

LES CONCEPTS FONDAMENTAUX DE LA SYNECOLOGIE QUANTITATIVE

par François BOURLIÈRE * et Maxime LAMOTTE **

Pendant longtemps l'Ecologie — branche de la Biologie qui étudie les rapports des êtres vivants entre eux et avec le milieu où ils vivent — s'est attachée en priorité à l'étude des facteurs limitants, de nature climatique, édaphique ou biologique, susceptibles d'expliquer la répartition des plantes et des animaux qui peuplent notre globe. Une telle analyse des réactions des espèces, considérées individuellement, vis-à-vis des facteurs externes constitue ce que l'on appelle l'*Autoécologie*. Très tôt également, les naturalistes, et en premier lieu les botanistes, s'aperçurent que les êtres vivants n'étaient pas répartis au hasard à l'intérieur des grands milieux terrestres ou aquatiques, mais qu'ils constituaient des groupements, souvent appelés « associations », ou « communautés » d'organismes, particuliers aux différents types d'habitats et dont chaque membre était plus ou moins dépendant des autres. L'étude de l'ensemble du peuplement végétal et animal des divers milieux, ce que l'on appelle généralement en Europe continentale des biocoenoses (1), l'inventaire détaillé de leurs constituants et la description de leurs stades évolutifs constituent une seconde branche de l'Ecologie, la *Synécologie*.

D'abord essentiellement descriptive, la Synécologie tend de nos jours à étendre le domaine et les techniques de ses recherches. Aux études statiques et qualitatives succèdent en effet des travaux où l'accent est mis sur l'aspect quantitatif et dynamique des problèmes, autrement dit sur la structure et le « métabolisme » des communautés d'organismes qui constituent les biocoenoses : c'est la *Synécologie quantitative*.

* Professeur à la Faculté de Médecine de Paris.

** Professeur à la Faculté des Sciences de Paris.

(1) Alors que les anglo-saxons préfèrent le terme de *biotic communities*. La combinaison d'une telle « communauté biotique » avec son habitat inorganique (biotope) est appelée par eux *écosystème*.

*

**

Structure trophique des biocoenoses. — Le meilleur moyen de mettre en évidence la nature des liens qui unissent les constituants d'une biocoenose est d'étudier leur nutrition. Dans le cas des membres animaux d'une telle communauté biologique, cette recherche se fait par analyse des régimes alimentaires, tels que permettent de les connaître l'observation directe des différentes espèces sur le terrain et la détermination de leurs contenus digestifs. Ainsi peut-on établir ce que l'on a appelé des « chaînes de nourriture » (ou « chaînes alimentaires ») qui schématisent la circulation de la matière organique dans les divers constituants de la biocoenose. La figure 1 en fournit un exemple.

Il ne faut, bien entendu, jamais se dissimuler le caractère simplifié de tels schémas. Une même espèce — un même « maillon » de la chaîne — peut avoir des régimes assez différents aux diverses saisons et aux divers stades de son cycle vital ; il est fréquent également qu'un animal donné ait des goûts assez éclectiques capables d'être influencés par l'abondance relative ou la disponibilité de divers aliments.

Ces réserves faites, l'établissement des rapports nutritionnels entre constituants d'une biocoenose présente un grand intérêt. Il y apparaît immédiatement que les différents chaînons peuvent être groupés en deux *niveaux trophiques* principaux : (a) les *producteurs* de matière organique, organismes autotrophes représentés essentiellement par les végétaux chlorophylliens, capables d'utiliser l'énergie lumineuse pour synthétiser la matière vivante à partir des substances minérales du sol, de l'eau et du gaz carbonique de l'atmosphère. (b) les *consommateurs*, organismes hétérotrophes, essentiellement animaux, qui se nourrissent de végétaux (herbivores sensu lato ou consommateurs primaires) ou bien d'autres animaux (carnivores sensu lato ou consommateurs secondaires).

Aux dépens de ces deux catégories, vivent les *décomposeurs*, organismes hétérotrophes, saprophytes et surtout saprophytes, généralement de petite taille qui dégradent les molécules organiques complexes des cadavres, en absorbent certains constituants et « remettent en circuit » des molécules simples qui peuvent à nouveau être utilisées par les producteurs. Ce sont les Bactéries et les Champignons qui, de concert ou successivement, sont les agents essentiels de cette « minéralisation » naturelle de la matière organique morte. Il ne faut pas oublier cependant que ces décomposeurs ont aussi d'autres actions, telles que la production de substances inhibitrices

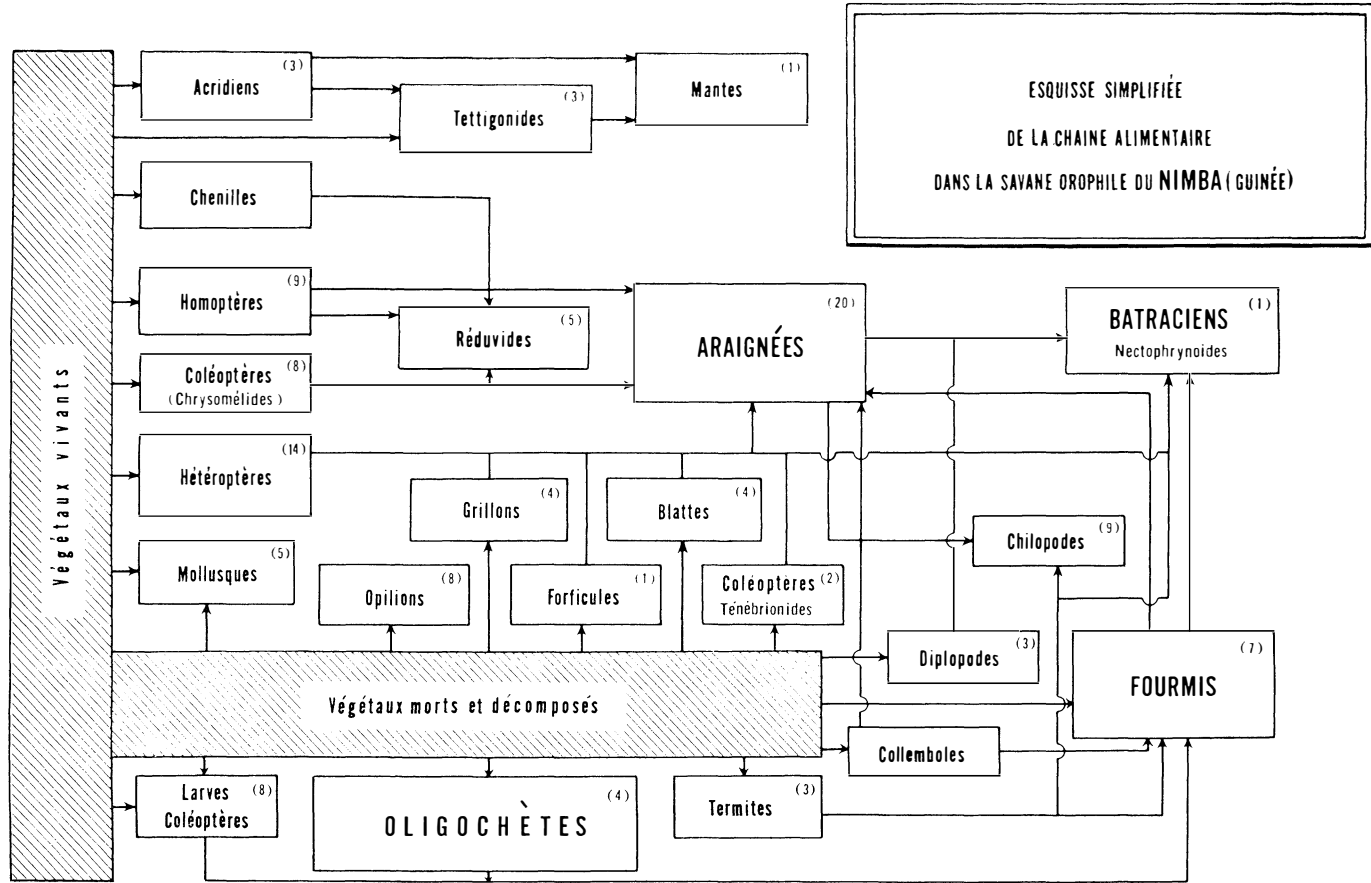


Figure 1. — Esquisse simplifiée des chaînes alimentaires de la savane orophile du Nimba.

(antibiotiques par exemple) ou au contraire stimulantes (certaines vitamines) dont le rôle sur la croissance d'autres organismes a des implications écologiques encore mal connues.

L'appartenance d'un organisme à telle ou telle catégorie trophique d'une biocoenose ne suffit pas à caractériser sa fonction à l'intérieur de la communauté végétale et animale à laquelle il appartient. Il y a bien des façons, pour les multiples espèces de Phanérogames, de produire la nourriture végétale dont se nourrissent les animaux végétariens : ces derniers utilisent également feuilles, graines, fruits ou rhizomes de manière très variée. Quant aux carnivores *sensu lato*, leurs proies et leurs méthodes de chasse sont des plus diverses. La fonction précise d'un organisme dans une biocoenose, son rôle déterminé par ses adaptations morphologiques et physiologiques, ainsi que par son comportement, constitue ce que les écologistes de langue anglaise ont baptisé d'un terme français au sens originel très différent : sa *niche écologique*. Pour reprendre une analogie proposée par E.P. Odum, alors que l'habitat d'un organisme correspond à son « adresse », sa niche est, biologiquement parlant, sa « profession ».

On doit néanmoins se souvenir, une fois de plus, que le concept de niche écologique ne doit pas être pris de façon trop étroite : une même espèce peut parfois occuper des niches différentes dans deux régions où les biocoenoses ont des structures dissemblables. Dans une même communauté, par contre, deux espèces différentes ne peuvent que rarement occuper exactement, dans le temps comme dans l'espace, la même niche écologique. C'est, du moins, ce que tendent à prouver les recherches faites jusqu'ici dans des biocoenoses relativement simples telles qu'on peut en rencontrer dans les régions polaires, en montagne ou même sous nos latitudes tempérées. Dans les exubérantes communautés biologiques tropicales il ne semble pas qu'il en soit toujours ainsi.

Une fois que l'étude de leur nutrition et de leur genre de vie a permis de connaître l'exacte fonction de chacun des constituants végétaux et animaux d'une biocoenose, il devient possible d'assigner les uns et les autres à l'un des niveaux trophiques que nous avons définis antérieurement : ceux des producteurs, des consommateurs (primaires, secondaires, etc...) et des décomposeurs. Mais on conçoit aisément que le rôle de chaque espèce dans l'ensemble de la communauté biologique soit différent selon le nombre de ses représentants. Il devient alors nécessaire d'estimer les effectifs de chaque population spéci-

fique en effectuant des dénombrements précis sur des « surfaces échantillons » représentatives de l'ensemble de la biocoenose. En totalisant les effectifs de toutes les espèces appartenant aux divers niveaux trophiques d'un tel carré (ou quadrat) témoin, on aboutit à ce que l'on appelle la pyramide des nombres (figure 2). Dans ce cas particulier d'une prairie, où l'étage des producteurs est représenté par un très grand nombre de plants de Graminées et autre Phanérogames de petite taille, il est naturel que cette pyramide ait une forme « normale », mais une telle éventualité n'est nullement obligatoire. Pour une forêt, par exemple, le nombre des Invertébrés végétariens ou même carnivores eût été infiniment plus grand que celui des arbres et la pyramide se fut trouvée la pointe en bas.

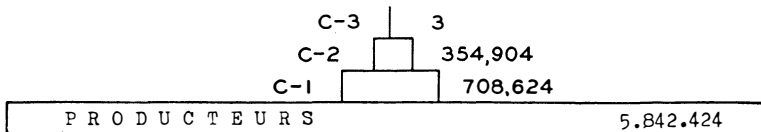


Figure 2. — Un exemple de « pyramide des nombres ». Les organismes (à l'exclusion des décomposeurs) habitant une prairie de *Poa pratensis* ont été répartis en quatre niveaux trophiques : les plantes vertes (producteurs), les Invertébrés herbivores (C 1), les Invertébrés carnivores (C 2), les Vertébrés (C 3). Chiffres d'Evans et Cain (1952) pour les végétaux et de Wolcott (1937) pour les animaux.

Ce dernier exemple montre qu'il est indispensable, pour obtenir une idée plus exacte du rôle de chaque organisme dans la communauté biologique à laquelle il appartient, de tenir compte de sa taille — autrement dit, de la masse de matière vivante, ou biomasse — responsable des échanges d'énergie d'un niveau trophique à celui qui lui succède. C'est pourquoi les écologistes préfèrent toujours la pyramide des biomasses (figure 3) à celle des nombres d'individus. Pour établir une telle pyramide, les effectifs de chaque espèce appartenant aux différents niveaux sont multipliés par le poids moyen (frais ou sec) des individus collectés. Dans le cas de la figure 3, qui groupe les pyramides des biomasses d'une série de biocoenoses aquatiques et terrestres, les résultats sont exprimés en poids sec par mètre carré de surface. Dans le tableau 1 ont été, en outre, résumées un certain nombre de données récentes (exprimées généralement en « poids

vifs » de matière vivante à l'hectare) qui donnent une idée de la biomasse de certains niveaux trophiques de diverses communautés biologiques pas encore quantitativement étudiées dans leur ensemble.

Dans la grande majorité des biocoenoses terrestres ou aquatiques de faible profondeur, la pyramide des biomasses a une allure régulière (la biomasse de chaque niveau trophique étant plus importante que celle de

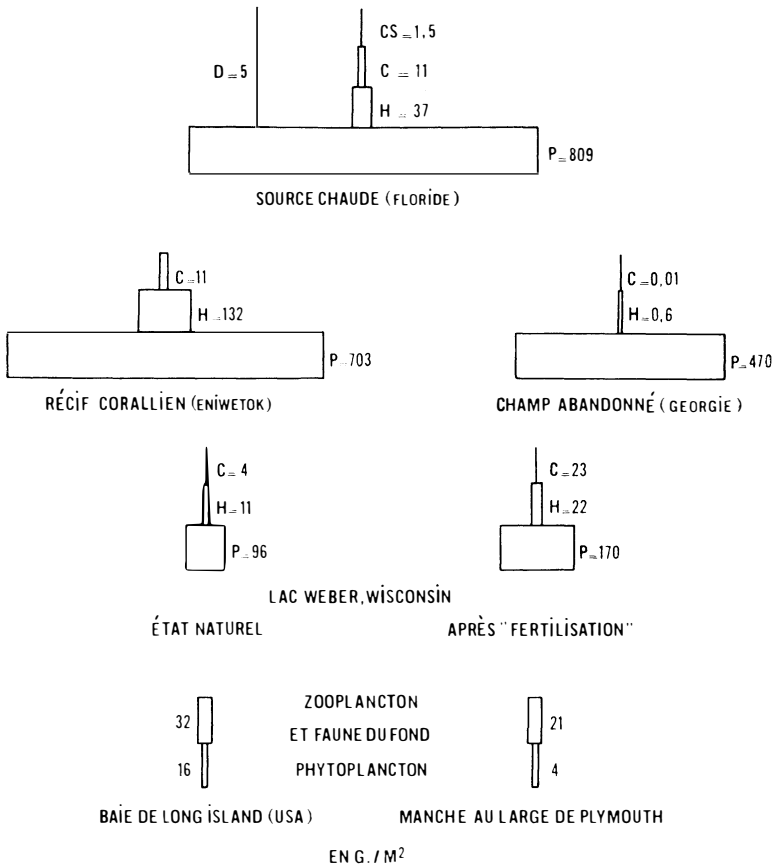


Figure 3. — « Pyramides des biomasses » de quelques biocoenoses aquatiques ou terrestres. Les valeurs de chaque niveau trophique sont exprimées en grammes de poids sec par mètre carré de surface. Les abréviations employées sont les suivantes : P = producteurs, H = herbivores, C = carnivores, CS = grands carnivores, D = décomposeurs. Ces pyramides ont été établies par E.P. Odum (1959) d'après les observations de H.T. Odum (1957), Odum et Odum (1957) E.P. Odum (1957), Juday (1942) Riley (1956) et Harvey (1950). Les décomposeurs ne sont figurés que dans la première pyramide.

Tableau 1

Biomasses de certains niveaux trophiques (ou de leurs constituants importants) dans quelques biocoenoses naturelles, exprimées généralement en kilogrammes de poids vif par 10 000 mètres carrés.

COMMUNAUTES AQUATIQUES

Biomasses benthiques marines (Invertébrés principalement). Moyennes de fonds meubles de la marge continentale, exprimées en kilogs de *poids alcoolique* par hectare de fond.

Petits estuaires du Ghana, Longhurst (1957)	72 kg/ha
Méditerranée, Demel et Mulicki (1954) .	100 kg/ha
Golfe de Guinée, Ghana, Longhurst (1957)	117 kg/ha
Mer Blanche, Demel et Mulicki (1954) .	200 kg/ha
Mer Baltique, Demel et Mulicki (1954) .	330 kg/ha
Embouchure du Congo et de la Volta, 10-20 m, Longhurst (1957)	300 à 400 kg/ha
Manche, Longhurst (1957)	400 kg/ha
Mer de Barentz, Demel et Mulicki (1954)	1.000 kg/ha
Mer de Behring, partie N.O., Beliaev et Ushakov (1957)	1.650 kg/ha
Mer du Japon, Demel et Mulicki (1954) .	1.750 kg/ha
Mer d'Azov, Demel et Mulicki (1954) ..	3.210 kg/ha
Mer du Nord, Demel et Mulicki (1954) .	3.460 kg/ha
Antarctique, 100-200 m, Beliaev et Ushakov (1957)	13.470 kg/ha

Biomasses planctoniques marines (micro et meso-plancton), exprimées en kilogs de *poids alcoolique* par 10.000 m³ d'après Usatchev, cité par Pérès (1961).

Mer de Barentz (0-25 m)	de 0,5 à 10
Mer du Japon	jusqu'à 12
Mer d'Azov	1.060 (octobre)
	2.700 (août)

Biomasses de poissons, dulcaquicoles ou marins, en kilogs de *poids frais* par hectare de surface.

Lac à truites des U.S.A., Carlander (1955)	62.5 kg/ha
Lacs à eaux chaudes du Canada ou des U.S.A., Carlander (1955)	155 à 187 kg/ha
Manche au large de Plymouth, Harvey (1950)	162 kg/ha
Moyenne de 132 rivières des U.S.A., Carlander (1955)	187 kg/ha
Lacs du Middle-West des U.S.A., Carlander (1955)	250 à 375 kg/ha
Atoll d'Eniwetok, Odum et Odum (1955)	446 kg/ha
Récif corallien des Bermudes, Bardach (1959)	490 kg/ha
Bras morts de rivières des U.S.A. Carlander (1955)	625 kg/ha

COMMUNAUTES TERRESTRES

Biomasse de l'ensemble de la micro-flore (Algues, Bactéries et Champignons) des 15 centimètres superficiels du sol, exprimée en kilogs de poids frais par hectare.

Bon champ cultivé de Suisse, Stöckli (1950), cité par Balogh (1958) 20.219 kg/ha

Biomasses de l'ensemble de la végétation (parties souterraines exceptées), généralement mesurées à la fin de la saison de croissance maximum et exprimées en kilogs de poids sec par hectare.

Prairie basse à Cypéracées sur carapace ferrugineuse, Guinée, Lamotte (1947) 200 à 500 kg/ha

Savane sahélienne, strate herbacée seule, Sénégal, Morel et Bourlière (1962) 590 kg/ha

Veld à *Themeda* - *Heteropogon* de Rhodesie, strate herbacée seule, moyenne de 9 ans, O. West (in litt) 1.450 kg/ha

Champ abandonné depuis 15 ans, Michigan, Golley (1960) 2.510-3.850 kg/ha

Marais à *Carex*, sud du Michigan, Getz (1960) 4.650 kg/ha

Prairie à *Festuca* du Montana, R.B. Murray Jr. (in litt.) 5.250 kg/ha

Savane à *Themeda*, strate herbacée seule, Kivu, J. Verschuren (in litt.) 6.300 kg/ha

Prairie nord américaine à *Andropogon*, Weaver (1954) 6.550 kg/ha

Savanes à Andropogonées, Guinée, Lamotte (1947) 5.000 à 10.000 kg/ha

Steppe masai, strate herbacée seule, Pearsall (1962) 7.000 à 14.000 kg/ha

Mangrove à *Rhizophora mangle*, Porto Rico, Golley et al. (1962) 63.000 kg/ha

Plantation de *Quercus robur*, Abbotswood, G.B. Ovington (1956) 128.000 kg/ha

Forêt secondaire de 20 ans, Kumasi, Ghana, Phillips (1959) 123.750 kg/ha

Plantation de *Pinus sylvestris* de 35 ans, Angleterre, Ovington (1957) .. 163.000 kg/ha

Forêt secondaire, Yangambi, Congo, d'Hoore (1961) 150.000 à 250.000 kg/ha

Chênaie-hêtraie de 120 ans, Duvigneaud (1962) 275.000 kg/ha

Forêt secondaire de 40 à 50 ans, Kade, Ghana, Phillips (1959) 362.360 kg/ha

Grande forêt primaire à *Scorodophloeus zenkeri* du Congo, Beinaert in Phillips (1959) 1.003.600 kg/ha

Biomasses de l'ensemble des Invertébrés de la litière et de la strate herbacée, en kilogs de poids frais par hectare.

Prairie à Cypéracées sur cuirasse ferrugineuse, en fin de saison des pluies, Guinée, Lamotte (1947) 7 à 25 kg/ha

Sansouire de Camargue, Bigot (1961) .. 55 kg/ha

Prairie d'altitude du Nimba, en saison des pluies, Guinée, Roy (1952)	187 kg/ha
Savane à Andropogonées de Guinée, en saison des pluies, Lamotte (1947) ..	250 kg/ha

Biomasses d'oiseaux, en kilogs de poids frais par hectare.

Lande à bruyères, Allemagne du N.O., Schuhmann (1951)	0,005 kg/ha
Forêt sèche, Allemagne du N.O., Schuhmann (1951)	0,08 kg/ha
Forêt de Conifères, Finlande, Palmgren (1930)	0,22 kg/ha
Savane sahélienne du bas Sénégal, Morel et Bourlière (1962)	0,2 à 0,5 kg/ha
Forêt mixte, Finlande, Palmgren (1930)	0,58 kg/ha
Forêt « primitive » de Polana, Slovaquie, Turcek (1952)	1,16 kg/ha
Etangs et rivages, Allemagne du N.O., Schuhmann (1951)	1,3 kg/ha

Biomasses de Mammifères herbivores, en kilogs de poids frais par hectare.

Erg saharien, Mauritanie, Bourlière (1962)	0,05 à 0,20 kg/ha
Forêt tropicale humide, Ghana, Bourlière (1962)	0,75 kg/ha
Steppe sahélienne, Tchad, Bourlière (1962)	0,80 kg/ha
Steppe à Saïga, sud de l'U.R.R.S. Bourlière (1962)	3,50 kg/ha
Forêt « primitive » de Polana, Slovaquie, Turcek (1952)	5,0 kg/ha
Toundra arctique, Canada, Bourlière (1962)	8,0 kg/ha
Prairie nord-américaine, Montana, Bourlière (1962)	35 kg/ha
Savane boisée de Rhodésie du sud, Bourlière (1962)	44 kg/ha
Savane ouverte de Tanganyika, Bourlière (1962)	47 kg/ha
Steppe masai, Kenya, Bourlière (1962) .	132 kg/ha
Savane à buissons, Ouest de l'Ouganda, Bourlière (1962)	188 kg/ha
Savane en bordure de forêt, Nord Kivu, Bourlière et Verschuren (1960)	235 kg/ha

l'étage suivant) et une position « normale » (pointe en haut). Mais on remarquera que les pyramides de deux biocoenoses pélagiques (Long Island Sound et Manche) données dans la figure 3 sont inversées, les poids secs de Zooplancton par unité de surface étant supérieurs à

ceux des producteurs végétaux. Une telle anomalie peut n'être que la conséquence d'un échantillonnage incomplet (les producteurs benthiques ayant été oubliés par exemple) ou d'une situation transitoire, les « nuages » de zooplancton-consommateur pouvant être temporairement éloignés des « prairies flottantes » de phytoplancton-producteur par les caprices des courants ou toute autre raison hydrographique. Il n'est cependant pas rare non plus que la masse des organismes producteurs soit effectivement plus faible, de façon permanente, que celle des consommateurs, par suite d'une taille plus forte, d'un métabolisme plus lent et d'une longévité plus longue de ces derniers : les êtres vivants de petite taille métabolisent en effet, à biomasse égale, une quantité bien plus considérable de matière que ceux de grande taille.

Une dernière remarque s'impose à ce propos. Si les biocoenoses les plus riches comportent généralement plus d'« espèces participantes » que les plus pauvres et si les biomasses des divers niveaux trophiques sont, également, généralement plus élevées dans les premières que dans les secondes, il n'en est pas forcément toujours ainsi. Il ne faut en effet pas confondre « poids vif à l'hectare » et productivité, comme nous le verrons par la suite. Il est aisé de comprendre que la biomasse végétale d'une riche prairie normande pâturée par un nombreux bétail bovin peut parfaitement être inférieure à la biomasse végétale de pauvres paturages où ne vivent que de rares caprins !

*

**

Métabolisme des biocoenoses. — La vie de toutes les communautés biologiques, simples ou complexes, que l'on peut rencontrer à la surface de notre globe, dépend, en dernière analyse, de l'aptitude unique (1) que possèdent les végétaux chlorophylliens d'utiliser l'énergie lumineuse reçue du soleil pour fabriquer des molécules organiques complexes aux dépens du gaz carbonique de l'atmosphère, de l'eau et des sels minéraux du sol. En l'absence de toute lumière venue du dehors, la vie, telle que nous la connaissons sur la terre, serait impossible. Les aliments végétaux fabriqués par les plantes sont ensuite utilisés par les herbivores (consommateurs pri-

(1) Il existe, en réalité, deux autres catégories d'organismes producteurs : (a) les bactéries photo-synthétiques (comme les *Rhodospirillum*) qui utilisent l'énergie lumineuse en anaérobiose et (b) les bactéries chimiosynthétiques qui tirent partie de l'énergie libérée par l'oxydation de composés inorganiques simples. Ces organismes ne jouent cependant qu'un rôle négligeable dans la plupart des biocoenoses.

maires) pour synthétiser du protoplasme animal qui est lui-même consommé par les carnivores (consommateurs secondaires, tertiaires, etc...) pour fabriquer leur propre substance. Mais les transferts d'énergie d'un maillon à un autre des chaînes de nourriture se font toujours avec un rendement assez faible. Ainsi, les plantes vertes ne transforment en énergie chimique (matière végétale) que 1 % en moyenne de l'énergie lumineuse parvenant à la surface de la terre (Rabinowitch, 1951). Récemment, J.R. Bray (1962) a trouvé, pour un marécage à *Typha* du

Tableau 2

Rendement des transferts d'énergie d'un niveau trophique à un autre dans quelques biocoenoses (en pourcentage de l'énergie initialement reçue)

Niveau trophique	Lac de Cedar Bog (Minnesota) Lindeman (1941 et 1942)	Lac Mendota (Wisconsin) Juday (1940)	Silver Springs (Floride) H. T. Odum (1957)
Plantes vertes (producteurs)	0,10	0,40	1,2
Animaux herbivores (consommateurs primaires)	13,3	8,7	16
Petits carnivores (consommateurs secondaires)	22,3	5,5	11
Grands carnivores (consommateurs tertiaires)	Absents	13,0	6

Minnesota, un rendement annuel moyen de la photosynthèse de 0,6 % seulement. En mer le rendement de la photosynthèse est encore plus faible, 0,18 % tout au plus d'après les calculs de Riley (1944). Le tableau 2 indique les rendements des transferts d'énergie d'un niveau trophique à un autre, exprimés en pourcentage d'énergie lumineuse reçue convertie en matière organique, dans quelques biocoenoses dulcaquicoles.

Quand on passe des producteurs aux diverses catégories de consommateurs, les rendements des transferts d'énergie sont meilleurs (12 % en moyenne dans les exemples du tableau 2) tout en restant peu élevés. Une partie importante des aliments ingérés n'est en effet pas assimilée et, surtout, la respiration de la matière vivante consomme une quantité considérable d'énergie.

Contrairement aux machines construites par la main de l'Homme, les plantes et les animaux utilisent une proportion considérable de leur « carburant » à se « réparer » spontanément et, qui plus est, à reconstruire perpétuellement leurs propres structures. Pour que la comparaison entre les inventions de l'Humanité et les œuvres de la Nature soit honnête, il faudrait faire intervenir dans les « budgets d'énergie » des machines humaines les calories de toute origine dépensées à leur maintien en état de marche et à leurs réparations.

Les diverses catégories d'être vivants n'ont pas, par ailleurs, la même aptitude à convertir, en un temps donné, la matière organique du niveau trophique inférieur en leur propre matière vivante. A poids égal, par exemple, les consommateurs à sang chaud (Oiseaux et Mammifères) ont un moins bon rendement dans leurs transferts d'énergie que les consommateurs à sang froid (Invertébrés, Poissons, Amphibiens et Reptiles) ; il leur faut, en effet, consacrer une importante fraction des calories qu'ils ingèrent à maintenir constante leur température interne. C'est pour cette raison qu'une terre aménagée en étang à poissons herbivores peut produire un tonnage en protéines plus important que lorsqu'elle est utilisée pour le pacage du bétail (Vibert et Lagler, 1961).

Pour tous les types d'êtres vivants, enfin, la taille est un facteur essentiel de l'intensité des transferts d'énergie. D'une façon générale, plus un végétal ou un animal est petit, plus élevé est son métabolisme par gramme de poids vif. En conséquence, plus faible est la taille d'un être vivant, plus petite est la biomasse de cet organisme qui pourra vivre à un niveau trophique donné. Ceci explique certaines des inversions de pyramides de biomasses dont nous avons antérieurement parlé : une faible biomasse de producteurs à fort métabolisme et se renouvelant très vite peut supporter une plus forte bio-

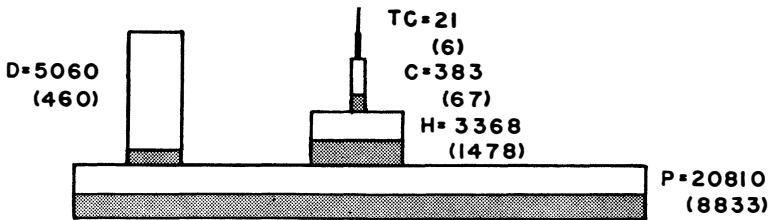


Figure 4. — Un exemple de « pyramide des énergies » (exprimées en kilo-calories par mètre carré et par an). L'abréviation TC correspond aux poissons carnivores de cette biocoenose aquatique (Silver Springs en Floride). D'après E.P. Odum, 1959.

masse de consommateurs primaires à métabolisme beaucoup moins actif et à forte longévité.

Si l'on veut construire la « pyramide des énergies » d'une biocoenose, analogue aux pyramides des nombres et des biomasses, mais donnant une bien meilleure idée qu'elles du métabolisme de la communauté, il faudra donc, pour chaque espèce principale : (a) mesurer la quantité de matière organique élaborée pendant un temps donné et (b) évaluer l'énergie dissipée par la respiration et celle « exportée » hors de la biocoenose. En regroupant ces résultats par niveaux trophiques, on obtiendra alors une pyramide comme celle de la figure 4, qui ne pourra bien entendu être que « normale » (pointe en haut) et qui donnera une image fidèle des échanges d'énergie dans la communauté étudiée. Si l'on compare la pyramide des biomasses (figure 3, en haut) et celle des énergies (figure 4) de la *même* biocoenose, on voit que les décomposeurs qui ne représentent qu'un poids minime, prennent toute leur signification dans la seconde pyramide, leur énorme respiration qui traduit un métabolisme intense, apparaît alors nettement sur le graphique.

Tableau 3

Comparaison des productivités primaires brute et nette (exprimées en grammes de poids sec par mètre carré de surface et par jour)

	Silver Springs Moyenne annuelle H. T. Odum (1957)	Champ de luzerne expérimental Thomas et Hill (1949)		Mer des Sargasses Moyenne annuelle Riley (1957)
		pendant la période de croissance maximum	moyenne de 6 mois	
Productivité brute .	17,5	56,0	30,1	0,55
Productivité nette .	7,4	49,0	18,7	0,26
Pourcentage de la production brute utilisée pour la respiration	57,5 %	12,5 %	38 %	53 %

*

**

Productivité des biocoenoses. — La considération de la pyramide des énergies conduit tout naturellement à la notion de productivité (ou de taux de production). Par *productivité primaire* d'une biocoenose en entend, en

effet, le taux de transformation de l'énergie lumineuse en énergie chimique par les organismes producteurs (végétaux chlorophylliens essentiellement). Cette productivité primaire est dite brute quand elle inclut non seulement la quantité de matière végétale produite pendant la période considérée, mais également la matière organique utilisée par la respiration des végétaux pendant ce même laps de temps. Si l'on ne tient pas compte de ce coût des oxydations, la productivité primaire est dite *nette*. Les quelques chiffres du tableau 3 donnent une bonne idée de la différence des productivités primaires brute et nette dans quelques biocoenoses où il a été possible de mesurer les deux en même temps.

On voit, par ces exemples, que dans les communautés biologiques naturelles (Silver Springs et Mer des Sargasses) le coût de la respiration peut atteindre 50 % et plus de la productivité brute, ce qui revient à dire que la moitié au moins de l'énergie chimique fabriquée par la photosynthèse est utilisée par les plantes pour leurs propres besoins. Même dans les conditions optimales et artificielles d'un champ d'expérience, ce coût peut s'élever à 38 %. Ce n'est que lors de la période de croissance maximum qu'il s'abaisse à 12,5 %. La différence entre ces deux dernières valeurs tient au fait que dès qu'une plante cesse de croître et vieillit, elle « brûle » plus qu'elle ne fabrique de nouveaux matériaux. Toutes les populations naturelles, végétales et animales, étant formées d'un mélange d'individus jeunes, adultes et séniles, il est normal que le coût moyen de la respiration de l'ensemble soit plus élevé que lorsqu'on isole arbitrairement une cohorte de jeunes plants.

Les taux de transfert d'énergie dans les autres niveaux trophiques (consommateurs divers et décomposeurs) sont appelés taux de *productivité secondaire*. Ils diminuent nécessairement au fur et à mesure que l'on s'élève dans la pyramide, car plus rien n'est alors « produit » et il s'agit en réalité d'une simple utilisation d'aliments pour la fabrication de nouveaux tissus. Il serait certainement plus logique, dans ce cas, de parler de *taux d'assimilation* plutôt que de taux de production.

Le tableau 4 donne une idée de la productivité primaire brute de quelques biocoenoses aquatiques naturelles. On voit que les milieux les plus fertiles, comme les récifs coralliens, peuvent avoir une productivité primaire brute 40 fois plus élevée que les plus pauvres ; ces valeurs correspondent à des moyennes établies sur des durées variant de 6 mois à un an. Pour de courtes périodes et dans des conditions particulièrement favorables on a

parfois trouvé des taux allant jusqu'à ± 60 gms/m²/jour, mais il est improbable que des biocoenoses naturelles de grande étendue puissent supporter de pareils taux pendant la totalité du cycle annuel.

Tableau 4

Productivités primaires brutes de divers milieux aquatiques naturels, exprimées en grammes de matière sèche produits par mètre carré et par jour, et correspondant à des périodes de 6 à 12 mois. D'après E. P. Odum (1959), complété

Pleine mer, Mer des Sargasses, Riley (1957)	0,5
Pleine mer, Pacifique, Doty (1957)	0,2
Eaux côtières de faible profondeur, Long Island Sound, Riley (1955)	3,2
Estuaires du Texas, Laguna Madre, H. T. Odum (1959) ..	4,4
Lac oligotrophe du Wisconsin, Juday (1940)	0,7
Lac eutrophe du Japon, Hogetsu et Ichimura (1954) ..	2,1
Phytoplancton d'un marais du Minnesota, Juday (1940) .	0,3
Lac Erié, en hiver, Verduin (1956)	1,0
Lac Erié, en été, Verduin (1956)	9,0
Mangrove à <i>Rhizophora mangle</i> , Puerto Rico, mai, Golley, Odum et Wilson (1962)	16,0
Silver springs, Floride, H. T. Odum (1957)	17,5
Récifs de coraux du Pacifique, Kohn et Helfrich (1957)	18,2

Le tableau 5 indique les productivités primaires nettes (moyennes annuelles et de la seule période de croissance) de quelques milieux naturels et de quelques cultures parmi les plus importantes. On peut d'emblée y remarquer quelques faits significatifs. Si l'on compare les productivités primaires nettes de deux types de forêts de même âge, croissant sur les mêmes sols, dans le même pays (Angleterre), mais dont l'une est composée d'arbres à feuilles persistantes et l'autre d'essences à feuilles caduques, on voit que les taux de production sont les mêmes pendant la saison de croissance, mais que les conifères ont, par an, une productivité primaire nette plus forte du fait de leur plus longue période de croissance. Ceci met l'accent sur les différences existant, d'une espèce à une autre, dans la durée de la « saison de production ». Beaucoup de biocoenoses naturelles ont, même sous les climats froids, des productivités primaires nettes annuelles plus fortes que des biocoenoses artificielles, du fait de la plus longue « saison de production » des végétaux qui les composent, ou encore grâce à l'existence d'une véritable « rotation » d'organismes producteurs différents adaptés aux saisons successives.

Tableau 5

Moyennes annuelles des productivités primaires nettes de quelques milieux naturels et de quelques cultures. La production (récolte) est exprimée en grammes de matière sèche par mètre carré de surface. Les valeurs entre parenthèses correspondent à la productivité journalière pendant la période de croissance seulement. D'après E.P. Odum (1959) et Rees (1962).

MILIEUX NATURELS	Productivité primaire nette		
	par an	par jour	
Désert du Nevada, 12,5 cm de pluie, E.P. Odum (1959)	40	0,11 (0,2)	
Prairies courtes du Wyoming, 32,5 cm de pluie, Lang et Barnes (1942)	69	0,19 (0,5)	
Bancs d'algues, côte de Nouvelle Ecosse, Mac Farlane (1952)	358	1,98 (1,0)	
Belles prairies du Nebraska et de l'Oklahoma, Penfound (1956) et Weaver (1954)	446	3,0 (6,0)	
Peuplement d' <i>Ambrosia trifida</i> , Oklahoma, Penfound (1956)	1.440	3,95 (9,6)	
Forêt décidue âgée de 20 à 35 ans d'Angleterre, Ovington et Pearsall (1956)	1.560	3,0 (6,0)	
Forêt de résineux âgée de 20 à 35 ans, Angleterre, Ovington (1957)	3.180	6,0 (6,0)	
Marais salant à <i>Spartina</i> , Géorgie, E.P. Odum et Smalley (1957)	3.300	9,0 (9,0)	
Forêt hygrophile à <i>Tectona</i> , <i>Altingia</i> et <i>Ochroma</i> , Java, Weck in Rees (1962)	5.400-6.900	14,8-18,9	
Banc de papyrus tropicaux, Rees (1962) .	7.200	19,7	
CULTURES (d'après Woytinsky, 1953)			
Blé {	moyenne mondiale	344	0,94 (2,3)
	maximum (Hollande)	1.250	3,43 (8,3)
Avoine {	moyenne mondiale	359	0,98 (2,4)
	maximum (Danemark)	926	2,54 (6,2)
Pommes de terre {	moyenne mondiale	385	1,10 (2,6)
	maximum (Hollande) ...	845	2,31 (5,6)
Foin {	moyenne des U.S.A.	420	1,15 (2,3)
	maximum en Californie	940	2,58 (5,2)
Riz {	moyenne mondiale	497	1,36 (2,7)
	maximum (Italie et Japon) ...	1.440	3,95 (8,0)
Betterave à sucre {	moyenne mondiale .	765	2,10 (4,3)
	maximum (Hollande)	1.470	4,03 (8,2)
Canne à sucre {	moyenne mondiale ...	1.725	4,73 (4,7)
	maximum à Hawaï ...	6.700	18,35 (18,4)
Plantation de Palmiers à huile de 17-22 ans, Nigeria, Rees (1962)	1.950	5,34	
Cultures d'algues en plein air, maximum possible au Japon, d'après Tamiya (1957)	4.530	12,4 (12,4)	

Le seconde remarque intéressante qui se dégage du tableau 5 est la grande similitude des productivités primaires nettes des biocoenoses naturelles et des cultures artificielles croissant dans les mêmes régions. Le troisième fait capital qui découle de ces résultats est que dans tous les types de communautés biologiques, ce sont les végétaux dont la croissance est étalée sur toute l'année qui ont les plus fortes productivités ; tel est le cas pour les marais à *Spartina* ou les forêts de résineux comme pour les champs de canne à sucre.

Le tableau 6 résume en quelques lignes ce que l'on sait des valeurs moyennes et extrêmes de la productivité primaire brute des divers grands milieux naturels du globe. Il est assez inquiétant de penser que ce sont justement les zones les moins productives (régions pélagiques des océans, déserts et zones arides des continents) qui représentent la plus vaste superficie sur notre globe. Ces déserts aquatiques et terrestres sont particulièrement développés dans les régions méditerranéennes (*sensu lato*)

Tableau 6

Valeurs moyennes et extrêmes de la productivité primaire brute des grands milieux naturels du Globe, exprimées en grammes de matière sèche produite par mètre carré et par jour
D'après E. P. Odum (1959)

Déserts et steppes semi-arides	> 0,5
Pleine mer (et probablement aussi lacs profonds)	> 1
Plateau continental, lacs et étangs peu profonds, la plupart des forêts, prairies humides et cultures ordinaires	de 0,5 à 5,0
Récifs de coraux, estuaires, certaines sources, communautés semi-aquatiques et terrestres sur terres alluviales, forêts sempervirentes, cultures intensives	de 5,0 à 20,0
Taux maximum pouvant être atteints pendant de courtes périodes dans les milieux naturels et artificiels les plus productifs	jusqu'à 60,0

et chaudes de la Terre, là précisément où la croissance des populations est la plus rapide. Les zones polaires ont également une très faible productivité primaire, du fait de la courte durée de l'été arctique et de la faible température de l'air. Leurs eaux côtières, en revanche, comptent parmi les plus riches que l'on connaisse, comme le montre la figure 5 empruntée à Thorson (1957).

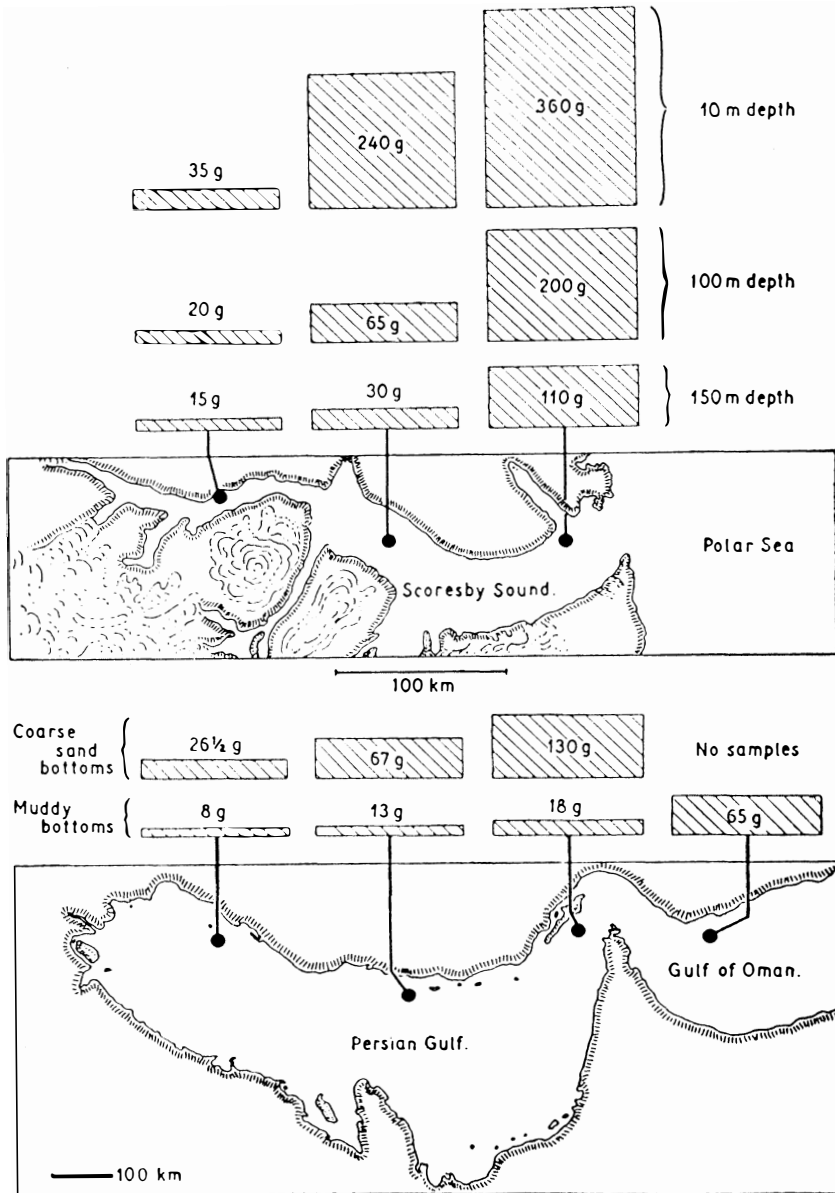


Figure 5. — Comparaison des biomasses de la faune benthique en eaux froides (Scoresby Sound, Groenland) et en eaux chaudes (Golfe persique). D'après Thorson.

On remarquera enfin que l'importance de la productivité primaire brute n'est pas nécessairement fonction

d'un type donné de végétal producteur ou d'une catégorie de milieu (aérien, dulcaquicole ou marin) ; ce qui compte, c'est la présence des « matières premières » indispensables, de l'énergie lumineuse, et enfin la possibilité pour l'ensemble de la biocoenose d'utiliser efficacement et de régénérer les matériaux indispensables à la construction de la matière vivante. Le « recyclage » rapide des divers éléments nutritifs assuré, tout au long de l'année, par de complexes relations entre de nombreux organismes est peut-être, en définitive, le secret de la haute productivité des récifs coralliens, des mangroves et des forêts hygrophiles tropicales. Il est de fait que la plupart des tentatives faites jusqu'ici par l'homme pour simplifier de telles biocoenoses naturelles ont abouti à une diminution importante de la productivité du milieu.

Nous ne disposons malheureusement pas de résultats aussi précis en ce qui concerne les productivités secondaires. Les moins mauvais sont ceux fournis par les pêcheries en ce qui à trait aux eaux « sauvages » ou « cultivées », et par les éleveurs en ce qui concerne les milieux terrestres. Encore faut-il toujours tenir compte avec soin des apports d'aliments ou d'engrais qui sont pratique courante. En tout état de cause le *maximum* de productivité que l'on puisse espérer pour les consommateurs primaires (herbivores) est de 10 % de la productivité primaire nette. Encore un tel pourcentage n'est-il atteint que dans certains étangs allemands et japonais intensivement « aménagés ». Pour les consommateurs secondaires (carnivores), il semble que la productivité maximum soit également de l'ordre de 10 % de l'énergie fournie par leurs proies. Quand un être à régime mixte, comme l'*Homo sapiens*, voit sa densité de population augmenter rapidement et qu'il n'a pas la possibilité d'émigrer pour coloniser des espaces vides, il n'a donc pas d'autre solution que de « supprimer un étage » de la pyramide des énergies, ce qui revient à adopter un régime à prédominance végétarienne. C'est ce que se passe depuis des millénaires dans les rizières des deltas d'Extrême-Orient.

AUTEURS CITES

- BALOGH, J. (1958). — *Lebensgemeinschaften der Landtiere*. Berlin, Akademie Verlag, 560 p.
- BARDACH, J.E. (1959). — The summer standing crop of fish on a shallow Bermuda reef. *Limnology and Oceanography*, 4 : 77-85.
- BEL'YAEV, G.M. et USHAKOV, P.V. (1957). — (Some regularities in the quantitative distribution of the benthic fauna in antarctic waters). *Doklady Akad. Nauk USSR*, 112 : 116-119.

- BIGOT, L. (1961). — *Essai d'écologie quantitative sur les Invertébrés de la sansouire camargaise*. Thèse présentée à la Faculté des Sciences de Marseille. 140 pages.
- BOURLIÈRE, F. (1962). — Les populations d'Ongulés sauvages africains : caractéristiques écologiques et implications économiques. *La Terre et La Vie*, 109 : 150-160.
- BOURLIÈRE, F. et VERSCHUREN, J. (1960). — *Introduction à l'écologie des Ongulés du Parc National Albert*. Bruxelles, Institut des Parcs Nationaux du Congo, 158 pages, 53 planches.
- BRAY, J.R. (1962). — Estimates of energy budgets for a *Typha* (Cattail) marsh. *Science*, 136 : 1119-1120.
- CARLANDER, K.D. (1955). — The standing crop of fish in lakes. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 12 : 543-570.
- DEMEL et MULICKI (1954). — Cité par J.M. Pérès (1961).
- DOTY (1957). — Cité par E.P. Odum (1959)
- EVANS, F.C. et CAIN, S.A. (1952) — Preliminary studies on the vegetation of an old field community in southeastern Michigan. *Contr. Lab. Vertebrate Biol. Univ. Michigan*, 51 : 1-17.
- GETZ, L.L. (1960). — Standing crops of herbaceous vegetation in southern Michigan. *Ecology*, 41 : 393-395.
- GOLLEY, F.B. (1960). — Energy dynamics of a food chain of an old field community. *Ecological Monographs*, 30 : 187-206.
- GOLLEY, F. ; ODUM, H.T. et WILSON, R.F. (1962). — The structure and metabolism of a Puerto Rican red mangrove forest in may. *Ecology*, 43 : 9-19.
- HARVEY, H.W. (1950). — On the production of living mater in the sea off Plymouth. *Jour. Marine Biol. Assoc. U.K.*, N.S., 29 : 97-137.
- HOGETSU, K. et ICHIMURA, S. (1954). — Studies on the biological production of Lake Suwa. VI. The ecological studies on the production of phytoplankton. *Japanese Journal of Botany*, 14 : 280-303.
- HOORE, J. d' (1961). — Influence de la mise en culture sur l'évolution des sols dans la zone de forêt dense de basse et moyenne altitude. in : *Tropical Soils and Vegetation*, UNESCO, Paris, pp. 49-58.
- JUDAY, C. (1940). — The annual energy budget of an inland lake. *Ecology*, 21 : 438-450.
- JUDAY, C. (1942). — The summer standing crop of plants and animals in four Wisconsin lakes. *Trans. Wisconsin Acad. Sc.*, 34 : 103-135.
- KOHN, A.J. et HELFRICH, P. (1957). — Primary organic productivity of a Hawaiian coral reef. *Limnology and Oceanography*, 2 : 241-251.
- LAMOTTE, M. (1947). — Recherches écologiques sur le cycle saisonnier d'une savane guinéenne. *Bull. Soc. Zool. France*, 72 : 88-90.
- LAMOTTE, M. (1947 b). — Comparaison bionomique de quelques milieux herbacés guinéens. *Bull. Soc. Zool. France*, 72 : 91-94.
- LANG, R. et BARNES, O.K. (1942). — Range forage production in relation to time and frequency of harvesting. *Wyoming Agricultural experimental Station*, Bulletin N° 253.

- LIETH, H. (1962). — *Die Stoffproduktion der Pflanzendecke*. Stuttgart, Fischer, 156 p.
- LINDEMAN, R.L. (1941). — Seasonal food-cycle dynamics in a senescent lake. *Am. Midl. Nat.*, 26 : 636-673.
- LINDEMAN, R.L. (1942). — The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23 : 399-418.
- LONGHURST, A.R. (1957). — Density of marine benthic communities off West Africa. *Nature*, 179 : 542-543.
- MAC FARLANE, C. (1952). — A survey of certain seaweeds of commercial importance in southwest Nova Scotia. *Canadian Journal of Botany*, 30 : 78-97.
- MOREL, G. et BOURLIÈRE, F. (1962). — Relations écologiques des avifaunes sédentaire et migratrice dans une savane sahéenne du bas Sénégal : *La Terre et La Vie*, 109.
- ODUM, E.P. (1957). — The ecosystem approach in the teaching of ecology illustrated with simple class data. *Ecology*, 38 : 531-535.
- ODUM, E.P. (1959). — *Fundamentals of ecology*. Second edition. In collaboration with H.T. Odum. Philadelphia, Saunders, XVII et 546 p, 160 figures.
- ODUM, H.T. (1957). — Trophic structure and productivity of Silver springs, Florida. *Ecological Monographs*, 27 : 55-112.
- ODUM, H.T. et ODUM, E.P. (1955). — Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok atoll. *Ecological Monographs*, 25 : 291-320.
- OVINGTON, J.D. (1956). — The form, weights and productivity of tree species grown in close stands. *New Phytologist*, 55 : 289-304.
- OVINGTON, J.E. (1957). — Dry-matter production by *Pinus sylvestris*. *Annals of Botany, N.S.*, 21 : 287-314.
- OVINGTON, J.D. et PEARSALL, W.H. (1956). — Production ecology. II. Estimates of average production by trees. *Oikos*, 7 : 202-205.
- PALMGREN, P. (1930). — Quantitative Untersuchungen über die Vogelfauna in den Wäldern Südfinnlands. *Acta Zool. Fenn*, 7 : 1-218.
- PEARSALL, W.H. (1962). — The conservation of african plains game as a form of land use. In : Le Cren, E.D. et Holdgate, M.W. *The exploitation of natural animal populations*. Oxford, pp. 343-357.
- PENFOUND, W.T. (1956). — Primary production of vascular aquatic plants. *Limnology and Oceanography*, 1 : 92-101.
- PÉRÈS, J.M. (1961). — *Océanographie biologique et biologie marine*. I. *La vie benthique*. Paris, Presses Universitaires de France, VI et 541 pages, 35 figures.
- PHILLIPS, J. (1959). — *Agriculture and ecology in Africa*. London, Faber, pp. 1-412.
- RABINOWITCH, E.I. (1951). — *Photosynthesis and related processes*. Vol. II (1). New York, Interscience, pp. 603-1208.
- REES, A.R. (1962). — Dry-matter production by evergreen perennials. *Nature*, 195 : 1118-1119.
- RILEY, G.A. (1944). — The carbon metabolism and photosynthetic efficiency of the earth. *Am. Sc.*, 32 : 132-134.

- RILEY, G.A. (1956). — Oceanography of Long Island Sound, 1952-54. IX. Production and utilization of organic matter. *Bull. Bingham Oceanographic Coll.*, 15 : 324-344.
- RILEY, G.A. (1957). — Phytoplankton of the north central Sargasso Sea. *Limnology and Oceanography*, 2 : 252-270.
- ROY, R. (1952). — *Le peuplement en Orthopteroïdes de la prairie d'altitude du Nimba (Haute Guinée Française)*. Diplôme d'Etudes Supérieures de Sciences Naturelles, Paris.
- SCHUHMAN, H. (1947). — Der Vogelbestand eines Gebiets in der Lüneburger Heide. *Jahresber. Naturhist. Ges. Hannover*, 94-98 : 309-356.
- SCHUHMAN, H. (1951). — Die Vögel der Eilenriede in Hannover und ihre Beziehungen zu den Pflanzengesellschaften dieses Walds. *Jahresber. Naturhist. Ges. Hannover*, 99-101 : 146-182.
- STOCKLI, A. (1950). — Cité par J. Balogh (1958).
- TAMIYA, H. (1957). — Mass culture al algue. *Annual Review of Plant Physiology*, 8 : 309-334.
- THOMAS, M.D. et HILL, G.R. (1949). — Photosynthesis under field conditions. In : *Photosynthesis in plants*, edited by J. Franck and W.E. Loomis, Ames, Iowa State College Press, pp. 19-52.
- THORSON, G. (1957). — Bottom communities (sublittoral and shallow shelf). In : *Treatise on marine ecology and paleoecology*, vol. 1, edited by J.W. Hedgpeth, New York, The Geological Society of America, Memoir 67, pp. 461-534.
- TISCHLER, W. (1955). — *Synökologie der Landtiere*. Stuttgart, G. Fischer. XVI et 414 pages.
- TURCEK, F.J. (1953). — Ecological analysis of the bird and mammalian population of a primeval forest on the Pol'ana mountain (Slovakia). *Bull. int. Acad. Prague*, 53 : 81-105, 8 pl.
- VERDUIN, J. (1956). — Primary production in lakes. *Limnology and Oceanography*, 1 : 85-91.
- VIBERT, R. et LAGLER, K. F. — *Pêches continentales. Biologie et aménagement*. Paris, Dunod, 1961, XXIV et 720 p.
- WEAVER, J.E. (1954). — *North American Prairie*. Lincoln. Johnsen Publishing Co, XI et 348 p.
- WOLCOTT, G.N. (1937). — An animal census of two pastures and a meadow in northern New York. *Ecological Monographs*, 7 : 1-90.
- WOYTINSKY, W.S. et WOYTINSKY, E.S. (1953). — *World population and production*. New York, The Twentieth Century Fund.