graves.

Le mercure (Hg) provient en grande partie de la cinnabre des mines d'Almaden, en Espagne. Sa production industrielle annuelle est d'environ 10.000 t, dont la plupart sont finalement disséminées dans l'atmosphère et dans les eaux ; il faut y ajouter environ 3 000 t provenant de la combustion du charbon (JOENSU, 1971) et 1 600 t provenant de la combustion du pétrole.

A ces quelque 15 000 t Hg rejetées dans la biosphère, il faut opposer les 230 t libérées annuellement par décomposition des roches-mères. Ce qui n'est tout de même pas peu, si on calcule que le phénomène se déroule depuis des périodes d'ordre géologique ; l'eau de mer contient aujourd'hui environ 0,1 ppb Hg, ce qui donne pour les  $1,4 \cdot 10^{21}$  l de l'eau des océans  $140 \cdot 10^6$  t Hg ; l'augmentation possible due aux pollutions n'est donc guère que de 1 ‰ par an.

Il est assez normal que dans l'océan certains carnivores de sommet accumulent des quantités relativement importantes de Hg, auxquels ils se sont depuis longtemps adaptés et qui leur sont peut-être nécessaires. Tels sont les Thons et les Espadons.

Voici quelques données (MILLER et al., 1972) :

	Hg moyenne en ppm du poids sec
Thons pêchés entre 1878 et 1909 (*)	0,95 ± 0,33
Thons pêchés en 1970-71 (Californie)	0,91 ± 0,47
Espadons pêchés en 1946 (*)	1,36 ± 0,31
Espadons pêchés en 1970-71	0,94 à 5,08 (3,1 ± 1,5)

### Cycles de Hg, Cd et As.

Le cycle de Hg dans la biosphère a connu récemment des développements spectaculaires, et a fait l'objet de craintes probablement très exagérées (GOLDWATER, 1971).

En 1950, dans la baie de Minamata, au Japon, des pêcheurs et leurs familles furent atteints d'une maladie mystérieuse, résultant d'un dommage au

cerveau, causant l'affaiblissement musculaire, la perte de la vue, la paralysie, et, dans certains cas, le coma et la mort ; des Oiseaux de mer et des Chats, se nourrissant comme les Hommes, essentiellement de Poissons, furent affectés du même mal. Les recherches montrèrent une accumulation, dans les poissons, de Hg provenant des effluents d'une usine. La maladie de Minamata constituait un nouveau cas de mercurose, dû à des dérivés méthylés du Hg, comme Hg (CH<sub>3</sub>)<sub>2</sub>.

Dans la suite, d'autres cas d'empoisonnement par le méthylmercure furent signalés, particulièrement chez les populations d'Iraq, Pakistan et Guatemala, ayant consommé des graines destinées à être semées et traitées par des fongicides à base de dérivés alkylés de Hg.

Des malformations génétiques ont été observées chez les personnes dont le sang s'est enrichi en Hg après consommation de méthylmercure ; les lymphocytes peuvent contenir des chromosomes brisés ou dépourvus de centromères.

Les alkylmercures peuvent donc polluer les eaux à partir d'effluents industriels, ou de fongicides provenant d'écosystèmes agricoles ; d'autres dérivés de Hg sont méthylés dans les vases d'étangs et rivières par des bactéries anaérobies. De là, ce méthylmercure s'accumule dans les chaînes trophiques (certaines algues marines en contiennent 100 fois plus que l'eau de mer) et particulièrement chez les poissons qui en excrètent moins qu'ils en absorbent et peuvent en concentrer jusque 122 ppb.

On connaît mal le seuil de toxicité de Hg dans les aliments des hommes (0,5 ppm dans le poisson, pour le U.S. Food and Drug Administration) qui sont aujourd'hui affligés d'une grande peur collective de Hg, qui a fait rejeter récemment toute la récolte de poisson de certains lacs et golfes, causant des pertes considérables à l'industrie alimentaire.

En fait, les zones d'accumulation sont localisées au voisinage des centres de pollution où le danger devient réel : à Minamata, les Poissons avaient accumulés jusque 50 ppm Hg d'ailleurs avec la complixité méthylante des Bactéries.

Le Cadmium (Cd) est aussi toxique pour l'homme que Hg. La pollution de certaines rivières et de là des rizières (jusque 53 ppm Cd dans le sol), au Japon, par Cd provenant d'usines de raffinage de Zn, a causé, par concentration dans le riz et dans l'homme, la maladie mortelle appelée « itai-itai ». Le Cd dont la teneur dans les sols normaux varie de 0,01 à 0,2 ppm, peut voir cette teneur augmentée par les engrais (1-70 ppm Cd dans les superphosphates), par les biocides, par les émissions industrielles (2 300 t Cd/an aux U.S.A.), par les gaz d'échappement des voitures, par les eaux usées.

(\*) Dans divers océans, et conservés dans des Musées.



Le radis (plante accumulatrice, LAGERWERFF, 1971) en accumule dans ses racines de 1 à 2 ppm, et dans ses feuilles, de 3 à 5 ppm.

TYLER a montré, en Suède, que Cd (et d'autres métaux lourds comme Zn, Cr, Ni, Cu, peuvent être bloqués, vu leur faible mobilité, dans la matière organique morte (litière et humus) des écosystèmes terrestres, tant prairiaux que forestiers ; leur toxicité freine l'action des décomposeurs, et ce ralentissement de la vitesse de décomposition de la matière organique peut diminuer la productivité des écosystèmes.

D'autre part, un feu de forêt ou de prairie, ou une coupe à blanc, peuvent mener à la libération bru-

tales des métaux lourds bloqués, et à l'intoxication de certaines chaînes trophiques.

Le seuil de toxicité de Cd dans l'atmosphère est comme pour Hg de 0,1 mg/m<sup>3</sup>.

L'arsenic (As) sous forme d'anhydride arsenieux (arsenic blanc) est hautement toxique (2 mg/kg de poids vif chez l'homme) ; il est disséminé dans la biosphère sous forme de fongicides, de colorants et de mort-aux-rats. En 1972, des dizaines de tonnes d'As contenues dans 3 000 tonnes de boues de chaux provenant du traitement de minerai de zinc furent « égarées » en Allemagne de l'Ouest, ce qui provoqua une véritable panique dans la population.

### 3. Productivité de la biosphère et alimentation humaine.

#### 1. - Le niveau de production Productivité primaire

On évalue la surface totale des océans et des mers à 362.10<sup>6</sup> km<sup>2</sup>, soit 71 % de la surface du globe terrestre ; les 29 % restants sont occupés par les terres émergées et les eaux douces dont la surface totale est d'environ 148.10<sup>6</sup> km<sup>2</sup>.

L'énergie de la lumière solaire reçue par cet ensemble est d'environ 5.10<sup>20</sup> kcal par an, dont 2,3.10<sup>20</sup> kcal de radiations photosynthétiquement actives (RPA). De sorte qu'on peut estimer que cette énergie se partage en :

- 1,4.10<sup>20</sup> kcal/an pour les continents ;
- 3,6.10<sup>20</sup> kcal/an pour les mers.

Dans les moyennes latitudes du type de la nôtre, cela représente environ 9.10<sup>9</sup> kcal/ha/an, soit 4,1.10<sup>9</sup> kcal/ha/an de RPA.

#### 1) Productivité des continents

Au cours du dernier million d'années, les écosystèmes terrestres ont subi, de plus en plus, l'empreinte de l'homme. Aujourd'hui, les écosystèmes que l'on pourrait encore qualifier de « vierges » se font de plus en plus rares.

On peut classer comme suit les écosystèmes qui couvrent aujourd'hui la surface des continents d'un manteau particulièrement bigarré :

- *Silva* : (forêts de tous types) : 42.10<sup>6</sup> km<sup>2</sup>, soit 28,5 %.
- *Saltus* : (steppes, prairies et pâturages permanents, naturels ou anthropogènes) : 36.10<sup>6</sup> km<sup>2</sup>, soit 25 %.
- *Ager* : (cultures) : 16.10<sup>6</sup> km<sup>2</sup>, soit 10 %.
- *Desertus* : (déserts ou semi-déserts naturels ou artificiels, surfaces occupées par les localités et industries

humaines, zones enneigées en permanence, principalement du continent Antarctique) : environ 42.10<sup>6</sup> km<sup>2</sup>, soit 28,5 %.

- *Toundra* : (semi-déserts sur pergélisol), environ 8.10<sup>6</sup> km<sup>2</sup>, soit 5,5 %.
- *Aqua* : eaux douces, marais : 4.10<sup>6</sup> km<sup>2</sup>.

Nous avons vu que, dans la Nature, l'efficacité optimale de la photosynthèse est faible : en moyenne 1 % de l'énergie solaire annuelle incidente est retenue par la surface chlorophyllienne ( $\pm 2$  % si on ne considère que la lumière visible RPA).

Mais l'efficacité varie en fonction des différents types d'écosystèmes, parce que la surface assimilatrice est fort variable, parce que sous de nombreux climats, beaucoup de végétaux perdent leurs organes assimilateurs pendant une partie plus ou moins longue de l'année, parce que, dans le cas d'écosystèmes sempervirents, la basse température des hivers froids peut considérablement réduire, pendant plusieurs mois, les activités physiologiques, parce que les conditions d'alimentation en H<sub>2</sub>O et bioéléments sont mauvaises (voir p.92-93). De sorte qu'en moyenne, seulement 0,3 % de la radiation solaire globale annuelle est utilisée, soit 0,6 % des radiations photosynthétiquement actives (RPA).

Certaines phases du cycle biologique sont aussi plus productives que d'autres (p.92-93) ; en Hollande, on a constaté, par exemple, que dans les champs de Betteraves, 90 % de la production de matière sèche s'élaborent pendant les 80 jours de fin d'été : pendant cette période, l'efficacité photosynthétique s'élève momentanément jusque 6 % (12 % RPA).

Utilisant d'une part, des valeurs calculées à partir de certains indices basés sur les conditions climatiques (PATTERSON), d'autre part, des données sur la produc-

Fig. 5.8 Représentation cartographique de la productivité primaire ( $gC/m^2$ ) de la biosphère (selon Lieth, 1964-1965).

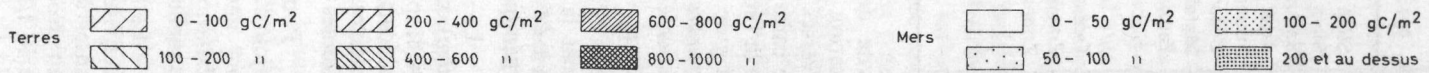
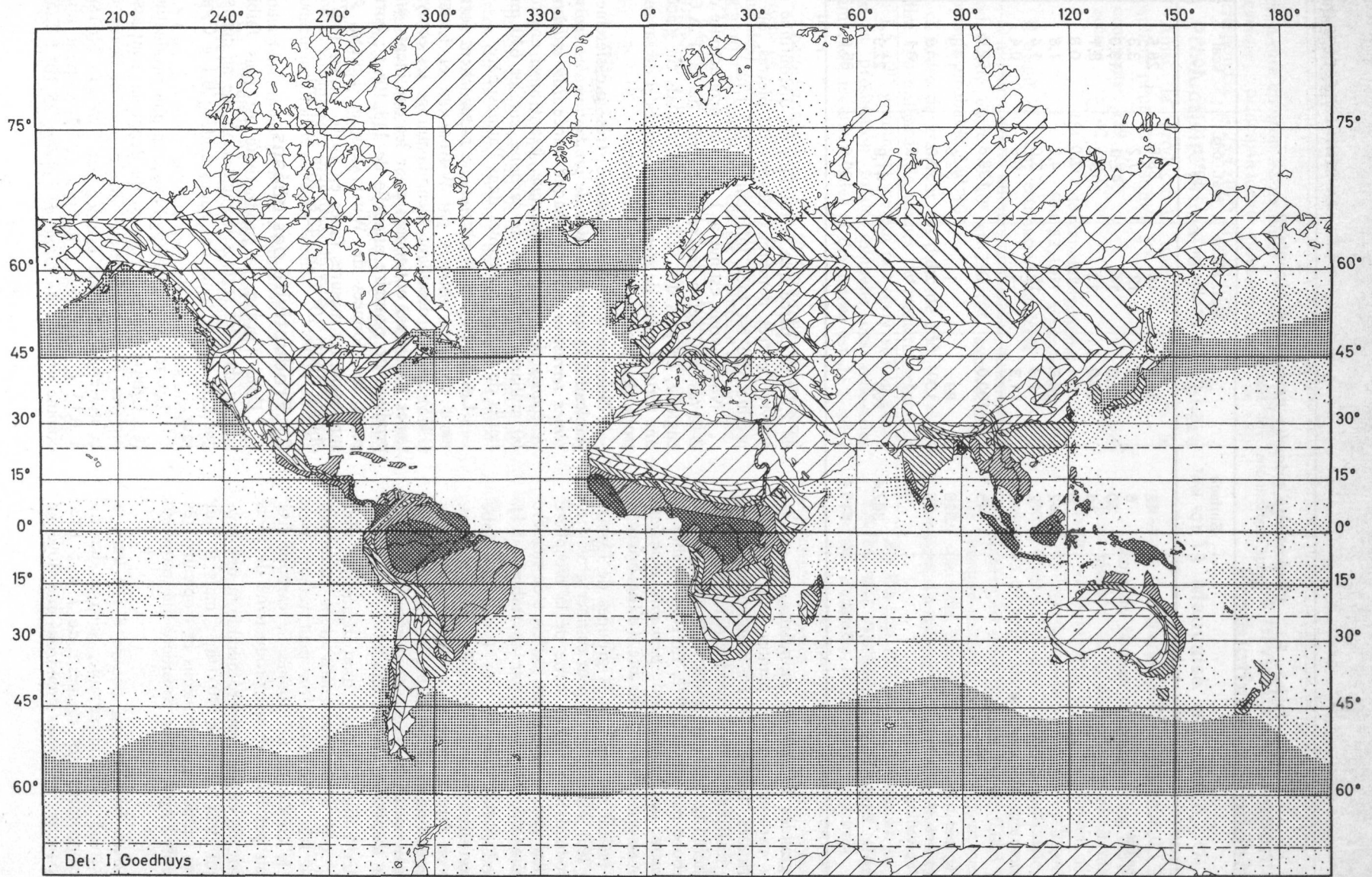


Tableau 5.1 - **Productivité primaire nette de la biosphère**  
(pour explications, voir texte)

	Surface 10 <sup>6</sup> km <sup>2</sup>	%	Mat. sèche t/ha/an	Mat. org. 10 <sup>9</sup> t	kcal 10 <sup>16</sup>
Silva . . . . .	42	28,5	14	58,8	26,5
Silva - saltus . . . . .	6	5,0	12	7,2	3,3
Saltus . . . . .	30	20,0	14	42,0	19,0
Ager . . . . .	16	10,0	13	19,2	8,1
Toundra . . . . .	8	5,4	2,5	2,0	0,8
Desertus . . . . .	42	28,5	1	4,2	1,8
Marais . . . . .	2	1,3	15	3,0	1,4
Eaux douces . . . . .	2	1,3	4	0,8	0,4
	148	100,0		138,8	62,7
Océans (grand large) . . . . .	326	89	1	32,6	17,9
Zones côtières et estuaires . . . . .	36	10	2,5	9,0	4,9
Zones d'upwelling . . . . .	0,4	1	6	0,2	0,1
	362,4	100		41,8	22,9
Total :	510,4			180,6	85,6

tivité des grandes formations mondiales, et sur la fixation du carbone par les plantes cultivées aux diverses latitudes, LIETH (1965) a élaboré un projet de carte de distribution de la productivité potentielle de la biosphère (fig. 5.8) ; la productivité est exprimée en g de carbone par m<sup>2</sup>. En 1972, LIETH a produit la première carte de productivité primaire mondiale élaborée par un ordinateur : carte dite « d'Innsbrück ».

En se basant sur les grands groupes de formations et sur leur superficie, on peut estimer grossièrement la productivité primaire nette de la biosphère en t de C fixé par ha et par an, ou en t de matière organique élaborée par ha et par an (tableau 5.1).

La productivité annuelle des forêts du globe (*silva*), si l'on tient compte des feuilles et des racines, paraît pouvoir être estimée en moyenne à 14 t/ha, les forêts équatoriales étant naturellement plus productives, mais certaines taïga ou forêts méditerranéennes ou tropicales, l'étant moins.

Pour les cultures (*ager*), dont beaucoup sont aujourd'hui très améliorées, mais dont beaucoup sont encore très déficitaires, on peut retenir avec hésitation, le chiffre de 6-7 tonnes de carbone fixé annuellement par ha, soit une productivité de 13 t.

Le *saltus*, en climat tempéré humide, a une productivité qui peut dépasser 20 t/ha ; mais il faut penser à des saltus méditerranéens et tropicaux très peu productifs ; nous avons considéré une moyenne de 14 t/ha.

La *toundra* boréale, qui couvre 8.10<sup>6</sup> km<sup>2</sup>, a une productivité assez importante, surtout due au grand développement des racines ; de 1 à 5 t/ha dans la plupart des cas. Nous prendrons une moyenne

de 2,5 t/ha, parce que la toundra est discontinue et couvre de très nombreux déserts de pierres, où la productivité est bien inférieure à 0,5 t/ha.

Nous avons estimé à 1 t/ha la productivité de *desertus* qui, selon les recensements de la F.A.O., englobe, en plus des vrais déserts chauds ou glacés, une forte étendue de steppes semi-arides et de savanes tropicales plus ou moins déboisées.

Nous avons donc estimé très grossièrement (tableau 5.1) que le niveau de production des écosystèmes terrestres élabore chaque année 139 milliards de tonnes de matière organique, fixant ainsi environ 60 milliards de tonnes de carbone, sur les 640 milliards de tonnes contenues dans l'atmosphère.

Les chiffres ainsi obtenus se rapprochent fortement de ceux obtenus par WHITTAKER et LIKENS (1975) qui, en détaillant bien davantage les écosystèmes terrestres, obtiennent pour les continents une productivité primaire annuelle de 118.10<sup>9</sup> t ; corrigeant les données de WHITTAKER et LIKENS, en supposant les mesures faites en 1950, LIETH (1975) obtient 100,2.10<sup>9</sup> t/an (42,6.10<sup>16</sup> kcal/an).

## 2) Productivité des océans

Dans l'océan, la productivité est plus faible, surtout dans les régions tropicales où elle ne dépasse guère la productivité des zones arides : 0,1 g C/m<sup>2</sup>/jour.

Les zones d'upwelling beaucoup plus productives (6 t C/ha/an dans le courant du Benguela) sont assez limitées, et ne peuvent pas faire monter de beaucoup la moyenne générale estimée par STEEMAN NIELSEN à 0,15 g C/m<sup>2</sup>/jour ; RYTHER (1969) obtient ainsi comme productivité totale de l'océan, 25.10<sup>9</sup> t C/an,

c'est-à-dire environ 42 milliards de tonnes de matière organique, principalement phytoplancton, ce qui correspond à  $\pm 23,1 \cdot 10^{16}$  kilocalories.

### 3) Productivité primaire de la biosphère

Ainsi, la productivité annuelle totale de la biosphère peut être estimée à :

— continents :  $139 \cdot 10^9$  t  
— océans :  $42 \cdot 10^9$  t

181.10<sup>9</sup> t de matière organique  
(ou  $82 \cdot 10^{16}$  kilocalories).

Il s'agit là d'une estimation modérée.

D'ailleurs, divers auteurs américains situent cette productivité entre  $70 \cdot 10^9$  et  $280 \cdot 10^9$ , avec comme moyenne probable  $140 \cdot 10^9$ .

L'ordre de grandeur est donc de  $150 \cdot 10^9$ , c'est-à-dire 150 milliards de tonnes de matière organique (ou  $1,5 \cdot 10^{17}$  grammes), ce qui fait rêver si l'on pense que la production totale annuelle des industries chimiques, métallurgiques et des mines est de l'ordre de  $10^9$  t.

Chaque année donc,  $8,2 \cdot 10^{16}$  grammes de carbone passent de l'état inorganique (CO<sub>2</sub>) à l'état organique (glucides), lors de la photosynthèse, ce qui correspond à  $8,2 \cdot 10^{17}$  kilocalories d'énergie lumineuse accumulée.

Comme la terre reçoit  $5 \cdot 10^{20}$  kilocalories, cela correspond à une efficacité photosynthétique de :

$$\frac{8,2 \cdot 10^{17}}{5 \cdot 10^{20}} \times 100, \text{ c'est-à-dire } \sim 0,16 \%$$

Les données présentées ci-dessus ont été élaborées à partir de mesures de productivité effectuées sur le terrain.

En 1970, BAZILEVICH, RODIN et ROZOV ont évalué la productivité potentielle de 12 zones climatiques basées sur les deux facteurs de production : température et humidité ; la productivité potentielle sans intervention humaine a été évaluée à partir de la phytomasse en t/ha du *climax* (sur sol climaxique horizontal : *plakor*) correspondant à chaque zone.

De cette manière, les auteurs soviétiques arrivent aux résultats suivants :

productivité primaire nette des continents :  $172 \cdot 10^2$  t/ha/an  
productivité primaire nette des océans :  $60 \cdot 10^2$  t/ha/an  
productivité primaire nette de la biosphère :  $232 \cdot 10^2$  t/ha/an

La productivité primaire potentielle moyenne des terres continentales dont la phytomasse se compose à 82 % du bois des arbres des forêts, serait ainsi de 12,8 t/ha (2,5 fois plus forte que celle des eaux douces, 7 fois plus forte que celle des océans).

Établie de façon plus théorique que les précédentes, cette estimation de  $232 \cdot 10^9$  t/ha/an est peut-être cependant plus proche de la réalité. Il semble que la plupart des auteurs aient mésestimé la productivité des organes souterrains.

## 2. - Les niveaux de consommation Productivité secondaire

1) Mauvaise efficacité. On vient de voir que les plantes sont de très mauvais transformateurs de l'énergie solaire (efficacité 0,1 à 1 %).

Dans de bonnes conditions, les herbivores utilisent environ 10 % de l'énergie accumulée dans les plantes consommées, et les carnivores de 1<sup>er</sup> ordre 10 % de l'énergie contenue dans les herbivores consommés. C'est-à-dire que l'efficacité optimale des carnivores de 1<sup>er</sup> ordre vis-à-vis de l'énergie contenue dans les plantes est de 1 % ; elle est de 0,005 % vis-à-vis de l'énergie solaire ; c'est ridiculement peu, d'autant plus que cela présuppose que les animaux consommèrent l'entièreté de la production végétale.

2) On sait très peu de choses sur la productivité du niveau trophique des herbivores dans les écosystèmes naturels — surtout que la plupart des données que l'on possède sont exprimées en poids vif, et que la conversion en poids sec ou en kcal est fort difficile.

Très faible dans les forêts, cette productivité doit être appréciable dans les formations herbeuses, si on en juge par les chiffres de biomasse de Mammifères rassemblés au tableau 4.3.

Le chiffre de 200 kg à l'ha pour la biomasse des grands animaux sauvages des savanes africaines protégées est supérieur à celui du bétail ( $\pm 1$  Vache de 500 kg par 10 ha) que l'on peut élever dans les mêmes régions.

Dans le milieu marin, le niveau des herbivores est principalement constitué par le zooplancton qu'il est difficile de séparer du phytoplancton.

Rappelons-nous encore que la plus grande production animale de la biosphère se situe au niveau de la pédofaune, dont la biomasse peut atteindre 1 t/ha. En supposant une biomasse moyenne (matière sèche) d'environ 0,2 t/ha pour les  $80 \cdot 10^6$  km<sup>2</sup> de sols non désertiques, on arrive pour le monde, à une biomasse d'environ 1,5 milliard de t d'animaux du sol, que l'homme n'a guère songé à exploiter jusqu'ici ; cependant, dans les tropiques, des hommes se nourrissent parfois de Termites et de larves d'Insectes.

On a vu (p. 78) que la productivité des herbages en animaux domestiques est excessivement différente suivant les régions et les écosystèmes utilisés. La planche 14 nous montre qu'en Belgique une prairie peut porter 2-3 Vaches par hectare, alors qu'il faut 10 hectares de pampa argentine pour un seul de ces animaux. Restriction cependant : les vaches belges reçoivent des aliments supplémentaires. Si on estime à 500 kg le poids moyen d'une vache, cela fait donc comme biomasse :

Prairie belge	100 000 kg/km <sup>2</sup>
Savane africaine protégée	20 000 kg/km <sup>2</sup>
Pampa argentine ou steppe africaine	5 000 kg/km <sup>2</sup>

Il y a de 50 à 60 % de viande dans un Bœuf.

Au point de vue productivité, il est difficile de trouver des chiffres, sauf en ce qui concerne la productivité laitière. La planche 14 montre aussi combien cette productivité est variable. Voici quelques valeurs du rendement moyen en lait par Vache laitière :

Hollande	4 150 litres/an
Belgique	3 710 litres/an
U.S.A.	2 920 litres/an
France	2 255 litres/an
U.R.S.S.	1 820 litres/an
Tunisie	1 030 litres/an
Pakistan	420 litres/an
Inde	220 litres/an

Nous rappelons à ce propos les productions mondiales suivantes en 1977 :

107. 10 <sup>6</sup> de viande
450. 10 <sup>6</sup> t de lait
6,8. 10 <sup>6</sup> t de beurre
10,2. 10 <sup>6</sup> t de fromage

En terme de calories, il y a un grand gaspillage de ressources alimentaires quand des animaux mangent des produits qui pourraient être mangés directement par l'homme. On estime que 20 % de l'énergie alimentaire (calories) utilisée pour nourrir un Porc est transformée par l'animal en produits assimilables par l'homme ; mais le Porc est de tous les animaux domestiques le convertisseur le plus efficace. Les Ruminants consomment des produits que l'homme est incapable de digérer, mais les utilisent avec un rendement très faible :

100 kg de paille (matière sèche) peuvent donner 1,4 kg de viande,  
 100 kg de foin peuvent donner 6 kg de viande,  
 70 kg d'herbes fraîches, 13 kg d'herbes sèches, peuvent donner 1 kg de viande (2 kg de poids vif d'animal).

La perte d'azote fixé provoquée par la transformation, par les animaux, des protéines végétales en protéines animales, peut être évaluée (PIRIE) à 10. 10<sup>6</sup> tonnes par an. C'est aussi à peu près le quart de l'azote fixé par les industries chimiques.

**3) C'est surtout l'homme en tant qu'herbivore** qui nous permet d'envisager de façon plus précise le problème de la productivité de la biosphère.

L'utilisation alimentaire des ressources de la biosphère par l'homme, animal diversivore se situant le plus souvent à l'extrémité des chaînes trophiques ou au sommet des pyramides écologiques, peut se faire aux divers niveaux de consommation.

Comme consommateur de 1<sup>er</sup> ordre (herbivore), l'homme consomme des produits végétaux qui lui sont principalement offerts par l'ager, c'est-à-dire une fraction qui devrait être importante, des 20,8

milliards de tonnes de matière organique totale élaborée chaque année et représentant environ  $9,5 \cdot 10^{16}$  kcal.

Or, l'évaluation des denrées alimentaires produites annuellement par l'ager représente environ  $7,0 \cdot 10^{15}$  kcal. (chiffres de la F.A.O. 1969) ; même si l'on tient compte du fait que l'ager produit aussi des fourrages et des plantes textiles, industrielles, stimulantes et ornementales, et que d'autre part beaucoup de denrées ne sont pas déclarées, on doit néanmoins conclure que l'homme fait une très mauvaise utilisation des produits de l'ager ( $\pm 20$  % seulement semblent utilisés) ; il ne consomme généralement qu'une fraction des végétaux produits (tubercules, fruits, graines), tiges aériennes et feuilles étant le plus souvent délaissées.

Les pertes se produisant lors du passage de la production à la consommation sont aussi très importantes et se comprennent bien par l'exemple suivant : chez le Froment, une productivité annuelle totale de 12 t de matière sèche par ha comporte 4,5 t de grains ; or, ceux-ci subissent des pertes importantes avant d'arriver à la bouche des hommes : 5 % sont détruits, dans les entrepôts, en entrant dans des chaînes de ravageurs (Souris, Insectes, Moisissures) ; 3 % sont donnés en nourriture à des animaux domestiques, 6 % sont conservés comme semences ; 12 % s'en vont sous forme de son ou de cellulose lors du blutage, 30 % environ sont ainsi perdus. Dès 4,5 t primitives de grain, il ne reste ainsi que 3 t, c'est-à-dire 3/12 ou 1/4 de la productivité totale de la culture.

Le Froment est certainement un cas favorable, et les pertes chez d'autres espèces sont nettement plus importantes ; l'estimation des pertes, pour les diverses denrées est donnée au tableau 5.2. On inclut dans les pertes les produits agricoles donnés en nourriture aux animaux.

Les pertes d'efficacité dues à des causes du type de celles que nous venons d'énumérer ont été utilisées, selon les formules de GUERRIN, pour calculer la quantité de denrées alimentaires réellement mises à la disposition des hommes, en 1969, par les écosystèmes végétaux. On voit que la somme de ces denrées représente environ  $3,9 \cdot 10^{15}$  kcal et  $8,9 \cdot 10^6$  t protéines.

**4) Inégale répartition de la productivité.** Un des caractères importants de la production des vivres est que, pour une même plante alimentaire, les rendements sont très différents suivant les régions. Le tableau 5.3 indique le rendement à l'hectare du Blé, du Maïs et de la Pomme de terre pour quelques pays spécialement choisis.

On y lit, pour le Froment, l'extraordinaire fertilité des pays de l'Europe de l'Ouest. Les rendements élevés du Maïs aux U.S.A. sont dus aux progrès de la génétique dans ce pays, et à l'utilisation des Maïs

Tableau 5.2 - Production mondiale 1977 (FAO, 1978) et disponibilités alimentaires en poids, calories et protides calculées en fonction des coefficients de GUERRIN

Produits alimentaires	Productivité mondiale			Equivalent de 100 g en		10 <sup>12</sup> kcal	Protides 10 <sup>3</sup> t	Taux d'abattement d'après Guerrin (modifiés)	Disponibilité alimentaire pour l'homme en		
	MF 10 <sup>6</sup> t	Eau %	MS 10 <sup>6</sup> t	Kcal.	Protides				MS 10 <sup>6</sup> t	Calories 10 <sup>12</sup> kcal	Protides 10 <sup>3</sup> t
<i>Céréales</i>											
Blé .....	386,6	13,5	334,4	348	11	1 345	42 526	31	230,7	928	29 343
Riz paddy .....	366,5	12	322,5	350	7	1 283	25 655	41	190,3	757	15 137
Mais .....	349,7	13,5	302,5	360	9	1 259	31 473	75	75,6	315	7 868
Orge, avoine, seigle .....	249,4	13	217	340	9	848	22 446	68	69,4	271	7 183
Sorgho, millet .....	98,3	13	85,5	340	9,5	334	9 339	23	65,8	257	7 191
Autres céréales, sarrasin .....	0,7	13	0,6	290	10,5	2	74	30	0,4	2	53
<i>Racines, etc., féculentes</i>											
Pommes de terre .....	292,9	77	67,4	89	2	261	5 858	56	29,7	115	2 578
Manioc .....	110,2	59	45,2	150	0,7	165	771	40	27,1	99	463
Patates, ignames, taro .....	161,3	70	48,4	105	2	169	3 226	40	29	102	1 936
Légumineuses, gr. sèches (1) .....	48	11	42,7	340	23	163	11 040	15	36,3	139	9 384
Graines de soja .....	77,5	7,5	71,7	250	35	194	27 125	85	10,8	29	4 069
Fruits d'arachides .....	17,5	43	10	200	27	35	4 725	80	2	7	945
<i>Légumes</i>											
Oignons (3 types) .....	17,6	86	2,5	48	1,5	8	264	30	1,8	6	185
Tomates, aubergines, etc. ....	68,3	93	4,5	23	1,1	16	751	23	3,5	12	579
Autres légumes frais (2) .....	41,2	88	4,9	41	2,4	17	989	35	3,2	11	643
<i>Fruits frais</i>											
Bananes .....	57,7	65	20,2	120	1,3	69	750	60	8,1	28	300
Pommes, poires, etc. ....	41,9	84	6,7	46	0,7	19	293	35	4,4	13	191
Avocats, mangues, ananas ....	20,6	79	4,7	107	0,9	22	185	35	3,1	14	121
Oranges, mandarines, etc. ....	50,2	88	6	37	0,6	19	301	35	3,9	12	196
Raisin .....	57	81	10,8	81	1	46	570	30	7,6	32	399
<i>Fruits secs</i>											
Amandes, pistaches, etc. ....	3,2	5	3	553	14,8	18	474	60	1,2	7	189
Raisins secs, dattes, etc. ....	3,1	22	2,4	302	3,1	9	96	5	2,3	9	91
Sucre .....	105,9	0,5	105,4	380	—	402	—	5	100,1	382	—
Total huiles végétales .....	37	0	37	850	0,3	315	111	1	36,6	311	110
			1 756,0			7 018	189 042		942,9	3 858	89 154
<i>Viande de boucherie</i>											
Abats .....	8	60	3,2	130	19	10	1 520	25	2,4	8	1 140
Bœuf, veau, buffle .....	47,5	65	16,6	250	18	119	8 550	38	10,3	74	5 301
Mouton .....	5,6	62	2,1	248	17	14	952	36	1,3	9	609
Chèvre .....	1,7	65	0,6	240	16	4	272	37	0,4	3	171
Porc .....	43,8	56	19,3	290	16	127	7 008	31	13,3	88	4 836
Cheval .....	0,5	75	0,1	110	21	1	105	38	0,1	1	65
<i>Viande de volaille (3)</i> .....	24,4	74	6,3	140	19	34	4 636	33	4,2	23	3 106
Lard, saindoux, suif .....	9	12	7,9	765	4	69	360	4	7,6	69	35
Œufs .....	24,7	74	6,4	162	13	40	3 211	33	4,3	27	2 151
<i>Lait</i>											
Vache .....	409,1	88	49,1	68	3,5	278	14 319	20	39,3	223	11 455
Brebis, chèvre .....	13,8	169	2,1	168	9,2	12	640	40	1,7	10	512
Bufflone .....	27,4	81	5,2	118	5,3	32	1 452	20	4,2	26	1 162
			118,9			740	43 025		89,1	561	30 543
<i>Poissons (4)</i>											
Marins .....	48,4	76	11,6	135	18	65	8 712	40	7,	39	5 227
Eau douce .....	12,8	76	3,1	118	18	15	2 304	40	1,8	9	1 382
<i>Crustacés, mollusques</i> .....	5,4	76	1,3	80	13	4	702	74	0,3	1	182
<i>Algues</i> .....	1,2	80	0,2	48	2,4	1	29	5	0,2	1	26
			16,2			85	11 747		9,3	50	6 817
<i>Vin</i> .....	28,8	83	4,9	70	0,1	20	29	—	4,9	20	29
<i>Miel</i> .....	0,9	18	0,7	300	0,5	3	5	—	0,7	3	5
<b>Total</b> .....			1 896,7			7 866	243 848		1 046,9	4 492	126 548

(1) : Haricots secs, pois secs, pois chiches, fèves, lentilles, etc...

(2) : Choux fleurs, choux-divers, concombres, haricots verts, petits pois...

(3) : Volailles, gibier, lapin domestique.

(4) : Plus tortues, oursins, marsouins, grenouilles.

hybrides.

On peut montrer d'une autre manière l'inégalité des rendements. Le tableau 5.4 donne la quantité des principales denrées alimentaires mises chaque année, par divers territoires, à la disposition de leurs habitants ; le tableau 5.5 donne la teneur en calories et protéines fournie par ces denrées, par habitant,

par jour.

Les causes de l'inégalité de la production des denrées alimentaires sont d'ailleurs d'ordres divers : surface cultivée par tête d'habitants très variable suivant les pays ; fertilité différente pour des causes naturelles ou artificielles ; travail humain inégalement efficace.

Tableau 5.3 - Variabilité des rendements moyens de quelques produits agricoles en fonction des pays (F.A.O., 1968, 1976)

Blé (MF, 1976)		Pommes de terre (MF, 1968)	
Pays-Bas . . . . .	5,44 t/ha	Pays-Bas . . . . .	34,4 t/ha
Belgique . . . . .	4,59 »	Belgique . . . . .	28,5 »
France . . . . .	3,76 »	U.S.A. . . . .	23,9 »
Italie . . . . .	2,68 »	France . . . . .	21,3 »
U.S.A. . . . .	2,04 »	Italie . . . . .	12,4 »
Argentine . . . . .	1,56 »	U.R.S.S. . . . .	12,4 »
U.R.S.S. . . . .	1,63 »	Brésil . . . . .	7,1 »
Portugal . . . . .	1,20 »		
Maïs (MF), 1976			
	U.S.A. . . . .	5,49 t/ha	
	U.R.S.S. . . . .	3,12 »	

Tableau 5.4 - Denrées alimentaires disponibles en kg/habitant/an pour la consommation humaine (F.A.O. 1969)

	Céréales	Sucre	Viande	Poisson	Lait
Belgique-Luxembourg . . . . .	83,2	39,4	65,3	8,7	184,0
U.S.A. . . . .	65,0	50,7	109,1	6,2	244,9
Argentine . . . . .	99,6	39,8	112,8	2,9	123,0
Japon . . . . .	135,0	22,3	13,5	32,5	44,9

Tableau 5.5 - Teneur en calories et en protéines des disponibilités alimentaires nationales moyennes par habitant et par jour (F.A.O. 1969)

	Calories (jour/habitant)	Protéines (g/jour/habitant)	
		totales	animales
Belgique-Luxembourg . . . . .	3 150	88,6	49,5
U.S.A. . . . .	3 240	96,1	69,6
Venezuela . . . . .	2 490	65,9	26,4
Inde . . . . .	1 900	47,8	6,1

Nous empruntons à MAYER (1949) le tableau 5.6. On y lit que la surface cultivée dont dispose chaque habitant est grande dans les pays neufs (U.S.A. - U.R.S.S.), petite dans les « vieux pays » (Europe, Asie). En combinant à cela le rendement de

la terre et celui des hommes, on constate que l'Amérique du Nord est prodigue de sa terre et avare du travail de ses hommes ; l'Europe et surtout l'Asie sont avares de leur terre et prodigues du travail de leurs hommes.



Tableau 5.6 - Inégalités de la production des denrées alimentaires  
(MAYER 1949)

	Amérique du Nord	U.R.S.S.	Europe occidentale	Asie occidentale	Asie orientale
1. Superficie en culture par tête (ha) . . . . .	1,62	0,81	0,28	0,20	0,32
2. Rendement de la terre (calories originelles par ha/jour) . . . . .	10 000	9 300	30 000	22 000	14 500
3. Rendement de l'homme (calories originelles par homme et par jour) . . . . .	10 000	4 600	5 250	2 750	2 900

### 5) L'Homme en tant que carnivore.

Comme consommateur de 2<sup>e</sup> ordre (carnivore mangeant des herbivores), l'homme utilise principalement les animaux domestiques, mais peut aussi vivre des produits de la chasse: Viande, produits laitiers et œufs sont principalement riches en protéines, vitamines et éléments minéraux.

Les quelque 30 millions de km<sup>2</sup> d'herbages (saltus) ont nourri, en 1967-68 (FAO 1968), 3 559 millions de têtes de bétail, ce qui fait qu'il y a, de par le monde, à peu près autant de gros animaux domestiques que d'hommes. Il faut y ajouter 12 400 000 Chameaux et 118,6 millions de Buffles.

Les chiffres de la FAO ne tiennent pas compte du % d'adultes et de jeunes. En supposant, pour les bovins, 1/3 de veaux et pour les ovins, 1/3 d'agneaux, et en prenant les chiffres moyens suivants (FAO 1968) pour le poids frais d'un animal abattu :

	Kilos par animal		Moyenne
	Pays développés	Pays en voie de développement	
Bœuf et vache	453	301	377
Veau	125	120	122,5
Mouton	38	32	35
Agneau	19	—	—
Chèvre	25	21	23
Porc	103	90	97
Cheval	488	255(*)	480(*)

on obtient, pour la biomasse mondiale de ces animaux :

	Nombre	Poids frais
Bovins	1 344.10 <sup>6</sup>	392,0.10 <sup>6</sup> t
Ovins (moutons)	1 028.10 <sup>6</sup>	34,5.10 <sup>6</sup> t
Chevaux, Mulets	73.10 <sup>6</sup>	29,2.10 <sup>6</sup> t
Porcins	662.10 <sup>6</sup>	64,2.10 <sup>6</sup> t
Caprins	410.10 <sup>6</sup>	9,4.10 <sup>6</sup> t
Anes	42.10 <sup>6</sup>	6,7.10 <sup>6</sup> t
		536,0.10 <sup>6</sup> t

Soit, avec les animaux non déclarés, environ 600.10<sup>6</sup> t.

(\*) Il y a très peu de chevaux dans les pays en voie de développement.

Pour les Chèvres, l'estimation est grossière, car ces animaux sont difficiles à recenser. Mais le chiffre est éloquent lorsqu'on pense que la Chèvre est, dans de nombreuses régions, le destructeur n° 1 d'écosystèmes auparavant productifs.

Voici quelques chiffres de détail, montrant les principaux pays affligés par ce fléau (1968) :

France	0,9 millions de Chèvres
Maroc	7,8 » »
Kénya	6,6 » »
Afghanistan	3,2 » »
Pakistan	11,5 » »
Turquie	20,7 » »
Chine	56,0 » »

Les volailles sont tout aussi difficiles à dénombrer ; on peut estimer à environ 6,6 milliards, les Poules, Oies, Canards et Dindes qui divaguaient de par le monde en 1977.

Les produits alimentaires, riches en protéines, retirés de ces animaux pour l'alimentation des hommes figurent au tableau 5.2, colonnes 1 et 7.

On voit que les 3,6 milliards d'animaux domestiques fournissent annuellement 107.10<sup>6</sup> t de viande et 450.10<sup>6</sup> t de lait. Les 6,6 milliards de volailles fournissent en plus 24,4.10<sup>6</sup> t de viande et 24,7.10<sup>6</sup> t d'œufs environ.

Les viandes provenant d'autres animaux (Lapin domestique, gibier, Renne, Cheval, Chameau) peuvent être estimées à 0,85.10<sup>6</sup> t et les abats comestibles à 31,8.10<sup>6</sup> t (FAO 1977).

Tous ces produits animaux représentent 740.10<sup>12</sup> kcal (561.10<sup>12</sup> réellement consommées) et 43,1.10<sup>6</sup> t de protéines (30,5.10<sup>6</sup> t réellement consommées).

Il est difficile d'évaluer la productivité secondaire de l'océan. Malgré son étendue immense, et une productivité primaire importante, l'océan ne participe guère qu'à 2 % de l'alimentation des hommes ; ceci parce que les chaînes trophiques sont longues, et que souvent l'homme ne mange que des Poissons ou Mollusques appartenant à un niveau de consommation élevé et par conséquent peu productif.



La production des pêches mondiales en Poissons, Crustacés et Mollusques en provenance des océans et des eaux douces s'établit comme suit : (FAO 1969).

Espèces capturées	Production mondiale (1 000 t)		
	1964	1967	1969
Poissons d'eau douce	6 190	6 750	6 830
Poissons diadromes	1 080	1 780	2 090
Poissons marins	41 050	43 700	48 600
Crustacés	1 170	1 360	1 490
Mollusques	2 670	3 090	3 170
Total	52 130	56 680	62 180

Si on considère aussi les chiffres de 1938 (21,10.10<sup>6</sup> t) de 1958 (33,20.10<sup>6</sup> t) et 1977 (66,6.10<sup>6</sup> t), on constate que, au cours des 50 dernières années, la production halieutique a été en augmentation constante, et, que si l'on est loin d'avoir épuisé les ressources maximales de l'océan, on se rapproche toutefois assez fortement de la productivité mondiale.

Dans les chiffres cités ci-dessus, l'Extrême-Orient vient en tête avec près de la moitié de la production mondiale, le Pérou a pris la 5<sup>e</sup> place grâce au développement de ses pêcheries d'anchois.

Le tableau 5.2, colonne 7 montre que ces produits de la mer représentant 6 791.10<sup>3</sup> t de protéines et 49.10<sup>12</sup> kcal réellement consommées. Ce qui ne représente que 6 % de l'alimentation des hommes en protides et 1,3 % de leur alimentation globale.

En tout, la biosphère fournit donc annuellement aux hommes environ 37.10<sup>6</sup> t de protides animales, dont 7.10<sup>6</sup> t viennent de l'océan.

### 3. - Productivité globale de la biosphère

En résumé, on peut estimer comme suit la productivité de la biosphère.

#### Productivité primaire :

139.10<sup>9</sup> t de matière organique (surtout plantes supérieures) sur les continents ; 42.10<sup>9</sup> t (surtout phytoplancton) dans les mers et les océans ; total 181.10<sup>9</sup> t.

Sur les continents, les forêts viennent largement en tête ; dans les océans, les zones d'upwelling et les plateaux continentaux des mers froides sont les plus productifs.

Les cultures qui ne couvrent que 10,4 % des terres émergées servent essentiellement à la nourriture des hommes ; les 20,8.10<sup>9</sup> t de matière organique produite (environ 95.10<sup>15</sup> kcal) mettent à la disposition des hommes 7,0.10<sup>15</sup> kcal de denrées, dont environ 3,9.10<sup>15</sup> kcal servent d'aliments effectifs ; il s'élabore 189.10<sup>6</sup> t de protéines, dont 89.10<sup>6</sup> t servent d'aliments effectifs. Le restant, soit 3,1.10<sup>15</sup> kcal (100.10<sup>6</sup> t de protéines) sert d'aliment aux animaux domestiques, est utilisé dans l'industrie, ou est perdu sous forme de déchets.

#### Productivité secondaire

Le saltus, avec sa productivité primaire d'environ 49,2.10<sup>9</sup> t (223.10<sup>15</sup> kcal), alimente plus de 3,5 milliards de grands animaux et plus de 6 milliards de volailles, dont la productivité annuelle est d'environ 0,74.10<sup>15</sup> kcal ; il s'élabore 43,0.10<sup>6</sup> t de protéines ; 0,56.10<sup>15</sup> kcal et 30,5.10<sup>6</sup> t de protéines servent d'aliments effectifs.

L'océan, avec une productivité primaire de 42.10<sup>9</sup> t (223.10<sup>15</sup> kcal) fournit aux hommes 66,6.10<sup>6</sup> t de Poissons, Mollusques et Crustacés, représentant 0,08.10<sup>15</sup> kcal et contenant 12,0.10<sup>6</sup> t de protéines ; 0,05.10<sup>15</sup> kcal et 6,8.10<sup>6</sup> t de protéines servent d'aliments effectifs.

#### Productivité totale

Aux 3,9.10<sup>15</sup> kcal d'aliments végétaux viennent ainsi s'ajouter 0,61.10<sup>15</sup> kcal d'aliments d'origine animale, de sorte que les disponibilités alimentaires actuelles de l'homme (pour 1968) s'élèvent à 4,5.10<sup>15</sup> kcal dont un certain nombre fournies par 126.10<sup>6</sup> t de protéines. 37.10<sup>6</sup> t de ces protéines seulement sont d'origine animale.

En fait, ces disponibilités seraient nettement plus importantes, si l'homme était davantage végétarien, et moins gaspilleur de sa nourriture (tableau 5.2).

### 4. - Cycle biologique du Carbone

De divers éléments étudiés dans ce chapitre, on peut déduire un modèle du cycle du carbone à la surface des continents (fig. 5.1).

## 4. La biosphère, source de bien-être et de richesses.

### 1. Généralités

1. La plus grande partie des ressources de la biosphère est utilisée par l'homme pour son alimen-

tation : la presque totalité du *saltus* et de l'*ager* est mise à sa disposition. Cette alimentation de l'homme, nous l'avons mesurée en kcal ou en grammes de protides, en pourcentage d'acides aminés indispen-

sables, de vitamines ou de substances minérales. C'est-à-dire que nous nous sommes préoccupés de quantité, « de minimum vital » car, comme tous les animaux, l'homme doit « manger pour vivre ».

Mais l'homme, plus que les animaux, a une propension marquée à « vivre pour manger » ; son génie inventif le pousse à rechercher des mets de qualité qu'il accommode savamment. Pour lui, la symphonie des saveurs a autant d'importance que celle des couleurs et des sons. Son intelligence et son raffinement l'ont rendu maître dans l'art culinaire ; la gourmandise — si elle est pour certains un péché — est devenue pour beaucoup une vertu.

Les biologistes, prévoyant l'explosion prochaine des populations humaines, parlent de manger les arbres des forêts ou les protéines des feuilles ou encore les Algues microscopiques de culture ; les « protéines du pétrole » seraient pour eux, la nourriture de demain. Mais les hommes civilisés renonceraient-ils si facilement aux trésors que leur offre l'horticulture sous forme de fruits et légumes de tous types ? Se détourneront-ils de bon gré de leurs « petits plats cuisinés », riches en viande, en poisson ou crustacés divers ? Si, comme on l'a dit souvent, le beefsteack mesure la hauteur de notre civilisation, on peut douter de l'accueil qui serait réservé à des aliments peu raffinés. De plus, on peut se demander si des aliments de ce genre seraient bien assimilés ; ne risquent-ils pas de devenir la cause de troubles graves et une source importante de maladies nouvelles ?

Certes, la santé des hommes est liée à une alimentation suffisante ; mais, dans quelle mesure ne dépend-elle pas aussi de l'utilisation de produits naturels ? D'ailleurs, la valeur énergétique des aliments n'est pas seule importante : il y a aussi leur volume.

2. Un cas particulier est celui des **plantes médicinales** : pour se prémunir contre les maladies, l'homme a fait, petit à petit, l'expérience empirique du règne végétal ; des milliers de drogues ont été utilisées. A ses débuts, la botanique était proche parente de la médecine ; puis la chimie, s'inspirant souvent de la nature, se mit à élaborer des drogues de synthèse généralement plus actives, mais peut-être plus dangereuses.

Aujourd'hui, on peut se demander avec MESSÉGUÉ, si les drogues d'origine végétale auxquelles l'homme s'est habitué et peut être adapté pendant de nombreux millénaires de son évolution, ne sont pas, après tout, préférables ; si ce n'est pas « la Nature qui a raison ». Les phytochimistes, armés des méthodes de la chromatographie et de la spectrographie de masse, découvrent aujourd'hui chez les plantes un arsenal de molécules organiques (glucides, alcaloïdes, stérols, etc...) absolument imprévu. D'où un grand engouement pour l'étude des dizaines de milliers de plantes tropicales à chimisme encore totalement inconnu.

-De nos jours, la situation tend à être intermé-

diaire ; les médicaments résultent souvent de la transformation des matières premières végétales par les chimistes.

3. Pour **étancher sa soif**, l'homme peut évidemment boire de l'eau ; mais ici encore son intelligence et son raffinement le portent à préférer une eau enrichie ; c'est ainsi qu'il a inventé le vin, la bière, les boissons stimulantes de tous genres. A cette fin, une partie relativement importante de l'**ager** est consacrée à la culture de la vigne, du houblon, du café, du thé, du cacao, etc... (tabl. 5.7).

4. Théoriquement, l'homme peut courir nu et dormir à la belle étoile. Mais il redoute les intempéries. Le milieu abiotique n'est d'ailleurs pas son seul souci ; dans l'écosystème auquel il appartient, l'homme est entouré d'ennemis dont les plus dangereux sont souvent les plus petits (Moustiques vecteurs de maladies, Bactéries pathogènes) ; mais aussi, la lutte pour l'existence fait de l'homme un ennemi pour l'homme.

D'où la nécessité dans laquelle il se trouve de rechercher une protection de plus en plus efficace contre les intempéries et contre les ennemis du monde extérieur. Pour **se vêtir et se loger**, c'est donc aussi à la biosphère que l'homme s'adresse. Il y trouve textiles et vêtements divers (lin, coton, laines, peaux de bêtes) et surtout ce matériau de première importance qu'est le bois.

Les cultures de plantes textiles et celles de plantes industrielles diverses, dont la principale est le caoutchouc, sont aussi établies sur l'**ager** et sont en compétition avec les plantes alimentaires.

5. De même que pour sa nourriture, l'homme intelligent pense à des vêtements et à des habitations de qualité. Les produits les plus variés de la biosphère, ici encore, lui viennent en aide : coton, soie, laine, pelage de nombreux animaux assurent non seulement sa protection mais aussi son élégance ; les bois, sériés suivant leurs qualités technologiques et esthétiques, l'abritent et ornent sa demeure.

Car l'homme civilisé s'attache à embellir le cadre où il vit.

Cette **notion du beau** nous ramène d'ailleurs, une fois encore, à la biosphère. L'homme doit pouvoir, tant pour sa santé physique que pour son équilibre mental ou ses exigences intellectuelles ou artistiques, se retremper dans la magnificence de paysages originels ; il importe que les paysages culturels, urbains, industriels même, qui se présentent à lui, soient salubres et empreints de beauté.

Ceci nous met sur la voie de chapitres où l'écologie peut et doit jouer un grand rôle : conservation des ressources naturelles, protection de la nature, aménagement des villes et des campagnes, pour le plus grand bien de tous, en dépit des profiteurs, gaspilleurs et destructeurs qui ne suivent qu'un intérêt personnel à courte vue ; car le saccage de la biosphère

ne s'oppose pas seulement à la beauté, mais aussi à un intérêt économique bien compris.

## 2. Boissons, stimulants et parfums (tableau 5.7)

« ... Voici les stimulants dont l'homme, animal à peau nue et à gros cerveau, trop sensible et trop enclin aux terreurs, semble bien ne pouvoir se passer : d'où l'usage universel du café, dont la privation nous a montré, naguère, combien nous y sommes attachés,

à ce « divin café » du bon abbé Delille, auquel J.-S. Bach consacrait une charmante cantate ; du thé, de la coca des Boliviens, de la cola des nègres d'Afrique, du bétel, du bang et de l'opium d'Asie ; l'usage aussi des épices, celles qui venaient des Indes ou des « Iles », qui furent pour nos ancêtres de précieuses denrées : poivre, girofle, cannelle, vanille, gingembre, et la muscade du cher Boileau (« Aimez-vous la muscade... ») ; et celles non moins précieuses de nos jardins : thym, sauge, sarriette, ciboulette, ail, estragon, menthe, fenouil : tout un bouquet d'aromates. Les plantes sont décidément de prodigieux chimistes.

Tableau 5.7 - Superficie et production mondiale de quelques cultures de plantes alimentaires et industrielles en 1968

Source : F.A.O. « Annuaire de la production » 1969, volume 23

	Superficie cultivée 10 <sup>3</sup> km <sup>2</sup>	Rendement t/ha	Production annuelle mondiale 10 <sup>6</sup> t	Principaux producteurs
Canne à sucre . . . . .	102,6	52,2	535,1	Extrême-Orient (35 %) Amérique latine (44 %)
Betterave à sucre . . . . .	78,8	31,9	251,3	Europe (46 %) U.R.S.S. (38 %)
Manioc . . . . .	97,9	8,7	85,6	Afrique (36 %) Amérique latine (39 %)
Arachides (non décortiquées) . .	176,2	0,85	15,0	Extrême-Orient (39 %) Afrique (28 %)
Vignes . . . . .	100,3	—	53,7	Europe (62 %)
Thé . . . . .	13,1	—	1,24	Extrême-Orient (69 %)
Café . . . . .	—	—	3,75	Amérique latine (86 %)
Cacao (fèves) . . . . .	—	—	1,25	Afrique (69 %) Amérique latine (28 %)
Tabac . . . . .	41,4	1,16	4,8	Amérique du Nord (18 %) Extrême-Orient (25 %)
Coton : graines . . . . .	316,2	0,67	21,2	Amérique du Nord (20 %) et latine (14 %)
fibres . . . . .	316,2	0,36	11,3	Chine continentale (13 %)
Palmiers à huile :				
huile de palme . . . . .		—	1,44	Afrique (63 %)
huile de palmiste . . . . .		—	0,94	Afrique (63 %)
Caoutchouc naturel . . . . .		—	2,66	Extrême-Orient (92 %)

Et quelle étrange destinée que celle de cette herbe plantureuse aux larges feuilles recourbées et pointues que les Indiens d'Amérique avaient eu la bizarre, mais géniale idée, de brûler dans leurs calumets grossiers pour en aspirer la fumée. Est-il, à y réfléchir, pratique plus barbare et plus ridicule ? Elle a pourtant conquis l'humanité entière et, les uns après les autres, les peuples blancs, jaunes ou noirs, hommes, femmes et presque les enfants, ont imité les Peaux-Rouges, si bien qu'elle est devenue un personnage dans l'État : soutien important des finances publiques, elle

est l'objet de réglementations multiples, et d'orgueilleuses nations en sont devenues marchandes !

Puis viennent les parfums qui, sauf le musc et l'ambre, nous sont tous donnés par les plantes : violette, héliotrope, lilas, muguet, jasmin, tubéreuse, lavande, giroflée et rose, et sous d'autres climats : néroli, benjoin, encens, vétiver, santal, opoponax et patchouli — une prodigieuse symphonie dont les thèmes mélangés, enfermés dans de jolis flacons et dotés de noms puérils qui charment les usagers, sont l'objet de la puissante industrie que l'on sait

— Guerlain, Pivert, Coty, — noms fameux répandus aux quatre coins du monde, jusque chez les sauvages, qui sont aussi friands que nous de leurs produits ». Ainsi s'exprime L. HAUMAN dans son « Éloge des plantes ».

Le Thé, originaire d'Extrême-Orient, est la plus commune des boissons à caféine. Principalement produit en Inde, à Ceylan et en Chine, le thé est consommé par la moitié de la population du globe.

Le Café est originaire d'Afrique mais cultivé dans sa quasi-totalité en Amérique du Sud. A lui seul, le Brésil fournit quelque 28 % de la production mondiale soit  $1,1 \cdot 10^6$  t, la Colombie en fournit 13 % environ. La culture du café occupe des superficies aussi importantes que celles de certaines plantes alimentaires, comme la Betterave à sucre par exemple.

Le Cacao a, dans son histoire, suivi le chemin inverse du café : originaire d'Amérique, il est principalement cultivé en Afrique. A lui seul, le Ghana ( $23\,787 \text{ km}^2$ ) fournit 27 % de la production mondiale, soit  $338,7 \cdot 10^6$  t (fèves) de Cacao, le Nigeria ( $92\,377 \text{ km}^2$ ) en fournit 15 %. Le Brésil, bien qu'il soit voisin du pays d'origine du Cacao et grand consommateur, n'en produit que  $143,3 \cdot 10^6$  t (12 %).

Le Tabac, également originaire d'Amérique, sélectionné par les civilisations pré-colombiennes, a conquis l'humanité entière. Les États-Unis viennent largement en tête de la production avec 776 milliers de tonnes, soit 16 % de la production mondiale en 1968, qui s'élève actuellement à  $4,8 \cdot 10^6$  t, soit au moins 1 kg par homme. Les cultures de Tabac occupent dans certains pays des surfaces importantes : La Caroline du Nord produit 40 % de la production totale des États-Unis. De 1913 à 1948, la production annuelle de cigarettes est passée de 3 à 387 milliards et atteint certainement plus de 400 milliards aujourd'hui.

Parmi les plantes utiles ou agréables à l'homme, il en est une, toute petite, « qui ne joue qu'un rôle infime dans la nature, mais en détient un de tout premier ordre dans la société humaine »\*, c'est la Levure. Elle transforme de nombreux jus végétaux en boissons alcoolisées aussi diverses que délicieuses. Parmi celles-ci, citons les alcools de fruits, de grains, le saké, les bières et les innombrables vins « dont les noms seuls sont une ivresse »\*.

La Vigne occupait dans le monde, en 1968, une superficie de  $100\,300 \text{ km}^2$ , produisant  $40,1 \cdot 10^6$  t de raisins de cuve qui fournissent  $28,1 \cdot 10^6$  t de vin. Les principaux producteurs de vins sont : l'Italie ( $6,5 \cdot 10^6$  t), la France et l'Allemagne ( $6,4 \cdot 10^6$  t), l'Algérie ( $1,0 \cdot 10^6$  t), l'Espagne ( $2,3 \cdot 10^6$  t), l'Argentine ( $2,0 \cdot 10^6$  t), les États-Unis ( $1,2 \cdot 10^6$  t).

### 3. Textiles, cuirs et peaux

La biosphère fournit à l'homme toute une gamme de produits textiles.

La culture du Coton est une des plus importantes du monde, tant par la superficie qu'elle occupe en 1968 (2,2 % des terres cultivées) que par la valeur de ses rendements :  $21,2 \cdot 10^6$  t de graines de Coton, fournissent annuellement  $11,3 \cdot 10^6$  t de fibres de cellulose pure. Les États-Unis sont les plus grands producteurs de Coton :  $2,4 \cdot 10^6$  t, soit 21 % de la production mondiale en 1968. D'autres plantes (Lin, Chanvre, Jute, Abaca et Agave) fournissent également des fibres textiles, mais leur production est beaucoup moins importante ( $4,5 \cdot 10^6$  t en 1968).

Le cheptel ovin fournit annuellement  $1,4 \cdot 10^6$  t de laine, dont 30 % sont produits par l'Australie et 15 % par la Nouvelle-Zélande. La production moyenne de laine de mouton varie de 1,5 à 3,5 kg/animal suivant la race et les conditions de vie de l'animal. Dans les diverses parties du monde, c'est le cheptel bovin, ovin et caprin qui fournit la presque totalité des cuirs et peaux. Les statistiques de la F.A.O. (1969-70) font état de quelque  $668,5 \cdot 10^6$  t de cuirs et peaux comme production mondiale en 1968. (Chine continentale et autres pays d'Asie à économie centralement planifiée exclus).

### 4. Plantes technologiques diverses

Le Palmier à huile produit l'huile de palme (extraite du péricarpe) et l'huile de palmiste (extraite de l'amande). C'est en Afrique que sont principalement localisées les palmeraies. A lui seul, le Nigeria fournit  $193,3 \cdot 10^3$  t d'huile de palmiste et  $350 \cdot 10^3$  t d'huile de palme, soit environ 26 % de la production mondiale en 1968. L'huile de palme non raffinée est utilisée à la fabrication de savons ; raffinée, elle sert à la préparation de margarines. L'huile de palmiste, beaucoup plus pure que l'huile de palme est utilisée dans la fabrication des margarines, savons fins et bougies.

Parmi les huiles végétales à usage technologique citons encore les huiles siccatives, l'huile de lin, l'huile de Tung, utilisées dans la fabrication des peintures ; l'huile de Soja, de Coton, comestibles mais à usage industriel important (savons) ; l'huile de Ricin (lubrifiant).

Le Caoutchouc, originaire des régions de l'Amazonie, est principalement cultivé en Extrême-Orient ; celui-ci fournit 92 % de la production mondiale du caoutchouc qui s'élève actuellement à  $2,66 \cdot 10^6$  t environ. Les principaux producteurs sont la Malaisie et l'Indonésie (68 % de la production mondiale).

Bien que l'usage du caoutchouc synthétique se substitue déjà à celui du caoutchouc naturel, la consommation mondiale de ce dernier ne cesse de s'accroître.

(\*) L. HAUMAN, loc. cit.

## 5. Le bois

### 1) Les forêts dans le monde et les réserves de bois

Les forêts sont les écosystèmes naturels les plus productifs.

Les estimations raisonnées arrivent à la conclusion que les forêts du monde produisent en moyenne 13 tonnes de matière sèche par ha et par an. En fait, la productivité primaire est très variable d'un type de forêt à un autre ; il y a, dans la taïga et les territoires tropicaux à courte période de végétation, des

forêts de croissance très faible, tandis que des forêts équatoriales sempervirentes qui fonctionnent sans interruption saisonnière jouissent d'un haut pouvoir d'élaboration organique.

L'inventaire forestier mondial de la F.A.O. (1958) (tableau 5:8) apporte un ensemble d'évaluations sur la superficie, la structure et la production des forêts dans le monde. Il laisse notamment apparaître que la superficie des forêts existantes s'élève à 44.10<sup>8</sup> km<sup>2</sup>, soit 33 % de la superficie des terres (sans le continent antarctique).

En se basant sur une production primaire de 13 tonnes/ha/an de matière sèche, on peut déduire

Tableau 5.8 - **Matériel sur pied et accroissement dans les forêts exploitées**  
(d'après l'inventaire forestier mondial de la F.A.O. 1958)

Régions	Matériel sur pied (fûts + branches)					
	Ensemble	Résineux	Feuillus	Par hectare		
				Ensemble	Résineux	Feuillus
	Millions de m <sup>3</sup> avec écorce			m <sup>3</sup> avec écorce		
Europe . . . . .	10 780 <sup>f</sup>	7 120	3 660	80	90	65
U.R.S.S. . . . .	69 847	61 043	8 804	152	168	91
Amérique du Nord . . . . .	36 640	27 140	9 500	100	135	60
Amérique Centrale . . . . .	1 080	330	750	80	85	80
Amérique du Sud . . . . .	8 300	1 060	7 240	115	135	110
Afrique. . . . .	5 620	70	5 550	45	30	45
Asie . . . . .	22 020	4 620	17 400	100	120	95
Région du Pacifique . . . . .	1 320	220	1 100	65	50	70
Total . . . . .	155 610	101 600	54 010	110	145	80
				Moyenne		
Régions	Accroissement brut					
	Ensemble	Résineux	Feuillus	Par hectare		
				Ensemble	Résineux	Feuillus
	Millions de m <sup>3</sup> avec écorce			m <sup>3</sup> avec écorce		
Europe . . . . .	330	210	120	2,5	2,7	2,3
U.R.S.S. . . . .	854	690	164	1,9	1,9	1,7
Amérique du Nord . . . . .	820	470	350	2,3	2,4	2,2
Amérique Centrale . . . . .	35	10	25	2,7	3,1	2,5
Amérique du Sud . . . . .	195	25	170	2,7	3,3	2,6
Afrique. . . . .	105	5	100	0,8	2,3	0,8
Asie . . . . .	429	9	420	2,6	2,4	2,6
Région du Pacifique . . . . .	35	9	27	1,7	2,0	1,7
Total . . . . .	2 799	1 428	1 371	2,2	2,5	2,0
				Moyenne		

que les écosystèmes forestiers de la biosphère ont une productivité primaire annuelle de l'ordre de  $58 \cdot 10^9$  tonnes de matière organique sèche.

Les masses foliaires ne sont pratiquement plus utilisées par l'homme, sauf dans les territoires inter-tropicaux.

A l'époque actuelle, c'est avant tout le bois qui constitue le matériau demandé et utilisé.

Les réserves de bois dans le monde (biomasse ligneuse) sont très élevées, comme le tableau 5.8 le fait apparaître. Le matériel ligneux sur pied (fûts et branches) s'élève en moyenne à  $110 \text{ m}^3/\text{ha}$  dans les forêts exploitées, c'est-à-dire gérées par l'homme en vue d'une productivité plus ou moins continue. Si nous étendons ce chiffre à la forêt totale, il apparaît que les biomasses ligneuses à l'échelle du monde sont de l'ordre de  $484 \cdot 10^9 \text{ m}^3$ , soit environ  $266 \cdot 10^9$  tonnes de matière ligneuse, sèche.

Une fraction seulement des forêts mondiales est exploitée de nos jours.

Sur les  $44 \cdot 10^6 \text{ km}^2$  de forêts,  $27 \cdot 10^6$  sont accessibles, c'est-à-dire que 62 % de ces forêts sont exploitables dans l'état actuel des moyens de transport. Les  $17 \cdot 10^6 \text{ km}^2$  restants, soit 38 % ne pourraient devenir l'objet d'une exploitation commerciale que grâce au développement continu des progrès techniques touchant la récolte et le transport du bois. Parmi les forêts aujourd'hui accessibles à l'outillage moderne,  $15 \cdot 10^6 \text{ km}^2$ , soit 33 % sont réellement exploitées sous le rapport du bois. Les biomasses de matière ligneuse sont de  $155 \cdot 10^9 \text{ m}^3$  avec écorce ; ceci correspond à un cube d'environ 5,4 km de côté ; l'accroissement annuel brut est de  $2,8 \cdot 10^9 \text{ m}^3$ , soit un rendement de près de 2 %.

$29 \cdot 10^6 \text{ km}^2$  de forêts ne font l'objet d'aucune récolte de bois. L'humanité renonce donc à recueillir une production de la biosphère qui représente annuellement environ  $4 \cdot 10^6$  à  $5 \cdot 10^6 \text{ m}^3$  de matériaux ligneux produits par une biomasse ligneuse de  $200 \cdot 10^9$  à  $300 \cdot 10^9 \text{ m}^3$ .

La productivité du bois de tronc est variable selon les types de forêts, en moyenne  $2,5 \text{ m}^3/\text{ha}/\text{an}$  pour les résineux et  $2,0 \text{ m}^3/\text{ha}/\text{an}$  pour les feuillus ; elle peut varier de 0,5 à  $15 \text{ m}^3/\text{ha}/\text{an}$  pour les résineux, et 0,5 à  $8 \text{ m}^3/\text{ha}/\text{an}$  pour les feuillus.

Il va de soi que l'exploitation rationnelle des forêts repose sur des prélèvements proportionnés à l'accroissement. Les aménagistes calculent ce qu'ils appellent la « possibilité », c'est-à-dire la quotité que l'on peut couper annuellement ou périodiquement. Dans une forêt dans laquelle les populations d'arbres sont en équilibre, c'est-à-dire lorsque les classes d'âge sont harmonieusement réparties, la « possibilité »

est théoriquement égale à l'accroissement ; si l'on coupe, pendant une période déterminée, un volume supérieur à l'accroissement, on entame et on détériore la biomasse (le capital producteur) et l'accroissement diminue.

Ainsi, pour les forêts d'Europe, on calcule que l'accroissement par ha et par an est de  $2,5 \text{ m}^3$  (avec écorce) et la possibilité  $2,2 \text{ m}^3$  ; dans l'ensemble de ces forêts, l'accroissement net est de  $309 \cdot 10^6 \text{ m}^3$ , la possibilité  $276 \cdot 10^6 \text{ m}^3$  et les abattages s'élèvent à  $282 \cdot 10^6 \text{ m}^3$ . On voit que la coupe dépasse très légèrement la possibilité.

A l'échelle du monde, ce sont les forêts résineuses qui s'exploitent avec le plus d'économie. Les trois régions de l'hémisphère Nord, l'Europe, l'U.R.S.S. et l'Amérique du Nord, contiennent 46 % des forêts du monde, soit les deux tiers des forêts utilisées et opèrent les deux tiers des abattages mondiaux. D'après l'Inventaire forestier mondial 1958, il semble que la coupe des bois résineux évaluée à  $1000 \cdot 10^6 \text{ m}^3$  (avec écorce) soit beaucoup moindre que l'accroissement ( $1400 \cdot 10^6 \text{ m}^3$ ). Pour ce qui est des  $709 \cdot 10^6 \text{ ha}$  de forêts feuillues utilisées, l'accroissement brut est évalué à  $1370 \cdot 10^6 \text{ m}^3$  (avec écorce), les abattages et les pertes s'élèvent à  $1200 \cdot 10^6 \text{ m}^3$ . Les coupes restent donc très en deçà de l'accroissement à l'échelle du monde.

## 2) Le bois et les produits forestiers

Le bois a été associé à la progression de l'humanité depuis ses lointains débuts. Il s'est révélé l'une des matières premières les plus utiles à l'homme et a contribué fondamentalement à l'essor de sa destinée. Il a été le premier combustible domestique et industriel.

Le montage des outils dès l'âge de la pierre, la fonte primitive des minerais, les industries diverses faisant appel au bois qui se sont développées dans le bassin méditerranéen : terre cuite, verre, habitations, engins de navigation, ont entraîné l'anéantissement de vastes étendues de forêts. Il n'a pu autrefois exister de grandes flottes sans des forêts étendues de Cèdres ou de Chênes.

Entre le XVI<sup>e</sup> et le XIX<sup>e</sup> siècle, des surfaces considérables des forêts d'Europe étaient transformées en charbon de bois par les maîtres de forges pour fondre les minerais ; nos forêts et nos champs cultivés portent toujours dans leurs sols les traces inaltérables laissées par les meules de charbon de bois sous la forme de surfaces arrondies de terre noircie, les « aires de fauldre ». Aujourd'hui le charbon de bois n'est plus guère fabriqué que dans les régions tropicales. En Europe, il n'est guère employé que pour des usages très spéciaux tels certains aciers suédois.

Plus près de nous, quelle masse ligneuse l'industrie de la houille n'a-t-elle pas engloutie sous forme de bois de mines ? Aujourd'hui, le papier si familier et si indispensable dans votre vie quotidienne provient,

presque exclusivement, des vastes forêts résineuses de l'hémisphère Nord.

Le bois se présente sous une étonnante variété d'aspects et de qualités ; il peut être léger comme le balsa et lourd comme le teck, tendre comme le peuplier et dur comme l'ébène, flexible comme le frêne et cassant comme le séquoia géant (Tableau 5.9).

Tableau 5.9  
Densité du bois chez quelques espèces ligneuses.  
(état sec à l'air)

Ébène . . . . .	1,16	Teck . . . . .	0,68
Palétuvier . . . . .	1,13	Bouleau . . . . .	0,65
Buis . . . . .	0,95	Acajou . . . . .	0,55
Eucalyptus . . . . .	0,88	Pin sylvestre . . . . .	0,52
Charme . . . . .	0,83	Peuplier . . . . .	0,47
Hêtre . . . . .	0,72	Épicéa . . . . .	0,47
Chêne . . . . .	0,69	Parasolier . . . . .	0,22
		Balsa . . . . .	0,17

Il semble que dans les pays du tiers monde, le bois soit encore aujourd'hui utilisé principalement comme combustible ; le chauffage au bois, qui s'effectue avec un bien mauvais rendement (25 %), utilise

550.10<sup>6</sup> t, soit près de la moitié de la production mondiale.

A côté des utilisations classiques du bois en nature pour le chauffage, la construction, l'ameublement, les mines, on le retrouve caché sous une infinité de formes. *Il s'utilise de plus en plus, mais on le voit de moins en moins*, parce qu'il est transformé en produits les plus divers : papiers, emballages, cartons, contre-plaqués, pâtes, colles, matières plastiques, rayonne, peintures, vêtements, alcool à brûler et produits chimiques variés. Le bois est la matière première d'au moins 175 produits chimiques industrialisés.

Empruntons à la FAO (1978) la nomenclature et les chiffres d'utilisation mondiale du bois en 1976 (tabl. 5.10).

En 1976, le monde a utilisé environ 2 525.10<sup>6</sup> m<sup>3</sup> de bois brut (= **bois rond**) (soit 1 844.10<sup>6</sup> t) répartis en 1 184.10<sup>6</sup> m<sup>3</sup> (866.10<sup>6</sup> t) de **bois de chauffage**, 1 341.10<sup>6</sup> m<sup>3</sup> (978.10<sup>6</sup> t) de **bois d'œuvre et d'industrie** (*bois rond industriel*).

Dans le bois de chauffage est inclus le *charbon de bois*. Le bois rond industriel comprend, après *usinage* :

Tableau 5.10 - Production mondiale (millions de m<sup>3</sup> ou millions de tonnes) de bois, panneaux, pâte à bois, papiers et cartons en 1976  
(F.A.O. Annuaire des Produits forestiers, 1978)

Catégories	Europe	U.R.S.S.	Amérique du Nord et Centrale	Amérique du Sud	Afrique	Asie	Région du Pacifique	Total mondial	
	10 <sup>6</sup> t	10 <sup>6</sup> t	10 <sup>6</sup> t	10 <sup>6</sup> t	10 <sup>6</sup> t	10 <sup>6</sup> t	10 <sup>6</sup> t	10 <sup>6</sup> m <sup>3</sup>	10 <sup>6</sup> t
<b>Bois rond (= total bois brut)</b>									
Feuillus . . . . .	82,4	49,7	97,6	165,8	253,0	461,4	14,4	1 405,6	1 124,5
Résineux . . . . .	142,0	225,8	277,0	21,0	9,2	99,8	8,4	1 118,7	783,1
								2 524,3	1 907,6
<b>Bois de chauffage et de carbonisation</b>									
Feuillus . . . . .	24,1	21,1	28,8	133,7	208,7	337,4	4,6	1 011,2	753,4
Résineux . . . . .	5,9	33,4	7,6	9,6	3,3	48,1	0,1	173,0	108,1
								1 184,2	866,5
<b>Bois d'œuvre et d'industrie</b>									
Feuillus . . . . .	56,7	27,2	66,9	23,2	30,4	101,6	9,5	394,4	315,5
Résineux . . . . .	135,4	188,3	268,2	10,3	5,6	45,9	8,3	945,7	662,0
								1 340,1	977,5
<b>Bois de sciage</b>									
Feuillus . . . . .	26,0	18,7	32,2	15,0	14,0	68,6	6,1	225,9	180,7
Résineux . . . . .	76,7	101,0	181,7	6,7	3,0	29,5	5,4	576,9	403,8
<b>Panneaux</b>									
Contreplaqués . . . . .	2,4	1,4	12,6	0,5	0,3	7,7	0,07	38,6	25,1
de particules . . . . .	13,7	2,7	4,0	0,5	0,2	0,8	0,4	34,6	22,5
de fibres . . . . .	3,1	1,2	3,3	0,45	0,11	0,9	0,1	15,2	9,2
<b>Pâtes de bois</b>									
Mécaniques . . . . .	8,0	1,8	10,8	0,3	0,2	2,4	0,7		24,2
Chimiques . . . . .	19,7	6,3	48,3	2,1	0,8	9,7	1,0		88,0
<b>Papiers et cartons</b>									
Papier journal . . . . .	5,0	1,4	11,1	0,3	0,2	3,8	0,5		22,2
Papier d'impression . . . . .	12,1	1,2	16,4	0,8	0,2	6,0	0,2		36,8
Cartons d'emballage . . . . .	16,3	—	22,1	1,4	0,07	8,1	0,9		48,8
Autres cartons et papiers . . . . .	10,1	6,4	17,3	1,2	0,7	7,0	0,2		42,9

- Les *grumes de sciage* (inclus traverses de chemins de fer) et de *placage* (déroulage ou tranchage, pour *contreplaqués*).
- Les *bois de mine*.
- Les *bois de trituration* : copeaux, plaquettes, particules ou déchets, utilisés pour la fabrication des pâtes de bois, des panneaux de particules ou de fibres. Les pâtes de bois sont mécaniques, chimiques (au sulfate, à la soude ou au bisulfate) ou mi-chimiques. Elles servent à fabriquer papiers et cartons, parmi lesquels ceux d'*emballage*, sulfurisés pour résister à l'huile, à la graisse et à l'eau, ont pris une importance considérable.

On voit qu'il y a un gaspillage énorme de matière organique (50 % de déchets).

La demande augmente considérablement d'année en année (surtout en papiers, cartons et panneaux). De 1961 à 1976, l'augmentation du volume de bois consommé à des fins industrielles, due surtout à une demande accrue en papier, cartons et panneaux à base de bois, a été de 35 %.

Ainsi, du point de vue de l'économie humaine, la production cellulosique des forêts reste à l'avant-plan.

### 3) La chimie du bois (sylvichimie)

La *combustion du bois* en vase clos produit le charbon de bois.

La *distillation du bois* donne naissance à un très grand nombre de produits : méthanol, acétone, goudrons, acide acétique, etc... La distillation des résines (Conifères) donne la térébenthine, produit intervenant dans la fabrication des peintures et vernis.

La *fabrication du papier* à partir de la *pâte de bois* a modifié considérablement la vie intellectuelle et économique du monde. Avant le règne de la pâte de bois, livres et journaux étaient tirés seulement à quelques milliers d'exemplaires. Ils le sont aujourd'hui à des centaines de milliers, voire des millions. C'est dire le rôle principal que joue aujourd'hui le bois dans la diffusion des connaissances et de l'information. Une tonne de bois donne environ une demi-tonne de pâte. Les pâtes mécaniques sont principalement utilisées pour la fabrication du papier journal. Les pâtes chimiques servent à la fabrication du papier d'écriture, des textiles artificiels (rayonne, soie à l'acétate) et des matières plastiques (cellophane, pellicules photographiques, vernis, etc.). D'après GLESINGER, un hectare de forêt produisant de 3 à 5 tonnes de fibres par an, produirait l'équivalent de la production annuelle de 5 hectares de coton.

C'est surtout en Amérique du Nord et en Europe que l'on fabrique des pâtes de bois (deux fois plus en Amérique du Nord qu'en Europe). Les journaux absorbent un tiers de la fabrication de pâte de bois. En Suède, la consommation annuelle du papier par

habitant est passée de 31 à 52 kg de 1940 à 1952 et aux U.S.A. de 100 à 165 kg. En 1930, on évaluait la production de papier à 20.10<sup>6</sup> tonnes, en 1968, à 42.10<sup>6</sup> tonnes. Les 7 éditions journalières du « Soir » de Bruxelles consomment 50 tonnes de papier par jour, soit près de 16 000 tonnes par an — c'est-à-dire la production annuelle en bois d'environ 20 km<sup>2</sup> de forêt.

La production forestière est en réalité extrêmement diversifiée ; les organes ligneux des arbres sont formés de deux composants principaux : le bois et l'écorce (10-15 % du bois).

Le bois peut être séparé en deux fractions : les fibres et les extraits ; les fibres sont faites de polymères à poids moléculaire élevé : cellulose, héli-cellulose et lignine ; la lignine dissoute est le principal sous-produit de l'industrie du papier. Les extraits comportent des substances organiques à plus petite molécule, solubles dans les solvants organiques neutres ou dans l'eau (de quelques à 35 % de la masse du bois), les produits les plus utilisés sont les polyterpènes du type térébenthine et rosine provenant des Conifères les plus variés (ANDERSON, 1967).

L'écorce peut être désintégrée mécaniquement en fibres, liège et poudre amorphe ; le liège, en dehors de ses propriétés particulières (imputrescible, imperméable, thermoplastique) est particulièrement riche en produits extractifs.

Les résines, gommés résinées, oléorésines sont innombrables ; leur composition qualitative et quantitative est caractéristique pour chaque espèce [MIROV (1961) l'a observé sur 92 espèces de *Pinus*] et peut aussi varier avec les conditions de l'environnement.

Des recherches récentes sur l'utilisation de la lignine (déchet de l'industrie de la pâte à papier) ont montré que des phénols de poids moléculaire peu élevé peuvent être obtenus par cracking ; les groupes méthyle (-CH<sub>3</sub>), très abondants, peuvent être séparés et combinés avec du soufre pour produire du diméthylsulfoxyde (DMSO), solvant exceptionnel dans lequel des réactions peuvent s'effectuer des milliers de fois plus vite que dans l'eau et qui a été décrit comme une des substances chimiques appelées à susciter le plus de recherches au cours de ce siècle (SEIDEL, 1967).

### 4) L'avenir du bois

Pour GLESINGER, l'avenir de l'humanité est, dans l'« intégration de l'industrie forestière », c'est-à-dire la gestion rationnelle des forêts et l'exploitation industrielle de celles-ci. Cette « intégration » impliquerait :

1. L'aménagement des forêts sauvages, qui représentent au moins la moitié des forêts du monde.
2. Le reboisement des terres rendues non productrices par le fait de l'homme.



3. La lutte contre le gaspillage énorme du bois, 75 % de la production du bois sont perdus, alors que les besoins croissants du monde en cellulose entraînent de véritables dévastations de forêts. Dans une économie forestière intégrée, les déchets du bois d'œuvre seraient convertis en pâte de bois, les liqueurs résiduelles de ces pâtes, au lieu de polluer les rivières, fourniraient des fourrages celluloses, des sucres comestibles, de l'alcool de consommation et industriel, ou serviraient à la production massive de levures riches en protéines et vitamines.

Il convient d'ajouter à cela l'exploitation de potentialités sylvochimiques immenses. Les vues déjà anciennes de GLESINGER connaissent un regain d'actualité, à un moment où l'on parle de plus en plus de l'épuisement des ressources non renouvelables.

Le bois serait l'espoir de l'humanité de demain, parce qu'il constitue une réserve inépuisable d'hydrates de carbone, *parce que renouvelable*.

## 6. Les beautés naturelles.

### *Les paysages naturels, source de santé physique et morale*

Le patrimoine de beauté et de santé contenu dans la biosphère sera évoqué au chapitre de la Protection de la Nature et de la Conservation des ressources naturelles.

A titre documentaire, nous insérons ici quelques pages admirables que Lucien HAUMAN a consacrées à la beauté du règne végétal dans son « Éloge des plantes » paru en 1952 :

« Et j'en arrive au bienfait suprême, la Beauté, si abondante, diverse et multiple qu'on ne sait par où commencer son évocation.

Quand, sous nos climats maussades, l'hiver consent enfin à finir, ne voyons-nous pas, malgré le vent, le froid, la pluie et un soleil trop pâle encore, le printemps, lentement mais sûrement, dérouler ses sortilèges, avec cette troublante indifférence aux événements souvent affreux de l'histoire contemporaine : l'herbe reverdit, les buissons et les arbres en un ordre immuable éclosent leurs bourgeons, les fleurs sorties de terre ou suspendues aux branches, déploient leurs corolles. Même en ces déserts de pierre que sont les villes, on en subit l'irrésistible charme ; mais si l'on s'échappe vers les champs et les bois, il y a dans ce renouveau, pour connu qu'il soit, un tel foisonnement de beauté que, pour des yeux sensibles, c'est une ivresse : coteaux constellés de jonquilles sous un ciel froid de mars, violettes sous la haie que l'on retrouve au même endroit, fidèlement chaque année, primevères, cardamines et populages dans les prés, véroniques et stellaires égayant les bords des plus tristes chemins, anémones déployant des voies

lactées dans la forêt, sous les arbres qui dorment encore, remplacées bientôt, sous la soie translucide des feuillages tout neufs, par le voile bleu des endymions, léger comme une gaze. Et, cependant, c'est la gloire épanouie des vergers (« Vergers au mois de mai, beaux comme un paradis »), qui par leur « neige odorante », par l'éblouissement de leur floraison, préludent aux délices des fruits. Et puis viendront les aubépines, les genêts, les églantiers, couronnées aux mille joyaux de la jeunesse de l'année.

Faut-il dire encore le charme des jardins ? Est-il beauté plus certaine, plus concentrée aussi que celle d'un beau jardin, et luxe plus royal que cette réunion dans un étroit espace des plantes les plus diverses, venues des quatre coins du monde pour nous offrir, au long des semaines et des mois, leurs floraisons irréfutables.

Ainsi, partout où s'aventurent les pas ou la pensée, chaque fois que la terre est belle — et il y a « des endroits de la terre si beaux qu'on voudrait les presser contre son cœur », — ce sont les plantes qui lui confèrent sa beauté. Certes, il y a, sans trace végétale, les sommets glacés des montagnes se découpant sur un ciel bleu, les étendues de l'océan et du désert, avec leur horizon ténu, circulaire et lointain sur lequel la pensée s'hypnotise..., mais ce sont là des beautés presque tragiques, hostiles à la vie. Il faut les arbres, les buissons et les herbes pour adoucir, diversifier, harmoniser le paysage, dont la contemplation devient alors une joie et un bienfait. Et les peintres l'ont bien compris, depuis nos primitifs qui derrière leurs vierges et leurs calvaires, couchaient tout un pays planté comme... un grand parc.

Essayons maintenant, pour la mieux comprendre, d'analyser les éléments de cette beauté partout triomphante et partout honorée, compréhensible à tous, enfants et adultes, pauvres et riches, simples et raffinés, la seule peut-être, sur laquelle il n'y a pas de désaccord.

On y peut distinguer la couleur, les volumes et la ligne, les ensembles et le détail.

C'est à la couleur qu'on est, en général, le plus sensible. Sur le vert, dont le charme inépuisable a peut-être pour base sa bienfaisance et sa nécessité, sur le vert des feuillages se détache la gamme complète de tons vifs ou amortis, purs ou combinés des corolles, sans que jamais, par un inexplicable miracle, ils ne se heurtent ou ne se nuisent.

Les volumes eux, modèlent le paysage, ménagent les lumières et les ombres, donnent aux fruits leurs rondeurs inspiratrices de tant de natures mortes, et c'est à eux surtout que les grands arbres doivent leur aspect de puissance, leur souveraine majesté.

Mais c'est indiscutablement dans la ligne que triomphe la beauté végétale, et c'est à quoi la plupart des yeux semblent ne pas être sensibles... Et cependant,

est-il architecture humaine, régulière et symétrique, qui l'emporte sur celle de nos forêts, aux colonnes toujours inégales, aux voûtes faites de branches capricieusement tordues et ramifiées ».

« Et voici maintenant le dernier hommage : cette activité prodigieuse qui, puisant à pleines feuilles dans le rayonnement du soleil, construit et détruit sans trêve, laboure le sol, renouvelle l'atmosphère, peuple les eaux, couvre les continents de forêts et de prés, cette effarante jonglerie d'atomes et de molécules qui font tourner dans un cycle éternel, le carbone et l'azote, et dont résultent par dizaines de milliers, les produits de toutes sortes sur lesquels se sont moulées la vie des bêtes et l'industrie des hommes — et toute cette prolifération immense de formes toujours belles dans leur ensemble et dans leurs détails, tout cela, nuit et jour, se réalise *dans le plus absolu silence*.

Les plantes qui, mieux que nous, sont sensibles

à la lumière, à la chaleur, au contact, à la pesanteur, aux propriétés chimiques des corps, sont sourdes.

Le son, qui très tôt au cours de l'évolution, a pris dans la vie animale une si grande importance, et qui par la radio, le phono, la folie des concerts, bouleverse la vie humaine, n'existe pas pour elles. La musique la plus suave ou le bruit le plus discordant, laisse indifférente la plus sensible sensitive, dont un souffle fait se fermer la feuille. Étant sourdes elles sont muettes.

Certes, il y a les « murmures de la forêt », le bruit charmant des feuilles dans la brise, la plainte et les craquements tragiques des arbres dans la tempête, mais il faut à cela des forces étrangères dont la plante n'est pas responsable. Les plantes se taisent.

Belles, actives, bienfaisantes et muettes : est-il plus admirable éloge ? ».

## 5. La biosphère, source de dangers.

Il ne faut pas perdre de vue que si la terre est source de richesses pour l'homme, elle n'est pas sans présenter des dangers très divers. Nous ne dirons rien des accidents, des catastrophes naturelles : éruptions volcaniques (disparition de Pompéi), tremblements de terre, raz de marée (2.10<sup>6</sup> victimes au Pakistan en 1970), etc. Mais au niveau écologique aussi, la biosphère est source de nombreux dangers, aussi nombreux semble-t-il que les avantages qu'elle procure en d'autres circonstances.

### 1) Maladies infectieuses et parasitaires de l'homme

Il y a d'abord les maladies infectieuses, qui peuvent provoquer de véritables épidémies. Bien que en grande partie maîtrisées aujourd'hui par l'amélioration de l'hygiène et la découverte des sulfamidés et antibiotiques, un retour est à craindre par une sélection moderne de races résistantes de Bactéries, par l'apparition de Virus plus agressifs.

L'histoire de l'humanité a connu de nombreuses périodes « noires » provoquées par des « pandémies » telle celle de la peste noire qui de 1346 à 1353 fit 25 millions de victimes en Europe et 23 en Asie.

Aujourd'hui, plusieurs foyers d'infection subsistent, principalement dans les régions chaudes : la peste et le choléra sont endémiques en Inde ; la fièvre jaune en Amérique du Sud (moitié Nord) et en Afrique, le typhus en Afrique et en Amérique du Sud (partie Sud), la variole en Inde, Afrique, Amérique

du Sud (partie Nord), au Mexique ; la lèpre dans la Chine du Sud, l'Indochine, l'Inde, l'Afrique centrale, l'Amérique du Sud.

La tuberculose est encore très répandue.

Il y a aussi les maladies parasitaires, dont le paludisme (malaria) est la plus répandue : aujourd'hui, cette endémio-épidémie (due à un Protozoaire transmis par un Moustique) tue encore plus que la tuberculose et le cancer réunis.

De nombreux Vers parasitent l'homme et les Animaux qu'ils affaiblissent considérablement : Ver solitaire (*Tenia*) dans l'intestin humain ; *Ascaris* provoquant des hécatombes chez les animaux domestiques, etc.

### 2) Poisons naturels de l'homme La drogue

Il y a bien sûr les animaux venimeux (serpents), et les plantes vénéneuses dont certaines furent utilisées comme poison d'épreuve, de chasse, d'assassinat ; tout n'étant qu'une question de dose, de nombreuses plantes vénéneuses sont d'ailleurs utilisées aujourd'hui comme source de médicaments (Digitale, Belladone, Strychnos, etc...). Parfois, l'empoisonnement est accidentel (*Amanita phalloides*).

Il a pu se produire de véritables épidémies : tel est le cas de *Claviceps purpurea*, qui transforme les grains de Seigle parasités en « ergots » noirs bourrés d'alcoïdes ; depuis le moyen âge jusqu'au XVIII<sup>e</sup>

siècle, la consommation de pain fabriqué avec des farines « ergotées » provoquait des gangrènes, hémorragies, convulsions, délires, à allure épidémique (Feu de St-Antoine, mal des Ardents, etc.) ; à l'heure actuelle, l'ergotisme a disparu : les cultures de seigle destinées à la fabrication du pain sont protégées ; certaines sont volontairement et techniquement infestées par *Claviceps*, car certains des alcaloïdes (ergotamine) sont utilisés en thérapeutique.

*Claviceps* est cependant revenu tristement au premier plan de l'actualité : en préparant en 1938 un dérivé d'un des constituants fondamentaux de l'ergot, l'acide lysergique (de l'allemand : qui fait accoucher) le chimiste suisse HOFFMAN remarqua qu'il se trouvait dans un état inaccoutumé d'euphorie et découvrit ainsi accidentellement les propriétés hallucinogènes du LSD 25 (diéthylamide de l'acide lysergique (fig. 6.4). Ces propriétés furent cependant maintenues secrètes pendant la guerre de peur de leur utilisation à des fins belliqueuses (brouillard de LSD).

L'usage et l'abus de LSD se sont néanmoins propagés, en particulier dans les milieux de jeunes aux U.S.A. et dans une moindre mesure en Europe. Le LSD est la drogue « psychédélique » par excellence, libérant l'esprit et emportant l'individu dans un « grand voyage » au milieu de visions colorées les plus étranges. Heureusement, une puissante campagne démasquant les graves dangers du LSD (suicide, crimes, altérations chromosomiques) a déjà provoqué une baisse sensible de l'usage de cette « drogue ».

Nous entrons ainsi dans le monde des poisons dont l'importance est considérable parce qu'ils sont absorbés pour le « bien-être » qu'ils procurent : il y a d'abord les deux grands, les plus consommés et considérés par beaucoup comme des *excitants* peu dangereux ! Le *tabac* (dont la fumée peut causer le cancer du poumon) ; l'*alcool* dont l'usage abusif (alcoolisme) est encore responsable de nombreuses morts en Europe occidentale (31,7 % en France en 1964).

Il y a aussi un ensemble assez considérable de drogues végétales, *stupéfiants* et *hallucinogènes*. L'utilisation par l'homme de « plantes magiques » (Pavot, Chanvre) remonte à la plus haute antiquité ; il semble toutefois que leur usage à l'origine était essentiellement réservé à des fins médicales (analgésiques), rituelles ou religieuses. Ces « plantes magiques », agissant sur le système nerveux central, provoquent des effets psychotropes, développant des sentiments d'euphorie et de satisfaction temporaire, fournissant à l'individu un moyen facile de se soustraire aux grands problèmes de l'existence. Il y a malheureusement des phénomènes d'accoutumance, qui aboutissent à une ingestion de quantités toxiques de la drogue.

Les principales de ces drogues sont :

1. **Le chanvre indien** (*Cannabis sativa* var. *indica*)

utilisé sous les noms les plus divers (bhang en Inde, hachisch au Moyen-Orient, kif au Maroc, marijuana aux U.S.A., etc...). Les substances responsables de l'action « psychotrope » du Chanvre sont contenues dans une résine particulièrement abondante des inflorescences femelles. La consommation de quantités importantes de Chanvre indien sous forme de cigarettes, provoque des sentiments d'ivresse et d'euphorie, mais peut aussi déclencher des réactions violentes : le mot assassin dérive de l'arabe hashischin, désignant des individus fortement drogués par le chanvre (hachisch) et tueurs professionnels.

2. **L'opium et ses dérivés** sont extraits, sous forme de latex, de la capsule non mûre d'une espèce asiatique de Pavot (*Papaver somniferum*). Des nombreux alcaloïdes de l'opium, le principal est la *morphine*, dépresseur par excellence du système nerveux central. La morphine et son dérivé diacétylé, l'*héroïne*, utilisés comme stupéfiants, entraînent l'anéantissement tant physique que moral de l'individu qui les utilise. Moins toxique que les alcaloïdes qui en dérivent, l'opium à fumer (chandoo) cause néanmoins des ravages importants, chez les individus mal nourris ou de constitution peu résistante (en 1906 la Chine impériale comptait plusieurs millions d'intoxiqués).

3. **La cocaïne**. Les indigènes des plateaux Andins de Bolivie et du Pérou ne résistent à leurs piètres conditions de vie (insuffisance alimentaire, froid, fatigue) que grâce à la mastication de feuilles de coca (*Erythroxylon coca*) qui contiennent des excitants (cocaïne) dont l'abus peut entraîner une forte altération des facultés intellectuelles.

Une véritable épidémie de cocaïnomanie a déferlé sur le monde vers 1910 (5 à 6 millions d'intoxiqués). A partir de 1930, la cocaïne a été éclipsée par l'héroïne, beaucoup plus toxique.

4. **Les substances hallucinogènes** produisent de l'euphorie accompagnée de visions colorées, et nous avons vu, au § précédent, le cas du LSD.

Les vertus hallucinogènes d'un Cactus mexicain (*Lophophora williamsii*) étaient déjà connues des Aztèques et font encore aujourd'hui l'objet de pèlerinages et d'incantations religieuses au dieu du feu. La mescaline est la responsable de ces propriétés.

Toujours au Mexique, certains champignons, *Psilocybe mexicana* en particulier, étaient déjà connus des prêtres Maya et utilisés dans des cérémonies religieuses. Les substances responsables du pouvoir hallucinogène sont la psilocybine et la psilocine, chimiquement voisines de la bufoténine du venin du Crapeau, autre substance naturelle hallucinogène. La bufoténine se retrouve chez l'Amanite tue-mouches (*Amanita muscaria*) qui fut le principal hallucinogène des Européens (tribus primitives de la taïga) et qui était le flugsvamp des Vikings.

### 3) Destruction des plantes alimentaires et des animaux domestiques par des parasites Les grandes famines

C'est un des plus grands dangers que court l'humanité, et, à propos de la Révolution verte, nous dirons quelques mots des invasions de *rouilles* destructrices de récoltes de céréales.

Nous n'envisagerons ici qu'un seul cas, d'ailleurs historique.

La pomme de terre, introduite en Irlande au XVI<sup>e</sup> siècle, y devint rapidement l'aliment de base d'une population paysanne pauvre et pressurée par les propriétaires terriens anglais. Cela alla « bien » jusqu'en 1845, où les champs de pommes de terre furent envahis par le Champignon parasite *Phytophthora infestans* ; en 1845, les Irlandais mangèrent leurs réserves ; en 1846 et plus tard, plus d'un million moururent de famine, et un autre million s'efforça d'émigrer au Canada et aux U.S.A. De 1841 à 1911, la population de l'Irlande passa de 8 175 000 habitants à 4 400 000.

Un tel désastre est dû au fait impardonnable de baser l'alimentation d'une population sur la culture d'une seule espèce. Il montre une fois de plus, la nécessité de la diversité.

Il est important que les pays en voie de développement ne suivent pas l'exemple de l'Irlande.

### 4) Denrées alimentaires rendues toxiques

a) Les denrées alimentaires naturelles ne sont pas sans danger : les huiles essentielles (celles de Citron par exemple) peuvent se révéler cancérigènes ; le Chou peut donner le goître ; divers organes végétaux (amandes, manioc) contiennent de l'acide cyanhydrique. On a observé des cancers de la vessie chez le Rat et le bétail ayant ingéré de la Fougère impériale.

La toxicité peut provenir du mode de préparation de l'aliment, ou d'une mauvaise technique de conservation : le thon fumé peut contenir jusque 4 600 ppm d'histamine et produire des chocs anaphylactiques ; le camembert contient jusque 1 000 ppm de thyramine toxique. Un steak grillé sur feu de bois peut contenir la même quantité de benzopyrène cancérigène que la fumée de 700 cigarettes.

Des arachides mal séchées contiennent une mycotoxine cancérigène l'*aflatoxine*, qui, en Afrique, affecte certaines populations bantoues.

Des conserves insuffisamment stérilisées peuvent s'infester de botulines, toxines dues à l'intervention d'un *Clostridium*.

Il convient de considérer plutôt comme des pollutions tous les cas de contamination des aliments

par l'adjonction d'*additifs*, substances chimiques qui peuvent être dangereuses, mais qui servent à assurer une meilleure conservation, coloration et odeur.

### 5) Maladies provoquées par certaines anomalies de l'environnement, spécialement biogéochimiques. Cancer et sol (VOISIN 1959, SCHÜTTE 1964)

La composition chimique des plantes alimentaires peut être fortement modifiée par celle du sol où elles poussent ; la modification peut se faire dans un sens défavorable à la santé des consommateurs.

Le cas le plus simple est l'accumulation d'un métal toxique le long d'une chaîne trophique. Le problème du Sélénium (Se), qui remonte à l'antiquité, est aujourd'hui débrouillé : dans certaines régions du globe (U.S.A., Asie centrale), les roches-mères contiennent un peu plus de Se que la normale ; ramené en surface par la chute d'organes aériens d'espèces qui le concentrent (« concentrateurs »), Se se mêle au sol ; certaines plantes de prairies ou de cultures l'absorbent dans leurs feuilles et l'y transforment en matières toxiques pour les animaux et hommes consommateurs, qui sont dès lors atteints de Sélénioses diverses.

Des phénomènes analogues sont produits par des carences, dans le sol et les plantes, de certains éléments chimiques nécessaires aux animaux et à l'homme : une carence en Cobalt (constituant de la vitamine B<sub>12</sub>) des Graminées des prairies provoque le rachitisme du bétail.

Le cas le plus spectaculaire est celui du goître. Dans de nombreux cas cette maladie résulte d'une carence en Iode, c'est pourquoi elle se rencontre fréquemment dans les régions éloignées de la mer. La nature de la roche-mère semble également jouer un rôle dans l'étiologie de cette maladie ; elle ne semble associée, ni aux sols crayeux, ni aux roches éruptives ; par contre, elle semble favorisée par les calcaires carbonifères et les roches dolomitiques. Le goître frappe autant l'homme que l'animal ; avant l'administration de nourriture artificiellement enrichie en iode, un million de cochons mouraient chaque année dans le Montana (U.S.A., « Goiter belt »).

En U.R.S.S., KOWALSKII a montré qu'un excès de Mo par rapport à Cu dans le sol augmente la teneur en Mo chez l'homme, ce qui provoque un **podagrisme endémique** (goutte) dans les régions concernées.

Le rapport Calcium/Strontium influence la croissance en longueur des os ; KOWALSKII a montré que le **nanisme endémique** dans certaines populations de l'U.R.S.S. était dû à une trop forte proportion de Sr dans les sols, et de là, dans l'alimentation.

Des enquêtes, menées en Europe occidentale

(Angleterre, Normandie, Pays de Galles, Pays-Bas) dès 1868 (HAVILAND) ont mis en évidence une relation positive entre la mortalité par cancer gastrique et la teneur en matière organique des sols cultivés (LEGON 1951, TROMP et DIEHL 1954) ; cette teneur est particulièrement élevée dans des zones tourbeuses, et dans des vallées à sols argileux lourds : « Vallées du Cancer ». Ces sols sont carencés en Cu assimilable par les plantes, et contiennent par contre un excès de Zn, Co, et Cr. Divers auteurs voient dans ce mauvais balancement, répercuté dans l'alimentation, la cause d'un excès de cancers gastriques.

De telles études épidémiologiques n'ont guère été prises en considération jusqu'ici. Mais récemment, le problème a été repris sur une vaste échelle lorsqu'il fut établi que certaines formes du cancer de l'œsophage sont liées à certaines régions du globe.

Ainsi, dans le Nord de la Chine, il est étonnant de constater que les taux élevés du cancer de l'œsophage sont liés aux régions de culture du Coton. Généralement, les taux des cancers dans les zones les plus atteintes est de 100 à 200 fois plus élevé que dans les zones les moins atteintes, et des différences très importantes peuvent s'observer sur des distances très courtes.

Ainsi, le cancer de l'œsophage est une sorte de « cobaye » pour l'étude des rapports entre la maladie et un environnement déterminé (le système alimentaire est probablement très important).

C'est pourquoi de nombreuses recherches sont en cours dans la « ceinture du cancer de l'œsophage »

en Afrique et en Asie. KMET et MAHBOUBI (1972) ont constaté que le long du littoral de la Caspienne, en Iran, un taux extraordinairement élevé du cancer de l'œsophage (1,1 pour 1 000 chez les hommes, 1,7 pour 1 000 chez les femmes) affecte la population *turcomane* établie dans le coin N.E. de la région, qui est semi-désertique avec prédominance de sols salés à pH très élevé (abaissant fortement la disponibilité en Fe, M, B, Cu et Zn), portant des végétations halophytiques et des steppes à *Artemisia* et *Astragalus* ; l'alimentation est déficiente en protéines animales, Vitamine A, Riboflavine et Vitamine C.

Les zones à taux les plus bas correspondent au contraire à une forte pluviosité lessivant les sols, avec comme conséquence un autre type d'agriculture, et une alimentation plus riche.

On peut mettre ces observations en rapport avec celles qui sont faites dans le Transkei, en Afrique du Sud, où une forte épidémie du cancer de l'œsophage s'est développée au sein de la population Bantoue, à la suite d'une violente érosion récente des sols, et d'un changement du régime alimentaire dans un sens plus végétarien (OETTLER 1967, BURRELL et al. 1966).

Ce volet moderne de l'écologie, que l'on peut appeler *épidémiologie biogéochimique*, s'étend à des problèmes où la technologie intervient, par exemple l'addition d'engrais chimiques. Ainsi l'addition en excès de nitrates à un sol carencé en Molybdène peut aboutir, vu le mauvais fonctionnement du métabolisme de N dans la plante, à l'accumulation de nitrosamines cancérigènes.

## 6. L'homme et ses besoins alimentaires. La faim du monde.

### 1. L'homme et ses besoins alimentaires

L'homme a besoin de nourriture pour édifier sa propre substance et pour compenser la perte d'énergie qu'il subit lors de son métabolisme et particulièrement lorsqu'il fait des mouvements et travaille manuellement.

Il faut plus de nourriture par temps froid. Il en faut plus pour ceux qui fournissent un travail physique intense.

L'énergie dépensée se mesure en calories ; il faut, par jour :

2 500-3 000 kilocalories pour un homme faisant un travail léger.

3 000-3 500 kilocalories pour un homme faisant un travail moyen.

3 500-5 000 kilocalories pour un homme faisant un travail lourd ;  
soit par an, respectivement  $10^6$ ,  $1,2 \cdot 10^6$  et  $1,5 \cdot 10^6$  kilocalories.

L'âge et le sexe interviennent également. Les besoins des garçons de 1 à 19 ans s'élèvent, avec l'âge, de 1 090 à 3 670 kilocalories ; ceux des filles sont moins élevés. Les vieillards n'ont besoin que de 1 800 kilocalories.

*L'homme de référence* a 25 ans, pèse 65 kilos, est en bonne santé, vit dans un climat tempéré et fournit un travail moyen ; ses besoins sont estimés à 3 000 kilocalories par jour.

*La femme de référence* a 25 ans, pèse 55 kilos, est en bonne santé, vit avec l'homme de référence, se consacre au ménage ou à un travail léger. Ses besoins sont de 2 490 kilocalories par jour.

Les femmes qui allaitent ont besoin d'un supplément de 1 000 kilocalories par jour.

Les hommes qui habitent les régions chaudes ont des besoins en calories plus faibles que ceux qui habitent les régions tempérées ou froides.

En faisant la moyenne de toutes ces situations alimentaires différentes, on obtient *la ration quotidienne de l'homme moyen*, qui doit se situer entre 2 200 et 2 600 kilocalories, pour être suffisante sans être extraordinairement bonne. On peut l'estimer à 2 400 kilocalories par jour, ce qui est probablement fort modéré et un minimum pour un rendement physique, intellectuel et moral efficace.

Il n'y a pas seulement un problème de quantité des aliments, mais un problème de qualité. Il faut particulièrement qu'il y ait, dans la ration des hommes, assez d'azote fourni sous forme de protides ; il existe en effet un certain nombre de molécules que l'organisme humain est incapable de fabriquer, et qu'il doit pouvoir trouver toutes faites ; c'est le cas de 10 acides aminés, appelés pour cela « indispensables », qui doivent être présents dans les aliments ; ce sont : thréonine, valine, leucine, isoleucine, méthionine, lysine, arginine, phénylalanine, histidine, tryptophane.

L'équilibre azoté n'est possible que si l'alimentation apporte, outre ces acides aminés indispensables, assez d'azote pour que l'organisme puisse synthétiser les autres acides aminés. Mais il faut aussi que les acides aminés soient fournis dans une proportion qui permette de couvrir les besoins de l'organisme. La *valeur biologique* d'une protéine dépend de sa teneur en acides aminés indispensables, des proportions existant entre ceux-ci, et de la concentration de celui dont le taux est le plus bas par rapport aux exigences de l'organisme. On comprend aisément qu'à cause du très grand écart systématique, les protéines végétales ont, pour l'homme, une valeur biologique moindre que les protéines animales : c'est ainsi que la farine de Blé et celle de Maïs ne contiennent pas assez de lysine, le Riz et le Sorgho pas assez de tryptophane, le Manioc pas assez de méthionine ; la farine de Soya est le seul aliment végétal qui présente une équilibration assez bonne de ces acides aminés indispensables.

Ceci ne veut pas dire que tous les aliments d'origine animale soient complets sous ce rapport ; cependant, les tout bons aliments de référence sont les œufs, le lait (nourrissons), et la viande. La meilleure solution pour l'homme est un *mélange de protéines de sources animale et végétale*.

En réalité, il faut, pour l'individu moyen, un minimum de 53 g protéines/jour/personne ; parmi ces protéines, 20 g de *protéines animales paraissent nécessaires*. Il faut en fait 41 g/jour de protéines-œuf.

Il y a aussi des acides gras indispensables (rendant préférable une alimentation lipidique mixte) ; il y a surtout les vitamines et certaines substances minérales, qui doivent être fournies en quantités suffisantes : principalement acide ascorbique (vitamine C), thiamine (vitamine B1), riboflavine (vitamine B6), niacine (acide nicotinique), calcium, phosphore, fer et iode.

Lorsqu'un ou plusieurs de ces éléments indispensables manquent dans la ration, il y a *malnutrition* (fig. 5.10), que l'on ne doit pas confondre avec la *sous-nutrition* résultant d'un manque de calories.

## 2. La faim dans le monde

1. Prenons le cas de la population mondiale en 1977. Elle s'élève à  $4,1 \cdot 10^9$  hommes. Leurs besoins en calories se montent à :  $4,1 \cdot 10^9 \times 2\,400 \times 365 = 3,6 \cdot 10^{15}$  kilocalories.

Tableau 5.11 - Disponibilités et besoins en calories suivant les régions (par habitant et par jour) SUKHATME (1961)

Région	Disponibilités en calories	Besoins en calories	Disponibilités en calories en % des besoins
Extrême-Orient . . . . .	2 050	2 300	89
Proche-Orient . . . . .	2 450	2 400	102
Afrique . . . . .	2 350	2 400	98
Amérique latine . . . . .	2 450	2 400	102
Europe . . . . .	3 000	2 600	115
Amérique du Nord . . . . .	3 100	2 600	119
Océanie . . . . .	3 250	2 600	125
Groupe I . . . . .	2 150	2 300	93
Groupe II . . . . .	3 050	2 600	117
Monde . . . . .	2 400	2 400	100

Ceci correspond en gros aux  $3,6 \cdot 10^{15}$  kilocalories offertes par la biosphère.

C'est-à-dire que la production actuelle de la biosphère, à condition d'être également répartie et *équitablement distribuée*, conviendrait pour nourrir les hommes. Mais pour des raisons économiques et sociales souvent insurmontables, la distribution de ces calories au sein du peuple des hommes est extrêmement inégale.

Le tableau 5.11, emprunté à SUKHATME, en fait foi. En 1960, les habitants des régions développées (Europe, Amérique du Nord, Rio de la Plata et Océanie) consomment 3 050 kilocalories d'aliments par jour, alors que ceux des régions sous-développées (Extrême-Orient, Proche-Orient, Afrique et Amérique latine) n'en consomment que 2 150.

2. Les besoins annuels minima de la population des hommes en protéines sont de  $53 \times 4,1 \cdot 10^9 \times 365$  g, soit  $79,3 \cdot 10^6$  t de protéines par an, dont 29,9 t d'origine animale.

Ces besoins paraissent pouvoir être couverts par les  $127 \cdot 10^6$  t (dont 37 t d'origine animale) produits par la biosphère. Cependant, plus encore que la distribution des calories, celle des protéines, surtout animales, est d'une inégalité criante : un habitant des pays développés mange en moyenne 90 g de protéines par jour, dont 44 g de protéines animales ; un habitant des pays en voie de développement mange en moyenne 58 g de protéines par jour, dont seulement 9 g de protéines animales.

3. Ce qui vient d'être dit ci-dessus pourrait signifier que :

1. *La moitié à deux tiers* de la population des hommes sont *bien nourris*, couvrant leurs besoins énergétiques à un niveau compatible avec les dépenses physiologiques requises pour une existence active et efficace.

2. *Le tiers à la moitié* des hommes sont *sous-nourris* ou *mal nourris*.

C'est peut-être présenter la situation sous un jour trop sombre ; une estimation modérée permet toutefois de penser que 10 % des hommes sont *sous-nourris*, n'arrivant pas à se procurer une ration journalière de 2 400 kilocalories ; près du tiers sont *mal nourris* ; leur régime, centré sur une production essentiellement végétale, est trop uniforme, mal équilibré,

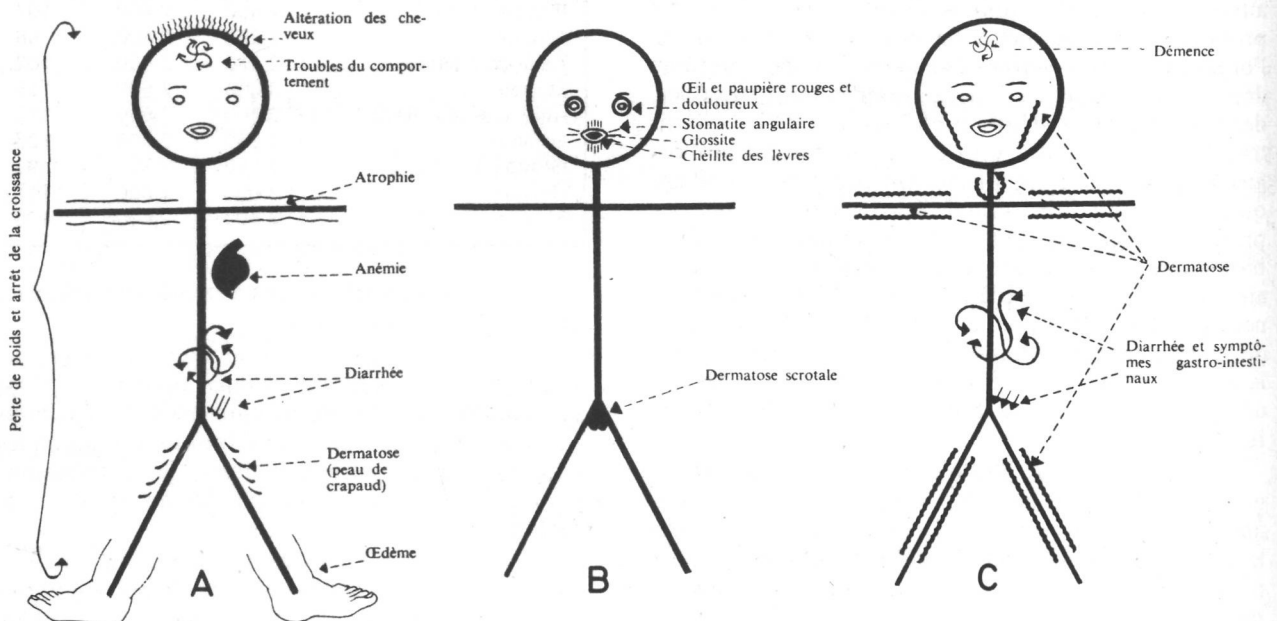
et peu favorable à des activités physiologiques efficaces ; si les mal-nourris ne paraissent pas toujours souffrir de la faim, ils n'en mènent pas moins une vie apathique, dépourvue des activités indispensables au développement économique et social de la société dont ils font partie.

La **malnutrition** joue un rôle néfaste important et irréparable chez les enfants, et aussi bien dans leur développement mental que physique : dans une étude menée sur plusieurs années au Mexique, il fut montré que des enfants sévèrement sous-nourris avant l'âge de 5 ans ont en moyenne un Q.I. (quotient d'intelligence) de 13 points inférieur à celui d'enfants nourris normalement ; il n'y a aucun moyen de combler ce déficit par la suite.

Il faut aussi tenir compte du fait qu'il y a des années maigres où des *adversités climatiques* produisent une baisse considérable des rendements, qui s'accompagne, dans certaines régions où la productivité est déjà faible d'avance, de *famines chroniques*.

4. Il est un autre point sur lequel il est nécessaire d'insister ; comme nous l'avons vu à diverses reprises, la transformation de la matière végétale en matière animale se fait avec un mauvais rendement ; ceci peut s'exprimer de façon très modérée (rendement d'env. 15 %) en disant qu'une calorie animale résulte de la consommation et de la transformation de 7 calories végétales.

Il convient dès lors de remarquer que la ration d'un homme bien alimenté qui consomme, par exemple, 2 000 kilocalories de produits végétaux et



**Fig. 5.9** Symptômes de diverses carences alimentaires en Afrique (d'après Latham, 1970, F.A.O.).

- A. Malnutrition protéique : kwashiorkor.  
 B. Carence en vitamine B2 (riboflavine).  
 C. Carence en vitamine PP : pellagre.



# NOURRITURE ET POPULATION

Répartition de la population dans le monde d'après la consommation quotidienne de calories

Etendue du pays par rapport à la population

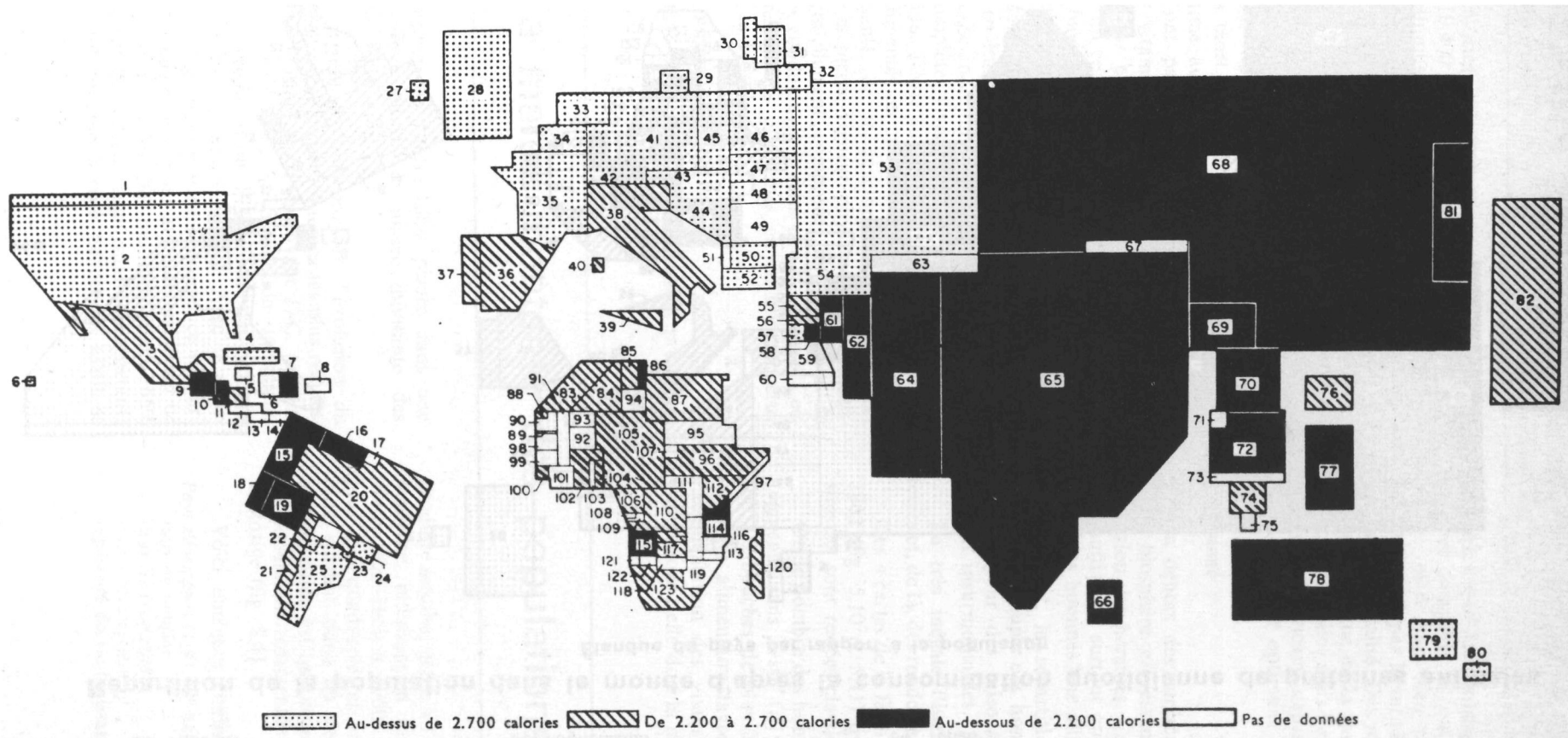


Fig. 5.10 et 5.11 Cartes FAO reprises dans le Courrier de l'UNESCO de juillet août 1962.

- |                           |                            |                                 |                            |
|---------------------------|----------------------------|---------------------------------|----------------------------|
| 1. Canada                 | 33. Pays-Bas               | 64. Pakistan                    | 95. Soudan                 |
| 2. États-Unis             | 34. Belgique               | 65. Inde                        | 96. Éthiopie               |
| 3. Mexique                | 35. France                 | 66. Ceylan                      | 97. Somalies               |
| 4. Cuba                   | 36. Espagne                | 67. Népal                       | 98. Guinée                 |
| 5. Jamaïque               | 37. Portugal               | 68. Chine continentale          | 99. Sierra Leone           |
| 6. Haïti                  | 38. Italie                 | 69. Birmanie                    | 100. Libéria               |
| 7. République Dominicaine | 39. Sicile                 | 70. Thaïlande                   | 101. Côte d'Ivoire         |
| 8. Porto Rico             | 40. Sardaigne              | 71. Laos                        | 102. Ghana                 |
| 9. Guatemala              | 41. Rép. Fédérale d'Allem. | 72. Viet-Nam (et Nord Viet-Nam) | 103. Togo                  |
| 10. Salvador              | 42. Suisse                 | 73. Cambodge                    | 104. Dahomey               |
| 11. Honduras              | 43. Autriche               | 74. Fédération de Malaisie      | 105. Nigéria               |
| 12. Nicaragua             | 44. Yougoslavie            | 75. Singapour                   | 106. Cameroun              |
| 13. Costa Rica            | 45. Allemagne Orientale    | 76. Chine (Formose)             | 107. Rép. Centre Africaine |
| 14. Panama                | 46. Pologne                | 77. Philippines                 | 108. Gabon                 |
| 15. Colombie              | 47. Tchécoslovaquie        | 78. Indonésie                   | 109. Congro-Brazzaville    |
| 16. Venezuela             |                            |                                 | 110. Zaïre                 |



17. Guyane
18. Équateur
19. Pérou
20. Brésil
21. Chili
22. Bolivie
23. Paraguay
24. Uruguay
25. Argentine
26. Hawaï
27. Irlande
28. Grande-Bretagne
29. Danemark
30. Norvège
31. Suède
32. Finlande

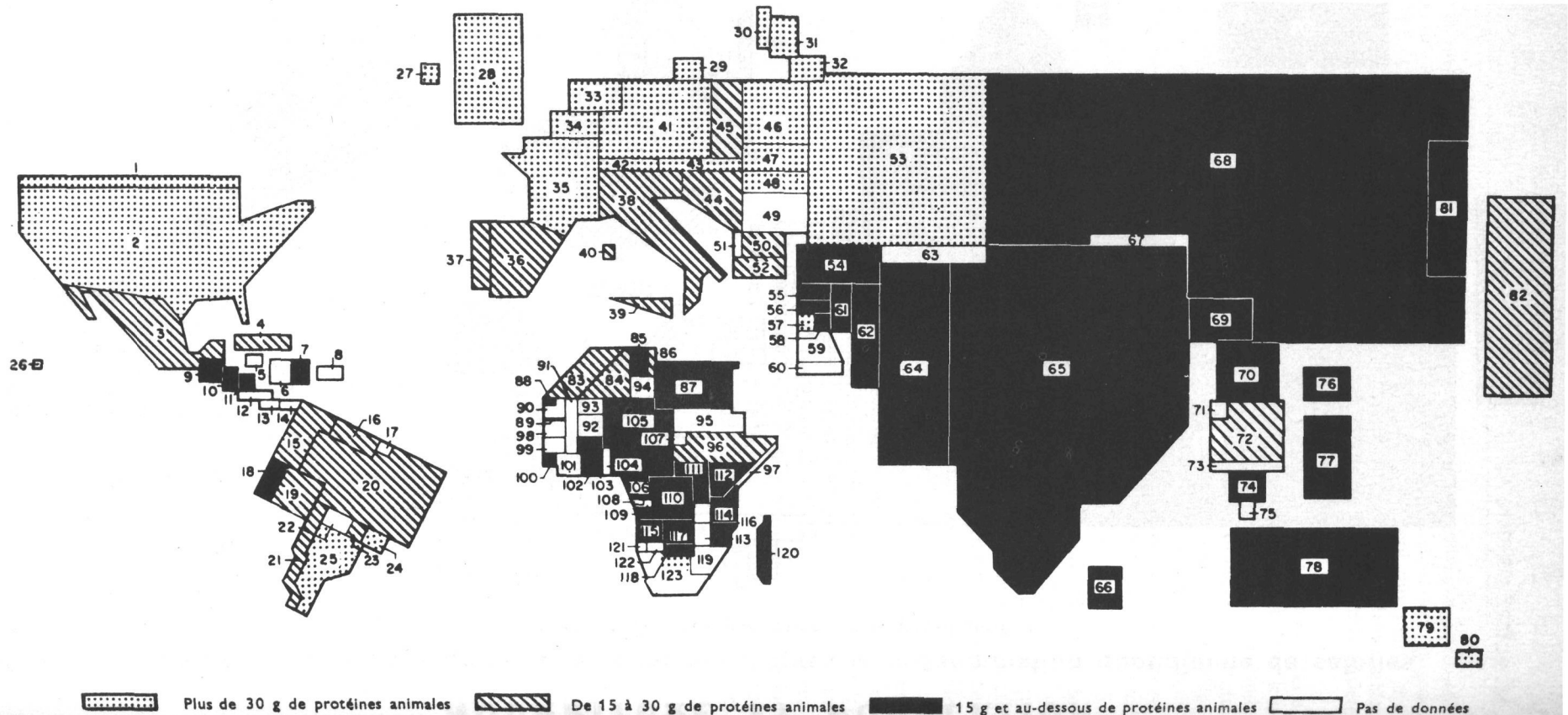
48. Hongrie
49. Roumanie
50. Bulgarie
51. Albanie
52. Grèce
53. U.R.S.S.
54. Turquie
55. Syrie
56. Liban
57. Israël
58. Jordanie
59. Arabie Séoudite
60. Yémen
61. Irak
62. Iran
63. Afghanistan

79. Australie
80. Nouvelle-Zélande
81. Corée (et Corée du Nord)
82. Japon
83. Maroc
84. Algérie et Sahara
85. Tunisie
86. Libye
87. Rép. Arabe Unie
88. Mauritanie
89. Gambie
90. Sénégal
91. Mali
92. Haute-Volta
93. Niger
94. Tchad

111. Ouganda
112. Kenya
113. Ruanda-Urundi
114. Tanzanie
115. Angola
116. Zambie
117. Rhodésie
118. Malawi
119. Mozambique
120. Madagascar
121. Sud Ouest Africain
122. Bechouanaland
123. Bassoutoland
124. Souaziland
125. Union Sud Africaine

## Répartition de la population dans le monde d'après la consommation quotidienne de protéines animales

### Étendue du pays par rapport à la population



1 200 kilocalories de produits animaux, représente en réalité 10 400 kilocalories « végétales », car il a fallu au minimum  $7 \times 1\,200 = 8\,400$  kilocalories « végétales » pour produire les 1 200 kilocalories « animales » (CÉPÈDE).

La faim protéique de l'humanité, surtout due à la carence de protéines animales, s'accompagne souvent, chez les enfants, d'une affreuse maladie, *le Kwashiorkor*, caractérisée par de l'œdème, de l'hyperpigmentation, des troubles digestifs graves pouvant entraîner la mort (fig. 5.9).

On estime aussi que la plus grande partie des hommes n'ont pas, dans leur ration journalière, la moitié des vitamines indispensables (fig. 5.9). Les carences en fer et en calcium sont particulièrement fréquentes. En ce qui concerne les lipides, la productivité de la biosphère n'atteint que 70 % de la quantité indispensable.

Ainsi donc, à côté de 500 millions d'hommes privilégiés qui, en Europe, Amérique du Nord, Australie et Nouvelle-Zélande jouissent d'une nourriture abondante et complète, vivent dans le monde et particulièrement dans l'Asie surpeuplée, un milliard d'hommes sous-alimentés ou mal nourris, incapables d'accéder à la santé, de se développer normalement et d'atteindre la pleine vigueur physique ; leur alimentation essentiellement composée de céréales et de féculents les condamne à la faim et à la détresse. Ceci pose de très graves problèmes en ce qui concerne l'avenir de la biosphère.

#### La grande misère des bien nourris

Il ne faut pas croire que les hommes privilégiés

ne retirent que des avantages d'une nourriture abondante et complète. Ils ont en effet tendance à trop manger, et à trop bien manger. Diverses maladies sont favorisées par la surnutrition, qui augmente ainsi le taux de mortalité. Des médecins ont pu dire que le problème critique de la santé, aux U.S.A. n'est ni le cancer, ni la polio, mais l'*excès de poids* ; la biomasse totale des Américains dépasse de plus de 250 millions de kg la valeur optimale.

#### En résumé :

En dehors des surfaces boisées, la productivité de la biosphère est essentiellement utilisée à l'alimentation des hommes. Cependant cette productivité est insuffisante, surtout qualitativement, pour assurer à tous les hommes une alimentation convenable.

En effet, la répartition des calories produites au sein du peuple des hommes, se fait de façon très inégale, pour des raisons économiques et sociales souvent insurmontables.

La très inégale distribution de la fertilité des terres et, de là, des rendements, complique le problème.

Les « cartes de la faim » de la F.A.O., publiées en 1962 (fig. 5.10 et 5.11) qui illustrent cette situation sinistre, sont restées classiques.

Or, le nombre des hommes à la surface de la terre augmente sans cesse (il y a chaque jour plus de 200 000 bouches de plus à nourrir) ; pour créer une situation alimentaire favorable, il ne suffit pas que l'augmentation des vivres *suive* l'augmentation des populations : elle doit la *dépasser* largement.

## 7. La marée montante des populations du globe.

La biosphère se trouve ainsi placée dans une situation critique devant la marée montante des populations du globe.

On peut aujourd'hui retracer l'évolution du nombre d'hommes à partir des temps les plus reculés. Il semble que, jusque 8 000 ans avant J.-C. (courbe logarithmique fig. 5.12), la population mondiale, composée d'hommes vivant de la récolte des produits naturels, ne dépassait pas 5 millions. Avec le développement de l'agriculture et de l'élevage, ce nombre se mit alors à augmenter, pour atteindre au début de l'ère chrétienne au moins 200 millions, et en 1650, au moins 500 millions. Cette augmentation importante était cependant minime à côté de ce qui allait se

produire ensuite, grâce à l'établissement d'une science moderne, réduisant la mortalité et augmentant les vivres. De 1650 à 1950, la population du globe a plus que quadruplé, et atteint 2 400 millions. Mais c'est surtout dans les dernières décades que cette augmentation est importante ; la courbe arithmétique de population représentée fig. 5.12 prend une allure explosive (fig. 2.1).

Voici quelques chiffres de populations (1969) :

<i>Pays développés</i> (1,43.10 <sup>9</sup> habitants) :	
taux de natalité	: 18,5 ‰
taux de mortalité	: 8,5 ‰
taux d'accroissement	: 10 ‰ (1 %)
espérance de vie (naissance)	: 65-75 ans.

*Pays en voie de développement* ( $2,51 \cdot 10^9$  habitants) :

taux de natalité : 39,4 ‰  
 taux de mortalité : 17,3 ‰  
 taux d'accroissement : 22,1 ‰ (2,2 %)  
 espérance de vie (naissance) : 45-60 ans.

La vitesse d'accroissement de la population mondiale dépasse donc aujourd'hui 1,9 %, c'est-à-dire qu'à ce taux, la population double en 37 ans, et que chaque jour, il y a un supplément de plus de 200 000 hommes à nourrir. Si cela continue ainsi pendant un nombre d'années relativement court, de l'ordre de quelques siècles, la surface de la Terre sera entièrement couverte d'hommes contigus, entassés les uns contre les autres, et même les uns sur les autres.

Cela n'est pas biologiquement possible.

Et cependant, la courbe qui monte et qui tend à devenir verticale, a quelque chose d'effrayant, bien que tout phénomène de croissance présente une courbe en S. L'humanité parcourt actuellement la branche montante de la courbe, qui devra s'infléchir tôt ou tard en un plateau, mais quand ? Si les peuples de

vieille civilisation semblent tendre vers ce plateau, les peuples sous-développés sont, eux, dans une période d'explosion due aux *bienfaits* de la science moderne ; on se trouve devant un paradoxe : l'application de la médecine et des méthodes sanitaires a réussi à diminuer considérablement la mortalité, mais n'a pas diminué la natalité ; si bien que dans les pays du tiers monde, les progrès agricoles ont pu tout juste suivre les progrès de la population (fig. 6.2), ce qui n'est qu'une moyenne ; aujourd'hui dans certains de ces pays, la population est plus nombreuse, et dans un état sanitaire plus délabré qu'auparavant (augmentation de la malnutrition par une diminution de ration alimentaire de 10 %) ; le paradoxe est donc qu'on fait vivre des gens pour les faire mourir de faim.

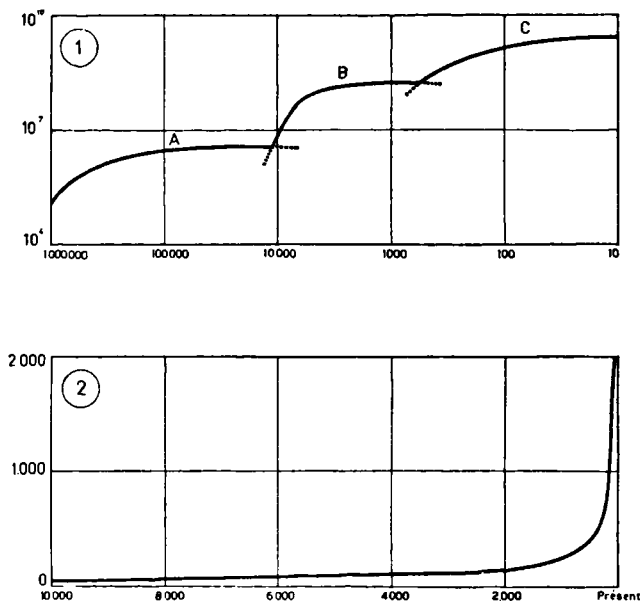
Le diagramme situé au centre de la planche 14 montre les diverses suppositions que l'on peut faire quant à l'infléchissement prochain de la courbe des populations humaines. Il y avait en 1963, 3 milliards 110 millions d'hommes dans la biosphère ; en 1971 3 milliards 706 millions.

Des personnes modérées et raisonnables estiment en 1963 qu'en l'an 2000, la population du globe atteindrait 4 milliards. Plus nombreux étaient les spécialistes qui pensaient que ce chiffre serait proche de 5 milliards. Les pessimistes pensaient qu'il y aurait plus de 6 milliards d'hommes en 2000, c'est-à-dire que leur nombre aurait plus que doublé en 50 ans.

En fait, les prévisions les plus pessimistes d'il y a 10 ans sont aujourd'hui complètement dépassées : en l'an 2000 la population des hommes se situera au voisinage de 7 milliards.

On parle de *pessimistes* parce que, si l'on se reporte à ce qui a été dit précédemment concernant la productivité utilisable relativement faible de la biosphère, on voit se profiler sur le ciel menaçant d'un avenir assez proche l'ombre sinistre des 4 cavaliers de l'apocalypse ; famine, peste, guerre et mort ; on pense aux horreurs d'une troisième guerre mondiale.

Les *optimistes* voient différemment les choses. Certains pensent que, en ce qui concerne la synthèse des matières organiques, la biosphère entre dans la troisième période de son histoire géochimique. La première période, la plus longue et la moins efficace, fut la synthèse abiogénique de matières organiques à partir du  $\text{CO}_2$  de l'air, par des rayons ultra-violettes de courte longueur d'onde, des décharges électriques dues à des orages violents, des phénomènes volcaniques intenses ; la seconde période dans laquelle nous sommes, et qui dure depuis environ 2 milliards d'années, est celle des plantes vertes monopolisant l'élaboration de la matière organique par un phénomène de biosynthèse où intervient la chlorophylle



**Fig. 5.12** Évolution de la population mondiale.

1. Évolution de la population mondiale depuis les origines. Courbe logarithmique de population d'après Deevey, 1960.

2. Évolution de la population mondiale depuis l'ère mésolithique jusqu'à nos jours. Courbe arithmétique de population d'après Deevey, 1960.

La figure 5.12 montre que l'évolution de la population du globe s'est faite en trois phases :

1. L'âge de l'outil (courbe A) au cours duquel le nombre d'hommes est demeuré faible.
2. L'âge de l'agriculture et de l'élevage (courbe B), au cours duquel la population du globe commence à s'accroître.
3. L'âge de la science et de l'industrie (courbe C), au cours duquel la population mondiale « explose ».

et l'énergie lumineuse du soleil : la troisième période qui s'annonce serait celle des synthèses chimiques effectuées sous le contrôle de l'homme.

Ces synthèses permettraient, à partir des ressources naturelles de Carbone pratiquement inépuisables, la fabrication illimitée d'aliments artificiels auxquels il faudrait bien s'adapter.

Pour la plupart des biologistes, cette façon de penser appartient au domaine du rêve et de l'utopie.

D'autres optimistes, qui sont souvent d'ailleurs des économistes ou des sociologues, ont une confiance aveugle dans les possibilités de la science, et pensent que les rendements actuels des écosystèmes peuvent être presque indéfiniment augmentés. H. BROWN estime que la terre peut porter 200 milliards d'hommes. Pour A.-C. HARBERGER, une humanité plus nombreuse contiendra plus de génies, dont l'intelligence trouvera une solution au problème de nourrir *encore plus d'hommes* ; COLLIN CLARK pense même qu'une élévation du niveau intellectuel est inutile, la lutte pour les ressources rendant les hommes plus efficaces.

Lorsqu'on sait le prix astronomique que coûte

l'envoi de deux cosmonautes pour un voyage de quelques jours dans l'espace, peut-on accueillir sérieusement la proposition faite par certains d'envoyer, dans un avenir assez proche, les milliards d'hommes excédentaires peupler Vénus, la Lune, ou Mars ?

Posons à nouveau, c'est le cas de le dire, nos deux pieds sur terre. Pour maintenir le statu-quo dans l'alimentation des hommes de l'an 2000, il faudrait doubler d'ici là la production alimentaire. Or, rien ne serait résolu de cette manière. Les niveaux de nutrition de la plus grande partie de la population mondiale ne se trouveraient nullement améliorés. Le nombre des mal nourris passerait simplement d'un milliard à plus de deux milliards.

Le problème est plus difficile : si l'on veut que chaque homme de l'an 2000 mange à sa faim, il faut plus que tripler la production des aliments, spécialement dans les pays tropicaux. Comment faire ? Alors que pour des causes diverses, certaines déjà anciennes, et d'autres, nouvelles, dues à la pollution, à la surpopulation de la biosphère et aux guerres qui n'en finissent plus, on assiste dans bien des régions à une « baisse du réservoir des vivres » !

## 8. Energie, CO<sub>2</sub>, Azote.

1. Le bilan d'énergie de la biosphère s'inscrit dans celui de la planète, que l'on représente souvent comme la « machine atmosphérique », parce que génératrice des mouvements de l'air et de l'eau, et par là des climats dont dépendent les êtres vivants. Cette machine est représentée fig. 5.13.

Le plan diamétrique de la terre intercepte, en dehors de l'atmosphère, une radiation totale de 173 400 TW (irradiation annuelle de  $13 \cdot 10^{20}$  kcal/an). Entrant dans l'atmosphère terrestre, ce formidable flux d'énergie y subit des fortunes diverses. Environ 32 % des rayons solaires (UV, lumière, IR courts) sont réfléchis par les molécules et poussières, nuages, surfaces terrestres, formant l'albedo de la terre. Environ 5 % (X, Gamma, UV courts) sont absorbés dans la stratosphère, y initiant une ionosphère ; les UV courts contribuent à former entre 18 et 25 km d'altitude, une ozonosphère protectrice. Enfin, 13 % de la radiation solaire sont interceptés et absorbés par les nuages, les molécules (H<sub>2</sub>O, CO<sub>2</sub>) et les poussières ; ils se transforment en infra-rouges longs, ce qui a pour conséquence une élévation du contenu en chaleur sensible de l'atmosphère.

Les 50 % restants parviennent à la surface terrestre (continents et océans) où ils sont absorbés et

transformés en infra-rouges longs calorifiques et servent à chauffer l'air, l'eau et le sol. De ces 50 % :

- 24 % servent de chaleur latente de vaporisation de l'eau V (évaporation, transpiration des végétaux) ; la vapeur d'eau entraînée dans l'atmosphère y livrera l'énergie accumulée, lors de la formation de gouttes de pluie ou de cristaux de glace.
- 5 % servent au transfert de chaleur sensible K de la surface terrestre vers l'atmosphère par convection et conduction (mouvements ascendants et turbulents d'air chaud).
- 21 % servent à compenser les pertes de radiation thermique des surfaces terrestres, dans ses échanges avec l'atmosphère (T., radiation des surfaces terrestres, l'emporte sur A, radiation tombant de l'atmosphère) ; sans cette compensation, la terre se refroidirait rapidement et deviendrait inhabitable. De ces 21 %, 8 % sont directement perdus dans l'espace ; 13 % sont au contraire absorbés par l'atmosphère.

La figure 5.13 montre aussi le peu d'importance des marées et de l'énergie géothermique. L'énergie cinétique du vent est nettement plus intéressante. Que dire des 40 TW d'énergie chimique potentielle fixée par la photosynthèse et libérée sous forme de

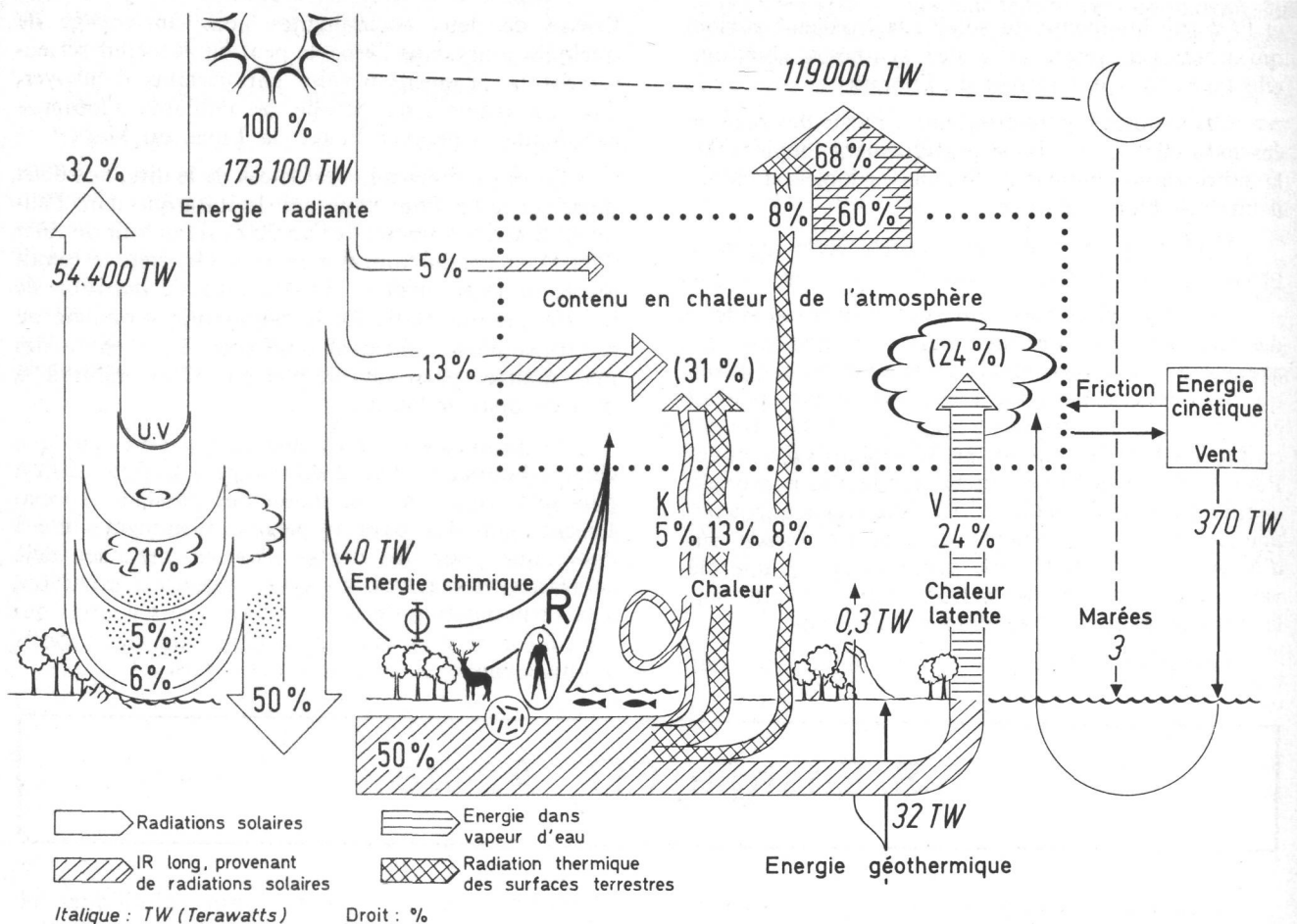


Fig. 5.13 Bilan d'énergie de la planète. La machine atmosphérique. (Pour explications, voir texte.)

chaleur par la respiration : cela fait 1 ‰ de la lumière reçue, 0,5 ‰ de l'énergie totale.

Le grand espoir des hommes est de *pouvoir améliorer considérablement une efficacité aussi faible*, par une amélioration de la photosynthèse des végétaux, récupérant l'énergie solaire sous forme d'aliments, de matières premières, de produits énergétiques (bois, fuels liquides, solides ou gazeux obtenus à partir de biomasse).

2. La cause d'une telle amélioration pourrait être l'émission annuelle dans l'atmosphère de  $5 \cdot 10^9$  t de C supplémentaire sous forme de  $\text{CO}_2$  provenant de la combustion des fuels fossiles (industrie, habitations, automobiles). La teneur actuelle de l'atmosphère en  $\text{CO}_2$  est de 330 ppm ; or, l'optimum pour de nombreuses espèces de plantes est de 1 000 à 1 500 ppm, jusque 5 fois plus. Et cependant, des  $5 \cdot 10^9$  t de C émises annuellement,  $2,3 \cdot 10^9$  t environ s'accumulent dans l'atmosphère, laquelle s'enrichit progressivement.

De nombreux auteurs redoutent de ce fait des

modifications du climat terrestre, dues à un réchauffement par effet de serre. Récemment, IDSO (1980) a minimisé cette possibilité.

Des  $2,7 \cdot 10^9$  t excédentaires qui disparaissent annuellement, un maximum de  $1 \cdot 10^9$  t peut en être captées par les océans (selon de nombreux océanologues) ;  $1,7 \cdot 10^9$  t doivent dès lors être captées par les écosystèmes terrestres (ce que contestent de nombreux écologues) ; en admettant cette dernière hypothèse, on peut se demander d'où vient l'*apparente paresse des écosystèmes terrestres* qui, puisqu'ils augmentent leur photosynthèse, pourraient aussi fixer les  $2,3 \cdot 10^9$  t excédentaires s'accumulant chaque année dans l'atmosphère.

Les causes en sont nombreuses : déboisement et transformation d'écosystèmes forestiers en agro-écosystèmes peu productifs, eux-mêmes livrés progressivement à la savanisation, suivie de steppisation, voire de désertification ; progression rapide des surfaces urbaines, industrielles, routières, etc... ; dégradation

des ressources de sol (érosion) et d'eau, produisant, même dans les régions tempérées, une perte de productivité s'aggravant d'année en année ; difficulté, pour diverses espèces végétales, d'augmenter leur photosynthèse dans une atmosphère enrichie en CO<sub>2</sub> (LEMON, 1977) ; pollutions de tous types freinant le bon fonctionnement des phytocénoses.

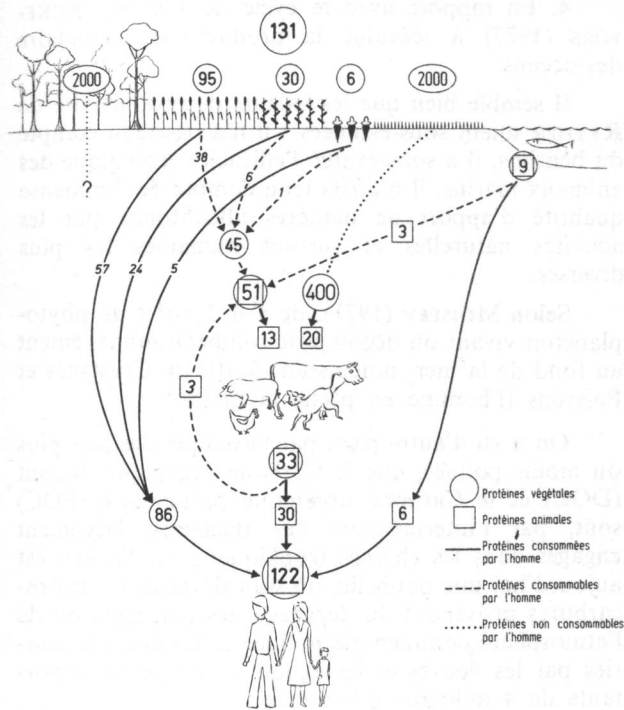


Fig. 5.14 La situation mondiale de l'alimentation protéique des hommes, en 10<sup>6</sup> t protéines/an. (Pour explications, voir texte.)

Mais la situation est encore aggravée car l'émission de CO<sub>2</sub> de fuels fossiles vers l'atmosphère se double d'une émission de CO<sub>2</sub> biosphérique, qui, selon certains auteurs (WOODWELL *et al.*, 1978), pourrait atteindre le même ordre de grandeur de 4-5.10<sup>9</sup> t/an. Cette émission serait due à l'intensification de la culture sur brûlis dans les régions tropicales (où les forêts se réduisent à une vitesse d'au moins 100 000 km<sup>2</sup>/an) suite à une démographie galopante exigeant toujours plus de surface cultivée, et aussi toujours plus de bois de feu ; une autre cause importante est l'oxydation de plus en plus poussée de l'humus des sols, exposés à l'air par l'action d'un labour de plus en plus intensif utilisant des machines de plus en plus perfectionnées ; dans les tchernozeams du Canada, PAUL (1976) a mesuré une disparition de la moitié de l'humus originel (dégagé dans l'atmosphère sous forme de CO<sub>2</sub>) par une mise en culture ayant duré cinquante ans.

Il est étonnant, donc, qu'il ne s'ajoute annuellement au CO<sub>2</sub> atmosphérique que la valeur de 2,3.10<sup>9</sup> t de C. Pour beaucoup d'écologues, l'explication est que les océans ont un pouvoir de capter le CO<sub>2</sub> atmosphérique bien plus important que celui qui est généralement admis. Pour d'autres (ADAMS *et al.*, 1977), les émissions de CO<sub>2</sub> par la destruction et la combustion d'écosystèmes naturels ou semi-naturels sont compensées par l'absorption accentuée de CO<sub>2</sub> par des écosystèmes dérivés plus productifs : cultures intensives, plantations. Ainsi, les écosystèmes terrestres donneraient d'une main à l'atmosphère ce qu'ils lui prendraient de l'autre.

On peut penser que l'excès de CO<sub>2</sub> dû à la combustion du bois et des combustibles fossiles est entré en circulation rapide ou semi-rapide entre l'atmosphère et les nouvelles phytomasses terrestres avec un abaissement très fort du temps de résidence dans ces dernières.

Pour DUVIGNEAUD (1980), si cette sorte de « tourbillon » de CO<sub>2</sub> ne permet pas encore une compensation totale de l'émission de CO<sub>2</sub> dans l'atmosphère, c'est que la transformation de la biosphère a été trop brutale au cours des dernières décennies et qu'il faut aux plantes et aux écosystèmes le temps de s'adapter, l'adaptation étant parfois naturelle, mais généralement d'origine anthropogène (amélioration génétique, choix d'espèces ou variétés fixant davantage de CO<sub>2</sub>, réalisation d'écosystèmes dont la structure dans le temps et dans l'espace permet un « rendement soutenu »). Le retour à d'anciennes techniques agricoles a été largement prôné par DUMONT (1975, 1977).

3. Par l'élaboration des protéines, supports essentiels de toute vie, le cycle du Carbone est intimement lié à celui de l'Azote. On admet un rapport C/N de 30-40/1 pour les végétations terrestres (BAZILEVITCH, 1974) et de 6/1 pour le phytoplancton (REDFIELD, 1973).

La figure 5.5. montre la complexité du cycle planétaire de N, et les dangers qu'il représente pour l'homme moderne. Son importance alimentaire a pris récemment une nouvelle tournure, par la découverte qu'une *alimentation végétale équilibrée* peut satisfaire les besoins protéiques des hommes : le mariage des protéines de Céréales et de protéines de Légumineuses peut fournir la proportion désirée d'acides aminés indispensables.

De nombreux hommes qui ne mangent guère que des protéines végétales ne s'en portent pas plus mal, pour autant que leur régime soit mixte : SUKHATAME a récemment insisté (1977) sur la *ration Céréales-Légumineuses*, qui apporte aux Hindous l'alimentation nécessaire pour assurer les besoins physiologiques et pour maintenir la santé de presque



tous les individus ; la **complémentarité protéinique** des végétaux permet d'écartier de la ration les protéines animales.

La figure 5.14 schématise la **situation mondiale de l'alimentation protéique** des hommes. L'ager produit annuellement (chiffre de PIMENTEL 1975 pour l'année 1974) environ  $131.10^6$  t de protéines végétales, dont :

- 95 de céréales,
- 30 de légumineuses,
- 6 de plantes non légumineuses.

De ces  $131.10^6$  t, contenues dans des produits comestibles pour l'homme, celui-ci en mange  $86.10^6$  t ;  $45.10^6$  t sont dérivées vers l'alimentation d'animaux domestiques.

Les océans et les eaux douces produisent d'autre part, surtout sous forme de poissons,  $9.10^6$  t de protéines par an ; mais à nouveau,  $3.10^6$  t de celles-ci servent à alimenter les animaux domestiques, surtout sous forme de farine de poisson.

Des  $33.10^6$  t de protéines produites par les animaux domestiques,  $3.10^6$  t entrent dans un circuit de réalimentation des animaux domestiques, en partie sous forme de lait alimentant les veaux (allongement supplémentaire de la chaîne trophique). Le fait important est que  $13.10^6$  de ces protéines animales sont produites à partir de  $51.10^6$  t des « bonnes » protéines, animales et végétales, qui sont directement comestibles par l'homme ; cette efficacité de 1 kg de protéines d'animal domestiqué produite pour 4 kg de protéines végétales comestibles ingérées est estimée avec beaucoup d'optimisme.

Les 60 % restants ( $20.10^6$  t de protéines animales) sont produites par l'herbe des prairies, qui ne constitue pas une nourriture valable pour l'homme. En estimant une efficacité moyenne de 5 %, on constate qu'il faut  $400.10^6$  t de protéines d'herbes pour construire ces  $20.10^6$  t de protéines animales. Comme on peut estimer à  $2000.10^6$  t les protéines produites par les formations herbeuses de la planète, il reste de larges possibilités de ce côté.

Mais il y a *gaspillage* des protéines végétales utilisables par l'homme dans l'engraissement d'animaux domestiques qui ont une efficacité maximale de 25 %. On n'utilise pas assez l'herbe des prairies, et pas du tout les feuilles des arbres, qui élaborent annuellement au moins  $2000.10^6$  t de protéines, à l'usage quasi exclusif des décomposeurs et reminéralisateurs de la litière forestière. Ceci sans compter que ce gaspillage a lieu surtout dans les pays industrialisés où le développement de l'élevage qui en résulte a pour effet une surconsommation de produits animaux, conduisant à la « grande misère des trop bien nourris » : mortalité considérablement accrue par les maladies de cœur.

L'opposition entre la ration journalière de l'Hindou et celle de l'Américain, montre que l'Hindou mange beaucoup plus de protéines végétales que l'Américain, lequel n'en mange presque plus. Aux U.S.A., les produits végétaux comme le maïs sont donnés en aliment à du bétail enfermé et engraisé dans des « feedlots » (enclos). Le soja alimente de même la volaille.

4. En rapport avec le cycle de l'Azote, ACKEFORS (1977) a réévalué la productivité secondaire des océans.

Il semble bien que les valeurs de productivité de RYTHER soient sous-estimées : il n'a pas tenu compte du benthos, il a sous-évalué l'efficacité écologique des animaux marins, il n'a pas tenu compte de l'immense quantité d'apport de matières allochtones par les activités naturelles et surtout humaines les plus diverses.

Selon MOISEEV (1971), de 1 à  $2.10^9$  t de phytoplancton vivant ou décomposé tombent annuellement au fond de la mer, nourrissant  $5.10^7$  de Crustacés et Poissons (l'homme en pêche la moitié).

On a vu d'autre part, par l'exemple des lacs plus ou moins pollués, que le Carbone organique dissout (DOC) et le Carbone organique particulaire (POC) sont, par l'intermédiaire des Bactéries, largement engagés dans les chaînes trophiques ; or, l'océan est aujourd'hui une poubelle, où sont déversés les hydrocarbures provenant du dégazage des pétroliers ou de l'atmosphère continentale polluée et les déchets charriés par les fleuves et les égoûts d'une partie importante de 4 milliards d'hommes.

On s'est dès lors efforcé d'utiliser des méthodes directes d'évaluation, comme les échosondes, les « surveys » aériens, et aujourd'hui, le « remote sensing » par les satellites. On a évalué une « capture potentielle » (opposée à la « capture réelle »), qui peut être assimilée à la productivité des animaux utilisables par l'homme :

- $101.10^6$  t de Poissons et Crustacés traditionnellement pêchés,
- $2,5.10^6$  t de Baleines, si on les sauvait de l'extinction et si on maintenait leurs populations en équilibre,
- $100.10^6$  t de Poulpes,
- 50 à  $100.10^6$  t de krill,
- $100.10$  t de Myctophydes des mers profondes.

En tout, de 300 à  $400.10^6$  t MF/an, dont GUILAND (1975) a donné le détail par type d'océan.

Si l'homme adopte ces méthodes de pêche, s'il veut bien manger du « krill », s'il veut bien manger du Poulpe (les Poulpes carnassiers du grand large mesurent jusque 20 m de long), il pourrait d'ici l'an 2000 porter ses pêches de 70 millions de t à 200 millions de t. Avec une moyenne de 10 % de protéines utilisables

dans le poisson, cela ferait une récolte de  $20 \cdot 10^6$  t de protéines animales.

Il ne faut toutefois pas perdre de vue que l'homme

utilise une partie importante de ses pêches (en 1973 : 93 % =  $19 \cdot 10^6$  t) pour l'alimentation des Porcs, de la volaille, etc... et perd ainsi beaucoup par allongement des chaînes trophiques.



# L'homme moderne face à son environnement

## 1. L'environnement. La noosphère.

Tous les chapitres qui précèdent sont consacrés à l'**environnement**, terme créé par les écologistes, qui, souvent, l'ont défini indirectement : « L'écologie est la science des rapports entre les organismes et leur environnement ».

Le terme d'environnement a aujourd'hui fait fortune, surtout à cause du développement des pollutions ; il est dans la bouche de chacun, mais avec des sens souvent très différents. Il est bon d'en chercher une définition.

Pour les écologistes, il est évident que l'environnement se compose de 2 volets :

1. L'environnement abiotique physique et chimique.
2. L'environnement biotique.

L'environnement abiotique inclut le matériel non vivant (sol, eau, air) et les forces (radiations, gravité, énergie moléculaire...) que les organismes trouvent sur leur chemin et qu'ils doivent soit éviter, soit utiliser pour satisfaire leurs besoins organiques.

Le conseil international de la langue française définit l'environnement comme suit : ensemble, à un moment donné, des aspects physiques, chimiques, biologiques et des facteurs sociaux susceptibles d'avoir un effet direct ou indirect, immédiat ou à terme, sur les êtres vivants et les activités humaines.

L'environnement ainsi conçu se préoccupe naturellement des rapports sociaux et de l'intimité des contacts existant entre les hommes, en rapport avec leur bien-être et leur bonheur.

Cet environnement des hommes, beaucoup s'efforcent de l'améliorer et de l'aménager dans le sens de la noosphère souhaitée par VERNADSKY, tentatives rarement couronnées de succès et aboutissant même parfois à des échecs retentissants.

Il existe une autre manière de considérer l'environnement. Celle d'utiliser à des fins personnelles les inquiétudes souvent exagérées et parfois non fondées des populations, inquiétudes entretenues par des propos ou des écrits qui rappellent les propos du prophète Jérémie qui ne cessait de se lamenter sur la fin prochaine de Jérusalem. C'est l'environnement « tarte à la crème », qui dévore les gros subsides, offerts par des gouvernements effrayés mais inconscients, beaucoup plus pour sélectionner des « bavards » que pour chercher des remèdes valables et entretenir des chercheurs qui cherchent (DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, 1970).

**Les problèmes de l'environnement. Rien qu'une terre.**

— Le problème de l'environnement est surtout dû au fait que la terre n'est pas extensible et qu'en réalité il n'existe **qu'une terre** (DUBOS, 1972).

La colonisation d'autres astres n'est pas pour aujourd'hui.

— Malgré une superficie constante, dont la partie utilisable est presque entièrement utilisée, la population des hommes est caractérisée par une démographie galopante qu'accompagnent :

- une croissance industrielle rapide ;
- un développement démesuré de l'urbanisation ;
- une augmentation sans frein de la mobilité.

— Il s'ensuit une série de grands problèmes, que nous envisagerons successivement dans les paragraphes qui suivent en même temps que les moyens de les résoudre :

- productivités primaire et secondaire de la biosphère ;
- faim et soif du monde ;
- pollutions et nuisances ; santé des hommes ;
- encombrement et aménagement du territoire ;

- surpopulation, contrôle des naissances et réalisation d'une population optimale ;
- avenir biologique de l'espèce humaine ;
- paix dans le monde.

Ces problèmes doivent être envisagés sous deux aspects : régional et biosphérique. Les problèmes de la biosphère tout entière sont de vastes synthèses, comme la faim du monde, la modification des grands

cycles biogéochimiques de CO<sub>2</sub>, O<sub>2</sub>, S, Hg, etc..., la pollution des océans, les transferts transcontinentaux de pesticides organiques, la guerre chimique et bactériologique, etc. ; ces problèmes ne peuvent être éludés, car tous les hommes sont concernés, et personne ne peut espérer échapper à d'éventuelles catastrophes ; loin de profiter à l'une des parties, une guerre généralisée pourrait mener le monde à une fin apocalyptique.

## 2. La diminution des ressources naturelles et la baisse du réservoir de vivres.

Le problème de la marée montante des populations est encore aggravé par des phénomènes écologiques dont il faut dire ici quelques mots.

### 1. L'érosion du sol (planche 13).

Dans les écosystèmes naturels, le sol est protégé par le couvert végétal, qui agit comme une éponge, retenant l'eau de pluie et lui donnant le temps de percoler vers les réservoirs souterrains, dont elle s'échappe graduellement vers les rivières et vers les fleuves. Lorsque ce couvert végétal est enlevé, sur une pente, après une forte pluie, l'eau ruisselle, au lieu d'être retenue et de s'infiltrer dans le sol ; elle entraîne le sol avec elle, gonflant d'une eau boueuse les rivières dont les débordements risquent de causer de nouveaux dommages en provoquant des inondations.

Suivant la manière dont se fait l'entraînement du sol, on distingue :

- *l'érosion en couche* : décapage de la couche supérieure du sol, riche en humus ;
- *l'érosion en rigoles* : formation d'un réseau de petites rainures anastomosées ;
- *le ravinement* : formation de fossés ou vallons, creusés parfois jusqu'à la roche-mère, qui peut à son tour être attaquée.

Si la destruction du couvert végétal protecteur a lieu dans des zones semi-arides ou par période de sécheresse, les vents, soufflant sur la surface desséchée, enlèvent sous forme d'un ouragan de poussière, les particules les plus fines (c'est-à-dire les plus précieuses) du sol : on parle alors d'*érosion éolienne*.

Les mêmes phénomènes sont obtenus par la culture abusive ou par la destruction de la végétation naturelle protectrice ; on les doit aussi au surpâturage, surtout par les Moutons, qui mangent la végétation jusqu'aux racines.

On a vu précédemment que la surface du sol, avec son humus, sa pédofaune et sa pédoflore est

l'élément essentiel nécessaire à maintenir ou augmenter la fertilité ; lorsque cette surface est enlevée par l'érosion, il faut des siècles pour qu'elle se reconstitue à partir de la roche-mère.

Depuis ses origines, l'homme a probablement détruit autant d'hectares productifs qu'il en existe encore aujourd'hui dans le monde, et cette destruction a contribué au déclin et à la chute des civilisations ; des pays jadis bien boisés et fertiles sont maintenant déboisés, présentant de larges zones de déserts nus, incapables de porter les populations qu'ils connurent autrefois. Les pays aujourd'hui dénudés du Proche-Orient furent jadis en partie fertiles et richement boisés ; la Syrie par exemple fournissait du bois à l'Égypte et de l'huile et du vin à Rome. La Grèce, nation jadis prospère, aux montagnes verdoyantes et aux pâturages immenses et ayant atteint un niveau de civilisation jamais dépassé depuis, est aujourd'hui une contrée appauvrie, aux collines nues et à sols rocailleux excessivement pauvres. Rome dut s'approvisionner en Afrique du Nord pour subvenir aux besoins de sa population croissante : ce « grenier de Rome » fut bientôt ruiné, et il ne reste plus trace des vastes forêts où Hannibal recrutait les Éléphants de son armée.

• Aux U.S.A., en 1935, l'alarme fut donnée par le *dust-bowl*. On sait que les facteurs du climat se manifestent périodiquement de manière cyclique. Lors d'une période d'humidité, des colons furent attirés vers les grandes plaines du Texas par les abondantes récoltes qu'ils pouvaient réaliser grâce aux techniques du « *dry farming* », labour permettant de conserver et d'économiser l'eau du sol en rendant celui-ci très léger en surface, de manière à empêcher la remontée de l'eau par capillarité et son évaporation ; lors du retour d'une période sèche (1933-1937), le sol charrué en surface, ou piétiné par le bétail, fut transformé en poussière et entraîné par les vents d'Ouest, causant un véritable désastre et transformant des régions fertiles en paysages de dunes désertiques.

Un service gouvernemental de conservation des sols fut créé ; l'enquête révéla qu'en un peu plus d'un siècle, la moitié des forêts originelles avaient été coupées ou brûlées, un quart des terres cultivables ou favorables à l'élevage avaient été rendues infertiles ou endommagées ; chaque année, 3 milliards de tonnes de sol superficiel étaient perdus par l'érosion.

En Chine, où 25 % des sols ont perdu leur fertilité, l'érosion entraîne, chaque année, vers les rivières, 2 milliards 500 millions de tonnes d'un loess jaune très fertile ; le Fleuve jaune et la Mer jaune portent bien leur nom.

Tous les continents sont ainsi minés par l'érosion. Chaque année, les pluies torrentielles tombant sur des sols non protégés entraînent dans les rivières et jusqu'à la mer des millions de tonnes de terre, qui est ainsi bloquée dans le cycle sédimentaire, tandis que l'action des vents élargit sans cesse les déserts.

Il faut toutefois noter que le phénomène n'est pas toujours désavantageux ; dans les régions tropicales, le décapage des sols usés et peu productifs peut avoir pour effet de provoquer l'affleurement d'une roche-mère pourrie, c'est-à-dire tendre et fertile, dans laquelle la végétation reprend un bon départ (Bas-Zaïre).

Pour plus de détails sur l'érosion, consulter FOURNIER, 1972.

## 2. L'épuisement et la dégradation des sols

Les plantes puisent dans le sol les éléments minéraux biogènes indispensables à leur nutrition et à leur croissance. Ces éléments sont exportés avec les récoltes. En absence d'apports compensateurs (engrais), les sols cultivés *s'épuisent*, principalement en N, P, K et Ca ; le phénomène s'accompagne naturellement d'une baisse de productivité.

En climat humide, les sols sont lessivés, et les éléments biogènes sont entraînés vers les nappes aquifères ; un lessivage important peut produire la *dégradation* du complexe colloïdal argileux, menant à la *podzolisation* en climat tempéré et à la *latérisation* en climat tropical ; cette dernière peut aboutir à la formation superficielle de cuirasses ferrallitiques stériles.

## 3. Le dessèchement des continents

On a vu précédemment l'importance de l'eau pour le développement des écosystèmes et l'obtention d'un bon rendement. Si les disponibilités en eau du sous-sol s'amenuisent, suite à un abaissement de la nappe ou à une diminution de son débit, les végétaux sont mis en difficulté.

Or depuis quelques décades, on constate que d'une manière générale, en divers points du globe, les ressources en eau du sol et du sous-sol diminuent, les nappes s'abaissent ou s'épuisent, les débits des sources diminuent.

Il s'agit là de conséquences de la disparition progressive de la couverture végétale du sol et de l'érosion qui s'ensuit : le ruissellement augmente de plus en plus et l'eau s'en va directement vers les rivières, n'alimentant plus les nappes souterraines. L'urbanisation couvre le sol des villes, des routes, des voies ferrées, des installations industrielles, des aérodromes, d'un revêtement plus ou moins imperméable, permettant souvent de recueillir dans des égouts allant directement à la rivière ou à la mer, la totalité des précipitations reçues ; on peut estimer à environ 1 000 000 km<sup>2</sup> (deux fois la superficie de la France), la surface urbaine mondiale ainsi soustraite à l'infiltration des eaux de pluie.

Une autre cause est l'utilisation toujours plus grande de l'eau à des fins domestiques et industrielles ; les distributions d'eau, de plus en plus sollicitées par ceux qui prennent un bain ou lavent leur voiture chaque jour, épuisent les nappes où sont faits les captages ; on est loin aujourd'hui de la « crasse latine » dans laquelle s'est forgée et développée la civilisation occidentale.

Il est un point sur lequel on se doit d'insister ; de plus en plus, on se rend compte que les climats terrestres ont une périodicité rythmique ; en particulier, des périodes sèches succèdent à des périodes humides. C'est ainsi, qu'il y a 5 000 ans, le Sahara était recouvert d'une végétation à caractère méditerranéen (montré par l'analyse pollinique), avec cultures et économie pastorale prospères ; un changement de climat, avec diminution de l'humidité et augmentation de la température, a mis la végétation dans une situation hydrique difficile ; l'homme devant la diminution de rendement des divers écosystèmes ; les a sollicités davantage et par le feu, la dent des Chèvres, Moutons et Chameaux, en a précipité la désertification. Le désert a pu ainsi progresser de 2 400 km, du Sud au Nord, en 4 000 ans.

## 4. Pestes et fléaux

Chaque année, les rendements de la biosphère en denrées utiles à l'homme subissent une forte baisse due à l'action des parasites de tous types, qui s'attaquent aussi bien aux plantes qu'aux animaux, et sont la cause des maladies les plus diverses. « Dans la libre nature, a dit M. SORRE, chaque individu s'accompagne d'un cortège d'espèces vivant à ses dépens » ; on dit aussi que « l'agriculteur ne reçoit, en fin de compte, que ce que les parasites veulent bien lui laisser ».

Les causes de maladie chez les plantes sont multiples ; carence dans la nutrition minérale amenant un déséquilibre physiologique, infection par des virus ou Champignons parasites divers, rouilles, charbons, caries, mildious, (les infections bactériennes sont rares chez les plantes), attaque par des animaux parasites, surtout Insectes.

L'attaque des parasites est particulièrement sévère sur les monocultures où les mêmes végétaux sont cultivés sans interruption sur des surfaces parfois immenses ; la transmission du parasite de plante à plante se fait sans obstacle ; l'équilibre biologique de la nature ayant été rompu, les ennemis naturels des Insectes ravageurs ont disparu, ce qui permet à ces derniers de pulluler.

C'est par millions et même par milliards de dollars que l'on chiffre annuellement les pertes subies. On estime, par exemple, que les parasites végétaux détruisent annuellement 33.10<sup>6</sup> t de céréales panifiables et de Riz, c'est-à-dire une quantité de nourriture suffisante à assurer les besoins de 150 millions d'hommes pendant un an.

La flétrissure de la Pomme de terre, produite par un Champignon parasite (*Phytophthora infestans*), et introduite d'Amérique en Irlande, y a causé la terrible famine de 1846-51, où près d'un million d'Irlandais moururent de faim.

Le *Criquet* est un bel exemple d'animal ravageur. Le Criquet peut vivre en solitaire et causer peu de dégâts. Mais très souvent, il se transforme, dans les régions de l'Afrique du Nord et du Proche-Orient, en un terrible fléau. Devenu grégaire, il se multiplie avec une grande rapidité ; les femelles pondent dans le sol jusqu'à 20 000 œufs par m<sup>2</sup>. Les Criquets se rassemblent en immenses essaims, formant des nuées atteignant 80 km de long et de large et pesant de 500 à 100 000 tonnes. « Ces nuées de Sauterelles », entraînées par le vent, peuvent se déplacer sur plus de 3 000 km à raison de 70 km par jour. S'abattant sur le sol, elles dévorent chaque jour leur poids de plantes vertes (30 000 à 100 000 t de végétation/24 h), ne laissant derrière elles que le désert.

D'autres Acridiens font les mêmes ravages dans d'autres parties du monde.

D'autres Insectes causent aujourd'hui à l'agriculture mondiale des pertes énormes : Mouche de l'Olive ; Écaille fileuse dont les Chenilles dévorent complètement les feuilles des arbres ; Souné du Blé qui, dans le Proche-Orient, suce la sève des jeunes épis, Anthonome du cotonnier, etc...

Les Insectes ne sont pas les seuls à constituer des fléaux vivants. Il existe en Afrique, du Sénégal à la Somalie et au Transvaal, un petit Oiseau à bec rouge et col noir, le Tisserin, que l'on apprivoise facilement, mais qui forme des essaims de plusieurs millions d'individus ravageant les récoltes sur des

centaines de milliers d'hectares. Cet Oiseau causerait, après le Criquet, le plus de dommages à l'Afrique.

Sans être parasites, de très nombreux animaux sont des ravageurs de récoltes : que l'on pense aux dégâts commis en Belgique par les Corbeaux, Sangliers, Lapins, Campagnols, etc...

L'action des parasites sur les animaux (et sur l'homme, voir p. 221) est tout aussi grave que sur les plantes ; les Vers parasites sont innombrables ; la Mouche Tsé-Tsé, qui transmet aux animaux et aux hommes la maladie du sommeil, sévit sur plus de 10 millions de km<sup>2</sup> en Afrique tropicale ; elle est cause du dépeuplement presque total de certaines zones ; son élimination peut ouvrir d'énormes espaces à la culture et à l'élevage.

Les pertes causées aux troupeaux par les épidémies sont considérables : la peste bovine faisait encore périr, il y a peu, 2 millions de têtes de bétail par an ; la fièvre aphteuse est, en pays tempéré, le fléau des animaux domestiques. On a estimé qu'en 1952, les pertes subies par le cheptel en Europe occidentale se sont élevées à 15 % de la valeur de la production.

Une autre cause de diminution des rendements de la biosphère en denrées utiles est le fait que celles-ci sont également attaquées par des animaux ravageurs et des agents végétaux de la pourriture et de la moisissure, lorsqu'elles sont entreposées.

Le blé est attaqué par les Rongeurs (Rats et Souris), par les Charançons, par les Vers de farine ; il peut être détruit ou avarié par des Bactéries et des Champignons. On estime qu'en 1959, sur les 856 millions de tonnes de céréales récoltées dans le monde en dehors de la Russie, 10 % ont été détruits dans les entrepôts ; cela représente une perte de 85 millions de tonnes, qui auraient pu alimenter 300 millions d'hommes par an.

En considérant des années exceptionnellement mauvaises, on arrive à cette constatation que les pertes de productivité dues aux maladies et aux parasites peuvent atteindre :

20 % des récoltes sur pied ;  
10 % des denrées entreposées ;  
soit : 30 %.

Une estimation modérée permet de dire que, chaque année, environ 20 % des vivres que la biosphère aurait dû produire ou a produit n'atteignent pas la table des consommateurs.

## 5. La dilapidation par l'homme des ressources naturelles de la biosphère

Mu par la nécessité de nourrir, vêtir et loger des populations de plus en plus nombreuses et plus denses, l'homme s'est vu forcé, au cours des derniers millé-

naires, de modifier d'une façon profonde et souvent complète le milieu biologique où il était appelé à vivre. Par l'action de la hache et de la bêche, les vastes écosystèmes forestiers primitifs furent en grande partie défrichés, et livrés à l'agriculture ; les forêts des sols pauvres furent transformées en pâturages ou dégradées, par exploitation abusive, en landes stériles, la permanence de ces formations étant assurée par le feu et par la dent des animaux domestiques.

*Fer, feu et dent !* Trois moyens puissants d'anéantir les écosystèmes s'ils ne sont pas suffisamment réglés ou contrôlés. Chaque année, feux de forêts et feux de brousse détruisent 2 millions de tonnes de matière organique, qui retournent à l'atmosphère sous forme de CO<sub>2</sub>. Chaque année, le surpâturage livre de nouvelles terres à la dégradation et à l'érosion.

Dans bien des cas, ce qui au début était une nécessité est devenu une habitude ; l'inconscience, mais aussi l'incompétence et surtout l'appât de profits immédiats sans considération pour l'avenir, ruinent parfois à tout jamais, des contrées originellement fertiles. Au lieu d'exploiter l'intérêt offert par les écosystèmes, c'est-à-dire de récolter des quantités ne dépassant pas la productivité, on dilapide bien trop souvent le *capital*, c'est-à-dire que des emprunts massifs sont faits à la biomasse, qui concourent à la destruction du tapis végétal : les forêts tropicales, coupées à blanc pour fournir du bois de chauffage, ou incendiées sur place pour préparer le sol à quelques années de culture productive, sont progressivement savanisées, et finalement remplacées par la steppe ou le désert improductifs ; dans d'autres cas, des coupes immenses sont faites, sans souci de régénération, pour l'exploitation de quelques essences précieuses isolées.

L'île de Madagascar est, parmi bien d'autres, l'exemple-type de l'ampleur de la dégradation que peut provoquer une mise en valeur inconsidérée : après la destruction de la forêt et l'installation de cultures sur des sols inadéquats, 9/10 des terres sont aujourd'hui inutilisables et en proie à la latérisation.

« L'économie destructrice des civilisés » se marque bien dans les monocultures tropicales de plantes épuisantes, comme la Canne à sucre, le Maïs, le Caféier, le Cacaoyer, qui forment trop souvent des fronts dévorants ; les terres ruinées et souvent latérisées sont abandonnées pour des défrichements plus fertiles, abandonnés bientôt lorsque leur sol est à son tour dégradé ; la côte N.-E. du Brésil, dans la région de Bahia (« Nord-Est sucrier »), illustre bien le régime d'autophagie caractéristique de certaines zones sucrières et ses phases successives : ascension rapide, splendeur passagère et décadence irrémédiable.

Aujourd'hui, les besoins du monde en cellulose sont devenus ahurissants : on prévoit que pour les satisfaire, les abattages d'arbres devraient encore

être augmentés de 50 %, alors que les fabricants de papier dévastent déjà les forêts des États-Unis et du Canada.

Le massacre des grands animaux sauvages jusqu'au point de les exterminer presque complètement est à la fois une dilapidation des ressources protidiques et un amoindrissement du patrimoine naturel et scientifique des nations.

On ne peut mieux illustrer la dilapidation par l'homme des ressources naturelles de la biosphère que par le paragraphe suivant, traitant de l'avenir de l'Afrique tropicale et emprunté à AUBREVILLE (1949) :

« Sur un écran imaginaire, voyons défiler les vues de l'Afrique de demain. Les forêts épaisses se rétrécissent et disparaissent comme des taches qui s'évaporent. Les arbres des forêts claires et des peuplements de savane s'espacent de plus en plus. Partout la peau nue de l'Afrique apparaît lorsque son léger voile verdoyant de savane brûle en ne laissant dans l'atmosphère qu'une brume grisâtre de poussière. La terre arable est emportée par les eaux jaunes des rivières en crue. Des plaques de sol stérile décapé, portant quelques touffes d'herbes autour d'arbustes aux racines déchaussées, font penser à une sorte de lèpre qui s'étend sur la face de l'Afrique ; ailleurs ce sont de grandes dalles ferrugineuses, rocheuses, brun noirâtre qui affleurent. Les montagnes sont splendidement nues, leurs ravins d'érosion, leurs fractures sont découpés en lignes précises, leur structure apparaît admirablement. Au-dessus de toutes ces terres, l'atmosphère vibre d'une chaleur intense. Les terrains alluvionnaires, les sables, les vallées sont intensivement cultivés ; en saison sèche les vents soulèvent au-dessus d'eux des nuages de poussière. Dans les steppes d'épineux, qui à perte de vue préparent l'entrée au désert, les arbustes s'espacent de plus en plus, leur régénération ne se fait plus ; les pluies ont cessé ou n'apparaissent plus que très irrégulièrement, les vents qui amenaient les pluies d'été n'étant plus assez humides. Ailleurs ce sont les arbres à larges feuilles qui un par un se dessèchent et meurent ; aucun jeune sujet ne s'installe pour les remplacer mais, en compensation, des épineux se groupent comme s'ils étaient favorisés par la saison sèche devenue plus longue et plus aride. Les noirs des savanes ont abandonné les régions devenues trop sèches pour les régions plus humides où les cultures vivrières sont toujours possibles ; les habitants de l'ancienne forêt cultivent toujours sur leurs terres bien arrosées par les pluies, Bananiers, Manioc, Igname, etc..., et ne remarquent aucun changement dans le paysage où ils vivent ; ils disent que leurs ancêtres les plus lointains ont toujours connu dans leur pays ces hautes herbes et ces brousses basses, mais ils abandonnent leurs plantations de Caféiers et de Cacaoyers qui dépérissent et sont attaquées avec virulence par les Champignons et les Insectes. Des Palmiers à huile empanachent les

thalwegs et les bords des rivières, mais ils ne sont plus exploités que pour la consommation locale, leur exploitation ayant cessé d'être rentable. Pendant la saison sèche, l'Afrique entière flambe, des lignes de feu courent partout, chassées par les vents secs, sans qu'aucune parcelle soit indemne ; c'est signe de grandes réjouissances parmi les populations, car le temps de la chasse aux Rats est venu. »

## 6. La diminution des surfaces cultivées

On a vu au paragraphe 3 que l'urbanisation est une cause de dessèchement. Mais il va également de soi que les surfaces urbanisées sont perdues pour la culture. On peut y ajouter dans certaine mesure les lacs et plans d'eau artificiels.

C'est toutefois l'érosion qui est le facteur principal de diminution de surface des terres cultivées. On peut estimer que depuis un siècle, 10 millions de km<sup>2</sup> ont été soustraits aux possibilités culturales, les habitants de l'Afrique et de l'Extrême-Orient étant les principaux responsables ; ceci représente 7 % des terres du globe (et 14 % des terres actives).

Depuis 1930, peu de surfaces cultivées ont été ajoutées à celles qui existaient alors ; au contraire, on utilise des terres cultivées pour en faire des cités, des complexes industriels, des autoroutes, des aérodromes, ou pour des reboisements ; souvent même, ce sont les meilleures terres qui sont ainsi transformées. Dans certaines régions, des terres de culture sont abandonnées à la suite d'une irrigation mal conduite (salinisation).

## 7. L'épuisement des ressources non renouvelables et la crise de l'énergie

La croissance des populations entraîne celle des besoins en matières premières non renouvelables ; or, celles-ci s'épuisent rapidement. La figure 6.1 montre que les réserves mondiales en combustibles fossiles sont à peine entamées, ce qui prédispose à l'optimisme en ce qui concerne l'énergie ; mais en réalité on n'utilise ces combustibles que depuis peu, et de nos jours, la vitesse de leur utilisation a pris une allure exponentielle : l'an 2000 est souvent cité comme date de leur épuisement. MEADOWS et al. (1971) ont d'ailleurs calculé, que si l'on suppose maintenu le taux actuel de consommation, on peut estimer que les réserves connues seront totalement épuisées : dans 11 ans pour l'or, dans 13 pour le mercure, dans 16 pour l'argent, dans 17 pour l'étain, dans 31 pour le pétrole, dans 240 pour le fer, dans 2 300 pour le charbon, etc...

On peut supposer la découverte de nouvelles réserves cinq fois plus considérables que celles aujourd'hui

d'aujourd'hui connues ; en une telle hypothèse, et tenant compte par ailleurs d'une consommation croissant exponentiellement en fonction du progrès technique et de la poussée démographique, on peut calculer que l'épuisement des matières premières mentionnées ci-dessus sera atteint, respectivement dans 29, 41, 42, 61, 50, 173 et 150 ans (MEADOWS, 1971). Il est par ailleurs inévitable que la raréfaction des matières premières entraîne l'augmentation de leur prix. On commence à comprendre que, si l'on veut que les sept milliards d'hommes de l'an 2000 puissent bénéficier d'un niveau de vie convenable, il faut, dès aujourd'hui, trouver des compromis visant à limiter la consommation et permettant la récupération et le recyclage des produits usés ; la « nouvelle révolution industrielle » sera celle du recyclage. Aussi serait-il souhaitable de songer à un certain retour vers le passé, par exemple par l'usage plus important de matières renouvelables, telles le bois et ses dérivés, le coton ou les plantes oléagineuses. La microbiologie a un rôle énorme à jouer. On voit que c'est d'une transformation radicale des systèmes économiques et sociaux qu'il est finalement question.

La disparition prochaine des combustibles fossiles va-t-elle créer une crise sans précédent dans le problème de l'énergie, d'autant plus que l'Uranium 235, source d'énergie atomique, par fission nucléaire (polluante !), sera lui-même épuisé aux environs de l'an 2000. Il semble cependant que le temps soit suffisant pour la mise en service de « surgénérateurs » utilisant tout l'Uranium et non pas seulement le rare isotope 235.

On espère surtout utiliser la fusion (non polluante !) qui n'émet plus de déchets radioactifs. L'espoir est de réaliser la fusion contrôlée deuterium-deuterium, l'hydrogène lourd de l'eau des océans étant une réserve inépuisable. Cependant, à l'utilisation d'une énergie atomique même sans déchets radioactifs

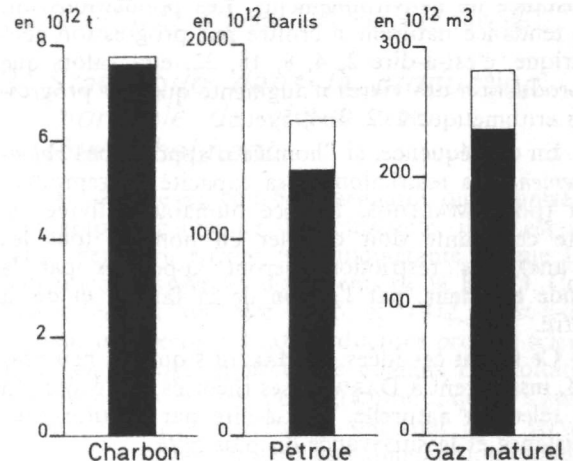


Fig. 6.1 Les réserves de combustibles fossiles dans le monde. En blanc : fraction déjà consommée ; en noir : réserves exploitables (d'après Singer, 1970).

se superpose la menace d'une pollution thermique limitante : le réchauffement de l'eau ou de l'air servant à refroidir les réacteurs est peu important comparé à l'énergie calorifique émise lors de la consommation de l'électricité produite ; on a calculé que dans 99 ans,

la consommation d'électricité doublant tous les 10 ans, il y aura production au niveau des U.S.A. de 52 Watt de chaleur  $m^2/an$  ; ceci doit être comparé aux 55 Watt  $m^2/an$  reçus par l'énergie solaire sur la même surface.

### 3. Le spectre de Malthus et les possibilités de la biosphère.

#### 1. Dangers de la surpopulation

La marée montante de populations humaines déjà sous-alimentées, jointe à la baisse du réservoir alimentaire, dans un monde où les vivres sont très inégalement produits et répartis entre un petit groupe de privilégiés et un grand groupe de déshérités, laissent entrevoir la gravité de la situation devant laquelle les hommes risquent de se trouver placés dans un proche avenir.

L'humanité en croissance rapide est-elle condamnée à des famines de plus en plus étendues, accompagnées de guerres, révolutions et situations chaotiques, aboutissant à une apocalypse atomique ?

On voit planer sur le monde l'ombre de Thomas MALTHUS.

Dès 1824, ce révérend britannique émit l'idée que les populations humaines ne se distinguent en rien des populations végétales ou animales, qui sont capables d'exploiter leur potentiel biotique et de croître à des vitesses fantastiques si elles ne sont pas tenues en échec par des forces naturelles telles que la mauvaise alimentation, la famine ou la maladie (résistance de l'environnement). Les populations ont une tendance naturelle à croître par progression géométrique, c'est-à-dire 2, 4, 8, 16, 32, etc... alors que la production des vivres n'augmente que par progression arithmétique 1, 2, 3, 4, 5, etc...

En conséquence, si l'homme n'apporte pas *volontairement* des restrictions à sa capacité de reproduction (pour MALTHUS, la race humaine délivrée de toute contrainte doit doubler en nombre tous les 25 ans), ces restrictions seront apportées par le monde extérieur, par l'action de la famine et de la guerre.

Ce furent ces idées de MALTHUS qui, un peu plus tard, inspirèrent à DARWIN, ses théories de l'évolution par sélection naturelle, c'est-à-dire par la lutte pour l'existence et la survivance du plus apte.

Tous les biologistes sont d'accord avec le premier principe malthusien : la prodigieuse capacité de tous les êtres vivants à se reproduire. Le second principe

d'une progression arithmétique des aliments est fort discutable, parce que les aliments sont empruntés à la biomasse d'êtres vivants, eux-mêmes en progression géométrique. Cependant, dans le sens restreint de la production des vivres par un système fermé, c'est-à-dire par une région dont toutes les terres arables sont mises en culture, le second principe malthusien se vérifie approximativement.

#### 2. Considérations optimistes

Au pessimisme malthusien s'oppose l'optimisme d'un certain nombre d'économistes, qui se basent sur la productivité théorique, idéale, largement pléthorique de la biosphère, et sur les immenses possibilités scientifiques et techniques d'une humanité faite d'hommes de bonne volonté. Nous ne pouvons passer sous silence la thèse de COLLIN CLARK, parce qu'elle permet une évaluation quasi maximale des possibilités alimentaires de la biosphère dans un monde *agricole* du type que nous connaissons aujourd'hui, et aussi parce qu'elle rassemble un certain nombre de données importantes que nous avons réservées pour le présent paragraphe.

**Thèse de COLLIN CLARK.**

L'ensemble des terres cultivables avec un rendement normal, dans les régions situées en dehors des tropiques humides, représente pour cet auteur l'équivalent d'une surface de  $6\,660 \cdot 10^6$  ha.

Sous les tropiques humides, il y a  $510 \cdot 10^6$  ha de terres à potentiel agricole, de productivité idéale 3 fois plus forte que celle des terres tempérées, c'est-à-dire équivalent à  $1\,530 \cdot 10^6$  ha de terres tempérées.

Cela fait en tout l'équivalent de  $8\,200 \cdot 10^6$  ha que l'on pourrait amener, par les techniques les plus modernes de l'agriculture, à produire autant que les terres d'Europe occidentale ou d'Amérique du Nord les plus productives.

Supposons une humanité végétalienne vivant entièrement de pain de blé (11 % de protéines) additionné de quelques vitamines et substances minérales nécessaires ; ses besoins sont de 630 à 750 g de blé



par personne et par jour (2 410 kcal), soit 230 à 274 kg par personne et par an, auxquels il faut ajouter encore une vingtaine de kg de blé et végétaux verts, si l'on veut être certain de couvrir tous les besoins en protéines, et aussi en fibres textiles.

Ceci donne l'unité de subsistance qui vaut donc 250 à 300 kg d'équivalents de grains de blé.

Or, un bon fermier anglais peut produire une unité de subsistance sur 600 m<sup>2</sup> (= 5 t de blé par ha), 1 ha nourrissant ainsi 17 hommes.

Appliquons cette valeur aux 8 200.10<sup>6</sup> ha cultivables à la surface du globe, cela fait une possibilité de nourrir :  $8\,200.10^6 \times 17 = 140.10^9$  hommes végétaliens.

Supposons maintenant une humanité à régime mixte abondant, analogue à celui des États-Unis, composé de 260 kg de céréales, sucres et autres glucides ou lipides, de 90 kg de viande et de 250 kg de lait.

Il faut 500 m<sup>2</sup> pour produire les céréales.

Les 90 kg de viande se décomposent comme suit :

- 45 kg de porc ou poulet produits à partir de céréales ;
- 45 kg de bœuf ou mouton produits à partir de l'herbe des prairies.

Pour produire 45 kg de bœuf ou de mouton sur des pâtures anglaises à productivité herbagère améliorée et contrôlée, il faut disposer d'une surface de 0,2 ha (productivité de 225 kg/ha) ; CLARK pense qu'avec l'application des derniers perfectionnements de la technique, on pourrait encore doubler cette productivité, 1 ha portant 7 t d'herbes (poids sec) étant capable de produire 1 tonne d'animal sur pied (soit 500 kg de viande) ; si l'on sait que l'amélioration des pâtures peut élever la productivité de l'herbe à 15 t de matière sèche par ha et par an, cela signifie en fin de compte que les 45 kg de viande de ruminants nécessaires à un homme seraient produits par 400 m<sup>2</sup> de prairie, 1 ha de prairie produisant  $\pm 1$  t de viande.

Pour produire 1 kg de viande de porc (correspondant à 1,33 kg de cochon sur pied), il faut, à l'optimum, 5,3 kg de céréales ; pour produire 1 kg de viande de poulet (correspondant à 1,5 kg d'oiseau sur pied) il faut 4 kg de céréales. En reprenant la valeur mentionnée plus haut d'un rendement de 5 t de blé/ha, on voit que pour produire 45 kg de viande de porc ou de poulet, il faut une surface de cultures de céréales de 580 m<sup>2</sup>.

Quelle surface faut-il maintenant pour produire annuellement 250 kg de lait ? Une bonne vache anglaise, nourrie de 5,5 t de matière sèche d'herbe, de foin et d'ensilage, donne 3 t de lait. Si on tient compte des pertes dues au « breeding », il faut en moyenne 7,5 t de matière sèche (la production de 5 000 m<sup>2</sup>) pour produire dans les meilleures conditions,

3 t de lait. Les besoins d'une personne (250 kg) seront donc produits par le douzième de 5 000 m<sup>2</sup>, soit environ 400 m<sup>2</sup> de prairie.

Si maintenant, nous faisons la somme des surfaces nécessaires à l'alimentation mixte et abondante d'une personne, nous obtenons (500 + 500 + 400 + 400) mètres carrés par personne et par an, soit 1 800 m<sup>2</sup> ; soient encore 5,5 personnes par ha.

La base de 8,2.10<sup>8</sup> ha disponibles permet à CLARK d'établir que la terre peut ainsi nourrir  $8,2.10^8 \times 5,5 = 45.10^9$  hommes à régime mixte.

Basés sur trop de suppositions irréalisables en pratique (par exemple la F.A.O. a établi qu'en Extrême-Orient, la ration annuelle d'un homme doit être de 1 000 kg (et non 275) d'équivalents grains à la production, s'il veut éviter la sous- et la malnutrition) ces résultats utopiques sont bien intéressants car ils donnent le maximum théorique, sur lequel tous peuvent discuter (il convient de remarquer que dans ses estimations, COLLIN CLARK ne tient pas compte de ce que peuvent apporter en surplus les océans et les eaux douces) bien que la vérité est que la production agricole actuelle est en moyenne de 500 kg d'équivalents grains à l'ha et qu'il faut, dans le monde d'aujourd'hui, 2 ha de terre pour nourrir convenablement un homme.

Si nous reprenons notre propre évaluation d'une productivité primaire d'environ 100.10<sup>9</sup> tonnes pour les terres émergées et de 40.10<sup>9</sup> tonnes pour les océans, et si nous prenons la quantité de 1 000 kg d'équivalents grains pour la nourriture annuelle d'un homme moyen, nous aboutissons à une population maximum de 140 milliards d'hommes consommant la totalité de la productivité primaire de la planète, chiffre utopique, dont l'ordre de grandeur se rapproche de ceux de CLARK.

Malgré ces considérations optimistes, ce qui se passe *actuellement* dans le monde, permet de constater qu'il y a loin de la coupe aux lèvres (§ suivant).

### 3. *Statu quo dans la production mondiale de vivres par tête d'habitant*

A côté de la courbe alarmante qui montre la démographie galopante de l'humanité, il en est une autre, peut-être encore plus inquiétante et que l'on peut tracer d'après les documents de la F.A.O. Cette courbe établit qu'entre 1955 et 1972, c'est-à-dire pendant une période d'extraordinaires progrès scientifiques en biologie moléculaire et dans l'exploitation de l'espace, les progrès de l'agriculture, qu'on s'attendait à voir aussi importants, ont tout juste servi à maintenir le statu quo dans une alimentation humaine déficitaire.

Le graphique de la figure 6.2 prend comme base (indice 100) la situation des années 1954-55 ; en



15 ans, la production mondiale (non comprise la Chine continentale) des produits agricoles, halieutiques (de la pêche) et forestiers, est passée de l'indice 100 à l'indice 150 pendant que la population passait de l'indice 100 à l'indice 137.

Si l'on décompose la production mondiale en ses trois éléments on obtient les indices suivants :

- 151 pour l'agriculture seule,
- 192 pour la pêche,
- 131 pour les forêts.

L'amélioration de la production agricole est due, en partie, à l'année 1958-59 où les récoltes ont été particulièrement bonnes, et où la production mondiale a fortement augmenté. Mais pendant les six années qui se sont écoulées ensuite, c'est à peine si la production a suivi l'accroissement démographique, ce qui n'a laissé aucune marge pour l'amélioration du niveau de vie alimentaire de la population humaine.

Une des causes de la progression, d'ailleurs largement insuffisante, de la production alimentaire mondiale est qu'une augmentation rapide des produits de la pêche s'est poursuivie sans ralentissement ; toutefois, près du tiers du poisson pêché dans le monde est aujourd'hui dirigé vers le marché industriel, où il est utilisé à des fins non alimentaires, ou à la production de farine de poisson, celle-ci peu productive puisqu'elle continue une chaîne trophique déjà longue vers les animaux domestiques.

D'autre part, l'augmentation ne pourra pas se continuer pendant fort longtemps (voir p120).

Une autre cause de progression de la production de vivres est la « révolution verte » en Asie centrale entre 1967 et 1970, la production agricole s'y est accrue régulièrement de 4 % chaque année. Hélas, dans les autres parties du monde, la production agri-

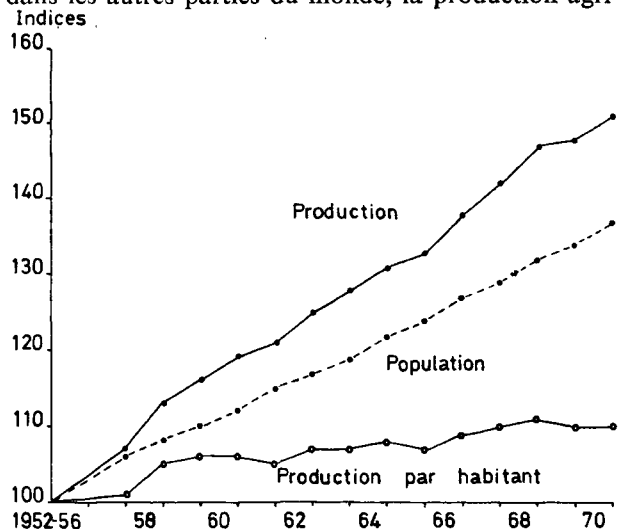


Fig. 6.2 Production de la biosphère en fonction de l'augmentation de la population des hommes (F.A.O., 1971). (Pour explications, voir texte.)

cole stagne ou même fléchit (de 1967 à 1969, recul en Amérique latine dû aux ravages de la sécheresse). De plus, les pays développés tendent aujourd'hui à stabiliser leur production pour réduire leurs stocks de blé, de riz et de lait.

Ainsi, la courbe « production par habitant » du graphique montre que, depuis l'année des vaches grasses 1958-59, la production mondiale d'aliments par tête d'habitant stagne d'une façon alarmante, à un niveau dépassant d'environ 10 % celui d'avant-guerre.

Si certaines améliorations dues à une révolution verte bien conduite se précisent, la situation à long terme des pays en voie de développement n'est pas encourageante, à cause d'un accroissement démographique qui ne se ralentit guère.

Et encore, des intempéries ou invasions de pestes peuvent tout remettre en question.

Tout récemment d'ailleurs, la situation s'est brutalement aggravée : les années 1971 et 1972 ont été catastrophiques pour les récoltes en Extrême-Orient, Amérique latine et Afrique occidentale ; l'URSS a dû acheter une grosse partie des stocks américains de céréales ; en 1973, la famine a sévi au Sahel.

M. BOERMA, Directeur général de la F.A.O. vient en 1973 de jeter un cri d'alarme : « il demeure une inconnue d'une importance incalculable, la Nature elle-même. Un fait implacable et humiliant est apparu clairement au cours des deux dernières années : quels que soient les progrès technologiques, quels que fussent les espoirs placés dans la révolution verte, les récoltes se trouvent encore trop souvent à la merci des conditions météorologiques. Si les conditions climatiques deviennent à nouveau mauvaises dans des régions vitales pour la production de céréales, le monde pourrait se trouver face à une disette généralisée au cours de cette année, ou dans la première moitié de 1974 ».

#### 4. Prévisions de la F.A.O.

On a vu que la situation est d'autant plus grave qu'il y a une géographie de la faim : les moins bien nourris sont les peuples du tiers monde, qui sont précisément en pleine progression démographique et qui constatent que la liberté acquise sur le plan politique risque de se perdre dans les affres de la famine et du besoin. En 1961, la F.A.O. estime que, si la population mondiale atteint le chiffre de 6 milliards d'hommes en l'an 2000, il faudra, pour que les approvisionnements suivent, que la production des céréales s'accroisse de 100 %, et celle des produits d'origine animale de 200 %, ce qui fera passer le nombre des mal nourris de 1,5 milliard à 3 milliards. Pour que tous les humains soient suffisamment nourris, il faudrait augmenter la production de vivres d'origine végétale de 200 % et celle de vivres d'origine animale de 300 %.

Pour ce faire, la F.A.O. a établi (1969), un plan indicatif mondial de 15 ans (voir p. 280). En 15 ans (en 1985), la production agricole mondiale doit augmenter de 142 %, ce qui n'est pas impossible si, au point de vue protéinique, on concentre cette production sur des transformateurs efficaces comme le porc et la volaille.

Il semble cependant que ce plan ait déjà perdu toute chance de se réaliser, à cause des mauvaises années 1970-1973 (voir § précédent).

## 5. L'espoir des hommes

1. Ainsi, malgré une productivité primaire pléthorique, malgré l'optimisme de certains économistes, la stagnation de la production mondiale de vivres et la géographie de la faim font peser une menace de plus en plus grave sur la marée montante de la population des hommes.

Quel est l'espoir de ceux-ci, avant qu'une sagesse dont les résultats paraissent encore lointains, les amène à une certaine limitation de leur nombre ?

2. Un espoir passager peut être mis dans une certaine **extension des surfaces cultivées**, et dans une alimentation de plus en plus *végétalienne* des populations humaines : on a vu les grandes pertes de biomasse subies dans une chaîne trophique lorsqu'on passe du niveau des producteurs à celui des consommateurs. En particulier, la transformation pour une surface donnée, de la biomasse végétale en biomasse animale se fait avec un très mauvais rendement ; il faut 70 kg d'herbe pour faire 1,5 kg de viande ou 14 litres de lait. La reconversion des pâturages en cultures permettrait donc d'alimenter avec la même surface, beaucoup plus d'hommes devenus végétaliens.

3. Néanmoins, c'est du progrès scientifique que l'humanité doit attendre l'amélioration nécessaire de ses ressources alimentaires.

La science moderne (y compris l'engineering et la technologie) est-elle capable de restaurer la fertilité là où elle fut détruite, d'amener la terre à porter des moissons plus abondantes et un cheptel plus productif ?

Peut-elle trouver une utilisation plus efficace des produits de la terre et des océans immenses ?

Est-elle capable de rendre comestible un grand nombre de produits naturels, qui, comme le bois, les feuilles d'arbres, les grandes algues marines, les algues microscopiques de culture ou le plancton marin, n'ont guère été utilisés jusqu'ici ? Est-elle capable de créer de toutes pièces un nouveau pactole sous forme d'aliments synthétiques quasi inépuisables fabriqués à base de charbon ou de pétrole, ou synthétisés à partir de leurs éléments, grâce aux ressources illimitées de l'énergie atomique ?

Est-elle capable de comprendre et d'organiser l'environnement d'hommes de plus en plus nombreux, de manière à leur conserver malgré tout la santé physique, intellectuelle, et morale ?

Est-elle capable de développer partout la technique et le machinisme, sans que le monde soit transformé en une gigantesque fourmilière d'automates sans âme, les six milliards d'insectes de FABRE LUCE ?

La réponse paraît être oui, et les principaux remèdes proposés, seront envisagés après un chapitre consacré aux pollutions, lesquelles aggravent encore la situation.

## 4. Pollution de la biosphère.

### 1. - Pollution de l'air, des terres, et des eaux. Nuisances

#### 1. Généralités

Du fait d'une croissance industrielle rapide, la contribution de l'homme moderne à son environnement chimique augmente de jour en jour, et la biosphère s'enrichit en substances chimiques indésirables, dégagées dans l'atmosphère et retombant sur les écosystèmes ou déversées dans les eaux : on parle de **pollution**. Ce terme a été étendu à des perturbations thermiques, acoustiques, visuelles et aussi morales.

Des esprits particulièrement pessimistes considèrent déjà que la biosphère, bientôt saturée de poisons, gigantesque éponge gorgée de DDT, de mercure, de plomb, baignant dans une atmosphère irrespirable, pauvre en O<sub>2</sub>, riche en SO<sub>2</sub>, NO<sub>2</sub>, CO, ne permettra plus la vie des humains. Le CO<sub>2</sub> en excès, faisant effet de serre, augmentera la température, favorisant de nouveaux déluges par fonte des glaces polaires ; les fusées dégageront assez d'hydrogène non brûlé pour neutraliser la mince couche d'ozone qui, à 20 km d'altitude, nous protège des UV de courte longueur d'onde, mortels pour tout être vivant. On parle de *suicide de l'humanité*.

Disons plus simplement que la situation est sérieuse et qu'un aspect toxicologique nouveau apparaît dans la qualité de l'environnement, justifiant le développement d'une science nouvelle : la *chimie écologique*, qui est l'étude rationnelle des *pollutions* ; si celles-ci s'accompagnent de dégâts ou dommages, on parle de **nuisances**.

## 2. Pollutions chimiques (fig. 6.3).

Les pollutions chimiques se divisent généralement en : pollutions atmosphériques, terrestres, des eaux douces, des océans.

Lorsque l'agent polluant est dégagé dans l'atmosphère, on parle d'**émission** ; lorsque ensuite cet agent retombe sur les écosystèmes, on parle d'**immission**.

Des produits toxiques faisant immission dans les écosystèmes y causent des **nuisances** plus ou moins importantes, allant de simples troubles de croissance avec diminution de la productivité, à la brûlure et à la destruction totale de la végétation ; les animaux et les hommes sont également affectés, mais à un niveau généralement moindre ; les sols, lentement, s'empoisonnent : dans les zones où la pollution par  $\text{SO}_2$  et métaux lourds (Cu, Pb, Zn) est importante, ils finissent par se dénuder complètement (voir zone de combat fig. 6.3) et deviennent la proie de l'érosion.

Les relations entre terre ferme, eaux douces et océans sont si étroites que la pollution des uns affecte aussi les autres ; des produits toxiques répandus sur la terre ferme sont ruisselés ou lessivés vers les rivières, et finissent par arriver aux océans, où ils s'accumulent ; le transfert peut se faire d'ailleurs directement de la terre à l'océan par les vents ; de même, les habitants des écosystèmes terrestres sont souvent intoxiqués par la consommation d'organismes aquatiques pollués.

L'ensablement excessif des lacs sous l'effet de l'érosion des versants, par destruction de la végétation

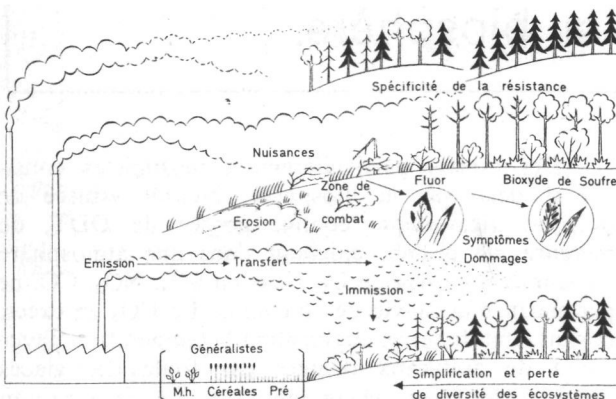


Fig. 6.3 Effets de la pollution atmosphérique

La simplification à outrance des écosystèmes sous l'action des polluants aboutit à une dominance de quelques espèces très adaptées (*généralistes*), qui sont les Graminées des prairies, les Céréales, et surtout les mauvaises herbes (*M.h.*).

par les polluants, peut aller jusqu'à une modification complète de leur équilibre biologique.

D'ailleurs, les agents polluants émis dans l'atmosphère retombent indistinctement sur tous les écosystèmes aquatiques ou terrestres, qui peuvent en être affectés.

## 1) Pollutions atmosphériques et terrestres (fig. 6.3).

Les écosystèmes terrestres sont soumis à des immissions de  $\text{SO}_2$ , HF, HCl, oxydes de N, métaux lourds toxiques, matières organiques diverses qui proviennent surtout de la combustion industrielle et domestique du charbon et des produits pétroliers, et des industries chimiques et métallurgiques et qui retombent sous forme de gaz, aérosols, gouttelettes, ou poussières, ou sont entraînés et parfois dissous dans l'eau de pluie.

Les particules solides et liquides de nature et de dimensions très diverses (**aérosols** si  $< 0,1 \mu\text{m}$ ) absorbent ou diffusent la lumière, tombent sur les écosystèmes en les salissant, bouchant les stomates des feuilles, recouvrant les surfaces assimilatrices ; d'où baisse de productivité par diminution de la photosynthèse.

Le  $\text{SO}_2$  (120 millions de t dégagées par an dans l'atmosphère mondiale, dont 4 millions en Allemagne de l'Ouest, 1 million en Belgique) produit la chlorose et nécrose des feuilles des plantes ; il se dissout dans la pluie sous forme de  $\text{H}_2\text{SO}_4$ , l'acidifiant (pH jusque 4,0) et la rendant corrosive vis-à-vis des constructions humaines et des sols qui sont podzolisés (appauvris) ; la productivité forestière peut en être profondément affectée.

Le  $\text{SO}_2$  et la suie (contenant Be, As et Mo) en suspension (« **smog** » **acide**) provoquent de la mortalité et de la morbidité par bronchite chronique et emphysème pulmonaire ; le benzopyrène peut causer le cancer du poumon. Il existe, aux USA, une corrélation entre une pollution de ce type et une augmentation des maladies cardiovasculaires.

N de l'air peut être oxydé en  $\text{NO}_2$  qui absorbe les rayons ultraviolets et est ainsi le point de départ des réactions photochimiques aboutissant aux « **smogs oxydants** » dont un des constituants les plus dangereux est l'ozone ( $\text{O}_3$ ) ; le PAN (peroxyacetyl nitrate) se forme en présence d'hydrocarbures venant principalement de moteurs automobiles ;  $\text{O}_3$  et PAN sont particulièrement toxiques pour les végétaux les plus divers, dont ils détruisent les tissus assimilateurs et produisent la chute prématurée des feuilles ; ces produits sont très irritants pour les yeux. Le smog oxydant caractérise classiquement la ville de Los Angeles, aux USA, par suite de la conjugaison d'une grande fréquence des jours ensoleillés et d'une atmosphère peu turbulente due à la présence protectrice d'un cirque de montagnes.

L'action de ces polluants (spécialement HF et SO<sub>2</sub>) sur les végétaux s'exerce sur des territoires souvent très étendus, bien que parfois les symptômes ne soient pas immédiatement visibles (perte de productivité). Les Pins sylvestres, les Épicéas et les Sapins sont particulièrement sensibles (brunissement et perte des aiguilles) et des centaines de milliers d'hectares sont atteints en Europe centrale. Un Pin américain (*Pinus strobus*) est utilisé comme détecteur du degré de pollution par SO<sub>2</sub>. Par contre, le Pin noir d'Autriche (*Pinus nigra*) résiste beaucoup mieux, et est parfois planté avec d'autres essences feuillues toxicorésistantes dans les cités comme obstacle à la progression des gaz polluants.

Une forme de pollution très connue est celle qui provient des gaz d'échappement des voitures automobiles. Un moteur d'automobile brûlant 1 000 litres d'essence peut produire : 290 kg de CO, 33 kg d'hydrocarbures non brûlés, 11 kg de NO<sub>2</sub> et 1 kg de SO<sub>2</sub>. CO, gaz très toxique (bloque la respiration cellulaire, favorise l'infarctus) peut s'accumuler dans les zones urbaines à trafic dense et air calme ; une certaine action sur les agents de la circulation séjournant longtemps dans ces zones semble avoir été mise en évidence dans quelques cas.

Souvent, en plus, du Pb tétraéthyle antidétonant dissémine Pb dans l'atmosphère, non seulement aux endroits de forte concentration automobile, mais jusque dans les neiges du pôle Nord (avions à réaction). Il forme des dépôts parfois importants sur les végétaux, le long des routes à forte circulation.

Il existe de nombreuses autres sources d'enrichissement de la biosphère en métaux lourds toxiques ; les plus efficaces sont des aérosols provenant de la combustion du charbon (Pb, Hg) et du pétrole, du grillage des minerais et de la fusion des métaux (Pb, Zn, Cu, Cd). Leur accumulation dans les zones polluées peut être suivie par la disparition progressive des Lichens épiphytes colonisant les troncs et branches d'arbres (désert de Lichens).

D'autres sources de métaux lourds sont les engrais carbonatés et phosphatés, les boues d'égouts, les déchets de mines et leurs effluents liquides, les pesticides dont les éléments les plus fréquents sont Cu, Zn, Cd, As et surtout Hg. Rien qu'aux USA, 75 000 t de Hg ont été consommées et dispersées dans l'environnement au cours de ce siècle.

Les écosystèmes terrestres peuvent ainsi être pollués par une utilisation exagérée ou mal conduite de pesticides (*fongicides*, *insecticides*) et herbicides.

Un grand nombre de pesticides sont extraordinairement toxiques et, parfois, capables de produire des cancers dans les organes divers des animaux et de l'homme. Mais c'est une question de dose. Il convient de distinguer les actions immédiates des actions à long terme ; les premières sont généralement dues à l'ingestion accidentelle d'organes végétaux ou ani-

maux ou d'autres produits qui viennent d'être saupoudrés de pesticides (accidents généralement graves qu'il est possible d'éviter et qui affectent principalement les enfants). Tout récemment en Irak, des milliers de personnes sont mortes pour avoir mangé du blé destiné aux semences et qui avait été traité par un dérivé de Hg pour empêcher l'attaque par les Champignons.

Les actions à long terme résultent de l'introduction des pesticides dans les chaînes trophiques à partir de leur absorption par les plantes et d'une lente accumulation dans un organe déterminé (accumulation de DDT dans les tissus adipeux de l'homme).

Les pesticides tuent indistinctement Insectes nuisibles et utiles ; en 1967, 19 % des Abeilles de Californie furent tuées par les insecticides : d'où diminution de la production en fruits et en miel.

Les substances détruisant les Champignons parasites (fongicides) sont le plus souvent à base de métaux lourds toxiques (Hg, As, Cu) qui peuvent s'accumuler dans les sols et de là dans les plantes.

Les insecticides appartiennent à trois grands groupes de substances organiques (fig. 6.4).

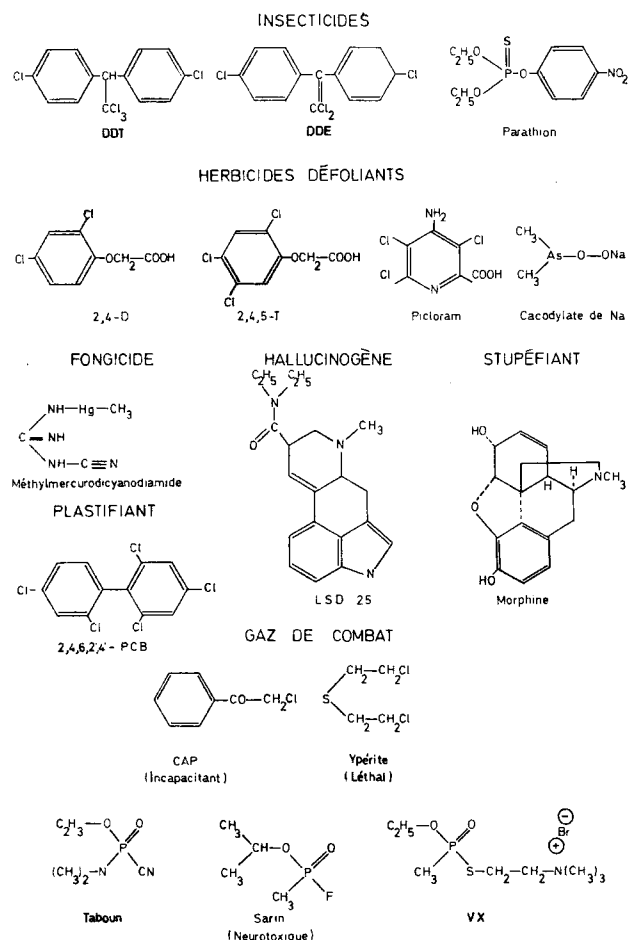


Fig. 6.4 Substances toxiques pour l'homme.

— Les *organochlorés*, des types DDT ou aldrine, sont les plus encombrants, parce que non ou lentement biodégradables ; le DDT ou son produit de transformation dans la nature, le DDE, tendent à s'accumuler dans les sols, et de là, dans les eaux (destruction des Poissons), et à l'extrémité de certaines chaînes trophiques, comme :

DDT → feuilles d'arbres → (litières) → Lombrics → Rouges-gorges

DDT → (lacs) → phytoplancton → zooplancton → Poissons → carnivores de sommet (Poissons ou Échassiers).

Les carnivores de sommet les plus atteints sont les Oiseaux Rapaces : l'absorption de DDT produit une disfonction du métabolisme de Ca aboutissant à un amincissement de la coquille des œufs, qui sont écrasés par la femelle qui les couve. Ainsi, on voit se raréfier les Aigles à tête blanche, les Faucons pèlerins, les Balbuzards fluviatiles, etc...

Il y a aussi le drift : soulevé par le vent, par temps sec, le DDT parcourt des distances considérables : d'Afrique du Nord aux îles Barbades par exemple. On en trouve dans les graisses de certains vertébrés de l'Arctique et de certains Oiseaux (Skuas, Pingouins) et Phoques de l'Antarctique.

Il y a *peu d'accumulation* de DDT par absorption radiculaire dans les plantes herbacées terrestres ; les Carottes cultivées sur sol saupoudré de DDT contiennent de faibles quantités, non toxiques, de cet insecticide ; les Pommes de terre n'en contiennent pas de quantités décelables.

— Les *organophosphorés*, du type parathion ou malathion, sont facilement biodégradables, et disparaissent rapidement du sol ; ils ne sont qu'immédiatement toxiques.

— Les *carbamates*, du type carbaryl, ont les mêmes caractéristiques que les précédents.

Les **herbicides** sont destinés à détruire les « mauvaises herbes » concurrentielles de plantes cultivées ; aussi utilisés par les militaires comme défoliants : 2,4 D, 2,5 D, picloram, contre Dicotylédones ; Cacylates (dérivés de As) contre les Monocotylédones.

Ces **armes chimiques** furent utilisées d'une façon massive contre les guérillas au Vietnam ; il est à craindre qu'elles le seront encore dans l'avenir : dans une guerre où il n'y a pas de ligne de front, les herbicides détruisent les sources d'alimentation de l'ennemi, et le couvert végétal où il pourrait s'abriter ou s'embusquer.

Le résultat n'est pas seulement la défoliation, mais souvent la mort des arbres et des herbes, dans les végétations naturelles ; bien que cette destruction ne soit pas définitive, il faut des années pour que la végétation se reconstitue ; entre-temps, le sol nu, dans lequel le picloram lentement biodégradable persiste, peut subir des altérations diverses.

Au Vietnam, la forêt détruite par les défoliants (anti-Dicotylédones) est remplacée par des fourrés de Bambous (Monocotylédones) inutilisables.

Les progrès de la science des **engrais** ne sont pas non plus toujours bénéfiques. Les engrais peuvent contenir des impuretés toxiques. Les phosphates naturels contiennent des métaux lourds et de l'uranium (U) radioactif.

En excès, les nitrates deviennent nuisibles : les plantes contenant trop de nitrates fleurissent mal (diminution de la productivité des fruits et graines) ; l'accumulation d'acide nitreux chez les plantes conduit à la synthèse de nitrosamines cancérigènes ; lessivés par les pluies vers les rivières et nappes liquides, les nitrates peuvent provoquer des phénomènes d'eutrophication de celles-ci, amenant la pollution biologique de l'eau.

## 2) Pollution des eaux douces

Par ruissellement ou drainage latéral, la plupart des substances ci-dessus énumérées suivent une *chaîne de pollution* et font immission dans les rivières, les lacs et les fleuves ; en particulier, les eaux de drainage y transportent N, P, K, etc... provenant d'engrais appliqués en excès, et une gamme très variée d'herbicides, de fongicides et d'insecticides toxiques. Ce qui fait que la pollution des eaux douces est la plus diversifiée qui soit, car à toutes les séquelles de la pollution terrestre, s'ajoutent un nombre extraordinairement élevé de **rejets** de toute nature.

Il y a d'abord les *eaux résiduaires des établissements humains amenées aux rivières par les égouts*. Les déjections, qui rendent les eaux sales et malodorantes, sont riches en azote et matières organiques ; elles ajoutent leur action à celle des détergents qui libèrent une partie du phosphore qui abonde dans leurs molécules : il y a **eutrophication** ; celle-ci est caractérisée par une pullulation en surface du phytoplancton, dont les cadavres s'ajoutent aux matières organiques pour alimenter une armée de Bactéries et autres organismes hétérotrophes, qui les font putréfier, en consommant l'oxygène nécessaire aux Poissons et autres animaux aquatiques, dont la vie devient impossible.

La désoxygénation des eaux peut provenir de déchets alimentaires ou glucidiques divers, qui jetés à la rivière par des industries : papeteries, sucreries, fabriques de conserves, laiteries, etc..., sont oxydés par des bactéries, diminuant le DBO de l'eau jusqu'à des valeurs impropres à toute vie, avec formation de produits organiques (putrescine, cadavérine, indol, scatol, etc...) ou minéraux (H<sub>2</sub>S) qui sont malodorants et souvent toxiques.

Dans l'Ardenne, s'observe un type particulier de pollution : des Épicéas plantés trop près de ruisseaux de têtes de vallon contaminent l'eau et empêchent les Truites de venir y frayer ; ils sont ainsi responsables de la stérilisation des rivières.

*Les eaux résiduaires industrielles* contiennent une immense collection de produits minéraux et organiques des plus divers, solubles ou non.

Une autre source de pollution des eaux douces, lorsque celles-ci sont navigables, est constituée par les *hydrocarbures* (huiles minérales) provenant des bateaux et péniches qui y circulent. Un film de  $10^{-4}$  cm d'huile à la surface de l'eau (10 litres répandus sur 1 hectare) réduit déjà fortement les possibilités de réoxygénation de l'eau sous-jacente ; un film de  $10^{-6}$  cm produit une coloration irrisée désagréable à la vue. Un exemple en Europe de fleuve pollué par les hydrocarbures est celui du Rhin.

### 3) Pollution des océans

La chaîne des pollutions parvient à l'Océan par les fleuves et aussi directement à partir du milieu terrestre, par des retombées provenant d'une dérive (« drift ») par l'action du vent (DDT).

Mais l'Océan a aussi ses sources propres d'agents polluants : il est la poubelle des millions de bateaux et embarcations de tous types qui y circulent. Les détritiques les plus divers y sont lancés des bateaux, et cette masse hétéroclite d'épaves finit par échouer sur les plages.

Mais le polluant n° 1 est le **pétrole**. Il n'y a pas seulement celui qui provient du fonctionnement normal des moteurs, il y a surtout celui qui est jeté à la mer par les pétroliers lors du nettoyage des soutes ; on estime que chaque année 1 % du pétrole transporté, soit  $3.10^6$  t, est évacué directement à la mer ; il y a encore celui qui provient d'accidents inéluctables, comme la catastrophe du Torrey-Canyon ; il a suffi d'une fausse manœuvre pour que ce pétrolier de 100 000 tonnes s'éventre en touchant des rochers et que 118 000 t de fuel se répandent en une couche nauséabonde sur des km<sup>2</sup> de mer.

Aujourd'hui, on construit des pétroliers de 300 000 à 800 000 t ; qu'arriverait-il si l'un de ceux-ci coulait à proximité des côtes ? qu'arriverait-il en cas de conflit où un certain nombre de ces pétroliers seraient coulés par les forces adverses ?

Mais il y a un autre danger grave : *l'industrialisation de la mer* ; un nombre de plus en plus grand de forages sont faits en mer ; il peut y avoir des fuites ; un forage à Santa Barbara a ainsi pollué, par  $8.10^6$  litres de pétrole, une partie importante de la côte Californienne.

Les nappes de pétrole flottant sur les océans atteignent les côtes (**marée noire**), les écosystèmes littoraux y perdent une partie importante de leur flore et faune, et s'acheminent vers une simplification dangereuse. Des milliers d'oiseaux de mer sont tués, surtout ceux qui se posent ou plongent pour rechercher leur nourriture : leurs plumes s'imbibent de pétrole, ils prennent froid, ne peuvent plus voler et

même coulent à pic (perte de 250 000 pingouins à Terre-Neuve en 2 ans) ; des huîtres et des parcs à moules sont détruits.

En haute mer, une mince et gigantesque pellicule de pétrole ralentit les échanges avec l'atmosphère, freinant l'activité solaire et les échanges CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> indispensables à l'activité photosynthétique du phytoplancton et des chaînes trophiques qui en partent.

### 3. Pollutions physiques

Les usines utilisant des systèmes de réfrigération, et plus particulièrement les centrales nucléaires, peuvent élever de plusieurs degrés la température de l'eau des rivières et le degré d'humidité des vallées traversées : **pollution thermique** menant à la caléfaction des rivières.

Le bruit toujours plus grand du martelage, des explosions, des avions franchissant le mur du son, produit chez l'homme des maladies diverses, qui ne sont pas seulement la surdité : **pollution acoustique**. Si actuellement, des méthodes diverses sont utilisées pour protéger les hommes du bruit (vitres doubles le long des artères à circulation dense, murs de béton protégeant les abords de champs d'aviation, etc.), il n'en reste pas moins vrai que la transformation de l'aviation supersonique ou d'outils bruyants comme le marteau-piqueur n'est pas encore pour aujourd'hui car elle demanderait une profonde restructuration de l'économie internationale.

La chimie a créé des matières plastiques qui font de magnifiques containers ou emballages, que l'on jette après usage ; elles s'empilent avec d'autres déchets en verre, en fer (cimetières de voitures), en aluminium, en caoutchouc, autour des villes, le long des routes, aux endroits de relâchement, dans les estuaires ; des administrations mal avisées utilisent comme dépotoirs des écosystèmes sanctuaires de flore et de faune naturelles, peu rentables économiquement (landes, pelouses enrochées, carrières abandonnées, marais).

Déchets, carrières, excavations, déblais, déchets miniers amoncelés en terrils, peuvent être considérés comme des **pollutions physiques solides** du territoire.

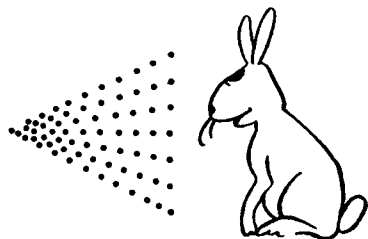
D'une manière générale, on s'oriente vers la récupération et le recyclage des déchets, ce qui constituera probablement à la fin du XX<sup>e</sup> siècle, la **seconde révolution industrielle de l'humanité**.

## 2. - Contamination de la biosphère par les radio-isotopes

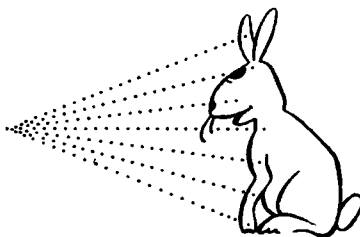
**Radio-écologie** (ODUM, 1959 et 1971)

1. Les particularités des diverses radiations ionisantes sont représentées par la figure 6.5.

Rayons  $\alpha$   
(particules d'He)



Rayons  $\beta$   
(électrons)



Rayons  $\gamma$   
(ondes électromagnétiques)

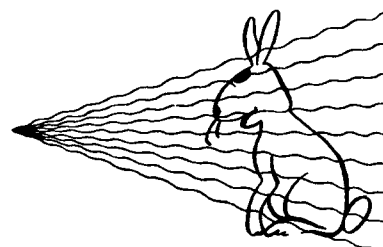


Fig. 6.5 Types de radiations ionisantes.

Rayons  $\alpha$  : parcours très court, très peu pénétrants (arrêtés par feuille de papier ou peau morte).

Rayons  $\beta$  : pénètrent jusque 1-2 cm dans les tissus.

Rayons  $\alpha$  et  $\beta$  ne sont dangereux que s'ils sont ingérés (émetteurs internes).

Rayons  $\gamma$  : très pénétrants et dangereux même sans être ingérés (émetteur externe).

2. Quand des radio-isotopes sont disséminés dans les écosystèmes, ils ont une tendance à s'y diluer, et on pourrait croire qu'ils s'y présentent à un niveau de concentration relativement inoffensif. Cependant, repris dans les chaînes trophiques, ils peuvent s'accumuler localement dans certains organismes ou organes qui ont tendance à les concentrer jusqu'à des doses dangereuses, soit pour l'organisme lui-même, soit pour les consommateurs qui viendraient à s'en nourrir.

Il faut distinguer les produits de fission  $^{137}\text{Cs}$ ,  $^{90}\text{Sr}$ ,  $^{131}\text{I}$ , émis lors des explosions de bombes atomiques (armes nucléaires, à désintégration de U et Pu) et les neutrons, émis par l'explosion de bombes H (armes thermonucléaires, à fusion de D) et induisant la formation d'éléments radioactifs ( $^{60}\text{Co}$ ,  $^{59}\text{Fe}$ ,  $^{65}\text{Zn}$ ,  $^{54}\text{Mn}$ ).

A la suite des explosions atomiques,  $^{90}\text{Sr}$ ,  $^{131}\text{I}$ , et  $^{137}\text{Cs}$  ont été détectés dans les tissus humains, ce qui indique que les retombées radioactives entrent dans les chaînes trophiques menant à l'homme. Sr et Cs radioactifs, ayant des précurseurs gazeux, sont transportés à longue distance. C'est entre 90 et 180 km de la source d'émission que l'on observe la concentration maximum de  $^{90}\text{Sr}$  dans les populations animales.

L'iode radioactif est produit en grande quantité par les bombes ou les réacteurs : largement dispersé, il adhère aux végétaux et, malgré sa durée de vie très courte, se concentre rapidement dans la thyroïde des animaux domestiques, et, dans une certaine mesure, dans celle de l'homme. Jusqu'ici, les doses trouvées dans les tissus humains ne sont pas dangereuses (lors de la longue série d'explosions atomiques de 1955, sur le continent américain, le maximum de concentration du radio-iode dans la thyroïde des hommes a été de 0,005 nanocuries par gramme de tissu frais, alors que la dose nocive commence à 15 nanocuries), mais localement, la situation pourrait changer dans les prochaines années.

C'est généralement par les plantes que les radio-isotopes (sol, pluie, poussières) pénètrent dans les

chaînes trophiques ; même dans les régions très éloignées des zones d'explosions nucléaires, la radio-activité des plantes augmentait de 1 à 10 lors de chaque explosion. De là, les éléments radioactifs passent aux divers niveaux de consommation.

On appelle **facteur de concentration** le rapport de la teneur de l'organisme en radio-isotopes à celle de l'environnement. Voici les résultats d'expériences réalisées sur deux chaînes trophiques aquatiques par des radio-écologistes américains utilisant le radio-phosphore  $^{32}\text{P}$  :

	Facteur de concentration
1) Eau .....	1
Végétation .....	0,1
Insectes et Crustacés .....	0,1
Oies et Canards .....	7 500
Œufs de ces animaux.....	200 000
2) Eau .....	1
Phytoplancton .....	1 000
Insectes .....	500
Perches .....	10

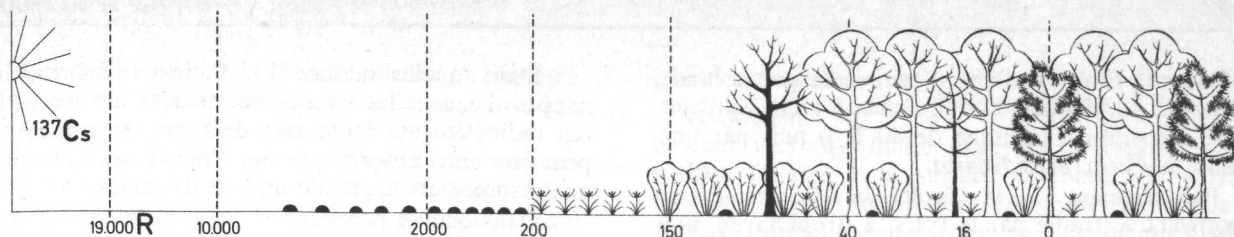
L'absorption des radio-isotopes, et leur concentration à certains niveaux des chaînes trophiques, est donc un problème très complexe qui dépend de nombreux facteurs :

1. *Nature des radioéléments* : les plus importants sont naturellement ceux dont la demi-durée de vie est longue, et particulièrement ceux qui se concentrent dans certains tissus :  $^{90}\text{Sr}$  dans les os,  $^{137}\text{Cs}$  dans les muscles,  $^{131}\text{I}$  dans la thyroïde. Les radioéléments entraînés dans les chaînes trophiques aquatiques ne s'y accumulent guère dans les plantes, et ne sont pas les mêmes ( $^{60}\text{Co}$ ,  $^{59}\text{Fe}$ ,  $^{54}\text{Mn}$ ,  $^{65}\text{Zn}$ , etc...) que ceux que l'on trouve dans les chaînes terrestres, où  $^{90}\text{Sr}$  et  $^{137}\text{Cs}$  se concentrent dans les plantes et animaux.

2. *Spécificité très forte du facteur de concentration* : celui-ci peut aller de 1 à 200 et même à 1 500 000 pour les diverses espèces d'un même écosystème ; certaines espèces sont douées d'un tel pouvoir de concentration qu'elles peuvent devenir toxiques dans un milieu



A. Forêt de Quercus - Pinus



B. Culture abandonnée

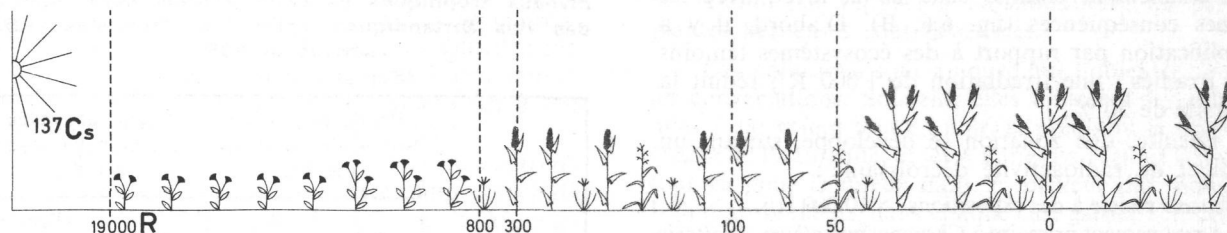


Fig. 6.6 Action des rayons gamma, provenant d'une source artificielle ( $^{137}\text{Cs}$ ), sur deux types d'écosystèmes, à Brookhaven (U.S.A.). (d'après Woodwell, 1963, 1970). R = Röntgen/h. (Pour explications, voir texte.)

ambiant parfaitement inoffensif (tableau ci-dessus, accumulation de  $^{32}\text{P}$  dans les œufs de Canards).

3. *Nature et richesse du milieu ambiant en éléments minéraux* : il y a compétition, dans les chaînes trophiques, entre les éléments du milieu et les radioisotopes apportés ; l'importance de ces derniers est d'autant plus grande que la quantité des éléments du milieu est plus faible, c'est-à-dire que les organismes vivant en milieu pauvre sont plus vite contaminés que ceux qui vivent en milieu riche. On peut voir par exemple au tableau 6.1 que les Moutons paissant dans les pâturages pauvres accumulent, dans leurs os, plus de  $^{90}\text{Sr}$  que ceux qui vivent dans des pâturages plus riches. Les facteurs de concentration seront plus grands dans les eaux douces que dans les eaux marines, et généralement plus grand dans l'eau que sur terre. La structure des écosystèmes intervient également : les végétations basses (landes à Bruyère, prairies alpines, etc.) se comportent comme des *trappes* à radio-éléments (cf. accumulation de  $^{137}\text{Cs}$  chez les Esquimaux et Lapons mangeant du Renne et du Caribou contaminés par Lichens).

4. *Nature et âge des organismes* : Les Mammifères sont beaucoup plus sensibles aux rayons  $\gamma$  que les Insectes, eux-mêmes beaucoup plus sensibles que les Bactéries, plus sensibles aux rayons  $\alpha$  et  $\beta$ . Les cellules jeunes, en voie de division active, sont beaucoup plus sensibles que les cellules âgées (Mammifères particulièrement sensibles).

Les individus jeunes absorbent plus que les vieux, et disposent d'un temps plus long pour l'accumulation irréversible de substances radioactives nocives. Les jeunes enfants âgés de moins de 4 ans accumulent  $^{90}\text{Sr}$  beaucoup plus vite que les adultes, et paraissent donc plus radiosensibles.

Les effets de la pollution par irradiation par les rayons  $\gamma$  ont été étudiés expérimentalement dans la forêt de *Quercus-Pinus* de Brookhaven par WOODWELL et son équipe (fig. 6.6, A).

Un émetteur gamma au  $^{137}\text{Cs}$ , que l'on peut sortir à volonté d'un bouclier protecteur de Pb, est placé dans la forêt ; après 6 mois d'exposition aux radiations, on observe 5 zones concentriques bien définies de modification de la végétation (1962), qui deviennent plus prononcées après 7 ans d'irradiation (1970) :

- 1) Exposition  $> 200$  R/j : zone centrale dévastée, où aucune plante supérieure ne survit, mais où des lichens et des mousses peuvent survivre jusqu'à des expositions  $> 1\,000$  R/j.
- 2) Exposition de 200 à 150 R/j : zone des *Carex*, où *Carex pensylvanica* survit et finit par former un couvert continu.
- 3) Exposition de 150 à 40 R/j : zone arbustive où survit la lande avec deux espèces de *Vaccinium* et une espèce de *Gaylussacia* (*G. baccata*) ; *Quercus illicifolia* survit à la limite externe.
- 4) Exposition de 40 à 16 R/j : zone des *Quercus*, d'où les *Pinus* ont été éliminés.
- 5) Exposition  $< 16$  R/j : la forêt à *Quercus - Pinus*. On passe progressivement au back ground ; la végétation ne change plus, mais subit quelques dégâts.

Ainsi, l'action des rayons  $\gamma$  est une véritable « dissection » de la forêt, les strates étant enlevées une à une : pour un gradient d'intensité croissante, il y a d'abord élimination des arbres, puis des arbustes les plus hauts (*Gaylussacia*), puis des arbustes les plus bas (*Vaccinium*), puis des herbes, et finalement des Lichens et des Mousses.

Il apparaît donc qu'un port en hauteur est un désavantage ; les *Pinus* sont particulièrement sensibles.

Il est important de remarquer que, dans la même forêt, l'action de *feux répétés* conduit aux mêmes



résultats : la forêt est d'abord remplacée par la lande à *Quercus*, *Gaylussacia* et *Vaccinium* (ce qui équivaut à une exposition chronique de 40 R/j) puis par une pelouse à *Carex pensylvanica*.

Parallèlement à la forêt de *Quercus-Pinus*, WOODWELL a irradié par le  $^{137}\text{Cs}$ , à Brookhaven, une culture abandonnée depuis un an et envahie par un groupement dense de *Chenopodium* et autres « mauvaises herbes » annuelles diverses ; l'irradiation s'est faite exactement comme celle de la forêt, avec les mêmes conséquences (fig. 6.6, B). D'abord, il y a simplification par rapport à des écosystèmes témoins non irradiés : une irradiation de 1 000 R/j réduit la diversité de 50 %.

Ensuite, une zonation se développe, suivant un gradient de radioactivité décroissante :

- 1) *Senecio* résiste à des expositions > 10 000 R/j.
- 2) Le groupement primaire à *Chenopodium album*, *Digitaria* et *Panicum* est inaltéré à des expositions < 300 R/j. Cependant des effets délétères sont constatés jusque environ 100 R/j.

MILLER et McCORMICK (1968) travaillant à Savannah River, ont montré que, dans des old fields vieux de 20 ans, irradiés ou incendiés, comme dans les écosystèmes irradiés de Brookhaven, les espèces les plus résistantes sont les espèces annuelles et vivaces des lieux perturbés (bords des routes, rives graveleuses, terres instables), c'est-à-dire les généralistes.

La forme herbacée de *Pinus palustris*, considérée comme une adaptation au feu dans les savanes du Sud, résiste aussi mieux à la radiation que la forme arbre : pour une irradiation de 3 R/j, 85 % de la forme herbeuse survit, 55 % seulement des arbres survivent.

4. Un aspect plus important encore de la contamination de la biosphère par les radio-isotopes est celui de l'évacuation des déchets résultant d'une utilisation pacifique de l'énergie atomique. Les déchets solides ou liquides fortement radioactifs sont entreposés dans de gigantesques tanks conçus à cet effet, tanks dont on ne pourra d'ailleurs pas multiplier indéfiniment le nombre. Des solutions de rechange sont d'ailleurs envisagées : transformation des déchets liquides en solides inertes (céramiques) à enfouir dans des strates géologiques profondes ; stockage des liquides et solides dans des mines de sel. Les déchets plus dilués sont trop volumineux, et sont évacués dans la biosphère. En 1957, l'évacuation annuelle des liquides radioactifs vers les rivières, les mers et les sols atteignait déjà 40 milliards de litres représentant une radioactivité de 2 millions de curies. Dans le cas d'une très forte augmentation, on songe à évacuer ces liquides toxiques dans les océans, ou mieux dans des puits creusés dans le sol.

Dès aujourd'hui, le problème des conséquences de ces enfouissements de déchets radioactifs dans les sols et dans les grands fonds marins est posé.

Dans quelle mesure les racines d'arbres, les nappes d'eau et les organismes marins absorbent-ils ces radioéléments ? On sait déjà que le ruthénium peut être ainsi absorbé par des Chênes, se trouvant à une distance assez grande du lieu de dépôt.

Dans quelles proportions ces substances enfouies risquent-elles de s'introduire dans les écosystèmes ?

Tableau 6.1

A. Comparaison de la quantité de  $^{90}\text{Sr}$  de différents niveaux trophiques de deux prairies contrastantes des Iles Britanniques, après les retombées radioactives de 1956

(d'après BRYANT, 1957)

	Prairie de colline Sol acide tourbeux pH 4,3		Prairie de vallée Sol brun limoneux pH 6,8	
	$^{90}\text{Sr}$ pCi/MS	Fact. de conc.	$^{90}\text{Sr}$ pCi/MS	Fact. de conc.
Sol . . . . .	0,112	1	0,038	1
Herbe . . . . .	2,5	21	0,250	6,6
Os de mouton	80	714	4,4	115

B. Comparaison de la concentration de  $^{137}\text{Cs}$  dans les Daims à queue blanche d'une plaine côtière sableuse et d'une zone adjacente de piedmont argileuse, aux U.S.A. (25 individus)

(d'après JENKINS et FENDLEY, 1968)

	pCi $^{137}\text{Cs}$ /poids frais	
	moyenne	amplitude
Plaine côtière (Géorgie) . . . . .	18 039 ± 2 359	2 076 - 54 818
Piedmont (Caroline du Sud) . . . . .	3 007 ± 968	250 - 19 821

5. A la pollution due à la radioactivité, s'ajoute la pollution thermique provoquée par le rejet des eaux de refroidissement des centrales thermonucléaires. Les conséquences se manifestent surtout au niveau des écosystèmes aquatiques (modification de la flore et de la faune, augmentation de la température provoquant une diminution d' $\text{O}_2$ , une plus grande sensibilité des organismes aux agents toxiques, etc.).

Autant de problèmes écologiques qui pourraient bien constituer le facteur limitant d'une pleine exploitation de l'énergie atomique.

### 3. - Conséquences des pollutions

On a vu dans ce qui précède que les agents polluants peuvent causer des nuisances, que l'on appelle dégâts s'ils n'ont pas de conséquences économiques et dommages s'ils en ont (fig. 6.3).

Ces dommages s'étendent naturellement à l'homme, mais comme l'expérimentation est difficile pour déterminer la responsabilité exacte des polluants et les **seuils de toxicité**, on en est réduit à des **enquêtes épidémiologiques** ou à l'étude de **phénomènes épisodiques** ; LAVE et SESKIN (1970), dans une revue critique des résultats obtenus aux USA, en Grande-Bretagne et au Japon, ont montré qu'il y a une corrélation entre la pollution atmosphérique (des villes) d'une part, la morbidité et mortalité d'autre part par bronchite, cancer du poumon, et maladies cardio-vasculaires ; bien que ces dernières s'expliquent plus difficilement, LAVE et SESKIN concluent qu'un abaissement important de la pollution atmosphérique conduirait à une réduction de 10-15 % des maladies de cœur.

Les dangers de la pollution peuvent être détectés par des indicateurs biologiques. Déjà l'importance du développement d'Algues, de Lichens et de Mousses colonisant troncs d'arbres et bâtiments, ou de leur disparition, révèlent l'intensité de certaines pollutions (« déserts de lichens »). Mais surtout on dispose de plantes indicatrices sensibles, présentant des symptômes dont l'étude permet de déceler la nature et la concentration des agents polluants : Narcisses ou Glaïeuls pour le fluor, Tabac (variétés BW3) pour l'ozone, Pin Weymouth pour  $SO_2$ , Chou (variété acéphale) pour benzopyrène, etc... D'autres plantes indicatrices sont utilisées pour le fait qu'elles accumulent dans leurs feuilles des quantités de polluants proportionnelles à leur concentration dans le milieu ; la détection se fait par *analyse foliaire* : Ivraie multiflore pour le fluor.

Dans le cas qui nous occupe plus spécialement, l'action des polluants sur les écosystèmes est de *modifier* leur structure et leur métabolisme. Il est intéressant de noter que l'action des polluants se manifeste toujours, quel que soit le polluant, dans le sens d'une **simplification de structure et de diversité** (glissement d'arrangements complexes d'espèces spécialistes vers un ensemble simplifié et banalisé de généralistes extraordinairement résistantes), d'une perte de production aux dépens de la respiration, de l'appauvrissement des écosystèmes en bioéléments, et de l'enrichissement concomitant des écosystèmes aquatiques provoquant leur eutrophication.

Les principaux patrons rapportés aux § précédents et particulièrement bien mis en évidence par la radioactivité : formes ligneuses défavorisées, mauvaises herbes extraordinairement résistantes, se retrouvent dans tous les types de pollutions de l'environnement, qu'il s'agisse de gaz toxiques, métaux lourds, polluants organiques ou radioactifs, défoliants ou même d'incendies.

DUVIGNEAUD a rapporté les mêmes phénomènes dans des régions cuprifères au Katanga (1958).

Les mécanismes ne sont pas complètement éclaircis ; cependant, il semble qu'intervienne le rapport

production brute

respiration ; les dimensions optimales des arbres tendent vers une limite fixée par le rapport de la surface foliaire à la surface cambiale : la surface foliaire assimilatrice devient constante, alors que la surface cambiale respiratoire ne fait qu'augmenter. Dans le cas des pollutions, il y a affaiblissement de la photosynthèse sans que la respiration soit affectée : résistent le mieux les espèces où la respiration totale est réduite par rapport à l'assimilation : les petites plantes herbacées sont favorisées.

Les pollutions sont aujourd'hui l'objet de toutes les conversations. Souvent, elles opposent les « Jérémies » qui voient tout en noir, et prédisent la fin prochaine de l'humanité, et les « Pangloss », pour lesquels tout va pour le mieux dans le meilleur des mondes. Il faut absolument, dans chaque cas, garder son calme et **peser le pour et le contre** ; faire la balance entre les avantages et les méfaits.

Prenons le cas du DDT, si souvent cloué au pilori de l'humanité par les conservationnistes de la nature. Il a *à son actif* :

- sauvetage chaque année de millions de vies humaines, par contrôle des vecteurs de la malaria, du choléra, du typhus, etc...
- aide à la production d'une énorme quantité de vivres, en sauvant de la destruction récoltes et bétail ; et en préservant ainsi de la faim de nombreux millions d'hommes,
- démoustication des centres urbains et vacanciers ;

*à son passif* :

- accumulation à certains niveaux du corps humain (tissus adipeux, foie, lait) mais toxicité non prouvée,
- dans les eaux, toxicité pour les Poissons et de là pour les Oiseaux piscivores,
- sur terre, action sur Oiseaux carnivores (œufs des Rapaces, peu calcifiés et Chauve-souris.

Ce bilan est plutôt favorable à l'emploi du DDT ; cependant, les conservationnistes essaient de le faire interdire aux USA et de là, dans de nombreux autres pays ; il a amené BORLAUGH, père de la révolution verte, à un extraordinaire « Plaidoyer pour le DDT » dont se dégagent des arguments d'une importance capitale pour la conservation de la Nature (1972).

D'abord, plus d'un milliard d'hommes ont été libérés des risques du paludisme au cours des 25 dernières années, par le DDT. Aujourd'hui, 329 millions d'hommes sont encore protégés du paludisme et de la maladie du sommeil par pulvérisation de DDT tendant à limiter ou à supprimer la maladie ; ce qui permet, dans les tropiques, une production accrue du riz grâce à une main-d'œuvre plus apte au travail.

Les bienfaits du DDT dans le maintien d'une productivité agricole importante ne sont pas à dire : 80 à 90 % des problèmes parasitaires sont résolus par lui.

Mais voici ce qui nous apparaît particulièrement important. Pour BORLAUGH, point n'est besoin d'invoquer l'amincissement des coquilles d'œufs sous l'action du DDT pour expliquer la raréfaction des rapaces. Leur disparition a commencé dès 1880, et ce, *parce que leur habitat est détruit par les empiétements de l'homme*. Cela n'est-il pas le fond du problème ? On assèche les marécages, on lotit les forêts ou on les boise en monocultures, on comble les vallées par de gigantesques lacs réservoirs, on construit des points de vue, des buvettes, voire des hôtels sur les rochers les plus escarpés, etc..., c'est-à-dire qu'on détruit les biotopes où flore et faune peuvent se maintenir et se reproduire ; mais si les espèces régressent, la faute en est aux produits chimiques ou à des lampistes comme par exemple les chasseurs ou les tendeurs d'oiseaux ; aux USA, 100 000 cervidés sont tués chaque année par les automobilistes, sans que personne ne proteste, mais tout le monde est alerté lorsque quelques Oiseaux ou Poissons sont soupçonnés d'avoir été détruits par un pesticide.

Dans les faits qui viennent d'être rapportés, le DDT devient un auxiliaire des conservationnistes : il permet une agriculture intensive, qui permet le maintien ou la mise en réserve plus ou moins naturelle de vastes surfaces qui, sinon, devraient être livrées à l'agriculture. BORLAUGH a calculé que si les USA en étaient encore à la technique de 1940, non seulement ils n'auraient pas pu mettre en réserve 20 millions d'ha retirés de la production agricole, mais ils auraient dû en plus défricher 97 millions d'ha de paysages naturels et souvent boisés.

On imagine les ravages qu'auraient causés cette opération parmi les animaux sauvages, particulièrement parmi ceux qui sont menacés d'extinction.

Citons encore BORLAUGH : il appartient à toute l'humanité d'accroître l'efficacité de l'agriculture dans le monde entier, si nous voulons alléger les souffrances humaines, préserver la faune, et améliorer le cadre de nos loisirs. A moins qu'on n'améliore la production alimentaire de l'Afrique orientale, les grands animaux des réserves seront éliminés par le braconnage dans les 30 ans à venir.

Pour BORLAUGH donc, tout concourt au même but. Mais : « sans réfléchir, des conservationnistes et des environnementalistes, ainsi que des spécialistes de l'information bien imparfaitement informés, se sont embarqués dans une croisade visant à faire abolir des produits chimiques agricoles tels que les pesticides et les engrais. Ils ne se sont pas avisés du résultat final de cette entreprise : la famine et le chaos politique qui s'abattraient sur le monde ».

Le problème des pollutions est donc toujours à double face, et peut se résoudre par des lois ou règlements basés sur des études scientifiques sérieuses.

Mais une vigilance de chaque minute s'impose, surtout qu'aucune loi ne peut empêcher des catastrophes imprévisibles (nauffrage d'un pétrolier géant, rejets accidentels de substances toxiques dans le milieu aquatique ou terrestre).

Surtout que le problème des pollutions évolue sans fin en fonction de l'évolution des techniques industrielles de création d'énergie et de produits chimiques. Par exemple, le problème des PCB est un nouveau venu.

Les PCB (biphényles polychlorés) sont utilisés sur une large échelle, dans la composition de produits imperméabilisants ou isolants, de cires, d'adhésifs, d'asphalte, de plastiques et d'appareillages électriques, etc... Ils tendent à s'accumuler dans les tissus gras du foie, dont ils produisent une dégénérescence ; ils produisent aussi des lésions de la peau.

#### 4. - Influence de l'homme sur l'atmosphère

Dans quelle mesure l'action humaine modifie-t-elle les caractéristiques générales de l'atmosphère terrestre ? Certains auteurs redoutent les effets de modifications chimiques comme l'augmentation de la teneur en CO<sub>2</sub>, ou la diminution de la teneur en O<sub>2</sub> ou encore l'affaiblissement de l'ozoneosphère ; ces effets pourraient, en plus d'une action sur la santé des hommes, produire des modifications climatologiques importantes.

On craint que la teneur en O<sub>2</sub> de l'atmosphère diminue à cause de la combustion des combustibles fossiles (consommation accrue d'O<sub>2</sub>) et à cause de la destruction du couvert végétal des continents et du phytoplancton des océans (non régénération de O<sub>2</sub> à partir de CO<sub>2</sub>).

Or, les mesures de la teneur en O<sub>2</sub> de l'atmosphère au cours des 60 dernières années ont montré que cette teneur n'a pas changé.

Un simple calcul montre que si l'on consommait d'un seul coup toutes les réserves de combustibles fossiles contenues dans les entrailles de la terre, et toutes celles contenues dans la végétation de la planète, 1 % seulement de tout l'O<sub>2</sub> de l'atmosphère serait consommé.

Or, il semble bien qu'une diminution de la teneur en O<sub>2</sub> de l'atmosphère de quelques pourcents soit sans effets appréciables sur les êtres vivants.

Le CO<sub>2</sub> et les poussières (aérosols) déversés par l'homme dans l'atmosphère peuvent-ils modifier d'une façon importante le climat de la planète ? Les avis sont partagés.

Les uns se basent sur l'élévation graduelle de la teneur en  $\text{CO}_2$  de l'atmosphère. Depuis la fin du XIX<sup>e</sup> siècle, la teneur en  $\text{CO}_2$  de l'atmosphère, qui à cette époque n'en contenait que 290 ppm, augmente progressivement, le monde végétal et les océans n'absorbant que la moitié du  $\text{CO}_2$  fabriqué par l'homme. Le reste s'ajoute à l'atmosphère à la vitesse de 0,6 ppm/an. De cette manière, le taux de  $\text{CO}_2$  de l'atmosphère est actuellement de 320 ppm et pourrait dépasser 380 ppm en l'an 2000. Il en résulterait par effet de serre (absorption et reradiation, par le  $\text{CO}_2$  atmosphérique, de l'infrarouge rayonné par la Terre) une élévation de température du globe de quelques dixièmes de degré ; une telle élévation de température pourrait occasionner la fonte totale des glaces de l'arctique et de l'antarctique, accompagnée d'une montée du niveau des mers et de l'immersion de nombreuses zones côtières de basse altitude.

Il faut que la teneur en  $\text{CO}_2$  double ( $\pm 600$  ppm) pour que la température de l'atmosphère terrestre augmente de 2° ; mais une telle augmentation vaporiserait davantage d'eau de la surface des océans ; cette vapeur d'eau augmenterait l'albedo de la terre, diminuerait les radiations solaires et limiterait le processus.

Certains pensent encore que l'augmentation récente de  $\text{CO}_2$  ne durera pas : les océans, qui contiennent 60 fois plus de  $\text{CO}_2$  que l'atmosphère, en absorbent, par agitation, la plus grande quantité.

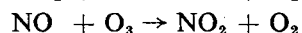
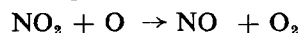
L'effet net de la combustion des combustibles fossiles pourrait, pour finir, n'être qu'une légère modification de l'équilibre carbonate-bicarbonate de Ca des océans.

D'autres pensent que l'accumulation de poussières dans l'atmosphère, principalement sous forme d'aérosols, serait une cause de refroidissement du globe par réflexion du rayonnement solaire vers l'espace. Les poussières rejetées actuellement par l'homme dans la basse atmosphère ne représentent que le dixième de celles que produit la nature (éruptions volcaniques, tempêtes de sable, exsudations végétales, microcristaux de sel provenant des embruns,

fumées des feux de brousse et de forêts allumées par la foudre, etc...) ; de plus, les poussières d'origine anthropogène restent près de la surface, dont elles provoquent plutôt un réchauffement par effet de serre (dôme au-dessus des villes, voir p. 292).

Cependant, les fines poussières rejetées dans la stratosphère par les explosions nucléaires ou les avions supersoniques pourraient mener à un refroidissement. Les données que l'on possède actuellement montrent que ces aérosols stratosphériques dus à des actions humaines ne sont qu'une faible fraction des aérosols stratosphériques totaux.

Certains redoutent l'action sur la stratosphère des avions supersoniques (SST) : ceux-ci rejettent de la vapeur d'eau et des oxydes de N, qui pourraient réagir avec la couche d'ozone, qui, à  $\pm 25$  km d'altitude, absorbe les U.V. de courte longueur d'onde, protégeant ainsi la biosphère des radiations particulièrement nocives. L'ozone est détruit par la vapeur d'eau, mais celle qui existe déjà est bien plus abondante que celle qui pourrait être ajoutée.  $\text{NO}_2$  qui pourrait s'accumuler dans les couloirs à circulation intense produit les réactions suivantes :



Mais il pourrait aussi être transformé en acide nitrique inactif sur l'ozone.

Des mesures actuellement entreprises montrent que la teneur en  $\text{O}_3$  de la stratosphère a une tendance à augmenter légèrement ; il faut accueillir avec circonspection les critiques adressées aux futurs avions supersoniques, et qui sont peut-être guidées par des questions d'intérêts économiques.

Un polluant chimique de l'atmosphère dont les effets peuvent se faire sentir à longue distance est le bioxyde de soufre ( $\text{SO}_2$ ). Nous renvoyons le lecteur au cycle de S (p. 150). Dans les zones urbaines où la teneur de l'air en  $\text{SO}_2$  peut dépasser 0,02 ppm, les plantes sont endommagées, les animaux et les hommes peuvent en être affectés. A Paris, le dépassement d'un seuil de  $120 \mu\text{g}/\text{m}^3$ , ou 0,042 ppm n'est pas toléré.

## 5. L'espoir alimentaire des hommes.

La Science est aujourd'hui si riche, et les disciplines qui peuvent concourir à une augmentation de la productivité de la biosphère sont si nombreuses qu'un classement s'avère nécessaire.

Il y a ce qui peut être réalisé dans l'immédiat et ce que, peut-être, on pourra réaliser un jour. Il y a ce que tous considèrent comme étant du domaine

du possible, et ce que certains considèrent comme étant du domaine du rêve et de l'utopie.

Il y a les illusions dangereuses et les brillantes fantaisies. Il y a (GUERRIN), les remèdes héroïques, comme la consommation directe du plancton marin, les protéines du pétrole, ou la restriction du pullulement humain.

Notre classement ira des méthodes et procédés les plus directement réalisables à ceux qui sont peut-être les plus utopiques.

### 1. Lutte contre l'érosion et contre l'épuisement des sols Meilleure utilisation de l'eau

La force destructrice des eaux de ruissellement peut être maîtrisée par des barrages et transformée en électricité ; l'électricité peut alimenter de meilleures techniques agricoles, et l'eau peut être utilisée rationnellement à irriguer les terres. Sous les climats à régime de mousson, où une longue saison sèche alterne avec la saison des pluies, l'eau peut être stockée dans des réservoirs et utilisée ensuite par des techniques d'irrigation.

Ces ouvrages d'ingénieurs se combinent à des progrès dans les techniques agricoles, progrès dont les bases cependant remontent souvent à la plus haute antiquité (voir fig. 6.13) :

- reboisement des sommets des collines dénudées, ou conservation des forêts qui pourraient encore y exister ; on régularise ainsi la circulation de l'eau sur les pentes, ce qui permet de retenir le sol, d'empêcher les glissements de terrain et les avalanches ; on maintient une réserve de bois d'œuvre et de combustible ;
- plantation de haies ou de rideaux d'arbres brise-vent ;
- cultures en terrasses, souvent soutenues par des murs de pierres ou par des haies ;
- labour rationnel par creusement de sillons épousant le tracé des courbes de niveau ;
- fixation des sols sablonneux meubles et parfois mouvants par des plantes riches en racines et à enracinement profond (Pins, Oyats, Robiniers) ;
- protection de la surface du sol par des couvertures mortes (produits chimiques, litières, fumier) ou vivantes (plante couvrante, de préférence alimentaire, pour ne rien perdre, cultivée entre les lignes ou pieds de la plante principale) ;
- choix des plantes que l'on cultive ;
- contrôle très strict de certaines méthodes agricoles, en particulier du dry-farming (voir p. 236).

Tout ceci peut concourir à la réclamation de terres jadis cultivées et aujourd'hui désertiques ; tout ceci peut stopper la diminution de surface des terres cultivées qui, jusqu'ici, n'a fait que se poursuivre. Enfin, la lutte anti-érosive est en même temps la lutte contre l'assèchement des continents.

**L'irrigation sert en principe à amener l'eau là où elle manque.** Comme la productivité des végétaux est proportionnelle à l'eau transpirée, on comprendra que l'irrigation peut aussi être pratiquée là où elle semble moins nécessaire pour *augmenter la production*.

### 2. Augmentation des surfaces cultivées

Nous avons vu (p. 243) que plus de 40 % des sols du monde correspondent à des neiges, glaces, toundras, déserts et montagnes, et sont impropres à l'agriculture. Les sols bruns, tchernozemiques et alluviaux sont déjà en grande partie cultivés. Les podzols et latosols sont souvent difficiles à cultiver. Cependant, on estime (SALTER) que 10 % des podzols et 20 % des latosols, c'est-à-dire respectivement  $1,5 \cdot 10^6$  km<sup>2</sup> et  $4,10 \cdot 10^6$  km<sup>2</sup>, sont récupérables, moyennant des investissements considérables en engrais et techniques agricoles diverses.

C'est surtout vers les 30 % occupés par les forêts, et vers les 40 % occupés par les déserts de tous types qu'il convient de se tourner.

Peut-on réduire encore les surfaces boisées ? La réponse nous paraît être : plus tellement. On a vu l'importance de certains boisements dans la conservation des sols et des eaux ; de plus, les besoins en bois et en cellulose de l'humanité ne font que s'accroître. De sorte que certains pays poursuivent déjà une politique de reboisement.

Ce sont principalement les régions tropicales humides qui peuvent être utilisées, car elles contiennent souvent de vastes savanes ou steppes tropicales servant uniquement de territoires de chasse, et de vastes massifs forestiers où des défrichements sont encore possibles ; mais il faut que l'eau n'y pose pas de problèmes insurmontables.

Cette mise en valeur des terres sauvages ou incultes doit être précédée d'une prospection phytosociologique et pédologique. Des cartes doivent être établies ; cartes des sols, de la végétation réelle, de la végétation potentielle, des territoires écologiques, d'utilisation agricole et forestière du territoire, des zones à protéger, etc... (voir annexe : Satellites, remote sensing).

L'établissement de ces bases écologiques est particulièrement nécessaire lors du **planning des régions tropicales, des zones arides et de la toundra**.

Un moyen d'augmenter la production des vivres, dans certains pays, est le glissement de la culture de plantes industrielles vers celle de plantes vivrières. Avec le développement des fibres synthétiques, des terres à Coton aux USA, des vergers de Mûriers au Japon, ont pu être retransformés en cultures.

« N'oublions pas que sous son soleil, l'Afrique tropicale avec l'eau dans la terre et dans l'air pourrait être une formidable usine naturelle où des végétaux bien choisis et convenablement aidés pourraient élaborer avec de meilleurs rendements que dans les zones plus froides du globe des produits de consommation pour le monde. » (AUBREVILLE, 1949).

C'est naturellement le problème de l'eau qui rend difficile l'utilisation, à des fins agricoles, des

déserts et semi-déserts. Les premiers paraissent irrémédiablement inutilisables autrement qu'en oasis (Sahara, Arabie et Gobi), les seconds peuvent être mis partiellement en culture moyennant de considérables et très coûteux travaux d'irrigation (Turkestan russe, déserts américains).

D'autres écosystèmes non utilisés, comme les landes et les marécages, ont échappé, jusqu'il y a peu, à la mise en culture, pour des raisons financières : sol des landes nécessitant un gros apport d'engrais, marais nécessitant de coûteuses techniques de drainage et d'assainissement ; mais ces difficultés n'ont pas arrêté les hommes du xx<sup>e</sup> siècle, et ces terres incultes sont aujourd'hui en grande partie boisées. Lorsque le climat s'y prête, les marais sont transformés en rizières (Camargue).

C'est l'homme cultivé lui-même qui aujourd'hui s'oppose à la mise en valeur des dernières landes, des derniers marais. Ces écosystèmes sont, en effet, d'importants conservatoires de reliques floristiques et faunistiques de groupes en voie d'extinction. Landes et marais sont aussi le refuge d'animaux traqués par l'homme (Oiseaux). Au Dévonien déjà, certaines tourbières avaient conservé la flore des premiers végétaux vasculaires, les Psilopsida, dont le développement et l'apogée remontaient sans doute au Cambrien et au Silurien ; enfouies sous le vieux grès rouge, ces tourbières nous ont livré intacts, les fossiles d'une flore dont, sans cela, nous n'aurions probablement jamais pu imaginer l'existence.

Dans tous les pays, et aussi à l'échelon international, des hommes éclairés sont groupés en *associations pour la protection de la nature* ; ils essayent de conserver les derniers marais et dernières landes sous forme de réserves naturelles intangibles.

Un autre moyen d'augmenter les surfaces cultivées est la conquête de terres nouvelles aux dépens de la mer : utilisation des alluvionnements des fleuves à leur embouchure, et conquête sur la mer (polders). L'exemple le plus remarquable est celui du *Zuiderzee*.

Jusqu'au moyen âge, le *Zuiderzee* constituait un lac intérieur séparé de la mer par une étroite bande de terre dont les violentes marées d'équinoxe finirent par provoquer la rupture. Ses rives connurent encore une certaine prospérité due à l'intense activité maritime mais, suite à l'ensablement des chenaux, ce lac devint jusqu'au début du xx<sup>e</sup> siècle, une sorte de mer morte, inutilisable, mais qui inondait périodiquement les terres avoisinantes.

De là naquit un projet d'aménagement du *Zuiderzee* par la construction d'une digue reliant la province de Hollande septentrionale à la côte frisonne, aménagement devant aboutir à l'assèchement, dans l'espace ainsi délimité, de 5 polders d'une superficie totale de 220 000 ha et à la constitution d'un lac réservoir d'eau douce de 125 000 ha, l'*Ysselmeer* (alimenté par la rivière *Yssel*).

Les travaux d'assèchement par pompage, de dessalement (submersion par les eaux douces, action des précipitations atmosphériques), de drainage ainsi que des travaux d'amélioration de la structure des sols de polders obtenus (notamment par de profonds labours) ont permis de faire de l'ancien *Zuiderzee* une véritable province fertile, fournissant des débouchés nouveaux à une population sans cesse croissante.

La production agricole des terres reconquises sur la mer comprend essentiellement des céréales (Froment, Orge, Avoine, Maïs) ; parmi les autres cultures importantes, il faut citer la Pomme de terre, les Betteraves fourragères et sucrière, le Colza, etc...

Bel exemple d'aménagement du territoire basé sur la recherche scientifique dans des domaines aussi variés que l'hydrologie, l'agronomie, le génie civil, la pédologie, etc..., le *Zuiderzee* constitue une des plus remarquables illustrations de la lutte ininterrompue des Hollandais contre l'envahissement par la mer.

**En conclusion** : les meilleurs sols et les zones facilement irrigables sont aujourd'hui cultivés. En utilisant des sols moins riches, où l'irrigation est possible, on peut espérer, au maximum, doubler les surfaces cultivées, les portant à environ 20.10<sup>6</sup> km<sup>2</sup>.

### 3. *Biologie des déserts et mise en valeur des zones arides*

Les zones arides sont difficiles à définir et à délimiter. Elles couvrent environ 47.10<sup>6</sup> km<sup>2</sup>, soit 35 % de la surface des continents, ou trois fois et demie la surface de l'ager.

Plus de 6.10<sup>6</sup> km<sup>2</sup> sont occupés par la *zone extrêmement aride*, à pluviosité annuelle inférieure à 25 mm, à humidité relative très faible (moins de 5 %) et à température exceptionnellement élevée ; la vie y est presque inexistante.

Le restant se partage entre une *zone aride* et une *zone semi-aride* dont l'importance relative varie du tout au tout suivant qu'on les caractérise par la végétation ou par le climat. Dans la *zone semi-aride*, la pluviosité peut atteindre 75 ou 100 mm certaines années ; mais ces années alternent avec des années très sèches ; la végétation y va de la steppe à végétation basse au bush sclérophylle.

Si on caractérise la *zone aride* par la steppe désertique, on doit lui attribuer une surface de 33.10<sup>6</sup> km<sup>2</sup>. Cette région gigantesque est aujourd'hui très peu productive, soit qu'elle n'ait jamais rien produit en dehors de quelques maigres herbages broutés par les Chameaux ou les troupeaux des nomades, soit qu'elle ait cessé de produire, ruinée par des actions humaines diverses : le surpâturage et le feu de brousse provoquant, par élimination du tapis végétal cependant très maigre, l'*érosion* et la *désertification* ; l'irrigation exagérée et mal conduite provoque la *salinisation*.

Érosion, désertification et salinisation des terres irriguées sont aujourd'hui en progression ; le problème immédiat n'est donc pas seulement d'augmenter en certains endroits les surfaces cultivées, mais de les empêcher de se réduire ailleurs.

Les steppes semi-arides, déjà scalpées par les Chèvres, connaissent une autre forme de dégradation : le surpâturage entraîne un changement radical dans la composition du tapis végétal ; les espèces fourragères sont progressivement remplacées par des espèces non comestibles.

Il n'est pas étonnant que certains hommes prévoyants se tournent vers ces terres immenses en pensant à l'avenir, et se préoccupent dès aujourd'hui de voir dans quelle mesure le prodigieux essor de la recherche scientifique peut permettre de les rendre plus productives. Ainsi est né, à l'UNESCO, le « *projet majeur* relatif aux recherches scientifiques sur les terres arides ».

Les bases d'une mise en valeur éventuelle sont avant tout la **connaissance approfondie des conditions de vie dans les déserts**.

### 1. L'eau.

La pluviosité est très irrégulière et en moyenne très faible. Mais l'eau tombe au cours d'orages extrêmement violents : le ruissellement rapide provoque une sévère érosion, ce qui paraît paradoxal. Des observations géochronologiques (étude de la largeur des cernes des bois vivants ou fossiles dont l'âge peut être déterminé par la méthode du radiocarbone) montrent qu'en plus, il y a des oscillations climatiques ; des civilisations avancées occupèrent, pendant des périodes humides, des zones aujourd'hui arides.

En zone aride, l'eau accumulée dans les nappes sous la surface du sol est beaucoup plus utile que l'eau de surface, qui s'évapore très rapidement.

D'autre part, l'apport d'eau par les *rosées* nocturnes est suffisamment important pour qu'il en soit tenu compte.

2. La **géomorphologie** des déserts est fort particulière ; à cause du couvert végétal très lâche, le sol est exposé directement au vent et au ruissellement qui peuvent être d'une grande violence ; dans les paysages sculptés par l'érosion hydrique, l'érosion éolienne réassortit les particules de sol en fonction de la topographie.

La végétation ne se développe bien que dans les dépressions colmatées par les limons, dans le thalweg des ouadi, ou sur certains plateaux recouverts de fins sédiments éoliens. Une méconnaissance des phénomènes géomorphologiques peut amener la ruine d'entreprises technologiques comme les barrages ou les travaux d'irrigation.

3. **Les sols** ont été décrits précédemment (p. 71). Ils sont peu altérés chimiquement, pauvres en matière

organique ; ils manquent d'oligo-éléments ; l'évaporation intense provoque la remontée de grandes quantités de substances minérales solubles, de sorte que ces sols sont très riches en NaCl, voire très alcalins.

4. **Le sel** abonde dans les zones arides, et souvent, l'eau qui s'accumule dans les dépressions est fortement salée. Des croûtes gypseuses se développent. Dans l'étude biologique des déserts, au problème clé de la résistance à la sécheresse se joint celui à peine moins important, de la résistance à des doses toxiques de sel.

5. **Les plantes et les animaux** sont adaptés morphologiquement, anatomiquement et physiologiquement aux conditions arides. On les classe en 4 catégories :

1. *Ceux qui échappent à la sécheresse* : se dépêchent de vivre pendant les courtes périodes de fraîcheur, et passent les longues périodes de sécheresse à l'état de graines, d'œufs ou de larves ; exemples : plantes annuelles d'été et d'hiver à vie éphémère, et Insectes qui vivent sur ces plantes.

2. *Ceux qui évitent la sécheresse* : vivent en économisant de maigres réserves d'eau qu'ils utilisent avec un maximum d'efficacité ; exemples : céréales des déserts à croissance rapide, à système racinaire très développé, à organes aériens réduits, (nanisme), à surface foliaire très petite, à forte productivité de graines ; animaux s'enfouissant dans le sol pendant la journée pour réduire leur transpiration, et n'ayant une vie active que la nuit et à l'aube.

Il y a aussi des plantes qui absorbent l'eau des rosées nocturnes par la surface de leurs feuilles, et de là, la transmettent aux racines, et même au sol.

3. *Ceux qui résistent à la sécheresse* : chez les plantes, on ne peut citer que les espèces succulentes qui font des réserves d'eau lors des courtes averses, et peuvent ensuite vivre sur ces réserves pendant de longues périodes de saison sèche. On ne les trouve pas dans les déserts très secs.

La résistance des animaux à la sécheresse est due surtout aux processus physiologiques par lesquels ils sont capables de concentrer leur urine, de limiter leur transpiration, de perdre très peu d'eau dans leurs excréments et de supporter la déshydratation tout en restant actifs. Ces animaux sont souvent capables d'élaborer de l'*eau métabolique* en oxydant des graisses ou des glucides : certains Insectes se procurent l'eau nécessaire à une vie normale en mangeant des plantes sèches ; certains Serpents et Oiseaux des déserts excrètent de l'urée et des nitrates sous forme solide. Le mieux connu des animaux résistant à la sécheresse est le Chameau.

4. *Ceux qui supportent la sécheresse* : estivent pendant la période sèche. Ce sont des plantes vivaces très bien adaptées à prolonger leur période de croissance par une stricte économie de l'eau (surface des

racines très développée, branching très dense, phylloclades fréquentes, feuilles petites, épaisses, durcies, souvent caduques, à stomates protégés, à épiderme recouvert d'une épaisse cuticule ou enduit de cire ou de résine, etc...) et qui entrent en dormance lorsque la sécheresse est trop forte.

Certains animaux sont aussi capables d'estivation, réduisant leur respiration et les battements de leur cœur, tout en dormant dans un milieu protégé.

De nombreux animaux invertébrés, de même que les Bactéries, Lichens et Mousses sont *reviviscents*, c'est-à-dire capables de supporter une dessiccation prolongée et de reprendre de l'eau quand il y en a.

De nombreuses plantes de désert sont *halophiles*, ou *halogypsophiles*, puisque la proportion des terres salées est grande. Toutes les adaptations des halophytes des bords de mer se retrouvent ici. L'étude du degré de tolérance (d'accumulation de sels solubles dans les tissus) des plantes au sel est une des plus importantes de la biologie des déserts.

Les associations végétales des zones arides sont aussi variées que les milieux qui les portent : pelouses d'annuelles, steppes de Graminées vivaces, diversément semées d'arbustes sclérophytes (Jujubiers, *Acacia*, etc...), galeries riveraines des ouadi à *Tamarix*, prés salés, formations d'halophytes crassulentes des dépressions où le sel s'accumule. Comme elles sont une mesure du degré d'aridité, leur étude préalable à tout essai de mise en valeur s'impose.

6. **Les techniques d'utilisation** sont essentiellement le pâturage, le dry-farming, les cultures irriguées.

Toutes ces techniques doivent être conduites avec circonspection car elles mènent respectivement à l'érosion hydrique, à l'érosion éolienne, et à la salinisation.

Le pâturage en zone aride conduit à une productivité optimale de 25 kg de bœuf par ha, ou à  $\pm 22$  kg de mouton et 12 kg de laine (voir p. 168). Pour éviter le surpâturage, il convient d'associer les pâturages à des zones irriguées, où existe de l'eau à boire, et où une nourriture d'appoint peut être trouvée en période d'extrême sécheresse.

Bien des phénomènes fondamentaux que nous venons d'énumérer exigent une étude approfondie. Cependant leur connaissance permet, dès aujourd'hui, de développer les techniques d'une **agriculture du désert**.

En Israël, des études archéologiques ont permis de constater que les agriculteurs nabatéens et byzantins se sont trouvés jadis, dans le Néguev, devant les problèmes d'une agriculture de désert, et qu'ils les ont résolus par des techniques dont on s'est aujourd'hui largement inspiré. D'où l'intérêt économique de ces études.

La réalisation d'une agriculture du désert (EBENARI) qui utilise uniquement les précipitations locales, repose sur les bases suivantes :

1. Il faut du *sol*. L'agriculture n'est possible que dans les ouadi, bassins de sédimentation, ou plaines sablonneuses ou loessiques.

2. Il faut transformer la force destructrice du ruissellement en un agent créateur ; dans les ouadi, une pluie de 1 cm peut former un torrent dont le débit atteint 30 000 m<sup>3</sup> par heure. L'eau peut être freinée par des systèmes de pierres, murettes, digues ou barrages l'obligeant à circuler en zigzag ou la dérivant par des déversoirs ou canaux vers des terrasses établies à flanc de coteau.

3. Les réserves d'eau les mieux protégées sont les nappes souterraines ou des citernes creusées à même la roche.

4. Les plantes choisies pour l'agriculture du désert doivent pouvoir se ressemer, germer et croître dans des conditions difficiles (formation d'une croûte dure de sol superficiel, risque d'entraînement par le courant, danger de germination lors d'une pluie insuffisante) ; les « bonnes plantes » sont souvent en compétition avec de mauvaises herbes indésirables, et doivent pouvoir l'emporter. Elles doivent être adaptées à la sécheresse (grand développement du système racinaire, pression osmotique élevée, haute capacité à régler la transpiration) et en même temps appétibles. La végétation doit comporter un certain pourcentage de Légumineuses, car le sol ne contient pas d'azote. Les Légumineuses les plus intéressantes sont des espèces annuelles provenant des garrigues et pelouses méditerranéennes ; c'est ainsi que le *Trifolium subterraneum*, un petit Trèfle méditerranéen enterrant ses gousses, introduit dans les déserts australiens, s'y est développé en telle abondance qu'il a rapporté déjà des millions aux éleveurs de Moutons.

Les meilleurs pâturages consistent en un fond de Graminées vivaces et annuelles, mélangé de Légumineuses annuelles (*Trifolium*, *Medicago*) et armé d'arbustes à enracinement profond et feuilles comestibles (*Atriplex*, *Colutea*). Des résultats encourageants ont été obtenus en Israël avec certaines espèces d'*Atriplex* ; ces buissons halophiles qui vivent presque sans eau, et survivent de *longues années*, grâce à leurs racines très profondes, permettent de nourrir un Mouton ou une Chèvre et demi à l'hectare.

L'agriculture du désert exige aussi des *plantes pouvant utiliser l'eau des terrains salés* ; le Dattier (*Phoenix dactylifera*) supporte des teneurs en sel allant jusque 3 g de chlore au litre ; *Juncus maritimus* est par excellence un halophyte des déserts ; il est utilisé, en Israël, comme plante à papier. Il faut encore des *plantes fixant les dunes*, et chose très importante dans les déserts, des arbustes donnant de l'ombre, pour abriter gens et bétail pendant les heures les plus ensoleillées. Ceci pose le problème du boisement des déserts. Des résultats encourageants sont obtenus avec certaines espèces d'*Eucalyptus*.



La génécologie peut sélectionner des écotypes spécialement bien adaptés. Des caractères comme la résistance ou la tolérance à la sécheresse sont génotypiques, et peuvent être combinés par hybridation, à d'autres caractères désirables.

En dehors de cette agriculture du désert, qui utilise l'eau naturelle jusqu'à la dernière goutte, il faut envisager, quand elles sont possibles, les **techniques d'irrigation**, qui permettent de cultiver des plantes moins adaptées. Actuellement, la moitié de l'eau d'irrigation est gaspillée ; de plus, on ignore trop souvent que l'eau d'irrigation doit être additionnée d'engrais convenablement choisis. Des études ont montré que N et P sont généralement déficients, de même que des oligo-éléments comme Zn, Fe et Cu, d'où chlorose des végétaux. L'eau d'irrigation est plus ou moins riche en sel ; lorsqu'elle s'évapore, celui-ci s'accumule progressivement en surface. La *salinisation* des terres irriguées est aujourd'hui en progression dans les zones arides ; on peut y remédier en cultivant des espèces ou écotypes adaptés à des sols salés ou en contrebalançant les ions toxiques  $\text{Na}^+$  par des ions antagonistes. En fait, une forte salinité n'est pas nécessairement nocive, à condition que soit maintenu à sa valeur optimale le rapport ionique  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  ; ainsi en salant l'eau salée, on obtient une bien meilleure tolérance de certaines plantes ; en Italie, du Riz peut ainsi supporter des doses de 6 000 ppm de Na ; en Israël, des résultats encourageants ont été obtenus en irriguant des cultures d'Arachide, de Betterave à sucre, et de *Dolichos*, avec de l'eau salée convenablement balancée en  $\text{K}^+$  et  $\text{Na}^+$ . Il s'agit là de l'amorce d'une surprenante possibilité d'irriguer les terres avec de l'eau de mer.

D'autres **perspectives d'avenir** pour les zones arides, résident dans l'augmentation des ressources en eau par la construction de barrages-réservoirs, ou par l'utilisation d'eau de mer plus ou moins dessalée ; il existe de nombreux procédés de dessalinisation : distillateurs, alambics solaires, électrolyseurs, filtration sur résines spéciales. A l'usage des hommes, il existe déjà des appareils ménagers produisant 1 m<sup>3</sup> d'eau douce par jour. Une usine à Tel Aviv produit 100.10<sup>6</sup> m<sup>3</sup> d'eau douce par jour.

On cherche aussi à induire des précipitations artificielles.

L'espoir des zones arides réside surtout dans les progrès de la recherche scientifique ; mais aussi dans la traduction en mesures concrètes des connaissances acquises. Pour éviter que continuent les dégradations dues à des hommes bien intentionnés, mais ignorants, il faut les instruire.

Or, il apparaît nettement que, dans les régions sous-développées, l'éducation des hommes doit partir des connaissances empiriques très étendues qu'ils ont du milieu où ils vivent.

**Écologie en tant que base des recherches scientifiques, écologie en tant que base de l'éducation**, voilà qui met en lumière le rôle important de cette science dans la mise en valeur de la biosphère. Par son intermédiaire, Science et Éducation doivent pouvoir coopérer au maximum pour rendre plus productive une immense région de 30 millions de km<sup>2</sup> ; même si 1/20 seulement de cette surface est récupérée, les efforts des hommes seront largement récompensés.

#### 4. Lutte contre les parasites La phytopathologie La lutte biologique

##### 1. Fongicides et insecticides.

Comme les animaux et les hommes, les plantes peuvent avoir des maladies entraînant la mort ou une baisse de rendement. On a vu que chaque année les parasites détruisent environ 20 % des récoltes.

La lutte contre les maladies provoquées par des Champignons parasites utilise des *fongicides* divers. Le moyen le plus sûr est néanmoins la sélection de variétés résistantes. Le parasite peut créer des complications en mutant et en donnant ainsi naissance à de nouvelles races physiologiques plus virulentes ; ainsi, *Puccinia graminis*, la rouille du Froment, développe constamment des races agressives nouvelles ; ce fut un des buts de la « révolution verte » au Mexique, de créer des races de Froment plus ou moins omni-résistantes.

On a découvert, dans les dernières décades, un certain nombre d'insecticides très efficaces : DDT, parathion. Depuis leur utilisation, les rendements agricoles sont fortement augmentés (on a observé aux USA des augmentations de rendement des champs de Pommes de terre atteignant 48 %).

Une accoutumance des Insectes aux insecticides (ségrégation de lignées résistantes) nécessite une alternance des produits utilisés.

Il convient d'insister sur l'ampleur des pulvérisations d'insecticides effectuées souvent à partir d'avions, notamment dans la lutte contre les Moustiques, les Tsé-Tsé, ou les Sauterelles. Des écosystèmes entiers sont ainsi soumis à des agents chimiques d'un type absolument inédit.

Quelle est l'importance des déséquilibres ainsi produits ? Dans quelle mesure, des aliments provenant de plantes traitées par des insecticides sont-ils toxiques pour l'homme ? On est encore aujourd'hui en pleine controverse, mais il est certain que dans bien des cas, des doses aussi exagérées qu'inutiles sont employées.

On peut estimer qu'une phytopathologie efficace pourrait augmenter de 10 à 15 %, la productivité de la biosphère.

## 2. Herbicides.

Les « mauvaises herbes » qui envahissent les cultures entrent en compétition avec les plantes cultivées et produisent de ce fait des diminutions de rendement de ces dernières.

On a découvert que de nombreuses mauvaises herbes à larges feuilles (Dicotylédones) qui envahissent les champs de céréales, peuvent être détruites par des aspersion de certaines substances chimiques à propriétés d'hormones végétales de croissance : 2-4-D (acide 2-4 dichlorophénoxyacétique) ; MCPA (acide 2 méthyl — 4 chlorophénoxyacétique) ; on a aussi trouvé des herbicides qui, inversement, détruisent les Graminées qui envahissent les cultures de Dicotylédones à larges feuilles : IPC (o.isopropyl n phényl carbamate) ou NaTCA (trichloracétate de Na).

Par l'action de ces herbicides, on peut obtenir par exemple, des moissons sans mauvaises herbes, ou des prairies enrichies en Légumineuses.

Ces herbicides sont également actifs sur les « waterpests », plantes aquatiques à propagation végétative ultrarapide du type de la Jacinthe d'eau (*Eichornia crassipes*) ou des Fougères aquatiques (*Azolla*, *Salvinia*) qui, dans le monde, envahissent les voies d'eau, les canaux et les lacs, au point de les obstruer, et d'y rendre difficile la navigation ou la pisciculture.

## 3. Armes biologiques. Lutte biologique antiparasitaire et contrôle des pesticides.

Les études des écosystèmes naturels et des chaînes trophiques permettent de choisir et d'utiliser certains animaux ennemis d'animaux nuisibles (Insectes ou Oiseaux entomophages détruisant par prédation ou parasitisme les Insectes nuisibles par exemple).

Les écologistes peuvent ainsi modérer l'enthousiasme des chimistes qui inventent, pour tuer les parasites ou les mauvaises herbes, des poisons dont l'action n'est pas contrôlée et qui souvent tuent tout, y compris les organismes utiles. On peut citer l'exemple de poisons utilisés contre les Pucerons d'un verger et qui, en plus, exterminent les Abeilles ; la pollinisation des fleurs n'étant plus assurée par celles-ci, la production fruitière est fortement réduite.

La **lutte biologique** consiste à faire combattre une peste indésirable par un de ses ennemis naturels, plutôt que de lutter contre elle par des applications de pesticides chimiques souvent dangereux pour l'environnement, parce qu'ils frappent de façon aveugle, et sont susceptibles d'intoxiquer les chaînes trophiques et de provoquer des ruptures d'équilibre.

Des exemples simples peuvent être pris dans la lutte contre l'invasion du continent australien par des

pestes introduites d'ailleurs : le Cactus à raquettes (*Opuntia*), introduit en 1840, avait envahi en 1920, 200.000 km<sup>2</sup> de territoire australien ; il fut possible de parvenir à une réduction de 75 à 95 % par l'introduction de *Cactoblastis cactorum*, dont la chenille fait, dans son pays d'origine, une grande consommation d'*Opuntia* ; un équilibre s'est créé entre l'*Opuntia* et le *Cactoblastis*, dans des proportions raisonnables pour l'agriculture ; le Lapin, également envahissant, fut contrôlé par l'introduction dans ses populations du Virus de la myxomatose ; etc...

Pour détruire les larves de Moustiques, qui commencent à devenir résistantes au DDT, on répand dans les eaux des Gambusies, poissons larvivores qui dévorent 100 larves à l'heure.

C'est contre les Insectes parasites des cultures que la lutte biologique prend ses aspects les plus variés (GRISON 1969, HOZCOMB 1970, van den BOSCH 1971) ; en dehors de la création de races résistantes de la plante cultivée au parasite (races de froment résistantes à la mouche de Hesse aux U.S.A. par exemple), on utilise ses ennemis les plus divers, qui sont des prédateurs (Insectes, Oiseaux, Rongeurs, Entomophages), des animaux parasites (Insectes, Nématodes), des Bactéries, Virus et Champignons.

Un autre aspect de la lutte biologique est l'utilisation d'armes chimiques d'origine biologique : phéromones d'attraction sexuelle, permettant de capturer et de détruire massivement les mâles ; hormone juvénile et ecdysone (voir p. 55) empêchant le développement ou la reproduction de l'insecte attaqué.

Enfin, une autre technique consiste à introduire dans la population de l'insecte parasite des mâles stérilisés (KNIPLING) de sorte qu'une partie importante des femelles pondent des œufs non fertiles (exemple de l'élimination de la Mouche Tordeuse, en Floride).

Des exemples très connus sont l'utilisation des Coccinelles contre les Cochenilles : dès 1888, l'action de la Cochenille *Icera purchasi* parasitant les agrumes de Californie fut victorieusement combattue par l'introduction de la Coccinelle *Novius cardinalis* ; parasite des agrumes et prédateur provenaient d'Australie. Plus récemment, on utilise avec succès l'Hyménoptère endophage, *Prospaltella perniciosi*, originaire du Caucase et de la Chine, dans la lutte contre le « Pou de San José », Cochenille Diaspine devenue un véritable fléau pour les arbres fruitiers des régions tempérées ; le but est d'arriver dans les vergers, à un équilibre, à un contrôle du « Pou », et non à son éradication, laquelle, faisant disparaître aussi le *Prospaltella*, risquerait de provoquer de nouvelles catastrophes lors d'une réintroduction du parasite.

De bons résultats ont été aussi obtenus contre les Chenilles processionnaires du Pin (*Diprion pini*, voir p. 141).

Les processus sont plus compliqués lorsqu'il s'agit de s'attaquer aux *vecteurs* de maladies.

Le contrôle des Scolytes propageant le Champignon causant la maladie des Ormes permet aujourd'hui, aux U.S.A., d'éviter la destruction totale des populations d'Orme de Hollande, que l'on a connue jusqu'ici.

Signalons encore que la lutte microbiologique, utilisant des Virus polyédriques ou des Bactéries provoquant de véritables épidémies chez de nombreuses espèces de Chenilles parasites, est déjà très avancée. Des préparations de *Bacillus thuringiensis* sont vendues dans le commerce sous le nom de *bactospéine*.

Le problème de la lutte biologique est en fait très complexe : l'« arme » biologique doit être spécifique, avoir son maximum d'action au moment précis où la peste à combattre est la plus vulnérable, et d'une manière générale, être suffisamment efficace.

L'« arme biologique » doit aboutir à un contrôle permanent, c'est-à-dire à un état d'équilibre (en sa faveur), avec son ennemi. Elle doit s'intégrer à l'écosystème ; elle doit y trouver des « stations-refuges » où elle assure sa survie, spécialement lorsqu'il s'agit d'une espèce diversivore (ou passant par un stade herbivore), qui en toute saison, a besoin de la présence de certaines espèces végétales fournissant pollen, nectar ou fruits.

La création de stations-refuges peut s'avérer nécessaire (populations d'Ombellifères et de Légumineuses plantées dans les vergers, haies et bocages dans la campagne), mais il convient de s'assurer que ces stations-refuges ne favorisent pas certains ennemis des cultures.

Ainsi s'affirme l'importance de la diversité (contre la banalisation) des écosystèmes, même cultivés, qui peut rendre à nos campagnes le charme et les

couleurs qu'elles ont perdus suite à l'éradication des mauvaises herbes, du type Coquelicot ou Bluet.

## 5. Progrès de l'agriculture

### 1) Agronomie (fig. 6.7).

Le problème alimentaire est d'une telle ampleur qu'il serait dangereux d'espérer que, seules, de nouvelles découvertes scientifiques (telles la production massive de nourriture de synthèse) puissent le résoudre. Le recours à la terre généreuse dans le cadre d'une agriculture moderne peut seul engendrer une dynamique des récoltes dépassant celle de la population humaine. Ceci pour autant, comme le souligne R. DUMONT, qu'une agriculture d'agronomes prenne la place de la traditionnelle agriculture routinière micro-paysanne.

L'extension des méthodes conventionnelles à l'ensemble des pays sous-développés fera réaliser un énorme bond à la production des vivres. Il s'agit essentiellement de choisir les plantes adaptées au milieu pour réaliser des conditions optima de photosynthèse, de régulariser l'apport d'eau (irrigation-drainage), de bien doser l'emploi des engrais et des pesticides, d'utiliser la pratique des doubles ou triples récoltes, d'utiliser systématiquement et exclusivement des semences sélectionnées, d'allier enfin aux meilleures conditions biologiques, l'énergie mécanique réalisant un gain appréciable de travail humain (cf. tableau 6.2). Il va sans dire que la mise en œuvre de ces méthodes (« révolution verte ») exigera de profondes réformes économiques et sociales de la part des pays intéressés. On verra plus loin que le « Plan » de la F.A.O. pour l'avenir de l'alimentation mondiale estime qu'une telle **agriculture intensive** est de loin préférable à l'extension des surfaces cultivées.

Par ailleurs, l'augmentation des rendements est liée aux progrès de la physiologie végétale, de la génétique, de la phytopathologie et de l'écologie au sein de laquelle l'étude des sols revêt un caractère particulièrement important.

### 2) Physiologie végétale

Les domaines où la physiologie végétale peut et doit encore réaliser d'immenses progrès sont spécialement celui de la photosynthèse, celui de la nutrition minérale des plantes et celui des hormones qui régulent leur croissance et leur développement celui de l'assimilation de l'azote par les bactéries.

1) On a vu que, dans la nature, même s'il s'agit de plantes cultivées à haut rendement, l'énergie chimique potentielle récoltée lors de la photosynthèse représente 1 kcal pour 100 kcal de l'énergie lumineuse utilisable reçue.

Il en va tout autrement pour des plantes cultivées en laboratoire ; lorsque les plantes sont placées dans les meilleures conditions possibles d'utilisation de la

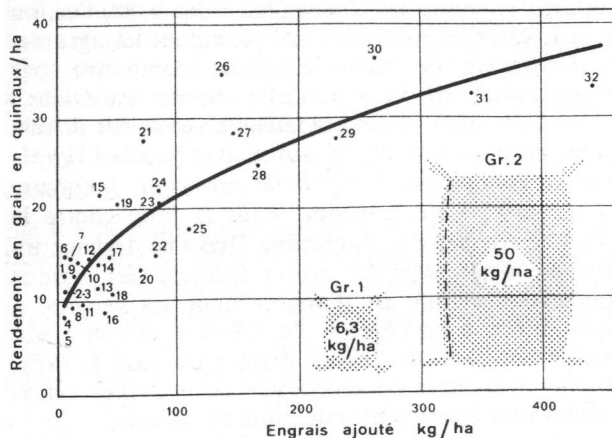


Fig. 6.7 Importance de l'addition d'engrais chimiques (N, P, K) sur les rendements en grains des moissons, dans divers pays du monde.

lumière (mode de nutrition, CO<sub>2</sub>, substances minérales et mode d'éclairage savamment étudiés), on se rapproche du rendement énergétique maximal de la photosynthèse qui est de 25 %. Il est plus facile de

Tableau 6.2 - Rendement des céréales en fonction du type de société agricole (d'après DUMONT 1954)

Nombre de journées de travail	Nombre de kg de céréales produites	Type de société agricole
1 jour	7 - 20 kg	Agriculture autochtone d'Asie et d'Afrique
1 jour	40 - 50 kg	Agriculture autarcique (Slovaquie orientale)
1 jour	120 kg	Fermes semi-équipées de l'Ouest de la France
1 jour	2 000 - 4 000 kg (Mais)	Corn Belt américain

réaliser ces conditions, pour des cultures d'Algues microscopiques (Chlorelles) que pour des plantes supérieures ; d'où des tentatives de culture d'Algues à l'échelon semi-industriel.

Il va cependant de soi que les recherches doivent tendre à diminuer le fossé qui sépare les faibles rendements des plantes supérieures dans la nature et les gros rendements obtenus en laboratoire ; l'espoir de porter de 1 à 5 % l'efficacité photosynthétique annuelle des plantes cultivées est réel ; on sait déjà, qu'au cours de leur cycle de végétation, les plantes supérieures connaissent des périodes de haute efficacité : rappelons le chiffre de 6 % pendant 80 jours (de 10 % pour des périodes plus courtes) obtenu par les botanistes hollandais sur la Betterave à sucre.

On sait aussi qu'en augmentant la concentration en CO<sub>2</sub> de l'air au contact des feuilles, on peut augmenter le rendement de 50 à 100 %.

Il faudrait aussi pouvoir disposer de plantes couvrant entièrement le sol à chaque instant et produisant continuellement des feuilles pendant la période de végétation, feuilles qui constitueraient d'ailleurs le principal produit de récolte ; on rejoindrait ainsi la plante idéale de PIRIE (p. 276).

2. Le maintien, et surtout l'augmentation de la fertilité d'un sol, nécessitent des apports d'engrais, tant minéraux qu'organiques.

Les engrais organiques sont des matières mortes, comme le fumier ou le purin, ou des matières vivantes comme les engrais verts, qui sont le plus souvent des Légumineuses cultivées que l'on enfouit dans le sol de manière à enrichir celui-ci en azote puisé dans l'atmosphère ; Luzerne ou Trèfle peuvent ainsi apporter par hectare 2 à 4 tonnes de matière organique, dont

100 à 150 kg d'azote. Le rôle principal des engrais organiques est d'alimenter la pédoflore et la pédofaune responsables d'une bonne structure physique du sol.

Les engrais minéraux restituent au sol les éléments qui en ont été exportés par les récoltes (tabl. p. 73). Leur emploi judicieux a permis de notables augmentations de rendement, particulièrement importantes sur sols pauvres.

Mais il faut se garder de croire qu'il suffit d'ajouter au sol des doses croissantes d'engrais pour augmenter indéfiniment sa productivité ; des apports massifs d'engrais, peuvent mener à une détérioration des sols, « brûler la terre » selon le dicton paysan. L'utilisation des engrais est une véritable science, à peine sortie de l'empirisme.

On a généralement admis que les éléments exportés par les récoltes en quantité si grande, qu'ils doivent être restitués au sol par les engrais, sont N, P, K, et Ca. D'où la trilogie des engrais artificiels : N, P, K, et la nécessité du chaulage de certains terrains.

De plus, une loi du minimum due à LIEBIG, montre que le rendement est déterminé en grande partie par l'élément nécessaire qui se trouve en quantité assimilable la plus faible. Il ne sert à rien d'augmenter les autres éléments par rapport à celui qui est limitant. On comprend donc que le problème est ardu, d'autant plus qu'un autre cation est venu s'ajouter à la trilogie, le cation Mg, dont l'importance n'est plus niée par personne.

A côté de ces éléments, il y a ceux qui sont nécessaires à faible dose, les oligo-éléments comme Zn, B, ou Cu. Et il y a surtout ceux dont on ne connaît pas encore l'importance, vu que des analyses modernes perfectionnées ont montré que les plantes contiennent dans leur substance pratiquement tous les éléments du système de MENDELEEV.

Pour citer un chiffre apparemment raisonnable, il semble que les progrès de la science des engrais et ses applications permettraient une augmentation de l'ensemble de la production mondiale de l'ager de 50 % ; il s'agit d'un chiffre moyen prévoyant pour les régions sous-développées une augmentation allant jusqu'à 200 %.

Une augmentation des rendements par la fumure minérale ne s'accompagne-t-elle pas d'une diminution de la valeur nutritive des aliments récoltés. Sir Albert HOWARD, partant de monocultures nourries par des engrais minéraux, où il n'est point tenu compte de la vie du sol, a pu dire que l'emploi de ces engrais est « un attentat contre la santé des sols, des plantes et des hommes ». Ce pourquoi certains tâchent de développer aujourd'hui une « agriculture biologique » sans engrais chimiques (voir p. 267).

3. La découverte et l'étude des auxines, dérivés de l'acide  $\beta$  indole acétique, qui assurent la crois-

sance des végétaux, ont permis d'importants progrès techniques (bouturage, maintien prolongé des fleurs et fruits sur la plante-mère, herbicides, etc.).

L'utilisation d'hormones florigènes, est susceptible de révolutionner les techniques et d'amener d'importantes augmentations de la production des graines et fruits.

### 3) Ecologie

Une grosse partie des techniques empiriques de l'agriculture résultent d'observations renouvelées dans le temps, et sont, en somme, de l'écologie appliquée. Les bons fermiers sont de bons écologistes. Et si tous les fermiers étaient de bons fermiers, on estime que le rendement de l'agriculture pourrait très fortement être augmenté (voir CLARKE, p. 242-243).

A partir de ces données empiriques et de celles de l'écologie physiologique et de l'écologie de terrain se développe une *écologie agricole* moderne, basée aussi sur la phytogéographie et la pédologie ; la connaissance de l'aire de distribution d'une plante cultivée apprend beaucoup sur les exigences écologiques de cette plante ; la connaissance du sol où cette plante est cultivée est nécessaire pour l'application rationnelle des engrais et de l'irrigation.

### 4) Génétique et amélioration des plantes cultivées

#### 1. Les méthodes classiques de la sélection.

La sélection, soit dans des populations naturelles, soit dans des populations produites par hybridation,

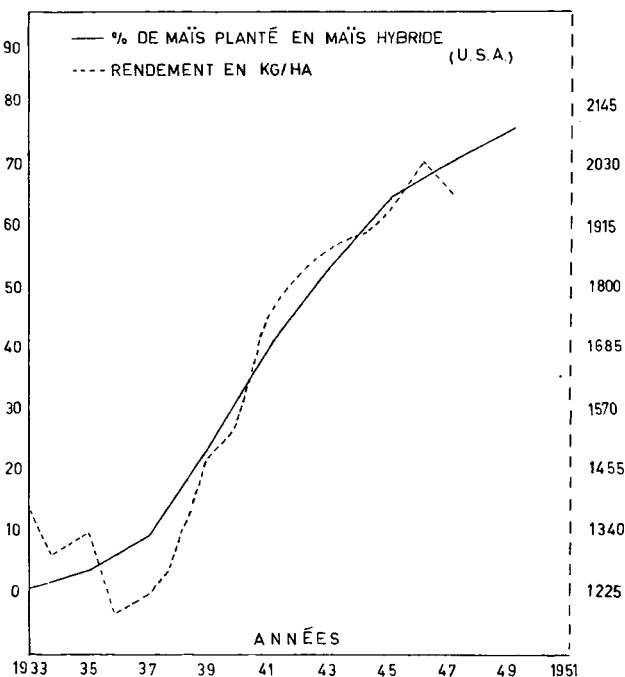


Fig. 6.8 Augmentation des rendements de Maïs, suite à l'introduction du Maïs hybride aux États-Unis.

a conduit à l'obtention de nombreuses variétés de grande importance économique. L'exemple le plus frappant est celui du Maïs. Le remplacement de plus en plus généralisé du Maïs non amélioré par le Maïs hybride a déterminé aux États-Unis une augmentation de la production de 50 à 70 % correspondant à  $\pm 16,2$  millions de t en l'espace de 15 ans (voir fig. 6.8). Le Maïs hybride constitue un matériel pilote pour démontrer les apports de la génétique sur le plan de la productivité.

Tableau 6.3 - Superficie, rendement et production du Maïs pour un certain nombre de pays en 1968 (FAO)

	Superficie en 10 <sup>3</sup> ha	Rendement en 100 kg/ha	Production en 10 <sup>3</sup> t
France . . . .	1 026	52,6	5 400
Italie . . . .	967	41,3	3 988
U.R.S.S. . . .	3 350	26,4	8 828
U.S.A. . . . .	22 614	49,3	111 594
Brésil . . . .	9 584	13,4	12 814
Inde . . . . .	5 716	10,0	5 701

Les Maïs hybrides résultent du croisement de lignées autofécondées sélectionnées à cet effet. Tout programme d'obtention de Maïs hybride débute donc par la production de lignées autofécondées constituées par des souches pures relativement homozygotes (fig. 6.9).

Dans le domaine de l'amélioration du Froment, MUNTZING mentionne qu'au cours des 50 dernières années le rendement des Froments d'hiver a augmenté de 41 % dont 25 % relèvent du progrès génotypique.

On se passionne aujourd'hui pour des variétés de Blé et de Maïs qui seraient spécialement enrichies en *lysine*.

#### 2. Procédés nouveaux d'amélioration.

L'induction de mutations chez les plantes cultivées, tant par la voie physique (*radiations*) que par la voie chimique (*substances mutagènes*), a permis de créer des individus présentant des caractères à intérêt agricole, notamment chez l'Orge et le Froment. C'est un nouvel outil aux mains du sélectionneur des caractères génotypiques intéressants à conférer à une plante : résistance aux maladies, précocité, robustesse et rendement).

Le triage des plantes polyploïdes obtenues après traitement à la colchicine permet de déceler l'exaltation de certains caractères diploïdes, notamment sur le plan du rendement comme chez le Trèfle et la Betterave sucrière.

L'étude de ces différents agents présente donc un intérêt considérable, surtout si elle permet de créer, par sélection, les plantes idéales pour l'homme, et parfaitement adaptées à leur milieu.

### 3. Génécologie. Choix d'écotypes mieux adaptés.

La prospection des *écotypes* des plantes cultivées, y compris des arbres pour plantations et reboisements, et les essais de naturalisation de ces plantes, dans des jardins expérimentaux ou arboretums spécialisés, fournissent à l'agriculture et à la sylviculture un meilleur choix d'espèces ou variétés mieux adaptées aux conditions de culture ; l'hybridation avec des variétés à haut rendement ou de qualité particulière complète le processus.

C'est pourquoi l'on voit aujourd'hui tout un mouvement scientifique se diriger vers la recherche du berceau d'origine de nos plantes cultivées. Des botanistes explorent les régions du Moyen-Orient dans le but de reconstituer toute la famille de nos céréales domestiques ; des missions américaines et russes ont parcouru la chaîne des Andes pour y étudier les *Solanum*, dont sont issues nos Pommes de terre d'Europe, et les espèces voisines susceptibles de donner des croisements intéressants.

D'autres encore explorent le bassin méditerranéen pour y collectionner les écotypes de Graminées ou Légumineuses particulièrement résistants à la sécheresse ou aux parasites végétaux.

On s'oriente ainsi vers un monde nouveau de plantes toujours mieux adaptées et plus productives.

### 5) Synthèse. La révolution verte

La révolution verte a commencé par une révolution politique. En 1910, au Mexique, les grandes propriétés (*latifundia*), furent partagées en petites parcelles (*minifundia*) distribuées à une population en grande partie incompétente en matière agricole ; les champs continuèrent à porter de maigres moissons de céréales peu productrices supportant mal les vicissitudes climatiques et souvent décimées par la rouille ; de 1930 à 1940, le taux d'accroissement de la population augmenta considérablement, et le problème de la faim devint de plus en plus aigu ; la réforme agraire ne pouvait être sauvée que par une révolution agricole.

Le gouvernement mexicain eut alors la sagesse de penser que la recherche scientifique seule pouvait trouver le remède à une situation angoissante, et il fit appel à l'aide technique et financière de la fondation Rockefeller. Celle-ci dépêcha au Mexique, en 1943, une petite équipe de biologistes américains auxquels s'adjoignirent bientôt des agronomes mexicains.

Le Maïs originel n'étant plus la céréale-clé du pays, c'est au problème du blé que s'attaqua principalement cette équipe enthousiaste, sous la direction du phytopathologiste BORLAUG.

Des dizaines de milliers d'hybrides entre Blés mexicains, nord-américains et kenyans furent réalisés, et permirent d'isoler un certain nombre de races

nouvelles poussant bien sous le climat mexicain, et résistant aux races de rouille (*Puccinia graminis*) les plus agressives. Puis on incorpora dans le pool génétique de ces blés (par l'utilisation de races naines japonaises), toute une série d'autres caractères importants : chaumes courts et durcis, portant des épis longs, ce qui permet un maximum d'efficacité des engrais (maximum de productivité placé dans les grains) tout en résistant à la verse ; acceptation d'une quantité d'engrais plus grande ; insensibilité à la longueur du jour, permettant une adaptation à une échelle de latitudes plus étendue.

En 1963, après 20 ans de labeur acharné, la bataille contre *Puccinia* était gagnée et la révolution agricole triomphait : les blés nouveaux semi-nains Sonora couvraient les champs mexicains d'un riche manteau résistant aux parasites et aux intempéries, et la productivité en grains était passée de 0,9 à 2,6 tonnes à l'hectare. Le danger de famine était écarté, et le Mexique pouvait même exporter une partie de son blé.

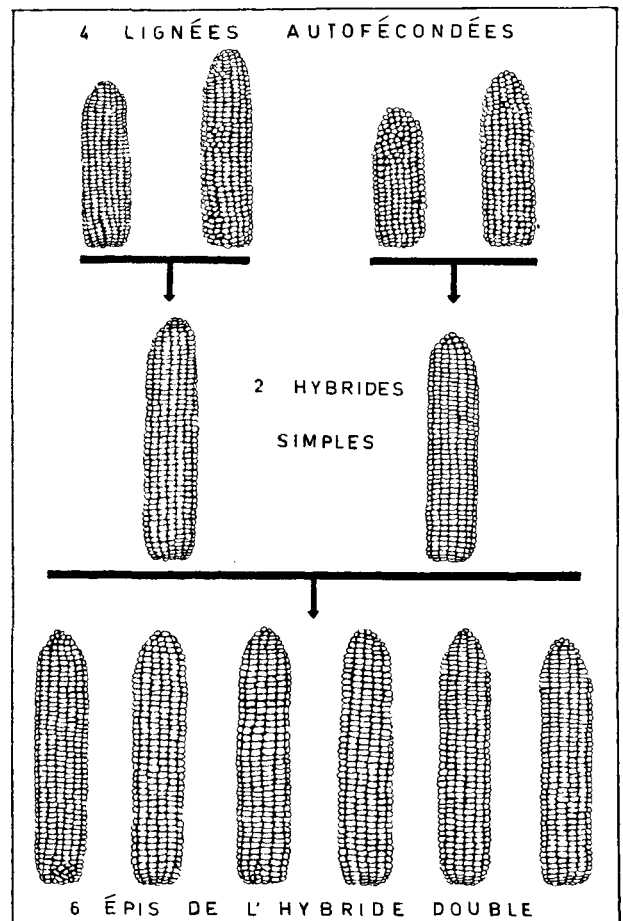


Fig. 6.9 Illustration de la méthode d'obtention des hybrides doubles dans la sélection du Maïs.

Parallèlement aux recherches sur le blé au Mexique, les fondations Ford et Rockefeller entamaient aux Philippines un travail similaire sur le riz, obtenant, en croisant des riz à chaumes courts de Formose avec des riz de haute taille de l'Indonésie, des races nouvelles, IR 5, IR 8, capables de forte productivité en climat tropical, à chaumes courts et résistants à la verse, à forte sensibilité positive aux engrais (acceptant jusque 100 kg d'azote à l'ha), et capables de produire de 5 à 10 tonnes de riz à l'hectare (la variété IR 8 a, au cours d'un essai comportant 3 récoltes la même année, produit plus de 20 tonnes à l'hectare).

Or, dans les pays du tiers monde à populations sous-nourries ou mal nourries, il apparaissait, à la même époque 1964-1966, que l'accroissement de la production de vivres par tête d'habitant, déjà déficitaire, était en nette régression (fig. 6.2). Une crise alimentaire sans précédent se dessinait. Les appréhensions de MALTHUS, qui s'étaient toujours révélées injustifiées, paraissaient devoir devenir réalité.

C'est alors qu'intervint la **révolution verte**. Les **céréales miracles** furent introduites en Inde et au Pakistan ; des millions d'hectares furent emblavés en blés mexicains en 1967 et dans les années suivantes, riz, sorgho, maïs hybride furent aussi introduits, et parfois cultivés en succession au cours de l'année ; par exemple, dans le Pakistan et le Nord de l'Inde, où l'on se mit à pratiquer le « double cropping », le blé mexicain précoce étant cultivé pendant l'hiver et le maïs durant l'été, les rendements moyens atteignirent 3 tonnes de grains à l'hectare et jusque 7 tonnes sur terres irriguées, soit plus du double des variétés locales. La production de riz à Ceylan augmenta de 13 % ; pour la première fois depuis 1903, les Philippines se subvinrent à elles-mêmes.

En 1967, la situation alimentaire mondiale connaît un retournement spectaculaire : alors que la production de vivres augmente de 2 % dans les pays développés, elle augmente de :

- 4 % en Proche-Orient, soit 1 % par tête d'habitant,
- 5 % en Amérique Latine, soit 2 % par tête d'habitant,
- 6 % en Afrique, soit 3 % par tête d'habitant,
- 6,5 % en Extrême-Orient, soit 4 % par tête d'habitant.

Selon les prévisions, l'Inde devrait produire pour ses besoins 25 millions de t de blé en 1975 ; en 1972, elle en produisait déjà 26 millions de t (SWAMINATHAN 1973).

Y a-t-il lieu de considérer comme résolu le problème de la faim dans le monde ?

En fait, la révolution verte comporte bien des dangers :

1. Quelques années de mauvais temps peuvent plonger le monde dans des circonstances désespérées. Les récoltes de plantes très productrices mais très sensibles peuvent être nulles si le climat est défavo-

rable ; la chose est importante même si l'adversité se localise à un seul continent (Amérique latine 1968, Sahel 1973).

2. Les conditions naturelles ne sont pas favorables partout et l'aménagement peut être difficile et coûteux (irrigation, pluie artificielle).

3. Il y a toujours le risque du développement subit d'une peste (mutation nouvelle d'un champignon ou insecte) anéantissant tout : le cas historique de l'Irlande et de la pomme de terre peut se reproduire.

4. L'élimination totale des races locales mieux adaptées au climat au profit de variétés plus productrices peut avoir pour conséquence une impossibilité ultérieure de lutte génétique contre certains fléaux ou adversités climatiques.

5. Une révolution agricole doit être accompagnée de nombreux et difficiles problèmes de stockage, traitement, marketing et distribution. Les stocks doivent être préservés des intempéries, des insectes, des oiseaux, de rongeurs, causant en principe la perte de la moitié de la production.

6. Les céréales miracles sont très exigeantes, et il peut se présenter un manque de crédits pour financer les engrais, les pesticides et l'équipement.

7. Les économies agricoles des pays en voie de développement se mettent à ressembler à celles des pays développés. L'Inde, par exemple, est confrontée avec le problème complexe de l'aménagement d'une *productivité de surplus*. Les propriétaires s'enrichissent et les prolétaires n'ont pas les moyens financiers d'acheter des denrées produites cependant en quantité suffisante. De plus, les paysans non payés pour le surplus et non équipés pour le stockage,

— peuvent *réduire leur production* de manière non coordonnée et causer une fluctuation dangereuse de leur production ;

— peuvent *se retourner politiquement contre les gouvernants* qui ont favorisé la production et *les renverser* (cf *fermiers bretons* assaillant les officiels à coups d'artichauts invendus).

Pour assurer le maintien, *pour chacun*, d'un niveau de base suffisant en protéines et carbohydrates, il faut une politique d'augmentation de l'emploi et des revenus. Sinon, les riches peuvent acheter plus de vivres, devenir des **gloutons**, et priver les pauvres de l'essentiel.

8. Le principal danger, c'est que la lutte pour la prévention des naissances ne soit pas menée avec la rigueur qui s'impose. Il ne sert à rien de doubler la productivité agricole si en même temps la population double. Le Mexique est actuellement menacé d'un échec de sa révolution verte par un accroissement trop rapide de sa population.



## 6) L'Agriculture biologique

En réaction contre l'usage exagéré des engrais (surtout azotés), des pesticides et autres produits qui altèrent la qualité des produits agricoles (tomates de mauvais goût, fruits insipides, pauvres en vitamines, poulet aux hormones, jambon ou saucisson inmanageables), une réaction est née, qui, en France, a pris une certaine ampleur, et prend parfois l'allure d'un mouvement populaire dans les campagnes. C'est ce qu'on a appelé « l'agriculture biologique », ce qui semble un mauvais terme, parce que l'agriculture est toujours biologique.

Il s'agit en fait d'une agriculture naturelle, qui remonte aux sources : fumure organique (fumier, compostage, engrais verts, etc...), fumure minérale par des roches pulvérisées (granite, basalte, dolomie, gneiss, porphyre, phosphates naturels) ou par la poudre d'algues marines riches en Ca et Mg (maërl = *Lithothamnium*).

La fertilité du sol est assurée par les organismes classiques dont la bonne vitalité résulte d'une nourriture abondante : organismes de la rhizosphérisation et de la mycorrhization, fixateurs de N, agents de la nitrification, microbes assurant une mobilisation et une circulation constante de P, Lombrics, etc...

Le travail du sol se fait autant que possible en surface, de manière à ne pas enfouir à des profondeurs où elles sont inutilisables les matières organiques alimentant les organismes responsables de la productivité.

La pratique de l'assolement est aussi une règle de base.

Les parasites sont de préférence combattus par la lutte biologique, mais les protagonistes de l'agriculture biologique font remarquer que des plantes, même de culture, se développant dans des conditions proches de celles de Nature, sont dans un état physiologique qui leur permet de mieux résister aux parasites que des plantes bourrées d'azote ou en équilibre précaire avec leur milieu.

La composition des prairies est basée sur le principe de la diversité floristique, préférée par le bétail.

Une telle agriculture est certainement une agriculture de qualité. Mais peut-elle tendre à l'agriculture de quantité qui est aujourd'hui nécessaire et qui est obtenue par tous les perfectionnements de la chimie et de la technique. Les « agriculteurs biologistes » disent que oui, et citent quelques expériences favorables ; mais ils reconnaissent qu'on n'est pas encore bien avancés et que de nombreuses recherches et expérimentations nouvelles sont nécessaires pour créer les méthodes et techniques optimales.

Toujours est-il qu'il s'agit en réalité d'une agriculture écologique, essentiellement basée sur l'écologie

et la conservation des ressources naturelles, ce pourquoi un écologiste ne peut y rester insensible.

Mais où cette agriculture devient plus difficile à suivre, c'est quand elle tombe dans l'extraordinaire et parfois dans l'invraisemblable : certaines très hautes dilutions (pas toutes), ( $\text{NO}_3$ , Ag,  $\text{PO}_4$ ,  $\text{K}_3$ , fumier de vache, etc...) auraient une action très favorable sur la croissance des plantes et la santé des animaux consommateurs ; bien plus, des doses homéopathiques de plantes médicinales ajoutées au compost : Millefeuille, Camomille, Pissenlit et surtout fleurs de Valériane auraient le même effet. Une décoction d'*Equisetum* (dans le sol) serait efficace contre les maladies cryptogamiques. On va jusqu'à inclure l'influence de la lune et des forces cosmiques et l'hypothèse des transmutations biologiques de KERVRAN, qui, elle, arrange tout.

## 6. Production accrue de protéines animales

### Progrès de l'élevage

### Le gibier domestique

Jusqu'à présent, l'amélioration des races de bétail a été fortement négligée dans la plupart des pays ; l'insémination artificielle doit permettre d'utiliser les géniteurs un très grand nombre de fois ; le phénomène de « vigueur des hybrides » est utilisé dans la production des volailles, Porcs et Bovins.

On a découvert que la vitamine  $\text{B}_{12}$  est un facteur de croissance chez le Porc et chez le Poulet ; elle libère ces animaux de la nécessité d'une nourriture spécialisée riche en acides aminés indispensables et leur permet de se nourrir de produits végétaux courants.

La croissance des animaux est aussi favorisée par de faibles doses d'antibiotiques : la vitesse de croissance des Porcs est augmentée de 10 à 20 %, celle des Poulets de 5 à 10 %, avec diminution de la nourriture requise.

L'amélioration des pâturages et leur meilleure utilisation, la sélection d'écotypes de Graminées et Légumineuses mieux adaptées au piétinement et au climat, donnent au bétail l'espoir d'une nourriture plus riche et plus abondante (voir p. 155-156).

La plupart des épizooties, contre lesquelles une lutte sévère est menée par les vétérinaires, sont aujourd'hui en régression.

On a découvert que le Mouton peut construire ses protéines avec de l'urée comme seule source d'azote ; chez les autres ruminants, l'urée peut remplacer 40 % des protéines alimentaires.

Comme l'urée est synthétisée par l'industrie chimique, on est en droit de penser que cette simple



découverte pourrait révolutionner l'élevage dans les régions tropicales où l'herbe est abondante mais où les protéines sont rares.

Ainsi, un certain espoir existe d'atteindre le but fixé pour l'an 2000, d'une augmentation de 300 % des aliments d'origine animale.

Un moyen écologique d'augmenter de façon substantielle la production de protéines animales est l'*organisation de la vie sauvage*.

L'*aménagement* de la chasse, dans les zones non cultivées, et celui de la pêche, dans les eaux douces, exigent des réglementations et des techniques basées sur la connaissance des écosystèmes ; interdire la chasse ou la pêche peut être une plus mauvaise politique que de permettre le prélèvement d'une certaine quantité de gibier ou de Poissons.

La *réinstallation* du gibier dans les régions agricoles peut être favorisée par un remaniement du milieu (création de haies, bosquets et fourrés indispensables à la multiplication des espèces sauvages).

Dans les pays tropicaux, la chasse où le feu de brousse agit comme rabatteur des troupeaux sauvages, est un véritable massacre ; il a pour effet de réduire les populations de grands Mammifères à peu de chose. On peut parcourir, dans le Congo méridional, des milliers de km de savane sans voir une seule Antilope ; si l'on arrive alors dans certaines zones d'élevage des hauts plateaux katangais où la chasse est interdite, on est alors stupéfait d'y voir tout d'un coup des milliers de grands Mammifères et grands Oiseaux sauvages paisiblement mêlés aux Vaches des troupeaux. La même concentration de bêtes sauvages s'observe dans les Parcs Nationaux, ainsi que nous l'avons vu précédemment (tabl. 4.3).

Dans les savanes tropicales, il y a donc de grandes possibilités de développement d'un *gibier* abondant, dont la productivité est supérieure à celle du bétail domestique (p. 155) : ce dernier, en effet, ne se nourrit que d'un petit nombre de plantes choisies, laissant inutilisées une grande partie des réserves alimentaires de l'écosystème ; il est sensible à la sécheresse et aux maladies ; le gibier, au contraire, s'est parfaitement adapté au milieu, à la suite d'une sélection naturelle de très longue durée ; il mange de tout, résiste à la soif et aux maladies. Dans les pays africains de savanes (Afrique orientale, Rhodésie, Afrique du Sud), on a donc commencé à remplacer le bétail domestique par du *gibier domestique* ; les fermiers utilisent avec grand succès des races sélectionnées d'Antilopes, Élans, Zèbres, etc... (DE VOS, 1969).

L'exemple des plateaux katangais montre que, psychologiquement, gibier et bétail domestique peuvent coexister, de sorte qu'on préconise aujourd'hui, pour l'utilisation plus rationnelle des ressources de la savane ou de la steppe, la création de troupeaux

mixtes, où les vaches exotiques et le gibier autochtone font bon ménage.

L'utilité incontestable des Parcs Nationaux apparaît ici : d'une part, ils permettent les études écologiques de base nécessaires à la valorisation des régions qui les entourent, et d'autre part, ils fournissent aux éleveurs les races d'animaux les mieux adaptées à cette région.

## 7. Meilleure utilisation des ressources des mers et des océans

Malgré une productivité primaire d'au moins 40 milliards de tonnes de matière organique par an, la mer n'intervient que pour fort peu dans l'alimentation des hommes.

Sur une production mondiale de l'ordre de  $3,6 \cdot 10^{15}$  kcal d'aliments mis à la disposition de l'homme, il y a  $0,50 \cdot 10^{15}$  kcal animales, dont  $0,04 \cdot 10^{15}$  kcal venant d'animaux marins ; ainsi, un peu moins de 1 % des calories et quelques % des protéines nécessaires à l'alimentation humaine, sont prises dans la mer.

En moyenne, un habitant de la terre consomme chaque jour 11 kcal et 1,5 g de protéines animales provenant d'animaux marins.

Il semble y avoir dans l'Océan un immense réservoir presque inexploité de protéines de haute qualité justifiant un grand espoir pour une meilleure alimentation future.

On pense, par exemple, à récolter le plancton microscopique et à l'utiliser directement comme nourriture ; on pense aux immensités presque inexplorées du large et des grands fonds, où pourtant vivent des faunes pélagiques et abyssales très abondantes ; on pense à l'agriculture des mers, à la fumure de la zone néritique et au farming des eaux saumâtres.

Mais pour tout cela, on manque de recherches fondamentales, tant au point de vue de l'écologie marine (océanographie) qu'au point de vue de la phyto- et de la zoochimie des organismes marins.

### 1) Exploration et exploitation plus rationnelle des flores et faunes néritiques

La pêche marine se fait surtout dans les zones les plus riches : zones d'upwelling, eaux vertes surmontant les plateaux continentaux (étroite bande de 30 km le long des côtes) ; c'est évidemment là aussi que se récoltent le goémon et les Algues rouges utilisées dans l'alimentation et l'industrie humaines.

Est-ce à dire qu'on en tire tout ce qu'on en peut tirer ?

Des milliers d'espèces de Poissons de la zone

néritique, les pêcheurs, dont l'expérience est déjà longue et dont les connaissances sont vastes, ne retiennent néanmoins qu'un nombre réduit d'espèces banales et recherchées, dont les dimensions sont de 25 cm à 1 m de long. Les 3/4 des prises mondiales appartiennent à 5 groupes de Poissons, classés par abondance décroissante en :

1. Type Hareng (Sardine, Anchois).
2. Type Morue (Haddock).
3. Saumons.
4. Poissons plats (Sole, Plie).
5. Type Maquereau (Maquereau, Thon).

Les Poissons des types 2 et 4 vivent sur le fond et sont pêchés au chalut ; les autres sont pris au filet.

Si on excepte les Sardines, les Harengs et Menhaden se nourrissant de plancton, on constate que la plupart des poissons que l'homme consomme sont des prédateurs et qu'ainsi se perd une énorme quantité de protéines qui disparaissent à chaque fois qu'on s'élève d'un niveau dans la pyramide écologique.

La carte, figure 4.42, permet de comparer les rendements des principales zones de pêche de l'Océan mondial.

Peut-on espérer une augmentation massive en propageant les pêcheries tout au long des plateaux continentaux, en pratiquant une pêche optimum consistant à ne pas détruire les équilibres biologiques par la prise irraisonnée des espèces les plus demandées, en capturant, en supplément, des espèces jusqu'ici délaissées ?

Probablement non, car les zones actuellement délaissées ont pour la plupart une productivité beaucoup moindre (zones tropicales).

Cependant, si une exploitation généralisée des plateaux continentaux pouvait être amenée au niveau de celle de l'Europe occidentale (2 t/km<sup>2</sup>), on arriverait à une augmentation mondiale de la pêche maritime de 45.10<sup>6</sup> t, soit près de 100 %.

Voilà les chiffres, dans toute leur sécheresse. Mais pour l'écologiste, la gamme des milieux particuliers offerts à ses observations passionnées est ici plus belle encore que partout ailleurs dans le monde.

Les mers et les récifs de corail contiennent une immense variété d'espèces d'animaux marins, généralement mal connus et de zoomasse (PV) atteignant 11 000 kg à l'hectare. Le milieu particulièrement accidenté et rugueux rend difficile la pêche par des méthodes classiques, et l'on songe aux méthodes modernes de la pêche chimique ou électronique.

Les grands estuaires des fleuves tropicaux sont des lieux de particulier enrichissement quantitatif et qualitatif de la faune aquatique : eau plus ou moins saumâtre et plus riche en éléments biogènes. De très nombreuses pêcheries y sont installées, mais on n'en connaît scientifiquement que peu de chose.

Plus curieuses encore sont les mers antarctiques, où la plupart des Poissons (Nothoténides à grosse tête), vivent sur le fond, se nourrissant de Crustacés, Vers et Mollusques, et abandonnant la masse du plancton (krill) à des animaux à sang chaud, Baleines, Phoques et Pingouins.

Un plus fort pourcentage des produits de la mer est mis aujourd'hui à la disposition des hommes : les déchets et les Poissons non comestibles sont transformés en farine de poisson ; le « jus » de poisson, riche en vitamine B<sub>12</sub>, est curieusement utilisé à augmenter la productivité des Porcs et des Poulets.

## 2) Exploitation des faunes océaniques

Au-delà de la zone étriquée des pêcheries, la haute-mer offre un monde peu connu de quelque 7 000 espèces de Poissons errant dans des immensités inexplorées et représentant une réserve inégalée de protéines-poisson.

C'est à peine si on exploite les faunes pélagiques et abyssales de la zone bleue océanique qui surmonte les grands fonds ; le Thon est la seule exception notable.

Nous avons cependant vu qu'il existe, par exemple, une très importante faune bathy- et abyssopélagique de Crustacés et de Poissons à lanterne, dont on ne connaît pas grand-chose. Bien qu'on soit là en plein mystère, GUERRIN pense que le drainage des zones bathy- et abyssopélagiques, représentant le volume faramineux de quelque 325 millions de km<sup>3</sup> d'eau, permettrait d'obtenir un jour jusqu'à 225.10<sup>6</sup> t de poisson, soit une augmentation de 300 % du tonnage actuel des pêches maritimes ; ce chiffre paraît très exagéré ; RYTHER (1969) a estimé la production totale des océans à 250.10<sup>6</sup> t de poisson.

## 3) Fumure des plateaux marins continentaux, mariculture

Le phytoplancton dépend étroitement de la teneur de l'eau en P et en N. En surface, ces éléments disparaissent rapidement, et n'y reviennent en quantité suffisante que dans les zones d'upwelling, ou lors des changements saisonniers de la température de l'eau. Dans les mers calmes, surtout sous les Tropiques, la production du phytoplancton est fortement réduite de ce fait.

On a pensé à augmenter considérablement la productivité primaire du phytoplancton en ajoutant à la surface des océans des engrais azotés et phosphatés. Les premiers essais sont particulièrement encourageants ; en Écosse, un essai portant sur l'addition à 7 hectares de mer (GROSS, 1941) de 300 kg de nitrates et 200 kg de superphosphates a fait monter en un mois, le phytoplancton de 2 000 à 8 000 organismes par mm<sup>3</sup> ; tout l'écosystème s'en ressent, et en 13 mois, les Plies ont crû comme en 2 ou 3 ans.

Il y a donc là un grand espoir d'augmenter encore les forts tonnages pêchés sur les plateaux continentaux.

#### 4) Récolte du plancton marin : un rêve ?

La plus grande partie de la masse des organismes vivant dans les mers est constituée par le plancton, aliment extrêmement riche, aux dépens duquel vivent les Baleines bleues et d'immenses populations de Harengs, Sardines et Anchois.

Base de la pyramide trophique, le plancton a une productivité bien des fois supérieures à celle des Poissons, d'où l'idée de le pêcher directement pour augmenter d'une manière sensible, la participation des mers à l'alimentation des hommes. Il s'agit d'une nourriture très riche en protéines, glucides et vitamines, dont Alain BOMBARD a dit « il a parfois un goût de homard, parfois un goût de crevettes, parfois un goût de légume ».

La difficulté est qu'il est très dilué dans la mer, et de concentration fort variable ; on estime que les régions riches de la mer contiennent 0,1 g (poids sec) de plancton par m<sup>3</sup> d'eau.

L'étamine des filets à plancton ayant une efficacité de 20 %, on peut calculer qu'un filet de 2 mètres de diamètre doit être traîné dans l'Océan pendant trois quarts d'heure pour récolter 750 g de poids sec de plancton. Ceci donne la mesure des difficultés techniques et économiques rencontrées pour la pêche en grand du plancton.

Le « krill » antarctique pourrait faire exception (p.119).

#### 5) Farming des eaux saumâtres et des zones littorales. Aquaculture

Lorsque les côtes sont plates, et spécialement aux estuaires des cours d'eau, le milieu marin et le milieu terrestre s'interpénètrent, constituant les plus riches des écosystèmes marins, constamment alimentés par les éléments minéraux biogènes provenant du lessivage et de l'érosion des terres.

Lorsque l'endroit est suffisamment protégé des atteintes de la pleine mer, il est possible, et cela est déjà réalisé localement, particulièrement en Extrême-Orient, d'y délimiter des enclos ou mares avec systèmes d'écluses bien étudiés, où la production des animaux marins est contrôlée et favorisée.

Le milieu convient particulièrement bien aux Huîtres, dont la productivité peut ainsi être augmentée de 2 à 10 fois. Les Japonais utilisent aujourd'hui des cultures suspendues : chapelets de coquilles reliées par des cordes attachées à des radeaux, et émergées dans les zones des marées ; les larves se fixent en masse sur ces coquilles. L'avantage d'une telle culture sur la culture sur fonds est que les huîtres

sont mieux protégées contre les ennemis et qu'elles brassent l'entièreté de la hauteur d'eau, récoltant dès lors un maximum de nourriture. Dans la mer interne du Japon, où les eaux reçoivent abondamment N et P des rivières, la productivité atteint 57 t viande d'huître/ha. Des essais de culture suspendue d'huîtres le long de la côte Est des U.S.A. annoncent une productivité de 40 t viande d'huître/ha. La technique de suspension est depuis longtemps en usage en Europe pour la production de Moules. Dans la baie de Vigo en Espagne, on récolte annuellement 300 t de viande de Moules/ha, ce qui équivaut à 5 fois la productivité des huîtres aux U.S.A. et au Japon (PINCHOT, 1970).

Le farming du poisson est beaucoup plus difficile que celui des bivalves : il faut des enceintes, le poisson étant mobile ; les principaux Poissons de culture, le Mulet et le Milkfish (*Chanos chanos*) se reproduisent seulement en mer.

Voici quelques valeurs récentes de productivité :

- Philippines (pas d'engrais) : 240 kg poisson/ha ;
- Formose (engrais) : 1 600 kg poisson/ha ;
- Indonésie (égouts) : 4 000 kg poisson/ha.

L'utilisation des eaux d'égouts constitue un recyclage particulièrement utile et efficace de ces eaux polluées.

Le tableau 6.4 donne des exemples plus anciens, pour des étangs d'eau saumâtre en France et Extrême-Orient. On arrive dans certains cas à des rendements de 5 t de poisson/ha, c'est ce qui correspond à 250 kg de protéines comestibles. C'est-à-dire qu'avec les mêmes soins que ceux nécessités par l'élevage sur terre ferme (contrôle de l'écosystème, sélection des animaux, destruction des prédateurs, fumure, alimentation des animaux), un hectare d'étang saumâtre peut produire autant de protéines qu'un hectare de prairie.

Les genres les plus indiqués sont les Mulets (plus de 100 espèces), et les Milkfish qui se nourrissent de détritus organiques s'accumulant sur la vase. Les Bouquets se cultivent en même temps. Le fait que ces animaux doivent aller frayer en pleine mer, et que leur biologie soit mal connue, indique que bien des recherches sont encore nécessaires pour que la mariculture apporte aux hommes les énormes quantités de protéines qu'elle est susceptible de leur apporter.

Le Mulet peut se cultiver un peu partout : Hawaï, Chine, Inde, Israël, France. Chose très importante, on commence à pouvoir féconder ses œufs en laboratoire.

Le problème de la salissure du Poisson par les eaux d'égouts se résout en faisant passer les poissons par une période de nettoyage dans les eaux claires.

L'utilisation des engrais chimiques en ostréiculture présente l'inconvénient que l'augmentation considérable de phytoplancton qu'ils produisent

Tableau 6.4 - Productivité d'étangs d'eau saumâtre  
(d'après WALFORD 1958)

Pays	kg Poids vif/ha					Protéines comestibles (Poids sec)
	Milkfish	Bouquets (Crevettes)	Autres espèces	Mulets	Total	
Java (Centre) . . . . .	550	138	83	—	771	41,8
Sumatra . . . . .	2 750	550	825	—	4 125	22,75
Formose . . . . .	5 269	—	—	—	5 269	284,35
Malabar . . . . .	—	—	—	4 950	4 950	267,30
Cochinchine . . . . .	—	6 600 - 8 250	—	—	6 600 - 8 250	332 - 445,5
France (Arcachon) . . . . .	—	—	—	1 485	1 485	80,30

s'accompagne d'une augmentation du zooplancton compétant avec les Mollusques : aujourd'hui, on utilise cette chaîne trophique pour la production de Truite arc-en-ciel, qui s'adapte à l'eau salée.

La F.A.O. a calculé que la zone utilisée pour le farming des mers côtières peut être étendue de 440 miles carrés en Extrême-Orient. Même en admettant une productivité faible comme celle de Formose, cela représenterait une productivité égale à la productivité totale des océans.

## 6) Utilisation des grandes Algues marines

Les grandes Algues brunes et rouges, fixées aux rochers le long des côtes, représentent dans la biosphère une énorme biomasse qu'il est bien difficile de chiffrer.

Rappelons les chiffres de Californie : 60 à 100 t d'Algues par ha, c'est-à-dire de 10 à 20 t de matière sèche.

Mac FARLANE (1952) donne, pour la Nouvelle Écosse, des valeurs bien plus élevées :

	Biomasse maximale t/ha		Productivité maximale MS t/ha	
	fraîche	sèche	Totale (avec sels)	Organique
<i>Ascophyllum nodosum</i> . . . . .	330	80	20 - 26	16 - 21
<i>Laminaria longicuris</i> . . . . .	290	38	48	32

La productivité moyenne de *Ascophyllum* serait 10-13 t mat. org./ha, celle de *Laminaria*, de 18 t mat. org./ha.

Un examen de la littérature donne pour les Algues marines une productivité de 10-20 t/ha (jusque 40 t/ha sur les récifs de coraux), (WESTLAKE, 1953).

Ces Algues sont utilisées dans l'alimentation de divers peuples, et spécialement des Japonais (la consommation d'Algues fraîches au Japon atteint 3 % de celle du Riz ; en 1955, les Japonais ont récolté 310 000 t d'Algues, surtout Laminaires, pour leur consommation). Elles sont consommées sous forme de salade, chewing-gum, tartes, pudding, etc...

Dans leurs mers internes, les Japonais *cultivent* sur poteaux immergés des Algues rouges, principalement du genre *Porphyra*.

Les glucides des Algues marines sont de nature chimique particulière : ce sont des polymères d'acides uroniques, ou des polysaccharides où les molécules de glucose sont souvent enchaînées par leurs atomes de carbone 1 et 3, alors que chez les plantes vertes, l'enchaînement se fait toujours par les carbones 1 et 4 (saccharose, amidon). Pour les hommes qui n'ont pas l'habitude de les consommer, ces Algues n'ont qu'une faible valeur alimentaire, parce que leurs hydrates de carbone particuliers sont très mal digérés par les enzymes du tube digestif ; il semble que dès le jeune âge, les Japonais acquièrent dans leurs intestins une flore bactérienne spéciale capable de digérer les glucides des Algues.

Il paraît néanmoins certain que le principal intérêt de ces « varechs » ou « goémons » réside dans leur grande richesse en vitamines (A, B<sub>1</sub>, B<sub>2</sub>, B<sub>12</sub>, C, D, E) et dans le fait qu'ils sont des extracteurs extraordinairement efficaces des matières minérales de la mer. Les Laminaires contiennent, en volume, 200 fois plus de cuivre, 500 fois plus de manganèse et de phosphore, 20 000 à 30 000 fois plus d'iode que l'eau de mer.

C'est surtout dans l'alimentation des animaux domestiques qu'on doit envisager l'avenir des Algues marines ; les ruminants assimilent dans de fortes proportions leurs hydrates de carbone ; il est des zones littorales où des Moutons sont élevés presque essentiellement avec le goémon.

Des usines ont commencé la fabrication de préparations alimentaires très nutritives à base d'Algues, de farine et de jus de poisson ; la caramélisation des Algues et spécialement de *Ascophyllum nodosum* leur fait perdre le goût de mer et rend l'aliment attractif.

Enfin, les terroirs agricoles en bordure de mer utilisent le goémon comme engrais tant organique (50-125 t/ha) que minéral ; le goémon est de 0,5 à 2 fois plus riche en N, P et K que le fumier de ferme ; on obtient ainsi des sols très fertiles bien structurés.

Les Algues rouges sont la source de l'agar, hydro-carbone hautement gélatinisant qui n'est pas seulement utilisé comme milieu de culture universel pour les Bactéries, mais sert dans l'alimentation humaine à la préparation de gelées résistant même au soleil des Tropiques.

Un autre hydrate de carbone, l'algine, polymère de l'acide mannuronique abondant dans la plupart des Algues marines, a des propriétés voisines de l'agar, et est utilisé aujourd'hui sur une vaste échelle dans la fabrication des gelées, crèmes à la glace, fromages, mayonnaises, et préparations domestiques diverses.

Dans le domaine de l'agriculture des mers, il est important d'insister sur les efforts réalisés par la République populaire de Chine, depuis 1952, dans la culture de l'Algue brune *Laminaria japonica*, le long des côtes chinoises, depuis la frontière N jusque l'embouchure du Yang-Tseu (CHENG, 1969).

Cette Algue fournit une nourriture riche en iode, et des produits chimiques pour l'industrie, comme l'algine, le mannitol et KCl. Elle se cultive facilement sur des radeaux de bambous dans des zones protégées, où la teneur de l'eau de mer, nettement insuffisante (5 mg N-NO<sub>3</sub>/m<sup>3</sup>), est supplée par l'application intermittente d'engrais nitrique (récipients en bambous contenant l'engrais immergés à proximité des radeaux pendant 15 minutes tous les 4 à 6 jours).

De cette manière, la Chine a produit, en 1958, rien que dans les provinces de Liao-Ning et Shantung, 31 500 t de Laminaires (matière sèche) par radeaux, et aussi 6 000 t de Laminaires par culture sur fonds rocheux. Il est probable qu'aujourd'hui, le chiffre de 100 000 t d'Algues sèches est dépassé.

## 8. Aménagement de la pêche en eau douce

L'exploitation des eaux douces (rivières, lacs et étangs) est encore loin d'être poussée, en regard des possibilités alimentaires qu'elle présente.

La pisciculture exige des techniques très scientifiques basées sur une connaissance profonde des écosystèmes. La Science des écosystèmes d'eau douce

est la *Limnologie*, et c'est peut-être le chapitre le mieux connu de l'Écologie à l'heure actuelle : les conditions abiotiques du milieu aquatique d'eau douce sont relativement faciles à mesurer.

La façon adéquate et efficace d'agir sur le milieu pour augmenter la production du poisson et orienter celle-ci vers le type de poisson recherché se déduit de l'étude écologique.

Une pisciculture bien conduite peut fournir, dans les régions à sol pauvre, une bien plus grande quantité de protéines animales qu'un pâturage de même superficie. C'est pourquoi les exploitations piscicoles se multiplient dans les pays tropicaux. Elles peuvent se combiner avec la création de grands lacs de barrages destinés à l'électricité et à l'irrigation.

La pisciculture en rizière est pratiquée par les paysans de certains pays d'Asie. Ils mettent des alevins dans les rizières inondées ; ils recueillent les poissons lorsqu'ils drainent pour permettre au riz de mûrir. Au Japon, on a produit de cette façon, en 1952, 5,5 millions de tonnes de Carpes sur 50 000 ha de rizières.

En 1970, la pêche mondiale en eau douce a fourni  $\pm 7.10^6$  t de Poissons.

## 9. Limitation du gaspillage et récupération des restes

Le gaspillage et l'inefficacité sont affaire de degré et d'opinion (PIRIE). Ils sont tolérés et même approuvés aussi longtemps que leurs conséquences ne sont pas funestes. En particulier, les gaspillages de denrées alimentaires inhérents à l'obtention d'une nourriture meilleure semblent normaux aux habitants des pays bien pourvus. La conversion de matières végétales en protéines animales hautement estimées entraîne une perte annuelle mondiale d'azote fixé de  $10.10^6$  t.

Cette conversion, nous l'avons vu, peut se justifier. Mais il est des cas où, dans la situation présente, certains gaspillages sont peu défendables. C'est le cas de ce qu'on peut appeler les « byproducts », ou résidus secondaires de l'exploitation d'un produit primaire. PIRIE cite le cas des résidus d'extraction d'huiles végétales ; le monde produit en un an environ 70 millions de t de matières oléagineuses dont la moitié sont des graines riches en protéines (Soja, Arachides, Coton). On peut estimer à 20 millions de t la quantité de protéines contenues dans ces produits. Ceci pourrait couvrir 1/3 des besoins de l'humanité en protéines. Or, à côté de certains tourteaux donnés en aliment au bétail, une grande partie est utilisée comme engrais ou jetée.

L'inconscience de l'homme, et surtout de l'homme blanc, qui a perdu le respect du « pain quotidien », a établi une véritable chaîne de déprédation des

denrées alimentaires, dont le premier maillon est le producteur et le dernier, la table familiale ! (20 % des récoltes d'après GUERRIN).

Enfin, spectacle tragique, l'homme « organise » parfois, lors de crises économiques, la destruction de denrées alimentaires dans un monde qui a faim : il a détruit,

en 1934 :	1 000 000 t de blé
	250 000 t de sucre
	26 000 t de riz
	25 000 t de viande
	40 000 t de poisson ;
en 1942, en Argentine :	8 000 000 t de blé.

Une grande partie des matières prélevées par l'homme à la biosphère, pour son alimentation et ses industries, se perd par accumulation, soit dans les dépôts d'immondiçes, soit dans le fond des mers, par l'intermédiaire des égouts.

On estime à quelque 700 millions de t (soit 0,8 kg par habitant et par jour), la quantité annuelle, mondiale de déchets solides (ordures ménagères) ; 15 millions de t pour les Iles Britanniques seules.

Si la compaction ou l'incinération des ordures (avec danger d'émission d'HCl toxique) constitue un net progrès en ce qui concerne l'hygiène, des techniques de récupération telles que le *compostage* ou transformation des ordures en engrais, sont les plus rationnelles dans l'optique de l'écosystème.

La récupération des déchets domestiques solides et des boues d'épuration (égouts) et leur utilisation comme engrais ne sont pas récentes et se perfectionnent chaque jour ; dans des pays comme l'Allemagne et la France, les composts d'ordures ménagères et de déjections d'égouts sont utilisés avec succès dans l'agriculture, la foresterie et la remise en valeur des régions minières.

Un aspect non alimentaire de la récupération des déchets est l'utilisation des déblais de carrières et de mines ; trop souvent jusqu'ici, ces déblais se sont accumulés en collines artificielles à aspect désolé. Les terrils de charbonnages sont sujets à l'érosion éolienne et hydrique ; le vent disperse le poussier dans les agglomérations urbaines environnantes et l'infiltration d'eau provoque des glissements de terrain. De plus, ils enlaidissent les sites. L'écologie permet aujourd'hui d'entrevoir leur utilisation comme terrains de culture et zones forestières. Le **boisement des terrils** se poursuit dans les zones houillères de l'Europe, surtout depuis l'abandon du charbon en faveur du pétrole. Plusieurs essences ligneuses s'adaptent parfaitement bien à la colonisation d'un milieu assez spécial : le Robinier, le Bouleau, le Saule marsault, l'Aulne, et le Chêne d'Amérique. Les essais de boisement ont souvent donné de très bons résultats, d'autant plus que les trois premières essences s'installent naturellement sur les terrils.

Le boisement des terrils répond non seulement à la nécessité de leur fixation dans un but hygiénique et leur recouvrement de verdure dans un but esthétique, mais il constitue en plus une source de production de bois (Robinier, Pin de Corse, Peuplier).

## 10. Utilisation maximale du niveau de production à la surface des continents

### 1) Restriction des pâturages au bénéfice des cultures

Dans un écosystème, le passage du niveau de production à un niveau de consommation se fait avec un très mauvais rendement et une importante perte de matériaux énergétiques. En particulier, les animaux herbivores dont l'homme se nourrit, sont de mauvais transformateurs de l'herbe des prairies. En supprimant l'intermédiaire animal, et en devenant végétalien, l'homme réaliserait une importante économie des matériaux servant à le produire. On estime que, dans les régions fertiles de l'Europe occidentale, un hectare de pré avec Vaches nourrit deux Hommes, un hectare de Froment 5 à 6 hommes (17 Hommes maximum, selon CLARKE), un hectare de Pommes de terre 10 Hommes (SAPPER).

Il est donc certain qu'une augmentation très importante de la quantité de vivres produits par la biosphère serait obtenue par la transformation des pâturages en cultures ; il en est d'ailleurs un exemple : celui de l'Angleterre qui, de 1940 à 1945, n'hésita pas à sacrifier ses prés.

La comparaison du nombre de calories produites à l'ha par les producteurs végétaux avec celui des calories d'origine animale est édifiante (fig. 6.10) ; sous la pression démographique, il est logique que l'homme consomme moins de produits animaux et plus de produits végétaux ; parmi ceux-ci, le sucre vient en tête ; à côté de cette denrée, le bœuf paraît ridicule. Comme le fait remarquer MANGELSDORF, si la situation alimentaire devient précaire, nous devrions manger plus de sucre, ce que nous payerons en passant plus d'heures dans le fauteuil du dentiste ; mais en consommant moins de bœuf, nous y gagnerons probablement en réduisant la fréquence des maladies cardio-vasculaires.

En admettant que 6 millions de km<sup>2</sup> de pâturages (le quart de ce qui existe) soient convertis valablement en cultures vivrières, on peut évaluer que cela aboutirait à une augmentation de 25 % des denrées énergétiques produites par la biosphère.

Remarquons qu'il y a à ceci bien des aléas. Les gens civilisés renonceraient-ils facilement à leur beefsteak ou à leur côte de porc ? Mais surtout, ne risque-t-on pas de rompre le rapport entre protéines animales et végétales qui est requis pour une bonne nutrition, et de provoquer ainsi des épidémies de faim protéique ?

Enfin, ne risque-t-on pas de voir s'appliquer à l'humanité tout entière le phénomène de « multiplication des pauvres » (BONNAFOUS), qui consiste en le fait que les hommes se reproduisent d'autant plus abondamment que leur régime alimentaire est plus pauvre en protéines ? En réduisant le niveau des consommateurs animaux au profit de celui des producteurs végétaux, ne risque-t-on pas de provoquer un pullulement des consommateurs humains, résultat contraire au but poursuivi ?

## 2) Alimentation de plus en plus végétalienne des populations humaines

C'est un corollaire du paragraphe précédent.

Les critiques à l'adresse d'une alimentation purement végétalienne sont surtout basées sur l'observation de régimes où n'intervient principalement qu'une seule espèce de plante (Riz, Manioc) ou un groupe de plantes apparentées (céréales).

La principale source de protéines est cependant d'origine végétale. Les céréales fournissent annuellement  $\pm 110.10^6$  t de protéines dont :

35.10<sup>6</sup> t viennent du blé  
23.10<sup>6</sup> t » du maïs  
20.10<sup>6</sup> t » du riz

Les graines de légumineuses (haricots, pois, etc.) ne fournissent que  $\pm 10.10^6$  t.

En comparaison, les animaux, par l'intermédiaire de la viande, des œufs, du lait et du poisson, ne four-

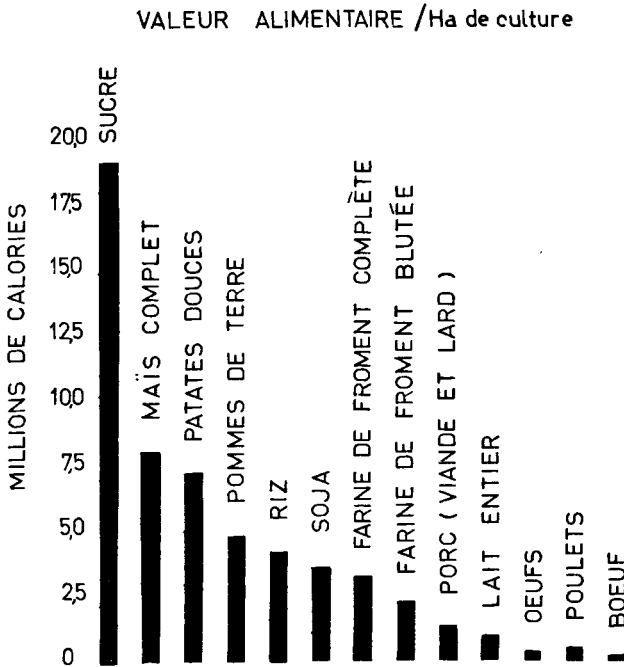


Fig. 6.10 Valeur alimentaire, par ha de culture, des principaux produits de l'alimentation humaine (d'après Mangelsdorf, 1961).

nissent qu'environ  $40.10^6$  t, mais elles sont plus riches en acides aminés indispensables pris globalement.

Or, les déficiences des plantes en acides aminés indispensables pour l'homme ne sont pas les mêmes pour les différents groupes systématiques ; d'autre part, les Légumineuses, et spécialement leurs graines, ont souvent une composition en acides aminés indispensables voisine de celle des produits animaux (Soja principalement).

Le graphique A de la fig. 6.11 empruntée à MAC GILLIVRAY et BOSLEY (1962), est une synthèse de la composition en 9 acides aminés indispensables de 3 grands groupes d'aliments : produits animaux, fruits et graines de Légumineuses, produits végétaux appartenant aux autres groupes que les Légumineuses. On y voit que les teneurs en ces acides aminés des Légumineuses et des produits animaux sont à peu près identiques ; celles des autres produits végétaux, où interviennent principalement les céréales sont beaucoup plus basses.

D'où l'idée, qui s'accrédite de plus en plus, de composer des aliments *mélangés* d'origine purement végétale, incluant surtout des graines de Graminées et de Légumineuses et dont la composition protéique est aussi bien équilibrée que celle des produits animaux.

Un essai a été fait en ce sens au Guatemala : on y a élaboré un produit appelé « Incaparina », consis-

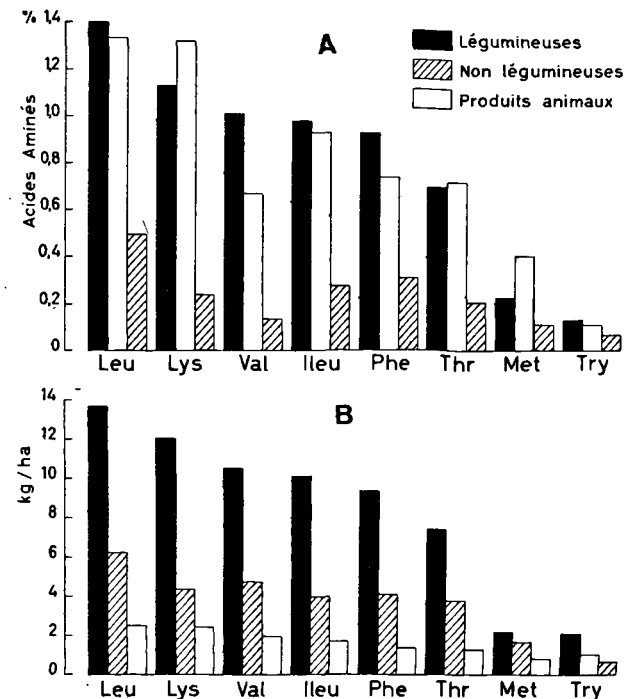


Fig. 6.11 Production d'acides aminés indispensables par des aliments d'origine végétale (Légumineuses, ou non Légumineuses) et animale. (Mac Gillivray, 1962).

A. Teneurs. - B. Quantités produites à l'ha.

tant en un mélange de protéines végétales d'origine diverse, où domine l'huile de graines de Coton.

Récemment, on a fabriqué en Amérique une « Freedom Meal » ; elle est composée de 26 % de blé, 26 % de sorgho, 20 % de maïs, 15 % de soja, 10 % de lait écrémé, de vitamines et de substances minérales.

L'intérêt de ces aliments est que leur production par ha est beaucoup plus grande que celle des produits animaux. On le constate aisément sur la fig. 6.11 B qui représente la productivité à l'ha, pour les trois grands groupes d'aliments considérés (légumineuses, non légumineuses, animaux), des 9 acides aminés indispensables ; on voit que si l'on évalue les quantités produites par unité de surface, les animaux viennent, dans tous les cas, largement en queue.

L'utilisation de protéines végétales comme « ersatz » de protéines animales est déjà largement répandue dans les pays d'Extrême-Orient, où le lait, si nécessaire pour les jeunes enfants, est une denrée rare et chère. On s'est adressé à la farine de Soja, dont nous avons vu, page 225, qu'elle est un produit végétal ayant une valeur biologique (bonne équilibre des acides aminés indispensables) voisine de celle des bons produits animaux. Avec cette farine, on fait en Chine, un « lait de Soja » de valeur alimentaire proche de celle du lait de vache ; l'Indonésie fabrique, sous le nom de « sardèle », un extrait sec de Soja, enrichi de vitamines, sucre et substances minérales, imitant le lait séché en poudre. La production journalière de 2,5 t équivaut à la production de 1 500 vaches laitières, mais provient, comme on sait,

de 10 fois moins de matière première végétale. On prépare en Angleterre à partir d'herbes et de luzerne, par des procédés techniques utilisant des ondes de choc (CHAYEN) des protéines végétales alliées à des lipides dont on fait une sorte de poudre de lait. On réalise ainsi le projet déjà ancien de transformer l'herbe des prairies directement en lait, sans passer par la vache. L'extraction des protéines de feuilles est longuement traitée p. 277.

Un produit plus intéressant est obtenu comme sous produit de l'extraction de l'huile d'arachide, le *lypro*, composé des lipoprotéines de l'arachide.

D'une manière générale, une source relativement importante, mais encore peu exploitée, est offerte par les graines oléagineuses, cette source potentielle pourrait fournir à l'humanité autant de protéines que les animaux, soit  $40 \cdot 10^6$  t ; elle est souvent contenue dans des déchets d'extraction des huiles végétales comestibles, déchets qui contiennent de 30 à 60 % de protéines.

Le tableau 6.5 donne les productions mondiales et les teneurs en huiles et protéines des principales graines oléagineuses.

### 3) Meilleure connaissance du règne végétal Les écotypes et les jardins expérimentaux

Au long de son histoire, l'homme a utilisé plus de 300 espèces de plantes, et en a cultivé plus de 150 qui sont entrées dans le commerce international.

Tableau 6.5 - Production mondiale des principales plantes oléagineuses, en huile et en protéines (d'après MILNER, 1966)

	Teneur moyenne		Production mondiale		Pays producteurs
	en protéines %	en huile %	graines $10^6$ t	protéines $10^6$ t	
Graines de soja ( <i>Glycine soja</i> ) . . . . .	42	20	35,0	16	U.S.A., Chine
Graines de coton ( <i>Gossypium sp.p</i> ) . . . . .	30	30	20,6	6	U.S.A., Inde, U.R.S.S., Mexique, R.A.U. Brésil, Pakistan
Arachides ( <i>Arachis hypogea</i> ) . . . . .	27	48	14,8	4	Inde, Nigeria, Sénégal
Graines de tournesol ( <i>Helianthus annuus</i> ) . . . . .	30	40	6,8	2	U.R.S.S., Argentine, Uruguay, Afriq. Sud, Turquie
Graines de sésame ( <i>Sesamum indicum</i> ) . . . . .	25	50	1,5		Chine, Inde, Soudan, Mexique
Noix de coco ( <i>Cocos nucifera</i> ) . . . . .	8	65	3,2		Philippines, Indonésie, Ceylan, Inde, Malaisie



La tendance générale a été de réduire ce nombre de plus en plus, et de se concentrer sur les espèces les plus efficaces, de sorte qu'aujourd'hui la plus grande partie des populations humaines sont nourries par 14 espèces :

- 4 céréales : Riz, Froment, Maïs et Sorgho ;
- 2 plantes à sucre : Canne à sucre, Betterave sucrière ;
- 3 plantes à organes souterrains alimentaires : Pomme de terre, Patate douce, Manioc ;
- 3 plantes à graines comestibles : Haricot, Soja et Arachide ;
- 2 arbres fruitiers : Cocotier et Bananier.

Que sait-on exactement de ces plantes, qui se dressent entre l'humanité et la famine ?

Elles n'existent pas, pour la plupart d'entre elles, à l'état sauvage : elles ont été façonnées par l'homme au cours des siècles, à partir d'hybrides accidentels ou de mutations favorables, et immédiatement exploitées ; une sélection empirique les a divisées en un très grand nombre de races diverses, sur lesquelles le milieu extérieur a d'ailleurs aussi marqué son empreinte en provoquant de très nombreux écotypes locaux. Enfin, les généticiens d'aujourd'hui, par des techniques modernes qui n'en sont pas moins souvent encore empiriques, ont fait de ces plantes cultivées des sortes de monstres à haut rendement donnant des produits de grande qualité.

Au moins 50 % de la population mondiale reçoit au moins 60 % de son énergie du Riz. C'est-à-dire que plus de 30 % de toute l'énergie humaine du globe vient de cette seule plante : *Oryza sativa*. Or, sait-on tout ce qu'on doit savoir du Riz ? Quelles sont ses origines ? Pourquoi les rendements au Japon sont-ils 2 fois plus élevés qu'en Chine, et 3-4 fois plus élevés que dans l'Inde. Ces connaissances sont nécessaires pour l'amélioration rationnelle de la plante.

Et il en va de même du Froment, la seconde des céréales ; on peut en faire des variétés résistantes à la rouille ou capables d'être cultivées dans des régions considérées jusqu'ici comme trop sèches ou trop froides, mais son origine hybride est à peine élucidée.

L'origine hybride du Maïs est encore hypothétique. Nous avons vu p. 264 tout ce que peut tirer la génétique de cette plante à haut rendement.

Il est donc hors de doute qu'une meilleure connaissance des plantes cultivées est susceptible d'augmenter considérablement l'alimentation des hommes. L'exploration des 8 centres d'origine des plantes cultivées, délimités en 1938 par VAVILOV, doit être reprise, et des jardins botaniques d'acclimatation comparables à celui de Leningrad, rassemblant en grand nombre, les écotypes provenant de ces centres, doivent être développés. Les conservatoires de graines, requérant moins d'espace, sont plus faciles à réaliser.

On en vient aujourd'hui à penser que ce fut peut-être une erreur d'avoir négligé des centaines de plantes alimentaires valables. On reprend, par exemple, l'étude des Sorgho, céréales géantes si répandues dans les villages d'Afrique et d'Asie ; on a déjà pu en faire des variétés naines à haut rendement ; le Mil à chandelles des africains pourrait aussi être fortement amélioré. C'est dans le domaine des Graminées de prairies que les espoirs sont peut-être les plus grands ; l'utilisation de variétés riches et résistantes à la dent et au piétinement, obtenues à partir d'écotypes naturels, reconnus grâce aux travaux des Jardins Expérimentaux, peut améliorer considérablement la production de protéines - bœuf.

Mais il y a plus. Certains biochimistes (PIRIE) pensent qu'il faudrait aujourd'hui utiliser pour chaque région les plantes les plus riches en glucides, protides, lipides et produits de tous genres, dont on ferait des fabrications inédites d'un goût nouveau, et dont la consommation serait encouragée par toute la puissance de la publicité moderne (voir § suivant).

Ainsi donc, toutes les plantes doivent être réévaluées ; et lorsqu'on fait cette étude pour certaines d'entre elles, on mesure le degré d'ignorance dans lequel on se trouve. Particulièrement en ce qui concerne les centaines de milliers de plantes tropicales dont beaucoup sont encore à découvrir, et dont les autres sont bien mal connues (v. FRANKEL et BENNETT 1970).

## 11. Extraction et utilisation des protéines végétales

### 1) L'Apologie des feuilles La plante idéale de PIRIE

Les organes mous des végétaux, et spécialement leurs feuilles contiennent d'importantes quantités de protéines, principalement s'il s'agit de Légumineuses. En dehors d'un petit nombre de plantes alimentaires cultivées comme légumes, on n'a pas jusqu'ici songé à utiliser cette énorme réserve de composés azotés dans l'alimentation des hommes.

Pourtant, le jus de feuilles de plantes sauvages, extrait à la presse et coagulé par la chaleur, fournit une masse solide, colorée en vert par la chlorophylle, principalement constituée de protéines (PIRIE, 1971), elle contient aussi de 5 à 30 % de lipides ; sa valeur alimentaire, légèrement inférieure à celle de la caséine du lait, se rapproche de celle de la farine de poisson ; on obtient ainsi un aliment appelé CPF : **coagulats de protéines de feuilles**. Lors d'essais chez des humains, on a constaté qu'après une répulsion initiale due à la couleur verte, les gens s'y habitudeaient facilement ; on peut d'ailleurs l'enrober dans des ravioli ou des boulettes de tapioca.

Les méthodes mises au point par les ingénieurs biochimistes permettent de traiter de grandes quan-

tités de matière première. On peut ainsi transformer en protéines comestibles les déchets des plantes alimentaires ou industrielles, comme par exemple les tiges de Pois, ou les déchets de Jute et de Ramie.

Les feuilles ont une productivité très forte ; elles peuvent être récoltées très tôt après le début de la période de végétation, elles peuvent contenir après 3 à 4 mois de croissance jusqu'à 200 kg de protéines/ha, ce qui permet à un écosystème agricole axé sur les feuilles, d'être particulièrement flexible : extension à des climats à courte période de végétation, récoltes répétées au cours de l'année dans les climats favorables, etc...

Certains pensent qu'il convient de réserver les CPF comme aliments concentrés pour le bétail. PIRIE pense qu'ils peuvent être utilisés directement par l'homme. Des essais effectués en Jamaïque sur 80 enfants de 10 à 12 ans ont montré que des boulettes de Tapioca où l'on a incorporé des CPF, ajoutées à une alimentation de base de ragi donnent des effets aussi heureux que la lysine ou la farine de Sésame.

On peut penser comme PIRIE qu'avec la révolution des techniques d'extraction, on puisse échapper aux habitudes contractées à l'époque romaine, depuis laquelle les techniques n'ont guère évolué, et qui consistent à manger des aliments dont le choix n'a jamais varié : pain, viande, olives, vin, etc...

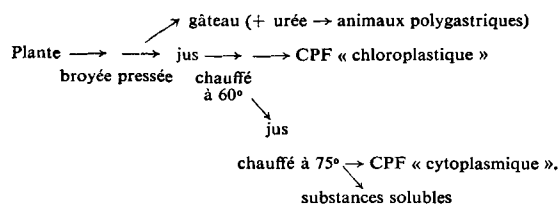
Il devient possible d'approcher l'agriculture par une voie nouvelle : sélection de la plante qui donne les plus hauts rendements dans les conditions locales, et utilisation la plus rationnelle possible de la matière élaborée. Toutefois, il convient de prospecter le règne végétal, pour trouver dans chaque circonstance, la plante adéquate, qui, en plus des protides de ses feuilles, fournirait aussi des tubercules et fruits alimentaires et dont les sous-produits (alcaloïdes, fibres, colorants) seraient aussi susceptibles d'utilisation ; cette *plante idéale* serait à créer, dans chaque région, par les généticiens.

Les plantes aquatiques, à haute productivité, et qui sont souvent des « waterpest » comme les Papyrus, les *Salvinia* ou les Jacinthes d'eau, pourraient être utilisées : on ferait d'une pierre deux coups. Les Légumineuses utilisées comme couverture du sol dans la lutte antiérosive en région tropicale verront peut-être là une utilisation plus importante que celle de la plante qu'elles protègent. Mais c'est probablement dans la culture des Légumineuses à haut rendement qu'il faut mettre le principal espoir : la Luzerne est cultivée comme fourrage pour le bétail ; son utilisation serait beaucoup plus efficace si ses protéines étaient directement utilisées à l'alimentation des hommes. Des essais ont été faits par KOHLER et BICKOFF aux U.S.A., de production commerciale de CPF à partir de luzernes (*Medicago*).

On pratique de la manière suivante : la luzerne verte est broyée, puis pressée. On obtient un gâteau

et du jus de presse. Le gâteau est donné à des ruminants en même temps que de l'urée. Le jus de presse est chauffé à 60° ; il coagule un CPF vert contenant les chloroplastes, qui ont la meilleure constitution protéique ; la solution est alors chauffée à 75°, il coagule un CPF « cytoplasmique » constitué de protéines cytoplasmiques des cellules.

On a donc le schéma :



Le prix de revient est, pour une même quantité et qualité, le 1/3 de la farine de soja.

En Hongrie, des essais de diverses plantes fourragères (choux) ont donné une productivité en protéines souvent très élevée. Cependant, l'étude de plantes sauvages a montré que certaines d'entre elles sont beaucoup plus riches ; *Amaranthus*, *Atriplex*, *Chenopodium*. *Amaranthus hybridus* a un contenu très élevé en lysine et méthionine.

Sera-ce l'alimentation de l'avenir ?

## 2) Utilisation des forêts pour la production de vivres

Si on examine le tableau 4.16, on est frappé du rôle prépondérant que jouent les forêts dans la productivité de la biosphère ; les 2/3 de la production mondiale *des continents* sont à attribuer aux forêts.

Les quelque 60 milliards de t produites comportent environ 20 milliards de t de feuilles.

Les forêts n'ont cependant guère été utilisées jusqu'ici dans l'alimentation des hommes. Elles produisent principalement de la cellulose, qui peut être digérée par les Ruminants mais pas par l'homme ; cependant, l'hydrolyse de la cellulose par des moyens chimiques fournit des sucres solubles (sucre de bois), sur lesquels on peut cultiver des Levures comestibles. Une hydrolyse moins poussée donne des hydrates de carbone assimilables pour le bétail : une telle nourriture fut employée par les Suédois et les Allemands lors de la première guerre mondiale.

Les feuilles des arbres ont parfois été utilisées comme fourrage (*feuillée*) ; les feuilles et gousses des Acacias ou autres Légumineuses arborescentes des savanes africaines servent de nourriture d'appoint pour le bétail. Les arbres des forêts tropicales appartiennent en proportion notable à la famille des Légumineuses, et n'ont guère été prospectés jusqu'ici en tant qu'aliments protéiques.

PIRIE pense que sous le couvert des forêts denses, on pourrait cultiver des sous-bois de Légumineuses

développant une biomasse énorme, dont les protéines seraient extraites par le procédé décrit page 277.

L'utilisation d'une partie des 20 milliards de t de fûilles, ou de la litière qui résulte de leur chute, permettrait sans doute de nourrir de nombreux millions d'hommes.

## 12. Cultures industrielles de cryptogames

### 1) Biosynthèses microbiologiques sur bois hydrolysé

Certains ont une confiance totale dans la microbiologie pour produire dans l'avenir des quantités illimitées de matières organiques pouvant servir à l'alimentation des hommes. Les Levures poussent sur les hydrates de C et produisent des protéines et vitamines comparables à celles des animaux. Cette méthode de production de protéines présente de nombreux aspects attractifs. Les Levures croissent rapidement, doublant de poids toutes les 5 heures au moins, ce qui est plusieurs milliers de fois plus rapide que la production de protéines des animaux de ferme. Ces micro-organismes peuvent croître dans des réservoirs, ils ne demandent ni sol, ni lumière solaire, ni pluie, ni travail humain ; ils présentent aussi cet avantage particulièrement important que, parce qu'ils n'appartiennent pas au règne animal, ils ne risquent pas d'être rejetés comme aliments par les tabous religieux ou traditionnels auxquels on se heurte souvent.

Les réserves de bois sont innombrables. La productivité primaire nette de la biosphère comporte environ 70 % de troncs et branches d'arbres. Une difficulté de l'utilisation de la cellulose est le fait qu'elle est imprégnée de lignine. Mais aujourd'hui, on peut utiliser industriellement les champignons lignolytiques du sol, et délignifier la cellulose.

WITT (1955) a estimé que 5 à 10 % des déchets ligneux de l'industrie du bois (sciure) et de l'agriculture, hydrolysés et traités par des levures en pré-

sence de  $\text{NO}_3\text{NH}_4$  pourraient être convertis en  $15 \cdot 10^6$  t d'aliments protéiniques pour bétail.

Les Levures, travaillant avec 15 à 30 % d'efficacité, élaborent, à partir de ces substances, une matière sèche contenant environ 50 % de protéines de haute valeur alimentaire pour l'homme et les animaux. De la levure alimentaire peut aussi être produite à partir de sucre de bois ; une véritable industrie des levures alimentaires est née en Jamaïque ; elle utilise les mélasses et autres déchets de sucrerie.

Déjà pendant la première guerre mondiale, des protéines de haute valeur alimentaire ont été obtenues massivement à partir de Levures (*Torulopsis*) cultivées sur un milieu composé de sucre (pouvant provenir de l'hydrolyse du bois) et de sels minéraux azotés ( $\text{NO}_3\text{NH}_4$ ) synthétisés à partir de l'azote de l'air.

### 2) Cultures d'algues microscopiques

Plus récemment, des usines pilotes ont été créées (Japon, U.S.A., Pays-Bas, Tchécoslovaquie) pour la culture en masse de *Chlorella* ou de *Scenedesmus*, algues unicellulaires à efficacité photosynthétique très grande et dont la composition en acides aminés et vitamines en fait des aliments complets.

On a vu que le rendement maximum de la photosynthèse peut atteindre 25 %. Ce rendement peut être approché en laboratoire si on utilise des cultures d'Algues microscopiques d'eau douce (*Chlorella*, *Scenedesmus*) (fig. 6.12), sur lesquelles il est facile de faire régner des conditions d'alimentation et d'éclairage correctement réglées : air enrichi en  $\text{CO}_2$  à 5 %, éclairage réduit tout en étant utilisé au maximum par l'agitation des cultures ou par l'emploi d'une lumière intermittente (les *Chlorelles* sont des plantes d'ombre, pour lesquelles la saturation lumineuse est atteinte avec quelques milliers de lux).

Une culture de *Chlorella* offrant à la lumière une surface de  $1 \text{ m}^2$  synthétise par jour de 5 à 20 g de matière sèche.

Comparons ce rendement à celui d'un bon champ de blé ; pendant les deux mois de sa période d'activité photosynthétique, le Froment élabore la matière sèche de 4 t de grain/ha ; cette matière sèche comporte 13 % de protides. Une culture de *Chlorelles* élaborant par jour, 10 g de matière sèche au  $\text{m}^2$  fera à l'ha, pendant les 2 mêmes mois, 6 t de matière sèche comportant 50 % de protides. Or, dans des climats convenables, cette culture pourra être continuée pendant les 12 mois de l'année.

La matière sèche que les *Chlorelles* élaborent avec une si grande efficacité comporte donc 50 % de protides, qui contiennent les 10 acides aminés indispensables ; le restant de la matière sèche comprend 35 % de glucides, 5 % de lipides, la plupart des vitamines connues, et seulement quelques % de cellulose. La valeur alimentaire paraît idéale.

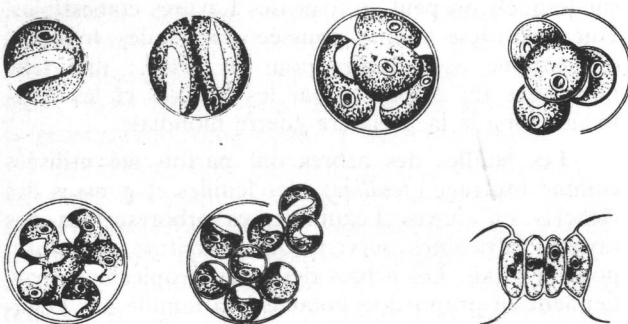


Fig. 6.12 Algues vertes microscopiques utilisées dans les cultures d'Algues.

*Chlorella pyrenoidosa* et sa multiplication, *Scenedesmus* sp. (en bas à droite).

Les usines pilotes ont montré que la production industrielle des Chlorelles est possible, avec un rendement pratique annuel de 44 t à l'ha. Mais un plus grand espoir réside dans le fait qu'une race a été isolée dont l'efficacité à fixer l'énergie solaire est telle qu'elle produit 70 g de matière sèche par jour et par m<sup>2</sup>. Ce qui représente un rendement annuel de 250 t à l'ha. La culture des Algues utiliserait des territoires impropres à l'agriculture. Le produit obtenu n'est pas très appétissant, mais les vicissitudes d'une récente guerre inhumaine nous ont montré que les hommes apprennent à manger n'importe quoi lorsqu'ils ont suffisamment faim.

### 3) Biosynthèses de protéines sur pétrole ou gaz naturel

La plus sensationnelle des découvertes récentes est la biosynthèse de concentrés *protéines-vitamines* à partir du pétrole ou du gaz naturel.

En 1952, JUST obtient un développement de certaines levures sur des hydrocarbures de la série des paraffines, sous-produits du raffinage du pétrole. Certaines de ces levures, riches en protéines, produites industriellement, peuvent constituer des denrées de haute valeur alimentaire. La Société pétrolière BP installe à Lavera un centre de recherches et une usine pilote. On y sélectionne des Levures à haut rendement et à composition bien équilibrée en acides aminés, quand cultivées sur fractions paraffiniques du pétrole, auxquelles on ajoute des sels d'NH<sub>4</sub>, de K, P et les oligo-éléments indispensables. CHAMPAGNAT (\*) obtient ainsi en grande quantité des Levures contenant plus de 50 % de protéines (poids sec), dont la composition en acides aminés se rapproche de celle des protéines-bœuf : elles ont un haut pourcentage en lysine et en thréonine, de sorte qu'elles sont complémentaires des céréales. Ces *protéines du pétrole* sont, de plus, riches en vitamine B, et digestibles à 90 %, sans odeur ni goût prononcé.

Ainsi, on pourrait combler le déficit mondial en protéine animale tout en déparaffinant les pétroles. Ces *concentrés Vitamines-protéines* peuvent être utilisés pour l'alimentation des animaux, ou élaborés en aliments humains : concentrés de viande, sauces de poisson etc... Le prix revient de ce nouvel aliment serait du 1/15 au 1/30 du prix d'une même quantité de viande.

Avec 40 millions de t de pétrole (faible fraction des 1,25.10<sup>9</sup> t de pétrole produit en 1962), CHAMPAGNAT pense que l'on pourrait produire annuellement 20.10<sup>6</sup> t de protéines-levures, ce qui serait un appoint considérable.

Une découverte plus récente est la *production microbiologique de protéines* à partir du gaz naturel.

Il est bien connu depuis longtemps que certaines bactéries peuvent utiliser le méthane (CH<sub>4</sub>) comme source de carbone.

Au Laboratoire Shell de Milstead, NORRIS et RIBBONS ont isolé, de l'eau et du sol, des Bactéries qui, cultivées dans un milieu aqueux contenant NO<sub>3</sub>NH<sub>4</sub> comme source d'azote et d'autres sels minéraux, se développent abondamment si le milieu est violemment agité avec de l'air (source d'oxygène) et du méthane (source de carbone).

Les bactéries, séparées par centrifugation, donnent une pâte blanche qui, desséchée au four, donne une substance blanche floconneuse, qui contient plus ou moins 50 % de protéines.

RIBBONS pense (1968) qu'il serait possible de produire 10 t de protéines à partir de 70 mille m<sup>3</sup> de gaz naturel.

## 13. Aliments synthétiques

L'industrie chimique peut, aujourd'hui, réaliser la synthèse de matières alimentaires. On fait des graisses synthétiques à partir du charbon. Certaines vitamines (A, B<sub>1</sub>, B<sub>2</sub> et C) sont aussi produites artificiellement. Plus importante sans doute est la synthèse d'acides aminés « indispensables » comme la méthionine et la lysine, qui peuvent être ajoutés à des aliments végétaux qui en contiennent peu. Nous avons vu que de nombreuses populations sous-développées des régions tropicales possèdent suffisamment de végétaux riches en glucides, mais souffrent de faim protéique : en complétant le régime alimentaire par des vitamines et des acides aminés synthétiques, on pourrait ainsi réduire la malnutrition.

Pour produire à bon marché des vivres synthétiques dans les énormes quantités nécessaires pour nourrir des centaines de millions de personnes, l'homme compte beaucoup sur l'énergie solaire : il pense à des réactions abiotiques calquées sur le mécanisme de la photosynthèse.

Il songe aussi à l'énergie atomique : la nourriture n'étant qu'une combinaison particulière d'atomes, et ces derniers étant abondants, il ne manque que l'énergie nécessaire pour les combiner. Jusqu'ici, des expériences coûteuses ont pu conduire à la synthèse « in vitro » de très petites quantités d'hydrates de carbone, de lipides, d'acides aminés et peut-être de protides.

## 14. Lutte contre la superstition

« Si maigres que soient les ressources alimentaires, l'homme est loin d'en faire le meilleur usage possible. De nombreux interdits et tabous, de multiples croyances ou simplement la tradition règlent l'emploi, ou le non emploi des aliments ; les interdits alimen-

\* Pétrole et protéines, 1974, DOIN Éditeurs, Paris.

taires varient suivant le clan, la famille, les individus, l'âge, la situation physiologique, les époques de l'année, les jours, les associations de produits, les méthodes d'abattage, de traite, de récolte, de stockage, de cuisson, les types d'instruments culinaires, etc... ». (M. AUTRET, 1962).

Comme exemples, retenons les Vaches de l'Inde que, pour des raisons religieuses, on laisse se multiplier impunément et s'emparer de la nourriture des hommes, sans que l'on puisse s'y opposer, et les Vaches des plateaux est-africains que l'on ne tue pas, parce qu'elles sont un signe de richesse et une marque de prestige.

### 15. Synthèse. Le plan indicatif mondial de la F.A.O. 1969

En 1969, la F.A.O. a établi un *plan indicatif mondial* sur la manière de résoudre le problème de la faim dans le monde dans les 15 prochaines années.

Rien que la croissance de la population du tiers monde : 80 % d'hommes en plus en 1985 qu'en 1962 exige que la production de vivres en 1985 soit en augmentation de 80 % sur son niveau de 1962. Mais dans ce cas, il n'y aura aucune amélioration dans la quantité et la qualité de la ration individuelle, largement insuffisante.

On peut espérer qu'une augmentation des revenus permettra d'augmenter la demande de denrées alimentaires, en 1985, de 142 % par rapport à 1962, ce qui représente une augmentation de la production annuelle de 3,9 %, alors qu'elle est actuellement de 2,7 %.

Le « plan » s'est préoccupé de savoir comment réaliser l'objectif d'une accélération de la production de vivres, dans le cadre d'une croissance économique, impliquant une augmentation des revenus et des emplois (BOERMA, 1970).

Le problème le plus important est celui des céréales, source n° 1 de calories et de protéines (plus de 70 %). L'espoir est mis dans les **céréales miracles** ; elles répondent mieux à l'irrigation et aux engrais, et elles ont un rendement beaucoup plus élevé que les céréales traditionnelles si on les utilise en combinaison avec les pesticides, les herbicides et des méthodes de culture particulières, qui permettent 2 ou 3 récoltes en une année. Le plan estime que les céréales miracles pourraient couvrir le 1/3 des surfaces cultivées en céréales en 1985, contre 5 % en 1968. Il faudrait pourtant assurer une fourniture suffisante de graines, engrais, pesticides, en même temps que toutes facilités d'irrigation, l'amélioration des services, et un grand développement de la recherche.

Un autre espoir réside dans l'obtention, déjà réalisée, de céréales contenant des protéines de meilleure qualité, et spécialement de *Blé* et *Maïs riches en lysine*.

La production de protéines végétales de qualité (pois, haricots, lentilles) n'est pas très rentable, parce que la productivité est très faible : seules les graines sont récoltées. Ceux qui suggèrent une reconversion des élevages en cultures de Légumineuses paraissent ignorer ce fait capital, de même d'ailleurs le fait que les hommes préfèrent la viande, pour des questions de psychologie et de régime.

Une certaine amélioration peut cependant être obtenue à partir des **graines oléagineuses** (arachides, soja, coton) par l'obtention de variétés plus riches en protéines.

Il y a le problème du lait pour les bébés. On n'en voit pas la solution directe pour 1985 : il faut prévoir des aliments de remplacement (farines végétales), tout en améliorant les produits manufacturés du lait, transportables à longue distance.

Il faut se défier d'un optimisme exagéré en ce qui concerne la pêche : une augmentation annuelle modeste de 4,7 % aurait pour résultat d'avoir épuisé, en 1985, les 140 millions de tonnes de réserves de poissons des océans et des eaux douces ; d'ailleurs, la raréfaction progressive des poissons augmenterait considérablement leur prix de revient.

Le plan ne rejette pas la mariculture, ni les solutions héroïques des « protéines de feuilles », « protéines microbiologiques » ou « protéines de synthèse ». Mais ces solutions encore à l'état pilote, ne sont pas pour l'immédiat, et à côté des problèmes techniques encore à résoudre, il reste à vaincre l'autre obstacle qu'est la *résistance des consommateurs*.

De toute manière, le plan implique une nécessaire *limitation des naissances*, qui pourrait d'ailleurs être obtenue en partie grâce à l'augmentation des revenus et des emplois.

Un autre point important du plan est qu'il préconise une **agriculture intensive**. Jusqu'ici, les pays en voie de développement ont augmenté leur production en étendant la surface cultivée à des prairies et forêts, ce qui aboutit à la destruction de sites valables, pour un gain relativement faible d'aliments. Mieux vaut améliorer les rendements à l'hectare que d'augmenter la surface cultivée en l'étendant à des terres marginales ; cette amélioration des rendements peut d'ailleurs encore être augmentée par les cultures répétées au cours de l'année (jusque 20 t/ha en Asie).

Dans les pays développés, la surface cultivée est restée à peu près statique entre 1948 et 1959, et s'est légèrement restreinte entre 1959 et 1966 : mais les rendements à l'hectare se sont élevés de 19 % pendant la première période et de 18 % pendant la seconde.

Dans les pays en voie de développement, pendant les mêmes périodes, les surfaces cultivées augmentent de 21 puis de 11 %, mais les rendements n'ont augmenté que de 9 puis de 10 %.

La modernisation des techniques agricoles et de l'utilisation des terres n'est possible qu'en présence d'une réforme agraire recensant, enregistrant et redistribuant équitablement les terres, et donnant suffisamment de liberté aux agriculteurs tout en les incorporant dans des programmes généraux.

Sans cette réforme, on aboutit au semi-échec de la Révolution Verte montrant le principal danger du système : si la région considérée comporte une minorité de grands propriétaires, et une majorité de paysans ne possédant qu'un petit lopin de terre, les gros fermiers plus instruits et ayant plus de capitaux sont les premiers à profiter des innovations techniques ; ils utilisent de plus des moyens mécaniques réduisant la main-d'œuvre ; ils s'enrichissent, achètent de nouvelles terres et contraignent les petits paysans à aller à la ville grossir le nombre des chômeurs.

Au Mexique, où, entre 1940 et 1960, la production agricole a augmenté régulièrement de 5 % par an, 80 % de l'accroissement global ont été réalisés dans 3 % des fermes ; un ouvrier agricole qui, en 1950, travaillait 194 j/an et gagnait 68 dollars, ne travaillait plus que 100 j/an en 1960 et son salaire annuel était tombé à 56 dollars.

Si tout va bien, l'application du plan indicatif, surtout si on accélère la production de porc et de volaille, permettra une augmentation nette annuelle de 3,8 % de la production des vivres. Dans le tiers monde, la moyenne des calories par jour passera de 2 150 en 1962 à 2 480 en 1985.

On aura en grande partie éliminé la faim, si de grosses inégalités sociales ne continuent pas à subsister. Il faudra créer de nombreux emplois nouveaux, dont beaucoup peuvent se situer dans la progression agricole.

## 6. Les problèmes dus à l'encombrement et à la mobilité. L'aménagement du territoire.

### 1. Bases écologiques

Un développement rapide des recherches sur l'écologie des paysages paraît nécessaire à un aménagement efficace de la biosphère. Un tel aménagement doit faire appel à un certain nombre de principes généraux dont beaucoup ont une base biologique ou écologique.

En effet, les éléments naturels : l'air, l'eau, le tapis végétal et sa faune, le climat, les roches et le sol, intégrés avec leurs inter-relations complexes dans les écosystèmes constitutifs d'une région, jouent un grand rôle dans la détermination des diverses utilisations de l'espace : culture, élevage, industrie, commerce, délassement, tourisme, etc...

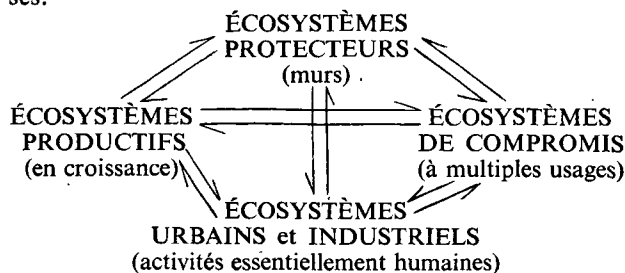
**1) La maîtrise de l'espace et du temps** vise à une répartition harmonieuse des activités des hommes.

Une pénétration diffuse de l'espace doit être évitée en regroupant rationnellement les domaines bâtis et en préservant au maximum les espaces encore libres.

On préférera à un écosystème de compromis à usages multiples couvrant l'entièreté du paysage, un compartimentage écologique d'écosystèmes divers : écosystèmes jeunes de haute productivité, écosys-

tèmes adultes stabilisés naturels, de faible productivité mais protecteurs de l'environnement et garants de l'avenir, écosystèmes artificiels du type urbain et industriel (ODUM, voir p. 104).

Ces écosystèmes sont reliés par un flux d'énergie et un mouvement de matière et d'organismes : la connaissance des coefficients de transfert peut aboutir à l'élaboration d'un modèle mathématique, et à une analyse de système permettant de déterminer les limites et la capacité à attribuer à chaque compartiment (ceux-ci doivent être divisés en sous-compartiments) pour obtenir le meilleur équilibre régional dans les échanges d'énergie vitale et de matière, et évaluer le stress imposé à la région par les pollutions, les radiations, l'aménagement, les exportations diverses.



#### a. La vocation des paysages.

Pour bien aménager un territoire, il faut étudier successivement la vocation des paysages et des régions (analyse et diagnostic), puis les problèmes de répartition des populations (densité).

(\*) (Chapitre inspiré de « Un premier programme pour l'environnement », numéro hors série de « 2 000, Revue de l'Aménagement du territoire », Paris 1970).

**Analyse :**

- Connaître la structure et le fonctionnement des écosystèmes naturels, dérivés ou cultivés, et établir les interactions entre écosystèmes voisins.
- Tenir compte de l'importance des flux, bilans et cycles de matières : l'eau et les substances dissoutes cédées aux nappes et aux rivières par les écosystèmes terrestres peuvent conditionner l'avenir d'une région.
- Préciser la *capacité du paysage* en ressources naturelles et sa vocation et prédire les productivités dans le cas d'une modification de conditions actuelles.
- Établir les *limites* à ne pas dépasser sans courir le risque d'une dégradation dangereuse. Par exemple l'érosion tangentielle du sol par l'eau de surface commence pour une inclinaison de 5 % et même de 1 % si le sol est limoneux ; il paraît dangereux dès lors d'établir des cultures de céréales sur des pentes dépassant 10 à 12 %, mais non des prairies permanentes ou des forêts.
- Déterminer *sérieusement* les types d'activités correspondant le mieux à l'écologie des paysages de la région, et, de là, la meilleure utilisation économique, y compris l'implantation d'activités nouvelles reliées au milieu, tout en assurant la protection des richesses les plus précieuses. Pour ce faire, les facteurs humains que portent en eux le milieu écologique et le paysage, doivent naturellement être pris en considération (patrimoine architectural hérité du passé, qualité du paysage entretenu par les agriculteurs, structures sociales déterminant la propriété et l'usage du sol etc.).

**Diagnostic :** faire des propositions sur l'utilisation du paysage en relation avec sa capacité et sa vocation, en se basant sur l'analyse et l'étude du devenir de l'équilibre entre l'homme et son cadre de vie.

Établir le cadre écologique et esthétique de l'utilisation future du paysage : zones agricoles et industrielles, lieux de récréation, reboisements, réserves protégées pour la conservation des eaux ou pour raisons scientifiques, routes et canaux aux abords embellis, parcs et jardins, forêts suburbaines, plantations antiérosives des pentes et berges, verdurisation des déblais miniers et déchets industriels ; définir des mesures de protection des sols, des forêts (contre l'incendie entre autres) et des eaux de surface et profondes, etc. (fig. 6.13).

Les utilisations envisagées de l'espace peuvent être évaluées par rapport à certaines possibilités, comme par exemple :

- productivité agricole ou forestière, en kcal ou t à l'ha,
- nombre d'hommes résidents, ou d'hommes actifs à l'ha,
- capacité d'accueil en journées de touristes à l'ha,

- productivité biologique des eaux en kilogrammes de poissons, à l'ha, etc...

En République fédérale allemande, on admet pour les touristes les normes de capacité suivantes :

- pour une forêt paisible et silencieuse : 25 personnes/ha,
- pour un usage optimal de la forêt : 100 personnes/ha,
- pour des bateaux à voile : 1 bateau/ha de surface d'eau,
- pour les canoës : 10 bateaux/ha de surface d'eau,
- pour campings, en fonction de la végétation : 70-100 personnes/ha.

Le diagnostic doit comporter naturellement des variantes, le plus-être d'une partie du programme correspond au moins-être d'une autre partie.

Il convient en somme de rassembler une information abondante, d'où l'on puisse passer à l'analyse mathématique des systèmes et aux processus de stimulation, de maximisation et d'optimisation par des ordinateurs électroniques.

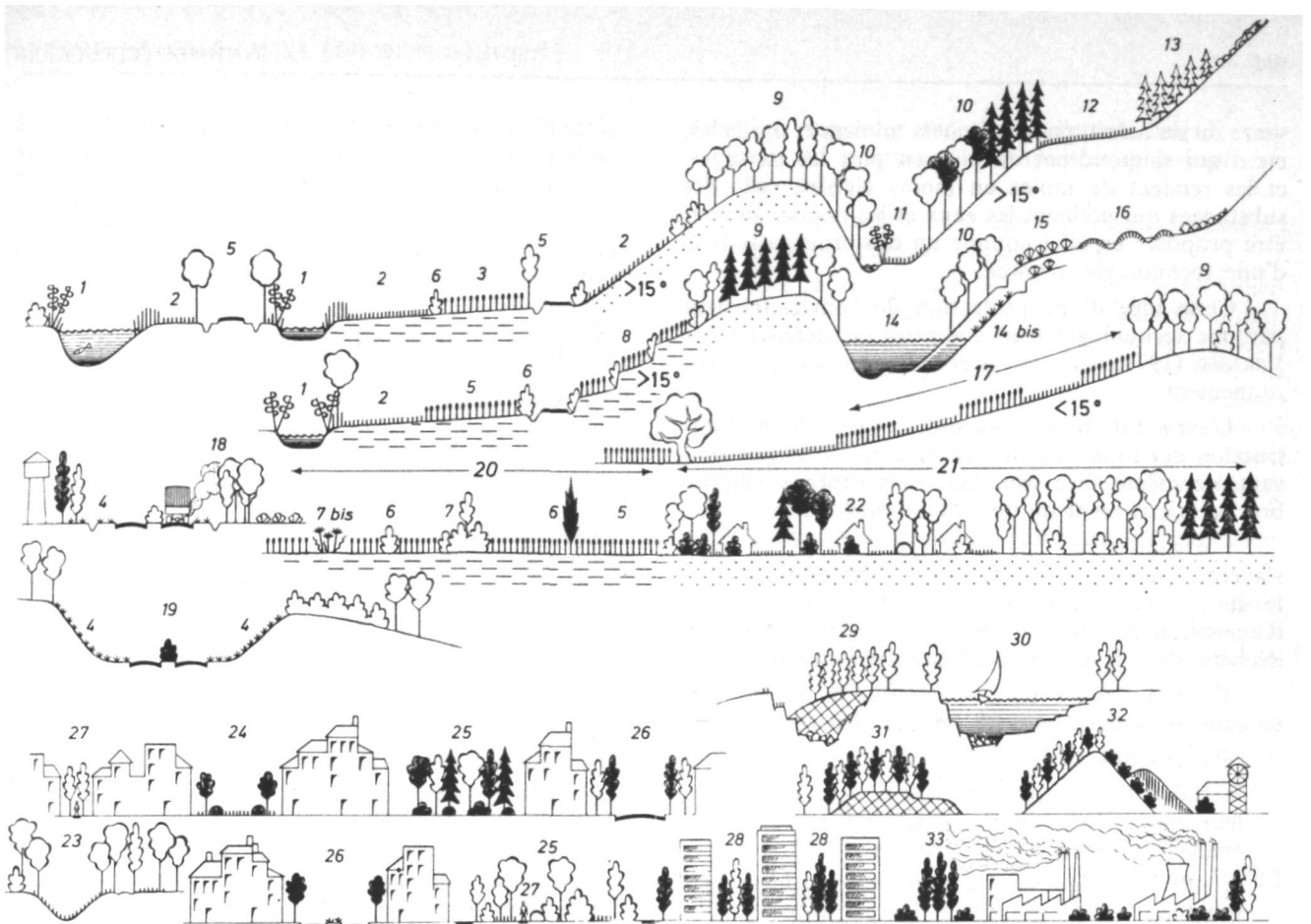
Il faut remarquer que s'il paraît nécessaire d'établir les bases écologiques préalables à l'aménagement, cela ne doit pas conduire, sous prétexte de rationalisation à un « urbanisme scientifique » engendrant le zonage et le simplisme. Le but doit rester la *création*, permettant à l'homme d'utiliser au mieux son intelligence et son esprit inventif, lesquels résultent du développement d'un système nerveux central particulièrement évolué.

**b. Les densités de populations.** Le problème du peuplement du paysage par l'homme est essentiel. La recherche de la densité optimale doit tenir compte de la nécessité de contacts humains indispensables et du fait que des espaces non peuplés doivent être réservés pour l'isolement et la réflexion. Les surdensités mènent à des processus de dédensité. En Europe, au-delà de 500 000 à 1 million d'habitants, on franchit, dans les conditions urbanistiques actuelles, un seuil au-delà duquel une pathogénie individuelle et collective est engendrée par le bruit, les encombrements, l'isolement, l'éloignement physique de l'espace ouvert. Une solution du problème reste la déconcentration polynucléaire (villes satellites entre des espaces verts).

En fait, pour les hommes comme pour les choses, il faut fixer et respecter les *intensités-plafonds* qui marquent les frontières de sur-exploitation de l'espace biologique.

**2) La connaissance approfondie des dégradations et pollutions** du milieu de vie, érosion, diminution des réserves en eau, lotissements inconsidérés, exploitations agricoles et forestières abusives, pollutions de tous genres, etc., est la base de l'aménagement d'un endroit déjà occupé. Elle doit guider les programmations d'avenir.





**Fig. 6.13** Importance des plantations et boisements dans l'aménagement des territoires ruraux et urbains (Duvigneaud, 1971).

**LEGENDE**

- |   |   |
|---|---|
| <ol style="list-style-type: none"> <li>1. Aménagement et protection des berges. Franges de hautes herbes ou galeries d'arbres.</li> <li>2. Prairies semi-naturelles ou amendées.</li> <li>3. Moissons et cultures rentables sur bonnes terres.</li> <li>4. Pelouses.</li> <li>5. Plantations d'arbres le long des routes (protection contre vent et soleil).</li> <li>6. Haies pare-vent abritant une faune sauvage.</li> <li>7. Bocage abritant une flore et une faune sauvages (lutte biologique contre les pestes ; chasse).</li> <li>7 bis. Ilots d'herbes sauvages (lutte biologique contre les pestes).</li> <li>8. Cultures en terrasses sur bonnes terres, avec rideaux fixateurs (bocage).</li> <li>9. Boisement des crêtes pour la régularisation du régime de l'eau.</li> <li>10. Boisement des pentes &gt; 15° ; forêts économiques pour la protection des pentes et la régularisation du régime de l'eau.</li> <li>11. Prairie humide et galerie forestière feuillue le long d'une rivière (protection de la pêche).</li> <li>12. Prairie de montagne.</li> <li>13. Forêt de protection contre les avalanches.</li> <li>14. Lac de barrage.</li> <li>14 bis. Dégagement pour la vue du paysage.</li> <li>15. Landes (réserve naturelle).</li> <li>16. Tourbières (réserve naturelle).</li> </ol> | <ol style="list-style-type: none"> <li>17. Prairies en bandes alternant avec des moissons, parallèlement aux courbes de niveau (lutte contre l'érosion).</li> <li>18. Autoroute de plaine avec rideaux d'arbres (embellissements ; protection des cultures avoisinantes contre les gaz d'échappement).</li> <li>19. Autoroute en tranchée gazonnée.</li> <li>20. Cultures rentables sur bonnes terres ; aménagement en bocage.</li> <li>21. Forêts suburbaines plantées sur terres marginales comprenant des forêts d'utilisation économique du sol ou d'aménagement de secondes résidences dans un environnement vert semi-naturel ou artificiel (22).</li> <li>23. Forêt suburbaine de délassement.</li> <li>24. Parc - jardin urbain public ou privé.</li> <li>25. Parc urbain arboré.</li> <li>26. Voies de circulation automobile bordées d'arbres.</li> <li>27. Voie de circulation arborée ou verdurisée réservée aux piétons.</li> <li>28. Résidences périphériques encadrées de verdure.</li> <li>29. Carrière remblayée de déchets urbains et boisée.</li> <li>30. Carrière transformée en plan d'eau récréatif.</li> <li>31. Dépôts d'immondices urbains boisés ou verdurisés.</li> <li>32. Terrils et déblais miniers boisés ou verdurisés.</li> <li>33. Protection des zones résidentielles contre la pollution industrielle.</li> </ol> |
|---|---|
- N.B. : On a représenté en blanc, les arbres et arbustes indigènes, et en noir, les arbres et arbustes exotiques.

**3) La maîtrise des techniques.** Le progrès technique lui-même doit permettre de remédier aux effets néfastes de la société technologique qu'il a élaborée.

Pour divers auteurs, *la nouvelle révolution industrielle* de la fin du XX<sup>e</sup> siècle sera *le recyclage généralisé des déchets* ; la réutilisation des poussières industrielles, plastiques de tous genres, emballages de



verre ou de métal, pneus, déchets miniers et agricoles, etc... qui saupoudrent de plus en plus les paysages, et les rendent de moins en moins viables, celle des substances qui polluent les eaux et les océans, devrait être proposée en effet comme un des principaux buts d'une technologie avancée.

Cette idée d'une protection de l'environnement par une technologie bien comprise est défendue par VERNIER (1971) dans son livre « La bataille de l'environnement ».

L'exploitation des ressources minérales, la construction des routes ou des lignes à haute tension doivent, de même, être conduites sans rupture d'équilibre, principalement du cycle hydrogéologique.

L'organisation du recyclage biologique peut s'avérer intéressante ou nécessaire, par exemple dans le cas de l'épuration des eaux usées ou des eaux d'égouts, dans l'utilisation ou la verdurisation des déchets, dans la biodégradabilité des pesticides.

Il ne faut pas perdre de vue que la maîtrise des techniques agricoles permet d'éviter bien des déboires.

Par exemple :

- le choix des essences forestières, leur panachage, leur mode d'exploitation, peuvent prévenir l'incendie, les parasites et l'érosion ;
- la lutte biologique contre les parasites peut souvent remplacer avantageusement les pesticides et rétablir l'équilibre écologique et la diversité du milieu rural : plantes sauvages abritant les « bons insectes », haies et bosquets abritant les « bons oiseaux », etc.
- la lutte contre le vent par implantation de rideaux d'arbres réduit la dessiccation, l'érosion éolienne et l'évapotranspiration des champs et des cultures.

#### 4) Le problème des seuils Les intensités-plafonds

En réalité, les limites d'utilisation (*seuils*) de chaque compartiment écosystémique doivent être fixées, ce qui nécessite observations et mesures (**importance des indicateurs biologiques**), pour lesquelles on est encore aujourd'hui fort peu avancé.

On sait par exemple, très provisoirement, que les limites autorisables de bioxyde de soufre ( $\text{SO}_2$ ) dans l'atmosphère sont de  $0,15 \text{ mg/m}^3$  pour des plantes cultivées particulièrement sensibles, de  $0,40 \text{ mg/m}^3$  pour les autres ; que certains dérivés du fluor (F) peuvent être déjà nocifs pour les plantes à une concentration de  $0,015 \text{ mg/m}^3$  d'air, alors que F lui-même est nocif à raison de 1 à  $4 \text{ mg/m}^3$  d'air. Le monoxyde de carbone (CO) ne devrait pas dépasser dans l'air une teneur supérieure à 50 ppm (parties pour 1 million).

La concentration de l'eau des rivières et étangs, en oxygène, ne peut pas tomber sous  $4 \text{ mg/l}$ , sous peine de freiner le développement de la productivité

piscicole ; des phénomènes d'eutrophication sont à prévoir pour une teneur en phosphates supérieure à  $10 \text{ mg/l}$ .

Ce sont là de premières approximations générales, chaque cas particulier devant être étudié suivant le type d'écosystème concerné et suivant la région.

## 2. Les paysages ruraux

### 1) La forêt (silva) (fig. 6.13)

Jusqu'il y a peu, le rôle principal attribué à la forêt était de produire le bois et ses dérivés.

Cependant la forêt est conservatrice des sols en luttant contre leur érosion et en en assurant la régénération (les pentes d'inclinaison supérieure à 10-12 % ont tout avantage à être boisées). La forêt est régulatrice du cycle de l'eau ; elle est un facteur de protection contre une érosion éolienne excessive, contre la pollution de l'air et de l'eau et contre le bruit. Plantée sur des terres marginales, la forêt peut constituer un mode provisoire d'occupation des sols.

La forêt est une réserve d'espaces libres et une « fabrique d'oxygène » par purification de l'air (« poumon » fonctionnant à l'envers).

De la sorte, son rôle se déplace de plus en plus, aujourd'hui, dans la direction : source de délassement et de santé physique et morale des hommes.

La forêt originelle ou plantée, peut constituer une « forêt suburbaine » dont on peut concevoir au moins deux types :

- a. *Ceintures vertes*, sources d'oxygène et de délassement au voisinage de grandes agglomérations surpeuplées.
- b. *Forêts suburbaines résidentielles*, abritant desungalows dispersés dans la verdure et à l'abri des pollutions chimiques et acoustiques.

### 2) La campagne

Un milieu rural s'est installé là où le *salvus* et l'*ager* ont remplacé la silva. Nous ne pouvons insister ici sur la diversité primitive des paysages, due, en dehors de l'environnement physique et biologique, à la variété des cultures et des élevages, des types de techniques d'exploitation, des types d'habitations et de leur groupement.

Au début du peuplement règne une grande harmonie (équilibre des surfaces, des lignes, des formes et des couleurs), à mettre en rapport avec l'intégration naturelle de l'homme à son milieu.

Mais, de plus en plus, les techniques se perfectionnent : mécanisation, utilisation des engrais, culture ou élevage homogènes sur des surfaces énormes d'où disparaissent haies et bocages. Le remembrement des terres amène des nivellements bouleversant la

topographie. *La diversité se transforme en monotonie.* L'irruption massive de la technologie altère les paysages agrestes et multiplie les bâtiments qui s'intègrent mal au paysage. *La laideur s'installe.*

Aujourd'hui les terres les moins fertiles et les moins rentables, laissées en friche, abritent parfois des déchets, déversés de manière anarchique, et souvent des dépôts d'immondices ou des cimetières d'automobiles ; le plus souvent, ces terres marginales sont reboisées d'essences exotiques (Epicea, Robinier) qui s'encadrent mal, suivant des géométries qui hurlent, dans la ligne et la couleur du paysage.

D'autre part, le paysage rural est de plus en plus envahi par des citadins qui y établissent des secondes résidences, dont la dispersion anarchique, le manque d'une architecture concertée s'inspirant de l'habitat originel (chalets savoyards en Normandie), les abords souvent conçus avec le plus total mauvais goût, suppriment les grands espaces de qualité ; les agglomérations de « caravanes » de toutes couleurs deviennent un fléau visuel.

Selon FOURASTIÉ, au rythme actuel, il y aurait, d'ici 30 ans en France, 15 millions de résidences secondaires occupant 15 millions d'hectares, soit plus du quart de l'ensemble du territoire ; « tous les sites plaisants seraient occupés, hauteurs, éminences, points de vue, bords de mer et de rivière, et il ne resterait pour promenade à ces heureux propriétaires de maisons « de campagne » que des rues bétonnées ou des sentiers balisés, bordés de murs et de haies ».

On tente aussi de revaloriser les régions rurales par le développement de « zonings industriels » ou de camps militaires avec terrains d'entraînement pour les blindés et champs d'aviation (Larzac) ; la chose est souvent inspirée de considérations démagogiques, sans qu'une étude préalable sérieuse de l'environnement et des dangers de pollution soit faite.

### 3) L'exemple du plan MANSOLT

On comprend qu'un aménagement valable du milieu rural doit être établi à partir de données sur la productivité biologique des écosystèmes, silva, saltus et ager, auxquels il faut ajouter d'ailleurs les cours d'eau et nappes liquides dont le sort est intimement lié à celui des écosystèmes terrestres.

Un problème nouveau d'aménagement a surgi pour le milieu rural de l'Europe occidentale. La situation agricole des pays du Marché Commun (CEE) est devenue difficile. Les techniques modernes permettent en effet à *un seul homme* de cultiver 30 à 40 hectares de terres arables, ou d'élever 40 vaches laitières. Or, la superficie moyenne de l'exploitation agricole dans la CEE est de 11 hectares et 80 % des détenteurs de vaches n'en possèdent pas plus de 10, ce qui n'empêche pas la productivité du lait d'être largement excédentaire. Il y a donc là des moins-values consi-

dérables, aggravées encore par l'attribution de subventions qui pourraient être utilisées à des activités plus intéressantes.

La commission MANSOLT a ainsi été amenée à proposer le plan du même nom.

— il faut retirer de la production agricole les superficies n'offrant qu'une rentabilité insuffisante ; dans l'ensemble des 6 pays de la CEE, la surface agricole utilisée devrait être réduite, entre 1970 et 1980, de 5 millions d'hectares. Environ 1 million d'hectares ainsi libérés seraient affectés à la détente et à la santé publique, par la création de parcs naturels et le financement de maisons de vacances ; on ne ferait là que réaliser une nécessité socio-politique, eu égard à la diminution des heures de travail et au surpeuplement des centres industriels.

Les 4 millions restants pourraient être reboisés, la silviculture venant ainsi relayer l'agriculture (le déficit de la production de bois de la CEE est évalué à 88 106 m<sup>3</sup> en 1975) ;

— il faut avant tout empêcher une augmentation de la superficie cultivée, souvent aidée par des subventions qui permettent la « mise en valeur » des terres incultes (landes, marais, tourbières, etc...) ;

— pour réaliser l'équilibre du marché du lait, il faudra diminuer le cheptel de 3 millions de vaches laitières en 5 ans ;

— il faut agrandir les exploitations ; pour ce faire, on peut réaliser des *unités de production* (U.P.) où plusieurs exploitants s'associent pour exercer en commun une seule activité (par exemple culture de céréales et de plantes sarclées, de 80 à 120 ha ; élevage pour viande de 150 à 200 bovins), et des *entreprises agricoles modernes* (E.A.M.) où plusieurs exploitations sont fusionnées par la mise en commun des terres, du cheptel, du matériel et de l'équipement ; — répartir dès lors la CEE en 4 types de régions : industrielles, semi-agricoles, essentiellement agricoles à forte productivité, essentiellement agricoles à faible productivité.

Un tel programme pour une agriculture de haute productivité permettrait de sauver les écosystèmes ayant échappé jusqu'ici à l'exploitation humaine : pelouses, landes, prés marécageux, tourbières, dunes et forêts à caractère primitif ; certaines terres marginales pourraient être plantées en forêts urbaines, abritant les secondes résidences, sinon destructrices des sites naturels.

La concentration ordonnée des exploitations agricoles sauverait ou restaurerait les grands espaces libres.

### 3. Sauvegarde des sites naturels Réseau de réserves naturelles

La densité du capital biologique doit être main-

tenue au plus haut niveau par des mesures de protection ou d'amélioration des milieux naturels intéressants.

1. Il convient donc de prévoir l'organisation d'un **réseau de réserves naturelles**; certaines doivent être intégrales pour étudier la dynamique des biocénoses, la productivité et les processus de production; d'autres doivent servir à l'expérimentation scientifique; d'autres encore doivent contribuer à l'éducation biologique et écologique du grand public, à l'enseignement et à la vulgarisation scientifique à tous les niveaux.

Un intérêt particulier à toujours été porté aux écosystèmes naturels ou semi-naturels (garrigues, steppes, pelouses, marais, tourbières, landes, etc.) où se sont conservées les flores et faunes primitives, et qui, après avoir résisté jusqu'ici à l'action destructrice des hommes parce que leur « mise en valeur » était difficile ou peu rentable, se trouvent aujourd'hui de plus en plus menacés par les lotissements en vue de secondes résidences ou voués à « l'assainissement » (transformés en plantations ou en cultures par des engins et techniques modernes); certains de ces écosystèmes peuvent être sauvés par incorporation dans un large système de réserves touristiques, mais en limitant l'accès aux spécialistes et aux chercheurs.

Pour de telles réserves, MOIR (1972) a proposé le terme d'**aires naturelles**; il en a précisé le sens et codifié les attributions.

1. Les aires naturelles sont des échantillons d'écosystèmes choisis parmi les plus typiques dans la gamme de variations de l'environnement naturel d'une région géographique déterminée. Au niveau national, la constitution d'aires naturelles est le premier pas à accomplir dans l'effort compréhensif qui s'avère indispensable, si l'on veut préserver des *exemples de l'environnement naturel*.

2. Basées sur des critères écologiques (écosystèmes dans toute leur complexité), ces aires naturelles sont des surfaces relativement peu modifiées par l'homme dans les temps récents (forêts, pelouses, landes, tourbières), et dont la préservation et la permanence sont assurées au plus haut degré possible: c'est-à-dire qu'elles sont à l'abri d'une utilisation économique quelconque, c'est-à-dire d'une destruction même partielle.

3. Le *but des aires naturelles* est essentiellement scientifique, didactique et éducatif. Les aires naturelles sont des *laboratoires de plein air* destinés à des investigations complexes. L'usage « public » doit en être interdit ou découragé.

4. Les *aires naturelles* sont aussi des *repères*, et c'est peut être là leur plus grande importance: *repères vis-à-vis d'un environnement changeant*, et permettant d'évaluer, par comparaison, l'importance et les dangers d'un changement. En somme, elles doivent consti-

tuer un réseau d'indicateurs biologiques de toute première valeur; les aires naturelles constitueraient ainsi des inventaires de l'environnement et des contrôles permettant de le surveiller et d'alerter les populations humaines si des changements délétères de l'environnement survenaient. Les aires naturelles seraient en quelque sorte des baromètres de l'environnement.

5. *Les aires naturelles* doivent conserver le *stock génétique* de la région, et notamment les gènes et écotypes en rapport avec l'agriculture, l'élevage, la sylviculture, la mariculture, la médecine et même l'esthétique.

Il s'agirait donc de constituer dans chaque pays un véritable réseau de sites naturels (ou mieux semi-naturels, car le plus souvent il ne subsiste aucun site vraiment naturel); il nous paraît que les plus importants de ces sites sont les *forêts types*, que nous pouvons définir comme un ensemble bien choisi d'associations forestières stationnelles formant les associations forestières régionales caractérisant un pays déterminé.

2. Tout ceci introduit la question des **Parcs Naturels**, qui englobe les nécessités scientifiques et didactiques énumérées ci-dessus, aussi bien que les nécessités quasi-biologiques qui poussent l'homme à rechercher, pour sa santé et son délassement, les grands espaces de nature sauvage.

Il s'agit ici de très grandes surfaces, où les concepts de conservation peuvent être si variés, qu'une nouvelle nomenclature universelle n'en a pas encore été trouvée.

1. Les **Parcs Nationaux** créés d'abord aux U.S.A., sont des paysages naturels de très grande superficie, de très grande beauté panoramique, contenant un patrimoine biologique exceptionnel et d'intérêt universel: ils sont *soumis à un régime de protection générale*, c'est-à-dire qu'aucune exploitation des ressources naturelles n'y est autorisée, sauf certaines pratiques agricoles « proches de la nature », qui, si elles étaient abandonnées permettraient à la végétation elle-même d'évoluer dans des directions non souhaitées: certains paysages de prairies ou marais abandonnés à eux-mêmes, se reboisent; les savanes que l'on cesse d'incendier voient disparaître leur faune caractéristique.

Les exploitations interdites dans un Parc National sont la culture, l'élevage, la chasse, la pêche, les exploitations forestières et minières, l'établissement de barrages à des fins d'irrigation ou de production d'électricité.

Sont aussi interdites, en principe, l'occupation résidentielle, commerciale ou industrielle et la construction de routes, chemins de fer, aérodromes, ports, lignes à haute tension, etc...; cependant, l'organisation du tourisme implique certaines tolérances, notamment l'établissement restreint et discret de « *zones de fixation* » où se localisent les exploitations commerciales en rapport avec le tourisme et l'administration du Parc.

Un *Parc National* est donc un territoire suffisamment grand où le pouvoir central fait en sorte que le statut de *protection générale* soit suffisamment respecté (*surveillance organisée*) et que le *tourisme* soit *organisé* avec toutes les restrictions nécessaires à une conservation intégrale (HARROY, 1967).

2. Des Parcs Nationaux ainsi définis ne peuvent guère exister aujourd'hui que dans d'immenses pays encore peu peuplés (U.S.A., U.R.S.S., Zaïre, Kenya, etc.) ou dans des massifs montagneux peu accessibles. Aussi a-t-on fait de nombreuses « entourloupettes » à leur définition pragmatique.

En France, où il n'est plus possible de trouver une seule étendue importante préservée de toute intervention humaine, la notion de Parc National a été modifiée de manière à pouvoir créer de grands ensembles bien conservés répondant à la fois à des buts scientifiques, éducatifs, touristiques et socio-économiques.

Le *Parc National français* se divise en 3 zones plus ou moins concentriques :

1) Le *cœur du parc* est de faible étendue par rapport à l'ensemble et correspond à des lieux reculés ; il est constitué en réserve intégrale, d'intérêt strictement scientifique.

2) Le *parc proprement dit* est le territoire classé par l'État ; le milieu naturel y est protégé, sans que les activités sylvopastorales classiques y soient interdites ; ces activités contribuent depuis longtemps à façonner le paysage et à y maintenir l'équilibre naturel caractéristique de la région ; par exemple, enlever les troupeaux des étages alpins paraît une absurdité tant économique que biologique.

L'accès est ouvert à tous ; le touriste doit y être respectueux de la nature, du calme, de la propreté et de la tranquillité des lieux. Les activités de chasse et pêche, les activités commerciales, sont autorisées mais réglementées.

Éducateurs et élèves doivent y trouver un champ d'observation incomparable.

3) La *zone périphérique* (« préparc ») est la base d'accueil et de séjour de tous ceux qui désirent profiter du parc. Elle est aménagée « pour permettre un ensemble de réalisations d'ordre social, économique et culturel, tout en rendant plus efficace la protection de la Nature dans le Parc ». Elle est, pour les populations locales, une zone d'expansion économique incitant les hommes à demeurer sur place ; cette zone doit constituer un cadre harmonieux, où les règles de l'urbanisme et de l'esthétique sont respectées.

3. Cette solution assure un passage graduel de la nature sauvage au milieu civilisé. Mais elle n'est pas souvent réalisable.

Dans les pays fortement peuplés, on doit créer un autre type de parc : le *Parc Naturel Régional*, ou

simplement *Parc Naturel*. En Allemagne de l'Ouest, où les sentiments de conservation de la Nature sont particulièrement vifs, il y a aujourd'hui 43 de ces Parcs Naturels, recouvrant une superficie de 26 000 km<sup>2</sup>, soit 14 % du territoire de la république (ERZ 1970). En Grande Bretagne il y a 10 de ces Parcs Naturels, couvrant 13 600 km<sup>2</sup>, soit 9 % du territoire.

Suivant la définition française (1970), le *Parc Naturel* est un vaste secteur rural ou forestier (ne peut inclure de localité importante), d'une superficie qui ne doit guère être inférieure à 5 000 ha, auquel le cadre naturel, la flore, la faune, l'habitat rural, les monuments architecturaux, ou simplement la proximité d'une grande cité, confèrent une vocation d'espace privilégié pour la protection de la nature, la détente et les activités culturelles.

Un des buts des Parcs Naturels est de développer la *solidarité ville-campagne*, dans le cadre de la région, et de réaliser en commun ce que ni les ruraux seuls, ni les citadins seuls, ne peuvent accomplir. Des collectivités publiques, et aussi privées, soumettent librement leur territoire à un aménagement destiné à assurer la conservation des milieux naturels, l'essor de la vie rurale, l'harmonie des constructions, l'accueil, la détente et le délassement des promeneurs (chasse, pêche), le développement d'activités culturelles (maisons de la nature, ateliers d'artisanat, musées de plein air, salles d'exposition d'art régional, sentiers botaniques, etc...) et sportives (marche, natation, ski, bicyclette, canoë, golf, équitation, etc...) dont la présence dans un site naturel est justifiée. Les *équipements* ont donc pour but essentiel de faciliter les contacts de l'homme avec la Nature et ne peuvent pas être, par exemple, des stades de compétitions payants ou des luna-parks, ou toutes autres entreprises génératrices d'énervernement et de bruit, et qui contribuent à réintroduire une ambiance et un rythme de vie de type urbain.

En France, il y a actuellement 5 Parcs nationaux créés :

Vanoise (53 000 ha) ; Port-Cros (700 ha) ; Pyrénées occidentales (46 000 ha) ; Cévennes (84 200 ha) ; Ecrins.

Sont en projet :

Mercantour, Haute-Ariège, Guadeloupe et Iles Chausey.

Il y a 19 Parcs Naturels régionaux (25 000 km<sup>2</sup>, soit plus de 4 % du territoire de la république) :

Saint-Amand-Raismes (10 300 ha) ; Armorique (65 000 ha) ; Camargue (83 000 ha) ; Brière (40 000 ha) ; Vallées de la Leyre et val de l'Eyre (206 000 ha) ; Forêt d'Orient (60 000 ha) ; Vercors (236 000 ha) ; Morvan (172 000 ha) ; Corse (150 000 ha) ; Volcans (180 000 ha) ; Lorraine (181 000 ha) ; Haut-Languedoc (130 000 ha) ; Pilat (65 000 ha) ; Normandie-Maine (234 000 ha) ; Lubé-

ron (120 000 ha) ; Vosges du Nord (120 000 ha) ; Landes de Gascogne (206 000 ha) ; Montagne de Reims (51 000 ha) ; Queyras (60 000 ha) ; Brotonne (40 000 ha).

Sont en cours de création :

Marais Poitevin, Volcans d'Auvergne ; à l'étude : Ardennes.

Pour une description de l'ensemble de ces divers Parcs, voir « Les Parcs Naturels » (La documentation française illustrée, 260-261, 1970, 63 pp).

## 4. Organisation du tourisme

### Tourisme social

Une organisation rationnelle et réfléchie du territoire et du tourisme doit permettre l'accès du plus grand nombre aux sources naturelles de beauté, à un moment où des hommes, de plus en plus nombreux, disposent de loisirs de plus en plus étendus (pour FOURASTIÉ, on s'achemine vers une situation où les hommes ne travailleront plus que 30 heures par semaine et pendant 38 semaines par an, et durant 35 ans, soit 40 000 heures en tout).

Le tourisme devient, dès 1962, la partie la plus importante du commerce international ; 90 % des nouveaux touristes se dirigent vers des sites naturels.

Ce retour à la nature doit permettre de sauver les paysages les plus indiqués, puisqu'ils représentent aujourd'hui une source de revenus souvent beaucoup plus intéressante que ce que l'on pourrait en retirer en les lotissant, en les défrichant ou en les boisant.

Un immense effort est à faire pour l'organisation d'un tourisme social, tant du côté de l'aménagement des zones de fixation que du côté de l'organisation des paysages et moyens d'accès.

Ne parlons plus des autoroutes et des routes, pour lesquelles tant d'aménagements sont à faire ou à refaire ; mais les rapports entre l'homme et les paysages peuvent être considérablement enrichis par le développement de parcours ou circuits de plein air, bien choisis pour la beauté et l'intérêt des sites traversés : chemins de « grande traversée » (comme la grande traversée des Alpes) ou sentiers de « grande randonnée », pour piétons ou cavaliers, jalonnés de « gîtes d'étape » construits et organisés suivant les traditions locales, descentes de rivières en canoë ou barquette dans des vallées pittoresques, centres et circuits d'initiation aux particularités géologiques, botaniques, zoologiques, folkloriques, historiques, artistiques régionales, etc...

Il est clair que l'aménagement du territoire et l'organisation du tourisme social doivent être accompagnés d'études scientifiques parallèles, où l'écologie, science de l'environnement et du fonctionnement des

écosystèmes, a un très grand rôle à jouer dans le contrôle des équilibres nécessaires.

## 5. Cartographie phytosociologique

On conçoit que toute mise en valeur d'une région, tout aménagement de territoire s'appuie sur une carte bien faite des groupements végétaux, indicateurs des conditions de milieu, et témoins de la vocation des paysages.

C'est pourquoi un très grand nombre de ces cartes, utilisant les conceptions les plus diverses, ont été publiées pour un grand nombre de pays.

En France, de vastes programmes de cartographie de la végétation sont en cours, ou ont été réalisés presque complètement :

1. *Carte de la végétation de la France*, au 1/200 000 (publiée par le Service de la carte de la végétation (CNRS), à Toulouse, direction GAUSSEN, puis REY.

L'unité de végétation cartographiée est la *série* (voir p. 35).

2. *Carte des groupements végétaux de la France*, au 1/20 000, publiée à l'origine par le Service de la carte des groupements végétaux (CNRS), à Montpellier (direction EMBERGER et BRAUN-BLANQUET) actuellement intégrée au Centre d'études phytosociologiques et écologiques (CEPE) dirigé par G. LONG.

L'unité de végétation cartographiée est l'*association* (au sens de la SIGMA) ; mais la couleur est utilisée pour représenter l'*ordre* : les bleus et violets pour les prairies humides et groupements aquatiques, les verts pour les forêts, les jaunes et rouges pour les prairies pelouses et landes sèches ; en outre, les groupements de rochers et éboulis sont représentés par des noirs, et les associations rudéro-ségétales par des gris (moissons) et des olives (cultures sarclées).

Les *alliances* d'un même ordre sont distinguées par des intensités différentes de la même couleur. Les *associations* d'une même alliance sont désignées par des signes en noir (points, hachures, traits, etc...).

3. *Documents pour la Carte de la végétation des Alpes*, au 1/50 000 ou 1/100 000, publiés par le Laboratoire de Biologie Végétale de l'Université de Grenoble (direction OZENDA).

Mêmes principes que pour la Carte de la végétation de la France au 1/200 000. Toutefois, l'*étage* de végétation basé sur la température, est divisé en *modes* exprimant les relations de la végétation avec le facteur humidité. Ainsi, pour chaque étage, on peut distinguer un mode humide, un mode sec et éventuellement un mode mésophile.

Le mode comporte lui-même un certain nombre de *séries* en fonction des conditions édaphiques (calcaire, silice...) et de la localisation géographique (Alpes du nord, Alpes du sud, Alpes internes, externes,

maritimes, ligures).

Le mode reçoit une couleur choisie suivant les mêmes principes que pour la carte de la végétation au 1/20 0000.

## 7. L'écosystème "Urbs".

### 1. Origine et développement

1. Le territoire occupé par une société humaine se distingue par des écosystèmes, souvent artificiels, dont l'arrangement reflète à la fois la nature du pays et le travail des hommes.

Le travail humain est en effet basé sur l'utilisation de *ressources naturelles* irrégulièrement distribuées dans l'espace et pouvant changer avec la saison ; l'homme les récolte, les transporte, les emmagasine, les modifie, les utilise. Il y a *production et consommation*.

L'homme vit d'abord de cueillette et de chasse. Puis il se lie aux plantes et aux animaux par un lien mutualiste : il découvre et développe l'agriculture et l'élevage. Il tend à *s'établir*. La localisation des **établissements humains** répond à des influences du milieu :  
— proximité des lieux de production (pêcheurs au bord de la mer, agriculteurs au milieu de leurs cultures, bûcherons dans les bois ;  
— proximité des sources d'eau et de combustible ;  
— place protégée, etc.

Le type primitif d'établissement est *homogène* : tous les habitants produisent et consomment ce dont ils ont besoin ; c'est l'**économie de subsistance** ; les fermes, d'abord isolées, ont une tendance à s'agglomérer en hameaux et villages ; la population est le plus souvent fixée, *sédentaire* (encore que certaines populations dites *nomades* se déplacent avec troupeaux et bagages).

On voit alors apparaître deux types de sites différents : les *sites d'exploitation* des ressources naturelles (champs, carrières, mines...), et le *site d'utilisation* par les consommateurs, ou *site de consommation*. Ces sites sont joints par des *voies de circulation* qui peuvent transiter par une *manufacture* ou *site de transformation*, où un *équipement* plus ou moins complet est rassemblé.

Il se crée une organisation économique utilisant producteurs et consommateurs et favorisant le développement d'une *vie urbaine*, dans un centre de plus en plus développé, où se créent, pour faciliter la vie de tous, des *services* spécialisés, publics ou privés (maisons communales, magasins, écoles, hôpitaux, etc.).

Ainsi se développe un type d'établissement *hété-*

*rogène* où divers groupes d'habitants ont des professions différentes, et où il existe divers types d'installations productives ; il s'est développé une **économie d'échange**, dans un *environnement commercial*.

La ville et la cité, exemples de cet *écosystème urbain*, peuvent s'étendre considérablement, et il s'y développe une circulation telle des gens et des facilités de transport qu'on ne peut guère parler d'un régime sédentaire, mais plutôt d'un **régime circulatoire**.

Depuis les temps les plus reculés, les rapports « agricoles » de l'homme avec la végétation se sont doublés de relations psycho-intellectuelles non moins importantes ; la botanique et la médecine furent longtemps confondues. Pour honorer les dieux ou les morts, ou pour les apaiser, on plantait des jardins ou des bois sacrés, qui n'avaient rien de commun avec les potagers ou vergers, et où un culte était rendu aux divinités des arbres, des fleurs et des eaux.

L'environnement végétal était aussi source de rêverie, de réflexion, de discussion ; des jardins et bosquets plus ou moins élaborés selon des règles et principes variant avec les civilisations et les siècles marquent toute l'histoire de l'humanité où ils représentent un art majeur (*vraiment vivant*), associant les végétaux à l'architecture, la sculpture, l'hydraulique, etc...

Ces jardins sont les ancêtres des parcs et espaces verts des cités et métropoles modernes.

Avec la révolution industrielle, la concentration dans les cités est de plus en plus nécessaire.

On observe alors un rapide glissement de la *main-d'œuvre* du *secteur primaire* de production des matières premières vers le *secteur secondaire* de manufacture de ces matières et de là vers le *secteur tertiaire* des services.

En considérant que le citoyen a un désir moyen de déplacement pédestre journalier de 10 minutes (1 km), on parvient à la notion d'une unité optimale de cité circulaire inscrite dans un carré de 2 km de côtés (DOXIADIS). Cette unité a 50 000 habitants (*ville*). Mais alors que les usines, magasins et bureaux s'accumulent dans la ville qui s'accroît constamment par migration centripète à partir des campagnes, une puissante vague de migration centrifuge des rési-

dences s'effectue vers les zones suburbaines périphériques.

Cette croissance dialectique de la cité par concentration et décentralisation à la fois, aboutit à une nouvelle forme d'établissement humain : la **métropole**, qui est une *aire urbaine étendue avec une cité centrale dense* ; sa masse critique paraît être d'environ 1-2 millions d'habitants.

## 2. L'ékistique, science de l'établissement des populations humaines

Pour DOXIADIS, 5 éléments concourent à la formation des établissements humains : la *Nature* (climat, sol, végétation, faune, ressources minérales, eau...), est le contenant ; l'*Homme* est le contenu, qui forme des groupes sociaux ou *sociétés*, stratification sociale, développement économique, santé et bien-être, culture, éducation). Le groupe social, pour se protéger, crée les *Abris ou Coquilles* (maisons, magasins, écoles, hôpitaux, industries...), jointes par des *Réseaux* (distribution d'eau ou d'électricité, systèmes de transports ou de communications, égouts...).

Une combinaison bien équilibrée de ces éléments est un établissement réussi.

Il convient de tenir compte non seulement des éléments, mais de leurs fonctions. Les fonctions de l'homme sont en somme contenues dans un espace formant une *bulle* qui l'entoure et le protège (HULL) ; si la fonction est bien définie, la bulle peut être clairement dessinée et limitée. Il faut aussi mettre dans une bulle, plantes, animaux et machines. Alors seulement il devient possible d'imaginer et de réaliser les abris qui doivent recouvrir ce système de bulles.

Cette science des phénomènes qui conditionnent l'établissement humain nous paraît la forme la plus élaborée d'*écologie de l'homme* : elle a été appelée **ékistique** par DOXIADIS.

Elle se base sur cinq grands principes, qui ont de tous temps guidé l'homme dans la *forme* de ses établissements :

1. *Maximisation des contacts* potentiels avec les éléments de nature (eau et arbres par exemple), avec les autres hommes, et avec les travaux humains (bâtiments et routes).

2. *Minimisation de l'effort* requis pour la réalisation de ces contacts.

3. *Optimisation de l'espace protecteur* de l'homme (bulle).

4. *Optimisation de la qualité des relations* entre l'homme et son environnement. Ce principe mène à l'ordre physiologique et esthétique, et influence l'*architecture* et l'*art*.

5. Organisation des établissements dans l'effort de réaliser une *synthèse optimale* des 4 principes précédents ; cette optimisation dépend du *temps et de l'espace*, des conditions du présent, et de l'habileté de l'homme à créer une synthèse. Lorsqu'il a terminé de créer un système optimal et harmonieux de murs, toits, planchers, portes et fenêtres, qui lui permettent de maximiser ses contacts potentiels (premier principe) en déployant pour ce faire un minimum d'énergie (second principe), et qu'en même temps il a rendu possible son isolement (troisième principe) tout en établissant les rapports qu'il désire avec l'environnement (quatrième principe), on peut parler d'un *établissement humain réussi* : *l'équilibre est réalisé entre l'homme et l'environnement qu'il s'est créé*.

DOXIADIS considère que tous les établissements humains, peuvent être classés, en fonction du nombre de leurs habitants, en 15 unités (fig. 6.14) dont les principales sont :

1. L'homme.
2. La chambre.
3. Le home familial ou logement.
5. Le groupe de maison.
8. La ville traditionnelle.
10. La métropole.
11. La mégalopole.
15. La cité universelle (oecumenopolis).

Il est utile de faire la distinction entre *métropole* et *mégalopole*.

Une mégalopole est une **conurbation** ; c'est-à-dire que si la métropole est mononucléaire, dérivant sa structure d'un seul centre, la mégalopole est polynucléaire, formée de la fusion progressive de cités voisines ; des exemples typiques sont ceux de la Ruhr, conurbation développée autour des mines de charbon, ou la conurbation Riviera franco-italienne se développant pour les plaisirs du bord de mer.

A partir de 4, le nombre d'habitants de chaque unité correspond à peu près à celui de la précédente multiplié par 7 : on part du principe qu'un hexagone pris comme centre peut s'en additionner 6 autres de même taille, pour faire un hexagone 7 fois plus grand.

La naissance, la croissance, le développement et le déclin des divers établissements humains dépendent de l'application de 11 **forces ékistiques**.

1. Les *forces de gravité* poussent les établissements à se fixer et à s'établir dans les parties du territoire les plus basses et les plus plates.

2., 3. Les *forces de biologie et de physiologie* font intervenir les qualités biologiques et physiologiques de l'homme ; elles sont surtout vives dans un établissement primitif ou rural.

4. Les *forces de société* mènent au groupement d'hommes ayant certaines activités communes (groupement par métiers, par lieu d'origine, etc.).



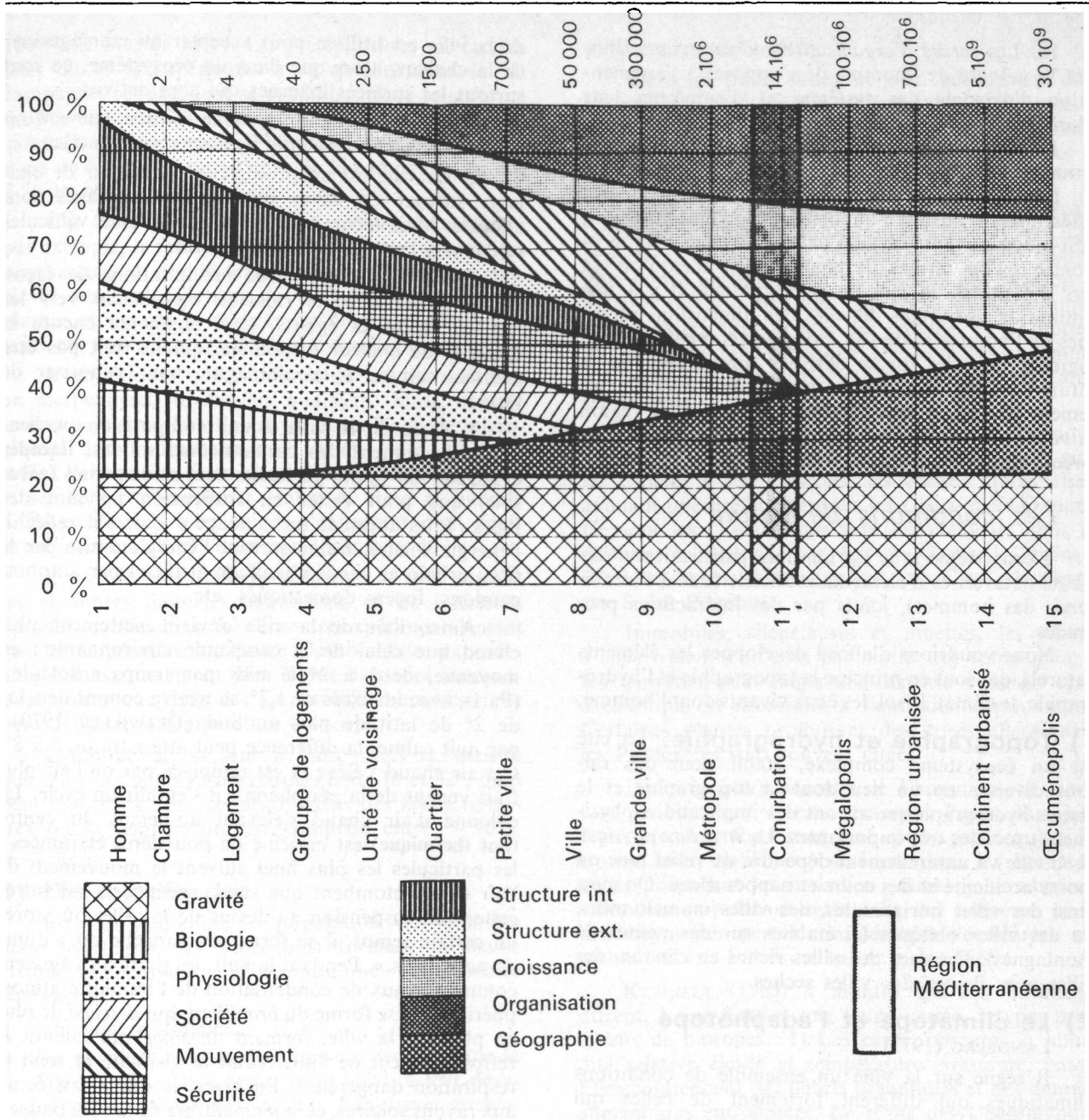


Fig. 6.14 Forces ékistiques et importance de l'établissement des hommes (d'après Doxiadis, 1970).

Les unités ékistiques numérotées de 1 à 15 sont représentées au-dessus du diagramme par le nombre d'habitants correspondant.

5. Les *forces de mouvement* découlent du besoin de l'homme de se déplacer en effectuant un minimum d'effort, et font intervenir la notion d'équidistance par rapport au temps.

6. Les *forces de sécurité* résultent de l'inquiétude de l'homme devant les dangers de tous types qui le menacent.

7., 8. Les *forces d'organisation interne et externe*

sont liées au besoin général qu'ont les hommes (qui deviennent politiciens) d'organiser toutes choses (associations ou comités s'occupant des problèmes les plus divers).

9. Les *forces de croissance* résultent du besoin qu'éprouve l'homme de contrôler et de guider le développement de ses établissements de manière à *intégrer* toute partie nouvelle à l'ensemble préexistant avec le minimum d'effort.



10. Les forces d'organisation hiérarchique traduisant la volonté de l'homme de s'opposer à l'augmentation d'entropie des systèmes et d'empêcher leur désintégration.

11. Les forces de géographie décident de la forme des établissements.

L'influence respective de ces diverses forces agit différemment suivant l'importance de l'établissement, c'est-à-dire suivant le type d'unité *ékistique*; la fig. 6.14 montre qu'en termes de pourcentage, lorsqu'on va vers des unités de plus en plus grandes, il y a une diminution des forces dérivées des dimensions physiques de l'homme et de son énergie personnelle, et une augmentation des forces dérivées directement de la nature, qui agissent comme un système de développement et d'opération. Par exemple, pour une région en voie de devenir une mégalopolis (Côte d'Azur), les forces principales d'intervention sont : 1, 5, 9, 10 et 11.

### 3. Les conditions de nature

L'écosystème *urbs* est une interpénétration d'éléments naturels et d'éléments artificiels (dus à l'intelligence des hommes), joints par des interactions profondes.

Nous voudrions d'abord développer les éléments naturels, qui sont en principe la topographie et l'hydrographie, le climat, le sol, les êtres vivants dont l'homme.

**1) Topographie et hydrographie.** La cité est un écosystème complexe, établi pour des raisons diverses en un lieu dont la topographie et le réseau hydrographique auront des implications physiques et sociales très importantes. La *structure physique de la ville* va naturellement dépendre du relief plus ou moins accidenté et des cours et nappes d'eau. On aura ainsi des villes horizontales, des villes mamelonnées, ou des villes obliques (si établies sur des pentes de montagnes). On aura des villes riches en canaux, des villes avec fleuve, des villes sèches.

### 2) Le climatope et l'edaphotope

LANDBERG (1973).

Il règne sur la ville un ensemble de conditions climatiques qui diffèrent fortement de celles qui correspondent aux campagnes environnantes.

1. Il y a prédominance de *surfaces du type rocheux* dans la ville. Les matériaux dont elle est construite conduisent la chaleur 3 fois plus vite qu'un sol spongieux et plus ou moins humide. C'est-à-dire que la pierre, la brique, le béton et l'asphalte acceptent plus de chaleur en moins de temps, et en accumulent ainsi davantage en une journée.

Les *structures* de la ville ont des orientations plus tranchées que celles d'un écosystème naturel : les pans de murs, rues et toits fonctionnent comme un dédale de réflecteurs, absorbant l'énergie ou la dirigeant sur d'autres surfaces absorbantes, en fait, toute la surface

de la ville est utilisée pour accepter ou emmagasiner de la chaleur, alors que dans un écosystème, ce sont surtout les surfaces externes qui sont actives.

La ville est donc un *système efficace pour utiliser la lumière solaire à chauffer de larges volumes d'air*.

2. La ville est un prodigieux générateur de chaleur, surtout en hiver quand les chauffages sont allumés. Mais même en été, les usines et les véhicules rejettent à l'extérieur de l'air chaud.

3. La ville dispose des précipitations de façon particulière. La pluie ruisselle rapidement vers les rigoles, drains et égouts. Ceci augmente encore la quantité de chaleur disponible, qui ne doit pas être utilisée, comme à la campagne, pour vaporiser de l'eau.

4. L'air de la ville a une composition particulière ; il contient des contaminants solides, liquides et gazeux. 80 % des particules sont assez petites (aérosols) que pour rester en suspension pendant des jours. Elles forment un « nuage » qui, s'il réfléchit l'énergie solaire, freine surtout l'énergie émise par le tissu urbain et par le chauffage artificiel par autobus, camions, foyers domestiques, etc...

Ainsi, l'air de la ville devient nettement plus chaud que celui de la campagne environnante : en moyenne, de 1 à 2° à midi par temps ensoleillé ; (Paris, avec un excès de 1,7°, se trouve comme déplacé de 2° de latitude plus au Sud (DETWILLER 1970) ; par nuit calme, la différence peut atteindre de 5 à 8°. Cet air chaud s'élève et est remplacé par de l'air plus frais venant de la périphérie ; il s'établit un cycle. La colonne d'air chaud s'élevant au-dessus du centre (*îlot thermique*) est enrichie de poussières et fumées ; les particules les plus fines suivent le mouvement de l'air et ne retombent que sur la périphérie ; d'autres restent en suspension au-dessus de la ville, où, après un certain temps, il se forme un panache ou « dôme de poussières ». Pendant la nuit, les particules agissent comme noyaux de condensation de l'humidité atmosphérique : il se forme du *brouillard*, qui *descend* de plus en plus sur la ville, formant un *smog* qui ralentit le refroidissement de l'air, réduit la visibilité et rend la respiration dangereuse. En hiver, le dôme fait écran aux rayons solaires, et la température de la ville baisse ; il devient nécessaire de brûler plus de fuel, ce qui augmente la formation de smog. Cette *chaîne d'événements* mène à la pollution atmosphérique de la ville.

Ainsi, la ville crée son propre climat. Par exemple (LANDSBERG), une cité aux latitudes moyennes des U.S.A. reçoit, sur une surface horizontale, 15 % moins de lumière solaire que la campagne environnante ; en ce qui concerne les U.V., elle en reçoit 5 % de moins en été et 30 % de moins en hiver.

Les périodes de grand calme atmosphérique sont 15 % plus fréquentes dans les villes. En ce qui concerne le brouillard, il y en a 30 % de plus en été et

100 % de plus en hiver. Les précipitations sur la ville sont de 10 % supérieures à ce qu'elles sont sur la campagne, cet excédent se produit surtout sous forme de bruine, certains jours où il ne pleut guère à la campagne. Inversement, l'humidité relative annuelle y est de 6 % inférieure à celle de la campagne, en fait 2 % en hiver et 8 % en été.

Ces divers facteurs ont une incidence biotique : par exemple, le fait qu'il y ait des périodes sans gelées plus longues et que la température moyenne soit plus élevée rend plus longue la période végétative des plantes et avance la période de floraison. Dans certains cas cependant, la chute des feuilles est avancée.

Il est évident que ce climat de la ville se divise en mésoclimats suivant les quartiers. Mais, comme tout écosystème, la ville est un assemblage de **microclimats** aussi nombreux que variés : tout bâtiment crée à l'exposition S un microclimat lumineux, chaud et sec et un microclimat ombragé, froid et humide à l'exposition N ; les usines s'entourent d'un épais brouillard, qui altère l'économie thermique du lieu, etc.

Il y a, de plus, les **cryptoclimats** : ce sont surtout les chambres dans les habitations et les intérieurs des automobiles ; il a été démontré expérimentalement que la température intérieure d'automobiles exposées au soleil est nettement plus élevée dans des automobiles noires que dans des automobiles blanches ; elle peut dépasser la température du corps.

L'homme ne se sent à l'aise dans sa maison que pour des températures situées entre 18 et 32°, mais peut construire ses habitations dans des zones terrestres où la température est comprise entre - 76 % et + 63°.

### 3) Les biocénoses

Bien qu'y domine la population des hommes (*anthropocénose*), les biocénoses formant la masse vivante de l'écosystème urbs sont d'une extraordinaire complexité.

On peut distinguer :

- des populations d'espèces qui ont trouvé dans la ville un milieu favorable, voire idéal, à leur développement (Moineaux, Merles *Polygonum aviculare*, *Sagina procumbens*) ; elles peuvent, dans certains cas, devenir des fléaux (Mouches, Rats, Pigeons) ;
- des populations d'espèces reliques qui subsistent plus ou moins bien, en s'adaptant aux conditions nouvelles ;
- des populations de va-et-vient, qui vivent en dehors de la ville, mais y pénètrent plus ou moins profondément, à certains moments, en quête de nourriture (Mésanges, Choucas, Freux, Écureuils ; les Mésanges charbonnières anglaises ont appris à reconnaître la couleur et à percer les couvercles des bouteilles de lait riche en crème ; etc.).

#### a) Dans les zones bâties.

Dans les zones bâties, et plus spécialement dans les maisons habitées par les hommes, cohabitent un grand nombre de plantes et animaux dont certains sont des amis introduits volontairement, sources de bonheur et d'équilibre psychique.

Parmi ces amis figurent avant tout les animaux depuis longtemps domestiqués, le Chien et le Chat ; cependant, beaucoup d'hommes préfèrent la compagnie moins encombrante des Oiseaux (en cage ou en volière) ou des Poissons (en bocal ou aquarium) ; les Hamsters font la joie des enfants, et les initient aux mystères de la génétique. Des hommes ou femmes qui veulent se singulariser élèvent un Lion, un Lama, ou un Boa.

D'après une enquête récente faite en Belgique, les classes les plus aisées ont une prédilection pour les Chiens et les Poissons, les classes moins aisées avouant une préférence pour les Chats et les Oiseaux. Ce sont les Oiseaux qui sont les meilleurs amis de l'homme : 1 ménage sur 4 a un Oiseau ; 1 ménage sur 5 un Chien ; 1 ménage sur 6 un Chat ; 1 ménage sur 8 des Poissons.

Immobilisées, silencieuses et muettes, les *plantes d'appartement* n'en sont pas moins une compagnie, et leur entretien peut exiger une dépense d'énergie égale à celle qui est nécessaire à l'entretien des animaux. Certaines plantes produisent des crises allergiques : les Primevères sont souvent citées.

Les *principaux ennemis* de l'homme sont avant tout les bactéries et leurs vecteurs : Pucelles, Punaises, Rats, etc. Les Rats sont mal cotés, parce qu'on les trouve laids, qu'ils se promènent dans les égouts et qu'ils propagent les maladies ; dans de nombreuses villes leur population égale celle des hommes, et ils produisent des pertes considérables de denrées alimentaires. Les Souris ne valent guère mieux.

KUHNELT (1969) a montré que les bâtiments offrent, à une flore et une faune variée, 3 types principaux de biotopes : 1) Les **caves**, obscures, à humidité relative élevée et température constante, basse. Elles contiennent des débris organiques et des denrées alimentaires entreposées. Le règne des Champignons fournit une variété énorme de moisissures, dont le développement dépend avant tout du degré d'humidité de l'air. Le *Merulius lacrymans*, partant des caves, peut s'attaquer aux structures en bois, les digérer par l'intérieur et provoquer de véritables effondrements d'immeubles.

Le Rat d'égout (Surmulot), la Souris, les Cloportes, etc., y sont fréquents. Comme particularité, il faut signaler une faune extrêmement variée d'Insectes et Acariens mycophages, mangeurs de moisissures.

2) Les **locaux d'habitation**, éclairés, à microclimat sec et tempéré chaud toute l'année. Ils contien-

nent également une faune variée, notamment de xylophages vivant dans les poutres, meubles et parquets, et différents suivant la nature du bois ; les Pucerons de poussières qui se nourrissent des produits d'érosion des murs, tapisseries, vieux livres, etc., sont traqués par des Pseudoscorpions. Des fléaux divers s'attaquent aux provisions (Bruches, Blattes, Vers et Teignes de la farine, etc.) ou aux vêtements (Mites, Cancrelats). Venant de l'extérieur, des Mouches de tous types pénètrent dans les cuisines et salles à manger pour y trouver leur nourriture. Les Guêpes sont particulièrement agaçantes pour l'homme.

KUHNELT signale encore une curieuse chaîne trophique :

Plantes d'appartement → Pucerons et → Coccinelles  
Cochenilles  
sucés par Fourmis

3) Les greniers à microclimat présentent des alternatives de fortes chaleurs et de basses températures, pour une humidité atmosphérique assez faible. Parfois envahis par les Souris, ils ont comme particularité d'offrir des bois secs à des insectes (taquets) qui s'y installent pour plusieurs générations sans jamais en sortir (*Hylotropes bajulus*, *Anobium punctatum*).

#### b) Espaces verts (SOULIER 1968).

Les *espaces verts urbains* sont principalement :

- les parcs, squares et jardins publics et privés, comportant souvent des alternances de pelouses, de bosquets et de plates-bandes ou zones de culture des plantes cultivées ; beaucoup ont une valeur historique ;
- les forêts incluses (bois de la Cambre, à Bruxelles) ;
- les zones agricoles incluses (parfois, souvenirs historiques comme le vignoble de Montmartre) ;
- les jardins à l'intérieur des îlots ;
- les terrains de sports ;
- les avenues, places et rond-points plantés d'arbres ;
- les cimetières ;
- les espaces verts éducatifs : jardins botaniques ou zoologiques, arboretums.

Il convient d'y ajouter les propriétés à l'abandon, qui peuvent contenir des zones semi-naturelles conservées (bois, marais, étangs), et les terrains vagues.

Les *espaces verts périphériques* sont tout aussi nombreux, et en partie du même type que les espaces verts urbains. Il convient cependant de signaler les forêts et campagnes périphériques, les cultures maraîchères, les abords des autoroutes et les aérodromes.

Les parcs et jardins et aussi les *arbres* plantés le long des avenues, abritent une faune extrêmement variée, les Oiseaux et parfois les Écureuils les animent. Si on en connaît les nombreux bienfaits comme purificateurs d'air, pièges à poussières, obstacles au bruit,

calmants pour la vue, îlots de repos, etc., on en ignore souvent certains désagréments ; par exemple le pollen des fleurs, et surtout les spores de certains champignons (*Fungi imperfecti*) peuvent être d'importantes sources d'allergie.

Une limitation de la diversité est provoquée par les gaz polluants : chez les animaux on observe une grande raréfaction des Sauterelles, Chenilles et Escargots.

Les Lichens épiphytes disparaissent complètement des troncs des arbres, et sont remplacés par des Chlorophycées particulièrement résistantes.

On connaît moins bien les Champignons et les Bactéries, de même que la pédofaune des sols urbains. Retenons cependant que l'atmosphère des espaces verts est beaucoup moins contaminée par les germes microbiens. A Paris, par m<sup>3</sup> d'air :

Grands magasins	: 4 000 000
Rue de Rivoli	: 5 500
Parc Montsouris	: 760
Forêt de Fontainebleau	: 50

Les *pièces d'eau (espaces bleus)* sont à rattacher aux espaces verts, car elles entretiennent une végétation très variée de plantes supérieures submergées et de phytoplancton, initiatrice de chaînes trophiques conduisant à diverses espèces de Poissons. Les larves de Moustiques peuvent y pulluler. KUHNELT considère que les biocénoses qui les habitent diffèrent peu de celles des nappes d'eau naturelles.

#### 4) L'anthropocénose

C'est naturellement le compartiment le plus important de l'écosystème urbain dont chaque détail est marqué par l'intelligence humaine, pas toujours bienfaisante d'ailleurs.

Les propriétés inhérentes à la population des hommes jouent un grand rôle, particulièrement au niveau des quartiers ou îlots.

La densité par îlot est importante ; il convient de distinguer la *densité brute*, qui est le rapport du nombre d'habitants à la surface totale de l'îlot, et la *densité nette*, qui est le rapport du nombre d'habitants à la superficie résidentielle, qui correspond à la surface d'occupation des immeubles résidentiels et de leurs jardins et cours respectifs (JOURET, 1972).

Les origines (races, nationalités, provinces), souvent fort diverses se marquent dans le comportement des hommes.

Les pyramides d'âges varient suivant les quartiers, de même que les professions, dont un certain groupement dans certains quartiers détermine complètement l'hétérogénéité des groupes sociaux (décrits précédemment), due à une politique foncière basée sur le profit.

JOURET (1972) a longuement décrit les modifications de l'anthropocénose le long d'un transect joignant le milieu rural au centre urbain dans la commune d'Anderlecht (agglomération bruxelloise). Comme les plantes et les animaux, les hommes peuvent être classés en **groupes socioécologiques**, qui se distribuent d'une manière déterminée le long du transect.

Les besoins de l'anthropocénose ont été résumés comme suit par la Charte d'Athènes (LE CORBUSIER, 1933) : habiter, travailler, circuler, se divertir.

L'avantage de la ville est qu'elle offre aux hommes la plus large *orientation professionnelle*, par le fait d'une division poussée du travail (libre choix de la profession) qui implique cependant une complémentarité pour réaliser l'unité économique.

#### 4. La morphologie

##### Le tissu urbain

La ville a une morphologie bien définie par le tissu urbain. Aux zones bâties s'ajoutent naturellement les rues et avenues et autres voies de circulation, les espaces verts et bleus, les espaces libres, etc...

Ceux qui ont essayé de dégager, au travers des nombreuses additions et modifications effectuées au cours des âges, la *structure spatiale d'une ville*, ont abouti à trois types principaux :

- la structure en zones concentriques ;
- la structure en secteurs radiants (*structure sectorielle*) ;
- la structure mosaïquée, en noyaux multiples.

En réalité, ces trois types de structures peuvent se superposer dans une même cité, car elles correspondent à des *espaces sociaux distincts* caractérisés par la dominance de certains groupes socioécologiques de l'anthropocénose :

- *variation sectorielle du statut socio-économique* ;
- *variation concentrique du statut familial* ;
- *ségrégation* en noyaux isolés de groupes ethniques particuliers.

#### 5. Le métabolisme (WOLMAN 1965).

##### 1) Les sources d'énergie et les flux

L'anthropocénose moderne ne peut se satisfaire de l'énergie radiante fournie par le climatope ; elle tire une grosse partie de l'énergie nécessaire à ses activités par l'introduction dans la ville de *combustibles fossiles* : charbon, pétrole, gaz naturel, qui serviront à fabriquer de l'électricité, à chauffer les habitations, à cuire les aliments, à actionner les véhicules automobiles, etc. Parfois, l'énergie électrique est amenée du dehors.

Les **besoins métaboliques** d'une cité sont essentiellement les matériaux et facilités indispensables

aux quatre fonctions cardinales de sa population : *habiter, travailler, circuler, se récréer*. Ils incluent les matériaux de construction nécessaires à reconstruire la ville elle-même, ou à en augmenter la surface.

Flux et compartiments sont nombreux, et l'on doit généralement simplifier. *Importation et exportation sont beaucoup plus importantes que dans les autres types d'écosystèmes*.

Un flux d'aliments et de combustibles fossiles pénètre journallement dans la ville par trains et camions ; ils ajoutent leurs calories à celles provenant de l'énergie solaire, lesquelles ne servent d'ailleurs guère qu'à assurer la température de la ville, la turbulence de l'air et la croissance des espaces verts.

On estime qu'un homme moyen (américain) a besoin de 2 kg de denrées alimentaires par jour ; *il faut y ajouter, au bas mot, 250 g par personne pour les animaux domestiques*.

Silencieux et invisible, un flux d'eau pénètre par des conduites et ressort par des égouts. La consommation journalière d'eau par personne peut être estimée à 625 l ou kg ; l'eau de boisson n'intervient que pour 1 à quelques litres ; il y a surtout l'eau de cuisson, de toilette, de lavage, d'arrosage.

Les combustibles fossiles vont servir surtout aux activités industrielles et circulatoires. On estime les besoins journaliers en fuels fossiles à 12 kg par citadin ; 90 % de ces fuels sont réellement consommés ( $H_2O + CO_2$ ) et 10 % sont transformés en substances polluantes.

L'import-export d'une ville américaine hypothétique de 1 000 000 d'habitants se présente comme suit, si on considère que l'import se concentre sur 3 postes principaux : nourriture, eau, fuel et que l'export correspondant se divise en refus solides, eaux d'égouts, substances polluantes.

L'eau importée journallement atteint 800 000 t ; de celle-ci environ 150 000 t sont évaporées, surtout à la suite d'arrosages et les 650 000 t restantes, contaminées, vont aux égouts qui les emportent ; s'y additionnent les eaux de pluie ( $\pm 500 000$  t).

L'alimentation journalière de 2 000 t de nourriture implique un *refus solide* d'ordures ménagères, évacué par poubelles et services d'évacuation. Si on joint aux restes d'aliments non consommés les containers, les emballages, les ustensiles usés, etc... ; on obtient un chiffre du même ordre que les 2 000 t importées.

Les combustibles importés journallement atteignent 12 500 t ; ils donnent naissance, par une combustion fournissant 120.10<sup>9</sup> kcal, à du  $CO_2$ , de l' $H_2O$  et à 1 200 t de polluants ; le détail est donné ci-dessous :

3 000 t charbon 3 500 t pétrole 3 400 t gaz naturel 1 300 t essence d'auto	}	→	180 t particules solides 180 t $SO_2$ 120 t oxydes de N 120 t hydrocarbures 600 t CO
---	---	---	--

On peut estimer l'électricité importée à  $2,50 \cdot 10^6$  kWh (50 000 kcal/j).

## 2) Dépenses d'énergies

### 1. Travail, habitation et délassement.

L'énergie dépensée sous forme d'aliments, combustibles, électricité, etc... est utilisée ( $\pm 200 \cdot 10^9$  kcal/j) par les citadins de la métropole américaine pour travailler, habiter, se délasser, et, surtout circuler.

Cette énergie se décompose comme suit :

- habitation : 40 000 kcal (24 000 kcal pour le chauffage, 10 000 kcal pour l'électricité),
- commerce : 15 000 kcal,
- industrie : 70 000 kcal dont :
  - 40 000 d'énergie thermique
  - 20 000 d'énergie électrique
  - 3 000 pour le chauffage des lieux
- circulation : 40 000 kcal (force motrice)
- divers : 35 000 kcal.

On peut assimiler ces besoins à ceux de l'habitant d'une grande ville européenne.

Si, dans une *mégapolis*, on atteint les 1 000 000 de kcal/j, le système se grippe à cause de l'encombrement et des pollutions résultant de son fonctionnement.

### 2. Circulation.

La circulation dans la ville pose un grand nombre de problèmes techniques, et exige souvent une modification du tissu urbain.

Elle s'est faite d'abord par transports en commun, trams (à terre ou suspendus), métros, autobus. Depuis la fin de la deuxième guerre mondiale, elle se fait de plus en plus par voitures automobiles, ce qui augmente considérablement la place nécessaire pour le transport d'un citadin. En même temps se développe une mentalité de l'automobiliste, si bien décrite par STERNBERG pour l'automobiliste parisien, qui fait que l'homme adhère de plus en plus à sa voiture, comme une tortue à sa carapace. D'ailleurs, l'attrait de l'automobile gagne les transports interurbains, qui se font par des files interminables de camions, alors que le train est plus avantageux à tous égards (SAUVY).

Quoi qu'il en soit, le principal problème est devenu un problème de circulation : densité du trafic, difficultés de parages qui amène lentement à l'idée d'un retour aux transports en commun généralisés.

Il y a surtout les problèmes des *pics*, qui font que la circulation est particulièrement intense à certaines heures de la journée et à certains moments de la semaine.

Pour les compagnies de transport, 80 % du trafic sont concentrés dans 20 heures de la semaine, d'où inutilisation aux autres moments du matériel et du personnel.

Si on étudie les buts du trafic, on voit que l'extraordinaire pic de 8 h du matin se partage également

entre les véhicules conduisant les citadins à leur travail et ceux qui conduisent les enfants à l'école. Entre 15 et 18 heures, le second pic est plus massif et plus aplati, parce que les habitudes scolaires et de travail sont variables ; ce pic s'étale d'ailleurs sur la soirée, à cause des nécessités de récréation.

Parce que les rues encombrées par le trafic et conséquemment polluées par les gaz de combustion des voitures et par le bruit s'avèrent de plus en plus une source de tension (stress) préjudiciable pour le citadin (voir p. 298), on s'efforce aujourd'hui de développer au maximum les *rues piétonnières* (rues piétonnières dans un admirable décor de quartiers anciens restaurés comme à Rouen, ou entièrement modernes, comme à Cologne).

## 6. Croissance et développement

On a déjà vu que, comme l'individu, la ville croît et se développe. On constate que, généralement, ce sont les villes les plus peuplées et les plus industrialisées qui attirent davantage de population et d'industrie. Ceci crée de terribles problèmes de place et d'utilisation des espaces encore libres. L'extension des villes se fait aux dépens des campagnes environnantes, et souvent de terres fertiles. L'extension du centre se fait au détriment des structures qui l'entourent ; des quartiers résidentiels sont transformés en quartiers commerciaux ; des industries s'installent dans les campagnes périphériques. On passe à la métropole multinucléaire (*mégapolis*).

DOXIADIS a conçu la *Dynapolis* idéale, qui, lors de sa réalisation première, serait construite de manière à prévoir ses développements futurs.

## 7. Pathologie, pollutions, et thérapeutique

L'écosystème urbs peut être atteint des maladies les plus diverses. Elles affectent aussi bien les constructions que les sociétés qui les habitent, ou les espaces verts. Il peut subir des invasions de parasites : Pigeons, Rats, Bactéries du cycle du soufre qui, à partir du  $SO_2$  de l'air fabriquent du sulfate de Ca, détériorant les façades calcaires. Il peut simplement vieillir ; les gens pauvres, ségrégués dans les zones centrales vieillies et peu vertes les transforment en *taudis* ; si on les chasse pour moderniser leur quartier, ils vont constituer dans des zones périphériques, des *bidonvilles* hétéroclites.

La pollution de l'atmosphère des cités prend un aspect multiforme qui suscite bien des discussions. Il est souvent difficile, même par des enquêtes épidémiologiques, de la mettre en relation directe avec des maladies, bien que la bronchite chronique et l'emphyseme pulmonaire soient souvent invoqués. Le cancer

du poumon affecte bien davantage les fumeurs de cigarettes, ce qui rend les enquêtes difficiles.

Mais il y a : la salissure par dépôt de suie, les yeux qui piquent et pleurent, les fumées et les mauvaises odeurs et le ciel qui n'est plus souvent bleu. Rien que cela indique qu'il est des mesures à prendre, ne serait-ce que pour éviter le stress psycho-social générateur de maladies véritables qui risque de découler de cet état de choses.

Des 180 t de particules solides (suie), 90 % peuvent être filtrées à la source d'émission (cheminées) avant qu'elles soient dispersées dans l'atmosphère. D'autre part, le coût de désulfuration presque complète du pétrole avant usage n'est pas tellement élevé (1 dollar par baril).

Ainsi, la pollution de l'atmosphère urbaine peut être fortement réduite par des règlements adéquats. Les « smogs » de Londres ne sont plus que de mauvais souvenirs depuis le vote d'un « Clean Air Act », qui a été bien respecté.

Des nuisances, dues aux retombées de  $SO_2$ , ou aux gaz d'échappement des voitures, affectent les espaces verts. Les plantes sensibles meurent. Il y a mort d'arbres le long des avenues par action souterraine du gaz naturel, ou par des actions aériennes très diverses, comme la circulation automobile intense, le tassement du sol par action piétonnière, les rejaillements de  $CaCl_2$  utilisé à la moindre occasion contre le verglas, etc.

## 8. La condition humaine

### 1) Généralités

La ville fut source de *contacts humains* étroits et intenses qui se perdent de plus en plus à cause de la trop grande extension des zones habitées. L'*unité de voisinage* est à la base de l'intimité entre citoyens. Celle-ci est favorisée par des rues relativement étroites, des espaces verts bien séparés des zones bâties. Les contacts humains sont favorisés par les rues piétonnières, et par la *réanimation du cœur de la cité* et des quartiers historiques.

Dans la ville, toute originalité est permise ; ceci favorise les possibilités d'*innovation* dans tous les domaines. Culture et délassements de tous types sont bien organisés et facilement accessibles. Le transfert de l'information se fait avec une grande rapidité et une grande intensité. Il y a une grande mobilité professionnelle permettant une grande diversité de choix de la profession.

Et pourtant, souvent le citoyen n'est pas heureux : même les avantages de la ville sont pour lui source d'insatisfaction. L'environnement du travail, l'environnement urbain, sont sources de *stress*, qui amènent le citoyen à des prémaladies, voire à des maladies dites de civilisation.

## 2) L'environnement du travail humain

Les problèmes qui affectent la sécurité, la santé et le bien-être de l'homme à l'endroit où il travaille, et dont l'ensemble pourrait constituer l'*ergoécologie*, prennent, dans la société, une importance de plus en plus grande.

— La **sécurité industrielle** comporte essentiellement des mesures de protection : contre les *accidents* de travail et contre les *maladies* du travail.

En Suède, sur une population de 3,9 millions de travailleurs, il y a chaque année 136 000 accidents de travail, qui font 400 morts et 2 000 handicapés à vie. Parmi ces accidents, 2 000 sont dus à des *maladies professionnelles* occasionnant 100 morts. Ces proportions peuvent illustrer la situation dans n'importe quel pays développé.

— L'**hygiène industrielle** fait appel à la fois à la médecine et à la technologie. De nombreuses affections ou maladies sont dues à des facteurs physiques, chimiques ou biologiques de l'environnement : bruit et chaleur, poussières, gaz et fumées, champignons, moisissures et virus. Depuis longtemps, les effets de Pb, Hg, P, benzène et poussières de pierres ont retenu l'attention.

— Les **problèmes ergonomiques** concernent les interactions entre l'homme, la machine (et l'environnement). Leur champ d'action concerne :

- a) L'ajustement de l'homme à son travail.
- b) L'ajustement de la technique, de l'organisation du travail et de l'environnement, aux besoins, capacité et limitations de l'homme.

On se préoccupe :

- des *problèmes physiologiques du travail*, comme celui de la charge à transporter, de la chaleur, du froid, des vibrations, de la monotonie ;
- des *problèmes de nature anatomique, fonctionnelle*, comme le fait de travailler constamment debout ou assis. Les mesures anthropométriques (taille moyenne) et musculaire doivent fixer le patron des machines ;
- des *problèmes psychologiques*. La mécanisation et l'automatisation posent le problème des *capacités mentales* du travailleur. Il y a aussi la recherche du confort optimum (température, lumière, couleurs), du maximum d'efficacité par la musique fonctionnelle, etc.

— Les **aspects psychosociologiques**. La satisfaction du travailleur peut conduire à une haute performance ; l'insatisfaction et l'aliénation conduisent à de faibles performances, à l'ennui et à l'absentéisme. Les principaux facteurs de satisfaction ont 5 motivations :

- économique (salaire adéquat, sécurité d'emploi) ;
- idéologique (travail intéressant),

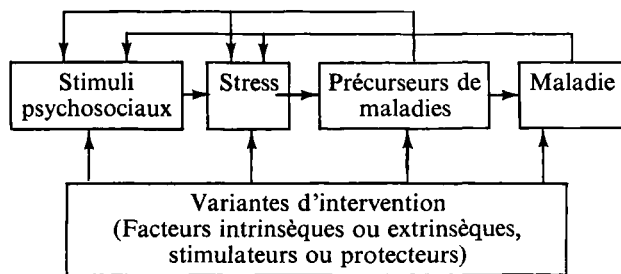
- de santé physique et morale (sécurité du travail),
- de statut social : l'estime de soi-même, la recherche du prestige, font rechercher un travail en rapport avec le plus haut statut possible dans la société ;
- de démocratisation industrielle (participation à la gestion de l'entreprise).

### 3) Les tensions (stress) dues à la vie urbaine et leurs incidences psychologiques et médicales

1. Un point capital est la **tension** (« stress »)\* exercée sur les citadins par l'environnement urbain, par l'intermédiaire de stimuli purement physiques ou psychosociologiques.

Cette tension peut aboutir à des maladies causées par un mauvais fonctionnement mental ou somatique ; ces maladies dites de *civilisation*, peuvent simplement être l'impossibilité de remplir un rôle (essentiel, normal ou optimal) dans la société.

Le schéma suivant est un « modèle » résumant la situation, d'après CARLESTAM et LEVI (1971) :



2. Les **stimuli psychosociaux** sont nombreux ; KAGAN et LEVI (1971) distinguent :

- la privation (ou l'excès) d'attention des parents ;
- la privation (ou l'excès) de bien-être social et économique.

Les réactions physiologiques aux stimuli psychosociaux sont des pré-maladies ou des maladies.

Même si l'excitation est normale, certains individus (*hypochondriaques*) manifestent des symptômes de maladie. Si les tenseurs psychosociaux sont intenses, prolongés ou fréquemment répétés, ou si l'organisme est *prédisposé* à réagir, la réaction peut être une *hyperhypo-* ou *disfonction* dans un ou plusieurs organes : douleurs musculaires ou vasomotrices, palpitations cardiaques, modification du péristaltisme gastrique (*réactions organoneurotiques*) ; ces réactions peuvent être accompagnées de réactions émotionnelles : appréhension, anxiété, dépression (*réactions psychoneurotiques*). Il n'y a malheureusement pas de limite tranchée entre les réactions normales, hypochondriaques, psychoneurotiques et organoneurotiques.

### 3. Les tenseurs dus à la vie urbaine.

Nombreux sont les tenseurs que l'on peut suspecter de produire dans la cité, stress et maladie (CARLESTAM et LEVI, 1971).

#### 1. La société de transformation :

- a) les processus d'urbanisation,
- b) les processus d'industrialisation.

#### 2. L'environnement urbain :

- a) La densité de l'établissement, accompagnée des difficultés de circulation ;
- b) La densité de population,
- c) La structure urbaine et particulièrement les transports (trajets trop longs, embouteillages, difficultés de parage)...

#### 3. La technologie de la communication

L'amplitude des sens est augmentée par les progrès techniques : la vue par la télévision, l'ouïe par le téléphone et la radio, le cerveau par les ordinateurs, etc... On assiste à une *surcharge d'informations*, à une sollicitation continue des organes des sens, menant à une **surstimulation** (« choc du futur », TOFFLER, 1971).

#### 4. L'automobile

Il y a autre chose : l'automobile, d'abord moyen de circulation, fait de plus en plus partie de la résidence ; souvent l'homme s'y plaît plus que dans sa maison. Cette nouvelle coquille, qui l'accompagne partout dans la ville, tient de plus en plus de celle de la tortue ou de l'escargot. Les ralentissements et encombrements de circulation causent un stress psychologique de l'homme au volant qui contribue largement à faire de lui un excité, voire un homicide en puissance.

### 4. Résultats du stress

Comme on ne peut expérimenter sur l'homme, il n'est pas démontré absolument que les stimuli psychosociaux peuvent causer des maladies comme l'ulcère peptique, l'asthme, la thyrotoxicose ou la dégénérescence cardiaque. Cependant, des expériences conduites sur des animaux rendent la chose plus que probable. Il n'est pas non plus prouvé, bien que l'on observe une plus grande fréquence de ces maladies dans les villes, qu'une relation décisive existe entre les stimuli psychosociaux et certaines maladies du type psychomatique ou psychiatrique : hypertension, déviations du comportement, psychoses, suicides, etc...

On a observé à Stockholm, *en surplus*, par rapport à l'ensemble de la Suède :

- 30 % de journées de maladies,
- 21 % pour les hommes et 53 %, pour les femmes, de mortalité par tumeur maligne de la trachée, des bronches et des poumons ;
- 42 % pour les hommes et 16 % pour les femmes de mortalité par hypertension ;
- 53 % de suicides d'hommes et 113 % de suicides de femmes.

\* P. BUGARD, Stress, fatigue et dépression, 2 vol., 1974, DOIN, Éditeurs, Paris.

Il en va de même pour la *criminalité* : 39 % de l'ensemble des crimes en Suède sont commis à Stockholm, qui ne compte que 16 % de la population. Ces chiffres sont de même ordre dans les autres grandes villes d'Europe.

### 9. Conséquences des données écologiques sur l'aménagement de l'espace urbain

La croissance urbaine est liée à une croissance économique, servie par une main-d'œuvre et des services abondants, d'importants marchés de consommation, des institutions génératrices de progrès techniques et d'innovations commerciales.

Hélas, à cause de l'inadaptation des structures, les conditions de vie tendent à se dégrader ; la vie sociale est compromise, de même que l'équilibre physiologique et psychique des habitants. La santé physique est menacée par les pollutions.

Un système foncier désuet provoque des *ségrégations résidentielles* (voir p. 295) qui aggravent les disparités sociales. La ville engendre la misère, le désordre et les taudis.

L'énervement dû aux difficultés de circulation et à une course constante contre le retard et le temps perdu, les pollutions acoustiques et visuelles, concourent à faire du citadin un névrosé ou un révolté, guetté par les maladies de civilisation. L'homme se sent de plus en plus seul et isolé, privé, d'amis véritables.

L'aménagement du milieu urbain doit remédier à une telle situation.

L'architecte LE CORBUSIER a développé ses idées sur les *conditions de nature* (*air pur, soleil, verdure*) qu'il convient de promouvoir dans l'environnement urbain, tout en tenant compte de la *loi des 24 heures*, qui constate que le cycle solaire est court et règle les agissements des hommes (habiter, travailler, se récréer, circuler) en fixant la limite de leurs déplacements. DOXIADIS a développé les lois de l'écistique.

Dès 1933, une réunion à Athènes des C.I.A.M. (Congrès internationaux d'architecture moderne) établissait, sous la direction de LE CORBUSIER, les principes d'une *Charte de l'Urbanisme moderne*.

Des 95 points de la *Charte d'Athènes*, nous extrayons quelques exigences qui paraissent devoir être mentionnées :

23. Les quartiers d'habitation doivent occuper désormais dans l'espace urbain les emplacements les meilleurs, tirant parti de la topographie, faisant état du climat, disposant de l'ensoleillement le plus favorable et de surfaces vertes opportunes.
26. Un nombre minimum d'heures d'ensoleillement doit être fixé pour chaque logis.

29. Des constructions hautes implantées à grande distance l'une de l'autre, doivent libérer le sol en faveur de larges surfaces vertes.
35. Tout quartier d'habitation doit comporter désormais la surface verte nécessaire à l'aménagement rationnel des jeux et sports des enfants, des adolescents, des adultes.
36. Les îlots insalubres doivent être démolis et remplacés par des surfaces vertes : les quartiers limitrophes s'en trouveront assainis.
38. Les heures libres hebdomadaires doivent se dérouler dans les lieux favorablement préparés : parcs, forêts, terrains de sport, stades, plages, etc.
40. Il doit être fait état des éléments existants : rivières, forêts, collines, montagnes, vallées, lac, mer, etc.
47. Les secteurs industriels doivent être indépendants des secteurs d'habitation, et séparés les uns des autres par une zone de verdure.
62. Le piéton doit pouvoir suivre d'autres chemins que l'automobile.
64. Les zones de verdure doivent isoler, en principe, les lits de grande circulation.

Ces principes peuvent, s'ils sont mal appliqués, présenter le danger écologique de diluer la ville dans la verdure ; l'idée d'une *urbanisation* au milieu des arbres, chère au Ministre français CHALANDON, et au philosophe économiste DE JOUVENEL, et qui va dans le sens du désir actuel de la majorité des citadins, risque d'étendre la ville à l'ensemble du paysage rural et naturel ; nous avons vu l'importance de maintenir distincts les écosystèmes urbains (y compris industriels), productifs (agricoles) et protecteurs (écosystèmes naturels).

En dehors de la destruction des campagnes, ces idées feraient de la ville une étendue immense où les citadins disséminés se sentiraient encore plus isolés, et souvent plus malheureux (Voir OUDIN, 1972 : « Plaidoyer pour la ville »).

De toute manière, on voit à quel point l'écologie a de l'importance dans l'esprit des urbanistes, même s'ils s'en défendent.

La connaissance scientifique de l'écosystème *urbis* est nécessaire pour assurer un aménagement correct du territoire où vivent la plupart des hommes. La verdure oxygénante des lieux d'habitation et de travail dont DE GRUYSE (1971) pense qu'elle devrait correspondre à 45 m<sup>2</sup> par habitant, la création de barrières d'arbres antipollution et antibruit, l'utilisation des parcs à des fins d'enseignement et d'éducation du public, l'organisation de la ceinture verte, sont des problèmes importants que l'on peut relier à l'écologie classique, bien que la botanique et la zoologie urbaines répugnent encore à beaucoup de naturalistes.

L'urbanisation doit s'opposer au triomphe insolent d'une démesure banalisée (immeubles-tours, parkings géants), propagée par les affairistes, et à son agressivité visuelle sur le psychisme de la population,



au saccage des sites urbains qui sont l'honneur et la fierté des cités, d'une manière générale à l'exploitation scandaleuse de l'espace urbain à des fins mercantiles.

La ville doit être aménagée de manière à multiplier les contacts humains : rues piétonnières, attrait des parcs et jardins publics, façades fleuries, animation des rues commerçantes, musique jouée par de vrais musiciens, aussi ambulants.

Il faut favoriser et améliorer les transports en commun aux dépens des transports individuels (dissuasion des automobilistes), en utilisant au maximum le sous-sol, la surface étant réservée à la verdurisation.

Les accidents de terrain doivent être utilisés à des fins paysagistes, les dépressions doivent permettre l'établissement d'un maximum de pièces d'eau, les sources et rivières doivent autant que possible rester

à l'air libre.

La lutte anti-pollution doit être basée sur l'observation des espaces verts (baromètres) et l'expérimentation scientifique (indicateurs biologiques, enquêtes épidémiologiques) et l'établissement de seuils de toxicité.

D'une manière générale, l'aménagement urbain doit s'inspirer avant tout de considérations biologiques et écologiques.

### 10. L'écosystème Bruxelles

1. L'agglomération Bruxelloise occupe une superficie de 16 178 ha et abrite environ 103 000 habitants. On peut la découper en nombreux sous-systèmes distincts (fig. 6.15), eux-mêmes composés de biocénoses diverses.

#### ECOSYSTEME BRUXELLES (16 178 ha, 1029000 hab.)

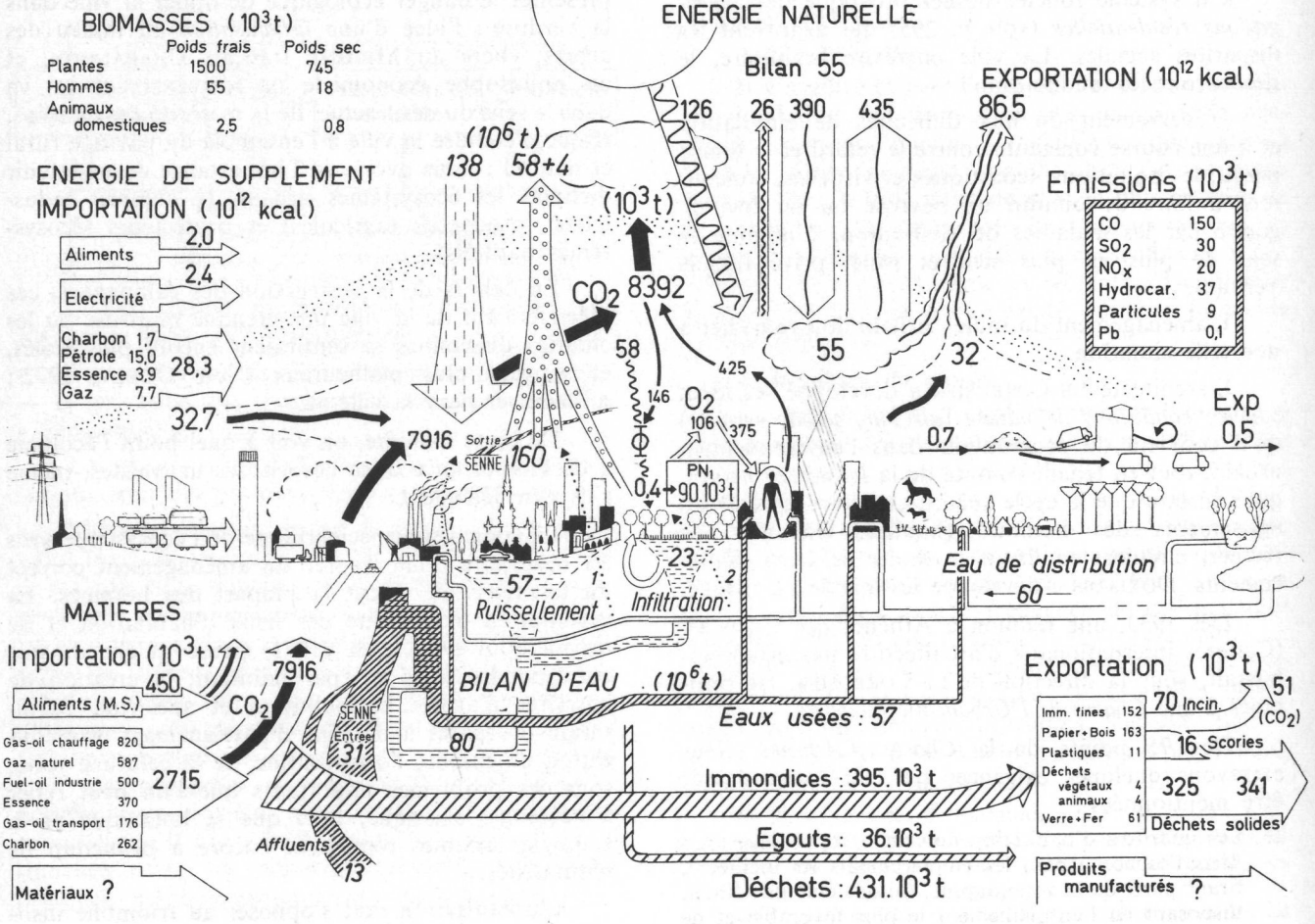


Fig. 6.15 L'écosystème urbs. Structure et métabolisme de l'écosystème Bruxelles (d'après Duvigneaud et Denaeyer, 1976-1979, modifié). (Pour explications, voir texte.)

Les sous-systèmes bâtis peuvent être classés suivant leur degré de verdurisation ; dans une carte écologique de Bruxelles (DUVIGNEAUD et TANGHE, 1976), on a représenté en gris les espaces entièrement bâtis ; le degré de verdurisation est souligné en ajoutant au gris des concentrations croissantes de vert, ce qui donne successivement des olive, absinthe, vert clair, vert vif, vert foncé. On obtient ainsi :

- *zone grise* : îlots densément bâtis sans espaces verts intérieurs ou extérieurs ou avec des espaces verts représentant 3 % de la superficie de l'îlot.
- *zone olive* : îlots densément bâtis avec espaces verts extérieurs et intérieurs représentant environ 25 % de la superficie de l'îlot.
- *zone absinthe* : quartiers résidentiels verdurisés, avec espaces verts de 3 ou 4 côtés d'habitations uni- ou bifamiliales.
- *zones vertes* : grandes propriétés avec maison ou château isolé dans un espace vert mixte ; cités-jardins, parcs publics.

Les espaces non bâtis comportent des parcs, des forêts intra- ou périurbaines, des prairies, des cultures, des terrains vagues boisés ou non, des cimetières, des complexes sportifs, etc... Les *jardins* et *potagers* ont un rôle social particulièrement important.

## 2. Bilan d'énergie.

Pour un rayonnement global de  $8.10^9$  kcal/ha/an, et en prenant un coefficient d'albedo de 21 %, on obtient, compte tenu du bilan de la radiation thermique, un bilan de radiation totale de  $+ 55.10^{12}$  kcal/an pour une surface de 16 178 ha. Cette énergie solaire ne sert qu'à chauffer l'atmosphère, éclairer l'écosystème pendant le jour et assurer la photosynthèse des plantes vertes.

Une grande quantité d'énergie subsidiaire  $32.10^{12}$  kcal/an est importée sous forme d'aliments, d'électricité et de combustibles fossiles.

L'importation annuelle d'aliments peut être estimée très approximativement sur base d'une consommation individuelle de 3 200 kcal/jour à laquelle on ajoute 12 % pour la nourriture des chiens, chats, oiseaux, etc., ce qui fait  $1,4.10^{12}$  kcal/an ; compte tenu des déchets alimentaires et de l'énergie contenue dans les emballages, l'importation d'énergie nutritive peut être estimée à  $2.10^{12}$  kcal/an.

L'énergie totale ( $87.10^{12}$  kcal environ) doit être dissipée sous forme de chaleur sensible ou de chaleur latente de vaporisation de l'eau (évapotranspiration de  $62.10^6$  t d'eau).  $0,5.10^{12}$  kcal sont exportées sous forme d'ordures ménagères.

## 3. Bilan d'eau.

En 1977, l'importation d'eau par les précipitations atmosphériques (856 mm) s'élève à  $138.10^6$  t. Les

pertes par ruissellement sont élevées en raison de l'importance des surfaces imperméables dans l'écosystème urbain. Évaluées très approximativement, elles correspondent à environ 40 % des eaux de précipitation ( $57.10^6$  t/an). Une quantité à peu près équivalente ( $52.10^6$  t/an) est évapotranspirée par la végétation des espaces verts (calculée sur la base d'une évapotranspiration potentielle de 68 % pour une surface de 8 588 ha).

L'évaporation de l'eau sur les surfaces bâties est d'environ  $6.10^6$  t/an (6 % des précipitations totales). Les quantités d'eau de précipitation susceptibles de s'infiltrer dans les sols proprement dits peuvent être évaluées de la manière suivante :

$$138.10^6 \text{ t} - (57.10^6 \text{ t} + 52.10^6 \text{ t} + 6.10^6 \text{ t}) = 23.10^6 \text{ t}$$

préci-	ruissel-	évapotranspiration	infiltra-
tations	lement	évaporation	tion

Les eaux de précipitation ne satisfont guère les besoins publics, domestiques et industriels. Une importation de  $60.10^6$  t/an d'eau subsidiaire, captée à l'extérieur, est distribuée à raison de 156 l/habitant/jour (consommation modérée). 5 % seulement sont utilisés pour l'arrosage des plantes, etc. ( $4.10^6$  t/an) et sont évaporés. La quasi-totalité de l'eau subsidiaire est rejetée dans les égouts sous forme d'eaux usées ( $56.10^6$  t/an), qui seront diluées par les eaux de ruissellement ( $57.10^6$  t).

## 4. Biomasses.

L'*anthropomasse* de 1 030 000 hommes a pu être estimée à  $55.10^3$  t (poids vif), soit  $18.10^3$  t MS (68 % d'eau).

La *zoomasse* des animaux domestiques a été estimée d'après le nombre très approximatif des chiens (100 000) et des chats (250 000) et de leur poids moyen respectif (15 et 4 kg). On obtient une zoomasse sèche de 800 t.

La densité des *Lombrics* (environ 1 000 000 individus/ha) correspond à environ 1 t de matière fraîche/ha, et à une zoomasse totale de 1 600 t MS. Leur nombre est de  $8.10^9$ , soit 800 *Lombrics* par habitant.

La *phytomasse des plantes vertes* des divers types d'espaces verts peut être estimée à  $745.10^3$  t MS ; la phytomasse des quelques 76 000 arbres d'alignement est d'environ  $11.10^3$  t. Ces estimations très approximatives ont été obtenues sur la base de valeurs à l'ha, et calculées pour la surface des divers types d'espaces verts dans les principaux sous-systèmes : zones boisées (300 t/ha), cultures (12 t/ha), terrains vagues (16 t/ha), bosquets (100 t/ha), prés (14 t/ha).

## 5. Productivité primaire nette.

La PNI de la couverture végétale de l'écosystème Bruxelles a été estimée sur base de valeurs moyennes

pour les principaux types d'espaces verts, appliquées à leurs surfaces respectives. Elle peut être estimée à environ  $90 \cdot 10^3$  t MS/an. L'élaboration de  $90 \cdot 10^3$  t de matière organique sèche correspond à une absorption de  $40 \cdot 10^3$  t de C sous forme de  $\text{CO}_2$  ( $146 \cdot 10^3$  t) et un dégagement concomitant de  $106 \cdot 10^3$  t d' $\text{O}_2$ , soit le tiers environ de l' $\text{O}_2$  nécessaire à la respiration des hommes.

$0,40 \cdot 10^{12}$  kcal des  $58 \cdot 10^{12}$  kcal de lumière solaire photosynthétiquement active (RPA) tombant sur la ville sont donc utilisées par la photosynthèse : efficacité de 0,7 %.

## 6. La pollution atmosphérique.

La pollution atmosphérique est due principalement aux produits de combustion des combustibles fossiles (chauffage des bâtiments publics et privés, circulation automobile). Les industries polluantes, sont peu nombreuses.

Le polluant principal est le dioxyde de soufre ( $\text{SO}_2$ ). Estimée d'après les quantités de combustibles consommées et leur teneur en soufre (1-3 %), l'émission annuelle du  $\text{SO}_2$  est de l'ordre de  $30 \cdot 10^3$  t/an. L'importance de ce polluant se manifeste surtout pendant les mois d'hiver au cours desquels il n'est pas rare d'enregistrer des concentrations de  $\text{SO}_2$  dans l'air atteignant  $250 \mu\text{g}/\text{m}^3$  dans les sous-systèmes les plus densément urbanisés. Autre manifestation probable de la pollution de l'air par  $\text{SO}_2$  : l'abondance des sulfates dans les eaux de pluie recueillies dans les sous-systèmes densément habités ou industrialisés.

D'après la quantité d'essence consommée et une valeur moyenne généralement admise d'un dégagement de 290 kg de CO pour 1 000 l d'essence brûlée, on peut estimer à  $150 \cdot 10^3$  t la quantité totale de CO émise dans l'écosystème Bruxelles pendant une année.

La combustion des combustibles fossiles est également responsable d'une émission importante d'oxydes d'azote ( $\text{NO}_x$ ) :  $20 \cdot 10^3$  t/an, sur base d'un dégagement de 10 kg  $\text{NO}_x$  par t de charbon et de fuel, et de 15 kg  $\text{NO}_x$  par t d'essence (WOLMAN, 1965).

En dehors de l'émission de suie, d'hydrocarbures non brûlés et de Plomb (0,4 g Pb/l d'essence super), on observe une chose assez inattendue pour un écosystème urbain très peu industrialisé : la pollution de

l'air par le Fer paraît importante, si l'on en juge par la concentration de ce métal dans les poussières recueillies à la surface des feuilles d'arbres (7,8 g/kg) et dans les eaux de pluie (1,1 kg/ha/an dans le centre de Bruxelles).

## 7. Déchets.

La « production » annuelle d'ordures ménagères pour l'ensemble de l'écosystème Bruxelles en 1977 est de 395 000 t (environ  $2 \cdot 10^6$  m<sup>3</sup>) dont 11 000 t de papier et 7 000 t de verre collectées sélectivement.

Les déchets de matières plastiques, s'ils sont visibles par leur volume, sont peu importants en poids (3 %).

La plus grande partie de ces ordures subit un épandage contrôlé dans des carrières désaffectées situées en dehors de l'écosystème. Le reste (environ 15 %) est incinéré sur place ; l'énergie ainsi produite est récupérée par une usine voisine de l'incinérateur ; les scories sont vendues.

Les eaux usées, domestiques et industrielles, composées de l'eau introduite et des eaux de ruissellement, représentent un volume total de l'ordre de 160 millions de t/an (=  $438 \cdot 10^3$  m<sup>3</sup>/jour) qui, par égouts et collecteurs sont exportées de l'écosystème et aboutissent finalement au fleuve Escaut. Ces eaux usées sont fortement enrichies en Sodium, Calcium, Chlore (épandage des sels sur les routes en hiver), en Azote et en Phosphore (déchets humains), en métaux lourds ; leur non-recyclage entraîne une perte d'Azote de l'ordre de 7 000 t/an — soit 400 kg/ha/an, c'est-à-dire 3 fois la dose d'engrais azoté fourni aux cultures les plus exigeantes.

En plus de la litière des phytocénoses, parfois recyclées sous forme de compost (y compris le compost de broussailles), une certaine quantité de cadavres et d'excréments sont rendus aux sols de l'écosystème urbain. Il y a d'abord les cadavres des hommes, enterrés dans les cimetières : environ 13 000/an, représentant 650 t (poids vif), contribution non négligeable aux cycles de C et N et d'autres éléments biogènes. Il y a aussi les excréments des chiens, qui causent d'ailleurs des difficultés d'ordre environnemental. En moyenne, un chien émet, chaque jour à la surface des sols urbains, 0,7 l d'urine et 150 g de fèces. Pour les quelques 100 000 chiens (1 par 10 habitants) de l'écosystème Bruxelles, cela fait 25 000 t d'urine et 5 500 t de fèces par an !

# 8. L'agroécosystème.

## 1. Définition

1. C'est le plus ancien écosystème connu, étudié

et mis en place par les hommes du milieu rural ; une fois réalisée la domestication des plantes et des animaux, il devenait vital pour les paysans d'obtenir les

meilleurs rendements de leur terre, en assurant les assolements nécessaires, la *conservation* de l'humus, et le *recyclage* des nutriments minéraux par l'*équilibre agropastoral*. La forêt fournissant aussi une partie des ressources de l'exploitation agricole, on peut parler de l'*équilibre S.S.A.* (sylvo-agro-pastoral) défini par KÜHNHOLZ comme les proportions idéales de *silva*, *saltus* et *ager* qui doivent caractériser une exploitation agricole bien conduite (solidarité S.S.A.).

2. Ainsi, l'agroécosystème est un ensemble de biogécénoses (et principalement d'agrobiogécénose)

reliées écologiquement entre elles par des facteurs climatiques, édaphiques, topographiques, biotiques (animaux domestiques, mauvaises herbes, insectes utiles ou nuisibles, etc...), mais dépendant aussi de l'économie régionale, qui comprennent les traditions et techniques agricoles et le régime alimentaire des habitants. L'agroécosystème s'incorpore donc à un *système agricole*, lui-même lié à un *système alimentaire*, dans une *région définie* (écorégion).

L'unité d'agroécosystème est souvent l'*exploitation agricole* (ferme) dont l'étendue est fort variable.

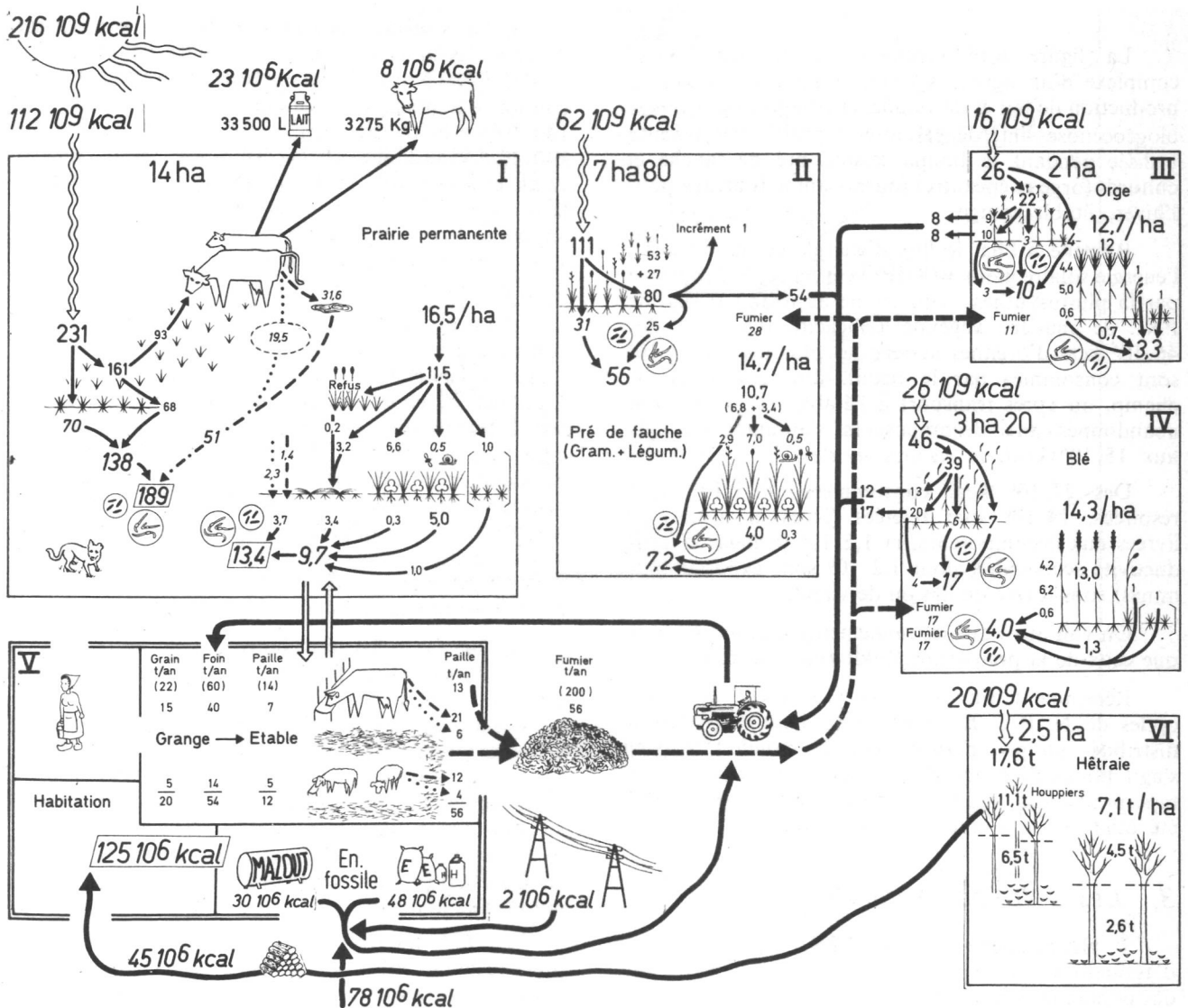


Fig. 6.16 Agroécosystème à Smuid : Ferme ardennaise. Sous-systèmes : I : Saltus ; II : Ager, pré de fauche ; III : Ager, champ d'*Hordeum hexastichum* ; Ager, champ de *Triticum spelta* ; V : Ferme et étable ; VI : Silva. Flux d'énergie solaire (flèches ondulées claires) et subsidiaire (flèches ondulées noires) en kcal/an, pour une surface totale de 27 ha. Flux de matière organique (flèches rectilignes tiretées pour rejecta animaux) : en t/an en haut et à gauche des compartiments, en t/ha/an en bas à droite des compartiments. Productivités et consommations : caractères droits. Livrés aux décomposeurs : italique. La productivité forestière se rapporte aux organes ligneux (branches et troncs) (Duvigneaud, 1977). (Pour explications complémentaires, voir texte.)

L'organisation écologique dépend du plan de culture établi par le fermier ; ici, interviennent le choix des espèces, les rotations, la fumure, le *recyclage* du *carbone* et des *éléments minéraux* par le troupeau (fumier, parcours).

3. Des rapports socio-économiques étroits sont à établir entre agriculteurs et citadins-vacanciers (rapports ville-campagne). Le problème des *villages de vacances* a des aspects écologiques nombreux.

## 2. Exemple d'une ferme ardennaise

La figure 6.16 synthétise le fonctionnement complexe d'un agroécosystème ardennais axé sur la production de lait et de viande, et comportant diverses biogéocénoses interdépendantes : prairie permanente utilisée pendant la bonne saison, pré de fauche et cultures (orge et épeautre) fournissant le fourrage pour l'hiver, étable-grange.

Ramené à l'ha, le flux d'énergie est le suivant : l'énergie solaire globale ( $8 \cdot 10^6$  kcal/ha/an) est capturée par la photosynthèse sous forme de  $61,0 \cdot 10^6$  kcal de PNI de matière végétale (efficacité 0,8 %) ; des  $46 \cdot 10^6$  kcal d'organes aériens les plus divers,  $27 \cdot 10^6$  sont consommés par le bétail, directement sur le champ, ou après transport à l'étable, et  $19 \cdot 10^6$  sont abandonnés aux décomposeurs s'ajoutant en cela aux  $15 \cdot 10^6$  kcal de racines mortes.

Des  $27 \cdot 10^6$  kcal consommées,  $11,5 \cdot 10^6$  sont respirées,  $14 \cdot 10^6$  sont rejetées (féces et urines) et livrées aux décomposeurs, et  $1,5 \cdot 10^6$  forment la productivité secondaire, dont  $1,2 \cdot 10^6$  sont exportés (éliminés) sous forme de lait ou de viande.

On voit aussi que les rendements sont moins bons que ceux de la prairie normande (voir fig. 6.16).

Récemment, FRISSEL et al. (1978) ont décrit les cycles de N, P et K de 65 types d'agroécosystèmes distribués un peu partout dans le monde ; mais il s'agit plutôt d'agrobiogéocénoses ; 6 de celles-ci, du type prairie fourragère non permanente (« ley ») ont été étudiées en France par JACQUARD.

## 3. Les systèmes agricoles

1. Historiquement, ce sont les principaux types d'agriculture qui se sont succédés lors de l'évolution des populations humaines : cueillette, élevage pastoral extensif, culture sur brûlis (jachère souvent longue et forestière), système arable extensif (labour et jachère herbue courte), système d'irrigation ou de dry-farming, système fermé d'autosoutenance agriculture-élevage (l'animal comme force motrice et producteur d'engrais), système moderne ouvert d'agriculture

intensive (tracteurs et engrais chimiques).

2. Actuellement, un système agricole est une sorte d'agroécosystème étendu à une écorégion (voire à un pays aussi vaste que les U.S.A.), et il est caractérisé par les cultures dominantes (« Wheat belt », « corn belt », « cotton belt ») et les cultures d'accompagnement, dans le contexte d'une combinaison climat-sols avec des facteurs économiques et culturels (LOOMIS, 1978). En France, on peut par exemple opposer le système bocager (importance des haies !) de la Normandie à l'openfield (champs ouverts non cloisonnés) du Nord.

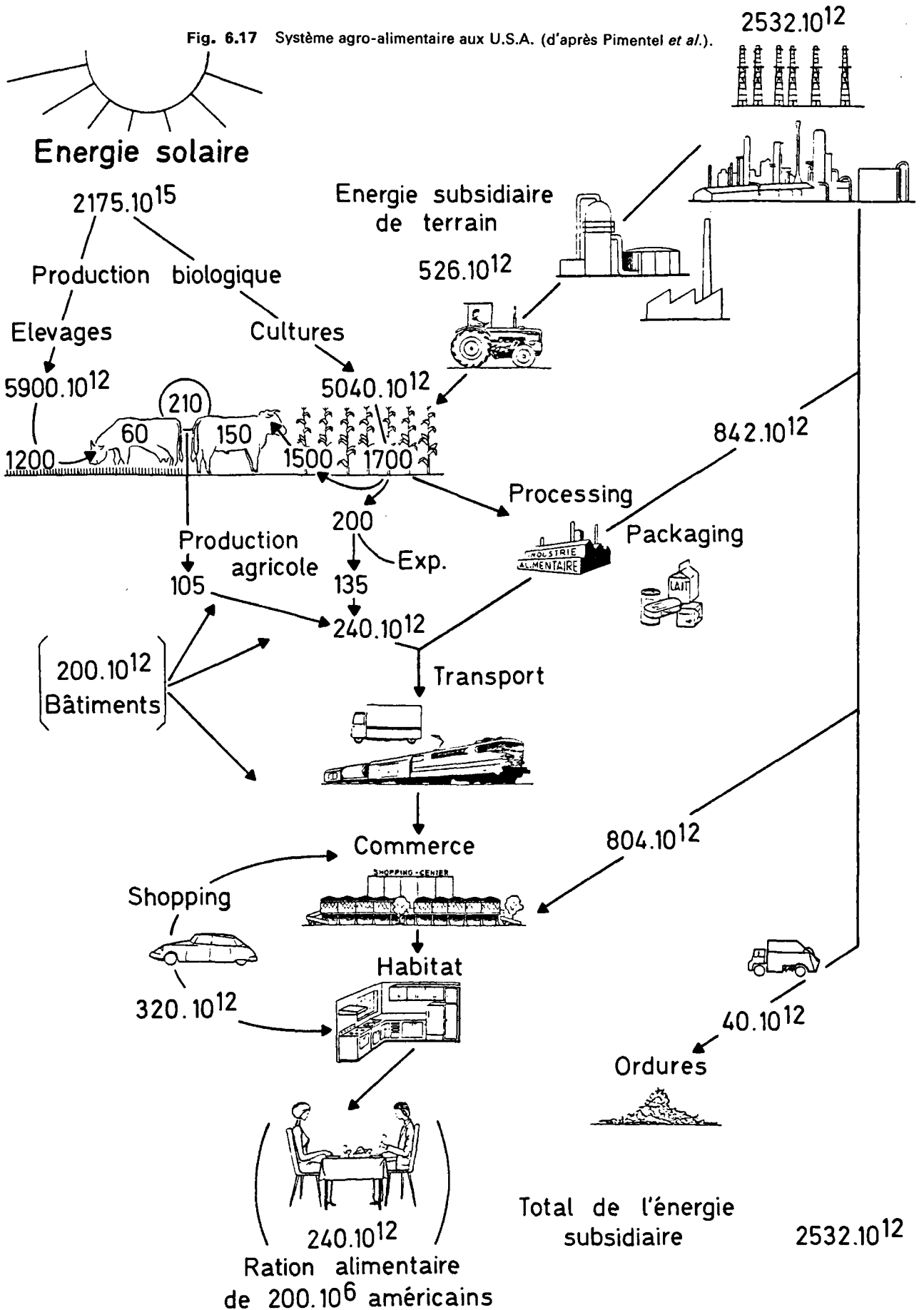
3. Le système agro-alimentaire des U.S.A. est devenu classique, à la suite des études de PIMENTEL et al. (1976). Nous l'avons représenté fig. 6.17. L'agriculture américaine produit annuellement, sur  $140 \cdot 10^6$  ha de cultures et  $295 \cdot 10^6$  ha de pâturages, les  $240 \cdot 10^{12}$  kcal d'aliments nécessaires à  $200 \cdot 10^6$  américains, et les  $65 \cdot 10^{12}$  kcal d'aliments exportés ; en fait, la productivité primaire nette est de  $10\,940 \cdot 10^{12}$  kcal/an, mais plus de 95 % de cette productivité est perdue sous forme de déchets ou par transformation en produits animaux.

Pour produire sur le champ les  $240 \cdot 10^{12}$  kcal constituant la ration alimentaire du peuple américain, il faut y importer  $526 \cdot 10^{12}$  kcal d'énergie subsidiaire. C'est peu de choses en comparaison de l'énergie qui sert à transporter ces denrées, à les transformer, les emballer, les stocker, les vendre, les acheter, les consommer, en évacuer les déchets : on entre dans le système alimentaire des U.S.A., qui développe une « agribusiness » si ample et si importante qu'elle couvre la moitié de l'activité économique de la population. Le total de l'énergie subsidiaire est de  $2\,532 \cdot 10^{12}$  kcal, pour produire un total de  $305 \cdot 10^{12}$  kcal d'aliments.

4. DELLAGE, SAUGET-NAUDIN et SOUCHON (1977) ont calculé qu'en France,  $30 \cdot 10^6$  ha de terres agricoles produisent  $424 \cdot 10^{12}$  kcal de denrées végétales, dont  $42 \cdot 10^{12}$  vont aux humains et  $342 \cdot 10^{12}$  aux animaux ; ceux-ci, avec une efficacité de 8,3 % transforment ces calories végétales en  $29 \cdot 10^{12}$  kcal de produits animaux, et  $180 \cdot 10^{12}$  kcal d'excréments. L'énergie subsidiaire introduite dans ce système agricole de la France est de  $144 \cdot 10^{12}$  kcal. Il faudrait donc plus de 2 kcal d'énergie subsidiaire par 4 kcal d'aliment destiné aux hommes.

5. Dans les régions tropicales, on se préoccupe aujourd'hui de créer des agroécosystèmes à rendement soutenu (SYTAS, « sustained yeald tropical agroecosystems ») utilisant au mieux les possibilités locales, en des mélanges produisant des aliments toute l'année, résistants aux pestes particulièrement nombreuses et n'altérant pas les sols particulièrement fragiles (JANZEN, 1973). L'utilisation de la jachère en serait un des processus essentiels.

Fig. 6.17 Système agro-alimentaire aux U.S.A. (d'après Pimentel et al.).



# La crise de l'énergie

## L'or vert

### 1. Les cinq crises de l'humanité.

Au cours du XX<sup>e</sup> siècle, le remplacement du bois par l'énergie dérivée des fuels fossiles va mener à une succession d'événements qui augmenteront de plus en plus vite, et dans des proportions de plus en plus considérables, le rendement du système de production et le *taux de croissance économique* de la planète, en dotant les technologies agricoles et industrielles et de transport, de machineries de plus en plus perfectionnées, de plus en plus productrices, de plus en plus consommatrices d'énergie. Dans les dernières décennies, la surconsommation d'énergie mènera à la **crise de l'environnement** : de plus en plus conscientes des risques encourus en vivant dans des milieux de plus en plus pollués, les populations réagiront en exigeant des garanties très coûteuses, ou même en s'opposant carrément à des développements industriels (industries chimiques polluantes, centrales nucléaires, usines d'incinération, oléoducs) estimés dangereux.

Presque en même temps apparaîtra la **crise économique** caractérisée par deux phénomènes inquiétants, apparemment contradictoires :

— *un accroissement de la productivité du travail* (du rendement par heure de travail) menant au chômage,

— *une décroissance de la productivité du capital* menant à un manque de capitaux.

L'énergie toujours plus rare et plus chère fait fonctionner une nouvelle machinerie toujours plus consommatrice de capital tout en diminuant de plus en plus la participation des hommes au travail.

A cette **crise de l'énergie** est étroitement liée une crise des matières premières, incluant les denrées alimentaires (**faim dans le monde**).

La solution préconisée est la *croissance* soutenue, au fil du temps, du rendement annuel du système de production (au moins 4 %). Mais cela n'est-il pas une *illusion* ? Est-il possible de toujours augmenter la croissance ?

L'insuffisance des revenus, l'extension du chômage ou le travail dangereux et malsain, l'insécurité d'emploi, la détérioration de l'environnement (dont l'accroissement des pollutions de tous types) le gigantisme « stéréotypés (« marketing »), la mauvaise utilisation des mass media, le désœuvrement de la jeunesse, etc..., conduisent aujourd'hui à une **crise morale**, voire psychologique, qui vient coiffer les quatre autres ; gangstérisme, suicide, drogue et accidents de la route, combinés avec l'exaspération de sentiments qui sont la base du comportement de beaucoup trop d'hommes : « Moi je », « Moi d'abord », et « Après moi le déluge », que ne modère guère le nouveau slogan « Avec moi les copains ».

Ainsi, la puissance physique de l'énergie et la puissance sociale de la richesse qui en résultent sont aujourd'hui aux mains de groupes, peu nombreux, développant leur puissance sur un régime de chômage et de pauvreté, un environnement de plus en plus altéré ou pollué et une situation morale de l'humanité qui ne cesse de se dégrader. « Les puissants ont confessé la *pauvreté de leur puissance* » (BARRY COMMONER).

En même temps se dessine, à moyen terme, la perspective de l'épuisement lent mais certain des réserves de combustibles fossiles non renouvelables et celle du devoir de tenir compte, de ce fait, d'une augmentation importante des prix du charbon, du gaz naturel et du pétrole.



On se tourne dès lors de plus en plus vers le « nucléaire », que certains considèrent comme une panacée, comme le remède universel aux cinq crises qui n'en font qu'une.

Mais le nucléaire a ses difficultés et ses dangers. On pense, à moyen et long terme, aux technologies dites « douces », basées directement ou indirectement sur l'énergie solaire, laquelle est énorme et inépuisable et où les sources d'énergie peuvent être le *revenu* d'un capital toujours entretenu.

Les controverses sont profondes : ces technologies douces sont-elles applicables sur une grande échelle ? Sont-elles rentables économiquement ?

Comme il s'agit d'énergie solaire et que l'environnement est largement concerné par le problème :

utilisation de grandes surfaces de sol, organisation de la productivité primaire, pour elle-même et en rapport avec la productivité secondaire, impact sur les paysages, limitation de pollutions de types divers, etc., les technologies douces et leur application deviennent un chapitre important de l'écologie moderne, que l'on ne peut négliger.

Une production accrue, par les écosystèmes, de **matières et matériaux biologiques d'origine solaire**, extraordinairement variés et toujours renouvelables, est indissociable de l'énergie de biomasse qui constitue le thème important du présent chapitre.

Le développement intensif d'une agriculture et d'une sylviculture *renovées* permet à certains de poser la question : *L'or vert remplacera-t-il l'or noir ?*

## 2. L'énergie atomique et ses dangers.

### 1. Généralités

De grandes quantités d'énergie, sous forme de chaleur, et de là d'électricité, peuvent être obtenues :

— par la *fission* des noyaux d'éléments lourds comme l'Uranium-235, le Plutonium-239, le Thorium-232 ;

— par la *fusion* des noyaux légers, comme ceux du Deutérium (hydrogène lourd) ou du Tritium (hydrogène très lourd).

Actuellement, on utilise principalement la fission de  $^{235}\text{U}$  dans des *réacteurs* à eau pressurisée (PWR) ; le combustible est disposé dans des barres en alliage de Zirconium, formant avec des barres de contrôle en Bo ou Cd le *cœur du réacteur* ; ce cœur est immergé dans de l'eau sous pression dont les rôles multiples sont de modérer les neutrons, d'absorber la chaleur dégagée, et de la colporter (température  $\pm 320^\circ\text{C}$ ), par un circuit primaire, vers un générateur de vapeur, où l'eau d'un circuit secondaire est vaporisée pour alimenter un turbo-alternateur générateur d'électricité.

Les réactions du cœur sont fort dangereuses, et le réacteur lui-même est protégé par des *enceintes successives* : chemise d'étanchéité en acier (6 mm d'épaisseur), enceinte de confinement en béton précontraint.

L'impact écologique du nucléaire s'exerce donc dans trois directions principales :

- rejet d'*effluents de routine* dans les airs et dans les eaux,
- conséquences d'*accidents* dans les centrales,
- *évacuation, transport et stockage* des déchets solides.

Les dangers du nucléaire s'étendent cependant aux exploitations minières, et, le cas échéant, au retraitement des combustibles irradiés (extraction du Plutonium-239).

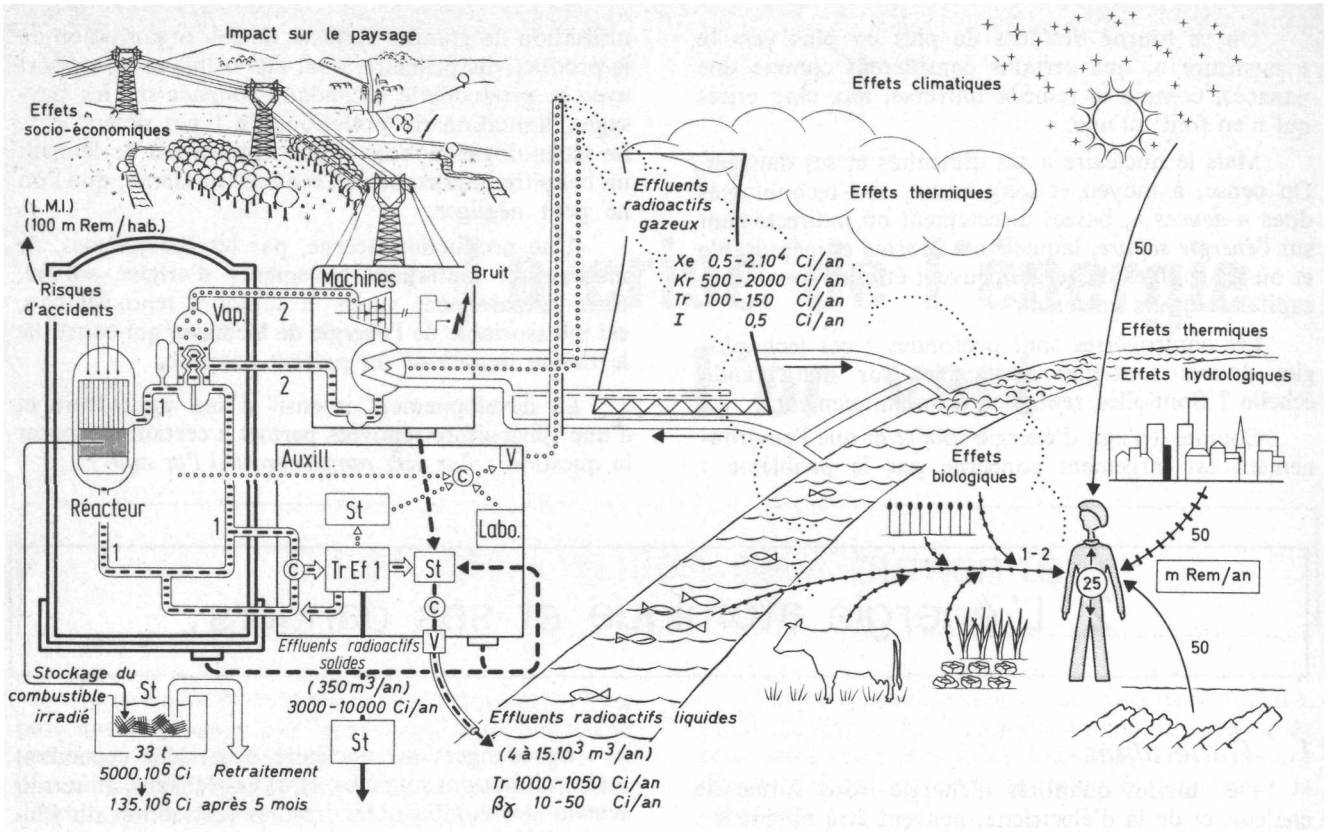
### 2. Rejets normaux d'effluents gazeux ou liquides

Les *effluents gazeux*, provenant du dégazage des circuits et de la ventilation de l'enceinte de confinement sont surtout des gaz nobles, Xénon ( $^{133}\text{Xe}$ ) et Krypton ( $^{85}\text{Kr}$ ), des aérosols chauds et radioactifs, et de l'Iode ( $^{131}\text{I}$ ) (fig. 7.1).

Avant d'être émis dans l'atmosphère, ces effluents sont stockés pour réduire leur radioactivité, puis filtrés. Le volume annuel de gaz émis dans l'atmosphère représente une radioactivité de  $\pm 10\,000\text{ Ci}$ . L'Iode radioactif est extrêmement dangereux, mais heureusement de durée de vie très courte et très dilué. En revanche, le Krypton-85, à vie beaucoup plus longue, risque de s'accumuler petit à petit dans l'atmosphère, au cours des prochaines décennies.

Les *effluents liquides* provenant des eaux de vidange des circuits et des eaux de lavage, du matériel contaminé, sont traités avant rejet par filtration, précipitation, déminéralisation et évaporation. Le Tritium, que l'on ne peut pas retenir, doit être intégralement rejeté. Sont également rejetées de petites quantités de produits de fission (Césium-134 et Strontium-90) et de métaux radioactifs provenant de l'activation et de la corrosion des parois du réacteur : Mn-54, Mn-56, Fe-59, Co-60, Zn-65.





**Fig. 7.1** Fonctionnement d'une centrale nucléaire PWR de 1 000 MW, et effets sur l'environnement (d'après E.D.F. 1976-1979, Vandendamme, 1978, etc...).

1. : circuit primaire ; 2. : circuit secondaire ; Vap. : générateur de vapeur ; Auxil. : bâtiment auxiliaire ; St : stockage ; C : contrôle ; V : Vanne de sécurité.

Au centre, circuit et tour de refroidissement.

A droite, effets biologiques sur l'homme (1-2 m Rem/an) obtenus par addition de la toxicité des céréales, légumes, poissons, produits laitiers exposés aux effluents liquides et gazeux (traits pleins ponctués). On a ajouté l'irradiation naturelle (traits pleins) par les rayons cosmiques, la roche-mère, l'altitude et l'irradiation artificielle, surtout par rayons X (traits pleins barrés). Encerclée, radioactivité du corps humain. LMI : effets biologiques sur l'homme (peu importants) de l'accident de Three Mile Island.

Le seuil de sécurité vis-à-vis de la radioactivité de l'environnement paraît être d'environ 500 m Rem/habitant/an. Le Rem est l'équivalent de dose absorbée par gramme de tissu vivant.

Un ordre de grandeur pour les effluents liquides est de  $0,5-3 \cdot 10^4 \text{ m}^3/\text{an}$ , contenant 10-50 Ci d'émetteurs  $\beta$ ,  $\gamma$  et 500 - 1 500 Ci de Tritium (émetteur  $\alpha$ ).

Les doses radioactives ainsi reçues par la population environnante sont de quelques millirems par personne par an, alors que le maximum toléré d'exposition aux radiations est de 5 rems/an pour les travailleurs des centrales et de 0,5 rems pour les personnes du public.

Rappelons que les sources naturelles et médicales annuelles de radiation pour l'individu atteignent res-

pectivement 100 et 50 mrems/an, et que la radioactivité contenue dans le corps d'un homme moyen est de 25 mrems ; l'irradiation annuelle de personnes habitant des régions de roches volcaniques peut augmenter de plusieurs centaines de mrems (200-500 mrems) (Rome, Bretagne, Auvergne), sans que le pourcentage normal de nuisances mutagénétiques en soit affecté.

Rappelons aussi les nombreux millirems supplémentaires reçus en haute montagne du fait des rayons cosmiques.

Si les dilutions dans l'air et l'eau sont considérables, on sait cependant peu de choses des circulations et accumulations de substances radioactives dans les divers compartiments des écosystèmes terrestres et aquatiques.

Dans les eaux douces,  $^{32}\text{P}$ ,  $^{54}\text{Mn}$ ,  $^{91}\text{Y}$ ,  $^{137}\text{Cs}$  se concentrent très intensément dans les végétaux, nettement moins dans les tissus mous (comestibles) des Poissons.

Dans l'océan, où les chaînes sont plus longues (Phytoplancton  $\rightarrow$  Zooplancton  $\rightarrow$  Mollusques  $\rightarrow$  Crustacés  $\rightarrow$  Poissons), on observe des facteurs de concentration successifs très importants pour  $^{60}\text{Co}$ ,  $^{65}\text{Zn}$ ,  $^{131}\text{I}$ ,  $^{54}\text{Mn}$ .

Pour certains radioécologistes les doses radioactives accumulées à divers niveaux des chaînes trophiques ne seraient jamais qu'une faible fraction de

celles qui sont tolérées dans l'alimentation des populations. Cependant, les possibilités d'accumulation au cours des ans dans les écosystèmes terrestres (sols et biocénoses pérennantes) ne permettent pas de dire qu'il n'y a pas altération de l'environnement de l'homme et danger pour celui-ci, tout au moins à moyen ou long terme. Des études épidémiologiques menées aux U.S.A. sur des populations très vastes ne permettent pas d'affirmer que les radiations de bas niveau sont sans danger (MANCUSO 1977, HOLDEN, 1979).

Les rejets d'effluents s'accompagnent d'une pollution thermique de l'environnement ; le problème de la transformation des écosystèmes naturels dans le sens d'une thermophilie croissante est mal connu (dans l'eau, on observerait la succession Diatomées → Chlorophycées → Cyanophycées) ; nombreux sont ceux qui pensent, pour les régions tempérées, à l'introduction d'espèces tropicales (Palmiers, Tilapias). L'irrigation par de l'eau tiède pourrait augmenter considérablement les rendements agricoles.

### 3. Les accidents nucléaires et leurs conséquences

L'accident le plus grave qui puisse survenir est la fusion du cœur du réacteur, suite à une rupture de cuve ou à une perte de réfrigération. Lors de la fusion du cœur, il y aurait émission d'une vapeur radioactive dont l'explosion provoquerait la rupture de l'enceinte de confinement et l'émission dans l'atmosphère d'un nuage radioactif ; ou bien le cœur s'enfoncerait dans la terre et la radioactivité se transmettrait très lentement à l'environnement.

Il s'agit de prévisions théoriques ; de tels accidents ne se sont jamais produits. On en est réduit à évaluer les *risques* d'effets directs (issues fatales) ou retardés (cancers, effets génétiques).

Aux U.S.A., l'évaluation des risques pour les accidents les plus graves a été établie pour un système de 100 centrales nucléaires (prévues pour 1980 aux U.S.A.) et pour la population de 15 millions de personnes vivant à moins de 32 km de ces centrales et candidates à une mort immédiate (RASMUSSEN, 1975).

La probabilité de mortalité par accident nucléaire est de 1 000 à 100 000 fois plus faible que celle par autres causes ; les risques de mortalité par accidents d'autos sont de 300 morts par million par an ; pour 100 réacteurs, 0,0002 par million par an.

Mais en réalité, on n'a pas tenu compte des morts différés qui seraient  $\pm 100$  fois les morts immédiates (cancers) ; on n'a pas tenu compte du fait que les effets génétiques peuvent n'apparaître que par transmission aux générations suivantes.

Un premier accident sérieux s'est produit le 28 mars 1979 à la centrale de Harrisburg, Three Mile

Island, Pennsylvanie. L'arrêt du circuit secondaire de refroidissement provoqua le réchauffement progressif du circuit primaire et un début de fusion du cœur, une bulle imprévue d'hydrogène riche en éléments radioactifs volatils se forma par décomposition thermique de l'eau au contact des barres surchauffées ; en présence d'O<sub>2</sub>, cette bulle risquait de faire tout éclater.

L'accident, dû à une combinaison de la déficience mécanique, de la négligence et de l'affolement des techniciens n'eut pas les causes graves que l'on aurait pu craindre. Du Xénon et du Krypton radioactifs furent émis dans l'atmosphère, parfois par bouffées brusques ; l'Iode radioactif fut arrêté par les structures de sécurité.

Le résultat fut que 25 000 personnes vivant dans un rayon de 8 km de la centrale reçurent une dose de 1-2 mrems/heure pendant la première semaine, et 0,1 mrems/heure dans les semaines suivantes, avec de temps à autre des pics de 14-15 mrems. Ainsi, ces personnes irradiées reçurent un maximum de 100 mrems ; personne ne fut tué, blessé ou surexposé. Certains disent que l'accident aurait pu avoir des conséquences beaucoup plus graves et qu'il faut stopper la construction des centrales nucléaires ; pour d'autres, les faits ouvrent la voie à des améliorations nécessaires.

### 4. La grande peur de l'atome

La technologie atomique est née en pleine guerre et la bombe d'Hiroshima avec ses 100 000 morts devint le symbole de la destruction de l'humanité. La guerre froide, culminant en 1952, fut marquée par de nombreux essais de bombes thermonucléaires, et cette période de « terrorisme militaire » fut aussi celle de la *grande peur des hommes*.

L'utilisation pacifique de l'énergie atomique, initiée en 1958 allait délivrer le « Génie nucléaire » de la bouteille où il était enfermé (LOVINS, 1976). Alors qu'on se souciait assez peu de l'effroyable prolifération des fusées à ogive nucléaire, l'année 1965 vit se développer une nouvelle peur ; la peur des centrales nucléaires, entretenue par des groupes d'« écologistes », dont la position est surtout politique, car ils veulent une transformation de la société de consommation vers un monde, où il y aurait plus de justice et de liberté.

Certains, cependant ont vraiment peur d'explosions ou de contaminations possibles.

Mais il y a aussi des scientifiques conscients, bien au courant du problème, qui, comme LOVINS, estiment que leur devoir est d'*informer* le public sur l'insécurité des centrales et sur le principal danger du nucléaire qui est la prolifération de la bombe au Plutonium mise à la portée de tous, gangsters et terroristes compris.

Ainsi, le développement de l'énergie atomique permettrait de semer des milliers de t de Plutonium aux quatre coins de la terre ; et une paix durable ne

pourrait régner, malgré les technocrates du nucléaire, qui, bien au courant de la folie et de la férocité des hommes, ont une foi généreuse en leur sagesse et leur self-contrôle !

Pour LOVINS « remettre le Génie nucléaire dans sa bouteille, avant qu'il ne nous mette dans nos cerceaux » est un préalable à tout, *l'issue la plus urgente*.

### 5. L'avenir de l'énergie nucléaire

Il est beau, avec LOVINS, les amis de la Terre, et les « écologistes », de prôner le « nucléaire zéro ». Mais par quoi le remplacer ? Bien sûr, par des technologies dites douces, basées sur l'énergie solaire inépuisable ; mais elles sont bien loin d'être au point.

En attendant cet âge d'or, la *nécessité et la sagesse* veulent que l'on maintienne provisoirement ouverte l'option nucléaire, tout en avançant avec des précautions extrêmes, spécialement dans le recyclage du Plutonium et la construction des surrégénérateurs. Il ne faut pas perdre de vue que ceux-ci peuvent utiliser jusqu'à 50 % de l'Uranium extrait des minerais, au lieu de 1 % pour les réacteurs ordinaires ; ce facteur 50 permet d'envisager l'utilisation de minerais extrêmement pauvres, y compris le granit, qui ne contient que 5 à 10 ppm d'U, mais se trouve dans le monde en quantités presque illimitées (PERRIN, 1978).

D'autre part, fonctionnant à haute température, les surrégénérateurs offrent la possibilité de décomposer l'eau pour produire de l'hydrogène, véhicule d'énergie de l'avenir.

Il faudra aussi *innover* : il existe déjà des réacteurs plus efficaces et plus sûrs que les actuels. Il y a par exemple la filière canadienne à eau lourde (CANDU), qui utilise l'Uranium naturel en le brûlant quasi complètement ; le combustible irradié est surtout du Plutonium-240, qui ne peut servir à la fabrication de bombes pour terroristes (PERRIN, 1978). Il y a la surrégénération du Thorium, moins dangereuse que celle du Plutonium.

Toute cette technologie dure ne peut être consi-

dérée que comme une énergie d'appoint transitoire vers l'énergie solaire. En attendant, pourquoi ne pas propager dans le public certaines vérités (HOHENHEMSER, 1977) comme celles-ci :

— les rejets de routine dans l'environnement sont « apparemment » peu dangereux ;

— les centrales nucléaires ne sont pas au point et doivent être souvent arrêtées pour contrôle et réparation ;

— l'on ne peut pas prédire aujourd'hui, *faute d'expériences*, les conséquences sur la santé des hommes d'accidents éventuels ; le Plutonium émis par les centrales est moins dangereux pour la santé des hommes que certains l'affirment ;

— on ne sait que faire des déchets radioactifs et les continents et les océans risquent de devenir d'énormes dépotoirs de ces produits dangereux.

Ce que le public ignore aussi trop souvent, c'est que les centrales thermoélectriques marchant au charbon ou au pétrole sont bien plus dangereuses pour les hommes et leur environnement que les centrales nucléaires.

La combustion d'énormes quantités de charbon dans une centrale électrique de 1 000 MWe dégage en moyenne par heure : 900 000 kg CO<sub>2</sub>, 3 500 kg NO<sub>x</sub>, 8 000 — 16 000 kg SO<sub>2</sub> (30 000 à 60 000 t/an), 600 — 12 000 kg poussières (4 000 à 8 000 t/an), et parfois 25 µCi d'éléments radioactifs.

Dans les retombées de telles centrales, SO<sub>2</sub> et les poussières augmentent de façon significative les décès par maladies pulmonaires ; la suie contient des substances cancérogènes du groupe du benzopyrène qui augmentent la mortalité par cancer. Certaines suies peuvent aussi contenir des radioactinides dont la radioactivité expose la population à un total de 500 rems/an, ce qui dépasse les doses tolérées pour des réacteurs de même puissance ; les risques dus à ces radiations (irradiation des tissus osseux, de la moelle et des poumons) peuvent être de 30 fois plus élevés qu'au voisinage d'une centrale nucléaire.

## 3. Economies et recyclage .

Pour lutter contre la crise de l'énergie, il convient d'éviter tout gaspillage d'énergie et de matière. Pour cela, il existe de nombreux moyens, que l'on peut grouper en deux grandes catégories : économies d'énergie et recyclage des déchets.

### 1. Economie d'énergie (conservation)

Dans les trois dernières décennies, la consommation d'énergie, dans les pays développés, a considérablement augmenté. On pense qu'il serait possible de

réduire la « croissance historique » de 3,4 % à 2 %, sans que l'utilisation finale de l'énergie soit touchée, par des économies réalisées dans les secteurs des transports, de l'industrie, de l'agriculture, de l'habitat.

## 2. Déchets solides. Evacuation. Recyclage

1. Les déchets miniers et industriels sont accumulés en *terrils*, ou en *bassins de décantation*, qui peuvent être verdurisés ; on peut en récupérer les constituants comme source d'énergie, de matériaux de constructions, de terres agricoles.

2. Les déchets solides urbains (ordures ménagères) peuvent être mis en décharge, incinérés ou recyclés.

a) **Dépôts** : il existe partout de très nombreux dépôts non contrôlés (clandestins), où des détritiques de tous genres sont abandonnés en pleine nature, causant des pollutions physiques, olfactives et visuelles.

Mais il y a la décharge contrôlée : carrière, ou amoncellement à ciel ouvert, souvent de grande étendue. Sur un site à sous-sol imperméable, les déchets sont compactés du 1/3 au 1/5 de leur volume initial, en couches alternant avec des couches de terre ou de gravier. On forme ainsi des collines artificielles, que l'on peut boiser, et où l'on peut construire un jour des habitations.

b) **Incinération**. Les déchets sont réduits de 80 %, mais nécessitent quand même un dépôt dans la nature ; ils peuvent cependant être utilisés à la construction de routes. La chaleur dégagée peut être utilisée à générer de l'électricité.

### c) Recyclage.

1. *Compostage*. La matière organique est biodégradée en un produit de type humus qui peut être utilisé pour améliorer le sol pour l'agriculture.

2. *Restitution*. Les déchets animaux sont transformés en graisses (pour fabriquer du savon) ou aliments protéiniques pour animaux.

3. *Pyrolyse*. La distillation destructive des déchets à l'abri de l'air donne naissance à une grande quantité de substances solides, liquides ou gazeuses, produits de base pour la chimie industrielle.

4. *Sauvetage industriel* : récupération, après séparation du papier et broyage des déchets, du fer et des métaux non ferreux (séparation magnétique, séparation par flottage sur des liquides de haute densité), séparation des verres de couleurs diverses.

## 3. Epuration des eaux d'égouts

Qu'elle soit biologique ou physico-chimique, l'épuration produit des résidus qui peuvent constituer un recyclage plus ou moins important.

Il y a d'abord les *déchets de dégrillage*, que l'on peut joindre aux ordures ménagères ; il y a les sables, qui doivent être mis en décharge ou enfouis. Mais l'essentiel des résidus est constitué par des *boues*. Ces boues (0,2-0,4 m<sup>3</sup>/10 000 hab./jour) peuvent être mises en décharge ou incinérées (avec mise en décharge de cendres), mais elles peuvent être valorisées en agriculture, par utilisation directe ou après compostage avec des ordures ménagères (voir « Monsieur le Maire et la station d'épuration des eaux », Ministère de la Culture et de l'Environnement, Paris, 1977).

# 4. Technologies douces .

En ce qui concerne le problème de l'énergie, et tous les autres qui lui sont liés, la société des hommes se trouve à la croisée de deux chemins (LOVINS, 1976) :

— le premier conduit, par une extrapolation du passé récent, à une expansion rapide de hautes technologies centralisées (**technologies dures**) qui augmenteront les fournitures d'énergie, surtout sous forme d'électricité ; il est basé sur l'utilisation de l'énergie nucléaire, dont on a vu les dangers ;

— le second est basé sur le développement rapide de l'utilisation en quantité et qualité des *sources d'énergie renouvelables* (**technologies douces** décentralisées surtout basées sur l'énergie solaire) ; à court et moyen terme, ces technologies douces devront être

combinées à des technologies transitoires spéciales utilisant à bon escient les combustibles fossiles dont les réserves sont encore considérables (*cogénération* d'électricité à partir de vapeur industrielle, combustion propre et totale du Carbone dans des *lits fluidisés*, *synfuels*, etc.).

Les sources d'énergie renouvelables (utilisant le « revenu » d'un capital) sont principalement :

1. L'énergie solaire directe, comportant :

- la conversion directe photovoltaïque en électricité (cellules solaires ou photopiles),
- la conversion indirecte par production de vapeur à partir d'un système de miroirs concentrant les rayons solaires sur une chaudière (centrales thermiques),

- la production de chaleur pour le chauffage direct de l'eau ou des habitations,
- la production de biomasses (bioconversion) par la photosynthèse des plantes vertes (combustibles photosynthétiques, conversion des déchets agricoles) ;
  2. L'énergie solaire indirecte avec :
    - l'hydroélectricité (barrages hydrauliques, moulins à eau),
    - l'énergie éolienne (force du vent et des vagues) (surtout systèmes éolo-hydrauliques à axe vertical) ;
  3. L'énergie géothermique, et celle que l'on peut tirer de la différence de température existant entre la surface et la profondeur des terres et des mers ;
  4. L'énergie marémotrice, exploitant les variations journalières du niveau de la mer.

On voit l'importance du milieu et la liaison étroite avec l'écologie. Les zones d'utilisation doivent plus ou moins coïncider avec les zones de production ; on se trouve au cœur du problème de l'écorégion et de l'écodéveloppement.

Les technologies douces, flexibles et diversifiées, permettent le mieux de se concentrer sur le problème capital des **utilisations terminales** de l'énergie. Les gens ne désirent pas de l'électricité, du pétrole, ou du charbon, mais ils veulent une nourriture convenable, une habitation confortable et chauffée quand cela est nécessaire, de la lumière, un véhicule suffisamment mobile, et autres choses réelles.

En France (1975), 55 % de ces besoins nécessitent de la chaleur, et 31 autres % sont couverts par des mouvements mécaniques (force motrice) ; seulement 12 % exigent de l'électricité spécifique (Groupe de Bellevue, 1978).

Et cependant, c'est de plus en plus sous forme d'électricité que l'énergie de base est transformée, transportée et employée à des usages où ses hautes

qualités sont superflues, dilapidatrices et coûteuses. On comprend, dès lors, les différences de quantité d'énergie utilisée par un système de technologie dure (fig. 7.2, A) et un système de technologies douces (fig. 7.2, B) sont beaucoup moins importantes qu'il apparaît à première vue.

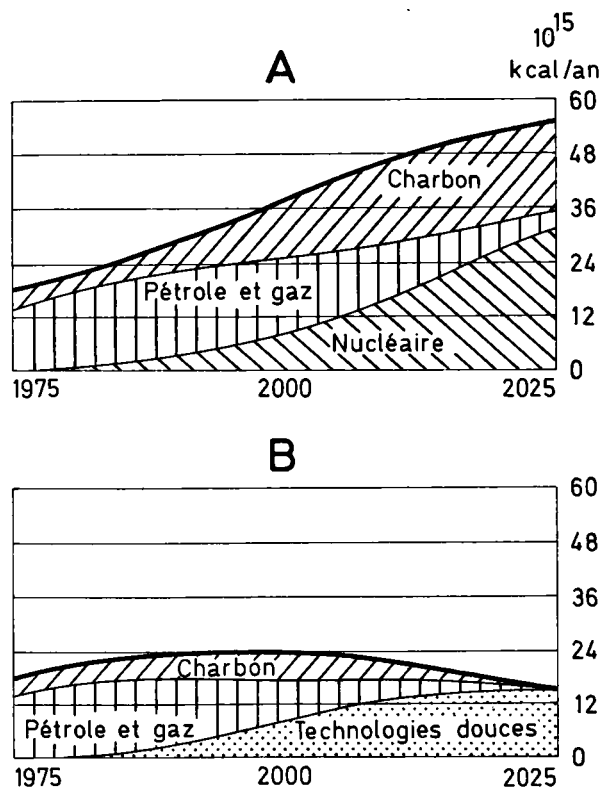


Fig. 7.2 Les deux chemins de l'avenir aux U.S.A. et les consommations relatives d'énergie en fonction des besoins terminaux identiques (d'après Lovins, 1976). A. Technologies dures ; B. Technologies douces.

## 5. L'énergie de biomasse .

### 1. Généralités

La fixation physique de l'énergie solaire présente deux inconvénients majeurs :

1. L'énergie solaire, éparpillée sur d'immenses surfaces, est diffuse et il faut pouvoir la concentrer.
2. Elle n'est pas disponible en permanence, et il faut pouvoir l'accumuler, pour les nuits et les jours sans soleil, or, le problème des accumulateurs n'est pas au point.

Ce n'est pas le cas des tapis végétaux, qui captent (ou peuvent capter) la lumière sur la presque totalité de la surface des continents et des océans, élaborant par le fonctionnement des écosystèmes, les **biomasses** les plus diverses, et qui peuvent d'autre part, accumuler l'énergie solaire sous forme de bois, de produits agricoles, ou autres matériaux biologiques variés (litière, humus, tourbe) que l'on peut stocker pendant très longtemps et récupérer quand on le désire. 1 t de matière sèche correspond à 4-5.10<sup>6</sup> kcal, 0,6 TEC et à 0,4 TEP

L'inconvénient est que l'efficacité de fixation annuelle de la lumière solaire par la photosynthèse n'atteint pas généralement 1 % ; mais comme le maximum théorique est de 6 %, on pense pouvoir porter un jour l'efficacité pratique à 4 % (WASSINCK, NICIPOROVIC et BESSHAM, 1977).

Toujours est-il qu'aujourd'hui l'énergie solaire fixée par la végétation de la planète ( $\pm 170$  milliards de tonnes de matière sèche =  $\pm 700 \cdot 10^{15}$  kcal) est de 7 à 10 fois les besoins totaux en énergie de la population des hommes.

## 2. Les combustibles photosynthétiques

### 1. Combustibles solides.

a. De tous temps, l'homme a utilisé le bois comme source d'énergie sous forme de *bois de feu*.

Aujourd'hui encore, le bois est la principale source d'énergie dans le Tiers-monde (au moins 1 t de bois par personne et par an) ; un problème écologique important est d'y développer des plantations d'essences à croissance rapide et de valeur calorifique élevée, pour contrebalancer les effets d'une démographie galopante menant à la surexploitation destructrice des forêts naturelles.

Notons aussi que l'on songe à établir, dans des régions riches en forêts, des usines thermoélectriques où le charbon (de plus en plus cher) serait remplacé par des bûches ou des copeaux de bois. La métallurgie au bois existe dans certains pays tropicaux.

b. Le charbon de bois est un moyen de concentrer ce matériau énergétique en un volume plus faible, et de le transporter plus facilement et à moindre prix sur de longues distances. La valeur calorifique est d'environ 7,1 kcal/g.

c. Aujourd'hui, la biomasse peut être transformée en combustibles solides, de volume réduit : *granulats*, *briquettes*, charbon de bois pulvérisé et aggloméré avec du goudron de bois ; ceux-ci peuvent approvisionner des chaudières ou fours modifiés à cet effet ; l'énergie nette utilisable peut atteindre 90 % de celle contenue dans la biomasse.

### 2. Combustibles liquides et gazeux.

a. La biomasse peut surtout être convertie en carburants liquides (*liquéfaction*) ou gazeux (*gazéification*) par distillation à l'abri de l'air ou *pyrolyse* du bois (hydrocracking sous pression et à hautes températures). Suivant les cas, on obtient du gaz de synthèse (CO), du gaz de gazogène, ou gaz à l'eau (CO + H<sub>2</sub>) du méthanol et de l'hydrogène. L'obtention de méthanol en grandes quantités dans certaines conditions laisse prévoir une efficacité de 70 %.

A ces voies plus ou moins sèches s'ajoutent les voies humides de la fermentation. On obtient du

méthane (CH<sub>4</sub>) (méthanisation) par fermentation du fumier et des ordures ménagères (déchets humides) ou d'organes mous en cuves étanches ; le rendement énergétique de ce *biogaz* est de 30 %, mais le résidu humide constitue un compost intéressant.

On obtient de l'*éthanol* par fermentation alcoolique (par levures) de biomasses sucrées ou amylacées : Céréales, Canne à sucre, Maïs ; les pertes sont grandes en énergie de distillation, mais on compte beaucoup dans l'avenir sur les distillateurs solaires. On peut également faire de l'éthanol à partir du bois par l'intermédiaire de Champignons du type *Trichoderma*, qui sécrètent l'enzyme cellulase transformant la cellulose en glucose.

## 3. Production de biomasse. Bioconversion

Il existe de nombreux moyens d'obtenir de la biomasse pour la production de combustibles photosynthétiques. En dehors des ordures et déchets agricoles (pailles) ou urbaines, on pense surtout à des écosystèmes existants ou à créer :

1) formations végétales naturelles hautement productrices comme, par exemple, de vastes forêts dans des régions peu peuplées, marais à *Phragmites* ou à *Papyrus*, prairies de Jacinthes d'eau flottant sur des lacs de barrages ;

2) fermes d'énergie, où serait organisée, sur de larges surfaces, la culture de plantes choisies pour leur haute productivité primaire.

Dans ce cas, on pense que pour les régions tropicales, les cultures de hautes Graminées sauvages (Herbe aux éléphants) ou de plantes cultivées comme la Canne à sucre, le Bananier, le Manioc, l'Ananas sont les plus indiquées (productivité : 60-100 tonnes de matière sèche à l'ha) ; un nouveau venu est le *Leucaena* (*Mimosaceae*), arbre à croissance ultra-rapide et fixant l'Azote de l'air. Pour les régions tempérées, les arbres à croissance rapide (Peuplier, Aulne, Érable, Robinier, Merisier, Mélèze) seraient préférables. Ici, la plante idéale serait l'arbre rejetant vigoureusement de souche après une coupe à blanc, et dont les rejets à croissance rapide pourraient être récoltés tous les trois ou quatre ans suivant un système de rotation (*Acer pseudoplatanus* par exemple). L'avantage des *taillis à rotation rapide* et des brins jeunes est qu'ils sont plus faciles à récolter, et que leur qualité est meilleure pour la production d'énergie. Il ne faut cependant pas négliger les herbes à très forte productivité, comme le Maïs ou le Tournesol (*Helianthus annuus*).

3) plantations pétrolifères d'espèces végétales élaborant des hydrocarbures, à mi-chemin vers la synthèse du pétrole ; (pour CALVIN (1976), l'amélioration génétique de l'*Hévéa* devrait permettre de

passer d'un rendement de 2,5 t de latex à l'ha à 7,5 t) ; les succédanés de l'*Hévéa* dans des climats plus secs, comme le *Guayule* (« arbre à pneus » des déserts nord-américains) ou le Pissenlit caoutchoutigène (*Taraxacum Kokh-Saghiz*) des steppes de l'Asie centrale sont aujourd'hui étudiés, comme d'autres plantes, qui, en climat tempéré, ont une croissance rapide, et sont très riches en latex : *Euphorbia Lathyris* par exemple.

4) formations littorales de grandes algues marines (Phéophycées), parfois très abondantes le long des côtes rocheuses (goémon, Laminaires, *Macrocystis*) ; on peut d'ailleurs les cultiver massivement sur radeaux.

5) cultures de plantes aquatiques d'eau douce qui poussent massivement dans les mares de refroidissement de l'eau des centrales nucléaires.

#### 4. Possibilités de l'énergie de biomasse

Déjà réalité au niveau du bois de feu, l'énergie de biomasse semble pouvoir apporter un grand espoir aux pays en voie de développement ; l'utilisation du **biogaz** devient pratique courante en Chine et en Inde. Au Brésil, l'alcool de canne à sucre devient un carburant national.

Dans les pays développés, les avis sont partagés ; beaucoup pensent que l'utilisation des biomasses, que l'on ne peut négliger, ne peut satisfaire que quelques pour cents des besoins globaux en énergie : ces besoins sont très élevés à cause du haut niveau de civilisation de populations très denses.

Cependant, aux U.S.A., REED et LERNER (1973) constatent que l'énergie solaire reçue annuellement par ha est de  $14 \cdot 10^9$  kcal et que les forêts commerciales couvrent  $210 \cdot 10^6$  ha. Ces forêts reçoivent donc, annuellement,  $14 \cdot 10^9 \times 210 \cdot 10^6 = 2\,940 \cdot 10^{15}$  kcal. Si on portait à 1 %, par un aménagement amélioré, l'efficacité de conversion, qui est actuellement de 0,5 %, la récolte d'énergie solaire par les forêts pourrait atteindre  $29 \cdot 10^{15}$  kcal/an, soit plus que les besoins actuels en énergie des U.S.A., qui sont de  $18 \cdot 10^{15}$  kcal/an.

C'est une valeur écologique intéressante qui s'applique à la plupart des pays. Mais il y a la réalité, les moyens de récolte, la destination des produits récoltés, les efficacités de transformation. Dans une étude détaillée et chiffrée des possibilités des U.S.A., BURWELL (1978) est modérément optimiste.

Lorsqu'on parcourt les nombreuses études réservées aujourd'hui aux possibilités des biomasses dans les divers pays d'Europe et d'Amérique, on est frappé d'une chose : le problème n'est pas mûr parce qu'on ne connaît pas suffisamment les écosystèmes, leur fonctionnement, leur résilience et leur dynamisme. On sait que les écosystèmes boisés sont plus intéressants

parce que leurs besoins en nutriments minéraux sont plus faibles ; mais que sait-on des autres ?

#### 5. Systèmes adaptatifs mixtes de production de biomasse

La biomasse élaborée en une région déterminée peut être utilisée à des fins très variées : comme fuel, mais aussi pour produire de la nourriture, des aliments pour animaux, du papier, des textiles, des matériaux de construction, des produits chimiques, etc...

Par conversion thermique ou biologique, on peut obtenir d'autres produits (éthanol, méthanol, furfural) qui sont la base de multiples synthèses ; l'éthylène obtenu par réduction de l'éthanol est la base de la chimie des plastiques.

LIPINSKY (1978) a appelé **systèmes adaptatifs de production de biomasse** ceux dont on peut tirer un mélange de produits et qui peuvent être modifiés selon l'évolution des besoins et des contraintes.

Les ressources en biomasse doivent être adaptées de concert aux crises de l'énergie, de la nourriture, des matériaux et de l'environnement ; une forêt cultivée, dont troncs et branches peuvent devenir madriers, panneau de particules, pâte à papier, combustibles solides ou liquides, produits sylvochimiques divers, donne aux producteurs et aux consommateurs la flexibilité nécessaire pour surmonter les crises futures qui se préparent, il en va de même de moissons dont l'utilisation des chaumes, feuilles et fruits sont susceptibles de fournir des aliments, des combustibles gazeux ou liquides, des matériaux de construction, de l'énergie de traction animale.

C'est au prix d'une telle intégration que l'énergie de biomasse peut devenir économiquement rentable.

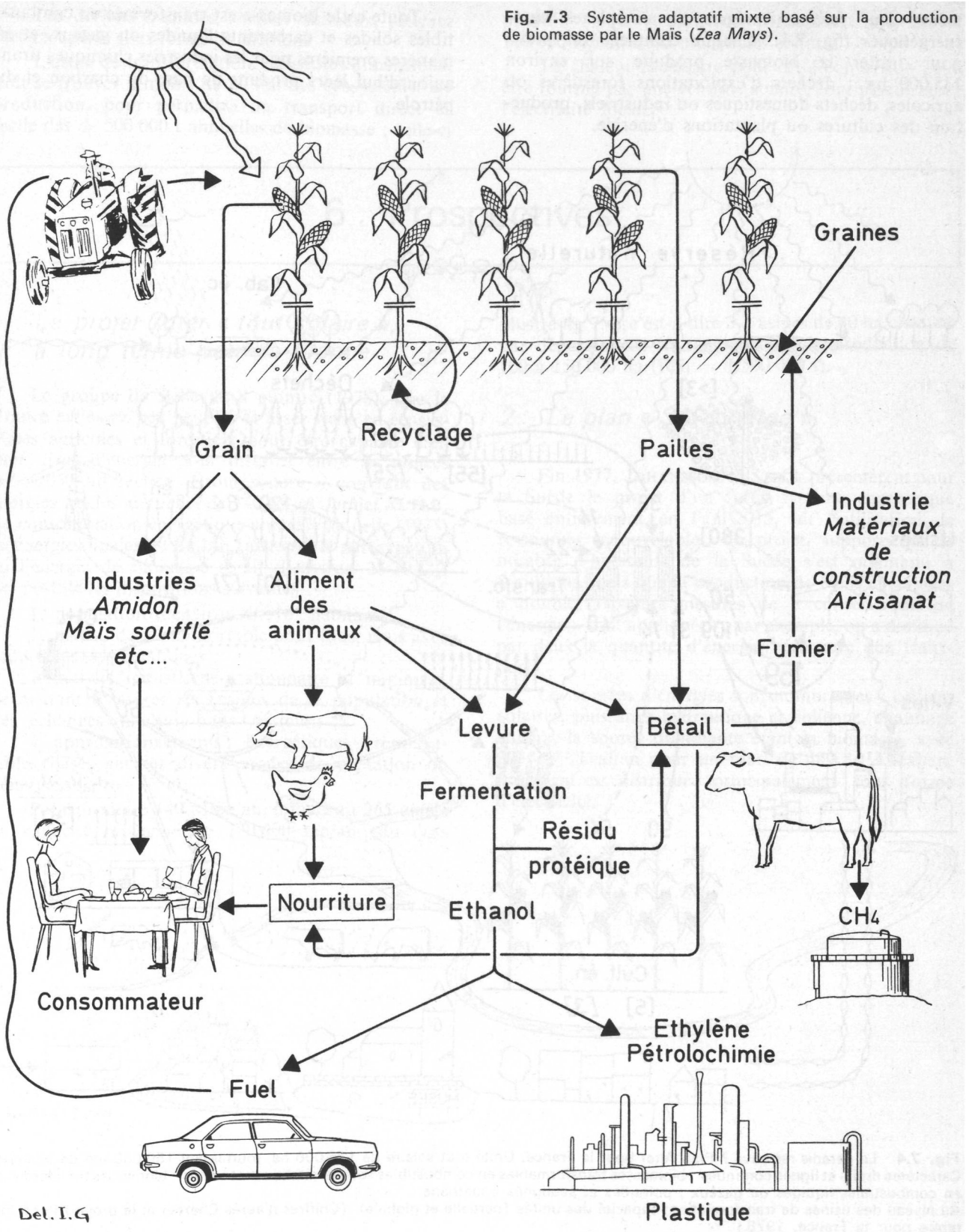
La figure 7.3 donne l'exemple de tout ce que pourrait réaliser suivant les circonstances une exploitation centrée sur la culture du Maïs, si souvent pris comme exemple dans cet ouvrage. On pourrait manufacturer de l'éthanol (fuel antidétonnant), et en même temps un résidu de fermentation riche en protéines à partir d'une partie du grain sinon utilisé pour nourrir les ruminants ; le supplément alimentaire pour ces animaux polygastriques serait fourni par les chaumes et feuilles sous-utilisés du Maïs, sans toutefois mettre en danger la qualité du sol. L'utilisation des grains par les non ruminants (porcs et volaille) continuerait au taux actuel comme la conversion industrielle du Maïs en amidon et autres produits.

L'éthanol peut encore être utilisé dans l'industrie chimique comme solvant, ou base d'une chimie des plastiques en passant par l'éthylène (pétrochimie sans pétrole). Le fumier peut être transformé en méthane, et abandonner un engrais riche recyclant les nutriments minéraux.

En France, le groupe de Bellevue propose de



Fig. 7.3 Système adaptatif mixte basé sur la production de biomasse par le Maïs (*Zea Mays*).

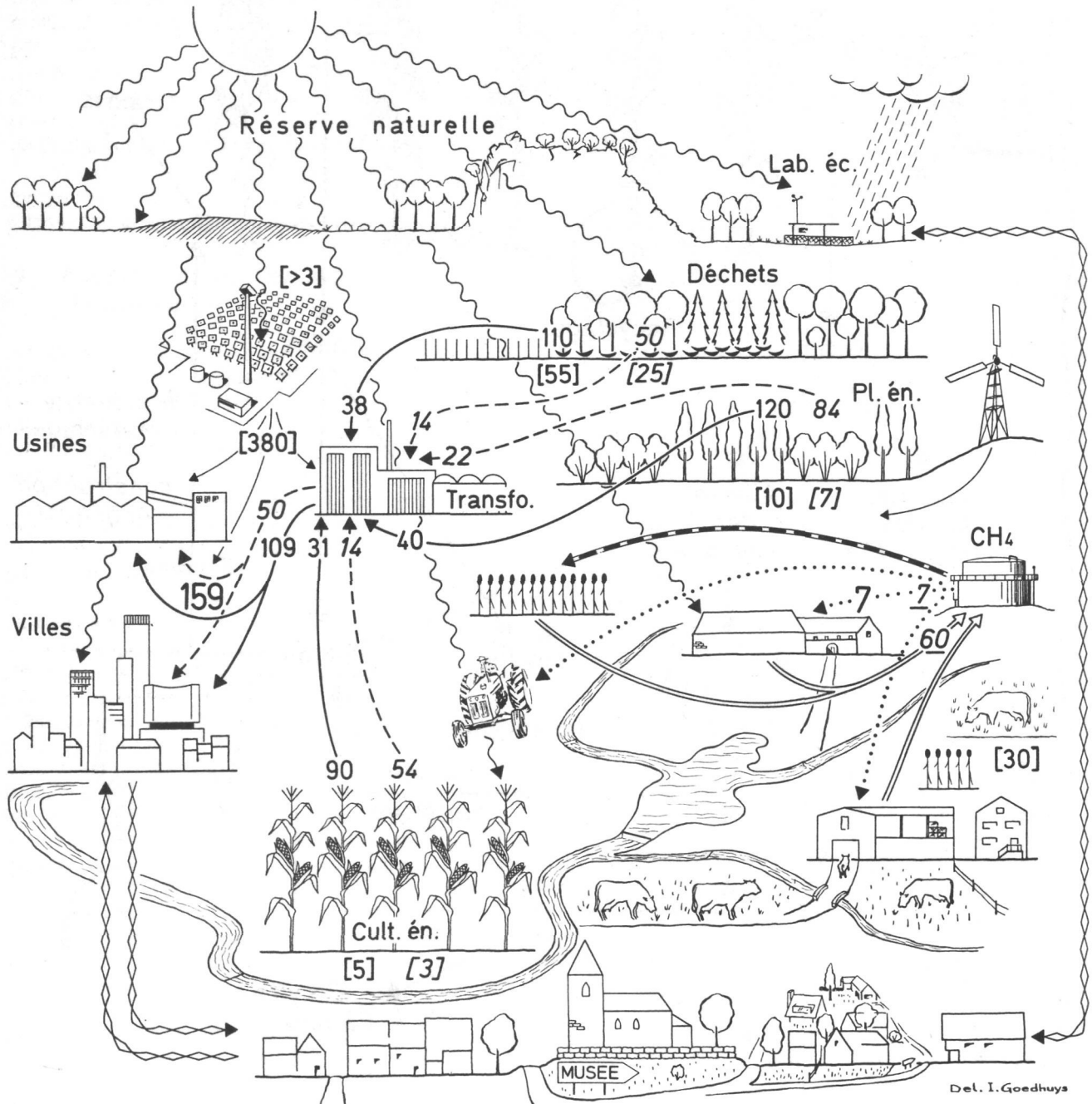


Del. I.G



même des systèmes intégrés ou complexes **agro-énergétiques** (fig. 7.4). Chaque complexe est prévu pour traiter la biomasse produite sur environ 135 000 ha : déchets d'exploitations forestières ou agricoles, déchets domestiques ou industriels, production des cultures ou plantations d'énergie.

Toute cette biomasse est transformée en combustibles solides et carburants liquides ou gazeux, et en matières premières pour les industries chimiques tirant aujourd'hui leurs produits de base du charbon et du pétrole.



**Fig. 7.4** Le paradis retrouvé ? Plan Alter pour la France. Unité tout solaire de 135 000 ha, fournissant 150 000 tep de biomasse. Caractères droits et lignes continues : biomasses transformables en combustibles solides ; italiques et tiretés : biomasses transformables en combustibles liquides ou gazeux ; pointillés et soulignés : méthane. Au niveau des usines de transformation, capacité des unités (partielle et globale). (Chiffres d'après Chartier et le projet Alter à long terme pour la France, 1978.)

Les déchets humides, surtout animaux, peuvent être récupérés sous forme de méthane.

L'usine de transformation, de petites dimensions, doit se trouver à moins de 20 km des écosystèmes de production, pour permettre un transport direct et facile des  $\pm 500\,000$  t annuelles de biomasse ; celle-ci

produit 55 000 tep/an de carburants liquides et 110 000 tep/an de combustibles solides.

La chaleur nécessaire pour cette conversion peut être fournie par une centrale solaire, fournissant aussi l'électricité locale.

## 6 . Prospectives .

### 1. *Le projet Alter « tout solaire », à long terme pour la France*

Le groupe de Bellevue a montré (1978), que la France est assez peu peuplée et assez riche en écosystèmes agricoles et forestiers pour être capable d'en tirer assez d'énergie pour installer entre les années 2000-2050 un régime « tout solaire » couvrant des énergies finales annuelles de 140 Mtep : **projet ALTER**, (la consommation énergétique annuelle actuelle (1975) en énergies finales est de 146,5 Mtep) ; la participation de l'énergie de biomasse serait d'environ 25-30 %. On postule les dispositions suivantes :

1. population d'environ  $60 \cdot 10^6$  habitants ;
2. niveau de vie confortable pour tous, mais avec économies systématiques ;
3. activité industrielle stationnaire et minimale, permettant d'assurer les besoins de la population et des échanges internationaux restreints ;
4. approvisionnements énergétiques renouvelables basés sur les divers modes de captation de l'énergie solaire.

Pour produire 140 Mtep/an, il faudrait 265 unités de capacité moyenne de 150 000 tep/an, (du type

illustré fig. 7.4), c'est-à-dire 3-5 usines de 40 ha chacune par département, traitant chacune la production de 100 à 150 000 ha ( $PN_1 = 1\,500\,000$  t).

### 2. *Le plan « Sol-sverige »*

Fin 1977, JOHANSSON et STEEN présentèrent pour la Suède le projet d'un futur système énergétique basé entièrement, en l'an 2015, sur l'utilisation de ressources renouvelables. Ce projet, suppose que le nombre d'habitants de la Suède s'est maintenu à 8 millions, mais que la production de biens et services a doublé. Diverses mesures de « conservation de l'énergie » sont appliquées ; par exemple, on a diminué par deux la quantité d'énergie nécessaire aux transports.

Les sources d'énergies sont nombreuses : cellules solaires, puissance hydraulique et éolienne, chauffage solaire, la source dominante étant la biomasse, avec  $302 \cdot 10^{12}$  kcal/an pour un total de  $489 \cdot 10^{12}$  kcal/an. L'énergie est distribuée principalement sous forme d'électricité.

# Écologie et enseignement

## 1. Généralités

1. Il ne peut faire de doute que le savoir humain a une origine trophique. Les premiers hommes ont dû manger pour vivre et pour ce faire, *chercher* leur nourriture dans la nature inculte et la disputer à leurs ennemis. Plus tard, ils s'essayèrent à cultiver les plantes sauvages et à domestiquer les animaux.

Lorsque l'on parcourt de nos jours les campagnes écartées des brousses congolaises, on est frappé des connaissances étendues des très jeunes enfants en ce qui concerne les plantes et les animaux qui les entourent et de la très grande expérience qu'ils ont déjà de l'environnement.

Ainsi, il apparaît que chez les peuples peu évolués, le meilleur moyen d'enseigner les sciences et même le meilleur moyen d'enseigner « tout court » est de partir des notions déjà acquises par la vie journalière et qui sont surtout des notions simples d'écologie. De là, on peut passer facilement à des connaissances plus complexes (voir JULIAN HUXLEY, 1962) et inculquer les notions, si nécessaires dans ces régions, de respect du milieu, de conservation des ressources naturelles, d'écologie humaine.

2. Il ne semble pas que ces considérations sur le rôle de l'écologie dans l'enseignement doivent se limiter aux pays sous-développés.

Nous avons tenté de montrer, au cours de cet ouvrage, que pour tous les hommes ayant des responsabilités, la connaissance de la biosphère basée sur des notions d'écologie générale est devenue une nécessité.

Ces hommes ne peuvent abandonner la matière de l'écologie à des spécialistes, comme cela se fait pour d'autres sciences : ils doivent appliquer les connaissances du spécialiste à l'actualité quotidienne : ils doivent savoir que la domination de la vie sur le milieu abiotique repose, d'une part, sur la diversité des êtres vivants et de leurs rapports mutuels, d'autre part, sur la *coordination des phénomènes biologiques* ; de même la richesse d'une communauté humaine réside dans la diversité des personnes, des capacités et des intérêts, réunis dans une unité d'esprit communautaire.

La préservation de l'espèce humaine est indissociable de celle de l'environnement, qui en a fait ce qu'elle est. Citons encore ces phrases de F. JACOB : « On peut devenir Ministre, Urbaniste, ou Agrégé de Philosophie sans avoir réalisé ce que signifient les mots d'équilibre des populations, de programme génétique, de sélection naturelle. Et pourtant, c'est pour une bonne part sur le contenu donné à ces mots que repose l'équilibre où nous vivons, donc, l'avenir de l'homme. »

Il faut, pour ce faire, orienter l'enseignement dans des voies nouvelles ; il faut de nouveaux thèmes, mais surtout une réinterprétation des thèmes traditionnels : il faut rendre *claire* la position de l'homme dans la Nature, et la responsabilité qu'il a de guider au mieux les forces nouvelles qu'il a déclenchées.

Que l'homme se considère non comme un observateur détaché, mais comme une partie inséparable de son environnement.

« Par des leçons sur l'eau, l'air, le soleil, le charbon, le fer, le pain ou la viande, qui font partie de notre existence quotidienne, par l'observation raisonnée de paysages naturels, culturels, urbains ou industriels, on pourrait, en partant de la radiation solaire, et en parcourant de façon logique tout l'éventail des sciences naturelles et leur aboutissement dans les sciences humaines, les arts et les lettres, arriver à comprendre, dans ses grandes lignes, *l'économie de la planète* dont nos économies humaines, sociales, domestiques ou individuelles, ne sont que la conséquence » (HAUMAN, 1933).

Or, par une singulière contradiction, le biologiste ne se préoccupe que très rarement de l'influence de l'homme civilisé sur les phénomènes naturels ; il oublie que les formes même les plus spécialisées de l'activité humaine font partie de la biologie. Les données sur l'alimentation des hommes et les productions des cultures, des champs et des forêts ne l'intéressent guère. C'est ainsi qu'en composant le chapitre de la biosphère, nous nous sommes heurté aux plus grandes difficultés lorsqu'il s'agissait de trouver les sources d'information et de les exploiter. C'est ce qui fait d'ailleurs que ce chapitre est si incomplet.

C'est ce qui fait que nous avons oublié de mettre à sa juste place un tableau qui « traîne dans tous les livres » et qu'on paraît avoir oublié à force de le regarder trop souvent ; celui de la valeur calorifique des aliments de l'homme et de leur composition en glucides, lipides et protides (tabl. 9.1).

3. L'intérêt de l'écologie réside aussi dans le fait qu'elle nécessite un travail de **synthèse**, à une époque où on a une tendance de plus en plus marquée à s'enfoncer dans les analyses les plus minutieuses.

A ce sujet, citons encore L. HAUMAN (1933) :

« Depuis plus d'un siècle, le déterminisme scientifique qui demande des faits, toujours des faits, ayant triomphé partout, l'Analyse au pouvoir d'expansion comparable à celui d'un gaz, est reine absolue. Mais est-il certain, d'abord, que dans tous les domaines cette analyse puisse être indéfiniment utile, ou si, au-delà d'un certain degré, cette dichotomie continue de la pensée n'aboutit pas à des brindilles à jamais inutilisables ? Quoi qu'il en soit, toute notre éducation intellectuelle nous la fait respecter comme la méthode positive et féconde par excellence, et nous recommandons de nous défier des synthèses... hâtives toujours, par définition ! Si bien que l'action de l'intelligence semble être devenue un phénomène irréversible, comme celle de ces diastases, qui, dans nos laboratoires, réalisent indéfiniment une hydrolyse et jamais la polymérisation correspondante ! Or, si la recherche scientifique n'est pas un passe-temps de dilettante, si elle a une portée sociale, c'est la coordination des efforts, la synthèse seule qui la lui donnera. Et l'on se demande si, au point d'engorgement où nous sommes parvenus quelque chose ne doit pas changer dans nos méthodes et nos enseignements et si les meilleurs esprits, ceux qui seraient aussi bien capables de découvrir des faits, ne devraient pas être aiguillés vers des travaux de synthèses.

Mais il faut pour cela que les hommes de science consentent à interrompre parfois la patiente et commode exploitation de leur étroit filon personnel — tant de minerais inutilisés s'ammoncellent déjà sur le carreau de la mine ! — pour s'occuper activement des intérêts généraux et de la conduite de la science, et fournissent à cet organisme, qui traverse une crise de croissance désordonnée, les hormones capables de lui assurer la coordination fonctionnelle ».

Or, jusqu'il y a peu, l'écologie que l'on appelait plutôt la biogéographie, fut un vivant exemple du « conflit de la synthèse débordée par l'analyse » ; la « recherche byzantine du détail », l'accumulation prodigieuse d'observations phyto- et zoosociologiques, pédologiques, écologiques, biogéographiques, purement locales, constituent un fatras d'éléments disparates souvent peu intéressants et dont beaucoup sont aujourd'hui inutilisables.

L'écologie moderne, avec le développement de la science des écosystèmes, nous enseigne tout autre chose. Et ce n'est pas seulement sur le plan de la recherche mais peut-être plus encore sur celui de l'enseignement que l'écologie peut servir à aider la génération nouvelle à retrouver l'esprit de synthèse qu'elle paraît avoir perdu.

4. Il en résulte que l'enseignement en sera intégré et interdisciplinaire. L'environnement doit imprégner l'enseignement.

## 2. Enseignements élémentaire et secondaire (FRANÇOIS, 1972) (\*).

Au niveau de l'école élémentaire, une sensibilisation à l'environnement local, avec développement de l'esprit d'observation et d'analyse, études et mesures dans le milieu (excursions) fera acquérir une attitude positive motivée et une approche interdisciplinaire de la complexité des problèmes de l'environnement. Une large utilisation du dessin avec couleurs significatives permettra à l'enfant de s'exprimer.

Au niveau du premier cycle de l'enseignement secondaire, les méthodes actives devront se poursuivre. Le développement d'un esprit de synthèse et l'acquisition des connaissances nécessaires à la compréhension scientifique des différents écosystèmes plus ou moins transformés par la présence humaine devrait aboutir au renforcement de la conscience écologique ; le respect des êtres vivants aussi bien que des sites en découlerait et pourrait aller jusqu'à un engagement des adolescents et à une action correspondant à l'éthique choisie. L'enseignement contribuerait alors à la réalisation d'un équilibre physique et mental de l'adolescent.

Au niveau du second cycle, le développement de l'esprit critique et du jugement doit permettre d'aboutir, chez le jeune, à un choix responsable encore plus réfléchi. Les professeurs ne peuvent, en effet, éluder les débats que leur imposeront les élèves les plus âgés sur la croissance du monde actuel, et ils doivent s'y préparer :

- la croissance mène-t-elle à la catastrophe, et faut-il se joindre au chœur des Cassandres à la mode ? Ou bien, la croissance peut-elle être modérée et débarrassée de ses nuisances grâce à la technologie et à la coopération internationale ?
- Quel type de croissance et quel environnement pour les pays en voie de développement ?
- L'économie libérale est-elle capable de limiter les effets des nuisances de la croissance, ou bien ne convient-il pas d'adopter une économie de plus en plus étatisée et même socialisée ?

(\*) Rapport au colloque d'Aix-en-Provence, décembre 1972.

Tableau 8.1 - Composition des principaux aliments, exprimée pour 100 g de parties comestibles (100 cm<sup>3</sup> pour les boissons)  
(d'après RANDOIN et al. 1971)

	Eau en g	Principes énergétiques en grammes			k Calories	Éléments minéraux en milligrammes			Vit. C en mg
		Glu-cides	Lipi-des	Pro-tides		P	Ca	Fe	
Viande de bœuf mi-grasse . . . . .	60	0,5	20	17	250	200	10	3	1
Viande de porc mi-grasse . . . . .	56	0,5	25	16	290	190	10	2,5	—
Poulet (viande) . . . . .	68	—	7 à 10	21	150	200	12	1	4
Poisson de mer (cabillaud) . . . . .	82	—	0,3	16	68	189	18	0,9	2
Mollusques, moules . . . . .	82	2,2	1,7	12	72	250	100	24	17
Œufs de poule . . . . .	74	0,6	12	13	162	200	55	2,8	0
Lait de vache . . . . .	87	4,6	3,9	3,5	68	90	125	0,1	0,5 à 5
Fromage (Camembert) . . . . .	55	4	24	20	312	139	154	—	—
Grains de riz (100 g)									
— poli cru . . . . .	12,3	77	1,7	7,6	354	180	10	0,8	0
— poli cuit . . . . .	71,5	25,4	0,6	2,4	116	43	4	0,3	—
Farine de froment (taux d'ext. 70 à 75 %) . . . . .	12	75	1,2	9,5	353	120	16	1,2	0
Pain de froment (blanc) . . . . .	35	55	0,8	7	255	90	20	1	0
Farine de maïs (ext. à 96 %) . . . . .	12	72	4,0	9,5	362	—	12	2,5	0
Farine de manioc . . . . .	12	84	—	1,5	342	—	55	2,0	0
Semoule de pâtes sèches . . . . .	8,6	78,5	1,4	12,8	375	165	22	1,5	0
Semoule de pâtes cuisinées . . . . .	60,6	30,2	0,6	5,1	149	65	9	0,6	0
Champignons de couche . . . . .	88	6	0,3	4	43	130	25	1	3
Épinards cuits . . . . .	90	3,6	0,6	3,1	32	33	60	2	30
Laitue crue . . . . .	94	2,9	0,2	1,2	18	30	62	0,65	10
Oignon cru . . . . .	86	10	0,2	1,4	47	44	32	0,50	28
Tomate : crue . . . . .	93	4	0,3	1	22	27	11	0,6	38
cuite . . . . .	93	3,9	0,2	1	20	27	11	0,60	16
Conserves									
		Composition analogue à celle des produits frais mais pertes notables en vitamines.							
Légume sec (haricot ordinaire) . . . . .	12	60	1,5	19	330	400	137	6,7	—
Farine de soja déshuilée . . . . .	11	37	1,1	45	333	623	265	10	—
Pommes de terre bouillies épluchées (100 g)									
cruës . . . . .	76	19	0,1	2	86	56	11	0,7	4 à 18
frites . . . . .	20	52	19	5	400	152	30	1,9	—
Banane . . . . .	75	20	0,5	1,4	90	28	11	0,60	2 à 12
Citron . . . . .	89	2 à 9	0,5	0,7	43	21	30	0,50	30 à 100
Orange . . . . .	87	9	0,2	0,7	44	28	28	0,40	m = 50
Pomme . . . . .	84	12	0,35	0,3	52	11	6	0,40	40 à 80
Raisin . . . . .	83	17	1	1	81	20	20	0,30	m = 50
Huiles végétales . . . . .	—	—	99	—	900	—	—	—	—
Graisses animales . . . . .	—	0	86	1	778	—	—	—	—
Sucre raffiné . . . . .	0,5	99,5	0	0	380	0	0	0	0
Bière Bock . . . . .		4	—	0,3	35	11	8	0,08	—
Vin rouge 10° . . . . .		0,15	—	—	60	20	7	0,1	0 à 1
Eau-de-vie . . . . .		—	—	—	à 70 280	—	—	—	—

Toute simplification abusive, masquant la complexité des facteurs en jeu et leurs interrelations, devra être évitée, l'aspect dynamique des résultats à court terme et à long terme de toute modification de ces facteurs ne devra pas être perdu de vue dans une présentation objective et honnête.

Pour la compréhension du monde actuel, une formation biologique approfondie doit permettre une connaissance suffisante des êtres vivants, du milieu physique, et de leurs interrelations, du dynamisme de la biosphère, de la réalité biologique de l'homme dans le milieu urbain et rural, des mécanismes métaboliques intervenant dans le maintien et la survivance des espèces, des lois de la génétique humaine.

D'autre part, il faut connaître les grandes lois et les mécanismes économiques des rouages des sociétés humaines, de l'organisation de l'espace en milieu urbain et en milieu rural.

L'évolution du monde actuel doit être présentée sous un double aspect : d'une part, progrès très rapides et étonnants réalisés dans l'agriculture, dans l'industrie, dans les transports, dans l'urbanisation, dans les techniques d'information et de diffusion culturelle ; progrès ayant enrichi les pays industriels et leur ayant apporté de multiples bienfaits économiques et sociaux ; d'autre part, revers de ces progrès engendrant des nuisances et des dangers nouveaux pour l'humanité dont l'avenir devient inquiétant.

Il ne faudrait pas oublier la connaissance du patrimoine artistique et culturel et des relations sociales, au sein d'un milieu donné et entre milieux différents, ville-campagne par exemple.

Ces diverses connaissances permettront de comprendre les divers types d'écosystèmes plus ou moins transformés par la présence humaine. Elles permettront d'envisager, toujours en interdisciplinarité et avec des méthodes actives (enquêtes, sorties pour études « sur le terrain », visites, etc...) les problèmes de surpopulation, de matières premières, de ressources renouvelables ou non, d'aménagement du territoire, d'alimentation, de rejet des déchets et de leur réutilisation, de communications sociales, de transports, de loisirs.

La ville, considérée comme un écosystème, sera la base d'étude des élèves en milieu urbain, tout comme le village et ses champs sera le point de départ en milieu rural.

Enfin, il serait regrettable que l'étude des problèmes de l'environnement contribue à créer, chez les jeunes, un sentiment d'impuissance : impuissance du

plus grand nombre à cause de l'excès de puissance de quelques-uns, impuissance en face de la marche inexorable de la machine économique, impuissance menant à la résignation ou à une contestation également stériles.

C'est pourquoi, il convient de développer chez les jeunes le désir et la capacité de *s'intéresser* aux problèmes de l'environnement et de *participer activement* à leur solution.

### 3. Enseignement supérieur

Comme dans les enseignements primaire et secondaire, l'enseignement supérieur doit contribuer à la conscience écologique des élites. Des cours sur l'écologie et l'environnement devraient être donnés dans toutes les facultés. Les hommes politiques, les administrateurs et autres super-leaders de la Société sont de bons mathématiciens sociaux, mais dans un monde futur toujours plus encombré, ils doivent devenir aussi de bons écologistes parce que « quelque part, dans toute cette masse de fils, de câbles, de plastique, de béton, de briques, de métal et de verre qu'ils contrôlent, il y a un animal, un animal humain, aux instincts de chasseur primitif, mais déguisé en citoyen civilisé, citoyen d'une super-tribu et luttant désespérément pour accorder ses qualités héritées du passé avec une situation extraordinairement neuve » (MORRIS, 1969).

Aux Universités incombe la formation d'« *environnementalistes* ».

Un problème très controversé est : faut-il faire, dans les Universités, des **généralistes** de l'environnement, ou des **spécialistes** ?

Les généralistes, reconnus pour leur esprit de synthèse, étudieraient l'environnement dès leur entrée à l'Université, et les études dureraient 4 ans ; les *spécialistes* feraient un troisième cycle de un ou deux ans en environnement, après avoir fait une licence traditionnelle (biologie, chimie, physique, etc...) ou après avoir acquis le grade d'ingénieur ou de docteur.

Les spécialistes seraient naturellement mieux armés dans un domaine particulier. Nous pensons néanmoins que des généralistes seront nécessaires dans l'enseignement et dans de nombreux secteurs de la politique, de l'administration et des affaires.

Ces généralistes devraient être formés dans des départements universitaires de l'environnement où se rencontreraient généralistes et spécialistes.

# L'espèce humaine et son avenir

## 1. Biosphère et technosphère.

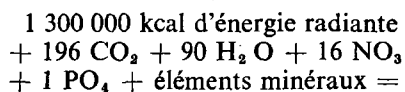
### 1. La biosphère et l'alimentation des hommes. (fig. 9.1).

Quelles sont les caractéristiques biologiques de cette terre unique et inextensible qu'habitent les hommes, et pour la conservation de laquelle ils sont tous aujourd'hui également concernés, ce qui implique une solidarité nécessaire, à défaut d'un amour impossible ?

La planche 14 schématise les problèmes de la biosphère, que nous résumons ci-dessous :

**1. La productivité primaire de la biosphère est faible en regard de l'énorme quantité d'énergie solaire irradiant la terre.** Ceci est dû à une très mauvaise efficacité de la photosynthèse qu'il n'est pas facile d'améliorer en dehors de certains laboratoires spécialisés.

La réaction qui a pour effet de construire le protoplasme d'êtres vivants peut s'écrire comme suit, dans le cas d'une efficacité de 1 % :



13 000 kcal d'énergie potentielle contenue dans 3 258 g de protoplasme (106 C, 180 H, 48 O, 16 N, 1 P, 815 g cendres minérales) + 154 O<sub>2</sub> + 1 287 000 kcal d'énergie calorifique dispersée.

Une estimation modérée donne pour les écosystèmes continentaux, une fixation annuelle d'environ 63 milliards de tonnes de carbone sous forme de 139 milliards de tonnes de matière organique ; (efficacité 0,20 %) ; les océans, deux fois et demie plus étendus mais présentant de moins bonnes conditions encore d'efficacité photosynthétique, élaborent à peu

près deux fois moins de matière organique que les continents (42.10<sup>9</sup> t de M. O).

Ainsi, chaque année, l'énergie lumineuse retenue par la biosphère s'accumule sous forme d'énergie chimique potentielle dans 150 milliards de tonnes de substances organiques. Ces substances sont, en ordre principal, des glucides, *principalement la cellulose des arbres des forêts.*

En supposant une population humaine entièrement végétalienne, mangeant feuilles, racines, écorces, bois, etc... et obligée, pour des raisons d'équilibration de son alimentation, de manger 1 t de produits végétaux M. S./habitant/an (au lieu de 250 kg), on constate donc qu'à la limite, la biosphère pourrait nourrir théoriquement 160 milliards d'hommes végétaliens, 40 milliards d'hommes à régime mixte ; c'est aussi ce que pensent certains économistes qui supposent une agriculture maximisée.

En fonction de l'activité de l'homme qui domine la biosphère du XX<sup>e</sup> siècle, on peut classer les écosystèmes terrestres en 5 groupes principaux : la *silva* (forêt), le *saltus* (prairies et steppes où paissent les troupeaux), l'*ager* (cultures), le *desertus* (déserts froids ou chauds, déserts de pierres, agglomérations, zones industrielles), et la *toundra*.

La *silva* (42.10<sup>6</sup> km<sup>2</sup>, soit 28,5 % de la surface continentale), comporte les écosystèmes les plus productifs (14 t mat. org./ha/an) et les moins exploités ; la moitié des forêts du globe sont encore inaccessibles et inexploitables.

L'*ager* (16.10<sup>6</sup> km<sup>2</sup>, soit 10 %) est, au contraire, très sollicité par l'homme qui y développe, suivant les climats, des cultures diverses ; bien que, la productivité primaire nette de l'ager dépasse souvent 20 t/ha/an (voir tableau 2), la valeur mondiale moyenne de cette

productivité peut être évaluée à 12 t mat. org./ha/an.

Le *saltus* ( $36.10^6$  km<sup>2</sup> soit 25 %) est dans l'ensemble peu productif (la plupart des saltus naturels productifs ont été transformés en ager) et composé essentiellement de Graminées ; sa productivité est estimée à 14 t mat. org./ha/an, dont les 2/3 environ se perdent dans les racines et ne sont pas utilisés par le bétail pâtureur.

Le *desertus* ( $42.10^6$  km<sup>2</sup>) qui couvre 28,5 % des terres si l'on n'en sépare pas les immenses étendues glacées du Groenland et de l'Antarctique, est naturellement peu productif ou improductif, et nous avons été quelque peu optimiste en évaluant sa productivité à 1 t mat. org./ha/an.

La *tundra* ( $8.10^6$  km<sup>2</sup> soit 5,4 %) a une productivité variable pour laquelle 2,5 t mat. org./ha/an paraît une bonne moyenne.

En dehors de la zone côtière des plateaux continentaux et de certaines zones froides ou d'upwelling, l'Océan n'est guère plus productif qu'un désert, ce qui est dû surtout à la faible concentration en surface d'éléments biogènes indispensables au phytoplancton comme l'azote et le phosphore (fig. 4.35).

L'homme fait produire par l'ager  $19,2.10^9$  t pour couvrir son alimentation et ses besoins en plantes textiles, industrielles ou stimulantes ; elles représentent environ  $87.10^{18}$  kcal dont seulement  $7.10^{15}$  kcal correspondent à des denrées alimentaires (tableau 5.2, dont  $3,9.10^{15}$  kcal sont utilisées comme aliments par l'homme (tabl. 5.2) ; cette mauvaise utilisation provient du fait que les organes comestibles ne représentent qu'une fraction des masses végétales produites, les racines, tiges, troncs, branches et feuilles étant le plus souvent délaissés ; certains produits et, plus particulièrement le Maïs aux U.S.A. servent d'aliments au bétail ; de plus, avant de parvenir à la table du consommateur, une partie des denrées alimentaires est la proie de ravageurs et parasites de tous genres.

La production de l'ager comporte  $189.10^6$  t de protéines végétales, dont  $89.10^6$  sont effectivement consommées.

La principale caractéristique de la productivité de l'ager est l'inégalité des rendements en fonction des pays (tabl. 5.3, 5.4, 5.5, 5.6), inégalité due à des causes pédologiques ou climatiques ou à des facteurs d'écologie humaine.

La productivité secondaire de la biosphère n'est qu'une petite fraction de la productivité primaire ; l'efficacité varie de 1 à 10 % environ suivant l'aliment et l'animal qui le mange ; il faut beaucoup plus de foin pour faire un kg de bœuf que d'orge pour faire un kg de porc, mais un hectare produit plus de foin que de grains d'orge.

La différence entre écosystèmes marins et écosystèmes terrestres est que, dans les premiers, la bio-

masse des consommateurs animaux est importante par rapport à la biomasse des plantes microscopiques productrices dont le recyclage est très rapide, tandis que dans le second c'est l'inverse : la biomasse des consommateurs animaux, même dans les savanes tropicales, est toujours très faible par rapport à celle des plantes supérieures formant le tapis végétal.

C'est pourtant aux animaux du milieu terrestre que l'homme s'adresse principalement pour se procurer les protéines animales nécessaires à une ration alimentaire équilibrée ; le *saltus*, dont la valeur alimentaire relativement faible peut être renforcée par des aliments pour animaux produits par l'ager (fourrages, maïs, orge) ou pêchés dans l'Océan, porte aujourd'hui un bétail dont le nombre de têtes est voisin de celui des hommes : 3,6 milliards de Veaux, Vaches, Porcs, Chevaux, Mulets, Anes, Moutons et Chèvres, et plus de 6,6 milliards de Volailles, fournissent chaque année à l'homme  $0,78.10^{14}$  kcal contenues principalement dans :

107 millions de t de viande + 24 millions de t de volaille,  
450 millions de t de lait,

25 millions de t d'œufs (F.A.O.).

Les produits de la chasse sont négligeables devant ces chiffres : 1 million de t de viande par an.

Ceux de la pêche en mer sont bien moins importants qu'on pourrait se l'imaginer : plus ou moins 67 millions de t d'animaux marins correspondant à  $0,05.10^{15}$  kcal et  $7.10^6$  t de protéines sont pêchés annuellement.

*Tous ces produits d'origine animale contiennent 42 millions de t de protéines dont 1/4 seulement provient des mers et des océans ; 27,6.10<sup>6</sup> t de ces protéines sont effectivement consommées.*

Dans la biosphère, l'homme dispose donc aujourd'hui, pour son alimentation, de  $4,5.10^{15}$  kcal,  $3,9.10^{15}$  kcal d'origine végétale et  $0,6.10^{15}$  kcal d'origine animale) ; il dispose de  $126.10^6$  t de protéines dont  $37.10^6$  t seulement sont d'origine animale.

Malgré son immensité, l'Océan ne fournit que 1,3 % de l'alimentation des hommes, 6 % de son alimentation en protéines.

2. Ces aliments permettent l'existence de 3,5 milliards d'hommes (chiffre pour 1977). C'est peu, comparé aux potentialités énumérées p. 322. Si l'on fixe à 2 300 kcal et à 53 g de protéines la ration journalière d'un homme suffisamment alimenté, les besoins annuels de 4,1 milliards d'hommes s'élèvent à  $3,4.10^{15}$  kcal et  $80.10^6$  t de protides dont  $18.10^6$  t de protéines animales. La production agricole de la biosphère pourrait donc quantitativement subvenir aux besoins de ses populations humaines, si la répartition des vivres était suffisamment uniforme. Mais elle ne l'est pas.

Une estimation modérée permet de penser que 15 % des hommes sont sous-nourris, n'arrivant pas à



se procurer une ration journalière de 2 300 kcal ; *près du tiers sont mal nourris* ; leur régime, centré sur une production essentiellement végétale, est trop uniforme, mal équilibré et peu favorable à des activités physiologiques efficaces, indispensables au développement économique et social de la société dont ils font partie.

3. Or, dans les dernières années, les bienfaits de la science (application de la médecine et de méthodes sanitaires modernes) ont considérablement diminué la mortalité (de 35 ‰ à 20 ‰ ou même 10 ‰) et plutôt augmenté encore la natalité (de 40 ‰ à 45 ‰) de sorte qu'on se rapproche d'une population qui ne connaîtrait pas d'entraves à la fécondité et dont les maladies seraient extirpées : cette population doublerait à chaque génération, c'est-à-dire qu'elle serait *multipliée par cinquante en un siècle*.

La courbe de la population humaine du globe a pris ces dernières années une allure « explosive ». En 1961, en se basant sur des données allant jusqu'en 1959, on considérait comme modérée l'estimation de 4 milliards d'hommes pour l'an 2000, et comme décisivemement pessimiste celle de 6 milliards. Or, au cours de ces toutes dernières années, la montée en flèche de la courbe de population du monde s'est encore tellement accélérée que l'hypothèse la plus modérée permet de prévoir 6 milliards d'hommes en l'an 2000, mais que l'hypothèse « forte » de 7 milliards a le plus de chance d'être réalisée.

La productivité de la biosphère *en denrées alimentaires* peut-elle augmenter au même rythme ou même à un rythme supérieur, puisqu'au départ, les populations sont sous-alimentées ?

La terre qui nous porte peut-elle chaque jour nourrir près de 200 000 bouches supplémentaires ?

4. Il y a là un grave sujet d'inquiétude d'autant plus que divers facteurs écologiques marquent une tendance accusée à faire baisser le niveau du réservoir mondial de vivres.

Une forte diminution des surfaces cultivées est due à leur surexploitation, à l'érosion ou à l'épuisement des sols. Le développement des villes et celui des centres industriels, routes, voies ferrées, canaux, aérodromes, etc... se fait souvent au détriment de terres de culture ; certaines terres sont salinisées par une irrigation mal conduite. D'autre part, une baisse considérable des rendements est due à l'action des pestes et fléaux divers (champignons et animaux parasites, ravageurs de tous genres) qui s'abattent sur les cultures ; ils peuvent causer une perte allant jusqu'à 20 % de la production totale des denrées alimentaires.

La pollution de l'air, du sol et des eaux par des déchets des usines et par les gaz d'échappement des véhicules à essence, qui peut altérer la santé des hommes, peut aussi produire une diminution de rendement des végétaux.

Un autre problème, et peut-être le plus grave de ceux auxquels l'humanité risque d'avoir à faire face, est le **dessèchement** généralisé des continents : l'homme moderne abuse des ressources d'eau mises à sa disposition par les nappes aquifères et épuise ou salinise celles-ci progressivement (infiltrations d'eau salée venant de la mer) ; et surtout, il se pourrait que l'on entre dans une période climatique sèche susceptible de durer plusieurs siècles.

5. La **marée montante des populations humaines** déjà sous-alimentées, jointe à la baisse du réservoir d'aliments que leur offre la biosphère, laisse entrevoir la gravité de la situation devant laquelle les hommes pourraient se trouver placés dans un proche avenir ; ils risquent de voir se réaliser les prévisions de MALTHUS ; si les vivres augmentent en progression arithmétique et si les hommes se multiplient en progression géométrique, il viendra un moment où une limitation de la population humaine sera imposée par la famine et par la guerre.

Or, la courbe montant en flèche ne semble pas devoir s'infléchir de sitôt ; par conséquent, l'espoir des hommes réside dans une productivité accrue de la biosphère. Pour ce faire, l'agriculture conventionnelle offre divers moyens :

1. Productivité accrue des terres agricoles actuelles.
2. Réclamation de nouvelles terres.
3. Découverte de plantes et techniques agricoles nouvelles par la recherche scientifique.
4. Surtout, remplacement des élevages par des cultures.

De plus, la production de vivres peut être augmentée par une meilleure exploitation des ressources naturelles (mers, océans, forêts, eaux douces, savanes, toundras), ou par des cultures industrielles de Cryptogames.

On peut estimer que le perfectionnement des techniques agricoles, l'emploi plus judicieux des Bactéries et des engrais, l'utilisation de plantes améliorées par les généticiens, le tout placé sous le signe de conditions écologiques les mieux étudiées et les plus favorables (**révolution verte**) pourrait augmenter la production de l'ager de 100 % ; ce chiffre est une moyenne : la productivité pourrait aller jusqu'à tripler dans les régions tropicales sous-développées ; mais n'augmenterait que de 30 % dans les régions tempérées où elle atteint déjà des valeurs records ; d'autre part, une phytopathologie entièrement efficace débarrassant les plantes cultivées des parasites de tous genres permettrait une augmentation de 20 %.

Par ailleurs, il semble que la surface des terres cultivées puisse être augmentée de 50 % aux dépens des forêts et de certaines parties particulièrement adaptables du saltus, surtout en régions tropicales. La mise en valeur des zones arides permettrait d'étendre quelque peu cultures et pâturages ; dans les régions littorales, il semble qu'on puisse envisager

une irrigation à l'eau de mer plus ou moins dessalée. Ceci permettrait une augmentation maximale des vivres de 50 %.

De cet ensemble, il faut déduire les pertes dues à une diminution des terres cultivées par suite d'érosion, d'épuisement, de salinisation, d'extension des aires urbaines et industrielles ; on peut les estimer d'ici l'an 2000 à 15 %.

Tout ceci permet de fixer à :

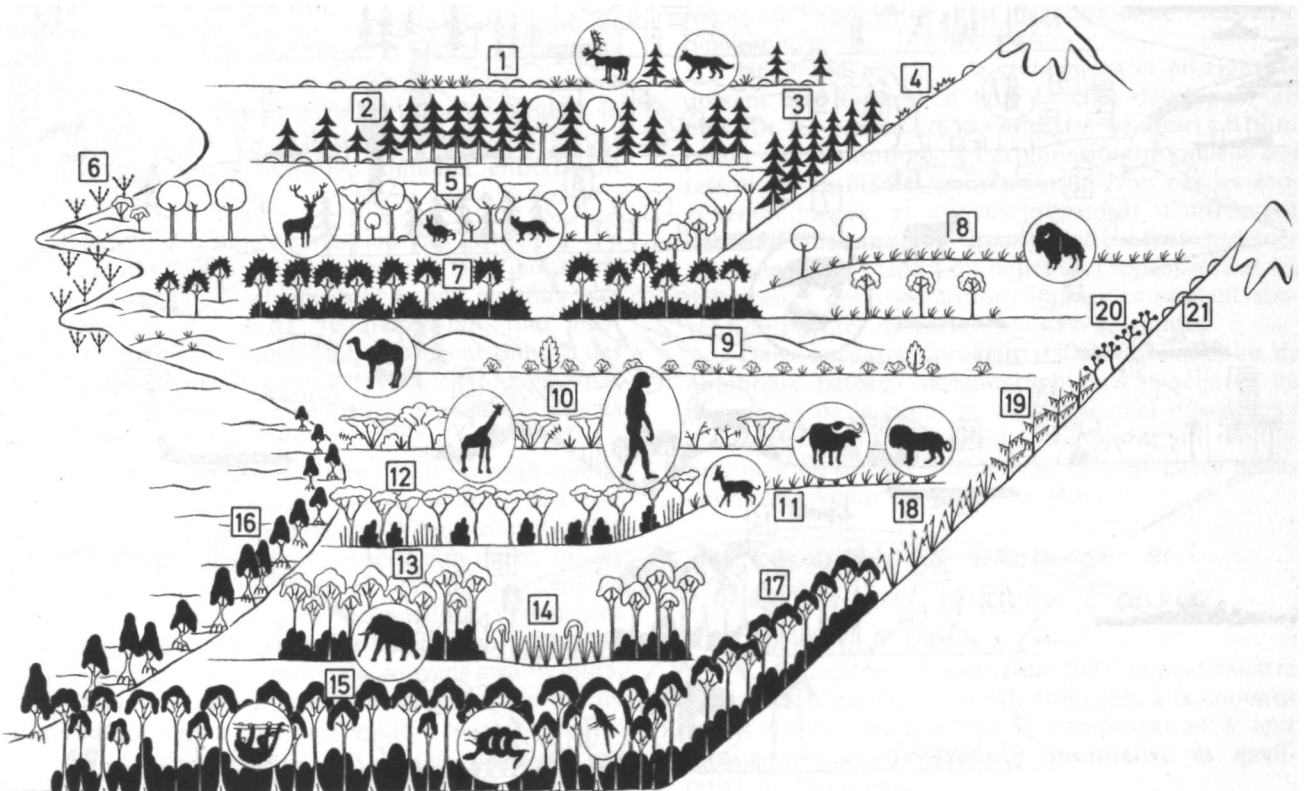
$$100 + 20 + 50 - 15 = 155 \%$$

l'ordre de grandeur de l'augmentation possible des ressources de l'ager, si l'homme veut bien y apporter tous ses efforts.

Les produits d'origine animale peuvent de même augmenter grâce à l'amélioration génétique du bétail et des pâturages, grâce aussi à une lutte efficace contre les épidémies et à la mise en œuvre de traitements appropriés. Un grand espoir réside dans la domestication du gibier des savanes tropicales, et surtout dans

l'élevage intensif du porc et de la volaille, transformateurs très efficaces des produits végétaux. L'Océan porte l'espoir d'une amélioration substantielle du régime de l'homme en protéines animales : malgré son immense étendue et sa productivité relativement importante, l'Océan ne fournit en effet que 2 % de l'alimentation des hommes, 8 % de ses protéines, en fait 25 % de ses protéines animales. La pêche en mer peu profonde des plateaux continentaux peut rapporter un peu plus qu'elle ne rapporte aujourd'hui ( $100.10^6$  t d'animaux marins au lieu de  $67.10^6$  t) ; mais on risque d'épuiser la biomasse et de rompre des équilibres importants ; quant à l'immense volume des hautes mers et des abysses, à peine exploité aujourd'hui, il pourrait selon GUERRIN fournir  $90.10^6$  t de poisson si on le drainait jusque 1 500 m de profondeur.

Il y a surtout l'espoir d'accroître les rendements par la fumure des plateaux continentaux ; en ajoutant à leurs eaux de surface le phosphore et l'azote qui y



**Fig. 9.1** La Biosphère, zonation du pôle à l'équateur et distribution en altitude des grands types d'écosystèmes naturels (biomes) (Duvigneaud, 1972).

1 et 4. La toundra. - 2 et 3. La taïga, forêt de Conifères. - 5. La forêt tempérée caducifoliée. - 6. Schorre et Slikke des estuaires. - 7. Chênaie et maquis toujours verts et épineux, méditerranéens. - 8. Prairie et steppe tempérés. - 9. Semi-désert. - 10. Forêt-savane tropicale épaisse, à arbres en parasols (naissance de l'Homme) - 11. Steppe tropicale. - 12. Forêt claire tropicale. - 13. Forêt dense tropicale. - 14. Savane en clairière. - 15. Forêt dense équatoriale. - 16. Mangrove à palétuviers. - 17. Forêt tropicale de Lauriers. - 18-21. Formations de montagnes intertropicales.

En noir, formations végétales sempervirentes.

En blanc, formations végétales caducifoliées.

manquent, on augmentera considérablement la production du plancton et, de là, celle des poissons ; le farming des eaux saumâtres et l'exploitation rationnelle du goémon sont d'autres moyens de faire donner à la mer beaucoup plus qu'elle ne le fait actuellement. Enfin, les ingénieurs biochimistes peuvent aujourd'hui transformer les poissons peu appétibles en farine de poisson, comestible pour l'homme ou ses animaux domestiques.

Il ne faut pas oublier que le rendement des mers en poissons comestibles sera toujours faible à cause de la longueur des chaînes trophiques ; il y aura avantage à exploiter les chaînes trophiques courtes, comme celle menant à la Baleine, ou à l'Anchois, qui se nourrissent directement de plancton (planche).

Mais, l'énorme espoir, si ce n'est un rêve (car, jusqu'à présent, aucun moyen technique n'a été trouvé qui permet de le réaliser) réside dans la récolte et la consommation directe du plancton marin. L'utilisation du « krill » de l'Antarctique ( $60.10^6$  t) doublerait la quantité d'aliments retirée aujourd'hui. La productivité primaire annuelle d'environ 30 milliards de tonnes et la richesse des Algues unicellulaires en protides, lipides, glucides, vitamines et substances minérales, constituent une réserve alimentaire potentielle pour 70 milliards d'hommes.

En ne considérant que les choses raisonnables, on peut estimer que les produits de la mer, exploités rationnellement, pourraient prémunir les hommes contre les famines protéiques ; une production de

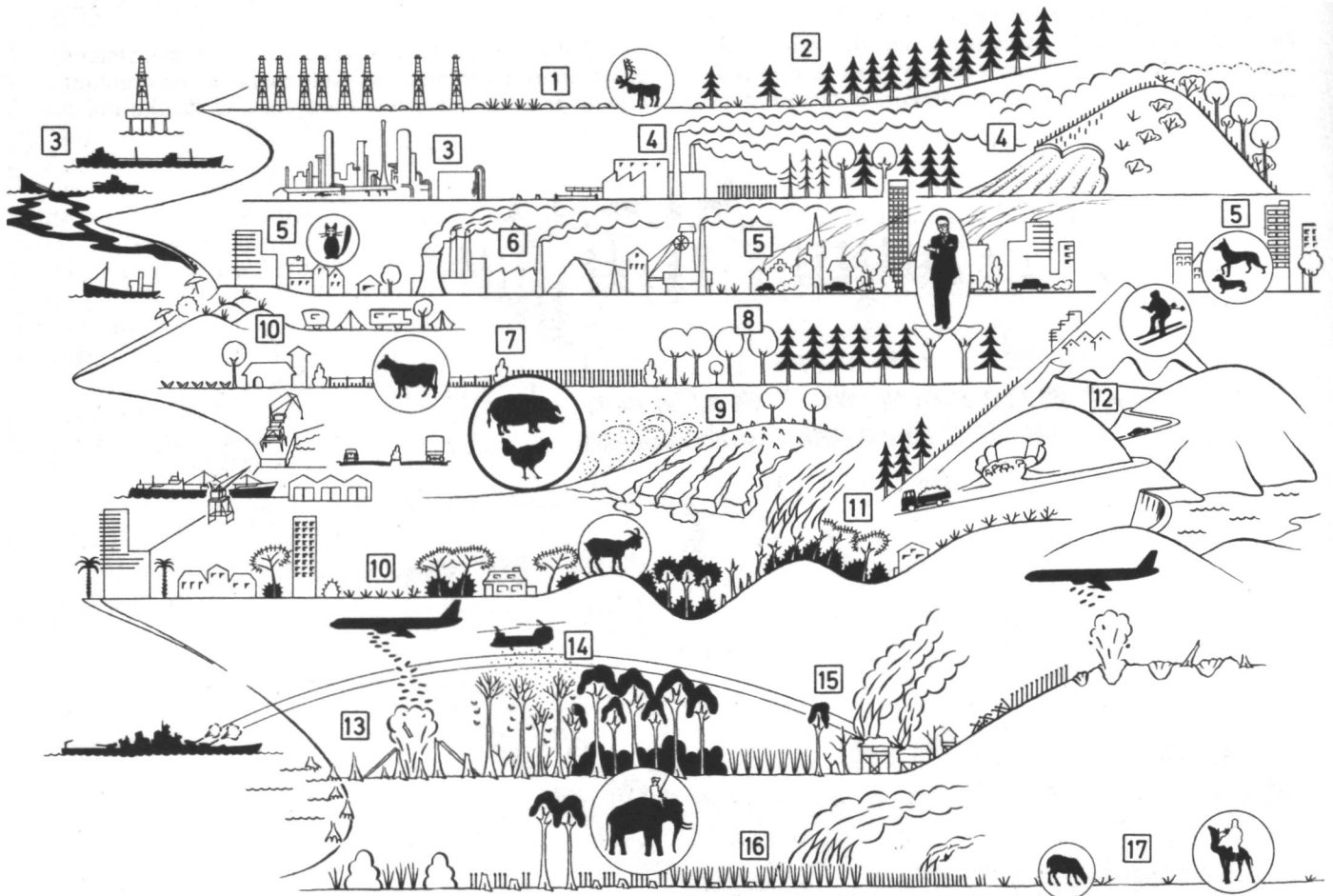


Fig. 9.2 La Technosphère, biosphère transformée par l'action humaine (surtout au niveau des régions tempérées), (Duvigneaud, 1972).

1. Toundra (élevage du renne, pétrole). - 2. Taïga. - 3. Industrie pétrolière et marée noire. - 4. Industrie chimique polluante, destruction de la végétation, érosion des sols. - 5. La ville, le promoteur, les animaux amis de l'homme. - 6. Le centre industriel. - 7. Agriculture et élevage (le porc et la volaille, espoirs d'une alimentation protéique suffisante). - 8. Sylviculture. - 9. Dénudation et érosion dues à la surexploitation. - 10. La côte (vacances). - 11. Incendie et désertification. - 12. Attaque des montagnes par carrières et tourisme mal conçu. - 13, 14, 15. Destruction de l'environnement par la guerre : bombardements, défoliations, incendie, destruction des récoltes. - 16. Savanisation, steppisation et désertification des régions tropicales par le défrichement, le feu, le surpâturage. - 17.

200.10<sup>6</sup> t d'animaux marins, 20.10<sup>6</sup> t de protéines, soit 3 fois la production actuelle, est un ordre de grandeur assez optimiste.

Mais pour cela, les recherches sur l'écologie marine et sur la phyto- et la zoochimie des organismes marins, devraient être poursuivies avec une ampleur accrue. Comme l'a dit J. HUXLEY : « le fond de l'Océan est peut-être plus intéressant que la face invisible de la lune ».

Poussé par la nécessité, l'homme sera peut-être obligé d'accepter une nourriture nouvelle : Levures cultivées sur sucre de bois, Chlorelles obtenues en masse dans des usines spécialisées, glucides obtenus chimiquement grâce à de la chlorophylle synthétique, et surtout, *protéines obtenues biologiquement à partir du pétrole et du gaz naturel*. On entrevoit aussi aujourd'hui l'exploitation à des fins alimentaires de l'énorme biomasse des forêts.

Mais l'alimentation de demain sera peut-être inspirée par des principes dus à PIRIE : produire, au lieu des aliments traditionnels, les plantes quelles qu'elles soient, qui, dans le pays considéré, poussent avec le maximum de rendement, et alors, voir à quelle sauce on peut les manger ; le mieux est d'en extraire les protéines qu'elles contiennent et d'en assurer la consommation en les rassemblant dans des préparations alimentaires agréables quoique entièrement inédites.

Dès aujourd'hui, l'extraction des protéines des feuilles et des déchets végétaux peut se faire industriellement (« génie biochimique ») : on en fait des poudres « ersatz » de la poudre de lait, tout aussi riches en protéines ; ces poudres peuvent donner des boissons ou être incorporées à des régimes alimentaires, et sauver de la faim protéique de nombreux enfants des pays sous-développés.

De tout ce qui vient d'être dit, il apparaît que la biosphère convenablement exploitée pourrait subvenir aux besoins de sa population humaine croissante pendant un certain temps, jusqu'au moment où les peuples actuellement sous-développés du tiers-monde, parvenus à un standing de vie meilleur, limiteraient eux-mêmes leur expansion démographique. Mais cela n'est vraiment possible que si des moyens gigantesques, scientifiques et techniques, sont mis au service de l'agriculture et de l'océanographie.

Le problème de « donner à manger à ceux qui ont faim » est celui de la génération actuelle et non celui des générations futures. Pour les pays développés, ce n'est pas seulement un problème de solidarité humaine, mais un problème d'intérêt guidé par l'instinct de conservation ; comme le dit SAUVY, 2 milliards d'hommes sous-alimentés vont peser de plus en plus lourd sur nos destinées.

La charité des excédents de produits agricoles ne peut se faire qu'à titre transitoire, pour passer un

moment difficile : la charité risque de favoriser une multiplication des hommes dans l'inaction et la misère ; d'ailleurs les excédents deviendraient vite insuffisants. C'est surtout sur place qu'il faut produire les aliments nécessaires et c'est là que les efforts réclamés sont gigantesques.

Si l'on désire solutionner le problème de la nourriture des hommes, c'est-à-dire tripler ou quadrupler en 35 ans la production de vivres, cela nécessitera autant d'équipements techniques et agricoles que la préparation d'une nouvelle guerre mondiale ; sur le plan scientifique, les moyens mis à la disposition des chercheurs doivent être aussi grands que ceux destinés à l'invention de véhicules spatiaux ou de nouvelles armes de guerre.

Si les « développés » ne veulent pas toucher au standing de vie auquel ils sont parvenus, il faut alors que, de l'énorme potentiel industriel actuellement placé dans la construction d'armes de guerre, une fraction considérable soit dérivée vers les pays du tiers-monde et consacrée au développement des techniques de l'agriculture, de l'irrigation et de l'industrie biochimique.

Un grand nombre de techniciens et enseignants doivent être formés ; il faut en effet développer au plus tôt les recherches écologiques de base ; il faut passer aux réalisations, à l'exploitation rationnelle des ressources en plantes et animaux offertes par les écosystèmes locaux, et au développement d'autres par des techniques agricoles appropriées ; il faut enseigner aux hommes le respect du milieu qui les entoure et les débarrasser des superstitions qui les empêchent souvent de profiter de ressources déjà existantes.

Dans un autre domaine, il faudra construire de nombreux bateaux océanographiques, améliorer les techniques de la pêche et surtout former des équipes d'écologistes marins capables d'explorer un monde, qui, bien qu'il nous soit accessible, n'est guère mieux connu que Vénus ou la planète Mars.

## 2. *Ecosystèmes, biomasse et agriculture rénovée. L'or vert.*

1. Toutes les considérations que l'on peut émettre sur la biosphère et son avenir sont liées à la connaissance des écosystèmes qui la composent et à leur fonctionnement (**productivité quantitative et qualitative de biomasse**).

La notion de **biomasse**, prise au sens large, englobe toute production biologique récoltable et transformable, composée d'organes vivants ou morts, ou de détritiques. Dans un sens strictement écologique, il s'agit de « matière organique », le terme de biomasse devant être réservé à de la matière vivante.

2. Le but de l'agriculture *sensu lato* devient la *production optimale de biomasse renouvelable*, pour

assurer les besoins de l'homme en aliments, matériaux de construction, matières premières industrielles et produits énergétiques (*combustibles photosynthétiques* solides, liquides ou gazeux).

3. La connaissance des écosystèmes naturels et celle des agroécosystèmes doivent permettre l'élaboration d'**écosystèmes de néoformation**, additionnant les qualités des écosystèmes actuels et éliminant leurs défauts, de manière à obtenir une productivité quantitative ou qualitative accrue : une idée, par exemple, est de créer des **fermes d'énergie** groupant des cultures ou plantations de plantes très productrices, capables de livrer une biomasse abondante et transformable en produits énergétiques divers (granulats, alcools, méthane). Ainsi, les écosystèmes peuvent aider à résoudre la crise des matières et des matériaux. Bois (lignine, cellulose, produits sylvochimiques les plus variés), écorces (liège), fibres, latex, essences, sucres, huiles seront de plus en plus les sources toujours renouvelables d'une industrie rénovée par ce que DE ROSNAY appelle l'**écoengineering** et le **bio-engineering**. On fera de la pétrochimie sans pétrole (fig. 7.3) ; CALVIN (1979) parle de *plantations pétrolifères* de plantes laticifères.

4. Le milieu tropical actuel n'est pas favorable à la production de nourriture : le climat encourage la pullulation des pestes de tous types, les sols sont peu fertiles, à cela s'ajoutent des freinages ou blocages politiques, sociaux ou socio-économiques souvent insurmontables ; la pauvreté économique règne en maîtresse ; la famine s'étend à 2 milliards de paysans.

Une liaison favorable entre cette écologie et cet « économique-social » particuliers doit se faire par la création de nouveaux types d'agroécosystèmes tropicaux à *rendement soutenu* (SYTA), ou un mélange calculé et très diversifié d'espèces vivrières d'arbres, arbustes et plantes herbacées sont engagées dans une coopération étroite pour les nutriments et la lumière, et pour la résistance aux parasites ; leur distribution dans l'espace et dans le temps doit permettre une verdurisation constante et une production soutenue de l'agroécosystème tout au long de l'année.

De tels agroécosystèmes alimentaires doivent alterner en quantité suffisante avec les monocultures de Café, Cacao, Hévéa, etc... (« cash cropping », cultures pour l'argent) qui bien que très rentables parce qu'elles servent à l'exportation vers les pays développés, conduisent à l'érosion des sols et ne nourrissent pas leurs hommes.

5. Ainsi, l'agriculture (y compris l'élevage et la sylviculture), redeviendra tôt ou tard une des bases essentielles de l'industrie dans une société rénovée, et on peut dès à présent parler de l'**or vert**, qui remplacera l'or noir, et risque même de devenir le « pouvoir vert », car l'avenir appartiendra à ceux qui auront pu conserver ou améliorer les ressources naturelles renou-

velables du tapis végétal de leur région, qui auront su économiser leur capital de nature en n'en récoltant que l'intérêt.

6. L'agriculture nouvelle s'efforcera d'être davantage organique que minérale (prédominance de l'« agriculture biologique » sur l'agriculture chimique) et comportera nécessairement l'amélioration de techniques « rétro », c'est-à-dire que ce sera une *agriculture repensée* au sens de DUMONT (1977), qui réduira les intrants d'énergie subsidiaire tout en diminuant la pollution des sols, des eaux et des denrées alimentaires, et augmentera le travail et l'imagination des hommes (**agriculture écologique**).

### 3. Les pollutions. Les centrales nucléaires. L'écotoxicologie.

1. Les polluants peuvent être toxiques pour l'homme, directement ou par l'intermédiaire de chaînes trophiques où ils peuvent s'accumuler.

Ce qui permet l'expansion dans le monde de deux tendances, axées sur de pures suppositions : les Jérémies qui voient tout en noir et prédisent la fin plus ou moins prochaine de la population des hommes, sur une planète ayant accumulé dans ses terres, mers, airs et aliments tant de métaux lourds ou de substances organiques toxiques (Plomb, Mercure, Cadmium, DDT, Dioxine, PCB (biphényles polychlorés), détergents, plastiques, cosmétiques, engrais, colorants, hydrocarbures, amiante, oxyde de Carbone, oxydes d'azote, bioxyde de soufre, etc...) ou d'éléments radioactifs cancérogènes que la vie y deviendra impossible ; les Panglos, qui, envers et contre tout, considèrent que tout va pour le mieux dans le meilleur des mondes.

2. Un des moyens de régler l'actuelle crise de l'énergie est le développement massif des centrales nucléaires à Uranium, le retraitement du Plutonium formé et son utilisation dans des surrégénérateurs du type Superphénix ; mais les dangers de radioactivité encourus en cas d'accident à ces centrales développent dans la population une grande peur, à laquelle est associée le souvenir d'Hiroshima ; des « écologistes » prennent la tête d'un mouvement de protestation qui va en s'amplifiant, alors que LOVINS, un physicien « ami de la Terre » met l'accent sur une conséquence bien plus grave à ses yeux du développement de l'industrie nucléaire : la **prolifération de l'arme atomique**, mise à la portée de tous (y compris de petits groupes de terroristes), dans un monde perverti.

Une riposte contre le vol éventuel de Plutonium ou l'attaque à main armée est la concentration des centrales par groupes de 4 ou 8, de manière à y organiser une garde militaire plus facile ; mais on augmente alors les risques de pollution thermique de l'environnement, et pour certains, le risque de favoriser un régime de dictature policière.

Notons que l'on ne connaît encore que peu de choses de l'accumulation progressive de rejets normaux des centrales (Tritium surtout) dans les écosystèmes terrestres et aquatiques, et que le problème de l'évacuation et du stockage d'éléments extrêmement dangereux et à longue durée de vie (Plutonium, Curium, Americium, etc.) n'est pas complètement résolu.

3. La pollution progressive de la biosphère devient dès lors une des préoccupations principales de ceux qu'inquiète l'avenir de l'humanité. D'où, la naissance d'une science nouvelle, l'**écotoxicologie** (TRUHAUT, 1973) qui est l'étude de l'impact des polluants sur les populations d'organismes vivants constituant les écosystèmes (SCOPE, 1977) et de la fixation de *seuils* à ne pas dépasser pour éviter des atteintes à la santé des hommes.

4. Il y a les grandes **pollutions mondiales**, comme la pollution progressive des Océans par les pétroliers ou l'*effet de serre* causé par l'accumulation progressive de CO<sub>2</sub> dans l'atmosphère ; un échauffement de la température moyenne de l'atmosphère de 1° C pourrait suffire à faire fondre les glaces du pôle avec modification importante des zones climatiques.

Il y a les menaces sur l'ozoneosphère par les oxydes d'azote provenant des avions supersoniques ou des engrais, par les dérivés halogénés émis comme aérosols par certaines « bombes ménagères » : augmentation de l'exposition des hommes aux radiations U.V. de courte longueur d'onde et généralisation des cancers de la peau.

#### 4. *La crise de l'énergie, la crise économique et la crise de l'environnement.*

1. La **crise alimentaire** s'est doublée, lors de la dernière décennie, d'une **crise de l'énergie** initiée par l'embargo arabe sur le pétrole, mais qui était prévisible pour une énergie basée sur des ressources non renouvelables, dont le prix irait croissant en fonction de leur épuisement.

Cette crise a donné lieu à la **crise économique**, où l'énergie toujours plus chère remplace le travail humain (d'où, chômage) et où le capital éprouve des difficultés toujours plus grandes à se régénérer.

Avec BARRY COMMONER, on peut expliquer cette crise comme le mauvais fonctionnement de la chaîne biosphère → système de production → système économique ; le système économique basé sur le profit aveugle et la croissance économique exponentielle impose un mauvais système de production entraînant la surexploitation et le gaspillage des ressources naturelles renouvelables ou non et causant la destruction progressive de la biosphère.

Les menaces sur la biosphère, qui mettent en

danger la survie physique des hommes, et la grande peur du nucléaire, ont produit la **crise de l'environnement** et l'éclosion de groupes de plus en plus nombreux de protecteurs de l'environnement qui, plus ou moins politisés, se rangent sous l'étiquette d'« écologistes ».

2. L'utilisation des formes d'énergie solaire, directes ou indirectes (hydroélectrique, biomasses, vent) pourrait bien devenir inéluctable, les ressources conventionnelles (fuels fossiles, combustibles nucléaires) allant en s'épuisant, et la fusion (D.D. ou D.T.) étant susceptible de ne jamais être mise au point ou acceptée.

Il semble que la solution soit de situer à long terme l'utilisation généralisée de l'énergie solaire, et de développer entre-temps une **stratégie non nucléaire** basée sur les combustibles fossiles encore abondants, et dont certains, comme les schistes et sables bituminifères n'ont encore jamais été exploités. On pense beaucoup aux **fuels de synthèse** (« synfuels » obtenus par gazéification du charbon ou traitement des roches bituminifères) et à la **cogénération** d'électricité et de chaleur, avec le même fuel, au point d'utilisation terminale (pour éviter les pertes par transport); la cogénération industrielle peut à la fois alimenter en énergie des usines importantes et chauffer et éclairer la ville voisine. La cogénération à petite échelle fournit chaleur et électricité à des bâtiments résidentiels et commerciaux ; dans certaines fermes, le cogénérateur TOTEM (Total Energy Module) de la société FIAT utilise la méthanisation du fumier pour cogénérer chaleur et électricité avec une *efficacité de 90 %*.

Ainsi peut s'amorcer la **décentralisation** que rendra nécessaire l'emploi de l'énergie solaire.

#### 5. *L'environnement.*

1. Les problèmes de la faim dans le monde et des dangers de pollution et d'encombrement de la biosphère, dus à une démographie galopante, s'imposent aujourd'hui aux yeux du citoyen le moins averti. Le mot « **environnement** » est sur toutes les lèvres. La « **noosphère** », chère à VERNADSKYI, qui décrivait sous ce terme une biosphère physiquement transformée et améliorée par l'intelligence de l'homme, risque de devenir en réalité une « **cupidosphère** » dominée par l'esprit de lucre, la médiocrité, l'absence de sens social, l'idéal de destruction et la doctrine égoïste de « après moi le déluge » ; certains pessimistes parlent d'un gigantesque asile d'aliénés, d'autres, du suicide de l'humanité. Le plus grave peut-être est que les gangsters de l'opportunisme se préparent à exploiter, quand ils n'exploitent pas déjà, la grande peur de l'homme moyen face à son avenir plein de dangers certes, mais que l'on assombrit exagérément ; l'étude de l'environnement, de ses pollutions et des remèdes à y apporter, et dont la base est l'écologie, devient une « tarte à la crème » richement dotée,



et dont chacun, quelle que soit sa compétence, essaie de s'assurer les plus gros morceaux.

A force d'entendre crier « au loup » sans que rien ne se passe, le public risque de mettre en doute la valeur de la science (voir PAUWELS, 1971) ; les vrais problèmes, et les recherches de base souvent désintéressées qui y sont associées risquent d'être ignorés, ce qui peut avoir pour effet de précipiter la catastrophe, qui pourrait cependant être évitée.

Un seul exemple : celui du DDT. Les conservateurs exigent la suppression de cet insecticide universel, mais polluant et difficilement biodégradable : son accumulation dans les sols et dans les eaux *risque* de produire un jour des nuisances importantes. En 1971, l'Office Mondial de la Santé (OMS) proclame : « la suppression du DDT serait une catastrophe sur le plan de la santé humaine et d'immenses populations dans les régions impaludées du monde subiraient les effroyables ravages du paludisme endémique et épidémique. Cette suppression n'est pas justifiable dans l'état actuel de nos connaissances ». En 1972, le prix Nobel BORLAUGH, dans un plaidoyer pour le DDT, écrit : « si l'on proscrivait pesticides et engrais chimiques, la famine et le chaos s'abattraient sur le monde ».

2. Il est normal de penser que la plupart des problèmes actuels de pollution chimique ou physique peuvent être résolus par des adaptations technologiques (combustibles à faible teneur en soufre, moteurs « propres », trappes à poussières sur les cheminées d'usine, remplacement des poêles à charbon par des poêles à mazout, etc...), et par des lois interdisant ceci et cela (nettoyage en mer des cales des pétroliers par exemple) et qui seraient intégralement appliquées (VERNIER, 1971).

C'est compter sans les soucis financiers qui accablent certains humains et le manque de sens social de certains autres, passés maîtres dans l'art de truquer et de frauder ; c'est compter sans l'esprit de compétition, qui peut aller jusqu'à la vengeance.

Mais surtout, c'est compter sans les pollutions accidentelles et catastrophiques qui peuvent se produire à tout moment : un réacteur atomique peut fondre, une bombe de gaz innervant mortel peut être larguée par erreur (ceci s'est produit dans l'Utah, avec mort de milliers de moutons) ; des containers de déchets atomiques ou de gaz toxiques immergés dans l'Océan peuvent crever, des pétroliers peuvent s'éventrer sur des récifs (Torrey Canyon), des chalands

peuvent perdre dans les fleuves des tonnes d'insecticides toxiques, des incendies gigantesques de forêts ou savanes peuvent naître, de nouvelles races de parasites virulents peuvent apparaître, etc.

C'est compter sans toutes les formes de pollutions encore inconnues, sans celles qui résulteront d'industries nouvelles.

C'est compter sans les guerres toujours possibles, toujours plus meurtrières, et au cours desquelles l'environnement est indirectement mais aussi directement attaqué (politique de la « terre brûlée », défoliants, érosion provoquée des sols, destruction des barrages, etc...).

Il nous paraît certain que la plupart des dangers de pollutions qui menacent l'humanité, mais que l'on exagère fortement dans certains cas, ne pourront être écartés que par des mesures basées sur la recherche scientifique, axées elles-mêmes sur la connaissance des écosystèmes et de leur fonctionnement y compris les écosystèmes urbains et industriels ; il en va de même des conséquences physiques et morales de l'encombrement dû à la surpopulation.

3. Plus important et plus dangereux à long terme est le **problème de l'encombrement de la biosphère**, avec comme conséquence la diminution des surfaces cultivées et de l'espace offert à chaque homme pour son délassement, sa relaxation, son éducation des choses de la Nature.

C'est surtout ici qu'il convient de lutter contre l'esprit du nomade, « contre le **nomade moderne**, l'aventurier économique de notre temps, qui tient le monde pour une proie à lui seul destinée, et qui ravage non seulement les ressources que porte la surface de la terre, mais celles que recèlent ses profondeurs, et qui les épuise sans mesure ni précaution, dans une espèce de délire de consommation qui correspond trait pour trait à la mentalité du nomade gaspilleur et prodigue, soucieux seulement d'une espèce d'affirmation mystique de sa puissance et de sa grandeur » (ABEL). Il faut interpréter de la sorte la destruction des paysages historiques ou naturels par des immeubles tours ou de grands barrages inutiles.

Il convient tout autant d'étudier les moyens de limiter la croissance démesurée de la population des hommes, de leur faire comprendre par l'éducation, les avantages économiques, sociaux et culturels d'une telle limitation des naissances, de manière à assurer dans chaque région une *population optimale*.

## 2. Le déclin de l'homme et ses causes écologiques.

### 1. *Pollutions morales en rapport avec la civilisation*

Les pollutions morales prennent de plus en plus d'importance dans la société moderne, et vont de pair avec l'engorgement des hommes déshumanisés dans des agglomérations surpeuplées, la destruction des zones de plein air, le développement de la laideur physique et chimique (pollutions visuelle, acoustique et olfactive). L'aménagement anarchique du territoire amène l'enlaidissement des paysages naturels ou urbains, auquel se joint l'effet démoralisant d'une monotonie de plus en plus poussée, qu'accompagne une simplification parallèle des écosystèmes ; les bidonvilles comme les immeubles-tours disposés sans ordre et écrasant des sites historiques ou familiers joignent leur action nocive à celle d'une accumulation de plus en plus intense des hommes dans les villes ; une vie de plus en plus active, avec des moyens de transport de plus en plus rapides et une circulation de plus en plus dense, dans des conditions d'énervement de plus en plus grand, dans un milieu de plus en plus pollué, générateur de difficultés pulmonaires, fait de l'homme une bête traquée, victime de **maladies de civilisation**, certaines dues à l'hypertension, les stress psychosociaux menant à l'insatisfaction, au gangstérisme, au suicide, au refuge dans la drogue.

Ainsi, l'homme trouve de moins en moins, dans son environnement ce qui est pour lui aussi nécessaire que boire, manger, se vêtir et jouir des « gadgets » inventés par la technique : la satisfaction de ses besoins psychologiques, esthétiques, récréatifs, de savoir et de curiosité scientifique, qui correspondent à la recherche du bonheur, à la joie de vivre.

Dans les pays développés, prospères et mécanisés, l'activité physique des populations se réduit progressivement et les besoins alimentaires diminuent, ce qui n'empêche pas un grand nombre d'hommes et de femmes de manger comme dans le passé ; ils deviennent obèses, c'est-à-dire que leur poids excède de 20 % la normale ; cette surnutrition mène à la « misère des bien-nourris » ; elle favorise certaines maladies (lésions du système nerveux, maladies du système digestif ou de l'artère coronaire, diabète, etc...). Aux U.S.A., des médecins ont pu dire que le problème critique de la santé n'est ni le cancer, ni la poliomyélite, mais l'excès de poids.

La psychologie de « l'homme au volant », le comportement du conducteur d'auto admirablement

décrits par STERNBERG (1972) sont d'extraordinaires indicateurs de l'égoïsme, du manque de sens critique, de l'agressivité, de la méchanceté qui caractérisent beaucoup trop d'hommes « modernes ».

Ainsi, le cadre de vie se dégrade de plus en plus : le **malheur collectif** prend la place de ce qui devrait être le bonheur collectif (SAINT-MARC, 1978) ; l'homme moderne n'a guère utilisé son intelligence à la réalisation d'un monde heureux ; au lieu de la noosphère prévue par VERNADSKI, la biosphère est devenue une **technosphère** souvent hostile à l'homme.

Il est incroyable que par le progrès, l'homme organise sa propre déchéance, son autodestruction physique, psychologique et morale (SAINT-MARC, 1978) et soit atteint de plus en plus dans ses trois aspirations vitales : *être, se réaliser, fraterniser*. L'homme, dépassé par la technique, risque de se trouver de plus en plus en état de surstimulation et de transit permanent (« l'éphémère » de TOFFLER) ; VACCA prévoit qu'une dégradation prochaine des « grands systèmes » mènera à un nouveau Moyen Age.

Les causes de tout ceci sont en grande partie écologiques : l'homme est malade de son environnement (SAINT-MARC, 1978). Dans les régions tropicales, économistes et politiciens s'entendent pour cacher au monde la situation dramatique de 2 milliards de paysans affamés, isolés dans l'immense espace rural. Où va mener cette conspiration du silence ? HARROY (1979) pose la question : « Que va-t-il arriver » ? Quelles seront les conséquences politiques de cette gigantesque famine intertropicale de demain ? L'apocalypse, si les responsables continuent à fermer les yeux.

### 2. *La guerre - Dangers d'extermination totale*

Le plus grave danger que court l'espèce humaine est le déclenchement d'une guerre totale qui l'anéantirait. Or, deux caractéristiques de la population des hommes, qui souvent s'exacerbent, sont la haine et la tendance à la violence, aidée aujourd'hui par la facilité avec laquelle n'importe qui peut manipuler les armes les plus destructrices. Millions d'hommes exterminés par haine raciale (génocide) dans des camps de concentration, villes entières rayées de la carte du monde par l'explosion de bombes atomiques : deux



phénomènes innovés lors de la dernière guerre mondiale qui pourraient un jour, appliqués sur une large échelle, sonner le glas de l'humanité.

### 1. La guerre chimique et bactériologique.

Depuis la dernière guerre mondiale, des **armes chimiques** (gaz innervants du type Sarin ou Taboun) et **biologiques** d'une terrible efficacité ont été mis au point (fig. 6.4). L'arme chimique létale principale est le VX (éthyl - S - diméthylamino-éthylméthylphosphothionate) inactivant la cholinestérase et de ce fait bloquant la transmission des influx nerveux et provoquant la mort par asphyxie ; ce liquide peu volatil contamine tout ce sur quoi il tombe ; la charge d'un bombardier (15 t d'agent innervant) peut contaminer 60 km<sup>2</sup> avec mort de 50 % de la population si elle n'est pas protégée.

Les **armes bactériologiques** léthales sont des *Viruses* (encéphalite équine, fièvre jaune), des *Rickettsia* (typhus, fièvre des montagnes rocheuses), des Bactéries (anthrax, choléra, peste etc...) appartenant à des souches résistantes aux vaccins et antibiotiques connus ; la charge d'un bombardier (10 t d'agent biologique) peut contaminer 10 000 km<sup>2</sup> avec morbidité de 50 % de la population. L'action bactériologique est donc plus générale que celle de la bombe atomique : une bombe atomique d'une mégatonne transportée par un bombardier peut contaminer 300 km<sup>2</sup> avec mort de 90 % de la population.

### 2. La guerre atomique.

Il y a deux types d'armes nucléaires ; les armes tactiques destinées à appuyer des opérations militaires ont une puissance moyenne de 10 à 1 000 kilotonnes, (c'est-à-dire de la valeur de la bombe d'Hiroshima qui, en 1945, tua 100 000 personnes, à 100 fois cette valeur) ; les armes stratégiques, fusées ou avions, servant à attaquer des objectifs situés à longue distance, ont une puissance atteignant 25 Mt (YORK, 1975).

Les effets de l'explosion d'une bombe atomique sont très nombreux, surtout si la bombe éclate en l'air ; une énergie correspondant à environ  $20 \cdot 10^{12}$  kcal/Mt est libérée, et la température est portée à des millions de degrés ; le « *blast* » rase les

bâtiments et les arbres, et tue les personnes par projection d'objets détachés, en les projetant sur des objets fixes ou en les écrasant sous les décombres des immeubles ; la radiation thermique vaporise, calcine ou tout au moins rend aveugles celles proches du lieu d'explosion, elle met le feu aux forêts, aux champs et aux structures inflammables ; la radiation nucléaire prompte (débris radioactifs) tue de sa manière propre ; la radiation nucléaire différée (retombées) s'étale sur de grandes distances (ellipse allongée dans la direction des vents dominants), tuant jusqu'à des distances de centaines de kilomètres et y causant des morts prématurées par leucémie et autres formes de cancer ( $\pm 1\ 000$  morts pour 1 bombe de 1 Mt).

Selon YORK, dans les grandes cités d'Europe occidentale, une bombe de 1 Mt peut tuer 1 million de personnes, certaines étant *sur-tuées*, tuées par plusieurs causes à la fois.

### 3. Guerre à l'environnement.

Un nouvel aspect de la guerre est celui qui est mené à l'environnement ; au Vietnam furent utilisés des herbicides défoliants (écocides), destinés à détruire le couvert forestier et limiter ainsi les mouvements des guerillas, et à détruire les récoltes, source d'alimentation des troupes ennemies.

Les défoliants utilisés furent l'*agent orange* (2,4-D) et l'*agent blanc* (picloram) défoliant les Dicotylédones et tuant les arbres, l'*agent bleu* (acide cacodylique à base d'Arsenic, tuant le Riz, et première arme utilisée pour causer la famine).

WESTING (1975) a décrit les conséquences désastreuses de l'action de ces biocides sur les écosystèmes naturels. La trouvaille la plus perverse des ingénieurs militaires pendant la guerre du Vietnam fut le nettoyage des paysages et la destruction des sols par érosion provoquée ; des tracteurs mammoths équipés de tronçonneuses extrêmement puissantes (« charrues de ROME », Rome ploughs) et agissant par groupes de trente pouvaient « liquider » en un jour 40 ha de forêt ou 160 ha de jungle ; ainsi traité, le sol s'érodant perd ses richesses, et donne lieu, petit à petit, à une végétation inutilisable de savane nue à *Imperata cylindrica*.

## 3. Pollutions génétiques. L'ADN recombinant.

1. Il y a encore plus grave : dans la population des hommes comme dans toute population d'êtres vivants, se produisent des mutations spontanées (environ 20 % des nouveau-nés reçoivent un gène mutant), dont la

plupart sont délétères, c'est-à-dire ont des effets nocifs sur l'organisme ; mais il est possible que cette pression de mutation s'accroisse sous l'action de radiations ou d'agents chimiques de plus en plus abondants dans une

biosphère de plus en plus polluée ; la grande quantité de médicaments très actifs ingérés annuellement est d'ailleurs peut-être plus dangereuse encore que les radiations et pollutions. Jadis, une dégradation génétique de l'humanité a pu être évitée par la sélection naturelle qui, avantageant les mieux doués, faisait mourir les dégénérés avant qu'ils ne soient en âge de se reproduire ; les progrès de la médecine et de l'hygiène permettent paradoxalement aujourd'hui que des gènes délétères s'introduisent de plus en plus nombreux dans le pool génétique de l'espèce humaine : celle-ci est donc menacée de dégénérescence, et certains pessimistes envisagent une société future déprimante, où les bien-portants utiliseraient toute leur énergie à soigner les malades et les tarés.

En fait, l'inventaire génétique des populations, la consultation eugénique obligatoire, la stérilisation des tarés, complétée par l'insémination artificielle, etc... sont des solutions si révolutionnaires qu'elles exigent que le public en soit éduqué à tous les niveaux et dans toutes les classes sociales. Cependant, dès 1939, d'éminents biologistes anglo-saxons, MULLER, HALDANE, NEEDHAM, etc... prenaient parti, dans un « Manifeste des Généticiens » pour une sélection eugénique consciente et dirigée, capable non seulement de prévenir la dégradation génétique de l'espèce humaine, mais aussi d'améliorer le niveau génétique de l'homme, en un nombre relativement faible de générations :

« Il sera regardé comme un honneur et comme un privilège, sinon comme un devoir, pour une mère, de procréer les meilleurs enfants possibles, tant par leur éducation que par leur capital génétique, même si ce dernier point implique un contrôle artificiel — quoique toujours volontaire — de la procréation.

« Avant que les peuples ou les États qui sont censés les représenter, puissent soumettre leur reproduction à une politique rationnelle, il faudrait que la connaissance des problèmes biologiques eût été très largement répandue, et que cette vérité soit universellement reconnue, que l'hérédité et le milieu tout ensemble constituent les facteurs dominants et décisifs du bien-être humain, facteurs qui peuvent tous

deux être contrôlés par l'Homme, pour progresser d'une façon illimitée et interdépendante ».

2. Un autre danger de pollution génétique menaçant les populations humaines vient de la recherche scientifique elle-même, de ce que l'on appelle l'ingénierie génétique (« ADN recombinant »).

Il s'agit de manipulations consistant à introduire certains gènes étrangers dans une Bactérie (généralement appartenant à la souche inoffensive K12 du Colibacille *Escherichia Coli*) et à changer ainsi son hérédité et de là ses propriétés ; notamment, l'*E. Coli* ainsi traité élabore et sécrète des substances chimiques nouvelles, dont la nature est conditionnée par le gène introduit.

L'introduction se fait par un vecteur, *plasmide* ou phage, fragment d'ADN auquel le gène étranger peut être incorporé par une *enzyme de restriction*.

Pour de ROSNAY, cette *domestication des microbes* et des enzymes sera la base principale des industries du XXI<sup>e</sup> siècle.

On comprend dès aujourd'hui, l'engouement des industries pharmaceutiques et agricoles pour l'ingénierie génétique : production massive, par des Bactéries, d'antibiotiques ou d'interféron antiviral, de protéines animales (soie, aliments pour bétail), de protéines humaines (hormones, vaccins), de biocombustibles liquides ou gazeux ; fixation de l'azote de l'air par des Bactéries associées aux racines des Graminées, voire par les cellules des Graminées elles-mêmes, etc...

Mais on comprend aussi l'immense danger de manipulations génétiques non contrôlées : on pourrait créer, involontairement (ou hélas aussi volontairement) des races nouvelles de Bactéries pathogènes pour l'homme, qui, s'échappant des laboratoires, pourraient développer dans les populations locales, voire dans la population mondiale, des épidémies catastrophiques de maladies nouvelles (y compris cancers), contre lesquelles on ne pourrait pas se protéger ; il ne faut pas oublier qu'*E. Coli* est un des constituants fondamentaux de la faune intestinale de l'homme, chez lequel il se multiplie normalement de manière abondante.

## 4. Avenir de l'homme. Humanisme et écologie.

(SAINT MARC, 19-1978 ; DE ROSNAY, 1975). La noosphère.

### 1. Régulation de la croissance économique. Le Club de Rome.

Il faut assurer la qualité de la vie et le bien-être de tous. Jusqu'ici, on a considéré que le progrès et le développement (croissance économique) concourent à l'amélioration de la vie des hommes par une augmen-

tation progressive des *biens* et *services* mis à leur disposition.

Cette augmentation s'obtient par une interaction toujours meilleure des matières premières, du travail, du capital accumulé et d'une technologie progressive ; mais ceci a conduit au bien-être des uns et à l'exploitation des autres. Ce pourquoi on a vu, au

cours des siècles, s'ajouter un facteur social ayant pour but le bonheur du plus grand nombre.

Aujourd'hui, au concept de développement s'ajoute une dimension nouvelle : les rapports entre l'homme et son environnement. Cela signifie qu'avec le développement de la science, de l'« engineering » et de la technologie, l'homme est, paradoxalement, entré dans une période difficile. La croissance économique des pays développés est exponentielle comme celle de la population des hommes. Les vivres (ressources renouvelables) ne suivent pas, et les ressources non renouvelables s'épuisent.

Une équipe de chercheurs du M.I.T. (Massachusetts Institute of Technology), dirigée par DENNIS MEADOWS, a étudié sur ordinateur sous l'impulsion et avec l'aide matérielle du Club de Rome les conséquences de l'interaction d'une croissance exponentielle continue de la population des hommes, de l'industrialisation, de la pollution, de la consommation des ressources naturelles *non renouvelables*, le tout combiné à une certaine stagnation de la production de vivres (1971).

La conclusion, retentissante (fig. 6.15), est qu'un tel système dynamique n'en a que pour 50 ans encore avant d'entrer dans une période où il sera de moins en moins capable de fonctionner, et où les pires calamités risquent de s'abattre sur l'humanité toute entière (l'enfer promis est déjà là, dans certains endroits de la terre, comme Calcutta).

La solution proposée par l'ordinateur après simulations diverses, est l'arrêt de la croissance exponentielle par une politique de stabilisation de la population (croissance zéro) et du capital (égalisation des taux d'investissements et de dépréciation) ; cette politique doit s'accompagner de mesures techniques comprenant : le recyclage des ressources naturelles, la lutte anti-pollutions, l'accroissement de la durée de vie de toutes les formes de capital (lutte contre la camelotte), la lutte anti-érosive. De plus la production des denrées alimentaires et les services doivent l'emporter sur la production industrielle.

C'est véritablement le « **halte à la croissance** », (ZG = zerogrowth), qui postule des mesures si sévères que beaucoup refusent de l'admettre et critiquent la façon dont furent élaborées les conclusions des chercheurs du M.I.T. qui n'ont pas tenu compte des possibilités technologiques futures révolutionnaires, comme par exemple le développement d'une énergie atomique non polluante (fusion). On est aujourd'hui « zégiste » ou « anti-zégiste ».

Le rapport du M.I.T. ne fait que préciser les craintes exprimées par les naturalistes, qui sont rejoints par des hommes de tous les azimuts de la science, des arts, voire de la politique ; S. MANSHOLT 1972, auteur d'un plan agricole célèbre (voir p. 285), se basant sur le rapport du M.I.T., propose, pour

sauver l'Europe, des solutions qu'il place dans les concepts dramatiques d'un futur où il faudra *réduire la population des hommes dans une société qui ne pourra plus être axée sur la croissance des biens matériels*, mais où les conditions suivantes devront être remplies :

1. Une priorité de la production alimentaire, en investissant aussi dans les produits agricoles réputés « non rentables ».
2. Une forte réduction de la consommation de biens matériels par habitant, compensée par l'extension des biens corporels ou immatériels (prévoyance sociale, épanouissement intellectuel, organisation des loisirs et des activités récréatives, etc.).
3. La prolongation notable de la durée de vie de tous les biens d'équipement, en prévenant le gaspillage et en évitant la production de biens « non essentiels ».
4. La lutte contre la pollution et l'épuisement des matières premières, par la réorientation des investissements vers le recyclage et les mesures anti-pollutions.

Tenant compte des critiques adressées à MEADOWS et à la croissance économique zéro, le Club de Rome est aujourd'hui partisan d'une *croissance organique différenciée*, correspondant à l'originalité des diverses régions du globe ; MESAROVIC et PESTEL sont arrivés à des propositions d'actions globales qu'ils considèrent comme le dernier recours. La globalisation des problèmes doit déboucher sur la création d'un nouvel ordre international (TINBERGEN *et al.*, 3<sup>e</sup> rapport du Club de Rome), où la diversité conservée des grandes régions du globe serait la base d'une universalité fondée sur la paix, la défense des droits de l'homme, l'égalité des chances, le développement scientifique et technique, la conservation de la Nature et des ressources naturelles, la gestion en commun des Océans et de l'atmosphère, etc... (M'BOW, 1977). Un quatrième rapport du club de Rome (GABOR et COLOMBO, 1977) montre que si les ressources de la biosphère sont encore suffisantes, elles doivent être gérées avec parcimonie, sagesse et perspicacité.

## 2. Pour une nouvelle croissance humaniste et écologiste.

1. Il semble bien que la société des hommes soit arrivée à un tournant important de son histoire : après l'économie de survie des sociétés primitives et l'économie de croissance de la société industrielle, on s'oriente vers l'économie d'équilibre de la société post-industrielle ou *écosociété* (de ROSNAY, 1975).

Cette économie d'équilibre, stationnaire comme l'équilibre contrôlé d'un écosystème naturel, n'implique en aucune façon une croissance zéro, mais une croissance régulée au sens cybernétique du terme, de

manière à servir à la fois les besoins humains, l'évolution du système social et une politique de véritable coopération avec la nature.

Le but fondamental de la nouvelle société ne doit plus être la croissance économique et le profit, mais l'élévation du bien-être par la *croissance des biens immatériels* : amélioration des relations humaines, de la santé, de l'environnement, de la culture et du temps de vivre. La croissance matérialiste a été une machine à fabriquer des déchets humains ou industriels ; la nouvelle croissance sera épanouissante et économe.

La civilisation nouvelle sera centrée sur l'épanouissement de l'homme (**humanisme**) ; elle sera dès lors plus une civilisation de l'environnement (**écologisme**) qu'une civilisation des objets ; non seulement de l'« avoir », mais de l'« être » (de ROSNAY, 1976, SAINT-MARC, 1978).

Comme établi par MESAROVIC et PESTEL, ce renouveau ne pourra se faire que dans le cadre d'un *nouvel ordre économique mondial* et d'un *système global de répartition des ressources*.

La conversion écologique de l'économie implique une croissance organique différenciée selon les régions, un *écodéveloppement* basé sur la connaissance du milieu et de ses possibilités.

De nombreuses innovations se présentent que nous ne pouvons guère qu'énumérer dans ce qui suit.

1) Nouvelle politique économique par la *lutte contre le gaspillage* (GRUSON, 1978, GARAUDY, 1979), sans oublier le gaspillage de la matière grise des cerveaux ; recyclage des déchets.

2) *Utilisation plus rationnelle des ressources naturelles renouvelables* (énergie solaire, sols, eau, biomasses) comme sources d'alimentation, d'énergie, de matériaux et de matières premières.

3) *Gestion humaniste de la société* dans le but de développer en quantité et qualité les biens immatériels. L'utilité de l'inutile.

4) *Prévention des nuisances* plutôt que de s'attaquer à leurs effets ; il est plus épanouissant (et plus économique !) d'écarter la souffrance que de la subir et de la traiter (« mieux vaut prévenir que guérir ! »).

5) *Reconnaissance de la recherche scientifique et de la technologie* en tant que richesses fondamentales aussi importantes que les matières premières ou le fruit du travail. Limitation des naissances et participation des personnes âgées à la vie sociale.

6) *Développement de l'informatique* (miniaturisation et décentralisation) et *explosion des télécommunications* : l'ordinateur assistant intellectuel de l'homme.

2. Des économistes et sociologues de plus en plus nombreux s'élèvent contre la notion de PNB utilisée comme mesure de la croissance économique : on n'y tient pas compte d'actions non quantifiables,

comme celles de la femme au foyer (on tient compte du travail de l'assistante sociale à la crèche ou à l'hospice) ; on additionne aux valeurs de la production les coûts des nuisances qui en résultent, au lieu de les déduire ; par exemple, addition aux coûts d'une production industrielle de ceux de la lutte antipollution et de ceux des soins de santé rendus nécessaires par la pollution ; addition du coût des accidents de la route à celui de la production des automobiles, etc...

Il y a aussi le refus de reconnaître une valeur économique aux biens immatériels ; comment chiffrer par exemple la valeur de beaux paysages, pour les générations futures. On ne se préoccupe guère de la valeur de l'air pur, de l'eau pure et de la verdure chlorophyllienne.

LATTÈS (1973) a fait le procès du PNB et a souligné l'impérieuse nécessité d'une croissance multidimensionnelle : développement économique, social, humain et culturel ; MANSHOLT, puis TINBERGEN ont proposé d'abandonner le concept de Produit National Brut par celui de Bonheur National Brut. BOULDING a, dans de nombreux travaux, insisté sur le parallélisme étroit qui existe entre l'économie et l'écologie ; qu'il nous suffise de rappeler la différence entre PB, productivité brute, et PNE, productivité nette de l'écosystème, pour que l'on comprenne la différence entre PNB, produit national brut et BNB, bonheur national brut.

3. Aujourd'hui, la planète Terre devient de plus en plus écologiquement, économiquement et politiquement, un vaisseau spatial, dont Barbara WARD et DUBOS (1972) ont décrit toutes les facettes : « Nous n'avons qu'une terre ; tous sont concernés ! ». Le temps n'est plus où la terre était peu peuplée, et où la ruée sur les terres nouvellement découvertes s'accompagna trop souvent d'une *économie de Cow boy* (liée à des réservoirs, soi-disant infinis et inépuisables), épuisant, érodant, salinisant et désertifiant des surfaces énormes.

Tout revient au problème de transformer l'économie de Cow-boy de la planète en une *économie de vaisseau spatial*, à recyclage constant et rapide. Dans son admirable livre sur la « qualité humaine », PECCEI (1976) pense que la seule solution est de *changer l'homme* et il élabore tout un programme, nécessitant un nombre énorme de recherches (*six missions pour l'humanité*), tant l'ignorance est grande. L'espoir, et il existe, est un rapprochement plus étroit des chercheurs de toutes les nations ; encore faut-il qu'ils soient compris et aidés par les gouvernants ; que ceux-ci soient convaincus que l'avenir de la planète dépend plus que jamais du développement de la recherche scientifique et de la technologie, partiellement transposées à l'échelon des régions et sous-régions ; par l'intermédiaire de l'écologie, de l'agronomie, le slogan devrait être : de la Science régionale à la Science universelle.

### 3. Aménagement du niveau et du cadre de vie. La qualité de la vie.

#### 1) Niveau et cadre de vie

Selon les conceptions de Philippe SAINT-MARC (1971), la société occidentale de demain devra choisir entre une économie de possession ou une économie d'épanouissement, entre la recherche d'un plus qui augmente les gains ou d'un mieux qui améliore le cadre social et physique de la vie.

Le bien-être ne peut plus tendre essentiellement à la hausse du niveau de vie (conquête de biens matériels sans cesse plus abondants et perfectionnés), mais il doit aussi viser avant tout à accroître rapidement les biens immatériels :

a) *conditions de vie (mode de vie)* exprimant l'environnement social (S) ;

b) *milieu de vie* traduisant l'environnement physique (M). Le *niveau de vie* (NV) exprime l'ensemble facilement chiffrable des moyens financiers d'existence : il y a des pauvres et des riches. Centré essentiellement sur les richesses matérielles, sur l'avoir, il ignore les biens immatériels, richesses véritables difficiles à chiffrer, et qui rassemblent les satisfactions que l'homme peut tirer de son existence et que lui procure son environnement : satisfactions provenant des conditions de vie (S) qui expriment l'environnement social (travail, santé, rythme de la vie quotidienne, sécurité et culture) et du milieu de vie (M) (air pur ou pollué, espaces verts ou béton, silence ou bruit, etc.).

D'où l'équation de la qualité de la vie (SAINT-MARC, 1971) : le bien-être B, ou encore le « bonheur », ou la *qualité de la vie* = niveau de vie + conditions de vie + milieu de vie ( $QV = NV + S + M$ ).

D'une manière générale, on considère que conditions de vie et milieu de vie constituent le *cadre de vie* (CV) (Premières rencontres européennes du cadre de vie, 1977). La formule devient :  $QV = NV + CV$ .

#### 2) Aménagement du niveau et du mode de vie

La croissance organique se donnera pour but d'éliminer la pauvreté et le chômage ; l'augmentation du niveau de vie résultera surtout de la réduction des gaspillages de tous types, du développement de l'agriculture et de la biologie vers une industrie rénovée (ecoengineering, bioengineering).

Le plein emploi doit venir d'une revalorisation de l'homme, dans le cadre d'une conversion de l'économie dans un sens plus écologique.

Cette relance écologique de l'économie implique l'adaptation du travail aux besoins réels de la population ; la consommation d'énergie doit être réduite aux besoins terminaux.

La préférence donnée au travail par rapport au capital doit s'accompagner de la réduction de la durée du temps de travail, réduction prévue par FOURASTIÉ dès 1965 ; mais de grandes quantités de travail nouveau doivent être créées en fonction de la *civilisation des loisirs*.

#### 3) Pour une biomédecine de l'environnement (DUBOS, 1966).

La médecine n'a pas dit son dernier mot en ce qui concerne le futur de l'homme. Nous renvoyons le lecteur à l'admirable ouvrage « Man and his future », publié par CIBA en 1963, et auquel prirent part des biologistes aussi célèbres que CRICK, HALDANE, HUXLEY, KOPROWSKI, LEDERBERG, MEDAWAR, MULLER, PINCUS, PIRIE, SZENT-GYORGI, etc...

La médecine moléculaire (CHAPPON et num. al., 1970) est en plein développement, et nous avons dit un mot du « génie génétique ». L'utilisation de prothèses, remplaçant divers membres et organes, cœur compris, se perfectionne de jour en jour.

Cependant, dans notre monde moderne, la contribution de la science au bien-être de l'humanité et plus particulièrement à l'avenir de l'homme restera très limitée tant qu'un effort systématique n'aura pas été entrepris pour l'étude rationnelle et cohérente des effets biologiques, génotypiques ou phénotypiques, des facteurs de l'environnement sur les processus vitaux. (80 % des cancers) : mauvaise alimentation, aliments toxiques, pollutions de tout type, stress psychologique face à l'accélération de la vie, au gigantisme des entreprises et des cités, etc. Il convient donc d'organiser dans les détails une médecine préventive, une biomédecine de l'environnement (DUBOS, 1966). Il convient aussi de reconsidérer les drogues d'origine biologique face aux médicaments de synthèse chimique.

D'où la nécessité d'une biomédecine de l'environnement (DUBOS), qui commence seulement à se développer. En dehors de l'adaptabilité des populations humaines à leur environnement, elle pourrait développer les thèmes de recherches suivants :

- a) Effets durables des influences précoces exercées sur l'organisme pendant les époques formatives de son développement.
- b) Effets à retardements et indirects des polluants.
- c) Conséquences d'une exposition aux substances potentiellement nocives (seuils critiques), aux stimuli nerveux constants d'une civilisation urbaine et industrielle.
- d) Effets des nouvelles forces de l'environnement auxquelles l'homme n'a pas eu l'occasion de s'adapter génétiquement lors de son passé évolutif.
- e) Effets des conditions de vie dans les habitations sur le développement des organes des sens et des différents processus physiologiques.

Sans entrer dans trop de détails techniques, remarquons encore que dans une société future rénovée, la médecine préventive (voir ci-dessous) et l'organisation de la santé auront un rôle considérable à jouer. L'alimentation traditionnelle des hommes devra dans bien des cas être changée, en fonction des méfaits qu'elle peut provoquer.

#### 4) Aménagement de l'espace. Socialisation de la Nature. Le cadre de la vie quotidienne. Études d'impact

**1. Le milieu de vie.** Le milieu de vie, qui se compose du climat, du sol, de l'eau et de la végétation apporte à l'homme trois grands types de richesses immatérielles :

- biologiques (santé, détente) ;
- esthétiques (beauté) ;
- scientifiques (enseignement, éducation, curiosité et recherche scientifiques).

C'est surtout ici qu'il convient de lutter contre l'esprit du nomade, « contre le nomade moderne, l'aventurier économique de notre temps, qui tient le monde pour une proie à lui seul destinée, et qui ravage non seulement les ressources que porte la surface de la terre, mais celles que recèlent ses profondeurs, et qui les épuise sans mesure ni précaution, dans une espèce de délire de consommation qui correspond trait pour trait à la mentalité du nomade gaspilleur et prodigue, soucieux seulement d'une espèce d'affirmation mystique de sa puissance et de sa grandeur » (ABEL). Il faut interpréter de la sorte la destruction des paysages historiques ou naturels par des immeubles-tours ou de grands barrages inutiles.

Dans le cadre d'une socialisation de la Nature, défendue par SAINT-MARC (1971), l'aménagement du territoire doit être basé sur les principes suivants, qui sont le programme d'une morale moderne.

dédensifier	au lieu de	concentrer
ruraliser	au lieu de	urbaniser
démocratiser	au lieu de	privilegier
végétaliser	au lieu de	minéraliser
embellir	au lieu de	banaliser
épanouir	au lieu de	enrichir.

Pas de socialisation de la nature sans une politique foncière d'intérêt collectif interdisant les spéculations foncières. Tout état moderne devrait disposer d'un *service public de la propriété du sol*, assurant la solidarité des propriétaires et des non-propriétaires, pour empêcher les contradictions d'une civilisation qui accroît sans cesse le temps des loisirs tout en raréfiant sans cesse l'espace collectif : « Le loisir va tuer le loisir, s'il n'a plus de lieux où s'exercer » (SAINT-MARC).

**2. Les problèmes d'environnement et de qualité de la vie dans la ville.** Dans l'écosystème urbs tous les problèmes de la vie des hommes sont liés, problèmes

qu'en suivant S. MOUREAUX (1975) on peut résumer comme suit :

- la cité est un lieu d'*habitat* et de *travail* ;
- elle est un *milieu de vie*, un *milieu de rencontre*, de *délassement* et de *loisirs* ;
- elle a une *personnalité* et une *histoire* qui lui donnent une identité et une permanence ; elle a une *couleur* et une *esthétique* ; elle doit être belle sans être un « objet de vitrine », ce qui la priverait de son *caractère vivant* qui est primordial ;
- elle comporte un *réseau routier* et de *transports en commun*, et des *zones de stationnement* qui imposent des choix, une politique et une volonté de l'exécuter ;
- elle est la *plaque tournante* de la région qui l'entoure, et dès lors un *répartiteur obligé des divers modes de communication*.

**3. Le principe d'une concentration de l'habitat en milieu rural** (surtout résidences secondaires et villages de vacances) s'oppose quelque peu à certaines propositions de SAINT-MARC. Il y a la nécessité impérieuse de conserver au maximum les terres agricoles et les surfaces boisées, aussi bien pour des raisons alimentaires qu'industrielles ou de délassement ; de grands espaces non construits constituent une *terre sécurisante* (SAINT-MARC, 1977), nécessaire à l'équilibre psycho-physique de l'homme.

Les principes d'un urbanisme écologique, jadis défendus par LE CORBUSIER, ont été largement développés plus récemment par DOXIADIS (1977) dans sa recherche d'une interpénétration nécessaire de l'écologie et de l'ékistique.

**4. L'étude d'impact sur l'environnement.** Dans divers pays, on s'efforce de mettre au point, des lois ou règlements soumettant à une *étude d'impact* préalable l'approbation, par les autorités responsables, de projets publics ou privés d'aménagement ou de grands travaux.

Nous pouvons prendre comme exemple « l'Étude d'impact sur l'environnement », prévue en France par l'article 2 de la loi relative à la protection de la Nature (Ministère de la Culture et de l'Environnement, 1977). L'étude a pour objet d'étudier, de manière systématique et formalisée, les conséquences d'un projet sur le paysage, les milieux naturels, l'air, le sol, l'eau, la faune et la flore, ainsi que sur les populations concernées ;

- une analyse de l'état initial du site,
- une analyse des effets du projet sur l'environnement,
- un exposé des raisons pour lesquelles le projet a été choisi de préférence à d'autres,
- les mesures envisagées pour supprimer, réduire ou compenser les conséquences dommageables du projet sur l'environnement.

L'étude d'impact doit être réalisée par le maître d'ouvrage, public ou privé, et soumise à enquête publique, de manière à développer la participation du public aux décisions.

### 5) Aménagement du temps. Les rythmes de la vie quotidienne. Le temps retrouvé

La société nouvelle aura à se préoccuper :

- de l'aménagement des vacances en fonction des périodes de fermeture des entreprises et des rythmes scolaires ; il faudra arriver à un étalement des vacances sur les périodes les plus longues possibles ;
- l'aménagement du travail, pour permettre un maximum de loisirs journaliers en vie urbaine et de loisirs de fin de semaine à la campagne, à la mer ou à la montagne ;
- l'aménagement du temps de retraite (qui peut être une consécration de la compétence et de l'expérience acquises pendant la vie active).

### 6) Les relations humaines. L'animation de la vie sociale

L'homme a besoin de vivre en société, tout en maintenant sa bulle individuelle protectrice. Sinon il risque de sombrer dans l'ennui, le désespoir et l'angoisse. Il doit pouvoir participer à l'organisation du quartier qu'il habite, de l'entreprise où il travaille.

On pourrait longuement parler des groupes d'amis, des associations et sociétés, des comités de quartier, des mouvements régionalistes, des syndicats et partis politiques. La place nous manque. Mais toute cette animation de la vie sociale a, sans conteste, de très nombreux rapports avec l'organisation de l'environnement.

Un des problèmes essentiels de la société nouvelle serait de régler d'une façon harmonieuse et constructive les rapports ville-campagne qui laissent fort à désirer.

## 5. Maintien d'une population humaine optimale.

### 1. Pour une population optimale.

#### 1) La croissance zéro de la population des hommes (CPZ)

La population des hommes est limitée par la surface de la terre. Cette inextensibilité des zones habitables et cultivables est aujourd'hui la principale résistance de l'environnement à une expression sans limite du potentiel biotique de l'espèce humaine. Chaque année il y a sur la terre 72 millions d'hommes en plus. A l'actuel taux de croissance de 2 %, la population du globe doublerait tous les 37 ans. Elle serait de

4 milliards en 1975
5 milliards en 1986
6 milliards en 1995
7 milliards en 2006
30 milliards en 2050

Sur les 7 milliards de l'an 2000, la population du tiers monde serait de 4,7 milliards, soit 67 %.

Face à cette explosion démographique, le support écologique de la population des hommes est triplement limité : espace habitable, nourriture, ressources naturelles. Cependant, pour certains fervents de la technologie, la seule ressource non renouvelable, c'est l'espace ; les vraies ressources de base sont la connaissance et l'imagination et l'inépuisable habileté

des hommes (NOTESTEIN, 1970) ; les ressources « dites » non renouvelables dépendent de la civilisation du moment : âge du fer, du charbon, du pétrole, de l'uranium, de l'aluminium, du deutérium, etc.

Quoi qu'il en soit, personne ne nie que la population des hommes doit inévitablement tendre vers une **croissance zéro** (CPZ) aboutissant à une population maximale ; le problème est : quand et comment.

La CPZ sera-t-elle obtenue par la Nature (peste et famine, maladie et inanition) ou par l'homme, et dans ce cas par des moyens peu rationnels et indésirables (guerre, cannibalisme, homosexualité) ou par des moyens étudiés et raisonnés (contrôle de la conception, contrôle des naissances, contrôle de la population) ?

#### 2) Population maximale ou optimale (EHRlich, 1970)

A l'utopie d'une **population maximale** dont les efforts tendraient essentiellement à la survivance, et où les gens seraient nécessairement mal nourris et promiscus, et de là fort malheureux et en conflits constants, on peut opposer l'idée d'une **population optimale**, qui ajouterait aux contraintes biologiques des idéaux psychosociaux et culturels.

C'est-à-dire que le vrai problème mêle inextricablement la *qualité de la vie humaine* à la *quantité des humains*.

Comment déterminer un *optimum de population*, qui, nécessairement sera *différent de région à région* mais qui devra aboutir à une CPZ ; l'*optimisation de la qualité de vie* doit se baser sur la *diversité* : chaque homme est unique et a ses propres besoins. Ainsi, la dimension de la population doit permettre un continuum de densité, depuis des cités très peuplées jusqu'à la totale solitude ; chaque individu doit pouvoir s'établir au niveau de densité qui est pour lui la plus confortable ; des réglementations très strictes doivent empêcher des changements importants de densité dans des aires définies.

La densité optimale doit donc permettre des activités culturelles et sociales qui peuvent nécessiter la mise en réserve d'espaces étendus. Elle se situe bien en dessous du maximum correspondant à la « densité de subsistance de base ».

La dimension optimale d'une population va, d'autre part, se modifier dans le temps en fonction de l'évolution technologique et culturelle. Il y a donc un côté dynamique très important au problème. Un autre principe est que les couples qui procréent des enfants ne doivent pas seulement tenir compte de leurs désirs personnels, mais du bien-être futur de ces enfants, prévu en fonction du milieu physique et social où ils seront amenés à vivre, c'est-à-dire en fonction des besoins de la société. Ainsi, l'idéal d'une population optimale va bien plus loin qu'éviter les naissances non désirées.

Le monde a déjà beaucoup de ses régions surpeuplées, et cependant, il faut se rendre à l'évidence que sa population augmente encore. Le **contrôle de la population**, par la prévention de la conception et des naissances, ne pourra se faire que par un changement fondamental de l'attitude actuelle, laquelle a été sélectionnée par des millénaires d'évolution biologique et culturelle.

## 2. Démographie et expansion économique

Le taux d'accroissement de la population humaine varie en fonction inverse du degré de développement économique (fig. 9.2). Aujourd'hui, ce taux d'accroissement n'est que de 0,5 à 1 % dans les pays développés, alors qu'il est de 2 à 3 % dans les pays sous-développés, chez lesquels les moins de 15 ans forment de 40 à 45 % de la population.

En fait, le taux d'accroissement diminue progressivement en même temps qu'augmente le taux de développement, jusqu'à un seuil de 2 % ; ensuite, on observe une augmentation brutale du développement, pour des taux d'accroissement de population inférieurs à 2 %.

C'est pourquoi de nombreux sociologues et économistes pensent que la solution au problème de la surpopulation du globe est le développement économique des pays sous-développés : passage d'une agriculture de subsistance à une agriculture moderne et à une industrialisation poussée.

Mais on se trouve dans un cercle vicieux : il est impossible d'économiser et de rassembler l'argent nécessaire à la modernisation de l'économie (investissements industriels, transports, éducation, santé), si cet argent doit servir à couvrir les frais d'une augmentation rapide de la population ; le revenu par tête d'habitant n'augmente pas, alors même que le revenu national brut augmente. Nous l'avons vu à propos du plan de la F.A.O. : il faut que la progression économique s'accompagne d'une régression de la natalité.

Pour rompre le cercle vicieux, il semble nécessaire :

1. Qu'une solidarité joue entre pays sous-développés et pays développés, qui permettent à ces derniers de *financer* les investissements, et de  *pallier aux famines* périodiques qui peuvent se produire lors de catastrophes ou d'intempéries.
2. Qu'une politique efficace de contrôle des naissances soit mise sur pied par les pays sous-développés.
3. Que l'enseignement y soit considérablement développé, de manière que les hommes soient qualifiés pour les tâches qu'on attend d'eux dans une société développée.

La politique de solidarité comporte la lutte contre la faim du tiers-monde par les *excédents agricoles* des pays développés. On a beaucoup exagéré l'importance de ces excédents : souvent, ils ne permettent de nourrir que quelques millions d'hommes ; cependant, la solidarité voudrait que les pays développés produisent plus d'excédents : les écosystèmes tempérés sont beaucoup plus productifs que ceux des régions tropicales ou semi-arides à saison sèche très défavorable.

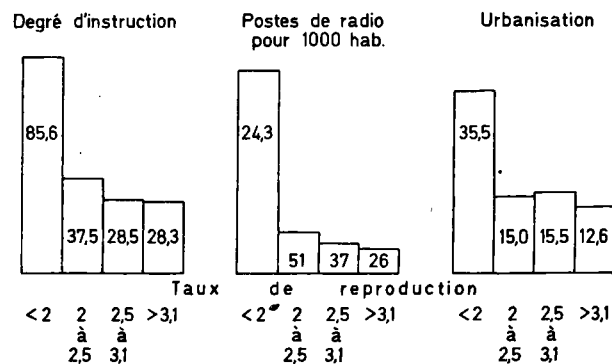


Fig. 9.2 Expansion économique et démographie (d'après Sauvy, 1963). (Pour explications, voir texte.)



La solidarité financière voudrait, pour que soit débloquée l'économie des pays sous-développés, que leur soit réservé 3 % du revenu des pays développés, lesquels utilisent 7 % de ce revenu à l'armement et aux dépenses militaires. Or, alors que 1 % a été promis, c'est en moyenne 0,8 % de leur revenu que les pays développés consacrent aux pays sous-développés.

Cependant, il ne s'agit pas d'un cadeau : du temps de leur colonisation, les pays du tiers-monde ont fourni à bon marché aux pays développés beaucoup des matières premières nécessaires à leur développement. Ce serait seulement un échange de bons procédés. Toujours est-il que depuis les débuts de la révolution industrielle (1820), la production d'énergie et de métaux dans les pays développés a augmenté chaque année de 4 %. Actuellement, 30 % des hommes consomment 90 % de l'énergie et des ressources de la production minière de la planète. Pour que tous les hommes soient impliqués, il faut tripler cette consommation ; avec tous les investissements nécessaires, on a calculé que la production des ressources naturelles dans le monde serait multipliée par 20. Les ressources les plus abondantes (charbon, lignite, pétrole, gaz naturel) seraient épuisées en 127 ans, les autres avant l'an 2000. Mais on tombe alors sur le « halte à la croissance » (p. 334) ou sur les solutions de remplacement utilisant une énergie atomique très coûteuse (voir p. 241).

Une autre forme de solidarité est l'aide technique, surtout celle à l'enseignement. L'accumulation du savoir nécessite énormément d'écoles, des centaines de milliers d'instructeurs. **L'homme instruit est le principal facteur de production** ; et il faut de nombreuses années pour produire un homme qualifié qui sache par exemple cultiver les céréales miracles, et utiliser les insecticides et pesticides. Mais il convient que les hommes qualifiés participent à la création de richesses et non à une inondation dévastatrice d'intellectuels chômeurs. Il ne faut pas perdre de vue que *l'adjonction d'hommes hautement qualifiés assure des emplois à un plus grand nombre d'autres.*

Une fois le retard économique des pays sous-développés rattrapé, il convient que l'humanité toute entière adopte une sage politique qui la conduise à proportionner sa croissance à ses revenus. C'est-à-dire que, tout aussi bien dans les pays développés (pour des raisons d'encombrement de l'espace et de diminution des ressources naturelles) que dans les pays sous-développés (pour des raisons économiques), le contrôle des naissances doit être installé au plus tôt.

### 3. Techniques de la prévention des naissances

Les anciens Grecs pratiquaient déjà le contrôle des naissances à la fois par leur système social (mariage

hétérosexuel découragé, encouragement aux relations homosexuelles chez les hommes, infanticide) et la contraception.

L'infanticide et l'avortement, d'ailleurs généralement cachés, furent de tous temps les moyens les plus efficaces de contrôler les naissances ; mais il convient de dire que, souvent, les naissances non désirées étaient celles d'enfants conçus en dehors du mariage, et que le but n'était pas de limiter la population des hommes ; cependant, ce sont là les causes principales d'une limitation de cette population, depuis quelques siècles, dans les pays aujourd'hui développés.

Aujourd'hui, on se trouve en présence d'un très grand nombre de techniques directes de contraception qui vont des méthodes anticonceptionnelles classiques jusqu'à divers types de pilules supprimant l'ovulation chez les femmes, et jusqu'à la stérilisation des hommes. Mais il faut une action indirecte qui consiste à instruire et à persuader les couples à utiliser l'une ou l'autre méthode.

### 4. Plan familial

Le plan familial a pour but primaire le bien-être de la famille ; on y insiste sur les avantages économiques et de santé d'un nombre réduit d'enfants bien espacés. Sa politique est de faire connaître les techniques du contrôle des naissances de manière que les parents n'aient que des *enfants désirés*, dont le nombre s'ajusterait à leur situation particulière.

En Europe, le nombre d'enfants désirés par famille varie de 2 à 3,3 suivant les pays (2 en Autriche, 2,8 en France, 3,1 en Italie, 3,3 en Hollande) et aux U.S.A. il est de 3,3 ; dans les pays en voie de développement, il est par contre de 3,5 à 5,5. *Il faut seulement 2,3 enfants par couple marié pour maintenir la population à une dimension constante* ; il n'est donc pas possible de stopper la croissance de la population simplement en prévenant la naissance d'enfants non désirés. En laissant aux parents la liberté d'avoir le nombre d'enfants qu'ils désirent, le plan familial se détourne du vrai problème : le nombre d'enfants nécessaires et pas plus. Mais il semble que le développement économique et les plus hauts niveaux d'éducation et d'urbanisation qui l'accompagnent, mènent à désirer moins d'enfants.

Ainsi, une transition démographique vers une limitation des naissances pourrait s'installer dans les pays en voie de développement si leur économie se développait dans un sens favorable. Dans ces pays, l'éducation peut aider à la création d'un *volontarisme* de restriction de la conception (adaptation des techniques anticonceptionnelles), basé sur la motivation que cette restriction est un impératif de l'élévation du niveau de vie, recherchée par tous.

## 5. Contrôle de la population des hommes

### 1) Généralités

Le plan familial basé sur le désir des couples, ne paraît donc pas suffire à assurer une limitation qui rejoindrait la croissance zéro. Il faut le *contrôle de la population*. C'est la réglementation consciente, par la société, d'une population qui, devenant trop dense, constitue une menace sérieuse pour l'environnement et pour l'économie.

La surpopulation de la biosphère a atteint le moment où tous les hommes sont concernés, et où la population des hommes doit être envisagée comme un tout : la surpopulation favorisée dans une région constitue une menace pour les autres.

Aucune nation n'a jusqu'ici décidé de baisser son taux d'accroissement de population à un niveau qui maintiendrait cette population constante ; peu de nations ont œuvré pour une diminution importante (Japon). Bien plus, certains pays continuent à favoriser un haut taux de naissances dans l'esprit que leur développement est lié à une population plus nombreuse, ou simplement pour renforcer leur prestige, voire pour accentuer la menace qu'ils peuvent faire peser sur leurs voisins.

Généralement, les hommes politiques ne deviennent conscients du problème que quand une catastrophe nationale survient.

En principe, personne ne meurt de surpopulation ! Quand des centaines de milliers de Bengalis sont tués par un raz-de-marée parce que les plaines maritimes très exposées sont pour eux les seuls endroits où ils peuvent s'établir dans leur pays surpeuplé, ils meurent bien entendu du raz-de-marée.

A l'exception du Japon, et de quelques populations de petites surfaces (Hong Kong, etc.), les projets de limitation des naissances ont échoué, et le frein principal est d'ordre social et religieux. Tel est le cas de l'avortement. Mais tout peut changer très vite ; il y a dans le monde plus ou moins 30.10<sup>6</sup> avortements par an, pour 120.10<sup>6</sup> naissances ; la vulgarisation des moyens anticonceptionnels, acceptés par le plus grand nombre, paraît la vraie solution.

### 2) Mesures de contrôle de la population

1. Ces mesures doivent être prises par la société, et en particulier par les gouvernements. Le plan familial, convenablement orienté, peut être un premier pas vers le contrôle de la population.

2. Mesures socio-économiques nombreuses et diverses (KINGSLEY DAVIS) ; nous n'en citons que quelques exemples :

— éduquer les jeunes couples sur les avantages des petites familles pour la société ;

- contrairement à ce qui s'est fait jusqu'ici, ajuster les impôts pour favoriser les célibataires, les femmes au travail, les petites familles ; faire des réductions d'impôts pour les 2 premiers enfants et pas de réduction pour les suivants ; pénaliser les familles nombreuses de riches ; taxer les mariages, les vêtements de luxe pour enfants, les jouets ;
- donner des primes aux filles qui se marient pour la première fois à plus de 25 ans ; qui sont mariées 5 ans sans avoir d'enfant, qui n'ont pas plus de 2 enfants à 45 ans, etc...

#### 3. Contrôle gouvernemental de la fertilité.

La stérilisation des pères et des mères, et autres mesures coercitives drastiques, pourrait être rendue obligatoire, ce à quoi tous se refusent aujourd'hui, mais l'alternative de demain est si horrible qu'il est possible que des populations *demandent* un tel contrôle (EHRlich).

Cependant, il semble surtout que c'est d'un changement radical de la société qu'il faille tirer le plus d'espoir.

### 3) Changement social, politique et économique de la société

La clef du problème est un changement affectant les institutions sociales, politiques et économiques, sans pour cela les détruire, qui amène un changement de l'attitude des individus vis-à-vis des problèmes de surpopulation et de l'environnement.

Il doit donc toucher à de nombreux problèmes, qui sont d'ordres très divers (EHRlich, 1970) :

1. Problèmes religieux et moraux.
2. Problèmes médicaux.
3. Éducation et enseignement rénové.
4. Esprit de conservation de la Nature.
5. Problèmes de création, d'acceptation et d'application des lois.
6. Problèmes du commerce et de l'industrie.
7. Publicité.
8. Problèmes économiques et politiques :
  - produit national brut ;
  - liberté personnelle et qualité de vie ;
  - économie et politique de l'environnement.

Des détails sur ces problèmes peuvent être trouvés dans EHRlich (1970).

## 6. Synthèse

L'humanité d'aujourd'hui, après avoir acquis la maîtrise du taux de mortalité, vient d'acquiescer celle de sa fécondité ; cependant, pour produire une *population stabilisée* (CPZ), il faut l'action combinée du couple (plan familial) et de la collectivité (contrôle des naissances). La solution la plus démocratique et la plus civilisée serait le volontarisme du couple, aidé par l'éducation et les services bien organisés du plan familial. Mais il faut craindre la nécessité d'une action

de la collectivité sous forme d'un programme drastique coercitif, en espérant pourtant que cette action soit plutôt une propagande efficace motivée par un changement social, et inspirant un volontarisme collectif.

La stabilité n'est possible qu'à long terme. On a calculé que si la CPZ est atteinte en l'an 2000 par les pays développés, et en l'an 2050 par les pays en voie de développement, la population mondiale ne sera stabilisée qu'en 2120, et elle sera de 15 milliards d'hommes.

Des optimistes prévoient un alignement rapide des conditions économiques et sociales des pays pauvres sur les conditions des pays riches, et une CPZ atteinte pour tous en l'an 2000, pour une population de 5 milliards d'hommes seulement.

Quoi qu'il en soit, la particularité d'une population ainsi stabilisée est que son âge moyen serait de 40 ans, avec une population très importante (25 %) de « plus de 60 ans » dont on doit étudier dès maintenant le fonctionnement.

## 6. L'avenir de l'écologie.

### 1. Généralités

L'écologie est une vaste science de synthèse faisant appel aux disciplines les plus diverses. Ses méthodes et ses techniques sont tout aussi variées ; succédant à l'histoire naturelle, l'écologie introduit, dans l'observation de la nature, les méthodes modernes de la physique et de la chimie ; en devenant *quantitative*, elle donne à des études qui paraissent à certains quelque peu surannées un nouvel attrait, en même temps qu'un renouveau d'actualité. Aujourd'hui que l'étude des écosystèmes se développe et prend forme, on peut vraiment parler de la Nature transformée en laboratoire, ou tout au moins du laboratoire transporté dans la Nature.

La lumière, mesurée par cellule photo-électrique, et les échanges gazeux, mesurés par absorption de l'infrarouge, peuvent être enregistrés. Des thermistors et autres semi-conducteurs permettent une mesure précise de la température et de l'humidité de l'air. Le pH et la résistivité du milieu sont mesurés électriquement.

Des analyses précises peuvent être effectuées en laboratoire, sur des récoltes bien préparées sur le terrain, dans des camionnettes-laboratoires ou laboratoires de campagne.

De plus, par l'utilisation de jardins expérimentaux et de phytotrons, l'écologie devient expérimentale.

Étudiant les niveaux d'intégration les plus élevés de la matière vivante, depuis les populations d'une même espèce jusqu'à la biosphère, en passant par les communautés et les écosystèmes, elle rassemble en une même orientation d'esprit (connaître l'environnement, s'y intégrer) les botanistes, les zoologistes, les géographes, les microbiologistes et les pédologues, qui ont de nos jours une tendance trop affirmée à diverger vers des domaines séparés par des cloisons presque étanches.

Elle place la génétique et l'évolution néodarwinienne dans leur juste cadre naturel de pression d'évolution, de lutte pour l'existence, de sélection naturelle par survivance des mieux adaptés.

Étant la base de la biosystématique, elle contribue à rendre un intérêt plein de vie et d'actualité aux études taxonomiques que certains croyaient dépassées.

Elle confère à la biophysique et à la biochimie leur véritable universalité et leur donne leur vraie signification ; la productivité de la biosphère dépend du flux d'énergie solaire traversant les écosystèmes, des grands cycles biogéochimiques des éléments simples dont les êtres vivants sont composés, des mouvements historiques ou actuels de la matière organique élaborée (particulièrement glucides et protéides), de sa transformation, dégradation et reminéralisation le long de chaînes trophiques anastomosées en réseaux et reliant entre elles biomasses animales, végétales et microbiennes.

Par l'intermédiaire de l'écologie humaine qui étudie les interactions entre l'homme et la biosphère, elle établit le contact entre les sciences naturelles d'une part, les sciences politiques, économiques et sociales d'autre part.

2) L'écologie fondamentale bien comprise peut aboutir à de nombreuses applications susceptibles de contribuer au bien-être de l'humanité (écologie constructive).

a) Mener à une *amélioration positive des ressources renouvelables* de la biosphère, particulièrement à une exploitation rationnelle des énormes ressources potentielles des océans et des régions intertropicales, et à une amélioration sensible de la productivité des déserts et des toundras ; la production du bois et de ses dérivés (cellulose, lignine, produits sylvichimiques divers) prend un aspect particulièrement important au moment où l'on commence à parler de l'épuisement

des réserves non renouvelables et de l'abandon de l'économie de croissance.

Les biomasses (phyto- et zoomasses), qui servent d'aliments, de matériaux et de matières premières, peuvent aussi être utilisées comme sources énergétiques importantes de combustibles solides-liquides.

b) Exercer une *fonction protectrice* par l'organisation bien étudiée de la *conservation des ressources naturelles* (conservation des sols, protection des réserves d'eau, lutte contre les pollutions de tous types, protection des écosystèmes forestiers, etc.), et par la *création de réserves naturelles aux usages multiples* (voir p. 286-287).

c) Réaliser des modèles mathématiques, permettant de prévoir les catastrophes, d'organiser et d'optimiser le fonctionnement des écosystèmes.

d) Participer à l'*aménagement du territoire*. Se basant sur l'observation de phénomènes naturels de première importance comme les climats régionaux, les sols, la topographie, les associations végétales et animales, et sur le fait qu'à chaque type d'écosystème correspond une utilisation déterminée qui peut être maintenue sans perte de productivité, l'écologie doit permettre d'utiliser le territoire d'une façon rationnelle et de déterminer l'affectation de chaque zone naturelle. Ainsi, il revient à l'écologiste de décider du reboisement des terres impropres à la culture et du défrichement des terrains à vocation agricole, de s'opposer à des mesures précipitant la dégradation des sols, d'aider les agriculteurs dans le choix de plantes et de méthodes de culture, d'aider les urbanistes dans l'utilisation de la végétation pour développer la salubrité et l'ornementation des villes, etc.

e) *Etre la base d'une éthique moderne basée sur la coexistence de l'homme et de son environnement.*

f) *Imprégner* aujourd'hui tout niveau ou toute forme d'enseignement.

## 2. Les grands programmes

### 1) Le PBI, Programme biologique international (en anglais IBP)

En 1963, fut organisé, sous l'égide de l'ICSU (Comité international des Unions Scientifiques) un programme ambitieux ayant pour titre « Bases biologiques de la Productivité et Bien-être humain ».

Son objectif était d'étudier à l'échelle mondiale :

- la productivité organique des terres, des eaux douces et des mers, et des potentialités et utilisations des ressources naturelles nouvelles ou déjà connues ;
- l'adaptabilité humaine à des conditions de milieu changeantes.

Ce programme biologique international fut divisé en divers Comités :

- PT : productivité des communautés terrestres (productivités primaire et secondaire, et cycles de décomposition, en fonction de l'environnement et des processus écosystémiques de circulation du carbone, de l'eau, des bioéléments) ;
- PP : processus écopysiologiques de production (essentiellement photosynthèse et fixation de l'azote) ;
- CT : conservation des communautés terrestres ;
- PF : productivité des communautés d'eau douce ;
- PM : productivité des communautés marines ;
- HA : adaptabilité de l'homme ;
- UM : utilisation et aménagement des ressources biologiques.

On voit qu'un tel programme est entièrement écologique.

Alors qu'il devait durer 7 ans, il en a duré 10, sans d'ailleurs que des résultats scientifiques très importants soient obtenus, tant fut longue la préparation des équipes et des équipements (dans la plupart des cas, on parlait de zéro), tant fut faible et disparate le groupe chargé de la direction du programme, tant fut nulle la participation (non désirée) des pays des régions intertropicales, tant fut exagéré le nombre de réunions internationales où l'on « blablate », tant fut réduite l'aide financière de la plupart des gouvernements, à l'exception peut être des U.S.A., du Royaume-Uni, des démocraties populaires européennes, du Japon et de la Belgique.

Mais, par contre, l'écologie était lancée : une écologie moderne, sortant des voies de garage où la conduisaient, sans espoir, la floristique et la faunistique, l'airographie et la phytosociologie traditionnelles. Des milliers d'écologistes prenaient conscience de l'importance de leur discipline et de la nécessité de se grouper, de travailler en équipes à l'échelle nationale et internationale.

Des chercheurs anglo-saxons développaient, à tous propos, jusqu'à ce que cela devienne parfois une manie ou une obsession difficilement supportables (sans que l'on en nie l'importance), la théorie des modèles mathématiques appliquée aux écosystèmes.

Les premiers résultats quantitatifs obtenus dans divers pays, sur divers écosystèmes, notamment en ce qui concerne la productivité primaire et les cycles des bioéléments dans les forêts, montraient une telle homogénéité qu'il devenait indéniable que le fonctionnement des écosystèmes est soumis à de grandes lois écologiques, et qu'il constitue, de la sorte, un chapitre de la biologie générale.

### 2) LE MAB. L'homme et la biosphère

Le PBI se terminant presque avant d'avoir commencé, il était nécessaire que l'immense quantité d'expérience acquise soit mise à profit, que les équipes une fois entraînées soient mises au travail, que la participation des pays en voie de développement soit assurée.

C'est pourquoi, l'UNESCO a décidé en 1971 d'un nouveau programme, basé sur le PBI, mais élargi aux pollutions, et aux écosystèmes urbains et industriels. Ce nouveau programme MAB (pour Man and Biosphere) a pour but des recherches interdisciplinaires à long terme sur « L'homme et la biosphère » qui consisteront essentiellement à étudier l'ensemble de la structure et du fonctionnement de la biosphère et de ses régions écologiques, à observer systématiquement les changements que l'homme provoque dans la biosphère et ses ressources, à examiner les effets généraux de ces changements sur l'espèce humaine elle-même et à prévoir l'enseignement à dispenser et l'information à diffuser sur ces questions.

Il comporte un nombre limité de projets de recherche, mais chacun de ceux-ci est vaste et important.

En voici la liste :

1. Effets écologiques du développement des activités humaines sur les écosystèmes des forêts tropicales et subtropicales.
2. Effets écologiques des différentes pratiques d'aménagement et méthodes d'exploitation des sols dans les régions à forêts tempérées et méditerranéennes.
3. Impact des activités humaines et des méthodes d'utilisation des terres à pâturages : savane, prairie (des régions tempérées aux régions arides), toundra.
4. Impact des activités humaines sur la dynamique des écosystèmes des zones aride et semi-aride, et en particulier les effets de l'irrigation.
5. Effets écologiques des activités humaines sur la valeur et les ressources des lacs, marais, cours d'eau, deltas, estuaires et zones côtières.
6. Impact des activités humaines sur les écosystèmes montagneux.
7. Écologie et utilisation rationnelle des écosystèmes insulaires.
8. Conservation des zones naturelles et des ressources génétiques qu'elles contiennent.
9. Évaluation écologique des conséquences de l'utilisation des pesticides et des engrais sur les écosystèmes terrestres et aquatiques.
10. Incidences des grands travaux sur l'homme et son environnement.
11. Aspects écologiques de l'utilisation de l'énergie dans les systèmes urbains et industriels.
12. Conséquences réciproques de l'évolution démographique et génétique et des transformations de l'environnement.
13. La perception de la quantité de l'environnement.

Parmi les méthodes utilisées :

- Étude de la structure et du fonctionnement des écosystèmes.
- Construction de modèles d'écosystèmes.
- Détection à distance (radiométrie infrarouge et radiométrie micro-onde), par instruments installés sur des porteurs rapides (avions ou satellites).

### 3) Le SCOPE

En septembre 1970 est né un autre prolongement du PBI : le SCOPE : Special Committee on Problems of the Environment. Directement issu de l'ICSU, comme le PBI, le SCOPE est surtout orienté vers la surveillance de l'environnement planétaire, par un comité et des groupes de travail formés d'universitaires.

Pour ce faire, il se propose de rassembler toutes les informations valables sur les changements de l'environnement et sur les effets de ces changements sur la population des hommes ; d'établir les meilleures méthodes de mesure des facteurs de l'environnement ; de constituer ainsi un centre capable de donner des avis motivés aux centres de recherches, organismes et agences s'occupant d'environnement ; de promouvoir des programmes de recherche qui lui paraîtraient nécessaires. Au départ, le SCOPE s'occupa surtout :

- de l'inventaire des paramètres les plus importants de l'environnement et des stress causés par celui-ci ;
- des cycles biogéochimiques ;
- de l'écotoxicologie ;
- du « modélisation » des processus de l'environnement (structure et fonctionnement des écosystèmes) ;
- de la protection des ressources naturelles ;
- des réponses de la société aux stress causés par l'environnement.

Environ 16 rapports (SCOPE 1 à SCOPE 16) ont été publiés jusqu'ici, et le programme a évolué comme suit (1979) :

- cycles biogéochimiques de C, N, et S, et leur cartographie ;
- écosystèmes : effets écologiques du feu, aménagement et conservation de la vie sauvage dans le contexte de l'écosystème ;
- dynamique des écosystèmes dans les terres marécageuses continentales et les nappes d'eau peu profondes ;
- effets des substances chimiques (toxiques) au niveau de l'écosystème (écotoxicologie) ;
- transformation des terres par l'action humaine ;
- impacts et dangers des changements climatiques

## 7. La noosphère.

### 1. *La nouvelle éthique.* *La conscience écologique.*

1. Aujourd'hui, il devient nécessaire de créer, chez l'homme, une **conscience écologique** (lutter aussi contre son manque de conscience écologique), qui l'amène à voir les choses non seulement en fonction de lui-même, mais aussi en fonction des autres hommes, et dans le respect des ressources naturelles qui l'entourent et qui sont sa principale et vraie richesse.

Pour se connaître lui-même et mieux juger ses semblables, chaque homme doit connaître les bases génétiques et physiologiques de son existence ; cela doit lui permettre de se situer plus exactement dans l'échelle des valeurs de la société où il vit, et de mesurer mieux ses possibilités réelles ; il doit comprendre que chaque homme est unique et a ses qualités particulières qu'il doit exploiter.

Certains, aujourd'hui, critiquent et s'opposent à ce qu'ils appellent la *meritocratie*, cette idée selon laquelle les hommes doivent être classés, dans la société, selon leurs mérites. On comprend ce retour aux principes chrétiens selon lesquels tous les hommes sont égaux. Mais ils ne sont égaux qu'en droits. La génétique montre que les hommes sont tous différents ; le problème est de rechercher les compétences particulières de chacun et de les utiliser au mieux.

A cet effet, HAUMAN a développé une philosophie de l'individu basée sur la courbe de fluctuation des caractères d'Adolphe QUETELET.

Cette **courbe en S**, établie sur la taille des conscrits, et valable pour tous les caractères végétatifs des êtres vivants, par exemple la longueur des feuilles de saule, le nombre de raies de la coquille d'une espèce de mollusque, ou la richesse en sucre de betteraves, s'applique tout autant à nos caractères moraux et intellectuels ; HAUMAN rappelait que, sur 1'407 candidats à un concours d'entrée dans une administration publique, les résultats entre 1 et 16 points sur 20, donnaient une courbe de variation identique à celle de la longueur des folioles du Robinier faux-acacia.

Ainsi peut se concevoir une philosophie basée sur les **courbes en S**. Il existe : la courbe en S de la valeur intellectuelle ; celle de la mémoire ; celle de la puissance de travail ; celle de l'aptitude à telle ou telle discipline (scientifique, artistique, littéraire, administrative) ou profession ; celle de l'esprit d'analyse ou au contraire, de l'esprit de synthèse ; celle de la facilité d'élocution ; celle du sang-froid ; celle de l'efficacité.

Ayant cela toujours présent à l'esprit, chaque individu peut, en s'observant constamment et en se comparant sans cesse à ses voisins, se situer, tout au moins relativement sur chacune des courbes en S. Il peut ainsi arriver à se connaître lui-même.

Ainsi, il devient possible à chacun de se conduire plus habilement dans la vie et d'éviter les désillusions, en organisant son travail et en réglant son comportement et ses ambitions selon ses possibilités et ses forces. Il est du devoir des autorités d'utiliser les mêmes critères pour la répartition des hommes dans la société.

**La nouvelle éthique, basée sur la coexistence de l'homme et de la nature**, même s'il s'agit d'un homme nouveau dans un environnement en perpétuelle transformation, doit mener à la réalisation d'un monde où chacun puisse se développer en bonne santé et avec la joie de vivre, en exploitant la richesse de ses qualités individuelles ; on a là peut-être aussi la base d'une nouvelle politique, d'un socialisme rénové, axé sur la connaissance objective (MONOD) et sur les rapports harmonieux des populations humaines avec les écosystèmes formant leur environnement.

Les théories d'HAUMAN ont été développées et amplifiées récemment par un groupe de spécialistes de l'enseignement présidé par Edgar FAURE, sous le titre « apprendre à être » (1972). L'enseignement devrait reposer sur la formation scientifique et technologique, qui est l'une des composantes essentielles d'un **humanisme scientifique** ; développement de la rationalité (objectivité, sens de la relativité, pensée dialectique), de la créativité, de l'esprit de responsabilité sociale, recherche de l'équilibre entre les composantes intellectuelles, éthiques, affectives et physiques de la personnalité, seraient les finalités à vocation universelle d'un nouvel enseignement donnés à tous (développement de la scolarité universelle).

Il est beau de prôner une révolution verte permanente basée sur des compétences génétiques, biologiques et écologiques et appuyée à tous les niveaux par les personnalités et organismes responsables. Mais **l'éducation du public** reste à faire, qu'il s'agisse de l'enseignement primaire, secondaire, supérieur ou technique ; qu'il s'agisse de la vulgarisation scientifique dans les diverses formes d'éducation populaire (c'est dans ce domaine pourtant qu'on est le moins en retard : les sociétés naturalistes ou de sciences naturelles, la radio et la télévision font ce qu'elles peuvent).

On attend beaucoup d'un *enseignement rénové* où les bases biologiques des problèmes de l'homme et de son environnement auraient une place de choix, enseignement destiné à toutes les disciplines et à tous les niveaux.

Il faut d'abord que soit instaurée la *scolarisation universelle*. La « population scolarisable » (jeunes de 5 à 19 ans) augmente en proportions plus grandes que la population globale : elle est passée de 955.10<sup>6</sup> en 1960 à 1 150.10<sup>6</sup> en 1968 (augmentation annuelle de 24.10<sup>6</sup> = 2,4 %). Pendant la même période, la population effectivement scolarisée est passée de 325.10<sup>6</sup> à 460.10<sup>6</sup>. Ceci permet de calculer qu'en 1980, il y aura encore 820.10<sup>6</sup> d'analphabètes, soit 29 % de la population des hommes.

Les problèmes d'éducation pour l'avenir s'avèrent aussi gigantesques que ceux de la croissance à laquelle ils sont d'ailleurs intimement liés, d'autant plus que vient s'ajouter la nécessité d'une *éducation permanente* de l'ensemble des humains.

E. FAURE et sa « Commission internationale sur le développement de l'éducation » ont proposé (1972) que joue ici encore la *solidarité internationale*, et que 1 % du budget militaire des pays développés soit transférés à un budget éducatif mondial. Il conviendrait, selon E. FAURE, de lancer un « *Programme international pour les innovations éducatives* », qui aurait pour but d'apporter une aide scientifique, technique et financière aux Etats qui désirent s'engager dans des voies éducatives nouvelles et moderniser l'éducation.

**2. La conservation des ressources naturelles** doit permettre, par une **organisation rationnelle et réfléchie du territoire et du tourisme** l'accès du plus grand nombre aux beautés naturelles, à un moment où les hommes de plus en plus nombreux disposent de loisirs de plus en plus étendus ; le retour à la nature doit permettre de sauver les paysages les plus indiqués, puisqu'ils représentent aujourd'hui une source de revenus souvent beaucoup plus intéressante que ce que l'on pourrait en retirer en les lotissant, en les défrichant, ou en les boisant.

Un immense effort est à faire dans la plupart des pays pour l'organisation de ce tourisme social, tant du côté de l'aménagement des zones de fixation que du côté de l'organisation des paysages et moyens d'accès.

Les musées et jardins botaniques et zoologiques doivent être réorganisés dans ce sens.

Dans notre opinion, l'aménagement du territoire et l'organisation du tourisme social doivent être accompagnés d'études scientifiques parallèles, où l'écologie a un très grand rôle à jouer dans le contrôle des équilibres nécessaires entre production rationnelle et conservation, entre écosystèmes jeunes productifs, écosystèmes adultes conservatifs, écosys-

tèmes de compromis et écosystèmes urbains et industriels.

Il convient donc de prévoir l'organisation d'Instituts de recherches écologiques et de réseaux de réserves ou *d'aires naturelles* ; certaines seraient intégrales, pour maintenir un *inventaire* constant des ressources naturelles (y compris génétiques), pour constituer des *repères* permettant le contrôle de l'état de l'environnement, pour étudier la dynamique des biocénoses, et notamment celle de l'évolution forestière et du bilan d'eau dans un milieu non perturbé ; d'autres serviraient à l'expérimentation scientifique et plus particulièrement à celle de la productivité et des processus de production ; d'autres à l'enseignement de la biologie à tous les degrés ; d'autres encore, à l'éducation biologique du grand public.

**3.** Ainsi, il semble que les menaces qui pèsent sur la biosphère ne seront écartées que par des mesures basées sur le fonctionnement rationnel de la « chaîne trophique du savoir humain » qui va de la recherche scientifique et de l'enseignement universitaire à l'enseignement secondaire et technique, et de là, à l'enseignement primaire, avec des ramifications à chaque niveau vers la vulgarisation scientifique et l'éducation populaire.

Nous ne voyons la possibilité de réalisation d'un tel programme que par la création, dans certaines universités sinon dans toutes, de *départements de l'environnement*, comme il existe des départements de *chimie* ou de *géographie*. Ces départements comporteraient leur propre équipe d'enseignants et de chercheurs réalisant les synthèses indispensables, tout en assurant la *collaboration nécessaire* (et si difficile à réaliser) des « spécialistes ».

Les « généralistes » de l'environnement, choisis pour leur *esprit de synthèse*, formeraient d'autres généralistes pour lesquels la société devrait créer de nombreux emplois.

Il n'est pas donné à tous d'avoir l'esprit de synthèse et l'Université se doit de détecter ceux qui en sont pourvus.

Il faut espérer que se modifieront au plus tôt les conceptions généralement reçues selon lesquelles l'écologie est davantage une façon de penser qu'une véritable science, conceptions qui n'aboutissent à rien d'autre qu'à la formation de « spécialistes », c'est-à-dire de diplômés des disciplines traditionnelles (licenciés en sciences ou en philosophie, médecins, ingénieurs, agronomes, sociologues, économistes, etc..) qui auraient acquis certaines connaissances dans un des domaines de l'environnement.

Bien qu'il ait grand besoin de leurs services, l'environnement ne sera pas sauvé par des « spécialistes »

(dont on peut craindre dans certains cas qu'ils n'abusent de cette qualité pour détruire un peu plus ce qu'ils devraient protéger), mais grâce aux conseils éclairés d'hommes ayant sur ces problèmes extraordinairement complexes une vue d'ensemble intégrée, et qui auront toujours à l'esprit ce grand principe (DUVIGNEAUD, 1965) que « le problème de la conservation des ressources naturelles est aussi celui, apparemment contradictoire, de leur meilleure utilisation pour le bien-être de l'humanité ».

## 2. *Le temps de l'utopie.*

Envisager une société nouvelle basée sur une co-existence harmonieuse de l'homme et de la nature, c'est-à-dire sur l'utilisation optimale de l'énergie solaire et des activités les plus diverses que cette énergie exerce sur la biosphère (climat, régime des eaux et des vents, productivité du tapis végétal), réformer de ce fait la société vers une technologie plus douce non polluante et une agriculture plus naturelle génératrice de plantations d'énergie et de produits de qualité, considérer la biosphère comme un écosystème limité (vaisseau spatial) et dès lors nécessitant un contrôle de la population des hommes et une économie d'équilibre (taux de natalité bas, taux de mortalité bas, productivité faible, taux de consommation faible, niveau de vie limité mais bonheur collectif élevé) c'est, pour les gens raisonnables à l'esprit pratique, manier l'utopie. Mais ne sommes-nous pas parvenu au temps de l'utopie ? « L'utopie ou la mort », proclamait, il y a peu, DUMONT dans un livre célèbre.

Mais on aura compris, à la lecture de notre livre, que l'utopie, c'est avant tout, dans les pays tempérés, une société basée de plus en plus sur une économie et un recyclage des ressources non renouvelables, et sur une utilisation de plus en plus rationnelle des ressources naturelles renouvelables : l'eau du ciel, des sols très fertiles, une agriculture et une sylviculture très productrices, une végétation naturelle luxuriante, une nature créatrice de paysages beaux et variés ou d'un intérêt scientifique considérable, et, d'une manière générale, sur le maximum de productivité biologique que peut développer un climat particulièrement favorable.

Est-ce là le *Paradis retrouvé* ? A un échelon plus général, l'utopie, c'est la mise en place d'un nouvel

ordre économique mondial, d'un système global de répartition des ressources. C'est une doctrine politique nouvelle qui naît, et que certains appellent *écologisme*.

Une utopie qui pourrait devenir réalité, une utopie politico-écologique, qui ferait la synthèse de la pensée écologique, fondée sur la méthode scientifique rigoureuse (« forces écologiques ») et de la spéculation utopienne qui coule de l'imagination (« organisation des valeurs sociales »). Une utopie qui pour devenir réalité devrait réunir les efforts des « écologues » et des « écologistes » encore trop bien souvent divisés ; une utopie qui unirait les écologues aux philosophes, qui le plus souvent, les ignorent (par exemple, en France, de JOUVENEL, ILLITCH, GARAUDY, ATTALI, LEPRINCE-RINGUET, etc...) ; une utopie qui s'inspirerait de l'expérience et de la pensée de grands futurologues du type SAINT-MARC et PECCEI.

Une utopie qui unirait les deux cultures.

L'exaltation de la foi dans la valeur et le potentiel créatif du phénomène humain, la création artistique ou littéraire, tout comme la recherche scientifique et spécialement une écologie constructive sont les facteurs de motivation nécessaires à une participation de tous à la survie des valeurs humaines.

« Le danger n'est pas que l'espèce humaine s'éteigne, mais que s'éteignent les valeurs culturelles qui font de nous des humains » (MURDY).

Il est beau de prôner un avenir où l'homme vivra en harmonie avec la nature, de proposer une transformation de la technosphère actuelle en une *noosphère repensée* où une technologie dure fera place aux technologies douces, et où l'écologie aura une place marquante, où la pensée sera réagriculturisée.

Mais ce nouvel humanisme a-t-il des chances d'être compris ?

Nous avons jadis (DUVIGNEAUD, 1972) défendu une nouvelle morale basée sur la nécessité du respect par l'homme de son environnement, sur l'*instinct de conservation*. C'est là l'espoir. Mais PECCEI (1976) va plus loin : ce qu'il faut, c'est *l'intelligence de conservation* appuyée par l'*amour de chacun pour ses semblables*, en ce, compris ceux des générations futures. Ainsi, ce que les « hommes raisonnables » considèrent avec ironie comme une *utopie* deviendra l'inéluctable *réalité de demain*.





# Bibliographie

## 1. TRAITÉS GÉNÉRAUX D'ÉCOLOGIE, MISES AU POINT OU MONOGRAPHIES RÉGIONALES UTILISÉS POUR LA PLUPART DANS LA RÉDACTION DU PRÉSENT OUVRAGE.

### Écologie générale. Écosystèmes

- AALTONEN V.T., 1948. - *Boden und Wald*. Berlin, Parey, 457 p.
- AGUESSE P., 1971. - *Clefs pour l'écologie*. Paris, Seghers, 221 p.
- ALLEE W.C., EMERSON A.E., PARK O., PARK T., et SCHMIDT K.P., 1965. - *Principles of Animal Ecology*. Philadelphia. London, Saunders. 837 p. (1<sup>st</sup> ed. 1949).
- ALLORGE P., 1922. - *Les associations végétales du Vexin Français*. Rev. gén. Botan. 33, 342 p.
- ANTONOVICS J., BRADSHAW A.D., and TURNER R.G., 1971. - *Heavy Metal Tolerance in Plants*. Adv. in Ecol. Res., 7, 2-85.
- ARDREY R., 1966. - *Le territoire*. Paris, Stock, 299 p.
- ASHBY M., 1963. - *Plant Ecology*. London, Macmillan, 249 p.
- AUBREVILLE A., 1949. - *Climats, Forêts et Désertification de l'Afrique Tropicale*. Paris, Soc. d'éd. Géogr. Mar. et Colon., 351 p.
- BALOGH J., 1958. - *Lebensgemeinschaften der Landtiere*. Budapest, Ungar. Akad. der Wiss., 560 p.
- BATES M., 1961. - *The Forest and the Sea*. London, Museum Press, 248 p.
- BATES M., 1962. - *The Prevalence of people*. New York, Charles Scribner's sons, 283 p.
- BENTON A.H., and WERNER Jr, W.E., 1966. - *Field Biology and Ecology*. 2nd. ed. London, N. Y., Mc Graw Hill.
- BERNARD E., 1945. - *Climat écologique de la cuvette centrale congolaise*. Bruxelles, Publications de l'INE AC, 240 p.
- BETILAUD Y., 1968. - *Forêt et civilisation urbaine*. Rev. Forest. Franç., 9, 535-549.
- BILLINGS W.D., 1964. - *Plants and the Ecosystem*. London, Macmillan, 154 p.
- BODENHEIMER F.S., 1955. - *Précis d'écologie animale*. Paris, Payot, 320 p.
- BOUGHEY A., 1971. - *Man and the environment*. N. Y., Macmillan, 472 p.
- BOYSEN JENSEN P., 1932. - *Die Stoffproduktion der Pflanzen*. Iena, Fischer, 108 p.
- BREGER I.A., (Edit.), 1963. - *Organic geochemistry*. Oxford, Pergamon, 658 p.
- BRESLER J.B., (Edit.), 1966. - *Human ecology*. Collected Readings. Reading (U.S.A.), Addison. Wesley, 472 p.
- BROOKHAVEN symposium, 1969. - *Diversity and Stability in Ecological systems*. Brookhaven symposium May 26-28. New York, Upton, Brookhaven Nat. Lab., 264 p.
- BSCS (Green version), 1963. - *High School Biology*. Chicago, Rand McNally & Co., 749 p.
- BUCHSBAUM R. et M., 1964. - *Basic Ecology*. Pittsburgh, The Boxwood Press, 195 p.
- BURCH W.R. et al., 1972. - *Social behaviour, natural resources, and the environment*. New York, Harper et Row, 374 p.
- CHAMPAGNAT P., 1973. - *Les formes végétales*. La Recherche, 223-233.
- CHAUVIN R., 1963. - *Les Sociétés animales de l'abeille au gorille*. Paris, Plon, 359 p.
- CLARK C., 1968. - *Population Growth and Land use*. London, Macmillan, 406 p.
- CLARKE G.L., 1954. - *Elements of Ecology*. N. Y., J. Wiley & Sons, 534 p.
- CLEMENTS F.E., 1916. - *Plant succession. An analysis of the development of vegetation*. Washington. Carnegie Inst. of Washington, 512 p.
- C.N.R.S., 1955. - *Les divisions écologiques du monde*. Moyens d'expression, nomenclature, cartographie. Colloques Internationaux du C.N.R.S., Paris, Juin-Juillet 1954. Paris, C.N.R.S., 236 p.
- COLWELL R.N., 1968. - *Remote Sensing of Natural Resources*. Sc. Amer. 218, 1 : 54-69.
- DAJOZ R., 1971. - *Précis d'écologie*. Paris, Dunod, 434 p.
- DANSEREAU P., 1957. - *Biogeography, an Ecological Perspective*. N. Y., The Ronald Press Co., 394 p.
- DAUBENMIRE R.F., 1959. - *Plants and environment*. 2<sup>e</sup> éd. N. Y., Wiley and Sons. 422 p.
- DAUBENMIRE R., 1970. - *Ecology of Fire in Grasslands*. In : Adv. in Ecol. Res. 5. Ed. by J.B. Cragg. London, Acad. Press, 209-266.
- DAVIS K. et BLUMENSTROM R.L., 1971. - *Business, Society and environment : social power and social response*. N. Y., McGraw Hill, 480 p.
- DELAMARE - DEBOUTTEVILLE Cl., 1960. - *Formes primitives vivantes*. Paris, Hermann, 750 p.
- DE VOS A., 1969. - *Ecological Conditions Affecting the Production of Wild Herbivorous Mammals on Grasslands*. In : Adv. in Ecol. Res. 6. Ed. by J.B. Cragg. London, Acad. Press, 137-183.
- DOWDESWELL W.H., 1959. - *Practical Animal Ecology*, London, Methuen, 316 p.

- DOWDESWELL W.H., 1961. - *Animal Ecology*. London, Methuen, reprinted 209 p. 1<sup>re</sup> Ed. : April 1952 ; 2<sup>e</sup> Ed. : 1959.
- DUDLEY STAMP L., 1960. - *Our Developing World*. London, Faber and Faber, 195 p.
- DUVIGNEAUD P., 1964. - *Aspects sociaux de l'altération des ressources naturelles*. XXX<sup>e</sup> Semaine Sociale Universitaire (25-29 nov. 1963) Nature, Ressources Naturelles et Société. Bruxelles, Ed. de l'Inst. de Sociol. de l'U.L.B., 397-469.
- DUVIGNEAUD P. et DENAEYER-DE SMET S., 1964. - *Le cycle des éléments biogènes dans l'écosystème forêt*. (Forêts tempérées caducifoliées). Lejeunia, Rev. de Bot. n<sup>o</sup> 5., n<sup>o</sup> 28, 148 p.
- DUVIGNEAUD P. avec la coll. de AMBROES P. et TAHON J., 1967. - *La productivité primaire des écosystèmes terrestres dans : Problèmes de productivité biologique*, LAMOTTE M. et BOURLIERE F., Paris, Masson, 37-92.
- DUVIGNEAUD P., DENAEYER S., AMBROES P., TIMPERMAN J., 1971. - *Recherches sur l'écosystème forêt*. Biomasse, Productivité et Cycle des polyéléments biogènes dans l'écosystème « chênaie caducifoliée ». Essai de phyto-géochimie forestière. Inst. roy. sci. nat. de Belgique. Mém. 164. 101 p.
- DUVIGNEAUD P. (édit.) - *Productivité des écosystèmes forestiers*. Actes du colloque de Bruxelles. Paris, Unesco, Ecol. et cons. 4, 684 p.
- DYRING E., 1973. - *The Principles of Remote Sensing*. Ambio, II, 3, 57-69.
- ELLENBERG H., 1963. - *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*, in kausaler, dynamischer und historischer Sicht. In WALTER, Einführung in die Phytologie, IV, 2, 943 p.
- ELTON Ch., 1927. - *Animal Ecology*. London, Sidgwick and Jackson, 204 p. (nombreuses réimpressions).
- ELTON Ch. S., 1960. - *The ecology of invasions by animals and plants*. London, Methuen, 181 p.
- ENGELMANN M.D., 1966. - *Energetics, Terrestrial Field Studies, and Animal Productivity*. In : Adv. in Ecol. Res. 3, London, Acad. Press, 73-115.
- ETTER H., 1943. - *Pflanzensoziologische und bodenkundliche Studien in schweizerischen Laubwäldern*. Mitt. Schweiz. Anst. f. forstl. Versuchsw. 23, 5-132.
- FARB P. *L'écologie*, coll. Life, Le Monde vivant, 191 p.
- FISCHER J.C., 1972. - *La Paléoécologie*, La Recherche, 22, 335-343.
- FITTKAU E.J. et al. (edit.), 1968 et 1969. - *Biogeography and Ecology in South America*. Monogr. biologicae 18, Junk, The Hague, 2 vol, 946 p.
- FORD E.B., 1964. - *Ecological genetics*. London, Methuen, 335 p.
- GATES, D.M., 1962. - *Energy Exchange in the biosphere*. N. Y. Haper & Row, Biological Monographs, 151 p.
- GEIGER R., 1960. - *Das Klima der bodennahen Luftschicht*. Vieweg, Braunschweig, 646 p.
- GEORGE P., 1972. - *Population et peuplement*. Paris, P.U.F., 207 p.
- GREIG - SMITH P., 1957, - *Quantitative Plant Ecology*. Butterworths Scientific Publications, 196 p.
- GUIFFAN J., 1969. - *Surpopulation et malnutrition*. Paris, A. Colin, 96 p.
- HARROY J.P., 1949. - *Afrique, terre qui meurt*. Bruxelles, Hayez, 557 p.
- HAUMAN L., 1933. - *La phytogéographie, Science de Synthèse*. Bull. Cl. Sci. Acad. Roy. Belg. XIX, 1380-1411.
- HEDIN L., KERGUELEN M., et de MONTARD F., 1972. - *Ecologie de la prairie permanente française*. Paris, Masson, 229 p.
- HESLOP - HARRISON J., 1964. - *Forty Years of Genecology*. In : Adv. in Ecol. Res. 2. Ed. by Cragg. London, Acad. Press, 159-247.
- HOPPS H.C., et CANNON H., 1972. - *Geochemical environment in relation to health and disease*. Ann. New York Ac. Sc. 199, 352 p.
- HUGUET DEL VILLAR E., 1929. - *Geobotanica*. Barcelone, Labor, 339 p.
- HUTCHINSON G.E., 1970. - *The Biosphere*. Sc. Am. 223, 3, 44-53.
- HUXLEY J., 1962. - *Les Bases écologiques en Afrique orientale*. Endeavour, 82, 98-107.
- JEFFERS J.N.R. (édit.), 1972. - *Mathematical Models in Ecology*. Oxford, Blackwell, 398 p.
- KELLOG C.E., 1956. - *The role of Science in Man's Struggle on Arid Lands*. The Future of Arid Lands. Amer. Ass. Adv. Sci., 26-46.
- KNIGHT C.B., 1965. - *Basic Concepts of Ecology*. N. Y., Macmillan, 468 p.
- KÜHNELT W., 1969. - *Ecologie générale*. Paris, Masson, 359 p.
- KÜHNHOLTZ - LORDAT G., 1923. - *Les Dunes du golfe du Lion*. Montpellier, 291 p.
- KÜHNHOLTZ - LORDAT G., 1938. - *La Terre Incendiée*. Nîmes, Ed. de la Maison Carrée, 359 p.
- KÜHNHOLTZ - LORDAT G., 1958. - *L'écran vert*. Paris, Museum, Mém. Mus. Botanique n<sup>o</sup> 9, 156 p.
- LABEYRIE V., 1968. - *Les populations animales*. Atomes, 253, avril, 217-225.
- LARCHER W., 1973. - *Ökologie der Pflanzen*. Stuttgart, Ulmer, 320 p.
- LAMOTTE M. et BOURLIERE F., (édit.), 1967. - *Problèmes de productivité biologique*. Paris, Masson, 246 p.
- LEACH W., 1934. - *Plant Ecology*. 2<sup>e</sup> Ed. London, Methuen, 104 p.
- LE HOUEROU H.N., 1959. - *Recherches écologiques et floristiques sur la végétation de la Tunisie méridionale*. Mem. Inst. Rech. Sahar. Univ. Alger, 510 p.
- LEMEÉ G., 1967., *Précis de Biogéographie*. Paris, Masson, 358 p.
- LEWIS T., and TAYLOR L.R., 1967. - *Introduction to Experimental Ecology*. London, Acad. Press, 401 p.

- LIETH H., 1964-1965. - *Versuch einer kartographischen Darstellung der Produktivität der Pflanzendecke auf der Erde*. Geographisches Taschenbuch, Franz Steiner, 72-80.
- LORIUS C., 1973. - *Les calottes glaciaires, témoins de l'environnement*. La Recherche 34, 457-472 p.
- LUNDEGARDH H., 1954. - *Klima und Boden*. 4. Auf. Iena. Fischer, 480 p.
- MACFADYEN A., 1963. - *Animal ecology*. London, Pitman, 344 p.
- MARGALEF R., 1968. - *Perspectives in ecological theory*. Chicago, Univ. of Chicago Press, 111 p.
- MASSART J., 1910. - *Esquisse de la géographie botanique de la Belgique*. Bruxelles, Lamertin, 332 p.
- MENGEL K., 1968. - *Ernährung und Stoffwechsel der Pflanzen*. Stuttgart, Fischer, 436 p.
- NICHIPOROVICH A.A., (Edit.), 1967. - *Photosynthesis of productive systems*. Jerusalem, Acad. Sc. USSR, Israël Program for Scient. Transl., 182 p.
- ODUM E.P., 1953. - *Fundamentals of Ecology*. Philadelphie, London, Saunders, 384 p.
- ODUM E.P., 1969. - *The Strategy of Ecosystem Development*. Science, 164, 262-270.
- ODUM E.P., 1971. - *Fundamentals of ecology* (3<sup>e</sup> ed.), Philadelphia and London, Saunders, 574 p.
- ODUM H.T., 1971. - *Environment, Power, and Society*. N. Y., London, Wiley-Interscience, 331 p.
- OORT A.H., 1970. - *The energy cycle of the earth*. Sc. Am. 223, 3, 54-63.
- OVINGTON J.D., 1962. - *Quantitative Ecology and the Woodland Ecosystem Concept*. Adv. in Ecol. Research 1, 103-192.
- OZENDA P., 1964. - *Biogéographie végétale*. Paris, Doin, 374 p.
- PARDE J., 1961. - *Dendrométrie*. Gap. Louis-Jean. 350 p.
- PETRUSEWICZ K. and MACFADYEN A., 1970. - *Productivity of Terrestrial Animals*. Principles and Methods. IBP Handbook n° 13, Oxford, Blackwell, 190 p.
- POLUNIN N., *Introduction to Plant geography*. London, Longmans, 640 p.
- PRENANT M., 1934. - *Adaptation, Ecologie et Biocoenotique*. Paris, Hermann, 60 p.
- REICHEL D.E., (édit.), 1970. - *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*. Berlin. Springer (Ecol. Studies 1.), 304 p.
- REMEZOV N.P., and POGREBNYAK P.S., 1969. - *Forest Soil Science*. Jerusalem, Israël Program for Scient. Transl. 5177, 261 p.
- REY P., 1960. - *Essai de Phytocinétique Biogéographique*. Publications du C. N. R. S. Gap, Imprimerie Louis-Jean, 399 p.
- RICHARDS P.W., 1952. - *The Tropical Rain Forest*. Cambridge, University Press, 450 p.
- RODIN L.E., and BASILEVICH N.I., 1967. - *Production and mineral cycling in terrestrial vegetation*. Edinburgh. London, Oliver and Boyd, 288 p.
- ROSNAY de J., 1970. - *Les origines de la vie*. Paris, Seuil, 190 p.
- ROSTAND J. et TETRY A., 1962. - *La vie*. Paris, Larousse, 466 p.
- SACCHI C.F. et TESTARD P., 1971. - *Ecologie animale*. Organismes et milieu. Paris, Doin, 480 p.
- SAINT-MARC Ph., 1971. - *Socialisation de la Nature*. Paris, Stock, 380 p.
- SASSON A., 1970. - *Le rôle des microorganismes dans la biosphère et l'avenir de la microbiologie appliquée*. Rabat, Soc. Sc. Nat. et Phys. du Maroc, 166 p.
- SAUBERER F. et HÄRTEL O., 1959. - *Pflanze und Strahlung*. Leipzig, Akad. Verl., 268 p.
- SAUVY A., 1963. - *Théorie Générale de la Population*. P.U.F. Vol. I : Economie et Croissance, 371 p. Vol. II : Biologie Sociale, 389 p.
- SCHNELLE Fr., 1955. - *Pflanzen-Phänologie*. Akad. Verlagsgesellschaft, Leipzig, 297 p.
- SCHÜTTE K.H., 1964. - *The Biology of the Trace Elements*. London, Crosby Lockwood. 228 p.
- SEARS P.B., 1962. - *The Biology of the Living Landscape*. London. Allen and Unwin, 176 p.
- Semaine Sociale Universitaire XXX<sup>e</sup>., 1963. - *Nature, Ressources naturelles et Société*, 493 p. Bruxelles, Ed. de l'Inst. de Sociol. U.L.B.
- SCHREIDER J., 1972. - *Les limites de l'adaptabilité humaine*. La Recherche, 19, 47-62.
- SHANTZ H.L., 1956. - *History and Problems of Arid Lands Development*. The Future of Arid Lands. Amer. Ass. adv. Sci., 3-25.
- SLOBODKIN L.B., 1962. - *Energy in Animal Ecology*. In : Adv. in Ecol. Res. 1. London, Acad. Press, 69-101.
- SMITH R.L., 1972. - *Ecology of man : an ecosystem approach*. N. Y., Haper & Row, 436 p.
- SOLOMON M.E., 1964. - *Analysis of Processus Involved in the Natural Control of Insects*. In : Adv. in Ecol. Res. 2. London, Acad. Press, 1-58.
- SONDHEIMER E. et SIMEONE J.B., 1970. - *Chemical Ecology*. N. Y., Acad. Press., 336 p.
- STEBBINS G.L., 1966. - *Processes of organic evolution*. New Jersey, Prentice Hall, 191 p.
- STEINER G.A., 1971. - *Business and Society*. N. Y., Randow House, 624 p.
- SUKACHEV V. & DYLLIS N., 1964. - *Fundamentals of Forest Biogeocoenology*. Edinburgh and London, Oliver & Boyd, 672 p.
- TICHLER W., 1955. - *Synökologie der Landtiere*. Stuttgart, Fischer, 414 p.
- TSCHUMI P.A., 1970. - *Allgemeine Biologie*. Aarau. Sauerländer : Biologie, Lehr, und Arbeitsbuch für Schweizerische Mittelschüler. III, 207 p.
- TURČEK F.J., 1967. - *Ökologische Beziehungen der Säugtiere und Gehölze*. Bratislava, Vyda. vatel' stvo Slovenskej Akademievid, 210 p.
- TURK A., TURK J., et WITTES J.T., 1972. - *Ecology, Pollution, Environment*. Philadelphia, Saunders, 217 p.

- TÜXEN R., 1965. - *Biosociologie. Bericht über das Internationale Symposium in Stolzenau/Weser*, 1960. Den Haag, Dr. W. Junk, 350 p.
- VOGT W., 1950. - *La faim du Monde*. (trad. I. Rollet), Paris, Hachette, 356 p.
- VOISIN A., 1957. - *Productivité de l'herbe*. Paris, Flammarion, 467 p.
- VOISIN A., 1959. - *Sol, Herbe, Cancer*. Paris, La Maison Rustique, 297 p.
- WALTER H., 1947. - *Die Grundlagen des Pflanzenlebens*. Stuttgart, Ulmer, 474 p.
- WALTER H., 1960. - *Einführung in die Phytologie*. Bd III: Grundlagen des Pflanzenverbreitung. I. Standortslehre. Stuttgart, Ulmer, 560 p.
- WALTER H., 1964. - *Die vegetation der Erde*. 1. *Die tropische und subtropische Zonen*. Iena, Fischer, 2<sup>e</sup> éd., 592 p.
- WALTER H., 1970. - *Vegetations Zonen und Klima*. Stuttgart, Ulmer, 244 p.
- WALTER H. et LIETH H., 1960, 1964, 1967. - *Klimadiagramm-Weltatlas*. Fischer, Iena, 3 vol.
- WEAVER J.E. et CLEMENTS F.E., 1938. - *Plant Ecology*. New York, Mac Graw Hill, 2<sup>e</sup> éd., 600 p.
- WHITTAKER R.H., 1970. - *Communities and ecosystems*. N. Y., Mac Millan, 162 p.
- WILLIAMS C.B., 1964. - *Pattern of the Balance of Nature*. London & New York. Acad. Press, 325 p.
- WOODBURY A.M., 1954. - *Principles of General Ecology*. N. Y., Toronto, Blakiston, 503 p.
- WOODWELL G.M., 1970. - *The energy cycle of the biosphere*. Sc. Am. **223**, 3, 64-97.
- WOODWELL G.M. et SMITH H.H., (edit.), 1969. - *Diversity and Stability in ecological systems*. Brookhaven symposia in Biology, n° **22**, 264 p.
- WOODWELL G.M. et WHITTAKER R.H., 1968. - *Primary production in terrestrial communities*. Am. Zool. **8**, 19-30.
- WOYTINSKY W.S., and WOYTINSKY E.S., 1953. - *World Population and Production*. Trends and outlook. N. Y., The 20th Century fund, 1268 p.
- YAPP W.B., 1972. - *Production, Pollution, Protection*. London, Wykeham, 183 p.

### Écologie agricole

- AZZI G., 1956. - *Agricultural ecology*. London, Constable, 424 p.
- BECKER-DILLINGEN J., 1939. - *Die Ernährung des Waldes*. Verlagsgesellschaft für Ackerbau. Berlin.
- BUTLER G.W. et BAILEY R.W. (Ed.), 1973. - *Chemistry and Biochemistry of Herbage*, vol. 1. London, N. Y., Acad. Press, 639 p.
- EBENARI M. et KOLLER D., 1956. - *Desert Agriculture : Problems and results in Israël*. The future of arid lands. Amer. Ass. Adv. Sc., 390-413.
- ELLENBERG H., 1950, 1952, 1954. - *Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie*. Ludwigsburg, Ulmer.
- Estudio agrobiológico de la provincia de Sevilla*, 1962. - Sevilla, Inst. Nac. Edafología y agrobiología del C.S.I.C., 173 p. (id. pour diverses régions de l'Espagne).
- FRANKEL O.H. et BENNETT E., 1970. - *Genetic resources in plants ; their exploration and conservation*. IBP Handbook, **11**, Oxford, Blackwell, 554 p.
- HARLAN J.R., 1972. - *Les origines de l'Agriculture*. La Recherche, **29**, 1035-1043.
- INRA 1964. - *L'eau et la production végétale*. Paris, INRA, 455 p.
- PAPADAKIS J., 1952. - *Agricultural geography of the world*. Buenos-Aires, Papadakis, 118 p.
- TISCHLER W., 1965. - *Agrar-ökologie*. Iena, Fischer, 499 p.
- VAN DEN BOSCH R. et MESSENGER P.S., 1973. - *Biological control of Pests*. Scranton (U.S.A.), Intext Educ. Publ.
- WHYTE O., 1960. - *Crop production and environment*. London, Faber et Faber, 392 p.

### Phytosociologie et phytogéographie

- ADJANOHOUB E.J., 1962. - *Etude phytosociologique des Savanes de basse Côte-d'Ivoire* (Savanes lagunaires). *Vegetatio*, **11**, 1-2, 1-38.
- AUBREVILLE A., 1961. - *Etude écologique des principales formations végétales du Brésil et contribution à la connaissance des forêts de l'Amazonie brésilienne*. Nogent-sur-Marne, Centre techn. forest. tropical, 268 p.
- BARKMAN J.J., 1958. - *Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes*. Assen, Van Gorcum, 628 p.
- BIROT P., 1965. - *Formations végétales du globe*. Paris, Sedes, 508 p.
- BOURNERIAS M., 1968. - *Guide des Groupements Végétaux de la région parisienne*. Paris, Sedes, 290 p.
- BRAUN-BLANQUET J., 1915. - *Les Cévennes méridionales (Massif de l'Aigoual)*. Arch. Sc. Phys. et Nat., **48**, 208 p.
- BRAUN-BLANQUET J., 1964. - *Pflanzensoziologie*. Wien, Springer, 865 p.
- BRAUN-BLANQUET J., ROUSSINE N. et NEGRE R., 1952. - *Les groupements végétaux de la France Méditerranéenne*, Paris, C.N.R.S., 297 p.
- CLEMENTS F.E., 1920. - *Plant indicators*. The relations of plant communities to process and practice, Washington, Carnegie Inst., 388 p.
- DAGNELIE P., 1965. - *L'étude des communautés végétales par l'analyse statistique des liaisons entre les espèces et les variables écologiques : principes fondamentaux*. Biometrics. **21**, 345-361.

- ELLENBERG H., 1956. - *Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde*. In : WALTER, Einführung in die Phytologie, IV, 136 p.
- FREITAG H., 1962. - *Einführung in die Biogeographie von Mitteleuropa unter besonderer Berücksichtigung von Deutschland*. Stuttgart, Fischer, 214 p.
- GAUSSEN H., 1926. - *Végétation de la moitié orientale des Pyrénées* (sol - climat - végétation). Paris, Lechevalier, 559 p.
- GAUSSEN H., 1933. - *Géographie des plantes*. Paris, A. Colin, 222 p.
- GEHU J.M., 1961. - *Les groupements végétaux de la Sambre Française*. Vegetatio, 69-148, 161-208, 257-372.
- GIACOMINI V. et FENAROLI L., 1958. - *Conosci l'Italia II*, La Flora, Milano, Touring Club italiano, 272 p.
- GOUNOT M., 1958. - *Contribution à l'étude des groupements végétaux messicoles et rudéraux de la Tunisie*. Tunis, Ann. Serv. Bot. et Agronom. 31, 1-282.
- GOUNOT M., 1969. - *Méthodes d'étude quantitative de la végétation*. Paris, Masson, 314 p.
- GRANDVAUX BARBOSA L.A., 1970. - *Carta fitogeografica de Angola*. Luanda, Inst. Inv. Cient., 323 p, 1 carte.
- GUINOCHET M., 1938. - *Etudes sur la végétation de l'étage alpin dans le bassin supérieur de la Tinée* (Alpes-maritimes). Grenoble, thèse (SIGMA 59), 458 p.
- GUINOCHET M., 1955. - *Logique et dynamique du peuplement végétal*. Paris, Masson, 143 p.
- GUINOCHET M., 1973. - *Phytosociologie*. Paris, Masson, 227 p.
- HAUMAN L., BURKART A., PARODI L.R. et CABRERA A.L., 1947. - *La vegetacion de la Argentina*. Geogr. de la Rép. Argentine, 8, 349 p.
- HUECK K., 1966. - *Die Wälder Südamerikas*. Ökologie, Zusammensetzung und wirtschaftliche Bedeutung. Stuttgart, Fischer, 422 p.
- JOVET P., 1949. - *Le Valois. Phytosociologie et phytogéographie*. Paris, Sedes, 390 p.
- KNAPP R., 1948. - *Einführung in die Pflanzensoziologie*. Stuttgart, Ulmer. 1. Arbeitsmethoden. 100 p. 2. Pflanzengesellschaften Mitteleuropas, 94 p. 3. Angewandte Pflanzensoziologie, 132 p.
- KNAPP R., 1967. - *Experimentelle Soziologie und gegenseitige Beeinflussung der Pflanzen*. Stuttgart, Ulmer, 266 p.
- KÜHNHOLTZ-LORDAT G., 1923. - *Les dunes du golfe du Lion*. Essai de géographie botanique. Paris, Montpellier, 307 p.
- KÜHNHOLTZ-LORDAT G., 1949. - *La Cartographie parcellaire de la végétation*. Paris, INRA.
- KÜHNHOLTZ-LORDAT G., 1952. - *La végétation dans ses rapports actuels de surface en Basse-Provence, de Cassis à Bandol*. Paris, Lechevalier, Encycl. biog., 9, 208 p.
- LACOSTE A. et SALANON R., 1969. - *Eléments de biogéographie*. Paris, Nathan, 189 p.
- LAMBERT J.M. et DALE M.B., 1964. - *The use of statistics in phytosociology*. In : Adv. in ecol. Res., 2. London, Acad. Press, 59-99.
- LEBRUN J., 1947. - *La végétation de la plaine alluviale au sud du lac Edouard*. Bruxelles, Inst. Parcs Nationaux Congo Belge, 2 vol. 800 p.
- LEGRIS P., 1963. - *La végétation de l'Inde. Ecologie et Flore*. Pondichery, La Mission, 596 p.
- LEMEE G., 1937. - *Recherches écologiques sur la végétation du Perche*. Paris, Libr. gén. de l'Enseign., 385 p.
- LIPPMAA T., 1938. - *Areal- und Altersbestimmung einer Union* (Galeobdolon, Asperula, Asarum-U) sowie das Problem der Charakterarten und der Konstanten. Acta Inst. et Horti Bot. Univ., Tartu, 6, 2, 152 p.
- LÜDI W., (edit). 1956. - *Die Pflanzenwelt Spaniens*. Veröff. Beob. Inst. Rübel in Zürich, 31, 298 p.
- LUQUET A., 1926. - *Essai sur la géographie botanique de l'Auvergne*. Les associations végétales du Massif des Monts-Dore. Saint-Dizier, thèse, 266 p.
- MEUSEL H., 1940. - *Die Grasheiden Mitteleuropas*. Bot. Arch., 41, 357 p.
- MULLENDERS W., 1954. - *La végétation de Kaniama*. I.N.E.A.C., série scientifique, 61, 499 p.
- NORDHAGEN R., 1936. - *Versuch einer neuen Einteilung der subalpin. alpinen-Vegetation Norwegens*. Bergens Museums Arb. 7, 3-88.
- OOSTINGS H.J., 1950. - *The study of plant communities*. San Francisco, Freeman, 389 p.
- OSVALD H., 1923. - *Die vegetation des Hochmoores Komosse*. Svenska Växtsoc. Sällsk. Handl. 1, 436 p.
- QUANTIN A., 1935. - *L'évolution de la végétation à l'étage de la Chênaie dans le Jura méridional*. Lyon, Bosc Frères, 321 p.
- QUEZEL P., 1957. - *Peuplement végétal des hautes montagnes de l'Afrique du Nord*. Encyc. biogéo. et ecol., X. Paris, Lechevalier, 461 p.
- QUEZEL P., 1966. - *La végétation du Sahara*. Du Tchad à la Mauritanie. Paris, Masson, 334 p.
- RAUNKIAER C., 1934. - *The life form of plants and statistical plant geography*. Oxford, Univ. Press, 631 p.
- RIVAS GODAY S. et RIVAS MARTINEZ S., 1963. - *Estudio y clasificacion de los pastizales españoles*. Madrid. Ministerio de Agricultura, 269 p.
- ROISIN P., 1969. - *Le domaine phytogéographique atlantique d'Europe*. Gembloux, Duculot, 262 p.
- RUBEL E., 1930. - *Pflanzengesellschaften der Erde*. Bern, Hüber, 464 p.
- SAUVAGE Ch., 1961. - *Recherches géobotaniques sur les subéraies marocaines*. Rabat, Trav. Inst. Sc. Chérifiennes, 21, 462 p.
- SCHMITHÜSEN J., 1968. - *Allgemeine Vegetations-geographie*. Berlin, De Gruyter, 463 p.
- SCHWICKERATH M., 1942. - *Bedeutung und Gliederung des Differentialartenbegriffes in der Pflanzensoziologie*. B.B.C., 61, B, 351-383.
- SCHWICKERATH M., 1944. - *Das hohe Venn und seine Randgebiete*. Pflanzensoziologie, Iena, Fischer, 6, 278 p.
- SHELFORD V.E., 1963. - *The ecology of North America*. Urbana, Univ. of Illinois Press, 610 p.

- SILLANS R., 1958. - *Les savanes de l'Afrique centrale*. Encycl. biol., LV, Paris, Lechevalier, 423 p.
- SOO R., VON, 1959. - *Systematische Übersicht der pannonischen Pflanzengesellschaften*. Acta bot. acad. Sc. Hung, 5, 473-500 p.
- SZAFER W., (edit.), 1966. - *The vegetation of Poland*. London, Pergamon, 738 p.
- SZAFER W., PAWLOWSKI B. et al., 1923 à 1927. - *Die Pflanzenassoziationen des Tatragebirges*. Bull. intern. Pol. Sc. et Lettres, Ser. B., supp. I, 1923, 66 p., supp. 2, 1927, 144 p.
- TROCHAIN J., 1940. - *Contribution à l'étude de la végétation du Sénégal*. Mém. Inst. Franç. Afr. Noire, 2, 433 p.
- TÜXEN R., 1955. - *Das System der nordwestdeutschen Pflanzengesellschaften*. Mitt. Flor. - soz. Arbeitsgem., 5, 155-176.
- VOISIN A., 1960. - *Dynamique des herbages*. Paris, La Maison Rustique, 319 p.
- WESTHOFF V. et DEN HELD A.J., 1969. - *Planten Gemeenschappen in Nederland*. Zutphen, Thieme, 324 p.
- WHITTAKER R.H., 1962. - *Classification of natural communities*. Botan. Rev., 1-239.

### Écologie des sols

- Academy of Sciences of the U.S.S.R., 1963. - *Soil geographical zoning of the U.S.S.R.* Jerusalem, Israël Program for Scient. Transl., 480 p.
- AGAFONOFF V., 1936. - *Les sols de France au point de vue pédologique*. Paris, Dunod, 154 p.
- ALEXANDER M., 1961. - *Introduction to Soil Microbiology*. N. Y., Wiley, 472 p.
- BEAR F.E., 1964. - *Chemistry of the Soil*. N.Y., Reinhold publ. Co. London, Chapman et Hall, Ltd. 2<sup>e</sup> ed., 515 p.
- Biologie des sols*. Comptes rendus de recherches, 1969. - Recherches sur les ressources naturelles IX. Paris, Unesco, 248 p.
- BORNEBUSCH C.H., 1930. - *The fauna of forest soils*, Forestlig. Forsovsg. Danm. 11. 1-224.
- BOUCHÉ M.B., 1972. - *Lombriciens de France, écologie et systématique*. Versailles, I.N.R.A., 671 p.
- BOULLARD B. et MOREAU R., 1962. - *Sol, microflore et végétation*. Paris, Masson, 172 p.
- BOYKO H. (édit.), 1966. - *Salinity and aridity*. The Hague. Junk, Mon. Bid. 16, 408 p.
- BUCKMAN H.O. et BRADY N.C., 1960. - *The Nature and Properties of Soils*. N. Y., McMillan, 567 p.
- CHIKISHEV A.G., (édit.), 1965. - *Plant indicators of soils, rocks and subsurface waters*. N. Y. Consultants bureau, 210 p.
- DOEKSEN J. et VAN DEN DRIFT J. (édit.), 1963. - *Soil organisms*. Amsterdam. North Holland Publ. Comp., 435 p.
- DOMMERGUES Y. et MANGENOT F., 1970. - *Ecologie microbienne des sols*. Paris, Masson, 796 p.
- DUCHAUFOUR P., 1970. - *Précis de Pédologie*. Paris, Masson, 3<sup>e</sup> éd., 475 p.
- DUCHE J., 1950. - *La biologie des sols*. Paris, P.U.F., 128 p.
- DUVIGNEAUD P. et DENAEYER S., 1973. - *Considérations sur l'écologie de la nutrition minérale des tapis végétaux naturels*. Oecol. Plant. 8, 219-246.
- EDWARDS C.A., 1969. - *Soil Pollutants and Soil Animals*. Sc. Am., 220, 4, 88-99.
- EYRE S.R., 1963. - *Vegetation and Soils*. London, Arnold, 324 p.
- FIEDLER H.J. et REISSIG H., 1964. - *Lehrbuch der Bodenkunde*. Iena, Fischer, 544 p.
- FOURNIER F., 1972. - *Les Aspects de la conservation des sols*. Paris, Conseil de l'Europe, 206 p.
- FURON R., 1947. - *L'érosion du sol*. Paris, Payot, 224 p.
- GLAZOVSKAYA M.A., 1968. - *Geochemical Landscapes and types of geochemical soil sequences*. Adelaide, 9th Int. Cong. Soil Sc., Transact., 4, 303-312.
- KEVAN D.K., 1955. - *Soil Zoology*. London, Butterworth, 512 p.
- KEVAN D.K., 1962. - *Soil Animals*. London, Witherby, 237 p.
- KONONOVA M.M., 1961. - *Soil organic Matter*. Oxford, Pergamon, 450 p.
- KUBIENA W.L., 1938. - *Micropedology*. Ames (Iona), Collegiate Press inc, 243 p.
- KUBIENA W.L., 1948. - *Entwicklungslehre des Bodens*. Wien, Springer, 210 p.
- KUBIENA W.L., 1953. - *The Soils of Europe*. London, Thomas Murby, 317 p.
- HARLEY J.L., 1959. - *The Biology of Mycorrhiza*. London, Hill, 233 p.
- LAATSCH W., 1954. - *Dynamik der Mitteleuropäischen mineralböden*. Dresden, T. Steinkoff, 277 p.
- LUTZ J.H. et CHANDLER R.F., 1955. - *Forest Soils*. N. Y., J. Wiley Sons, 6<sup>e</sup> éd., 514 p.
- MARGULIS H., 1963. - *Pédologie générale*. Paris, Gauthier-Villars, 113 p.
- OSBORN F., 1954. - *The Limits of the Earth*. London, Faber & Faber, 175 p.
- PARKINSON D. et WAID J.S., 1960. - *The Ecology of Soil Fungi*. Liverpool University Press, 324 p.
- POCHON J. et de BARJAC H., 1958. - *Traité de microbiologie des sols*. Paris, Dunod, 685 p.
- PRAT H., 1949. - *L'homme et le sol*. Paris, Gallimard, 296 p.
- RODE A.A., 1961. - *The Soil forming Process and Soil Evolution*. Jerusalem, Israël Program for scient. transl. 100 p.
- RUSSEL E.W., 1961. - *Soil Conditions and Plant Growth*. London, Longmans, Green et Co, 9<sup>e</sup> éd., 688 p.

- UNESCO, 1969. - *Biologie des sols*. Recherches sur les ressources naturelles IX. Paris, Unesco, 248 p.
- VIENNOT-BOURGIN G., (édit.), 1960. - *Rapports du sol et de la végétation*. Paris, Masson, 183 p.
- VIKTOROV S.V., VOSTOKOVA Ye.A., VYSHIVKIN D.D., 1964. - *Short guide to geo-botanical surveying*. Intern. ser. of Monographs on pure and appl. biology, vol. 8, London, Pergamon Press, 158 p.
- VINOGRADOV A.P., 1959. - *The geochemistry of rare and dispersed chemical elements in soils*. N. Y., Consultants Bureau Inc., 209 p.
- VOLOBUEV V.R., 1964. - *Ecology of soils*. Jerusalem, Israël Progr. for Scient. Transl., 260 p.
- WAKSMAN S.A., 1952. - *Soil Microbiology*. N. Y., Wiley, 356 p.
- WHYTE R.G. et JACKS G.V., 1956. - *The Rape of the Earth*. London, Faber et Faber, 7<sup>e</sup> éd., 311 p.
- WITTKAMP M., 1971. - *Soil as components of ecosystems*. Ann. Rev. Ecol. and System., 2, 85-111.

### Écologie des eaux. Écologie marine. Limnologie

- AUBERT M., 1965. - *Cultiver l'océan*. « La Science vivante ». Paris, P.U.F., 199 p.
- AUBERT M. et J., 1969. - *Océanographie médicale*. Paris, Gauthier-Villars, 316 p.
- BUZZATI-TRAVERSO A.A., 1960. - *Perspectives in Marine Biology*. University of California Press, 621 p.
- CHAPMAN V.J., 1964. - *Coastal vegetation*. London, Pergamon, 245 p.
- C.N.R.S., 1959. - *Ecologie des algues marines*. Paris, C.N.R.S., 276.
- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE Cl., 1960. - *Biologie des eaux souterraines littorales et continentales*. Paris, Hermann, 750 p.
- DIETRICH G., 1957. - *Allgemeine Meereskunde*. Eine Einführung in die Ozeanographie. Berlin, Cornträger, 492 p.
- DUSSART B., 1966. - *Limnologie*. L'étude des eaux continentales. Paris, Gauthier-Villars, 658 p.
- FURON R., 1963. - *Le problème de l'eau dans le monde*. Paris, Payot, 251 p.
- GESSNER F., 1959. - *Hydrobotanik*. Berlin, Deutscher Verlag der Wissenschaften, 1, 517 p., 2, 701 p.
- HARDY A., 1962. - *The open sea*. The world of plankton. London, Collins, 335 p.
- HARDY A., 1964. - *The open sea*. Fish and Fisheries. London, Collins, 332 p.
- HOLT S.J., 1969. - *The food resources of the ocean*. Sc. Am., 221, 178-194.
- IDYLL C.P., 1973. - *The anchovy crisis*. Sc. Am., 228, 6, 22-29.
- ISAACS J.D., 1969. - *The nature of oceanic life*. Sc. Am., 221, 146-162.
- JACKSON D.F., 1964. - *Algae and man*. New York, Plenum Press, 434 p.
- LEWIS J.R., 1964. - *The ecology of rocky shores*. London, Engl. Univ. Press, 323 p.
- MANN K.H., 1969. - *The dynamics of aquatic ecosystems*. In : Adv. in Ecol. Res., 6, 1-81.
- MCVAY S., 1966. - *The last of the great Whales*. Sc. Am., 215, 2, 13-21.
- MOLINIER R., 1960. - *Etude des biocénoses marines du cap Corse* (France). Vegetatio, 9, 121-192.
- MOORE H.B., 1958. - *Marine ecology*. New York, London, Chapman & Hill, 493 p.
- PERES J.M., 1961 et 1963. - *Océanographie biologique et biologie marine*. P.U.F., 1, 552 p ; 2, 550 p.
- PINCHOT G.R., 1970. - *Marine farming*. Sc. Am., 223, 6, 14-21.
- RAYMONT J.E.G., 1966. - *The production of marine plankton*. In : Adv. in Ecol. Res., 3, 117-205.
- RAYMONT J.E.G., 1967. - *Plankton and productivity in the oceans*. Oxford, Pergamon Press, 660 p.
- REID G.K., 1961. - *Ecology of Inland Waters and Estuaries*. N. Y., Reinhold, 375 p.
- REVELLE R., 1969. - *The ocean*. Sc. Am., 221, 3, 54-65.
- TIMMERMANS J.A., 1959. - *Le cycle biochimique dans les eaux douces*. Bull. franç. de Piscicult., 194, 27 p.
- WALFORD L.A., 1958. - *Living resources of the sea*. N. Y., Ronald Press, 321 p.
- WIENS H.J., 1962. - *Atoll environment and ecology*. New Haven and London, Yale Univ. Press, 532 p.
- YASSO W.E., 1965. - *Oceanography*. A study of inner space. N. Y., Holt, Rinehart & Winston, 176 p.
- ZENKEVITCH L., 1963. - *Biology of the seas of the USSR*. London, Allen & Unwin, 955 p.
- ZHADIN V.I. et GERD S.V., 1963. - *Fauna and flora of the rivers, lakes and reservoirs of the URSS*. Jerusalem, Israël Progr. for Scient. Transl., 626 p.

### Biosphère, technosphère et noosphère

- ABEL A., 1964. - *L'esprit du nomade et la destruction des ressources naturelles*. XXX<sup>e</sup> Semaine Sociale Universitaire (25-29 nov. 1963). Nature, Ressources Naturelles et Société. Bruxelles, Ed. Inst. de Sociol., U.L.B., 29-44.
- ALLSOPP B., 1972. - *Ecological Morality*. London, Müller, 117 p.
- ALTSCHUL A.M. (édit.), 1966. - *World Protein Resources*. Washington D.C., Am. chem. Soc., 285 p.
- BAADE F., 1963. - *La course à l'an 2000*. Paris, P.U.F., 265 p.



- BATES M., 1962. - *Man in Nature*. Foundations of Modern Biology Series. New Jersey, Prentice Hall, 116 p.
- BENNET M.K., 1953. - *The World's Food*. New York, Harper, 292 p.
- BIGWOOD E.J., 1964. - *De l'avenir de notre alimentation*. XXX<sup>e</sup> Semaine Sociale Universitaire (25-29 nov. 1963). Nature, Ressources Naturelles et Société. Bruxelles, Ed. Inst. de Sociol., U.L.B., 177-209.
- BODIN et CHEINISSE C.F., 1970. - *Les Poisons*. L'Univers des Connaissances, 57. Paris, Hachette, 256 p.
- BOERMA A.H., 1970. - *A world agricultural plan*. Sc. Am., 223, 2, 54-69.
- BONNEFOUS E., 1971. - *L'Homme ou la Nature ?* Paris, Hachette, 462 p.
- BORGSTROM G., 1973. - *World Food Resources*. Scranton (U.S.A.). Intext Educ. Publ.
- BORLAUGH N.E., 1972. - *Plaidoyer pour le DDT et autres pesticides*. Le Courrier, Unesco, p. 4-13.
- BOUTHOUX G., 1964. - *La Surpopulation*. Paris, Payot, 250 p.
- LORD BOYD ORR., 1953. - *The White Man's Dilemma*. London, George Allen and Unwin Ltd., 124 p.
- BROWN H., 1970. - *Human materials production as a process in the biosphere*. Sc. Am., 223, 3, 194-206.
- BROWN L.R., 1970. - *Human food production as a process in the biosphere*. Sc. Am., 223, 3, 160-170.
- CALDER R., 1961. - *After the seventh day*. The world Man created. New York, Simon and Schuster, 449 p.
- CARSON R., 1963. - *Printemps silencieux*. Paris, Plon, 281 p.
- CEPEDE M., 1962. - *La Faim occulte*. La lutte contre la Faim. Le Courrier, Unesco, n° 7-8.
- CLARK C., 1959-60. - *The earth can feed its people*. World Justice, 1, n° 1, 35-55.
- COMMONER B., 1969. - *Quelle Terre laisserons-nous à nos enfants ?* Paris, Seuil, 206 p.
- CURTIS B.C. & JOHNSTON D.R., 1969. - *Hybrid wheat*. Sc. Am., 220, 5 : 21-29.
- DEEVEY E.S., 1960. - *The human Population*. Sc. Am. September, 3-9.
- DE CASTRO J., 1952. - *Géopolitique de la Faim*. Paris, Les éd. ouvrières. Economie et Humanisme, 328 p., n<sup>lle</sup> éd. 1963, 412 p.
- DE CASTRO J., 1964. - *Géographie de la Faim*. Le dilemme Brésilien : Pain ou acier. Paris, Seuil, 320 p.
- DELAUNAY J., 1972. - *Halte à la Croissance*. Paris, Fayard, 309 p.
- DEMARLY Y., 1973. - *L'amélioration des plantes*. La Recherche, 38, 867-877.
- DORST J., 1965. - *Avant que nature ne meure*. Neuchâtel, Delachaux et Niestlé, 417 p.
- DUMONT R. et ROSIER B., 1966. - *Nous allons à la Famine*. Paris, Seuil, 280 p.
- DUVIGNEAUD P., 1964. - *Aspects sociaux de l'altération des ressources naturelles, conservation des ressources naturelles et protection de la Nature*. Nature, Ressources Naturelles et Société. Bruxelles, Ed. Inst. Sociol. U.L.B., 397-460.
- DUVIGNEAUD P. et BARBEZAT M., 1972. - *L'environnement*. Prométhée, 22, 1, 3-24.
- EBENARI M. et KOLLER D., 1956. - *Desert Agriculture : Problems and Results in Israël*. The Future of arid Lands A.A.A.S., 390-413 p.
- EFRON D.H., 1970. - *Psychotomimetic Drugs*. New York, Raven, Press, 365 p.
- EHRlich P.A. et EHRlich A.H., 1970. - *Population, Resources, Environment*. Issues in Human Ecology. San Francisco, Freeman, 383 p.
- FABRE L., 1962. - *Six milliards d'Insectes*. Paris, Arthaud, 245 p.
- F.A.O., 1970. - *Annuaire des produits forestiers 1969*. Roma, F.A.O., 216 p.
- F.A.O., 1972. - *Annuaire de la Production 1971*. Roma, F.A.O., 829 p.
- F.A.O., 1972. - *La situation mondiale de l'alimentation et de l'agriculture 1972*. Roma, F.A.O., 215 p.
- FAURE E., et all., 1972. - *Apprendre à être*. Paris, Unesco, Fayard, 368 p.
- FONTAN J. et SERVANT J., 1973. - *Les gaz en trace dans l'atmosphère*. La Recherche, 38, 857-866 p.
- FRANKEL H. et BENNET E., 1970. - *Genetic Resources in Plants*. Their Exploration and Conservation. Oxford, I.B.P. Handbook n° 11, Blackwell, 554 p.
- GLESINGER E., 1951. - *Demain, l'Age du Bois*. Paris, Berger-Levrault, 247 p.
- GOLDSMITH Ed. et all., 1972. - *Changer ou disparaître*. Collection Ecologie. Plan pour la Survie. Paris, A. Fayard, 158 p.
- GUERRIN A., 1957. - *Humanité et Subsistances*. Paris, Dunod, 485 p.
- GUIFFAN J., 1969. - *Surpopulation et malnutrition*. Dossiers « Sciences humaines » n° 3. Paris, A. Colin, 96 p.
- HAUMAN L., 1947. - *Réflexions d'un Biologiste sur l'Histoire contemporaine*. Bull. Cl. Sci. Acad. Roy. Belg., XXXII, 705-729.
- HAUMAN L., 1952. - *L'éloge des Plantes*. Bruxelles, Revue de l'U.L.B., 4, 1-17.
- HEIM R., 1973. - *L'angoisse de l'an 2000*. Paris, Fond-Singer. Polignac, 398 p.
- HUMBERT H., 1927. - *La destruction d'une flore insulaire par le feu*. Principaux aspects de la végétation à Madagascar. Mem. Acad., Malgache, 5, 79 p.
- JULIEN M.H., 1965. - *L'homme et la Nature*. Paris, Hachette, 128 p.
- LALANNE R., 1958. - *L'Alimentation humaine*. Collection « Que sais-je ? » n° 22. P.U.F., 128 p.
- LATHAM M.C., 1970. - *Nutrition humaine en Afrique tropicale*. Rome, F.A.O., 300 p.
- MAHEU R., 1966. - *La civilisation de l'universel*. Paris, Laffont, 282 p.

- MANGELSDORF P.C., 1961. - *Biology, Food and People*. Econ. Bot., 15, 279-299.
- MEADOWS et al., 1972. - *Rapport sur les limites à la croissance*. In : DELAUNAY J. : « Halte à la Croissance ». Paris, Fayard, 135-309.
- MESSÉGUÉ M., 1972. - *C'est la Nature qui a raison*. Paris, Laffont, 359 p.
- MORRIS D., 1970. - *Le zoo humain* (trad. de l'anglais par Rosenthal). Paris, Grasset, 293 p.
- MOSSE J. et FAUCONNEAU G., 1973. - *Les aliments de demain*. La Recherche, 36, 635-643.
- MÜLLER D., 1960. - *Kreislauf des Kohlenstoffs*. Handbuch der Pflanzenphysiologie, XII, 2. Berlin, Springer, 934-948.
- PADDOCK W. & P., 1967. - *Famine 1975*. America's Decision : who will Survive? Boston and Toronto : Little, Brown and Co., 276 p.
- PAUWELS L., 1971. - *Lettre ouverte aux gens heureux et qui ont bien raison de l'être*. Paris, A. Michel, 212 p.
- PELLERIN P., 1970. - *Nature, attention : poisons !* Paris, Stock, 128 p.
- PIRIE N.W., 1967. - *Orthodox and Unorthodox Methods of meeting world Food Needs*. Sc. Am. Fev. 1967., 27-35.
- PIRIE N.W., 1971. - *Leaf Protein : its agronomy, preparation quality and use*. Oxford, IBP Handbook n° 20, Blackwell, 192 p.
- POURSIN J.M., 1971. - *La population mondiale*. Paris, Seuil, 144 p.
- PYKE M., 1970. - *L'homme et ses aliments*. L'Univers des Connaissances. Paris, Hachette, 249 p.
- RUSSEL, Sir John, 1961. - *World Population and World Food Supplies*. London, Allen and Unwin Ltd., 513 p.
- SAUVY A., 1963. - *Malthus et les deux Marx*. Paris, Denoël, 353 p.
- SCHNELL R., 1957. - *Plantes Alimentaires et Vie Agricole de l'Afrique Noire* (Essai de phytogéographie alimentaire). Paris, Larose, 223 p.
- SEARS P.B., 1957. - *The Ecology of Man*. Condon Lectures Univ. Oregon Press, 60 p.
- SEN, BINAY, RANJAN., 1962. - *Faire face à la Faim*. Le Courrier, Unesco, 7, 8.
- SKROTEKY N., 1970. - *La Nature n'en peut plus*. Paris, La Documentation Française, 93 p.
- SORRE M., 1947. - *Les Fondements de la géographie Humaine*. T.I : Les Fondements Biologiques. Paris, A. Colin, 447 p. 4<sup>e</sup> éd. 1971 sous le titre : Les fondements biologiques de la géographie humaine (essai d'une écologie de l'homme).
- STAKMAN E.C., BRADFIELD R. et MANGELSDORF P., 1967. - *Campaigns against Hunger*. Cambridge (Mass.), Harvard Un. Pr., 328 p.
- STERNBERG J., 1972. - *Lettre aux gens malheureux et qui ont bien raison de l'être*. Paris, Losfeld, 139 p.
- STEWART R.W., 1969. - *The atmosphere and the ocean*. Sc. Am., 221, 3 : 76-86.
- SUKHATME, 1961. - *The world's hunger and future needs in food supplies*. The Journal of the Royal Statistical Society, Série A (Général), 24, 463-525.
- TOFLER A., 1971. - *Le choc du futur*. (traduit de l'américain par S. Laroche et S. Metzger). Paris, Denoël, 539 p.
- UNESCO 1970. - *Utilisation et conservation de la biosphère*. Paris, Unesco, 305 p.
- URBAN G.R., 1972. - *Survivre au futur*. Paris, Mercure de France, 384 p.
- VALLEGA J., 1962. - *Légions dévastatrices*. Insectes et rongeurs dévorent chaque année la nourriture de centaines de millions d'hommes. Courrier Unesco, p. 32.
- VAN DEN BOSCH R., 1971. - *Biological control of insects*. In : An. rev. of Ecol. and System., 2, 45-66. Palo Alto California.
- WARD B. et DUBOS R., 1972. - *Nous n'avons qu'une terre*. Paris, Denoël, 357 p.
- WHITE G.F. (édit.), 1956. - *The Future of Arid Lands*. Washington. A.A.A.S, 433 p.
- WOLSTENHOLME G., 1963. - *Man and his Future*. Boston. Little, Brown & Co. Ciba Foundation, 410 p.
1970. - *Un premier programme pour l'environnement* 2 000, Rev. de l'Aménagement du Territoire, Hors série.
1972. - *La politique française de l'environnement*. Rapport d'activité 1971. Paris, La Documentation française, 202 p.

### Écosystèmes urbains et industriels. Aménagement du territoire

- ABRAMS Ch., 1965. - *The uses of land in cities*. Sc. Am., 213, 3, 150-160.
- ANT H. et ENGELKE H., 1970. - *Die Naturschutzgebiete der Bundes Republik Deutschland, Bundesanstalt für vegetationskunde*. Bonn. Bad bodesberg, 1 Carte, 305 p.
- BAKACS T., 1972. - *Urbanization and human health*. Budapest, Akad. Kiadó, 168 p.
- BAUER L. et WEINITSCHKE H., 1964. - *Landschaftspflege und Naturschutz*. Iena, Fischer, 194 p.
- BERNATZKY A., 1972. - *Grosstadtklima und Schutzpflanzungen*. Natur und Museum, 102, (11), 425-431.
- BLUMENFELD H., 1965. - *The Modern Metropolis*. Sc. Am., 213, 3, 64-86.
- COOK E., 1971. - *The Flow of Energy in an Industrial Society*. Sc. Am., 225, 3, 135-144.
- DOXIADIS C.A., 1968. - *Ekistics. An Introduction to the Science of Human Settlements*. London, Hutchinson, 527 p.
- DOXIADIS C.A., 1970. - *Ekistics, the Science of Human Settlements*. Sc., 170, n° 3956, 393-404.

- GLIKSON A., 1971. - *The Ecological Basis of Planning*. The Hague, Nyhoff, 115 p.
- GRAVIER J.F., 1972. - *Paris et le désert français en 1972*. Paris, Flammarion, 284 p.
- HACKETT B., 1971. - *Landscape Planning*. Newcastle, Oriel, 124 p.
- HARROY J.P., 1967. - *Liste des Nations Unies des Parcs Nationaux et réserves analogues*. Bruxelles, Hayez, 550 p.
- JASKE R.T., 1973. - *An Evaluation of Energy Growth and use Trends as a Potential upper Limit in Metropolitan Development*. The Sc. of the Tot. Environ., 2, 45-60.
- JOURET B., 1972. - *La méthode de transect appliquée à l'analyse urbaine, un exemple bruxellois*. Rev. de géographie de Lyon., 47, 1, 77-95.
- KIEMSTEDT H., 1972. - *Erfahrungen und Tendenzen in der Landschaftsbewertung*. In Zur Landschaftsbewertung für die Erholung, Hannover, Jänecke, 33-44.
- LACAZE J.P., 1972. - *Une nouvelle Science appliquée : l'urbanisme*. La Recherche, 27, 839-846 p.
- LANDSBERG H.E., 1973. - *L'influence de l'homme sur l'atmosphère*. La Recherche, 4, 31, 125-134.
- LE CORBUSIER, 1957. - *La charte d'Athènes*. Paris, Editions de Minuit, 189 p.
- LE CORBUSIER, 1963. - *Manière de penser l'Urbanisme*. Gonthier, 200 p.
- LONG G., 1969. - *Conceptions générales sur la cartographie biogéographique intégrée de la végétation et de son écologie*. Ann. Géographie, 427, mai-juin, 257-285.
- LOWRY W.P., 1967. - *The climate of cities*. Sc. Am., 217, 2, 15 p.
- LYNCH K., 1965. - *The city as environments*. Sc. Am., 213, 3, 209-219.
- MOUREAUX S., 1973. - *Agglomération de Bruxelles*. Plan général d'aménagement des 19 communes. Options et directives. Bruxelles, Lielens, 16 p.
- MYERS J.N., 1968. - *Fog*. Sc. Am., 219, 6, 74-82.
- OLSCHOWY G., 1970. - *Landschaft und Technik*. Hannover, Patzer, 328 p.
- OUDIN B., 1972. - *Plaidoyer pour la Ville*. Paris, Laffont, 253 p.
- Le Plan MANSHOLT, 1969. - *Le Rapport Vedel*. Paris, Soc. d'éd. des coopératives La Fayette, 589 p.
- SOULIER L., 1968. - *Espaces verts et urbanisme*. Paris, Centre de Recherche d'Urbanisme, 288 p.
- TÜXEN R. (édit.), 1968. - *Pflanzensoziologie und Landschaftsökologie*. Den Haag, Junk, 426 p.
- WOLMAN A., 1965. - *The Metabolism of cities*. Sc. Am., 213, 3, 179-190.
- Les espaces verts de Paris*, 1971. - Paris, Impr. municip. Hôtel de Ville, 88 p.
- Les bases biogéographiques de l'Aménagement de la Haute Vallée de l'Adour*, Paris Mem. n° 1, C.N.R.S., Service de la Carte de la végétation, 149 p., nb. Cartes.

### Pollutions et nuisances

- ABBOU R., 1972. - *Conséquences des pollutions et des nuisances sur la santé publique*. Rev. de la sécurité, n° 83, 7 p.
- American chemical Society (édit.), 1969. - *Cleaning our Environment*. The chemical Basis for Action. Washington, 249 p.
- BRADY N.C., (édit.), 1967. - *Agriculture and the quality of our environment*. Washington, A.A.A.S., 85, 460 p.
- BRITTIN W.E., WEST R. et WILLIAMS R. (édit.), 1972. - *Air and water pollution*. London, Hilger, 613 p.
- DETREIE J.P., 1969. - *La pollution atmosphérique*. Paris, Dunod, 597 p.
- GARBER K., 1967. - *Luftverunreinigung und ihre Wirkungen*. Berlin, Borntraeger, 279 p.
- LAVE L.B. et SESKIN E.P. - *Air Pollution and human Health*. Science, 169, 723-735.
- LEIDBUNDGUT H. (édit.), 1971. - *Schutz unseres Lebensraumes*. Frauenfeld et Stuttgart, Huber, 524 p.
- MERRIMAN D., 1970. - *The Calefaction of a river*. Sc. Am., 222, 5, 42-52.
- MESELSON M.S., 1970. - *Chemical and biological Weapons*. Sc. Am., 222, 5, 15-25.
- MOORE N.W., 1967. - *A Synopsis of the Pesticide Problem*, in Adv. in Ecol. Res., 4, 75-129.
- PEAKALL D.B., 1970. - *Pesticides and the Reproduction of Birds*. Sc. Am., 222, 4, 73-78.
- STERN A.C., 1968. - *Air Pollution*. Vol. I : *Air Pollution and its Effects*, 694 p. Vol II : *Analysis, Monitoring, and Surveying*, 684 p. Vol III : *Sources of Air Pollution and their Control*, 866 p. N. Y., London, Acad. Press.
- TENDRON G., 1964. - *La mer face à la pollution des hommes*. XXX<sup>e</sup> Semaine Sociale Universitaire, 25-29 nov. Nature, Ressources naturelles et Société. Bruxelles, Ed. Inst. Sociol. U.L.B., 139-155.
- TERNISIEN J.A., 1968. - *La lutte contre les pollutions*. Paris, P.U.F., 184 p.
- TERNISIEN J.A., 1968. - *Les pollutions et leurs effets*. Paris, P.U.F., 188 p.
- VAN HAUT H. et STRATMANN H., 1970. - *Farbtafelatlas über Schwefeldioxidwirkungen an Pflanzen*. Essen, Girardet, 206 p.
- VOLWAHSEN A., 1972. - *Formalisierte Prozesse in der Stadtentwicklungsplanung*. Stadtbauwelt, 36, 306-316.
- WENTZEL K.F., 1968. - *Schutzpflanzungen zur Luftreinigung und Besserung der Umweltbedingungen*. Baum-Zeit, 2, n° 3, 37-42.
- WOODWELL G.M., 1963. - *The ecological Effects of Radiation*. Sc. Am., 208, 6, 40-49.
- WOODWELL G.M., 1967. - *Toxic Substances and ecological Cycles*. Sc. Am., 216, 3, 24-31.

YAPP W.B., 1959. - *The Effects of Pollution on Living Material*. London, Symposia of the Inst. of Biology, n° 8, 154 p.

*La sauvegarde du milieu naturel et urbain*, 1971 : la lutte contre les nuisances. Environnement, 3, 82 p. Paris, La documentation française.

## 2. PÉRIODIQUES D'ÉCOLOGIE, OU CONTENANT DES MISES AU POINT D'ÉCOLOGIE

*Amazonia*, Kiel, Mühlau.

*Ambio, a journal of the human environment*; research and management. Stockholm, Royal Swedish Acad. Sciences.

*American Journal of Public Health and the Nation's Health*. N. Y., American Public Health Assoc.

*American Scientist*, Attleboro, Balfour.

*Botanische Jahrbücher*, Stuttgart, Schweizerbart.

*Bulletin on Human Ecology*, Elsay (U.S.A.), Happ.

*Bulletin of the International federation for Housing and Planning*, The Hague, Secy M. Blok.

*Bulletin de la Société d'Ecologie*, Gap, Louis-Jean.

*Bundesbaublatt, Zeitschrift für Wohnungswesen, Staedtebau, Baurecht, und Bauvorschrift*, Wiesbaden, Bauverlag.

*Cahiers de l'Institut d'Aménagement et d'Urbanisme de la région parisienne*, Paris, rue Hamelin.

*Cérès*, Revue FAO sur le développement, Rome, FAO.

*Citta e Società*, Milan, Colombo.

*City*, New York, Canty.

*Le Courrier de l'UNESCO*, Paris, UNESCO.

*2000, Revue de l'Aménagement du Territoire*, Paris, La documentation française.

*Ecological Monographs*, Durham (U.S.A.), Duke Univ. Press.

*Ecology*, Durham (U.S.A.), Duke Univ. Press.

*Economic botany*, N. Y., Bronx.

*Ekistics*, reviews on the problems and science of human settlements, Athènes, Centre d'ekistique de l'organisation technologique d'Athènes.

*Ekologia Polska* (Résumés angl., franç., allem., et russe), Warsaw, Ecological Committee, Nowy Swiat, 72.

*Environment Monthly*, New York, Houseman.

*Environment*, St-Louis (U.S.A.), Environment.

*Environmental Research*, N. Y., Academic Press.

*Environmental Science and Technology*, Washington, American Chemical Society.

*Evolution*, Lawrence (Kansas, U.S.A.), Johnson.

*Forum* (Netherlands), for architecture and allied arts, Hilversum, Pennink.

*Hydrobiologia*, The Hague, Junk.

*Inchieste di Urbanistica et Architettura*, Roma, Public. Internazionali.

*Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie*, Berlin, Akademik Verl.

*Japanese Journal of Ecology*, Sendai (Japon), Ecological Society of Japan.

*Journal of Animal Ecology*, Oxford, Blackwell.

*Journal of Applied Ecology*, Oxford, Blackwell.

*Journal of Ecology*, Oxford, Blackwell.

*Journal of experimental marine biology and ecology*, Amsterdam, Barnes.

*Journal of the marine biological association of the United Kingdom*, Cambridge Univ. Press.

*Landscape architecture*, Louisville (Ky, U.S.A.), Am. Soc. of Landscape architects.

*Marine biology, International Journal on Life in Oceans and Coastal waters*, N. Y., Springer.

*Metropole*, Montréal, Free.

*Mitteilungen des deutschen Verbandes für Wohnungswesen, Staedtebau und Raumplanung*, Koeln, D. Verb., Wohnungswesen, Staedtebau und Raumplanung.

*Mitteilungen des oesterreichischen Institut für Raumplanung*, Vienna, Jaeger et Bartik.

*Newsletter on Human Ecology*, Elsay (Ill., U.S.A.), Happs. Oecologia, Berlin, Springer.

*Oecologia plantarum*, Paris, Gauthier-Villars.

*Oikos. Acta oecologica scandinavica*, Copenhagen, Munksgaard.

*Pédologie*, Gand, Société belge de pédologie.

*Planning and development in the Netherlands*, Assen, Van Gorcum.

*Plant and Soil*, The Hague, Nyhoff.

*Pollution atmosphérique*, Paris, Soc. de la Revue.

*Revue Canadienne d'Urbanisme*, Ottawa, Comm. Planning Assoc.

*Revue d'Ecologie et de Biologie du sol*, Paris, Gauthier-Villars.

*Revue forestière française*, Nancy, E.N.G.R.E.F.

*Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz*, Bundesanstalt für Vegetationskunde, Naturschutz und Landschaftspflege, Bonn-Bad Godesberg.

*Schriftenreihe für Vegetationskunde*, Bundesanstalt für vegetationskunde, Naturschutz und Landschaftspflege, Bonn-Bad Godesberg.

*Science du Sol*, Bulletin de l'Association française pour l'étude du sol, Versailles, C.N.R.S.

*The Science of the total environment*, Amsterdam, Elsevier.

*Science et Vie*, Paris, Excelsior Publications.

*Scientific american*, New York, Morrison.

*Soil Science*, Baltimore, Williams et Wilkins.

*Soviet Soil Science*, Washington, Scripta Publ. Comp.

*La Terre et la Vie*, Revue d'Ecologie appliquée, et bulletin de la Société naturelle de protection de la Nature et d'acclimatation de France, Paris, Rue Cuvier 57.

*Town and Country Planning*, London, Hazel Evans.

*Tropical Ecology*, Varanasi-5 (India), Misra.

*Urban land*, Washington, Urban land Institute.

*Vegetatio*, Den Haag, Junk.

*Vie et Milieu*, Paris, Masson.

## 3. COLLECTIONS APÉRIODIQUES

- Ecological Studies, Analysis and Synthesis*, Berlin-Heidelberg, Springer.
1. *Analysis of Temperate Forest Ecosystems* (REICHLÉ D.E., ed.), 1970, 304 p.
  2. *Integrated Experimental Ecology. Methods and Results of Ecosystem Research in the German Solling Project.* (ELLENBERG H., ed.), 1971, 214 p.
  3. *The Biology of the Indian Ocean.* (ZEITZCHEL B., ed.), 1973, 600 p.
- Environnement*, Paris, La documentation française.
3. *La Sauvegarde du milieu naturel et urbain*, 1971, 81 p.
  4. *La politique française de l'environnement*, 1972, 202 p.
- F.A.O., *Freedom from hunger campaign. Basic studies*, Roma, F.A.O.
- 21 volumes publiés entre 1961 et 1969, dont n° 21, (1969), Towards a strategy for agricultural development.
- I.B.P. Handbook series*, Oxford, Blackwell. 24 tomes parus, traitant surtout de principes et méthodes d'écologie aquatique ou terrestre.
- I.B.P. news*, London, I.B.P. Central office. 24 n°s parus jusque mars 1973, le programme est exposé dans le n° 9.
- Pflanzensoziologie. Eine Reihe vegetationskundlicher Gebietsmonographien.* Jena, Fischer. 14 numéros parus jusqu'en 1964.
- Symposia of The British Ecological Society*, Oxford, Blackwell.
1. *The Biology of weeds*, 1960, 276 p.
  2. *The exploitation of Natural Animal Populations*, 1962, 416 p.
  3. *The water Relations of Plants*, 1963, 404 p.
  4. *Grazing in Terrestrial and Marine Environment*, 1964, 336 p.
  5. *Ecology and the industrial Society*, 1965, 395 p.
  6. *Light as an Ecological Factor*, 1966, 464 p.
  7. *The Teaching of Ecology*, 1967, 306 p.
8. *The measurement of Environmental Factors in Terrestrial Ecology*, 1968, 324 p.
  9. *Ecological aspects of the Mineral Nutrition of Plants*, 1969, 506 p.
  10. *Animal Population in Relations to their Food Resources*, 1970, 477 p.
- UNESCO, Paris, *Ecologie et conservation*.
1. *Ecologie des régions subarctiques*, 1970.
  2. *Méthodes d'étude de l'écologie des sols*, 1970.
  3. *Origine de l'homme moderne*, 1971.
  4. *Productivité des écosystèmes forestiers*, (éd. DUVI-GNEAUD), 1971, 707 p.
- UNESCO, Paris, M.A.B. report series. 7 n°s parus en 1973.
- UNESCO, Paris, *Recherches sur les ressources naturelles*.
- I. *Enquêtes sur les ressources naturelles du continent africain*, 1963, 448 p.
  - V. *Fonctionnement des écosystèmes terrestres au niveau de la production primaire* (éd. ECKARDT), 1968, 516 p.
  - VI. *Exploration aérienne et études intégrées*, 1968, 575 p.
  - IX. *Biologie des sols*, 1969, 248 p.
  - X. *Utilisation et conservation de la biosphère*, 1970, 305 p.
- UNESCO, Paris, *Recherches sur la zone aride*.
- V. *Ecologie végétale*, Actes du colloque de Montpellier, 1955, 126 p.
  - VIII. *Ecologie animale et humaine*, compte rendu des recherches.
  - XIV. *Les problèmes de la salinité dans les régions arides*, 1961, 396 p.
  - XVI. *Echanges hydriques des plantes en milieu aride ou semi-aride*.
  - XVIII. *Les problèmes de la zone aride*, 1962, 519 p.
- UNESCO, Paris, *Recherches sur la zone tropicale humide*.
- *L'étude de la végétation tropicale*, 1958, 226 p.
  - *Problèmes des régions tropicales humides*.
  - *Sols et végétation des régions tropicales*, 1961, 115 p.
  - *Termites in the humid tropics*, 1962, 260 p.

## 4. MISES AU POINT ANNUELLES, BIBLIOGRAPHIQUES

- Advances in Ecological Research*, London and New York, Academic Press, Cragg Ed.
- Annual Review of Ecology and Systematics*, Palo Alto (U.S.A.), Annual Reviews Inc.
- Bulletin Signalétique*, Section 370, Biologie et physiologie végétales ; Section 380, Agronomie et Sylviculture ; Section 360, Biologie animale, Ecologie. Paris, C.N.R.S.
- Ekistics Index* : Athens Center of Ekistics of the Athens Technological Organisation.
- F.A.O., *Annuaire de la Production*, Roma, F.A.O., annuel.
- F.A.O., *La situation mondiale de l'alimentation et de l'agriculture*, Roma, F.A.O.
- Forestry abstracts*, Commonwealth Agricultural Bureaux, Slough, UK,
- Forestry abstracts*, Slough, UK, Commonwealth Agricultural Bureaux.
- Fortschritte der Botanik*, Berlin et Heidelberg, Springer.
- Herbage abstracts*, London, Commonwealth Agricultural Bureaux.
- Index bibliographique de botanique tropicale*, Paris, O.R.S.T.O.M.
- Oceanic abstracts*, La Jolla (U.S.A.), Pollution abstracts Inc.
- Polish Ecological Bibliography*, Warsaw, Inst. Ecol. Polish Acad. Sciences.
- Pollution abstracts*, La Jolla (U.S.A.), Pollution abstracts Inc.
- Water quality abstracts*, La Jolla (U.S.A.), Pollution abstracts Inc.

## Principaux travaux cités

- Parties 1 à 3 : Populations et communautés
- ALECHIN W.W., 1926. - *Was ist eine Pflanzengesellschaft?* Fedde Rep., **37**,
- BIDAULT M., 1971. - *Variation et spéciation chez les végétaux supérieurs*. Paris, Doin, 145 p.
- CLAUSEN J., KECK D.D. et HIESEY W.M., 1940-1948. - *Experimental studies on the Nature of species*. Washington, Carnegie Instit, **520**, 1940, 453 p., **581**, 1948, 128 p.
- DUCHAUFOR Ph., 1957. - *Pédologie*. Tableaux descriptifs et analytiques des sols. Ec. Nat. des Eaux et Forêts. Nancy, Thomas, 87 p.
- DU RIETZ G.E., 1921. - *Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie*. Akadem. Abh. Upsala, 421-728.
- DU RIETZ G.E., 1930. - *Vegetationsforschung auf soziationsanalytischer Grundlage*. Handb. biolog. Arbeitsmeth. **11**, 5, 293-480.
- DUVIGNEAUD P., 1946. - *La variabilité des associations végétales*. Bull. Soc. roy. Bot. de Belgique, **78**, 107-134.
- DUVIGNEAUD P., 1949. - *Les Savanes du Bas-Congo. Essai de phytosociologie topographique*. Lejeunia. Mém., **10**, 192 p.
- GAUSSEN H. et REY P., 1955. - *Service de la carte de la végétation de la France au 200 000<sup>e</sup>*. Paris, C.N.R.S. Service de la Carte phytogéographique, 11-34.
- MORISON C.G.T., HOYLE A.C. et HOPE-SIMPSON J.F., 1948. - *Tropical soil - vegetation catenas and mosaics*. J. of Ecol., **36**, 1, 1-84 p.
- PAVILLARD J., 1935. - *Éléments de sociologie végétale*. Paris, Hermann, 96 p.
- POORE M.E.D., 1955-1956. - *The use of Phytosociological Methods in Ecological Investigations*. J. of Ecol. **43-44**, I, 226-244 ; II, 245-269 ; III, 606-651 ; IV, 28-50.
- SCHLENKER G., 1960. - *Zum Problem der Einordnung klimatischer Unterschiede in das System der Wald Standorte Badenwürttembergs*. Mitt. Forstl. Standorts. v. Forstpflanzenzücht. **9**, 3-15.
- WALTERS M. et BRIGGS D., 1969. - *Les Plantes : variations et évolution*. Paris, Hachette, 256 p.
- Partie 4 : Ecosystèmes
- BAZILEVICH N.I., RODIN L.Ye et ROZOV N.N., 1971. - *Geographical aspects of biological productivity*. Soviet Geography, May 1971, 293-317.
- BELL H.V., 1971. - *A grazing ecosystem in the Serengeti*. Sc. Am., **225**, 1, 86-93.
- BORMANN F.H. et LIKENS G.E., 1970. - *The nutrient cycles of an ecosystem*. Sc. Am., **223**, 4, 92-101.
- BOUKHRIS M. et LOSSAINT P., 1970. - *Sur la teneur en soufre de quelques plantes gypsophiles de Tunisie*. Oecol. Plant **V**, 345-354.
- BOURLIERE F. et HADLEY M., 1970. - *Combination of qualitative and quantitative approaches*, in : REICHLER, Analysis of temperate forest ecosystems, 1-6.
- BOURLIERE F. et LAMOTTE M., 1967. - *Les fondements physiologiques et démographiques des notions de productions et de rendements bioénergétiques*, in : LAMOTTE et BOURLIERE, Problèmes de productivité biologique, Paris, Masson, 1-35.
- CESAR J., 1971. - *Etude quantitative de la strate herbacée de la Savane de Lamto* (Moyenne Côte-d'Ivoire). Paris, Thèse Univ., 96 p.
- COE M.J., 1967. - *The ecology of the alpine zone of Mount Kenya*. Monographiae Biologicae V. 17. The Hague, Junk, 136 p.
- COLE D.W., GESSEL S.P., DICE S.F., 1968. - *Distribution and cycling of nitrogen, phosphorus, potassium and calcium in a second-growth Douglas-fir-ecosystem*. Symposium on primary productivity and mineral cycling in natural ecosystems. Univ. of Maine Press, 197-232.
- COOPER J.P., 1970. - *Potential production and energy conversion in temperate and tropical grasses*. Herbage Abstracts, **40**, 3-15.
- CURLIN J.W., 1970. - *Models of the hydrologic cycle*. in : REICHLER, Analysis of temperate forest ecosystems, 268-285.
- DELVAUX J., 1971. - *Des tables de production aux bilans énergétiques*. UNESCO, Ecol. et Cons., **4**, 177-184.
- DENAEYER-DE SMET S., 1973. - *Note sur un mode de représentation graphique du cycle biologique des nutriments minéraux dans les écosystèmes terrestres*. Bull. inst. roy. sc. nat. belg., **49**, 11, 8 p.
- DENISON W.C., 1973. - *Life in tall trees*. Sc. Am., **228**, 6, 74-81.
- DUVIGNEAUD P., 1964. - *L'écosystème forêt*. Lejeunia, **20**, 1-36.
- DUVIGNEAUD P., 1968. - *Recherches sur l'écosystème forêt*. La Chênaie-Frênaie à Coudrier du bois de Wève. Aperçu sur la biomasse, la productivité et le cycle des éléments biogènes. Bull. soc. roy. bot. de Belgique, **101**, 111-127.
- DUVIGNEAUD P., 1968. - *Recherches sur l'écosystème forêt*. La Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. Bisect biogéochimique et composition des nappes foliaires en polyéléments biogènes. Bull. soc. roy. bot. de Belgique, **101**, 129-139.
- DUVIGNEAUD P., 1971. - *Concepts sur la productivité primaire des écosystèmes forestiers*. UNESCO, Ecol. et Cons., **4**, 111-140.
- DUVIGNEAUD P. et DENAEYER-DE SMET S., 1973. - *Considérations sur l'écologie de la nutrition minérale des tapis végétaux naturels*. Oecol. Plant. **8** (3), 219-246.
- DUVIGNEAUD P., DENAEYER-DE SMET S., AMBROES P. et TIMPERMAN J., 1971. - *Recherches sur l'écosystème forêt*. Biomasse, productivité et cycle des polyéléments biogènes dans l'écosystème « Chênaie caducifoliée ». Essai de phytogéochimie forestière. Mém. Inst. roy. sc. nat. belg., **164**, 101 p.
- ELLENBERG H., 1971. - *Nitrogen content, mineralization and cycling*. UNESCO, Ecol. et cons., **4**, 500-514.

- GALOUX A., 1957. - *La forêt, communauté vivante*. Les Naturalistes belges, **38**, 3, 53-75.
- GALOUX A., 1971. - *Flux et transferts d'énergie au niveau des écosystèmes forestiers*. UNESCO, Ecol. et cons., **4**, 21-40.
- GILAROV M.S., 1969. - *Invertebrates which destroy the forest litter and ways to increase their activity*. UNESCO, Ecol. and cons., **4**, 433-439.
- GOLLEY F.B., 1960. - *Energy dynamics of a food chain of an old-field community*. Ecol. Monog. **30**, 2, 187-206.
- GREENLAND D.J. et KOWAL J.M.L., 1960. - *Nutrient content of the moist tropical forest of Ghana*. Plant and Soil, **12**, 154-174.
- HEDIN L. et DUVAL E., 1967. - *Intérêt de l'étude de la production primaire en écologie prairiale*. in : LAMOTTE et BOURLIÈRE, *Problèmes de productivité biologique*, Paris, Masson, 93-112.
- HENTGEN A., 1972. - *Grasslands of France*. Herbage abstracts, **42**, 1-9.
- HOLMES W., 1968. - *The use of nitrogen in the management of pasture for cattle*. Herbage abstracts, **38**, 265-277.
- HUTCHINSON K.J., 1971. - *Productivity and energy flow in grazing/fodder conservation systems*. Herbage abstracts, **41**, 1, 1-10.
- JOURDHEUIL P., 1967. - *Le rôle des entomophages dans la productivité d'une agrobiocénose*. in : LAMOTTE et BOURLIÈRE, *Problèmes de productivité biologique*, Paris, Masson, 221-243.
- KIRA T., OGAWA H., YODA K. et OGINO K., 1967. - *Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand*. IV : Dry matter production, with special reference to the Khao Chong rain forest. Nature and Life in southern Asia, 149-174.
- KIRA T. et SHIDEI T., 1967. - *Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of western pacific*. Jap. J. of Ecol., **17**, 2, 80-87.
- KRIZELJ S., 1971. - *L'entomofaune circulante dans la Chênaie à charmes de haute Belgique*. UNESCO, Ecol. et cons., **4**, 397-402.
- KUCERA C.L., DAHLMAN R.C. et KOELLING M.R., 1967. - *Total net productivity and turnover on an energy basis for tallgrass prairie*. Ecology, **48**, 4, 536-541.
- LAMOTTE M., 1967. - *Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire) : présentation du milieu et du programme de travail*. La Terre et la Vie, **21**, 197-215.
- LAMOTTE M., 1970. - *La participation au PBI de la station d'écologie tropicale de Lamto (Côte-d'Ivoire)*. Bull. soc. écol., **1**, 2, 58-65.
- LECLERCQ J., 1971. - *Les insectes de l'espace aérien des forêts : réalités et points de vue*. UNESCO, Ecol. et cons., **4**, 391-396.
- LE HOUEROU H.N., 1969. - *La végétation de la Tunisie steppique*. Ann. INRA Tunisie, **42**, 5, 622 p.
- LIKENS G.E., BORMANN F.H., PIERCE R.S., FISHER D., 1971. - *Nutrient-hydrologic cycle interaction in small forested watershed ecosystems*. UNESCO, Ecol. et cons., **4**, 553-563.
- LOSSAINT P. et RAPP M., 1971. - *Répartition de la matière organique, productivité et cycle des éléments minéraux dans des écosystèmes de climat méditerranéen*. UNESCO, Ecol. et cons., **4**, 597-617.
- MACFADYEN A., 1964. - *Energy flow in ecosystems and its exploitation by grazing*. Grazing in terrestrial and marine environments. Oxford, Blackwell Sc. Publ., 1-20.
- MACGILLIVRAY J.H. et BOSLEY J.B., 1962. - *Amino acid production per acre by plants and animals*. Econ. Bot. **16**, 1, 25-30.
- MALDAGUE M.E., 1970. - *Rôle des animaux édaphiques dans la fertilité des sols forestiers*. INEAC, Sér. scient., **112**, 245 p.
- MATTE V., 1971. - *Pinus radiata plantations in Chile*. Present situation and future possibilities. UNESCO, Ecol. et cons., **4**, 217-223.
- MÖLLER C.M., MÜLLER D., NIELSEN J., 1954. - *Graphic presentation of dry matter production in European Beech*. Det forstlige Forsgsvaesen i Danmark, **21**, 327-335.
- MÖLLER C.M., MÜLLER D., NIELSEN J., 1954. - *Ein Diagramm der Stoffproduktion im Buchenwald*. Schweiz. bot. Gesellschaft., **64**, 487-494.
- NEF L., 1957. - *Etat actuel des connaissances sur le rôle des animaux dans la décomposition des litières de forêts*. Agriculture, **V**, 2<sup>e</sup> série, 3, 316 p.
- NIČIPOROVIČ A.A., 1968. - *Evaluation of productivity by study of photosynthesis as a function of illumination*. UNESCO, Recherches Ress. nat., **V**, 261-270.
- NIHLGÅRD B., 1972. - *Plant biomass, primary production and distribution of chemical elements in a beech and a planted spruce forest in South Sweden*. Oikos, **23**, 69-81.
- NYE P.H., 1961. - *Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest*. Plant and Soil, **13**, 333-346.
- ODUM E.P., 1967. - *The strategy of ecosystem development*. Science, **164**, 262-270.
- PARDE J., 1961. - *Dendrométrie*. Nancy, Ecole Nation. des Eaux et Forêts, 350 p.
- PETRUSEWICZ K., 1967. - *Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems (Principles and Methods)*, 2 vol. Warszawa, Państwowe Wydawnictwo Naukowe.
- PHILLIPSON J., 1973. - *Ecological Energetics*. London, Arnold, 60 p.
- REICHLE D.E., 1971. - *Energy and nutrient metabolism of soil and litter invertebrates*. UNESCO, Ecol. et cons., **4**, 465-477.
- REICHLE D.E., et EDWARDS N.T., 1973. - *IBP. Eastern deciduous Forest Biome. Oak Ridge Site*, in Modeling Forest Ecosystems, Oak Ridge Nat. Lab., 151-165 p.
- RENNIE P.J., 1955. - *The uptake of nutrient by mature forest growth*. Plant and Soil, **7**, 49-95.
- RENNIE P.J., 1957. - *Les prélèvements des éléments nutritifs des forêts exploités et leur importance sur les sols pauvres pour la production du bois*. Rev. Forest. franç., **7**, 529-545.

- RICHARDS P.W., 1973. - *The tropical rain forest*. Sc. Am., **229**, 6, 58-67.
- RICOU G., 1967. - *Etude biocoenotique d'un milieu «naturel»*. La prairie permanente pâturée. Thèse Fac. Sc. Univ. Paris, Inst. Nat. Rech. Agron., 154 p.
- RODIN L., et VINOGRADOV B. (édit.), 1970. - *Etudes géobotaniques des pâturages du secteur ouest du département de Médéa de la République algérienne démocratique et populaire*. Leningrad, «Naouka», 124 p.
- ROUGERIE G., 1969. - *Géographie des paysages*. Paris, Que Sais-je ? P.U.F., 126 p.
- RYTHER J.H., 1969. - *Photosynthesis and fish production in the sea*. Science, **166**, 72-77.
- SATCHELL J.E., 1971. - *Feasibility study of an energy budget for Meathop wood*. UNESCO, Ecol. et cons., **4**, 619-630.
- SCHLENKER G., 1969. - *Rotfäule*. Untersuchungen in der Abteilung Botanik und Standortkunde der Baden-Württembergischen forstlichen Versuchs- und Forschungsanstalt. Mitt. Ver. Forstl. Standortsk. u. Forstpfl., **19**, 3-5.
- SCHNELL R., 1951. - *La forêt dense*. Paris, Lechevalier, 330 p.
- SCHÖNHAR S., 1969. - *Untersuchungen über das Vorkommen von Rotfäulepilzen in Fichtenbeständen der Schwäbischen Alb*. Mitt. Ver. Forstl. Standortsk. u. Forstpfl., **19**, 20-28.
- SCHULTZ A.M., 1969. - *A Study of an Ecosystem the arctic tundra*. in : VAN DYNE G.M., the ecosystem concept in natural resource management, N. Y. Acad. Press, 77-93.
- SOUKATCHEV V.N., 1954. - *Quelques problèmes théoriques de la phytosociologie*. Essais de Botanique, **1**, Acad. Sc. U.R.S.S., 310-330.
- SWAMINATHAN M.S., 1973. - *L'explosion végétale*. Cérès, **32**, 11-15.
- VAN DEN BOSCH R., 1971. - *Biological control of insects*. Ann. Rev. Ecol. and System., **2**, 54-66.
- WASSINK E.C., 1968. - *Light energy conversion in photosynthesis and growth of plants*. UNESCO, Rech. Ress. Nat., **V**, 53-66.
- WESTLAKE D.F., 1963. - *Comparisons of plant productivity*. Biol. Rev., **38**, 385-425.
- WHITTAKER R.H., 1966. - *Forest dimensions and production in the Great Smoky Mountains*. Ecology, **47**, 103-121.
- WHITTAKER R.H., 1970. - *The biochemical ecology of higher plants*. In : E. SONDEHEIMER et J.B. SIMEONE : «Chemical Ecology». N. Y. Acad. Press, 43-70.
- WHITTAKER R.H., et WOODWELL G.M., 1969. - *Structure, production and diversity of the oak-pine forest at Brookhaven*, New York. J. of Ecol., **57**, 155-174.
- WILL G.M., 1959. - *Nutrient return in litter and rain-fall under some exotic conifer stands in New Zealand*. J. agr. res., **2**, 719-724.
- Parties 5 à 9 : Biosphère et Noosphère
- ANDERSON A.B., 1967. - *Silvichemicals from the forest*. Econ. Bot., **21**, **1**, 15-30.
- AUTRET A., 1962. - *Habitudes alimentaires, Ignorance, Préjugés et Tabous*. Le Courrier, UNESCO n°s 7-8.
- BOLIN B., 1970. - *The Carbon cycle*. Sc. Am., **223**, **3**, 124-132.
- CARLESTAM G., et LEVIL., 1971. - *Urban Conglomerates as psychosocial human stressors*. Stockholm, Roy. Min. For. Aff., Roy. Min. Agric., 74 p.
- CHAMPAGNAT A., 1965. - *Protein from petroleum*. Sc. Am., **213**, **4**, 13-19.
- GHENG TIEN-HSI., 1969. - *Production of Kelp. A major aspect of China's Exploitation of the Sea*. Econ. Bot. **13**, 215-236.
- CLOUD P., and GIBOR A., 1970. - *The oxygen cycle*. Sc. Am., **223**, **3**, 110-123.
- COLAS R., 1964. - *Le problème de l'eau*. Population **1**, 31-54.
- DEEVEY E.S., 1970. - *Mineral cycles*. Sc. Am., **223**, **3**, 148-158.
- DELWICHE C.C., 1970. - *The nitrogen cycle*. Sc. Am., **223**, **3**, 136-146.
- DUVIGNEAUD P., 1973. - *Morale et Ecologie*. La Pensée et les Hommes, 20 p.
- Institut Scientifique d'Hygiène Alimentaire, 1971. - (S. Randouin, etc...). Tables de Composition des Aliments. Paris, Lanore, 4<sup>e</sup> édition.
- KELLOG W.W., CADLE R.D. et al., 1972. - *The Sulfur Cycle*. Sc. **175**, 587-596.
- KIEMSTEDT H., 1972. - *Erfahrungen und Tendenzen in der Landschaftsbewertung*. Hannover, in Zur Landschaftsbewertung für die Erholung, Jänecke, 33-44.
- KMET J. et MAHBOUBI E., 1972. - *Oesophageal Cancer in the Caspian Littoral of Iran : Initial Studies*, Science, **175**, 846-853.
- LAVE L.B. et SESKIN E.P., 1969-1970. - *Air Pollution and Human Health*. Science, 723-733.
- MACGILLIVRAY J.H., et BOSLEY J.B., 1962. - *Amino acid Production per Acre by Plants and Animals*. Econ. Bot., **16**, **1**, 25-30.
- MANGELSDORF P.C., 1961. - *Biology, food and people*. Econ. Bot. **15**, 279-288.
- MANSHOLT, 1972. - *La lettre Mansholt, réactions et commentaires*. Paris, Pauvert, 108 p.
- Le plan MANSHOLT. *Le rapport VEDEL*. 1969. - Paris, Seclav, 589 p.
- MILNER M., 1966. - *General Outlook for Seed Protein concentrates*, in World Protein Resources, 52-64.
- PENMAN H.L., 1970. - *The water cycle*. Sc. Am., **223**, **3**, 98-108.
- SINGER S.F., 1970. - *Human energy production as a process in the biosphere*. Sc. Am., **223**, **3**, 174-190.



# Complément

## 1. OUVRAGES GÉNÉRAUX

- BOULDING K.E., 1978. - *Ecodynamics : A new theory of societal evolution*. Beverley Hills, Sage.
- BUTLER G.C., (edit.), 1978. - *Principles of Ecotoxicology*. SCOPE 12, Chichester, Wiley and Sons, 350 p.
- DICKINSON G.H. and PUGH G.J.F., (edit.), 1974. - *Biology of plant litter decomposition* (2 vol.). London, Academic Press, 146 p. and 175 p.
- DOXIADIS C.A., 1977. - *Ecology and ekistics*. London, Elek, 91 p.
- DUSSART B., 1979. - *Principes et applications de l'écologie*. Paris, Vuibert, 2 vol., 60 p. et 64 p.
- ELLENBERG H., 1978. - *Vegetation Mitteleuropas mit der Alpen in Ökologische Sicht* (2te Aufl.). Stuttgart, Ulmer, 981 p.
- HALL M.A., (edit.), 1976. - *Plant structure, function and adaptation*. London, MacMillan, 443 p.
- HOLDGATE M.W. and WHITE G.F., 1977. - *Environmental Issues*. SCOPE Report 10, London, J. Wiley and Sons, 224 p.
- HOPKINS P.O., 1977. - *La sociobiologie*. La Recherche, 75 134-142.
- KLOFT J.K., 1978. - *Ökologie der Tiere*. Stuttgart, Ulmer, 304 p.
- KOVALSKIJ V.V.M., 1977. - *Geochemische Ökologie. Bio-geochemie*. Berlin, VEB Deutscher Landwirtschafts Verlag, 352 p.
- LARCHER W., 1980. - *Physiological Plant Ecology* (2d, tot. revised ed.) Berlin Springer, 303 p.
- LARCHER W., 1980. — *Ökologie der Pflanzen* (3de Aufl.). Stuttgart, Ulmer, 399 p.
- LEMEE G., 1978. - *Précis d'écologie végétale*. Paris, Masson, 290 p.
- LESER H., 1977. - *Landschaftsökologie*. Stuttgart, Ulmer, 432 p.
- LONG G., 1974. - *Diagnostic phyto-écologique et aménagement du territoire*. 1. Principes généraux et méthodes. Paris, Masson, 252 p.
- MOYSE R., (édit.), 1977. - *Les processus de la production végétale primaire*. Paris, Gauthier-Villars, 265 p.
- MÜLLER P., 1977. - *Tiergeographie*. Stuttgart, Teubner, 268 p.
- ODUM E.P., 1977. - *The emergence of ecology as a new integrative discipline*. Science, 195, 4284, 1289-1293.
- PESSON P., (édit.), 1974. - *Écologie forestière*. Paris, Gauthier-Villars (Bordas), 386 p.
- PUIG H., 1976. - *Végétation de la Huasteca, Mexique*. Mexico, Mission Archéologique française au Mexique, 531 p.
- RAMADE F., 1977. - *Écotoxicologie*. Paris, Masson, 205 p.
- ROSS D.A., 1980. - *Opportunities and uses of the oceans*. New York, Springer, 320 p.
- TISCHLER W., 1976. - *Einführung in die Ökologie*. Stuttgart, Fischer, 307 p.
- WILSON E.O., 1975. - *Sociobiology : the new synthesis*. Harvard, Belknap Press, 620 p.

## Populations et communautés

- GEHU J.M., 1977. - *Le concept de sigmassociation et son application à l'étude du paysage végétal des falaises atlantiques françaises*. Vegetatio, 34, 2, 117-126.
- HARLAN J.R., 1976. - *The plants and animals that nourish man*. Sc. Amer., 235, 3, 88-97.
- JOURDHEUIL P., 1979. - *Insectes contre insectes*. La Recherche, 96, 4-12.
- KNAPP R., 1974. - *Vegetation dynamics*. In : R. TÜXEN, Handbook of vegetation science, vol. 8, The Hague, Junk, 364 p.
- KUCKUCK H., 1970. - *Primitive wheats*, in Genetic resources in plants. Oxford, Blackwell, 249-266.

## Biogéocénoses et écosystèmes

- BORMANN F.H., LIKENS, G.E., 1979. — Pattern and Process in a Forested Ecosystem. New York, Springer, 253 p.
- BOURLIÈRE F., 1978. - *La savane sahélienne de Fété Olé, Sénégal*. In : LAMOTTE et BOURLIÈRE, Écosystèmes terrestres, Paris, Masson, 187-230.
- DELEAGE J.P., SAUGET-NAUDIN N. et SOUCHON C., 1977. - *Analyse éco-énergétique du système agricole français en 1970*. Université Paris VII, C.E.G.E.R.N.A., 33 p.
- DÖBEREINER J., 1977. - *Biological nitrogen fixation in tropical grasses*. Ambio., 6, 174-177.

- DUVIGNEAUD P. and DENAEYER-DESMET S., 1975. - *Mineral cycling in terrestrial ecosystems*, in *Productivity of world ecosystems*. Nat. Ac. Sc., Washington, 133-154.
- DUVIGNEAUD P. et DENAEYER S., 1976. - *Structure, fonctionnement et productivité des écosystèmes terrestres*, in ORIO et VIGNERON, (édit.), *Leçons et séminaires d'écologie quantitative*, Univ. di Venezia, 1-205.
- DUVIGNEAUD P. et KESTEMONT P., (édit.), 1977. - *Productivité biologique en Belgique*. Gembloux, Duculot, 617 p.
- DYKYOVA D. and KVET J., 1978. - *Pond littoral ecosystems*. Ecol. Stud., 28, Berlin, Springer, 464 p.
- ELLENBERG H., (édit.), 1973. - *Ökosystemforschung*. Berlin, Springer, 280 p.
- ENGELMANN M.D., 1961. - *The role of soil arthropods in the energetics of an old field community*. Ecol. Monog., 31, 3, 221-238.
- FRENCH N., (édit.), 1979. - *Perspectives in grassland ecology*. Ecol. Stud. 32, New York, Springer, 204 p.
- FRISSEL M.J., (édit.), 1978. - *Cycling of mineral nutrients in agricultural ecosystems*. Amsterdam, Elsevier, 356 p.
- GOLLEY F.B. et MEDINA E., 1975. - *Tropical ecological systems*. Ecol. Stud. 11, Berlin, Springer, 398 p.
- JANZEN D.H., 1973. - *Tropical agroecosystems*. Science, 182, 1212-1219.
- KUHNHOLTZ-LORDAT G., 1945. - *La silva, le saltus et l'ager de garrigue*. Ann. Ec. Nat. Agric., 26, Montpellier, 1-82.
- KAJAC Z. and HILLBRICHT-ILKOWSKA A., (édit.), 1972. - *Productivity problems of freshwaters*. Warszawa-Krakow, PWN Polish Sc. Pub., 918 p.
- LAMOTTE M., 1978. - *La savane préforestière de Lamto, Côte-d'Ivoire*. In : LAMOTTE et BOURLIÈRE, *Écosystèmes terrestres*, Paris, Masson, 231-312.
- LAMOTTE M. et BOURLIÈRE F., (édit.), 1978. - *Problèmes d'écologie : écosystèmes terrestres*. Paris, Masson, 345 p.
- LEMEÉ G., 1978. - *La hêtraie naturelle de Fontainebleau*. In : LAMOTTE et BOURLIÈRE, *Ecosystèmes terrestres*, Paris, Masson, 75-128.
- LIKENS, G.E., 1975. - *Primary productivity of inland aquatic ecosystems*. In : LIETH and WHITTAKER, *loc. cit.*, 185-202.
- LINDEMAN R.L., 1942. - *The trophic-dynamic aspect of ecology*, 23, 399-418.
- MANN K.H. et al., 1972. - *Productivity and energy flow at all trophic levels in the River Thames, England*. In : KAJAC, *loc. cit.*, 579-596.
- MOSKALENKO B.K. and VOTINSEV K.K., 1972. - *Biological productivity and balance of organic substance and energy in Lake Baikal*. In : KAJAC, *loc. cit.*, 207-226.
- NUMATA M., (édit.), 1977. - *Tokyo project interdisciplinary studies of urban ecosystems in the metropolis of Tokyo*. Chiba (Japan), Univ. Press, 359 p.
- RICOU G., 1978. - *La prairie du Nord-Ouest français*. In : LAMOTTE et BOURLIÈRE, *Écosystèmes terrestres*, Paris, Masson, 17-74.
- SHIDEI T. and KIRA T., (édit.), 1977. - *Primary productivity of Japanese forests*. JIBP Synthesis 16, Tokyo Univ. Press., 289 p.
- THIENEMANN A., 1918. - *Lebensgemeinschaft und Lebensraum*. Natura. Wohereschrift, 17, 282-303.
- TÜXEN R., (édit.), 1978. - *Assoziationskomplexe (sigmetum)*, Vaduz, J. Cramer, 535 p.
- UNESCO, 1978. - *Tropical forest ecosystems*. Natural Resources Research, Paris, Unesco, 14, 683 p.
- WINBERG G.G. et al., 1972. - *Biological productivity of different types of lakes*. In : KAJAC, *loc. cit.*, 383-404.

### Biosphère et technosphère

- Ambio, 1975. - *War and environment*. A special issue. *Ambio*, 4, 5-6, 178-245.
- Ambio, 1977. - *Nitrogen*. A special issue. *Ambio*, 6, 2-3, 180 p.
- Ambio, 1978. - *Toxics and their control*. A special issue. *Ambio*, 191-278.
- BOLIN B., DEGENS E.T., DUVIGNEAUD P. and KEMPE S., 1979. - *The global biogeochemical carbon cycle*. In : BOLIN et al., *The global carbon cycle*. SCOPE 13, Chichester, Wiley, 1-53.
- BRÜNIG E.F., 1977. - *The tropical rain forest. A wasted asset or an essential biospheric resource?* *Ambio*, 6, 187-191.
- CIESLIK S., 1976. - *L'ozone stratosphérique*. La Recherche, 68, 510-518.
- COMMONER B., 1976. - *The poverty of power. Energy and the economic crisis*. New York, A. Knopf, 314 p.
- DAVID F. et SCHAPIRA J.P., 1980. - *Le retraitement des combustibles nucléaires*. La Recherche, 2, 111, 520-533.
- ECKHOLM E.P., 1975. - *Desertification : a world problem*. *Ambio*, 4, 137-145.
- E.D.F., 1976. - *Effluents et déchets radioactifs des installations nucléaires*. Paris, 93 p.
- Environnement, 1978. - *Météorologie et pollution de l'air*. Paris, La documentation française, 198 p.
- FREMLIN J., 1980. - *Health risks from low level radiation*. *Ambio* 9, 2, 60-65.
- GUDERIAN R., 1977. - *Air pollution*. *Ecolog. Stud.* 22, Berlin, Springer, 125 p.
- HOHENEMSER C., KASPERSON R. and KATES R., 1977. - *The distrust of nuclear power*. *Science*, 196, 25-34.
- KOZLOWSKI T.T., 1980. - *Impacts of air pollution on forest ecosystems*. *Bioscience* 30, 88-93.
- LATOUR C., 1978. - *La pollution par l'amiante*. La Recherche, 89, 457-464.
- LE HOUEROU H.N., 1979. - *La désertification des régions arides*. La Recherche, 99, 336-344.

- LIETH H. and WHITTAKER R.H., (edit.), 1975. - *Primary productivity of the biosphere*. Ecol. Stud., 14, New York, Springer, 339 p.
- MOLLO MOLLO Pr., 1974. - *L'énergie, c'est vous*. Paris, Stock, 253 p.
- NOUNOU P., 1979. - *La pollution pétrolière des océans*. La Recherche, 97, 147-156.
- OLSON J., PFUDERER H. and YIP-HOI C., 1978. - *Changes in the global carbon cycle and the biosphere*. Oak Ridge Nat. Lab., 169 p.
- PERES J.M., (édit.), 1976. - *Pollution des eaux marines*. Paris, Gauthier-Villars (Bordas), 290 p.
- PIMENTEL D., HURD L.E., BELLOTI A.C., FORSTER M.J., OKAI N., SHOLES O.D. and WHITMAN R.J., 1973. - *Food production and the energy crisis*. Science, 182, 443-449.
- PIMENTEL D., DRITCHILO W., KRUMME L.J. and KUTZMAN J., 1975. - *Energy and land constraints in food protein production*. Science, 190, 754-761.
- POUJADE R., 1975. - *Le ministère de l'impossible*. Paris, Calmann-Lévy, 278 p.
- RANJITSINH M.K., 1979. - *Forest destruction in Asia and the South Pacific*. Ambio, 8, 5, 192-201.
- RAPPE, A., 1977. - *Le défi écologique*. Bruxelles, Musin, 327 p.
- SIMON J.L., 1980. - *Resources, population, environment an oversupply of false bad news*. Science, 208, 1431-1438.
- SMITH R., 1978. - *Les remontées d'eaux profondes, source de vie des océans*. La Recherche 93, 855-863.
- SMITH G.J.C., STECK, H.J. and SURETTE G., 1974. - *Our ecological crisis*. New York, MacMillan, 198 p.
- STUMM W., (edit.), 1977. - *Global chemical cycles and their alterations by man*. Dahlem Konferenzen. Berlin, Abakon, 347 p.
- SVENSON B.H. and SODERLUND R., (edit.), 1975. - *Nitrogen, phosphorus and sulphur global cycles*. SCOPE 7, Ecol. Bull., Stockholm, 192 p.
- TIOLLAS P. et RAMBACH A., 1977. - *Génie génétique ou manipulations génétiques ?* La Recherche, 82, 821-832.
- VACCA R., 1973. - *Demain le moyen âge. La dégradation des grands systèmes*. Paris, Albin Michel, 228 p.
- VESTER F., 1976. - *Ballungsgebiete in der krise* (Urban systems in crisis). Stuttgart, Deutsche Verlags-Anstalt, 90 p.
- WALTER H., 1977. - *Vegetationszonen und klima* (3 Aufl.). Stuttgart, Ulmer, 309 p.
- WOODWELL G.M., 1978. - *The carbon dioxide question*. Sc. Amer., 238, 34-43.
- X., 1977. - *Monsieur le Maire et la station d'épuration des eaux*. Paris, Ministère de la Culture et de l'Environnement, 39 p.

### Noosphère : avenir de l'homme

- ABELSON P.H., 1980. - *Energy from Biomass*. Science, 208, 1325.
- ACKEFORS H. and ROSEN C.G., 1979. - *Farming aquatic animals. The emergence of a worldwilde industry with profound ecological consequences*. Ambio, 8, 132-143.
- ADABACH I., 1966. - *L'homme remodèle la planète*. Moscou, Éditions du Progrès, 230 p.
- Ambio, 1977. - *Water. A special issue*. Ambio 6, 1, 3-90.
- Ambio, 1979. - *Technology, development and environmental impact*. Special numero, Ambio, 7, 2-3, 115 p.
- ATTALI, J., 1979. - *L'ordre cannibale*. Paris, Grasset, 325 p.
- BARRÈRE M., 1975. - *La sûreté des centrales nucléaires*. La Recherche, 55, 6, 305-317.
- Bellevue (Groupe de), 1978. - *Projet Alter. Esquisse d'un régime à long terme tout solaire*. Paris, Syros.
- BERG P., 1977. - *Genetic engineering : challenge and responsibility*. Ambio, 6, 253-260.
- BERNATZKY A., 1978. - *Tree ecology and preservation ?* Amsterdam, Elsevier, 357 p.
- BERTRAND A., 1977. - *Les problèmes du bois de chauffage et du charbon de bois en Afrique tropicale*. Bois et forêts des tropiques, 173, 39-48.
- BJÖRK S. and GRANLÉ W., 1978. - *Energy, reeds and the Environment*. Ambio, 7, 4, 150-156.
- BOULDING K.E., 1980. - *Science : our common heritage*. Science, 207, 831-836.
- BURWELL C.C., 1978. - *Solar biomass energy : an overview of U.S. potential*. Science, 199, 1041-1048.
- CALVIN M., 1974. - *Solar energy by photosynthesis*. Science, 184, 375-381.
- CHARTIER P. et MERIAUX S., 1980. - *L'énergie de la biomasse*. La Recherche, 113, 766-777.
- DAMME VAN DEN R., 1977. - *La sûreté des centrales nucléaires*. Bruxelles, Union des exploitations électriques en Belgique, 20 p.
- DA SILVA E.J., 1980. - *Biogas : fuel of the future ?* Ambio, 9, 1, 2-9.
- DUMONT R., 1975. - *La croissance de la famine ! Une agriculture repensée*. Le Seuil, Paris, 191 p.
- DUVIGNEAUD P., 1979. - *Noosphère et avenir de la végétation du globe*. Proc. Int. Botan. Congr., Leningrad 1975, Acad. Sc. U.R.S.S. Nauka, 72-92.
- DUVIGNEAUD P., DENAEYER-DESMET S. et TANGHE M., 1977. - *Carte écologique de l'occupation du sol et des degrés de verdurisation de l'agglomération bruxelloise*. Agglom. Bruxelles, Environnement, 42 p.
- EARL D.E., 1975. - *Forest energy and economic development*. Oxford, Clarendon Pr., 128 p.
- ECKHOLM E.P., 1976. - *La terre sans arbres. La destruction des sols à l'échelle mondiale*. Paris, Laffont, 330 p.
- GABOR D. et COLOMBO U., 1978. - *Sortir de l'ère du gas-pillage*. Quatrième rapport au Club de Rome. Paris, Dunod, 230 p.

## 2. PÉRIODIQUES ET PUBLICATIONS APÉRIODIQUES

*Acta oecologica*, Paris, C.N.R.S.-I.N.R.A.-O.R.S.T.O.M.,  
Gauthier-Villars. 3 séries : *Oecologia generalis*, *Oecologia applicata*, *Oecologia Plantarum*.

*Agro-Ecosystems*, Amsterdam, Elsevier.

*L'Agronomie tropicale*, Paris, I.R.A.T.

*Bioscience*, Arlington, Am. Inst. Biol. Sc.

*Current advances in Ecological Sciences*, Oxford, Pergamon.

*Ecological bulletins*, Stockholm, NFR, Swedish Nat. Sc.  
Res. Council.

*Environment*, Washington, C.W. Vahle.

*Environmental Management*, New York, Springer.

*Futuribles*, Paris, Ass. Intern. Futuribles.

*Mazingira*, The world forum for environment and development. Oxford, Pergamon.

*Natur und Landschaft*, Bonn, Kohlhammer.

*Polish Ecological Studies*, Warszawa, Polish Sc. Publishers.

*Urban ecology*, Amsterdam, Elsevier.

*Ecological Studies*, New York, Springer.

*M.A.B. Notes techniques*, Paris, UNESCO.

*Scope Reports*, Chichester, Wiley.

# Index

## A

Abats, 209  
Abies, 140  
Abiotique (environnement), 236  
Abondance-dominance, 13  
Absorption, 69  
Abysal, 116  
Acariens, 174  
Acacia, 149, 152  
Acacia Sénégal, 154  
Accessoires (espèces), 33  
Accidentelles (espèces), 33  
Accidents nucléaires, 309  
Acclimatation, 18  
Accommodation, 22  
Accumulateurs, 25, 26  
*Achillea borealis* et *Lanulosa*, 22  
*Aciculisilvae*, 43  
Acides aminés, 225  
Acides humiques, 179  
Acides humiques bruns, 179  
Acides humiques gris, 179  
Actinographe, 58  
Actinomycète, 182  
Action, 10  
Action du feu, 147  
Adaptation, 7, 22  
Adaptation sociale, 20  
Additifs, 223  
Addition d'éléments chimiques divers, 71  
Addition de N par fixation, 71  
ADN recombinant, 332  
*Aegilops (speltoides)*, 24  
Aérobiose, 2  
Aérosols, 246  
*Aestisilvae*, 43  
*Aestisilve*, 122  
Aestuariesphère (estuaire), 3, 4  
Affinité sociologique, 36  
Aflatoxine, 223  
Agents cellulolytiques, 178  
*Ager*, 163, 204, 206, 303  
Agrégation, 19  
Agriculture biologique, 200, 267  
Agriculture chimique, 165  
Agriculture rénovée, 327  
Agrobiogéocénose, 166, 303  
Agroécossystème, 302-304, fig. 6.16  
Agroécossystèmes tropicaux à rendement soutenu (SYTA), 304  
*Agropyrum*, 146, 162  
Agrumes, 209  
Aire de distribution, 18  
Aires naturelles, 286  
Airographie, 18  
Albedo, 56  
Alcool, 222  
Algues (culture), 278  
Algues marines (utilisation), 271, 272  
Algues planctoniques, 113  
Alimentation végétale équilibrée, 233  
Aliments (composition), 320  
Aliments concentrés, 161  
Aliments synthétiques, 279  
ALLEE (principe d'), 20  
Allélochimie, 55  
Allios, 185  
Allométrie, 77  
Allonome, 55  
*Alopecurus pratensis*, 11  
*Amanita muscaria*, 222  
*Amanita phalloides*, 221  
*Amaranthus*, 277  
Amélioration des plantes cultivées, 264  
Aménagement de l'espace, 337  
Aménagement du temps, 338  
Aménagement du territoire, 281  
Amensalisme, 27

Amidonier, 24  
Ammonification, 180, 199  
Amplitude écologique, 6  
Amplitude physiologique, 6  
Anabolisme, 1  
Anaérobiose, 2  
Analyse de dimensions, 75  
Anchois, 120, 121, fig. 4.43  
*Andropogon*, 29, 147, 151  
Animation de la vie sociale, 338  
Animaux benthiques, 114  
Animaux pélagiques, 114  
Animaux saprophages, 123  
Anomalies biogéochimiques (maladies provoquées par), 223, 224  
Anthropobiome, 44  
Anthropocénose, 294  
Anthropomasse, 301  
Antibiotiques, 182  
Antilope, 146  
Aphidivores, 133  
Aquaculture, 270  
Arachides, 209, 275  
Arbre miracle, 141  
Argile, 173  
*Aristida*, 154  
Armes bactériologiques, 332  
Armes chimiques, 248  
*Armillaria mellea*, 140  
*Arrhenatheretalia*, 155  
*Arrhenatherum elatius*, 10  
Arsenic, 204  
Art des jardins, 289  
Ascomycètes, 182  
*Ascophyllum nodosum*, 271  
*Asperulo-Fagion*, 34  
Assimilation, 1  
Association, 3, 34, 36  
Association régionale, 36, 38, 39  
Association stationnelle, 36, 37  
Association végétale, 32, 37  
Atomique (énergie), 307, 312  
AUBREVILLE, 9, 240  
Augmentation des surfaces cultivées, 256, 257  
Auto-épuration, 197  
Autolyse, 179  
Automobile, 298  
Autofoxines, 54  
Avenir de l'homme, 333  
Avions supersoniques, 255  
Azotobacter, 63

## B

Bactéries, 96, 97, 118  
Bactéries des sols, 180  
Bactériocénoses, 3, 30  
Bactérioplancton, 107, 109, 111  
Bactériorésynthèse, 111  
BAGNOULS et GAUSSEN, 44  
*Balanites Aegyptiaca*, 154  
Baleines, 115  
Bananes, 209, 320  
Bases échangeables, 173  
Basidiomycètes, 182  
Bassins de versants, 60  
Beautés naturelles, 220  
Belettes, 147  
Benthonivores, 108  
Benthos, 107  
Benzopyrène, 246  
Besoins alimentaires de l'homme, 224, 225  
Bêta (rayons), 250  
Betterave, 89, 214  
BEWS, 9  
Bidonville, 296  
BIELOGLASKI, 148  
Dière, 320  
Bilan de biomasse, 84  
Bilan d'eau, 58  
Bilan d'énergie, 55, 84

Bilan d'énergie de la planète, 231, 232, fig. 5.13  
Bilan d'organomasse, 84  
Bilan de rayonnement total, 57  
Bilanomètre, 58  
Biocénose, 3  
Biocénose idéale, 30  
Biocénose potentielle, 30  
Biocénose réelle, 30  
Biocénoses urbaines, 293  
Bioclimat, 9  
Bioclimatologie, 44  
Bioconversion (de l'énergie solaire), 312, 313  
Bioengineering, 328  
Biogaz, 313  
Biogéochimie, 25, 62  
Biogéocénose, 3, 46, 52  
Biogéosphère, 3  
Biohydrospère, 3  
Bioindicateurs, 12  
Bioindicateurs de pollutions, 26  
Biomasse, 1, 13, 75, 156  
Biome, 3, 43  
Biomédecine de l'environnement, 336  
Biosphère, 3, 53, 190, 322  
Biosynthèse de l'humus, 179  
Biosynthèses microbiologiques, 278  
Biotampon, 66  
Biotection, 105  
Biotope, 6  
Bison, 146  
Blaireau, 146  
Blé, 209, 280  
Blé dur, 24  
Blés Sonora, 265  
Blés tendres, 24  
Bœuf, 160, 209, 320  
Bois, 218  
Bois d'œuvre et d'industrie, 218  
Bois de chauffage, 218  
Bois de mines, 219  
Bois de trituration, 219  
Bois mort, 80, 126  
Bois rond, 218  
Bois scié, 218  
Bonheur National brut, 335  
Bonité, 142  
BONNIER, 22  
*Borassus aethiopicus*, 152  
BORLAUGH, 254  
BOUES, 311  
BOURLIÈRE, 154  
*Bouteloua*, 146  
Brassage printanier, 106  
BRAUN-BLANQUET, 33  
*Bromus erectus*, 11  
*Buchloe*, 146  
Buffle, 150

## C

Cacao, 215  
Chaînes trophiques, 29  
Cacodylate de Na, 247  
Cadmium, 263  
Cadre de vie, 336  
Café, 215  
CAJANDER, 40  
Calcium, 72, 73  
Calmar, 121, fig. 4.43  
Calorie, 86  
Campagnols, 147  
Cancer et sol, 223  
CANDU, 310  
Cannes à sucre, 214, 313  
Caoutchouc naturel, 215  
CAP (incapacitant), 247  
Caractères analytiques (assoc.), 32  
Caractères synthétiques (assoc.), 32  
Carbamates, 248  
Caribou, 140  
Carnivores, 122  
Carpe, 113  
Carpinon, 34  
Cartes de la faim, 227-228  
Carte des groupements végétaux de la France, 288  
Carte de la végétation de la France, 288  
Cartographie phytosociologique, 288  
Cartons, 218  
Catabolisme, 2  
Catena, 41, 47  
Cellulolyse, 178  
Cellvibrio, 179  
Centrales nucléaires, 328  
Centrales thermoelectriques, 316  
Céréales miracles, 266, 280  
Césium, 250  
Chaîne de détrit, 131  
Chaîne des prédateurs, 133  
Chaîne trophique, 29, 52  
Chaleur sensible, 57  
Chamaephytes, 9  
Champ de blé, 163, 164, fig. 4.59, A  
Champ de Maïs (fonctionnement), 94, fig. 4.28, 165, 166, fig. 4.60, 167, fig. 4.61  
Champignons, 182  
Champignons de couche, 320  
Champignons saprophytes, 176  
Chanvre indien, 222  
Chaparals, 143  
Charbon, 193  
Charbon de bois, 313  
Charge, 152  
Charognard, 51  
Charte d'Athènes, 299  
Chenilles, 129  
*Chenopodium*, 277  
Cheval, 209  
Chèvre, 209  
Chimie du bois, 219  
Chimioécotype, 23  
Chimioolithotrophe, 180  
Chimiosynthèse, 180  
Chironomides, 112, 113  
*Chlorella*, 278  
Chloroses, 26  
*Choanosa*, 108  
Chute de litière, 81  
Chute de litière CL, 173  
Chute de litière totale CLTn, 83  
Circulation automnale, 106  
Circulation dans la ville, 296  
Citrons, 320  
Clan, 18  
Classification des lacs, 107  
*Clariceps purpurea*, 221  
CLAUSEN, 22, 23  
CLEMENS, 34  
Climatope, 6, 171  
Climats régionaux, 38  
Climats de zonation verticale, 38  
Climax, 29, 34  
Climax potentiel, 34  
*Clostridium*, 63, 179  
Club de Rome, 333  
Coaction, 10, 27  
Coagulats de protéines de feuilles, 276  
Cocaine, 222  
Coefficient de décomposition des litières, 134  
Coefficient transpiratoire, 60  
Cœur du réacteur, 307  
Coévolution adaptative, 26  
Cogénération, 312, 329  
Cohabitation, 10  
Cohorte, 2  
Collemboles, 174  
COLLIN CLARK, 231, 242  
Colonie, 18, 117  
Combustibles fossiles, 63, 193, 241

- Combustibles gazeux, 313  
 Combustibles irradiés, 307, 308  
 Combustibles liquides, 313  
 Combustibles photosynthétiques, 313, 328  
 Combustibles solides, 313  
 Commensalisme, 27  
 Communauté, 3, 29  
 Compétition interspécifique, 10, 18, 27, 30  
 Compétition intraspécifique, 10, 18, 27  
 Complexes argilo-humiques, 183  
 Complexes éluvial, colluvial, illuvial, 41  
 Composition chimique de l'humus, 179  
 Compostage, 311  
 Concentrateurs, 26  
 Concentration (facteur de), 250  
 Concept tropho-dynamique de l'écosystème, 48  
 Condition humaine, 297  
 Conditions de vie, 336  
 Conditions du milieu liquide, 104  
 Congrégation, 19  
*Conisive*, 140  
 Conscience écologique, 345  
 Consommateur, 47, 51  
 Consommation, 1  
 Consommation de luxe, 143  
 Consommateurs du Chêne, 124  
 Constance, 32  
 Constante-dominante, 32  
 Constitution de l'eau de mer, 116  
 Continuum, 30  
 Contrôle de la population des hommes, 339, 340, 341  
 Conurbation, 290  
 Convergence, 9  
 Coopération, 27  
 Copépodes, 107  
 Coréones, 109  
 Corn belt, 304  
 Coton, 215, 275  
 Courants, 115  
 Courbes de croissance, 14, 15  
 CPF, 277  
 CPZ, 338  
 Crénon, 114  
 Crevette, 121, fig. 4.43  
 Criquet, 239  
 Crise alimentaire, 306, 329  
 Crise économique, 306, 329  
 Crise de l'énergie, 306, 329  
 Crise de l'environnement, 306, 329  
 Crise morale, 306, 329  
 Croissance, 2  
 Croissance organique différenciée, 334  
 Croissance zéro de la population humaine, 338  
 Croissant fertile, 24  
 Crustacés, 209  
 Cryptoclimats urbains, 293  
 Cryptomull, 185  
 Cryptophytes, 9  
 Cuirasses, 188  
 Culture, 21  
 Cultures vampires, 73  
 Cuprophiles, 26  
 Cyanophyta, 194  
 Cycle de l'azote, 63, fig. 5.5, 198, 199  
 Cycle biologique, 69  
 Cycle des cations biogènes, 67, 201  
 Cycle du Carbone, 63, 191  
 Cycle de l'eau, 196  
 Cycle géochimique, 69  
 Cycle hydrologique, 196  
 Cycle du mercure, 203  
 Cycle mondial de l'azote, 198-199  
 Cycle mondial du Carbone, 191, fig. 5.1  
 Cycle de l'oxygène, 63, 194  
 Cycle mondial de l'oxygène, 194  
 Cycle du phosphore, 66, 201, 202, fig. 5.7  
 Cycle mondial du phosphore, 201  
 Cycle sédimentaire, 190  
 Cycle du soufre, 67, 200, fig. 5.6  
 Cycle mondial du soufre, 200  
 Cycles biogéochimiques, 62, 190
- Cycles biogéochimiques mondiaux, 190  
 Cycles des éléments minéraux, 135, 139  
*Cynodon dactylon*, 152  
 Cytophaga, 179
- D**
- Dactylis glomerata*, 10, 155, 156, 157  
 Dangers des centrales thermiques, 310  
 DBH, 76  
 DDE, 247  
 DDT, 196, 247, 248, 253, 254  
 Débitmètre, 60  
 Décharge contrôlée, 311  
 Déchets, 302, 311  
 Décomposeurs, 51  
 Dégénération, 2  
 Défoliants, 248  
 Dégâts, 252  
 Degré d'agrégation, 19  
 Degré de recouvrement, 13  
 Degré de sociabilité, 19  
 Dégrillage, 311  
 Dénitrification, 180, 198  
 Densité, 13  
 Densité de subsistance, 152  
 Densité optimale, 152  
 Dépendance, 30  
 Dépressants, 55  
 Dérive des continents, 18  
 DE ROSNAY, 333  
 Désertification, 256  
 Déserts, 257-260  
 Desertus, 204, 206  
 Dessèchement, 238, 324  
 Destructeur, 51  
 Détritivore, 51, 131  
 Détritus (chaîne de), 131  
 2.4-D, 247, 248  
 2.4.5-T, 247, 248  
 Développement, 2  
 Diagrammes ombrothermiques, 45  
 Diaspore, 17  
 Diplopodes, 174  
*Diprion piri*, 141  
 Dispersion, 17  
 Dissémination, 17  
 Distillation du bois, 219  
 Diversité, 102  
 Diversivore, 51, 133  
 DOC, 107  
 Documents pour la Carte de la végétation des Alpes, 288  
 Domestication des microbes, 333  
 Dominance, 32  
 Dommages, 252  
 DOXIADIS, 290  
 Drainage, 58  
 Drogue, 221  
 Dry farming, 237  
 DUBOS, 336  
 DUCHAUFOR, 36  
*Durifruticea*, 43  
*Duriprata*, 43, 144, 145  
*Durisolva*, 43, 143  
 Dust bowl, 237  
 DUVIGNEAUD, 36  
 Dynamique de l'écosystème, 100  
 Dynamisme, 29  
 Dynapolis, 296
- E**
- Eau capillaire, 59  
 Eau courante (stream flow), 60, 113  
 Eaux usées, 296  
 Eau-de-vie, 320  
 Ecesis, 17  
 Ecobuage, 73  
 Ecoclone, 23  
 Eco développement, 335  
 Ecoengineering, 328  
 Ecole de Toulouse, 34  
 Ecole d'Uppsala, 32  
 Ecole de Zurich-Montpellier, 33
- Ecologie, 1  
 Ecologie et enseignement, 318  
 Ecologie marine, 114  
 Ecologisme, 335  
 Ecologues, 347  
 Ecomone, 54  
 Ecomorphoses, 8  
 Economie de cowboy, 335  
 Economie d'échange, 289  
 Economie de subsistance, 289  
 Economie de vaisseau spatial, 335  
 Economies d'énergie, 310  
 Ecopaysage, 3  
 Ecophène, 22  
 Ecorégion, 3, 47  
 Ecosociété, 334  
 Ecosphère, 3  
 Ecosystème, 3, 46, 52  
 Ecosystème en action, 102  
 Ecosystème « Ager », 163  
 Ecosystème Bruxelles, 300-302, fig. 6.15  
 Ecosystème de compromis, 281  
 Ecosystème forêt, 122  
 Ecosystème prairie, 144  
 Ecosystème producteur, 127  
 Ecosystème productif, 281  
 Ecosystème protecteur, 127, 281  
 Ecosystème « urbs », 289  
 Ecosystèmes d'eau douce, 104  
 Ecosystèmes jeunes, 102  
 Ecosystèmes lotiques, 113  
 Ecosystèmes mûrs, 102  
 Ecosystèmes de néoformation, 328  
 Ecosystèmes urbains et industriels, 281  
 Ecotone, 30  
 Ecotoxicologie, 329  
 Ecotype, 21, 22  
 Ecoulement, 59  
 Edaphobiomes, 169  
 Edaphologie, 184  
 Edaphotope, 6, 171  
 Education du public, 345  
 Effet de serre, 329  
 Efficacité écologique, 87  
 Efficacité des écosystèmes, 87  
 Efficacité maximale, 93  
 Efficacité photosynthétique, 92  
 Effluents gazeux, 307  
 Effluents liquides, 307  
 Egesta, 2  
 Egouttement, 58  
 Ekistique, 290  
 Elimination, 10  
 Elan, 140  
 Electives (espèces), 33  
 Electricité, 212  
 Elevage, 267  
 ELLENBERG, 38  
 ELTON, 31  
 Emergence, 133  
 Emergents, 136  
 Emigration, 17  
 Emission, 246  
 Enceintes protectrices, 307  
 Enchytracides, 174  
 Endogaion, 160  
 Energie, 158  
 Energie, 307, 312  
 Energie de biomasse, 307  
 Energie brute, 158  
 Energie d'entretien, 158  
 Energie éolienne, 312  
 Energie de fabrication des engrais, 166  
 Energie fossile, 165  
 Energie géothermique, 312  
 Energie d'irrigation, 167  
 Energie marémotrice, 312  
 Energie métabolisable, 158  
 Energie nette, 158  
 Energie de production, 159  
 Energie de séchage, 167  
 Energie solaire, 311, 312  
 Energie de tracto-risation, 166  
 Engrain, 24  
 Engrais, 73  
 Engrais vert, 64  
 Enquêtes épidémiologiques, 253  
 Entomofaune circulante, 129  
 Environnement, 236, 329  
 Environnement du travail, 297
- Epidémiologie biogéochimique, 225  
 Epigaion, 145, 159  
 Epilimnion, 105  
 Epiphytes vasculaires, 136  
 Epiphyton, 105  
*Epishura baicalensis*, 109  
 Epuisement des ressources non renouvelables, 241  
 Epuisement des sols, 238  
 Epuration des eaux d'égout, 311  
 Equilibre, 15  
 Equilibre agro-pastoral, 303  
 Equilibre S.S.A., 303  
 Equitabilité, 103  
*Eragrostis*, 154  
 Erg, 186  
 Erosion, 237  
 Erosion éolienne, 5, 237  
*Escherichia Coli*, 333  
 Espace bleu, 294  
 Espaces verts, 294  
 Essartage, 73  
 Estivation, 154, 259  
 Estuaires, 169  
 Etablissement, 17  
 Etablissement humain, 289  
 Etage de végétation, 34  
 Etang, 113  
 Etendue de l'écosystème, 53  
 Ethanol, 313, 314, 315, fig. 7.3  
 Etude d'impact, 337  
 Eucaryotes, 194  
*Euphausia superba* « Krill », 116  
 Euphotique, 115  
 Eutrophe, 107  
 Eutrophication, 67, 248  
 Evacuation des déchets radioactifs, 252  
 Evaporation, 58, 60  
 Evapotranspiration, 57, 59, 60  
 Evolution de la population mondiale, 230  
 Exclusion, 10, 30, 31  
 Exclusives (espèces), 33  
 Excréments, 159  
 Excreta, 2  
 Excrétion, 2  
 Explosion démographique, 14  
 Explosions écologiques, 27  
 Export, 72  
 Exportation, 82  
 Extension, 17  
 Extension des surfaces cultivées, 245
- F**
- Facteurs abiotiques, 52  
 Facteurs atmosphériques, 4  
 Facteurs biotiques, 5  
 Facteurs cosmiques, 4  
 Facteurs édaphiques, 4  
 Facteurs limitants, 4, 6, 17  
 Facteurs métamorphosants, 7  
 Facteurs du milieu, 4  
 Facteurs de productivité, 7  
 Facteurs topographiques, 5  
*Fagelia sylvatica*, 33  
 Fagetum, 130, 136  
*Fagus sylvatica*, 131  
 Faim, 224  
 Faim dans le monde, 225  
 Famine en Irlande, 223  
 Famines, 223  
 Farming des eaux saumâtres, 270  
 Fer, feu et dent, 240  
 Ferme, 303, fig. 6.16  
 Fermentation, 1  
 Fermes d'énergie, 313, 328  
 Ferrallite, 188  
 Ferrallitisation, 188  
 Feu, 20  
 Fidélité, 33  
 Fission, 307  
 Fixateurs de l'Azote, 51  
 Fixation de l'Azote de l'air, 180, 198  
 Fixation du Phosphore, 66  
 Fleur d'eau, 16, 110  
 Fluctuations, 15  
 Flux d'énergie, 81, 84  
 Foin, 155, 158, 159

*Fomes annosus*, 140  
Fongicides, 247, 260  
Forces ékistiques, 290, fig. 6.14  
Forêt, 122  
Forêt dense sempervirente équatoriale, 136  
Forêt lucidophylle, 143  
Forêt de résineux à aiguilles, 140  
Forêt secondaire, 68, 136  
Forêt tempérée caducifoliée, 122  
Forêts denses en Côte-d'Ivoire, 139  
Forêts enterrées, 9  
Forêts équatoriales, 143  
Forêts de *Quercus*, 124  
Forêts sclérophylles, 143  
Forêts tropicales, 143  
Formation, 33, 34  
Formation végétale, 3, 32, 43  
Formes de croissance, 14  
Formes de vie, 9  
Fou de Bassan, 118  
Fourmiliers, 150  
Fourmis, 176  
Fragmentateur, 51  
Frigori déserta, 43  
Fromage, 320  
Froment, 320  
Fruits secs, 209  
Fumure de l'océan, 113, 269  
Fusion, 307  
Fynbos, 143

## G

Gamma (rayons), 250  
Garrigues, 144, 168  
Gaspillage, 82, 234  
Gaspillage (limitation), 272  
GAUSSEN, 34, 35  
Gaz d'échappement, 247  
Gazelle de Thomson, 150  
Gegenstrahlung, 57  
Gelée cytophagienne, 179, 183  
Généologie, 265  
Généralistes, 26, 252, 346  
Généralistes de l'environnement, 321  
Généétique des populations, 18, 21  
Génie biochimique, 327  
Géochimie des paysages, 54  
Géofrutex, 149  
Géophytes, 9  
Gibier domestique, 267  
*Gladolus*, 23  
Gloutons, 266  
Goitre, 223  
GRADMANN, 38  
Graines de coton, 275  
Graines de sésame, 275  
Graines de soja, 275  
Graines de tournesol, 275  
Graisses animales, 320  
Grandes invasions, 28  
Granivores, 133  
Groupe de Bellevue, 314  
Groupes socioécologiques, 31, 34, 36  
Grumes, 219  
Guano, 64, 118, 201  
Guerre atomique, 332  
Guerre chimique et bactériologique, 332  
Guerre à l'environnement, 332  
Guerres, 331  
Gypse, 67  
*Gypsophila hispanica*, 67  
Gypsophytes, 67

## H

Habitat, 1, 6  
Habitat lentique, 106  
Habitat lotique, 106  
Hallucinogènes, 222  
Halophiles, 259  
Haïte à la croissance, 334  
Hareng, 121, fig. 4.43, 269  
Harrisburg, 309  
HARTMANN (loi de), 71

HAUMAN, 345  
Hémicryptophytes, 9  
Herbicides, 247, 261  
Herbivores, 122  
Héroïne, 222  
Hétraie, 130  
*Hiemisiivae*, 43  
Hiroshima, 309, 328, 332  
Histoire du blé, 24  
Holobiome, 3, 25  
Homéostasie, 102  
Horizon d'effervescence, 148  
Horizons du sol, 184  
Huiles végétales, 209  
Huître, 121, fig. 4.43  
Humidité atmosphérique, 58  
Humification, 51, 179  
Humus, 63, 75, 173, 174  
Humus coprogène, 175  
Humus mycogène, 176  
Hydromasse, 59  
Hydrosère, 34  
Hydrosphère, 25, 190  
Hydrotope, 6  
Hygiène industrielle, 297  
*Hyparrhenia*, 149, 152  
Hypergaion, 145, 159  
Hyperparasites, 52  
Hypogaion, 145  
Hypolimnion, 105

## I

Ignames, 209  
Ilot thermique, 292  
Imagos, 133  
Immigration, 17  
Immission, 246  
Import, 69  
Importation, 80  
Incinération, 311  
Incément, 81, 126  
Indépendance, 30  
Index d'abondance relative, 13  
Index de surface foliaire, 58, 124  
Index des surfaces corticales, 58  
Indicateurs biologiques de pollution, 33, 284  
Indice de JENNY, 133  
Indice de tolérance, 26  
Individu, 1  
Individu d'association, 32  
Infiltration, 58  
Influence de l'homme sur l'atmosphère, 254, 255  
Infralittoral, 116  
Infrarouge, 56  
Ingénierie génétique, 333  
Ingestion, 1  
Inhibiteurs, 54  
Insecticides, 247, 260  
Instabilité, 103  
Instinct de conservation, 347  
Intelligence de conservation, 347  
Interactions entre populations, 27  
Interception (eau), 57, 58  
Intertidale (zone), 116  
Invasion, 17  
Inventaire, 75  
Irrigation, 256  
Isocénose, 148  
Itai-itai, 203

## J

Jachère, 68  
Jacinthes d'eau, 277  
Jérémy, 253

## K

Kairomones, 55  
Kaolinite, 173  
Kilocalorie, 86  
Kérogène, 193  
*Koeleria*, 146  
Kraals, 152  
Krill, 116, 234  
Krill antarctique, 120

KROTOVINAS, 148  
Krypton-85, 307  
KUHNHOLTZ-LORDAT, 34, 303

## L

Lac Baïkal, 109  
Lacs, 105  
Lacs des régions tropicales, 111  
Lacs réservoirs de la Volga, 110  
Lait, 209, 320  
LAMOTTE, 152  
Lamto, 151  
Latérite, 188  
Latosol, 188  
*Laurisylvae*, 143  
Lavage, 71  
LE CORBUSIER, 299  
Lemming, 17  
Lessivage, 71, 183, 184  
*Leucaena*, 313  
Levure, 215, 278  
Lianes, 136  
Lichens (désert de), 253  
LIEBIG (loi du minimum), 263  
Liens chorologiques, 29, 52, 126  
Liens de dépendance, 27  
Liens trophiques, 122  
Lièvre polaire, 16  
Lignées héréditaires, 21  
Lignine, 179, 193  
Ligninolyse, 179  
LIKENS, 111  
Limaces, 123  
Limnologie, 104  
LINDEMAN, 47  
Liriendron, 129  
Lithosphère, 25, 190  
Litière, 75, 80, 145  
Littorale (zone) 116  
Localité, 6  
Loi du minimum (Liebig), 263  
*Lolium perenne*, 157  
Lombrics, 160, 174  
*Lophophora williamsii*, 222  
*Loudetia*, 152  
*Loudetia simplex*, 152  
Loups, 140  
LOVINS, 310, 311, 312  
LSD, 222  
Lumière, 55  
Lutte antiérosive, 256  
Lutte anti-pollution, 300  
Lutte biologique, 18, 165, 261  
*Luzulo-Fagion*, 34  
Lynx, 16, 140  
Lypro, 275  
Lysimètres, 60

## M

MAB, 343, 344  
Machine atmosphérique, 231  
Macroarthropodes édaphiques, 131  
*Macrocystis*, 314  
*Macrolobium Dewevrei*, 136  
Macrophytes, 47  
Maintenance, 2  
Mais, 209, 280, 320  
Maladie de Minamata, 203  
Maladies biogéochimiques, 223, 224  
Maladies de civilisation, 331  
Maladies parasitaires de l'homme, 221  
Malheur collectif, 331  
Malnutrition, 226  
MALTHUS, 242  
Mammifères, 176  
Mandarines, 209  
Manioc, 209, 214, 320  
Manipulations, génétiques, 333  
MANSHOLT (lettre), 334  
MANSHOLT (plan), 285  
Maquereau, 121, fig. 4.43, 269  
Maquis, 143  
Marée noire, 248  
Marées, 115  
Mariculture, 269  
MASSART, 21, 22

## N

N<sub>2</sub>O, 199  
Nanisme endémique, 223  
Nanoplancton, 117  
*Nardus stricta*, 155  
Nécromasse, 75  
Nécrophages, 51  
Necton, 105  
Nématodes, 175  
Néodarwinisme, 21  
Néo-formation d'humus par synthèse microbienne, 179  
Néritique (province), 115  
Neuston, 105  
Neutralisme, 27  
Niche écologique, 29, 31  
Nitration, 180  
Nitrification, 64  
Nitritation, 180  
Nitrosomonas, 64  
Niveau d'intégration, 1  
Niveau trophique, 29  
Niveau de vie, 336  
Nodosités fixatrices d'azote, 182  
Nodules, 182  
Noix de coco, 275  
Nomadisme, 154  
Nocéphale, 3, 238, 333, 346  
NOX, 199  
Nuées de Sauterelles, 239  
Nuisances, 246  
Nutriments minéraux, 67

## O

Océan, 114  
Océanique (province), 115  
*Oecumenopolis*, 260  
Œufs, 209, 320  
Oignons, 209, 320  
Oléagineux, 275, 280  
Oligoéléments, 67  
Oligonutriments, 67  
Oligotrophe, 107  
Ombrophytes, 136  
Opium, 222  
Optimum écologique, 11  
Optimum physiologique, 11  
Or noir, 307  
Or vert, 306, 307, 327  
Orange, 209, 320  
Organismes pectinolytiques, 178  
Organochlorés, 248  
Organophosphorés, 248  
Orge, 209  
Oribatides, 96, 129, 130, 131  
Origine, 24  
Orobiomes, 44, 169  
Orstein, 185  
Ozone, 246

## P

Paddock, 117  
Palmier à huile, 215  
PAN, 246  
Pangloss, 253  
Panneaux, 218  
Panthophages, 133  
Papiers, 218, 219  
Parasites, 51, 52  
Parasitisme, 27  
Parathion, 247  
Parc National français, 287  
Parcs Nationaux, 286  
Parcs Naturels, 286  
Paresse des écosystèmes terrestres, 232  
Patates, 209  
Pâte de bois, 218  
Patronisation, 1  
Pâturage, 73, 158  
Pâturage zéro, 161  
Pâtûre, 155  
Paysage biogéochimique, 11  
Paysage écologique, 47  
Paysages naturels, 220  
Paysages ruraux, 284  
P.B.I.: Programme Biologique International, 343  
PCB (= BPC), 254  
PECCÉ, 335  
Pectinolyse, 178  
Pédofaune, 123  
Pédoflore, 123  
Pédologie, 184  
Pélagique, 114  
Pénétration, 58  
Pénétration directe (PaD), 58  
Pénétration par les frondaisons (through fall), 59  
*Pennisetum*, 149, 157  
Percolation, 60  
Période de foliation, 126  
Périodisme, 29  
Périphyton, 105  
Permafrost, 189  
Perpétuation forestière (loi de), 71  
Pestes, 16, 238  
Pesticides, 247  
Pétrole, 193, 249  
Phanérophytes, 9  
Phénologie, 126  
Phénomènes épisodiques, 253  
Phénophase feuillée, 126  
Phénophases, 16, 29, 126  
Pheromones, 55  
*Phœnix dactylifera*, 259  
Phoques, 109  
Phosphore, 66  
Photoélecteurs, 133  
Phreatophytes, 61  
Phycomycètes, 182  
Phyllophages, 135  
Physioécotypes, 23

Phytocénose, 3, 30  
Phytomasse, 75  
Phytophages, 27, 260  
Phytopathologie, 27, 260  
Phytophages, 133  
*Phytophthora infestans*, 27, 223  
Phytoplankton, 114  
Phytosociologie, 33  
Picéa, 140  
*Piceetum*, 136, 142  
Picloram, 247  
PIMENTEL, 304  
*Pinus*, 140  
*Pinus halepensis*, 141  
*Pinus pinaster*, 142  
*Pinus radiata*, 141  
*Pinus sylvestris*, 31, 34, 141  
PIRIE, 276  
Plakor, 5  
Plan indicatif FAO 1969, 280  
Plan Sol Sverige, 317  
Plancton, 105  
Planctonivores, 108  
Plantations pétrolifères, 313  
Plante idéale de PIRIE, 277  
Plantes indicatrices, 26  
Plateau continental, 115  
*Plectridium*, 179  
Plésioclimal, 30  
Pleuston, 105  
Plutonium, 309, 310  
*Pluvialis*, 136  
*Pluviisilve*, 43  
*Poa alpina*, 155  
POC, 107  
Podzolization, 183, 184, 185  
Podzols, 140, 171, 184  
Poisons naturels, 221  
Poisson: composition, 113  
Poissons, 209  
Poissons benthonivores, 108  
Poissons clupeoides, 118  
Poissons planctonivores, 108  
Poissons prédateurs, 108  
Pollution acoustique, 248  
Pollution atmosphérique, 246, 302  
Pollution des eaux douces, 248  
Pollution des océans, 249, 252  
Pollution thermique, 248, 252  
Pollutions, 245, 296, 328  
Pollutions chimiques, 246  
Pollutions morales, 331  
Pollutions terrestres, 246  
Polynutriments minéraux, 67  
Polyuronides, 179  
Pommes, 209, 320  
Pommes de terre, 209, 320  
Population, 2, 3, 13  
Population humaine optimale, 338  
Population maximale, 16, 338  
Populations animales du sol, 175  
Porc, 209, 320  
Potamon, 114  
Potentiel biotique, 3  
*Potentilla glandulosa*, 22  
Poulpe, 234  
Pourriture blanche, 179  
Pourriture rouge, 140  
Prairie américaine, 146  
Prairie canadienne, 162  
Prairie normande, 161  
Prairie permanente, 155  
Prairies, 155  
Prairies flottantes, 113  
Prairies steppes, 148  
Précipitation brute, 58  
Précipitation nette, 59  
Précurseurs de l'humus, 179  
Prédateur, 47  
Prédation, 27  
Préférentes (espèces), 33  
Pression de concurrence, 11  
Priorité, 30  
Prisère, 34  
Procaryotes, 194  
Producteur, 47, 50  
Production mondiale de bois, 218, tabl. 5-10  
Production nette, 1  
Productivité, 47, 52  
Productivité de la biosphère, 204  
Productivité brute, 77, 91  
Productivité des continents, 204  
Productivité courante, 127

Productivité moyenne, 127  
Productivité nette d'assimilats, 78  
Productivité nette de la biogéocénose, 84, 101, 169  
Productivité nette de l'écosystème, 99, 102  
Productivité nette secondaire, 82, 129  
Productivité des océans, 118, 206  
Productivité piscicole, 112  
Productivité primaire, 77, 78  
Productivité primaire de la biosphère, 323  
Productivité primaire des écosystèmes, 88, 156  
Productivité primaire des lacs, 108  
Productivité primaire nette, 84  
Productivité relative, 109  
Productivité secondaire, 77, 95, 158  
Productivité secondaire de la biosphère, 323  
Productivité secondaire des océans, 211, 234  
Productivité des steppes, 146  
Productivité de surplus, 77  
Produits de la pêche, 120  
Projet ALTER, 317  
Prolifération, 309, 328  
Prolifération de l'arme atomique, 328  
Propagation, 17  
Prospection phytochimique, 26  
Protéines de feuilles, 276  
Protéines du pétrole, 279  
Protéines végétales, 276  
Protocoopération, 20  
Protozoaires, 175  
Province néritique, 115  
Pseudogley, 185  
Pseudomycellium, 148  
*Puccinia graminis*, 265  
Pullulations de ravageurs, 122  
Punaises, 147  
PWR (fonctionnement d'une centrale), 308, fig. 7-1  
Pyramides des âges, 17  
Pyramides écologiques, 87  
Pyranomètre, 58  
Pyrolyse, 311  
Pyrophytes, 150, 152

## Q

Qualité de la vie, 336  
*Querceto-Fagetea*, 33  
*Quercion pubescenti-petraeae*, 34  
*Quercus coccifera*, 143  
*Quercus ilex*, 21, 143

## R

Radiation globale, 56  
Radiation solaire, 55  
Radiation thermique, 56  
Radiation tombant de l'atmosphère, 57  
Radiations ionisantes, 250  
Radioécologie, 249  
Radioéléments, 250  
Raisin, 209, 320  
Rapaces nocturnes, 123  
Rat d'égout, 293  
Ration quotidienne, 225  
Ratissage, 73  
RAUKLAER, 9  
Rayonnement adaptatif, 31  
Rayons  $\alpha$ , 250  
Réacteurs à eau pressurisée, 307  
Réaction, 10  
Récifs de coraux, 48  
Récirculation et recyclage de l'eau, 196, 197  
Récolte du plancton marin, 270  
Récritation, 2  
Récupérateur, 51  
Réducteur, 47  
Réflexion, 57

Reg, 186  
Régénération artificielle de l'eau, 198  
Régime circulaire, 289  
Région cyprinicole, 114  
Région saimonicole, 114  
Régionalisme, 21  
Régulation des chaînes trophiques, 54  
Réimportation, 80, 81, 84  
Rejets, 307  
Rem, 308, 309  
Reminéralisateur, 51, 133  
Rendement, 93  
Requin, 117  
Réserves naturelles, 285  
Résilience, 154  
Résines, 219  
Résistance, 26  
Résistance de l'environnement, 3  
Résistance des plantes à la toxicité, 26  
Respiration, 1  
Respiration des autotrophes, 79  
Respiration des hétérotrophes, 99  
Respiration des racines, 83  
Respiration du sol, 63, 83, 134, 178  
Ressources non renouvelables, 241  
Restitution, 69  
Restitution des déchets, 381  
Rétention, 69  
Révolution verte, 244, 265, 266, 281  
Rhizon, 114  
Rhizobium, 64  
Rhizomenon, 105  
Rhizophages, 133  
Rhizopodes, 175  
Rhizosphère, 64, 182  
Riz, 209, 276  
Roches-mères, 175  
Rôle des animaux, 134  
Roselières, 169  
*Rosulifruticeta*, 43  
*Rosulifrutex*, 9  
Rouissage du lin, 178  
RPA, radiation photosynthétique-ment active, 92  
Ruissellement, 58, 60  
Ruptures d'équilibre, 27  
Rythmes de la vie quotidienne, 338

## S

SAINT-MARC, 333  
Salinisation, 260  
Salinité (océan), 116  
Saltus, 144, 204, 206, 303  
*Salvinia*, 277  
Saprobie, 47  
Sapropèle, 193  
Sapropélite, 193  
Saprophage, 118, 133  
Saprophyte, 118  
Sardine, 121, fig. 4-43, 269  
Sargasses (mer), 119  
Sarin (neurotoxique), 247  
Sauterelles, 147  
Sauvetage industriel, 311  
Savane, 145  
Savane à *Imperata*, 151  
Savanes à Andropogon, 151  
Savanes à Epineux, 150  
Savanes fraîches ou humides, 145  
Savanes guinéennes, 152  
Savanes sèches, 150  
Savanes tropicales, 149  
*Scenedesmus*, 278  
SCHLENKER, 38  
SCHWICKERATH, 38  
SCOPE, 344  
Ségrégation écologique, 31  
Sélection naturelle, 21  
Séliénose, 223  
*Selenium*, 26, 223  
Semoule, 320  
*Sempervirentiherbosa*, 144  
*Sempervirentiprata*, 43, 155



- Série, 35  
Séries écophylétiques, 10  
Séries homologues, 10  
Serpents, 146  
Sésame, 275  
Seston, 105  
Seuil nutritionnel, 17  
Seuils, 284  
Seuils de toxicité, 253  
SEWELL-WRIGHT, effet, 24  
*Siccideserta*, 43  
Sierozem, 171, 186  
S.I.G.M.A., 33  
*Silva*, 204, 206, 303  
Site d'exploitation, 289  
Site de transformations (manufacture), 289  
Situation mondiale de l'alimentation protéique, 233  
Smog acide, 246  
Smog oxydant, 246  
Sociabilité, 19  
Sociation, 33  
Société des hommes, 21  
Sociétés, 20, 21  
Sociétés animales, 20  
Sociobiologie, 21  
Soja, 209, 225, 275  
Sol, 173, 189  
Sol brun lessivé, 185  
Sols anormaux, 25  
Sols azonaux, 184  
Sols bruns forestiers, 185  
Sols bruns des steppes, 186  
Sols châtaîns, 186  
Sols désertiques, 186  
Sols ferrallitiques, 188  
Sols ferrugineux tropicaux ocres, 189  
Sols intrazonaux, 184  
Sols de montagnes, 189  
Sols normaux, 25  
Sols podzoliques, 184  
Sols rouges méditerranéens, 188  
Sols tchernoziemiques, 185  
Sols des toundras, 189  
Sols zonaux, 189  
Soufre (bioxyde, SO<sub>2</sub>), 246  
Soutrage, 73  
Spécialistes, 25, 26, 33  
Spécialistes de l'environnement, 321  
Spectre biologique, 33  
Spermatophages, 173  
*Spinisilvae*, 43  
Stabilité, 102  
Stagnation hivernale, 106  
Station, 6  
Stations-refuges, 262  
Steppe, 145, 171  
Steppe sahélienne, 154  
Steppes russes, 148  
Steppes semi-désertiques, 168  
Steppes tropicales, 149  
Stimulants, 214  
Stimuli psychosociaux, 298  
Stipa, 146, 168  
Strate, 29, 126  
Stratification, 29, 126  
Streptomycine, 182  
Stress, 3  
*Strontium*, 307  
Structure, 29  
Structure de la population, 17  
Subclimax, 34  
Sublittoral, 116  
Subsère, 34  
Substances organiques allochtones, 107  
Succession, 29  
Succession de pâturage, 150  
Succession secondaire, 30  
Succulence, 8  
Sucre, 209, 320  
Superstition, 279  
Supralittoral, 116  
Surface terrière, 13  
Surpopulation, 30, 242  
Surrégénérateurs, 310  
Symbiose, 30  
Symphytie, 35  
Synfuels, 329  
Synusie, 34  
Système agricole, 303, 304  
Système agro-alimentaire, 304, 305, fig. 6-17  
Système alimentaire, 303  
Système bicyclique, 47  
Systèmes adaptatifs de production de biomasse, 314, 315, fig. 7-3  
SYTA, 304, 328
- T**
- Tabac, 215, 222  
Tables dendrométriques, 142  
Tables de production, 86  
Taboun, 193  
Taïga, 140, 171  
Taillis à rotation rapide, 313  
Tamise, 114  
Taupes, 148  
Taux de croissance, 14  
Taux de natalité et de mortalité, 14  
Tchernoziem, 148, 185  
TEC, 86  
Technologies douces, 311  
Technologies dures, 311  
Technosphère, 4, 322, 331  
Téléoclimat, 6  
TEP, 86  
Termites, 176  
Terra rossa, 188  
Terrils (boisements), 273  
Territoire, 19  
Territoire écologique, 38  
Territoires phytogéographiques, 18  
Tessera, 6, 53  
Thé, 215  
Thécambiens, 175  
*Themeda triandra*, 152  
Thermocline, 105  
Thiophytes, 9  
Thon, 117, 269  
*Tilapia*, 108  
TINBERGEN, 334  
Tisserin, 239  
Tissu urbain, 295  
Tomates, 209  
TOTEM, 329  
Toundra, 168, 204, 206  
Tourbe, 193  
Tourisme social, 288  
Tournesol, 275  
Toxicophobes, 27  
Toxicophytes, 27  
Toxicovagues, 27  
Transect, 41  
Transferts latéraux, 58  
Transformateur, 26, 47, 51  
Transformisme, 21  
Transmission, 57  
Transpiration, 58  
Transplantations réciproques, 22  
Trèfle, 155  
*Trichoderma*, 134  
*Trifolium subterraneum*, 259  
Tripton, 105  
*Trisetum flavescens*, 155  
*Triticum aestivum*, 24  
*Triticum durum*, 24  
*Tritium*, 307, 308, 329  
Trite, 114  
Types biologiques, 9
- U**
- Ultraviolet, 56  
Unité fourragère, 158  
Upwelling, 115  
*Urbs*, 289-302  
Utilisation de la lignine, 219  
Utilisations terminales (énergie), 312  
Utopie, 347
- V**
- Vaccinium*, 140  
Vache, 158, 159, 161  
Valeur alimentaire, 225, 274  
Valeur calorifique des divers composants chimiques de l'écosystème, 86  
Variabilité, 37  
Variabilité de l'association végétale, 37  
Variabilité spécifique, 103  
Veau, 209  
VERNADSKI, 4  
Vie dans l'humus, 133  
Vie pélagique, 105  
Vigne, 215  
Villages de vacances, 304  
Vin, 209, 320  
Vocation des paysages, 281  
Volaille, 209  
Vx, 332
- W**
- WALTER, 44, 45  
Waterpests, 261  
Wheat belt, 304
- X**
- Xérosère, 34
- Y**
- Ypérite, 247
- Z**
- Zèbre, 150  
« Zero growth » (Z. G.), 334  
Zonalité, 171  
Zonalité des biogécénoses, 171  
Zonation horizontale, 171  
Zonation longitudinale des rivières, 114  
Zone abyssale, 115  
Zone bathyale, 115  
Zone euphotique, 115  
Zone limnétique, 107  
Zone littorale, 106  
Zone profonde, 107  
Zones arides (mise en valeur), 257  
Zonobiomes, 44  
Zonoécotones, 44  
Zocénose, 3, 30  
Zoomasse, 75  
Zoophages, 133  
Zooplancton, 114  
Zooplancton carnivore, 117  
Zooplancton filtreur, 107  
Zuiderzee, 257



# Table des matières

Préface à la première édition . . . . .	V
Préface à la seconde édition . . . . .	IX
<b>1. INTRODUCTION . . . . .</b>	<b>1</b>
1. L'ÉCOLOGIE. . . . .	1
2. NIVEAUX D'INTÉGRATION DES MATÉRIAUX BIOLOGIQUES . . . . .	1
3. LES FACTEURS DU MILIEU. L'ENVIRONNEMENT. . . . .	3
<b>2. LA POPULATION . . . . .</b>	<b>13</b>
1. DÉFINITION . . . . .	13
2. DENSITÉ ET BIOMASSE . . . . .	13
3. CROISSANCE . . . . .	14
4. STRUCTURE . . . . .	17
5. MÉTABOLISME . . . . .	17
6. RELATIONS AVEC L'ESPACE. FACTEURS LIMITANTS . . . . .	17
7. HÉTÉROGÉNÉITÉ. GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS. L'ÉCOTYPE . . . . .	21
8. ORIGINES DES PLANTES CULTIVÉES . . . . .	24
9. LA BIOGÉOCHIMIE . . . . .	25
10. INTERACTIONS ENTRE POPULATIONS. . . . .	27
<b>3. LA COMMUNAUTÉ . . . . .</b>	<b>29</b>
1. DÉFINITION . . . . .	29
2. MÉTABOLISME . . . . .	29
3. STRUCTURE DANS LE TEMPS ET DANS L'ESPACE. STRATIFICATION ET PÉRIODISME . . . . .	29
4. DYNAMISME . . . . .	29
5. COOPÉRATION OU COMPÉTITION INTERSPÉCIFIQUE. NICHE ÉCOLOGIQUE . . . . .	30
6. LA PHYTOSOCIOLOGIE . . . . .	32
7. LES FORMATIONS CLIMAX. LES BIOMES . . . . .	43
8. LA BIOCLIMATOLOGIE . . . . .	44
<b>4. LA BIOGÉOCÉNOSE ET L'ÉCOSYSTÈME . . . . .</b>	<b>46</b>
1. PRINCIPES DE BASE ET CONCEPTS . . . . .	46
1. Intégration des biocénoses à leur environnement. Biogéocénose <i>versus</i> écosystème. . . . .	46
2. Le récif de corail d'Eniwetok et sa leçon. . . . .	48
3. L'écosystème terrestre en tant que superposition de deux systèmes distincts. . . . .	49
4. Liens alimentaires, chaînes et réseaux trophiques . . . . .	50
5. Flux ou courant d'énergie . . . . .	52
6. Liens chorologiques. . . . .	52
7. Écosystème et biogéocénose . . . . .	52
8. Étendue de l'écosystème. La biosphère . . . . .	53
9. Régulation des chaînes trophiques . . . . .	54

2. BILAN D'ÉNERGIE . . . . .	55
3. BILAN D'EAU . . . . .	58
4. LES CYCLES BIOGÉOCHIMIQUES . . . . .	62
1. Cycle du carbone (C) . . . . .	63
2. Cycle de l'oxygène (O) . . . . .	63
3. Cycle de l'azote (N) . . . . .	63
4. Cycle du phosphore (P) . . . . .	66
5. Cycle du soufre (S) . . . . .	67
6. Cycle des cations biogènes . . . . .	67
7. Synthèse : transferts et cycles des éléments biogènes au sein des écosystèmes. . . . .	69
5. FLUX D'ÉNERGIE ET PRODUCTIVITÉ DES ÉCOSYSTÈMES . . . . .	75
1. Biomasse . . . . .	75
2. Productivités. . . . .	77
3. Importation et réimportation de matières organiques et d'énergie . . . . .	80
4. Mortalité, litière, bois mort . . . . .	80
5. Flux de matière organique et d'énergie ; cycle du Carbone . . . . .	81
6. Les bilans. Réimportation. Augmentation de biomasse et d'organomasse . . . . .	84
7. Mesure de $PN_1$ . . . . .	84
8. Expression des résultats . . . . .	86
9. Efficacité des écosystèmes. Pyramides écologiques . . . . .	87
10. Productivité primaire des écosystèmes . . . . .	88
11. L'efficacité photosynthétique. . . . .	92
12. Productivité secondaire . . . . .	95
13. Productivité nette de l'écosystème . . . . .	99
14. Dynamique de l'écosystème . . . . .	100
6. L'ÉCOSYSTÈME EN ACTION . . . . .	102
1. Écosystèmes jeunes et écosystèmes mûrs . . . . .	102
2. Diversité et stabilité . . . . .	102
3. Fermeture du cycle des bioéléments . . . . .	103
4. Quantité et simplicité contre qualité et complexité . . . . .	103
5. Instabilité contre stabilité . . . . .	103
6. Écosystèmes, écologie humaine et aménagement du territoire . . . . .	104
7. ÉCOSYSTÈMES D'EAU DOUCE. LA LIMNOLOGIE . . . . .	104
1. Généralités . . . . .	104
2. Le lac . . . . .	105
3. L'étang . . . . .	113
4. Les écosystèmes lotiques (eaux courantes) . . . . .	113
8. L'ÉCOSYSTÈME OCÉAN (ÉCOLOGIE MARINE) . . . . .	114
1. Conditions spéciales du milieu . . . . .	114
2. Représentation schématique de l'écosystème « Océan » . . . . .	116
3. Productivité des océans . . . . .	118
9. L'ÉCOSYSTÈME FORÊT . . . . .	122
1. La forêt tempérée caducifoliée ( <i>aestisilve</i> ) . . . . .	122
2. La forêt dense sempervirente équatoriale ( <i>pluviisilve</i> ) . . . . .	136
3. La forêt des résineux à aiguilles ( <i>conisilve, taïga</i> ) . . . . .	140
4. Autres écosystèmes forestiers . . . . .	143
5. Biomasse et productivité primaire des forêts du globe . . . . .	144
10. L'ÉCOSYSTÈME PRAIRIE. LE SALTUS . . . . .	144
1. Introduction . . . . .	144
2. Steppes et savanes ( <i>duriprata</i> ) . . . . .	145
3. La prairie permanente ( <i>sempervirentiprata</i> ) . . . . .	155

11. L'ÉCOSYSTÈME « AGER » . . . . .	163
12. AUTRES TYPES D'ÉCOSYSTÈMES TERRESTRES . . . . .	168
13. SYNTHÈSE. PHYTOMASSE ET PRODUCTIVITÉ DES ÉCOSYSTÈMES FORMANT LA BIOSPHERE . . . . .	169
14. ÉCOSYSTÈMES CONSTITUÉS PAR LES SOLS NATURELS . . . . .	173
1. Introduction . . . . .	173
2. Formation de l'humus . . . . .	173
3. Minéralisation de l'humus . . . . .	180
4. Fixation de l'azote dans l'air . . . . .	180
5. La microflore du sol . . . . .	180
6. La Rhizosphère . . . . .	182
7. Action des biocénoses sur le milieu abiotique. Lessivage et Podzolisation . . . . .	183
8. Pédologie et édaphologie . . . . .	184
9. Dynamique et classification des sols mondiaux . . . . .	184
<b>5. LA BIOSPHERE</b> . . . . .	<b>190</b>
1. DÉFINITION . . . . .	190
2. LES CYCLES BIOGÉOCHIMIQUES GLOBAUX . . . . .	190
1. Cycle du carbone . . . . .	191
2. Cycle de l'oxygène . . . . .	194
3. Cycle de l'eau . . . . .	196
4. Cycle de l'azote . . . . .	198
5. Cycle du soufre . . . . .	200
6. Cycle du phosphore . . . . .	201
7. Cycle des cations biogènes . . . . .	201
8. Cycle des métaux lourds . . . . .	203
3. PRODUCTIVITÉ DE LA BIOSPHERE ET ALIMENTATION HUMAINE . . . . .	204
1. Le niveau de production. Productivité primaire . . . . .	204
2. Les niveaux de consommation. Productivité secondaire . . . . .	207
3. Productivité globale de la biosphère . . . . .	212
4. Cycle biologique du carbone . . . . .	212
4. LA BIOSPHERE, SOURCE DE BIEN-ÊTRE ET DE RICHESSES . . . . .	212
1. Généralités . . . . .	214
2. Boissons, stimulants et parfums . . . . .	215
3. Textiles, cuirs et peaux . . . . .	215
4. Plantes technologiques diverses . . . . .	215
5. Le bois . . . . .	216
6. Les beautés naturelles. Les paysages naturels, source de santé physique et morale. . . . .	220
5. LA BIOSPHERE, SOURCE DE DANGERS . . . . .	221
1. Maladies infectieuses et parasitaires de l'homme . . . . .	221
2. Poisons naturels de l'homme. La drogue . . . . .	221
3. Destruction des plantes alimentaires et des animaux domestiques par des parasites. Les grandes famines . . . . .	223
4. Denrées alimentaires rendues toxiques . . . . .	223
5. Maladies provoquées par certaines anomalies de l'environnement, spécialement biogéochimiques. Cancer et sol . . . . .	223
6. L'HOMME ET SES BESOINS ALIMENTAIRES. LA FAIM DU MONDE . . . . .	224
1. L'homme et ses besoins alimentaires . . . . .	224
2. La faim dans le monde . . . . .	225
7. LA MARÉE MONTANTE DES POPULATIONS DU GLOBE . . . . .	229
8. ÉNERGIE, CO <sub>2</sub> , AZOTE . . . . .	231

<b>6. L'HOMME MODERNE FACE A SON ENVIRONNEMENT . . . . .</b>	<b>236</b>
1. L'ENVIRONNEMENT. LA NOOSPHERE . . . . .	236
2. LA DIMINUTION DES RESSOURCES NATURELLES ET LA BAISSSE DU RÉSERVOIR DE VIVRES . . . . .	237
1. L'érosion du sol . . . . .	237
2. L'épuisement et la dégradation des sols . . . . .	238
3. Le dessèchement des continents . . . . .	238
4. Pestes et fléaux . . . . .	238
5. La dilapidation par l'homme des ressources naturelles de la biosphère . . . . .	239
6. La diminution des surfaces cultivées . . . . .	241
7. L'épuisement des ressources non renouvelables et la crise de l'énergie . . . . .	241
3. LE SPECTRE DE MALTHUS ET LES POSSIBILITÉS DE LA BIOSPHERE . . . . .	242
1. Dangers de la surpopulation . . . . .	242
2. Considérations optimistes . . . . .	242
3. Statu quo dans la production mondiale de vivres par tête d'habitant . . . . .	243
4. Prévisions de la F.A.O . . . . .	244
5. L'espoir des hommes . . . . .	245
4. POLLUTION DE LA BIOSPHERE . . . . .	245
1. Pollution de l'air, des terres, et des eaux. Nuisances . . . . .	245
2. Contamination de la biosphère par les radio-isotopes. Radio-écologie . . . . .	249
3. Conséquences des pollutions . . . . .	252
4. Influence de l'homme sur l'atmosphère . . . . .	254
5. L'ESPOIR ALIMENTAIRE DES HOMMES . . . . .	255
1. Lutte contre l'érosion et contre l'épuisement des sols. Meilleure utilisation de l'eau . . . . .	256
2. Augmentation des surfaces cultivées . . . . .	256
3. Biologie des déserts et mise en valeur des zones arides . . . . .	257
4. Lutte contre les parasites. La phytopathologie. La lutte biologique . . . . .	260
5. Progrès de l'agriculture . . . . .	262
6. Production accrue de protéines animales. Progrès de l'élevage. Le gibier domestique . . . . .	267
7. Meilleure utilisation des ressources des mers et des océans . . . . .	268
8. Aménagement de la pêche en eau douce . . . . .	272
9. Limitation du gaspillage et récupération des restes . . . . .	272
10. Utilisation maximale du niveau de production à la surface des continents . . . . .	273
11. Extraction et utilisation des protéines végétales . . . . .	276
12. Cultures industrielles de cryptogames . . . . .	278
13. Aliments synthétiques . . . . .	279
14. Lutte contre la superstition . . . . .	279
15. Synthèse. Le plan indicatif mondial de la F.A.O. . . . .	280
6. PROBLÈMES DUS À L'ENCOMBREMENT ET À LA MOBILITÉ. L'AMÉNAGEMENT DU TERRITOIRE . . . . .	281
1. Bases écologiques . . . . .	281
2. Les paysages ruraux . . . . .	284
3. Sauvetage des sites naturels. Réseau de réserves naturelles . . . . .	285
4. Organisation du tourisme. . . . .	288
5. Cartographie phytosociologique . . . . .	288
7. L'ÉCOSYSTÈME « URBS » . . . . .	289
1. Origine et développement . . . . .	289
2. L'écistique, science de l'établissement des populations humaines . . . . .	290
3. Les conditions de nature . . . . .	292
4. La morphologie . . . . .	295
5. Le métabolisme . . . . .	295
6. Croissance et développement . . . . .	296
7. Pathologie, pollutions et thérapeutique . . . . .	296

8. La condition humaine . . . . .	297
9. Conséquences des données écologiques sur l'aménagement de l'espace urbain . . . . .	299
10. L'écosystème Bruxelles . . . . .	300
<b>8. L'AGROÉCOSYSTÈME . . . . .</b>	<b>302</b>
1. Définition . . . . .	302
2. Exemple d'une ferme ardennaise . . . . .	304
3. Les systèmes agricoles . . . . .	304
<b>7. LA CRISE DE L'ÉNERGIE. L'OR VERT . . . . .</b>	<b>306</b>
1. LES CINQ CRISES DE L'HUMANITÉ . . . . .	307
2. L'ÉNERGIE ATOMIQUE ET SES DANGERS . . . . .	307
3. ÉCONOMIES ET RECYCLAGE . . . . .	310
4. TECHNOLOGIES DOUCES . . . . .	311
5. L'ÉNERGIE DE BIOMASSE . . . . .	312
6. PROSPECTIVES . . . . .	317
<b>8. ÉCOLOGIE ET ENSEIGNEMENT . . . . .</b>	<b>318</b>
1. GÉNÉRALITÉS . . . . .	318
2. ENSEIGNEMENTS ÉLÉMENTAIRE ET SECONDAIRE . . . . .	319
3. ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR . . . . .	321
<b>9. L'ESPÈCE HUMAINE ET SON AVENIR . . . . .</b>	<b>322</b>
1. BIOSPHÈRE ET TECHNOSPHERE . . . . .	322
1. La biosphère et l'alimentation des hommes . . . . .	322
2. Écosystèmes, biomasses et agriculture renouvelée. L'or vert . . . . .	327
3. Les pollutions. Les centrales nucléaires. L'écotoxicologie. . . . .	328
4. La crise de l'énergie, la crise économique et la crise de l'environnement. . . . .	329
5. L'environnement . . . . .	329
2. LE DÉCLIN DE L'HOMME ET SES CAUSES ÉCOLOGIQUES . . . . .	331
1. Pollutions morales en rapport avec la civilisation . . . . .	331
2. La guerre. Dangers d'extermination totale . . . . .	331
3. POLLUTIONS GÉNÉTIQUES. L'ADN RECOMBINANT . . . . .	332
4. AVENIR DE L'HOMME. HUMANISME ET ÉCOLOGISME (SAINT-MARC, 1972-1978 ; DE ROSNAY, 1975). . . . .	333
1. Régulation de la croissance économique. Le club de Rome. . . . .	333
2. Pour une nouvelle croissance, humaniste et écologiste . . . . .	334
3. Aménagement du niveau et du cadre de vie . . . . .	336
5. MAINTIEN D'UNE POPULATION HUMAINE OPTIMALE . . . . .	338
1. Pour une population optimale. . . . .	338
2. Démographie et expansion économique . . . . .	339
3. Techniques de la prévention des naissances . . . . .	340
4. Plan familial . . . . .	340
5. Contrôle de la population des hommes . . . . .	341
6. Synthèse . . . . .	341
6. L'AVENIR DE L'ÉCOLOGIE . . . . .	342
1. Généralités . . . . .	343
2. Les grands programmes . . . . .	343

7. LA NOOSPHERE . . . . .	345
1. La nouvelle éthique. La conscience écologique . . . . .	345
2. Le temps de l'utopie . . . . .	347
<b>Bibliographie</b> . . . . .	349
<b>Index</b> . . . . .	369

**PLANCHES HORS-TEXTE EN COULEURS**

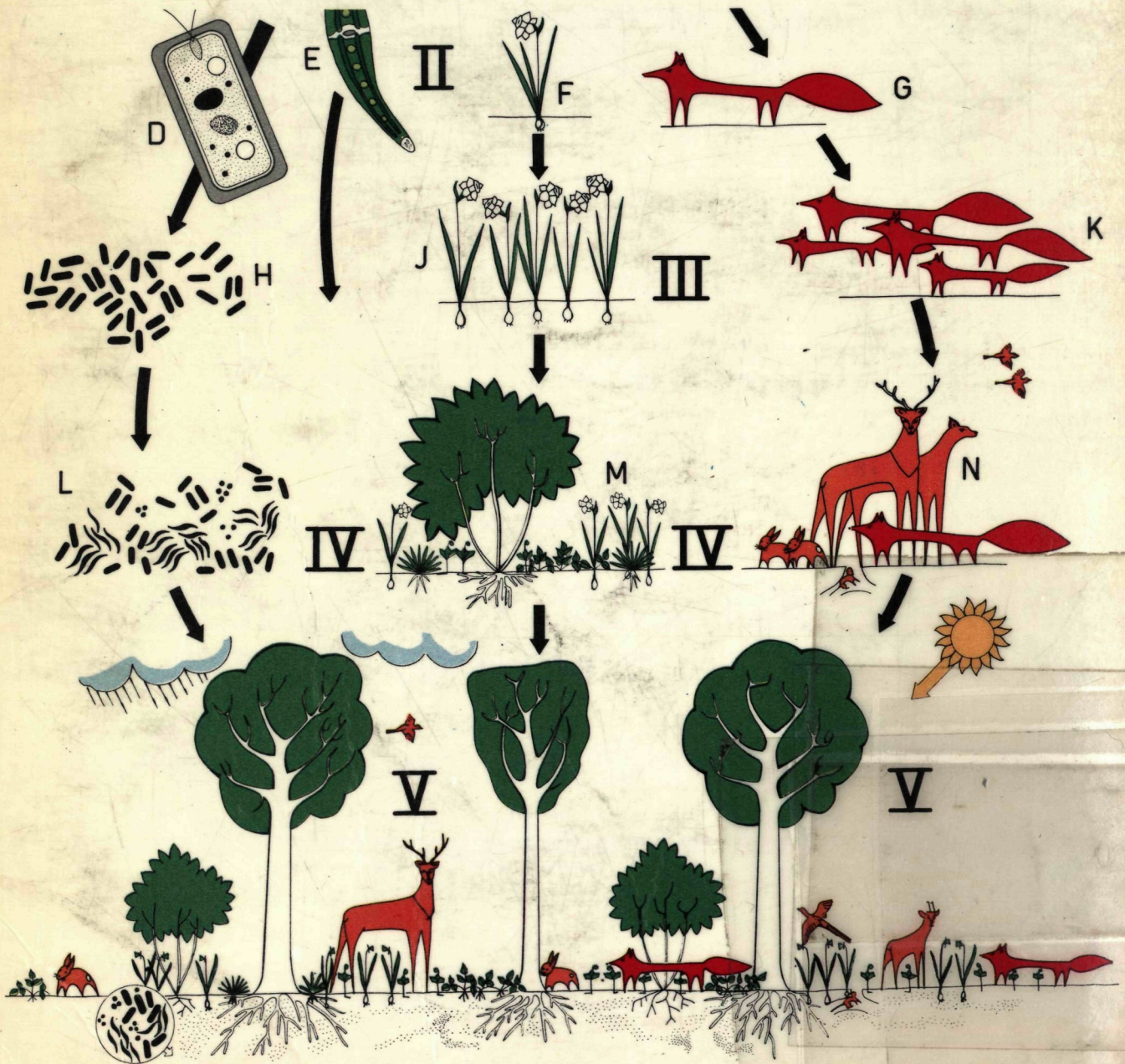
Liste des planches et planches 1 à 16 (entre pages X et 1).

**CONSULTATION  
SUR PLACE**





populations  
communautés  
écosystèmes  
biosphère  
noosphère



## **Règles d'utilisation de copies numériques d'œuvres littéraires mises à disposition par les Archives & Bibliothèques de l'ULB**

L'usage des copies numériques d'œuvres littéraires, ci-après dénommées « copies numériques », mises à disposition par les Archives & Bibliothèques de l'Université libre de Bruxelles, ci-après A&B, implique un certain nombre de règles de bonne conduite, précisées ici. Celles-ci sont reproduites sur la dernière page de chaque copie numérique mise en ligne par les A&B. Elles s'articulent selon les trois axes : protection, utilisation et reproduction.

### **Protection**

#### **1. Droits d'auteur**

La première page de chaque copie numérique indique les droits d'auteur d'application sur l'œuvre littéraire.

Pour les œuvres soumises aux droits d'auteur, les A&B ont pris le soin de conclure un accord avec leurs auteurs ou ayant droits afin de permettre leur numérisation, le cas échéant, leur mise à disposition en ligne et leur utilisation dans les conditions régies par les règles d'utilisation précisées dans le présent texte. Ces conditions particulières d'utilisation, de reproduction et de communication du document numérisé sont précisées sur la dernière page du document protégé.

#### **2. Responsabilité**

Malgré les efforts consentis pour garantir les meilleures qualité et accessibilité des copies numériques, certaines déficiences peuvent y subsister – telles, mais non limitées à, des incomplétudes, des erreurs dans les fichiers, un défaut empêchant l'accès au document, etc. -. Les A&B déclinent toute responsabilité concernant les dommages, coûts et dépenses, y compris des honoraires légaux, entraînés par l'accès et/ou l'utilisation des copies numériques. De plus, les A&B ne pourront être mises en cause dans l'exploitation subséquente des copies numériques ; et la dénomination des 'Archives & Bibliothèques de l'ULB' et de l'ULB, ne pourra être ni utilisée, ni ternie, au prétexte d'utiliser des copies numériques mises à disposition par eux.

#### **3. Localisation**

Chaque copie numérique dispose d'un URL (uniform resource locator) stable de la forme <http://digistore.bib.ulb.ac.be/annee/nom\_du\_fichier.pdf> qui permet d'accéder au document ; l'adresse physique ou logique des fichiers étant elle sujette à modifications sans préavis. Les A&B encouragent les utilisateurs à utiliser cet URL lorsqu'ils souhaitent faire référence à une copie numérique.

### **Utilisation**

#### **4. Gratuité**

Les A&B mettent gratuitement à la disposition du public les copies numériques d'œuvres littéraires : aucune rémunération ne peut être réclamée par des tiers ni pour leur consultation, ni au prétexte du droit d'auteur.

#### **5. Buts poursuivis**

Les copies numériques peuvent être utilisés à des fins de recherche, d'enseignement ou à usage privé. Quiconque souhaitant utiliser les copies numériques à d'autres fins et/ou les distribuer contre rémunération est tenu d'en demander l'autorisation aux Archives & Bibliothèques de l'ULB, en joignant à sa requête, l'auteur, le titre de l'œuvre, le titre de la revue ou de l'ouvrage dont l'œuvre est extraite, et l'éditeur du (ou des) document(s) concerné(s).

Demande à adresser au Directeur des Archives & Bibliothèques CP 180, Université Libre de Bruxelles, Avenue Franklin Roosevelt 50, B-1050 Bruxelles. Courriel : bibdir@ulb.ac.be.

#### **6. Citation**

Pour toutes les utilisations autorisées, l'utilisateur s'engage à citer dans son travail, les documents utilisés, par la mention « Université Libre de Bruxelles – Archives & Bibliothèques » accompagnée des précisions indispensables à l'identification des documents (auteur, titre, titre de la revue ou de l'ouvrage dont l'œuvre est extraite, date et lieu d'édition).

#### **7. Liens profonds**

Les liens profonds, donnant directement accès à une copie numérique particulière, sont autorisés si les conditions suivantes sont respectées :

- a) les sites pointant vers ces documents doivent clairement informer leurs utilisateurs qu'ils y ont accès via le site web des Archives & Bibliothèques de l'ULB ;
- b) l'utilisateur, cliquant un de ces liens profonds, devra voir le document s'ouvrir dans une nouvelle fenêtre ; cette action pourra être accompagnée de l'avertissement 'Vous accédez à un document du site web des Archives & Bibliothèques de l'ULB'.

### **Reproduction**

#### **8. Sous format électronique**

Pour toutes les utilisations autorisées mentionnées dans ce règlement le téléchargement, la copie et le stockage des copies numériques sont permis ; à l'exception du dépôt dans une autre *base de données*, qui est interdit.

#### **9. Sur support papier**

Pour toutes les utilisations autorisées mentionnées dans ce règlement les fac-similés exacts, les impressions et les photocopies, ainsi que le copié/collé (lorsque le document est au format texte) sont permis.

#### **10. Références**

Quel que soit le support de reproduction, la suppression des références à l'ULB et aux Archives & Bibliothèques de l'ULB dans les copies numériques est interdite.