

**« ÉCOLOGIE GÉNÉRALE »**  
**Conférence de Bernard Cauchetier**  
**écologue, administrateur du CERF,**  
**Membre du Comité Scientifique**  
**des Réserves Biologiques Domaniales de Rambouillet.**

Il s'agit ici de donner quelques notions de base sur les facteurs régissant les milieux en écologie. On traitera plus particulièrement des facteurs qui régissent le fonctionnement des écosystèmes, en donnant essentiellement des notions physiques qui serviront à la compréhension de la prochaine conférence « écologie forestière ».

La notion d'écosystème. Définition.

Paramètres influençant le milieu, surtout les éléments physiques.

Interaction entre les milieux et les dynamiques propres aux milieux

(parce qu'on ne peut pas parler d'écologie pour comprendre le fonctionnement des écosystèmes si on s'arrête à une vision strictement interne à l'écosystème lui-même sans ses relations avec l'extérieur et sans son positionnement dans le temps et dans l'espace).

### L'ÉCOSYSTEME

Un écosystème comporte deux éléments :

Le biotope, c'est-à-dire l'endroit où se développent les conditions de vie, à savoir, l'ensemble des conditions physiques du milieu.

La biocénose, c'est-à-dire les communautés vivantes avec la zoocénose ou communautés animales et la phytocénose ou communautés végétales qui vivent dans un écosystème donné, sur un biotope donné.

Cette notion d'écosystème est multiple. Déjà au plan spatial, elle est relative : il y a des écosystèmes et des systèmes d'écosystèmes qui forment eux-mêmes des écosystèmes. On rencontre ainsi des micro écosystèmes (un trou d'arbre est un écosystème, dans lequel on trouve des communautés, une communauté de chauves-souris par exemple), et des méso- et macro-écosystèmes. L'océan est également un écosystème, avec bien évidemment des ensembles de systèmes.

On peut aussi parler d'écosystème dans la mesure où c'est un ensemble dans lequel il y a des échanges internes de gènes, d'énergie, de matières premières, qui sont prépondérants par rapport aux échanges extérieurs que l'écosystème entretient avec son environnement. C'est pourquoi on arrive à

délimiter des entités qui ont une certaine logique propre.

Ces écosystèmes dépendent avant tout des conditions du biotope. Avant la vie, il y avait le minéral, l'air, l'eau, etc. C'est la base autour de laquelle se sont développées la vie et les communautés.

### LES PARAMÈTRES INFLUENÇANT LE MILIEU

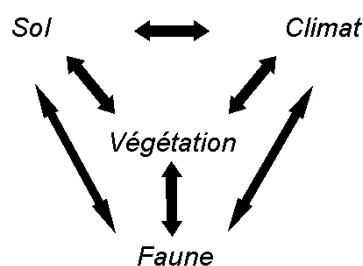
Définitions :

- Facteurs abiotiques = facteurs non vivants : sol, climat, eau, etc...

- Facteurs biotiques avec les grands éléments qui sont les facteurs topographiques, les facteurs climatiques et les facteurs édaphiques<sup>1</sup>.

Il existe au premier degré une interaction forte entre le climat, la végétation et le sol. La végétation pionnière s'installe sur un sol brut (roche mère) et modifie le sol sur lequel elle s'est installée. Elle dépend elle-même du climat qui lui-même agit sur le sol (roche-mère) pour le transformer progressivement. Le sol évolue et fournit des conditions nouvelles pour la végétation. Il y a donc une interrelation, totale et continue, entre les trois facteurs.

Il y a d'autre part, une interrelation entre la végétation et la faune (Figure 1).



**Figure 1 : Interdépendance des composants de l'écosystème.**

La faune, *a priori*, est beaucoup plus dépendante de la végétation que du sol et du climat, bien qu'il y ait

<sup>1</sup> c'est-à-dire relatifs au sol et à ses conditions (taux d'humus, granulométrie, teneur en eau, etc...)

tout de même certaines exceptions. Les relations entre la faune d'une part, et le climat ou le sol d'autre part, se font principalement à travers la végétation.

Les communautés végétales et animales sont donc régies par l'état des facteurs caractérisant l'écosystème. Souvent un écosystème s'exprimera en fonction de facteurs limitants.

En effet, il existe souvent un facteur qui crée les conditions principales de l'état de l'écosystème. Exemple. Une eau chargée en éléments nutritifs se caractérise par un fort développement d'algues ; cette production algale est très souvent limitée, notamment dans les conditions habituelles de nos régions, par un élément : la quantité de phosphates. S'il y a peu ou pas du tout de phosphore, il n'y aura pas d'explosion algale, même s'il y a une forte concentration d'azote. Par contre, si le phosphore est très abondant, d'autres facteurs peuvent limiter le boom algal, mais très souvent l'eutrophisation de l'eau est contrôlée par le phosphate.

Le froid et la sécheresse sont d'autres facteurs limitants. Dans les conditions extrêmes, on aura toujours un facteur qui sera très marquant et qui contrôlera complètement le milieu. Dans le désert, l'eau est le facteur limitant. Dès qu'elle est présente, il y a développement de végétation (oasis).

### La topographie

C'est un élément relativement fixe en général. Les dépressions peuvent induire certains types de milieux : bas-marais, tourbières, combes à neige en montagne qui sont des dépressions remplies de neige dont l'orientation limite la fonte à de courtes périodes (*photo 1*).



*Photo 1 : tourbière dans une dépression*

Quand la pente est forte, l'érosion naturelle maintient le sol dans un état quasi minéral. L'évolution du sol reste très faible parce qu'au fur et à mesure que l'humus se forme, il est entraîné en bas de pente. Pour les éboulis, c'est un peu similaire. Ils sont instables, glissent en bas de pente où le rajeunissement du milieu est constant et l'évolution bloquée (*photo 2*).

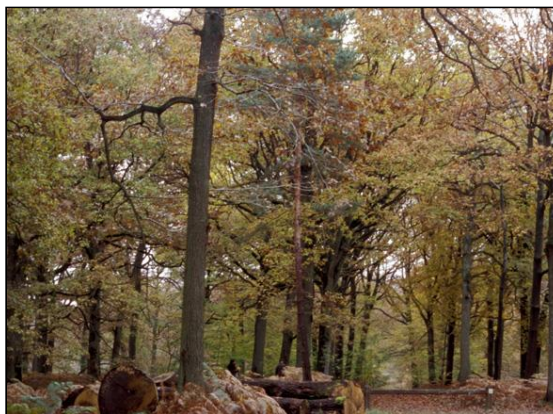


*Photo 2 : éboulis.*

### La température

Elle varie avec la latitude qui détermine les grands ensembles biogéographiques dans le monde (biomes). En partant des pôles, zones les plus froides, jusqu'à l'équateur, on trouve les grands ensembles suivants :

- la toundra,
- la taïga, ou la forêt boréale, avec une forêt de résineux essentiellement,
- les zones tempérées mélangées, (érables et épicéas par exemple),
- les zones tempérées caducifoliées, zone dans laquelle nous nous situons à Rambouillet (*photo 3*),



*Photo 3 : forêt tempérée (Rambouillet)*

la forêt méditerranéenne sempervirente, composée d'arbres à feuilles persistantes (par exemple, les Chênes vert, liège et kermès),  
le désert,

la savane, paysage herbacé, légèrement arboré (acacias, baobabs et autres espèces résistantes à la sécheresse du fait de leur faible évaporation ou par leur grande capacité de mise en réserve d'eau),  
la forêt sèche tropicale, avec des formations d'arbres à feuilles caduques dont la chute n'est pas liée à la saison. Toutes les feuilles ne tombent pas en même temps.

La forêt semi-caducifoliée tropicale, dans des zones humides sous les mêmes latitudes.... c'est à dire mélangée entre feuilles persistantes et feuilles caduques.

La forêt sempervirente équatoriale, caractérisée par la grande forêt dense d'arbres à feuilles persistantes.

La température varie aussi avec l'altitude qui détermine des zonages, appelés « étages de végétation » :

étage alpin, avec une végétation non arborée, type pelouse.

étage subalpin, juste en dessous de la limite des arbres (pins de montagne).

étage montagnard.

étage planiciaire ...

On peut faire le parallèle entre ces étages et les grands biomes :

entre l'étage alpin et la toundra,

entre l'étage subalpin et la forêt boréale,

entre l'étage montagnard et la forêt tempérée mélangée.

Dans les autres éléments qui guident la température, il y a l'exposition avec des différences fortes entre :

l'adret, pente exposée le plus longtemps au soleil, le versant sud dans l'hémisphère nord,



**Photo 4 : contraste adret (pelouse à féтуque) – ubac (lande à rhododendron)**

l'ubac, pente la moins exposée au soleil et qui reçoit donc le moins de chaleur dans la journée, versant nord dans notre hémisphère (exemple de l'opposition entre la pelouse à féтуque et la lande à rhododendron qui supporte beaucoup mieux les températures froides, voir *photo 4*).

### Les précipitations

C'est la pluie et la neige mais aussi un certain nombre de précipitations occultes (brume, rosée), qui ont une grande influence dans certains cas extrêmes où elles constituent la source d'alimentation des plantes en eau, sans qu'il y ait statistiquement de précipitations.

Les précipitations interviennent sous deux aspects essentiels :

Le premier aspect est la quantité globale :

en dessous de 200 mm/an, on est en zone désertique et il ne peut pas y avoir de végétation, sauf en présence d'une nappe

Au-dessus de 2.000 mm/an, on se trouve dans des zones à forêt sempervirente, de type tropical ou équatorial.

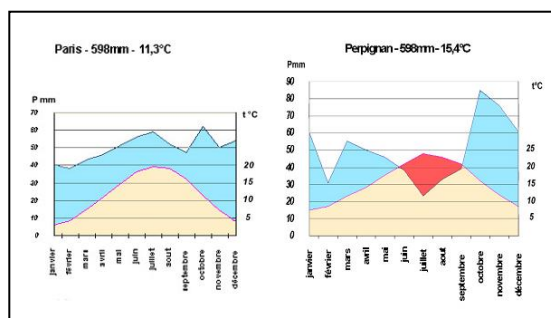
L'autre aspect est la répartition annuelle de cette eau :

Monaco et Rennes ont la même quantité d'eau annuelle,

Biarritz reçoit deux fois plus de pluie que Paris ou la région parisienne. L'Eure-et-Loire, les Yvelines, et la petite couronne sont les départements qui reçoivent le moins d'eau en France,

Beyrouth (en zone méditerranéenne assez marquée), reçoit 50 % d'eau en plus que Paris.

La répartition s'étudie souvent sous forme de diagrammes ombro-thermiques, (ombro pour les précipitations, thermiques pour les températures). Bien souvent, on multiplie la température par deux, pour mettre en vis-à-vis la température en degrés Celsius, et les précipitations en millimètres.



**Figure 2a : Diagrammes ombrothermiques de Paris et Perpignan.**

Paris et Perpignan reçoivent globalement la même quantité d'eau. Les températures varient assez fortement (4° en janvier, 20° en juillet) dans l'année à Paris, mais les précipitations (598 mm/an) sont relativement stables, voisines de 50 mm par mois. Perpignan présente une pluviométrie variable dans l'année (25 à plus de 80 mm). À certaines périodes, les précipitations sont inférieures au double de la température ; il s'agit alors de conditions d'aridité, de manque d'eau disponible pour la végétation. Celle-ci utilisera des mécanismes particuliers pour limiter sa transpiration ou elle se mettra en repos.

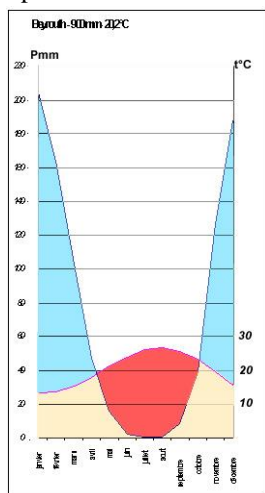


Figure 2b : Diagramme ombrothermique de Beyrouth

Beyrouth : Les pluies très fortes en hiver, atteignent parfois plus de 200 mm par mois ; au cours des 4 mois d'été il ne tombe que quelques millimètres, c'est donc une période extrêmement sèche avec dormance complète de la végétation.

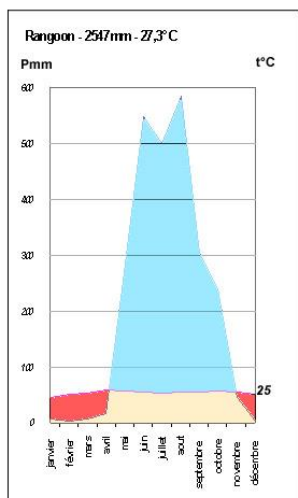


Figure 2c : Diagramme ombrothermique de Rangoon

Rangoon, capitale de la Birmanie : Autre exemple, très contrasté par rapport au précédent, avec des précipitations moyennes annuelles de 2.500 mm et certaines moyennes mensuelles dépassant 500 mm. La végétation va réagir d'une manière très différente, c'est l'exubérance.

Autre source de précipitation à ne pas oublier ; la neige. Certaines zones relativement désertiques peuvent n'être alimentées qu'à certaine période de l'année par des chutes ou des coulées de neige.

La neige joue un rôle d'écran. Dans les combes à neige, le sol peut être recouvert pendant 10 à 11 mois dans l'année. La végétation devra s'adapter à des périodes végétatives de 1 mois par an. On pourra trouver des plantes qui fleurissent alors qu'il y a encore de la neige (exemple des soldanelles photo 5). On peut également y trouver des plantes ligneuses très basses qui s'adaptent à des cycles extrêmement courts.



Photo 5 : soldanelle

La neige protège aussi contre le gel qui agit très souvent comme la sécheresse sur la physiologie de la plante, au niveau des échanges hydrauliques. Les dormances hivernales dans les régions froides, sont comparables aux dormances de sécheresse (le carême) en zones chaudes.

Sous la neige la température reste proche de zéro et cela empêche aussi le dessèchement. Dans ces zones longtemps recouvertes de neige, notamment dans la partie supérieure de l'étage subalpin, on trouvera des formations de landes, à rhododendrons par exemple, dans lesquelles la hauteur des plantes ne dépassera pas celle de la protection, c'est-à-dire du manteau neigeux.

Il arrive que le seul apport d'eau soit la neige. Ainsi, au Liban, elle s'accumule sur deux chaînes de montagne. Lors de sa fonte elle permet l'alimentation en eau de la végétation, lui assurant un développement rapide au printemps. La neige a

donc un rôle de stockage. La fonte des neiges provoque les phénomènes de débâcle au printemps, dans les zones arctiques, des crues printanières abondantes de fleuves comme le Rhin (régime nival) à la différence de la Seine qui a plutôt des crues hivernales. Cela induit des types de végétation extrêmement particuliers.

La brume : certaines zones côtières dans les déserts, notamment en Afrique du sud-ouest, ont un type de végétation qui ne se développe que par l'apport des brumes. De même en montagne, certaines zones sans précipitation bénéficient d'apport de brume qui crée une atmosphère humide avec de l'eau disponible pour la végétation (*photo 6*). Il y a aussi les phénomènes de rosée, difficilement quantifiables, mais qui ont un rôle très important.



*Photo 6 : tourbière en atmosphère de brume*

### La lumière

Première source d'énergie, elle joue à la fois en terme quantitatif, mais aussi en fonction de sa répartition dans le cycle des saisons. Au pôle ou à l'équateur, on n'a pas du tout les mêmes types de variations. Elle intervient aussi de façon différenciée selon les longueurs d'onde, phénomène moins connu. La lumière intervient également selon la durée de sa disponibilité. Dans certaines zones, les plantes n'ont pas assez de lumière pour développer leur cycle végétatif complet sur une année ; il n'existe alors pas de plantes annuelles. Certaines plantes entrent en dormance dès que la durée du jour devient trop faible (la photopériode). C'est un peu comme l'hibernation des animaux. Ces plantes ne commenceront à se redévelopper qu'à partir du moment où la durée du jour redeviendra suffisante.

L'intensité de la lumière détermine la présence ou l'absence de certaines espèces. On distingue les espèces héliophiles (hélio pour le soleil) et les espèces sciaphiles (scia pour l'ombre). Certaines plantes préfèrent un couvert forestier tandis que d'autres ne se développent qu'en pleine lumière, ou

éventuellement avant que n'apparaissent les feuilles des arbres. Les roseaux sont des plantes héliophiles qui dépérissent très vite à l'ombre. Le chêne disparaît assez vite, au bout de deux ou trois ans, s'il n'a pas assez de lumière pour se développer. Le genévrier dépérit lorsqu'il est envahi par un couvert végétal. Ce phénomène explique l'apparition dans les forêts équatoriales de plusieurs strates de végétation avec des espèces adaptées à des niches écologiques de niveaux lumineux variés.

Dans l'eau, les communautés végétales, et algales en particulier, évoluent rapidement avec la profondeur. Celle-ci joue sur l'intensité lumineuse et sur les longueurs d'onde (le spectre lumineux) qui leur parvient. Quelques mètres suffisent pour observer des variations rapides de communautés algales. La lumière bleue pénètre plus profondément que la lumière verte et rouge, ce qui entraîne des variations de la nature pigmentaire des algues : les algues bleues supplantent les algues brunes qui avaient supplanté les algues vertes avec la profondeur.

Certaines longueurs d'onde peuvent aussi avoir des effets secondaires ou des effets toxiques. Les ultraviolets peuvent provoquer des nécroses (un peu comme si les plantes étaient victimes de coups de soleil !). L'ozone a un rôle modérateur sur la pénétration des ultraviolets.

### Le vent

Il a une action directe sur le port de la plante (*photo 7*). Trop de vent peut empêcher le développement de la plante. Parfois, en altitude, les plantes peuvent se regrouper pour éviter le dessèchement comme les manchots se regroupent pour lutter contre le froid. En bord de mer, certains peuplements arbustifs se développent pratiquement à l'horizontale. Dans les zones balayées par le vent, la neige ne peut plus jouer son rôle protecteur. Le vent est aussi un facteur d'érosion.



*Photo 7 : influence du vent sur le port des arbres  
« anémomorphose »*

### Les facteurs édaphiques

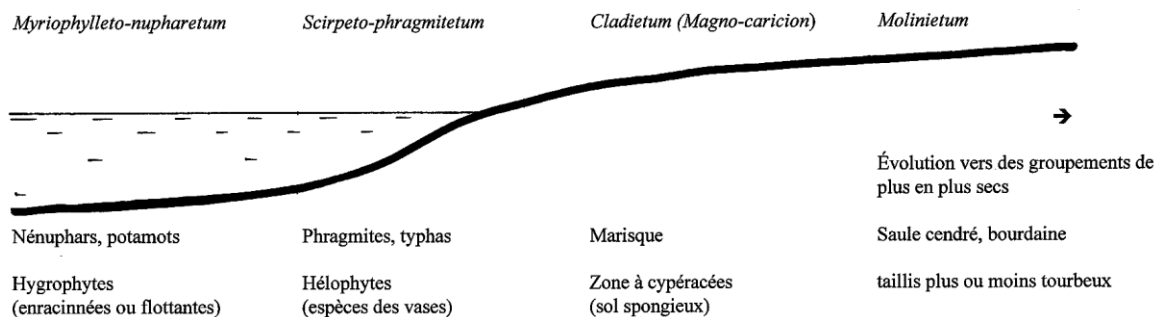
Il s'agit de ce qui est relatif au sol ; ce sont à la fois des facteurs chimiques et des facteurs physiques : teneur en eau, en éléments minéraux, type d'humus, granulométrie.

La *teneur en eau* dépend de la profondeur de la nappe. Si celle-ci est proche de la surface, on aura nécessairement des végétations adaptées comme l'aulnaie, par contre, la chênaie sessiflore ne supporterait pas la présence continue d'une nappe proche du sol.

Le niveau de la nappe présente lui-même des variations : la période et la durée d'immersion peuvent induire des types de végétation, surtout s'il y a submersion en période végétative.

L'humidité en eau du sol est fonction de la granulométrie et de la présence d'éléments fins.

Pour que la végétation dispose d'eau, il faut qu'un sol offre une réserve suffisante sans être asphyxiant. Dans la partie supérieure, il y a de l'air, de l'oxygène, mais aussi une certaine quantité d'eau retenue dans le sol, de façon suffisamment lâche pour être accessible à la végétation, qui exerce une puissance de pompage. S'il fait très sec, il y a de l'évaporation et l'eau restant dans le sol est trop liée aux éléments du sol pour être disponible pour la végétation. C'est une question d'équilibre entre la puissance de pompage et le degré de liberté de l'eau dans le sol. Le degré de liberté est fonction de l'importance de la surface de contact de l'eau avec les éléments du sol. S'il y a une bonne répartition granulométrique, le sol offrira une rétention d'eau importante, avec une disponibilité assez forte. Dans les sols très grossiers, l'eau va s'infiltrer très vite, et le peu qui restera le long des parois sera inaccessible à la végétation.



### Succession de végétation en bordure d'étang.

En bordure d'étang ou de mare, les types de végétation seront très différenciés selon la profondeur de l'eau (*Figure 3*) :

plantes flottantes ou plantes enracinées type nénuphar,

plantes érigées mais qui supportent de vivre les pieds dans l'eau, (exemple les phragmites, roseaux, massettes)

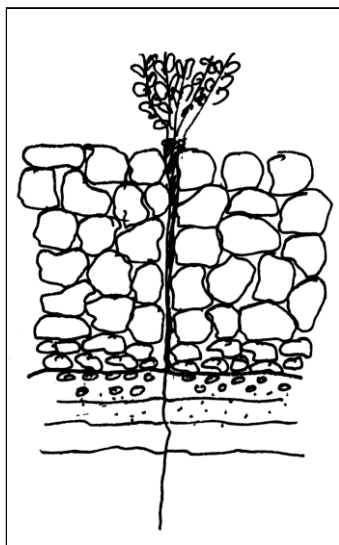
plantes qui supportent un terrain assez asphyxiant parce que l'eau est en permanence dans le sol (carex)

puis des plantes qui demandent quand même un minimum d'oxygénation (bourdaine).

*La durée d'immersion* : sur les rives de la Loire, on peut voir les variations fréquentes du cours du fleuve et de son niveau, ce qui provoque une immersion régulière parce qu'on n'a pas canalisé le

fleuve. Des zones de grèves sont découvertes une partie de l'année, parfois pour des périodes courtes, mais sont recouvertes et souvent complètement bousculées lors des inondations. Le sol restera toujours brut et n'aura jamais eu le temps d'évoluer. Il existe des plantes adaptées à cela, notamment certains petits carex. Mais ce type de milieu, aujourd'hui devient relativement rare en France.

Dans les sols très grossiers, à nappe profonde, les plantes pour survivre doivent chercher en profondeur des niveaux de rétention suffisante, ce sont en général des plantes dont la racine présente des pivots très longs, parfois beaucoup plus longs que la partie aérienne et dont les radicelles peuvent atteindre les niveaux exploitables (*Figure 4*).



**Figure 4 : Enracinement profond (*Centranthus*)**

La nature chimique des sols ou de la roche (substrat rocheux) : on ne trouve pas la même végétation sur sol acide ou sur sol basique, et cela d'autant plus qu'on est dans une situation de sol peu évolué, très jeune et très proche de la roche mère. Les végétations de carrière ou de pente, surtout en montagne, sont extrêmement liées à la nature chimique du substrat.

On y trouve des différences extrêmement fortes entre les communautés qui supportent un sol acide et celles qui supportent un sol calcaire, une roche basique. Au fur et à mesure que le sol évolue sans être trop perturbé, on pourra trouver des communautés et des sols de plus en plus proches, malgré la roche-mère. Dans notre région, les sables de Fontainebleau, sols très acides, sans éléments minéraux accessibles, donnent une végétation tout à fait particulière. On pourrait avoir comme arbres des châtaigniers, des chênes sessiles, mais des sous-bois relativement pauvres en espèces, mais bien spécifiques. Les sols neutres ou légèrement alcalins offriront par contre une profusion d'éléments minéraux disponibles. Ce n'est pas un hasard si dans les zones de volcan, on voit rapidement les populations revenir malgré les risques. Très souvent sur roche basaltique l'évolution sera rapide et les sols rapidement fertiles.

Les sols halophiles, sols salés, créent une sécheresse physiologique. On trouvera alors des plantes tout à fait adaptées, généralement des plantes « grasses ».

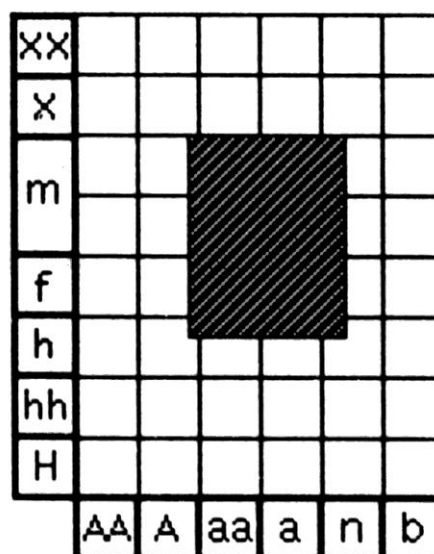
Les roches gypseuses induisent aussi une végétation particulière.

Au-dessus de la roche mère se trouve *le sol* proprement dit qui va évoluer en fonction de la

roche mère, des communautés végétales et du climat, etc. On peut donc avoir différents types de sol en fonction de ces facteurs. En surface, au premier contact de la végétation aussi, les humus seront différents. Dans les sols neutres, des humus de type Mull qui permettent une végétation forestière classique. Dans les sols de plus en plus acides, on aura des humus de type Moder puis Morr où les matières organiques se minéralisent mal et deviennent peu assimilables par la végétation (terres de bruyères). La saturation en eau inhibe aussi la minéralisation de la matière organique. Dans un milieu toujours saturé, se formera la tourbe contenant très peu d'éléments minéraux assimilables. Les plantes adaptées à ce type de milieu sont rares. C'est là qu'on peut rencontrer des plantes carnivores qui trouvent dans les insectes qu'elles piègent la seule ressource disponible en azote et en phosphore nécessaire à leur métabolisme.

Ainsi, le sol évolue. Sa nature et sa profondeur dépendent de son âge, à condition qu'il ait été préservé de l'érosion ou de la destruction.

*L'amplitude écologique* : on peut représenter par un diagramme à deux entrées, gradient d'acidité et d'humidité les conditions édaphiques requises par une espèce ou une communauté végétale (Figure 5). La surface obtenue permet de définir l'amplitude écologique de chaque groupe de communautés végétales ou de chaque espèce. Certaines plantes sont extrêmement localisées, d'autres auront une amplitude écologique beaucoup plus grande.



**Figure 5 : Exemple d'amplitude écologique**

### L'ÉVOLUTION DES ÉCOSYSTÈMES.

J'aborderai successivement :  
 les types d'évolution,  
 la notion de climax,  
 les moyens de caractériser les écosystèmes,  
 les interrelations entre les écosystèmes, (notion d'écologie qui se développe depuis une dizaine d'années en France et surtout depuis 3 ou 4 ans au niveau de la pratique),

les notions de rythme et d'échelle de temps, absolument essentielles à la compréhension de la dynamique des écosystèmes, mais souvent ignorées de la majorité des gens.

#### Les types d'évolution.

##### L'évolution progressive.

On observe comment le milieu évolue à partir d'un terrain nu. Prenons l'exemple de la recolonisation des terrasses cultivées provençales (Figure 6).

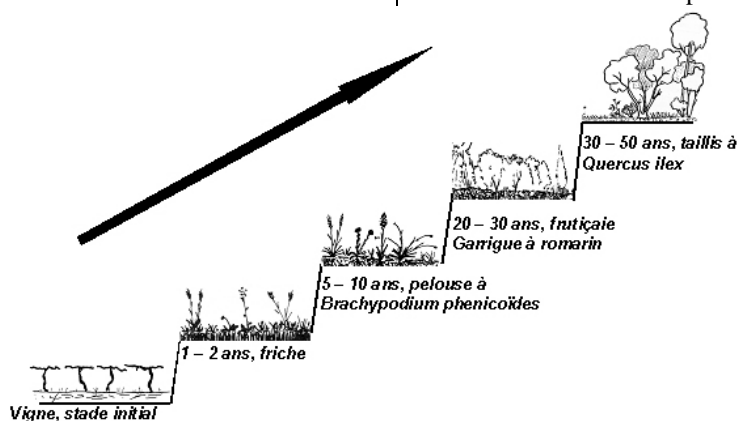


Figure 6 : Un exemple d'évolution progressive : les terrasses calcaires méditerranéennes à l'abandon.

Les vignes ont été arrachées, suite au phylloxera, et les terrasses abandonnées. Au bout d'un an ou deux, on constate une colonisation par des plantes annuelles ou bisannuelles qui donnent des petites friches. Sur ces terrains calcaires relativement perméables, se développe ensuite une pelouse, ensemble herbacé qui ne recouvre pas la totalité du sol (ce n'est pas un gazon !). À la différence d'une prairie, c'est une couverture du sol beaucoup plus irrégulière et non complète. Les plantes meurent et il y a accumulation de matières organiques ce qui permet l'apparition d'une végétation qui pourra puiser dans le sol un peu plus d'eau et d'éléments nutritifs. C'est une végétation ligneuse, de type garrigue. Le sol continue à se développer avec une

colonisation par les racines de plus en plus importante. On arrive à un taillis de chênes verts. Cette évolution se fait classiquement sans intervention de l'homme.

Ce type de développement est partout assez semblable, avec des étapes similaires, mais avec des plantes particulières adaptées aux différents sols : on trouve d'abord une première strate herbacée, puis des arbrisseaux ou arbustes, puis de vrais arbres. C'est la dynamique tout à fait naturelle dans toutes les régions tempérées dans des conditions moyennes de topographie, d'humidité, etc... Mais les espèces des stades successifs sont différentes suivant les substrats, surtout en début de colonisation (Figure 7).

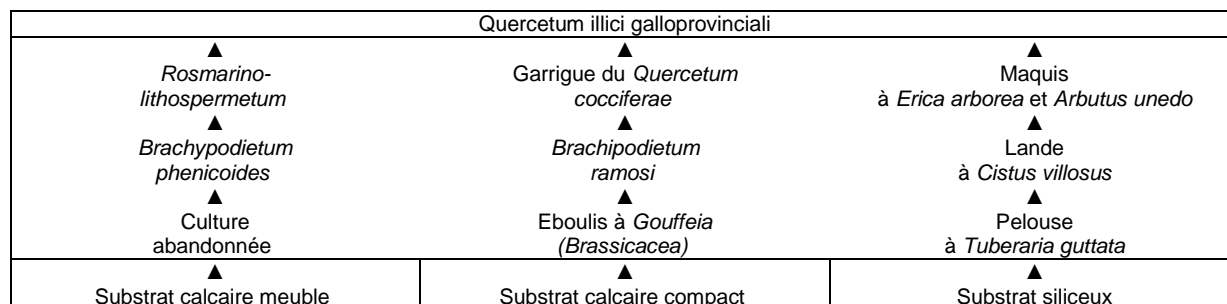


Figure 7 : Les complexes climaciques, des successions parallèles ou convergentes



Si nous sommes en présence d'un substrat siliceux, on aura d'abord une pelouse à *Tuberaria guttata*, puis une lande à *Cistus villosus* et un maquis à Bruyère arborescente, et enfin un groupement à Chêne vert. Si on part d'un calcaire meuble, on aura la succession décrite pour les terrasses ; à savoir, pelouse à *Brachypodium phenicoides* puis une garrigue à romarin. Si le calcaire était compact, la colonisation prendra un chemin légèrement différent, pelouse à *Brachypodium ramosi* puis garrigue à Chêne kermès mais pour converger finalement vers le même peuplement à base de Chênes verts. C'est une règle assez générale sous une zone climatique donnée qu'il y ait, à partir de substrats différents une convergence vers un même peuplement forestier final déterminé par le climat.

Dans notre région, à Rambouillet et plus encore à Fontainebleau, si on laisse les choses évoluer

naturellement jusqu'au bout, on a toutes les chances d'aboutir à une hêtraie, sur un sol forestier brun légèrement acide. En haute montagne, le climat va changer les stades finaux d'équilibre, mais qu'on parte d'un sol calcaire ou siliceux, on aboutira finalement au même type de sol. En altitude, comme il fait froid et que les périodes végétatives sont courtes, on obtiendra finalement des sols relativement acides.

La végétation qui couvre le sol intervient sur lui et crée aussi un microclimat qui joue un rôle tampon. Ainsi au départ, on a un lithosol (litho = roche), à partir duquel se développent des horizons différenciés, sous l'action de l'eau, du sol, du climat, de la végétation, des racines, etc. C'est la dynamique progressive classique (Figure 8).

Stade	végétation	microclimat	sol
5	Forêt d'épicéa ( <i>Picetum subalpinum</i> )	sciaphile	Sol podzolique A1 A2 B C
▲ 4	<i>Rosmarino-lithospermetum</i>	mésophile légèrement sciaphile	Sol brun lessivé A1 A2 C
▲ 3	Pelouse fermée, recouvrement de 90% à <i>Alchemilla hoppeana</i>	mésophile	Sol brun A1 A2 C
▲ 2	Pelouse plus ou moins ouverte à <i>Astragalus sempervirens</i>	més-xérophile	Rendzine A1C
▲ 1	Groupement pionnier à <i>Calamagrostis argentea</i>	xérique	Lithosol (éboulis grossier) (A) C

Figure 8 : L'évolution parallèle du biotope et de la biocénose.

#### L'évolution régressive

Par contre, différents phénomènes peuvent bloquer ou contrecarrer complètement cette évolution, tels que la surexploitation du milieu par surpâturage, ramassage de la litière, passage du feu, exploitation d'une carrière. On assiste alors à une évolution régressive qui va emprunter un chemin différent de l'évolution naturelle habituelle. Dans une chênaie -

charmaie, peuplement forestier à peu près stable dans des zones assez riches et tempérées, si l'on effectue trop de prélèvements réguliers (par exemple, succession de coupes de taillis jeunes), on assistera à une acidification progressive parce qu'il y aura rupture d'équilibre entre les restitutions dues à la minéralisation de matière organique et les prélèvements (Figure 9).

Stade	végétation	sol
▼ 1	Chênaie-charmaie (phyto-climax climatique)	sol brun à mull (pédo-climax climatique)
▼ 2	Chênaie acidophile à <i>Pteridium aquilinum</i> et <i>Deschampsia flexuosa</i>	sol lessivé à moder
▼ 3	Chênaie dégradée à bouleaux et bruyères	sol podzolique à mor
▼ 4	Pinède ( <i>Pinus pinaster</i> ) et lande à callune	podzol humo-ferrugineux

Figure 9 : Exemple d'évolution régressive dans les landes d'Aquitaine, sous l'effet de la surexploitation du milieu.

Un podzol est un type de sol qui se crée sur un substrat assez perméable dans des conditions de pluviosité fréquente (climat de type atlantique). Il se crée en profondeur, au niveau de la nappe, un horizon d'accumulation des argiles, puis, au dessus un horizon d'accumulation de la matière organique très particulier ; c'est un horizon noir particulière (matière organique brute) surmonté par un horizon complètement minéral. Il s'agit d'un transfert de la matière organique et des éléments minéraux fins vers le fond par suite du lessivage par les précipitations. C'est une dégradation du sol qui ne reproduit pas les stades premiers de la dynamique progressive naturelle. Il s'agit d'une altération du milieu.

Les causes des évolutions régressives peuvent être *exogènes*, dues à l'action de l'homme ou des animaux. Si la forêt est le stade final dans les régions tempérées, avant l'homme il aurait dû y avoir de la forêt partout. Or ce n'était pas le cas, à cause de l'influence des animaux. Récemment encore, l'explosion des populations de lapins stabilisait les pelouses calcaires par une tonte systématique. L'évolution peut être très différenciée suivant les endroits. On pense qu'avant l'homme, les grands herbivores jouaient un rôle important.

Il peut y avoir aussi des causes *endogènes*, c'est à dire des facteurs propres au milieu. Sur forte pente l'érosion peut empêcher toute accumulation de la matière organique qui sera entraînée, soit par gravité, soit par ruissellement, vers le bas. Il y aura maintien d'une situation intermédiaire très longtemps parce qu'il y a un équilibre entre l'accumulation et l'exportation de matière. On peut aussi avoir des actions accidentelles, phénomènes peu connus dans nos régions où l'homme intervient depuis longtemps. Il n'y a plus de forêt vierge en France. Mais dans les grandes forêts boréales, il existe une dynamique bien connue de renouvellement par le feu sur des dizaines et des centaines de milliers d'hectares qui recrée des conditions d'évolution différentes. D'autres phénomènes climatiques comme le gel ou les tempêtes, ou encore les éruptions volcaniques peuvent provoquer de telles perturbations. Les seuls groupements végétaux herbacés à peu près stables en Île-de-France sont des groupements de pelouse, d'éboulis et de rochers que l'on trouve près des pinacles de craie sur les coteaux de Seine du côté de la Roche-Guyon. L'évolution y est presque nulle, l'équilibre est maintenu à un stade très précoce.

#### **Les séries**

L'analyse de ces dynamiques permet de mettre en évidence la notion de série, importante pour la végétation. Il s'agit en fait de la succession qui se fait suivant un axe d'évolution déterminé qui part de la roche nue pour aboutir au groupement

forestier, en passant par les stades herbacés, arbustifs, etc. Les séries dépendent de la zone climatique et des conditions locales particulières, mais elles sont reproductibles dans des conditions identiques. On a d'abord des groupements pionniers, puis des groupements transitoires, enfin des groupements climaciques. Dans ces successions, juste après la roche brute nue, apparaissent les mousses et les lichens, puis quelques plantes annuelles qui ont des dynamiques de colonisation très fortes. Elles se contentent de peu, ont un cycle végétatif très rapide et dispersent leurs graines, très fines, en très grande quantité sur de très grandes surfaces. Après les annuelles, se développent des herbacées pluriannuelles, les arbustes et les arbres. On a même des arbres qui font partie des parties intermédiaires de la trajectoire d'évolution. Un certain nombre de groupements de chênaies sont des groupements post-pionniers et non pas des groupements finaux.

#### **Le climax**

Le climax est, pour le groupement dit climacique, un état d'équilibre « stable » avec les conditions climatiques. C'est donc un groupement qui n'a pas de raison de se transformer, tant que les conditions de climat ne changent pas. L'exemple type est la forêt équatoriale humide. Une de ses caractéristiques est qu'on y trouve très peu de litière. Tout est recyclé très vite. C'est un groupement en équilibre, dans lequel il n'y a pas de stockage.

Le type de climax est déterminé par le climat régional d'abord, c'est le climax climatique. Mais il peut aussi être conditionné par des situations écologiques particulières, par exemple une présence de beaucoup d'eau dans une zone alluviale. Ce sont des climax *stationnels*, c'est à dire liés à des situations locales, des stations, très particulières.

On peut aussi avoir des climax *para-climatiques*, c'est-à-dire des groupements en équilibre, mais dans une situation parallèle à celle des groupements normaux parce qu'il y a eu une transformation du milieu. Exemple de certaines Pinèdes, telles que les zones de Pins parasols en Provence, qui se trouvent en situation de groupements en équilibre en lieu et place de la chênaie à Chêne liège. Ce type de *dysclimax* est quand même un aboutissement, un équilibre, mais avec un aboutissement qui n'est pas celui attendu dans le cadre d'une évolution naturelle. Des plantations peuvent très bien changer les conditions de milieu, de telle sorte qu'on ne peut plus revenir à la situation climacique normale.

Toutes les classifications trop rigoureuses souffrent de quelques exceptions, mais globalement, on ne trouvera jamais une forêt de type tropical dans une zone boréale par exemple.

### La caractérisation des écosystèmes.

On a besoin de caractériser les écosystèmes lorsqu'on cherche à mener certaines actions de conservation de la biodiversité, de protection, etc. L'homme a une tendance générale à exploiter toutes les ressources disponibles. Or, il existe des milieux fragiles dans lesquels le capital génétique mérite d'être protégé pour la biodiversité et on commence à s'en préoccuper. On se trouve ainsi devant des choix : Exploiter ? Ne pas exploiter ? Où exploiter ? Où ne pas exploiter ? Comment peut-on caractériser les écosystèmes qui méritent plus que d'autres d'être conservés ?

On a donc défini un certain nombre de notions :

*La richesse* : la richesse spécifique est le nombre d'espèces rencontrées dans un système écologique donné.

*La rareté* : dans certains milieux pauvres, on peut trouver des espèces qui ne vivent que là, notamment parce qu'elles sont adaptées à des conditions climatiques ou édaphiques dures, mais très spécifiques, d'où leur rareté. On détermine des échelles pour définir la rareté d'une espèce.

*La diversité* est une notion qui intègre à la fois la notion de richesse, mais aussi la répartition des composantes d'un système. On peut appliquer cette notion de diversité à tout système avec ses propres composantes, par exemple, une prairie avec toutes ses espèces végétales, mais aussi un bassin versant avec ses formations végétales ; on peut donc travailler à différents niveaux. La notion de diversité a pris énormément d'importance.

### Les interrelations entre les écosystèmes

Quand on a commencé à vouloir protéger la nature, on s'est tout d'abord préoccupé des espèces. Mais assez vite on s'est aperçu qu'une telle protection ne servait à rien si le milieu de vie de l'espèce protégée était transformé. En terme de protection réglementaire, on a eu d'abord des listes d'espèces protégées puis des listes de milieux protégés (par exemple la directive « Habitats »). Mais cela reste encore insuffisant. En effet, un milieu donné, protégé mais isolé finira tôt ou tard par se dégrader, perdre une partie de ses espèces. Un accident climatique, une catastrophe quelconque peut aboutir à la disparition de toute la population d'une espèce de ce milieu. La population ne pourra être remplacée sans échanges avec les écosystèmes environnants. Cette notion a été mise en évidence par l'étude des îles. Globalement, on s'est aperçu que plus les îles sont petites, moins la diversité est grande. Plus l'île est éloignée de toute autre terre, plus faible est le nombre d'espèces qui la compose.

Cette observation peut être transposée aux montagnes. Les zones d'altitude, séparées entre elles par des vallées, sont, comme les îles, isolées au sein d'un milieu très différent. Sur les continents, lors des périodes glaciaires, les espèces qui ont pu de proche en proche se déplacer dans les zones plus chaudes ont survécu tandis que d'autres, bloquées dans leur déplacement (par exemple la Méditerranée ou les massifs alpin et pyrénéen, pour la France) ont disparu. En Europe de l'ouest, lors des séries de glaciation du quaternaire, de nombreuses espèces ont disparu. C'est pourquoi en forêt tempérée européenne occidentale, on n'a qu'une trentaine d'espèces d'arbres, alors qu'en Afrique du sud, dans des conditions climatiques relativement voisines, le nombre d'espèces est beaucoup plus important.

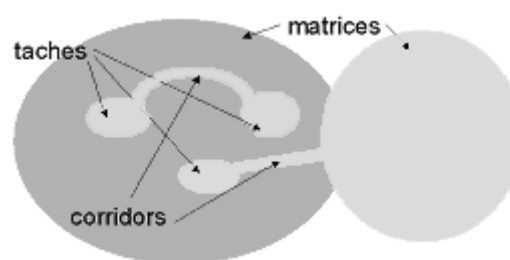
De proche en proche, ces notions se sont développées dans une nouvelle discipline ; l'écologie du paysage qui montre l'importance de couloirs de passage, d'échange, les « écotones ». Cette discipline est arrivée et s'est développée en France depuis 20 ans environ. On appelle ici « paysage » l'organisation spatiale des écosystèmes. Cette organisation va jouer sur les échanges, sur la richesse de chacun des écosystèmes, sur son devenir. On a déterminé un certain nombre d'éléments qui permettent de décrire l'organisation de ces écosystèmes.

Les éléments qui décrivent ces écosystèmes (*Figure 10*):

les *matrices*,

les *noyaux* ou les *taches* à l'intérieur des matrices (par exemple des clairières ou des mares en forêt)

les *corridors* qui sont des zones de circulation.



**Figure 10 : Écologie du paysage, les éléments descripteurs.**

Les taches peuvent être colonisées par certaines espèces. Si la tache est petite, le nombre d'individus d'une population donnée sera faible. Du point de vue du fonctionnement des populations, on pourra alors avoir des populations qui seront constituées par les noyaux présents dans les taches (*Figure 11*).

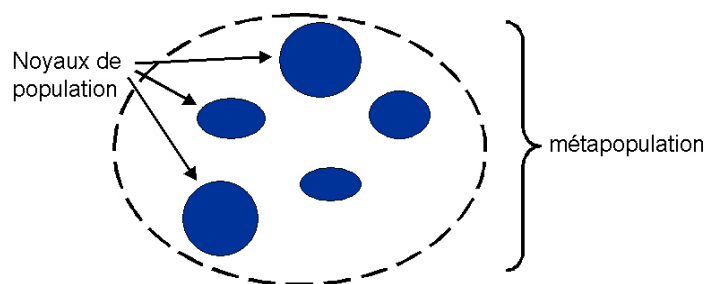


Figure 11 : Populations et structure du paysage.

Si ces noyaux sont isolés, chacun d'eux est voué à la disparition et, en conséquence, toute la population. Pour chaque espèce il existe un seuil minimum de nombre d'individus pour assurer un développement de la population. Il existe un exemple célèbre d'une espèce de pigeon d'Amérique qui comprenait au début du 19<sup>ème</sup> siècle des dizaines de millions d'individus. L'espèce a disparu suite à la chasse intensive qui lui a été faite, notamment au moment de la conquête de l'ouest. À partir du moment où il n'est plus resté que quelques millions d'individus, toute la population a disparu. Dès lors qu'il y a trop peu d'individus, on a une instabilité de la population. Cette notion de « seuil de population viable » variable selon les espèces est mal connue. Toute population qui n'échange pas ses gènes peut disparaître.

Quant à l'organisation des éléments du paysage les notions importantes sont :

la *contiguïté*, qui est le voisinage immédiat de deux éléments du paysage,

la *connectivité*, qui est le nombre de connections qui existent entre les éléments du système. Par exemple si on a deux prairies reliées seulement par un petit couloir, la connectivité est réduite à un. C'est la « connectivité physique ». On distinguera de celle-ci la « connectivité biologique », du fait que toutes les espèces ne se comportent pas de la même manière.

Prenons un ensemble de mares proches les unes des autres, mais sans rivière ou fossé pour les relier. Les poissons ne pourront passer de l'une à l'autre, ce qui n'est pas le cas pour les libellules. On aura donc une connectivité pour les libellules mais pas pour les poissons. Prenons un autre paysage composé de trois matrices différentes (terre labourée, prairie, forêt) avec des noyaux, (des mares) -Figure 12-.

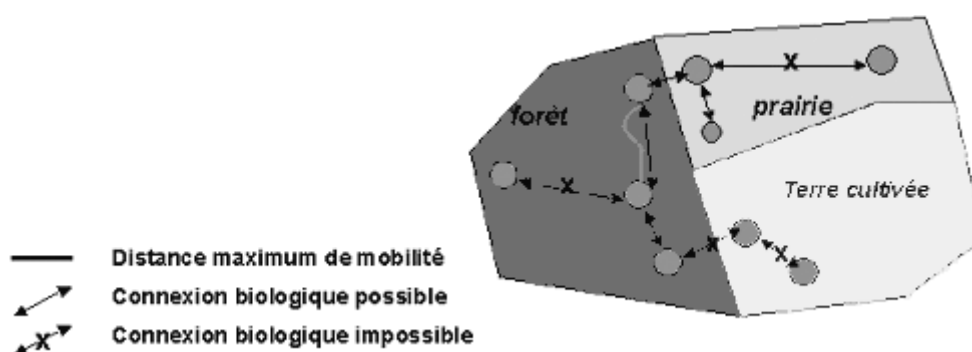


Figure 12 : Relations entre les populations en fonction de l'organisation des éléments du paysage. Exemple des crapauds avec un réseau de mares.

Connectivité biologique ; possibilité qu'ont les individus de rejoindre un autre noyau de population ou une autre population.

Le crapaud commun aura la faculté de passer d'une mare à l'autre si la distance qui les sépare n'est pas trop grande (ordre du kilomètre), mais aussi si la nature du sol entre les deux mares lui convient. Des mares proches, dans un environnement de terres cultivées, auront une connectivité plus réduite que des mares plus éloignées, mais en forêt ou en prairie car le crapaud s'y déplacera plus facilement. Un fossé joignant deux mares éloignées peut en améliorer la connectivité. La connectivité biologique dépend donc de la connectivité physique, mais également du comportement des espèces.

La *diversité* se mesure également au niveau des paysages ; elle mesure le nombre et la répartition des éléments dans un système, par exemple des différents types d'écosystèmes dans un espace géographique déterminé.

L'*hétérogénéité* qui peut être structurale, c'est-à-dire purement physique ou bien fonctionnelle, c'est-à-dire telle qu'elle peut être vécue ou perçue par une espèce donnée.

L'Île de France se caractérise par une structure urbaine organisée de manière concentrique avec une densité d'urbanisation de plus en plus forte vers le centre et aussi un développement radial qui suit les vallées. On retrouve cette double organisation radiale et concentrique pour les infrastructures : routes, autoroutes, voies ferrées. Ce type d'organisation spatiale cloisonne le paysage et rend problématique les échanges entre les populations. On est donc contraint de compenser ces barrières par des mesures spécifiques telles que la mise en place de passages pour la grande faune, et aussi de plus en plus pour d'autres espèces jusqu'ici négligées. Cela peut être considéré comme un des enjeux majeurs pour le maintien de la biodiversité dans la région.

### Les rythmes et les échelles de temps

Voici une dernière notion, souvent négligée, que je voudrais aborder de façon anecdotique. Le cycle de la vie ne dépend pas de la volonté de telle ou telle personne, tel élu, tel entrepreneur, mais il est soumis à des rythmes imposés par la biologie avec des différences entre les organismes qui peuvent aller de quelques heures pour les bactéries, quelques semaines pour des micro-arthropodes, l'année pour beaucoup de plantes et insectes, quelques années pour la majorité des vertébrés, à une centaine d'années pour l'homme ou plus pour les arbres. On peut recréer un sol, ou plutôt créer des conditions qui favorisent sa reconstitution, mais l'ordre d'évolution moyen pour un sol tempéré mûr est de l'ordre du millénaire. Et puis, il y a des grands phénomènes naturels, les cycles glaciaires l'ordre de grandeur est de 100.000 ans.

Espèces	Durée de vie
Bactéries	Quelques heures (10 <sup>-3</sup> ans)
Microarthropodes	Quelques semaines
Plantes herbacées et insectes	1 an
Majorité des vertébrés	10 ans
Homme, arbre	100 ans
Sol, série de végétation	1.000 ans
Grandes glaciations	100.000 ans
Espèces	10 <sup>6</sup> à 10 <sup>7</sup> ans
Continents	10 <sup>8</sup> ans
Du minéral à la vie sur terre	10 <sup>9</sup> ans
Mandat électoral	5 ans

Figure 13 : Quelques exemples d'ordre de durée de vie.

On a un capital comprenant les espèces qu'on ne connaît pas complètement. On sait par contre qu'actuellement, la disparition des espèces est plus rapide que lors de toutes les grandes catastrophes écologiques naturelles connues. À la fin du Crétacé, les  $\frac{3}{4}$  des espèces ont disparu en quelques millions d'années, sans doute du fait d'un cataclysme naturel. Le rythme actuel de disparition des espèces, du fait de l'homme est beaucoup plus rapide (100 voire 1000 fois). Il est bon de savoir que la durée de vie moyenne d'une espèce est plutôt de un million à une dizaine de millions d'années. Les continents actuels se sont formés il y a environ 100.000.000 d'années. Entre la formation de la terre et l'apparition de la vie sur la terre, le passage du minéral à la vie, il y a eu environ un milliard d'années.



Photo 8 : lande à callune sous bouleaux (forêt de Rambouillet)