

RÉFLEXIONS POUR UNE THÉORIE DES ÉCOSYSTÈMES

par Serge FRONTIER

O.R.S.T.O.M., 24, rue Bayard, 75 008 Paris
et Station Zoologique, 06230 Villefranche-sur-Mer

RÉSUMÉ

Des recouvrements apparaissent entre un certain nombre de théories et d'hypothèses concernant les écosystèmes, envisagés des points de vue thermodynamique et cybernétique.

Les écosystèmes sont, du premier point de vue, des systèmes dissipatifs. On en reconnaît les propriétés essentielles dans le flux d'énergie et le cyclage de la matière dont ils sont le siège.

Du second point de vue, ils sont définis par un réseau d'interactions mutuelles entre populations, et entre celles-ci et le milieu. La succession écologique, de l'écosystème pionnier au climax, est envisagée en tant qu'accumulation d'information signifiante, apte à conférer de plus en plus d'indépendance du système vis-à-vis des fluctuations du milieu, en particulier des fluctuations des apports en sels nutritifs. La résilience (persistance du réseau d'interactions) et la stabilité (persistance des rapports quantitatifs) qui en résultent sont de nature homéostatique, et ne doivent pas être confondues avec la robustesse des écosystèmes juvéniles et simples, adaptés du fait même de leur caractère pionnier à des conditions de stress, mais dont la stabilité reflète celle du flux d'apports nutritifs.

Des stratégies contradictoires peuvent s'observer, à des échelles d'espace et de temps différentes, entre l'écosystème et les populations qui le composent. En écologie comme ailleurs, les lois des systèmes complexes commencent à peine à être abordées; il apparaît des propriétés et conditions d'existence non prévues par

l'analyse et la modélisation des systèmes simples. Pour ce qui nous intéresse :

— La diversité, et surtout la connectivité optimales sont très inférieures aux valeurs maximales possibles.

— Le cadre spatial des interactions doit impérativement être introduit dans les modèles. En raison de la diversité des facultés de déplacement des éléments, l'aire moyenne sur laquelle on considère chaque interaction doit être explicitée. L'hétérogénéité de la répartition des populations, donc des interactions, joue un rôle essentiel.

— Les différents éléments d'un système ont un « coût », sans doute essentiellement d'ordre énergétique mais peut-être aussi d'ordre différent. Il existe une gestion de l'information fonctionnelle, optimale dans les systèmes les plus mûrs et à certaines échelles d'espace et de temps : pour que l'efficacité globale soit maximale, compte tenu d'un approvisionnement limité en énergie, en matière ou en d'autres grandeurs conservatives, les éléments les plus coûteux doivent être en même temps les plus rares, sans toutefois disparaître. La théorie permet de prévoir la forme des distributions optimales des éléments en fonction de leurs coûts : on aboutit à des lois rang-fréquence vérifiées par les statistiques d'espèces dans les écosystèmes naturels, à certains stades des successions écologiques et à certaines échelles d'observation. Ces lois devraient être le point de départ d'un nouveau type d'analyse globale des écosystèmes.

30 JUIN 1978

O. R. S. T. O. M.

Collection de Référence

no 9294 Ocea.

SUMMARY

Reflexions towards an ecosystem theory

Comparisons are made between some theories and hypothesis about ecosystems, standed from the viewpoint of Thermodynamics and Cybernetics.

Thermodynamics: Ecosystems are dissipative systems, in which energy flow and matter cycling are the most important properties.

Cybernetics: Ecosystems are emerging from an interaction network between the populations, and between them and the environment. The ecological succession, leading from pioneer ecosystem to climax, is here considered as an accumulation of significant information, which leads to more and more independance of the system in respect to environmental fluctuations, especially fluctuations of nutrient supply. The resilience (persistence of an interaction network) and the stability (persistence of quantitative relations) are homeostatic properties. They are not to be confused whit robustness of juvenile, simple ecosystems: as a matter of fact, the "stability" of such pioneer, adapted to stress ecosystems, reflects the stability of the nutrient flow.

Contradictory strategies at to be observed ecosystem and populations which compound them, at various time and space scales. In Ecology as well as other fields, the laws of complex systems hardly begin to be investigated.

Properties, and existing conditions, appears, which were not forecasted from the analysis of simple systems;

— optimal values of diversity and connectivity are very less than maximal theoretical values;

— the spatial frame is to be introduced in the models. The mean area of an interaction is to be explicated, for the diversity of deplacement power of ecosystem elements is great. The heterogeneity of population distribution and interactions distributions is important;

— the various elements of one system have a "cost", probably an energetic one, but perhaps of other kind also. The management of significant information is optimal in the more mature ecosystems, and at certain space and time scales. The global efficiency is maximal, taking into account a limited input of energy, matter and other conservative quantities, when the most expensive elements are also the rarest, without disappearing from the system. The theory leads to a prevision of optimal shape of distributions of elements against cost of them; it leads to a rank-frequency presumable distribution, which fits fairly good with the species distributions found in natural conditions, at a number of successional stages, and at some observation scales.

Such regularities may give a new starting point for the global analysis of Ecosystems.

INTRODUCTION

Nous nous proposons ici de relier entre elles un certain nombre de théories et d'hypothèses de travail, et de chercher s'il se dégage, en l'état actuel, une problématique permettant d'entrevoir une théorie rendant compte des propriétés globales des écosystèmes.

Nous nous heurterons d'emblée à une difficulté d'homogénéité de l'exposé: certains points soulevés risquent de paraître banaux ou d'une généralité extrême; nous pensons cependant nécessaire de les évoquer car ils permettront d'expliciter des recouvrements entre raisonnements plus spécifiques. D'autres seront au contraire très techniques; nous nous

contenterons de les exposer de façon sommaire, en renvoyant aux ouvrages et articles approfondis.

Un écosystème est d'abord un système, entité pouvant être définie comme « un ensemble d'éléments ayant des relations mutuelles, et se comportant comme un tout à une échelle de perception donnée » (FISCHER et GIRARD, 1975). Etayons cette définition par l'énoncé de quelques propriétés des systèmes:

1. Les éléments dépendent les uns des autres dans leurs fonctionnements, et constituent donc un réseau d'interactions. Chaque interaction est mutuelle, c'est-à-dire fonctionne (dissymétriquement) dans les deux sens.

2. De cet ensemble d'interactions résultent des propriétés globales et un fonctionnement global, non

entièrement prévus par les propriétés et fonctionnements des éléments composants : en effet, à ces derniers doivent être ajoutés ceux qui découlent des relations entre éléments. Il y a émergence d'un niveau macroscopique, nouveau par rapport au niveau défini par les éléments.

3. En retour, *l'ensemble agit sur les parties* : les propriétés et le fonctionnement d'un élément plongé dans le système sont différents de l'élément isolé — à supposer que cet élément puisse exister isolément.

Les systèmes vivants, à quelque échelle qu'on les discerne — cellule, organisme ou écosystème —, répondent pleinement à ces définitions, et montrent des propriétés supplémentaires :

3 bis. *Chaque élément ne peut exister (ou, du moins, persister) qu'inséré dans le système.* Sauf conditions particulières et pour un temps limité (par exemple, dans des conditions expérimentales) un organite cellulaire ne peut vivre hors d'une cellule, ni une population hors d'un écosystème. Seules des macromolécules peuvent, semble-t-il, être stables en dehors d'un système vivant : il est permis de voir ici la limite du phénomène vivant.

4. *L'organisation vivante est de type hiérarchique*, c'est-à-dire qu'à tout niveau :

a) les éléments sont eux-mêmes des systèmes (des « sous-systèmes »);

b) les structures émergées s'organisent entre elles, suscitant l'apparition d'un nouveau niveau macroscopique. Ainsi apparaît une succession dans l'ordre des complexités croissantes : macromolécules — organites — cellules — tissus et organes — organismes — populations — écosystèmes. Dans cette succession d'ailleurs, un terme ne désigne pas un niveau unique et bien défini, mais plutôt une échelle de perception, ou un intervalle d'échelles de perceptions. Par exemple, la notion d'écosystème n'est pas univoque, car une souche d'arbre peut être considérée comme un écosystème, de même que la forêt à laquelle elle appartient, le bassin versant et, à la limite, la biosphère.

Ce défaut de cloisonnement ou de « feuilletage » précis dans l'ordre des complexités vient du fait

qu'aucune structure vivante n'est jamais fermée, et qu'une nouvelle interaction peut apparaître à un niveau de perception quelconque. La délimitation d'un élément ou d'un sous-système est donc parfois délicate, et généralement avant tout pragmatique, ou heuristique, liée à une technique de perception.

A un niveau donné, l'organisation qui détermine ce niveau utilise, en les combinant, les propriétés globales des sous-systèmes qui la composent. L'organisation pourra être décrite qu'en n'utilisant que ces propriétés globales, et en ignorant la « réalité interne » des éléments — ce que l'on exprime en disant qu'on considère ces derniers comme des boîtes noires, pour lesquelles on ne connaît que l'information qui entre et celle qui sort. Cette optique se trouve à la base de la construction des modèles; on voit que ces derniers se réfèrent toujours à une échelle de perception choisie.

5. Le réseau d'interactions qui détermine un système vivant comporte, comme aspect essentiel, un *échange incessant de matière et d'énergie entre les éléments*, ce qui donne une clé pour l'analyse globale : nous allons développer cet aspect.

SYSTÈMES DISSIPATIFS

Une façon de considérer un écosystème (et plus généralement un système vivant) est de l'envisager en tant que *structure traversée par un flux de matière et d'énergie*. Permanence de la structure et permanence de ce double flux sont liés intimement. L'aspect descriptif et thermodynamique de ce phénomène fait l'objet d'un très grand nombre d'ouvrages et d'articles ; citons seulement MOROWITZ (1968) qui en donne une analyse approfondie et cependant accessible.

Des systèmes traversés par un flux ininterrompu d'énergie sont appelés *systèmes dissipatifs*. Ils ne satisfont pas aux conditions de la Thermodynamique classique, qui traite de systèmes fermés, soit à l'équilibre, soit au voisinage de l'équilibre et tendant à y revenir selon des processus linéaires et réversibles :

l'évolution de ces derniers systèmes est une homogénéisation inéluctable, qu'exprime le deuxième principe de la Thermodynamique. L'existence, le maintien, et par surcroît la complexification croissante des structures vivantes pose un paradoxe apparent, qu'on lève traditionnellement en remarquant que le système est couplé avec le milieu, et que l'augmentation ou le maintien d'ordre au sein du système se fait aux dépens d'une augmentation accélérée d'entropie du milieu, en sorte qu'au total l'entropie de l'ensemble augmente (cf. raisonnements de SCHROEDINGER, 1945 : « l'être vivant se nourrit de néguentropie »).

Toutefois le raisonnement ne prévoit pas qu'une augmentation locale d'ordre se produise aux dépens de l'ordre ambiant, plutôt qu'une homogénéisation uniforme. Des développements récents (PRIGOGINE, 1968; GLANSDORFF et PRIGOGINE, 1971; PRIGOGINE, 1972) ont permis de découvrir les propriétés de systèmes en perpétuel déséquilibre thermodynamique, sièges de phénomènes irréversibles et non linéaires, et ouverts à un flux d'énergie. Ces propriétés rendent compte de l'apparition spontanée et de la persistance de dissymétries extrêmement improbables du point de vue de la Thermodynamique classique : à l'intérieur d'un flux de matière-énergie certaines fluctuations, au lieu de s'amortir, ont tendance à se maintenir et même à s'amplifier, jusqu'à atteindre un équilibre dynamique. Une structure macroscopique, stable à une certaine échelle de temps, éventuellement évolutive à une échelle de temps plus grande (dérive spontanée, ou adaptative, du point d'équilibre) émerge alors.

Un exemple simple en est donné par le système de courants de convection qui apparaît au sein d'un liquide chauffé par sa face inférieure et refroidi par le haut (flux de chaleur vertical). Ces courants s'établissent en même temps que le gradient thermique : ils se disposent en « cellules », qui réalisent une organisation de l'espace, infiniment improbable si l'on se trouvait au voisinage de l'équilibre énergétique. Le maintien de cette structure est lié à la permanence du flux d'énergie. La matière transite à travers la structure, en étant recyclée continuellement.

Les auteurs cités donnent de nombreux exemples pris dans la physique et la chimie. Un fait significatif est la fréquente apparition de *phénomènes périodiques* soit dans le temps (pulsations, cycles), soit dans l'espace (cellules de convection juxtaposées). MOROWITZ (*loc. cit.*) établit qu'un ordre moléculaire apparaît dans tout système traversé par un flux d'énergie, et démontre le théorème suivant : *dans un système à l'état stationnaire, le flux d'énergie donne lieu à au moins un cycle de matière.* L'exemple suivant est donné : un récipient est constitué de deux compartiments maintenus à des niveaux d'énergie différents (à des températures différentes, ou bien irradiés différemment etc.); il s'ensuit un flux permanent d'énergie de l'un à l'autre. Un gaz présentant deux isomères A et B remplit les deux compartiments, et diffuse sans contrainte de l'un à l'autre. L'équilibre entre les deux isomères n'est pas le même aux deux niveaux d'énergie : l'équilibre dans l'ensemble du récipient n'est donc jamais réalisé et une organisation, c'est-à-dire une dissymétrie, apparaît en même temps qu'un cycle s'établit et persiste : A → B dans le premier compartiment; diffusion de B du premier compartiment dans le second; B → A dans le second compartiment; diffusion de A du second compartiment dans le premier; et ainsi de suite.

Toute complexification du système accentue ces caractéristiques; l'introduction de délai d'action aboutit à l'apparition de rythmes; les auteurs voient dans cette thermodynamique la Thermodynamique de la Vie, susceptible de prévoir le phénomène biologique depuis l'échelle infra-cellulaire jusqu'à celle de la biosphère. En effet, l'organisation hiérarchique est elle-même impliquée dans l'existence des structures dissipatives :

— *Un sous-ensemble d'une structure dissipative est lui-même une structure dissipative* puisqu'il est constitué d'un ensemble d'éléments en interaction, traversé par un flux d'énergie-matière. Le recyclage de la matière peut cependant ne pas être complet : nous verrons, sur l'exemple des écosystèmes, que l'évolution des systèmes vivants pourrait se caractériser par l'acquisition de cycles de matière de plus en plus fermés.

— D'autre part, au niveau macroscopique défini par l'apparition des premières structures, peuvent apparaître des fluctuations qui s'amplifient et s'organisent, créant un nouveau niveau de structures. *Un ensemble de structures dissipatives interconnectées est lui-même une structure dissipative.*

Ces constatations sont à l'opposé des systèmes de la thermodynamique classique : un sous-ensemble d'un système fermé n'est pas en général un système fermé, et le deuxième principe ne s'y applique pas; d'autre part des systèmes fermés ne peuvent s'organiser entre eux puisqu'ils ne peuvent, par définition, échanger d'énergie.

MARGALEF (1968) énonce le principe d'une divisibilité « presque infinie » des écosystèmes : tout écosystème peut être conceptuellement divisé en compartiments, par un ensemble arbitraire de frontières pouvant être spatiales, fonctionnelles (par exemple trophiques), ou même quelconques. D'un compartiment à l'autre existent des interactions dissymétriques : passage d'énergie-matière de l'un vers l'autre, contrôle de l'un par l'autre etc. L'ensemble de ces interactions, quel que soit le système de frontières, réalise les propriétés globale du système complet. Nous montrerons à la fin de cet article que certaines lois relatives à la stabilisation des systèmes complexes, telles que les distributions des espèces, semblent se vérifier au niveau de sous-systèmes variés (taxocénoses diverses, quelle que soit leur importance) : de telles constatations semblent se rattacher à ce que nous avons dit de la divisibilité et de l'associativité des systèmes dissipatifs.

ECOSYSTÈMES

Les écosystèmes correspondent aux niveaux d'intégration que déterminent les *interactions entre populations animales, végétales et le milieu*. Du point de vue thermodynamique, l'essentiel de ces interactions est réalisé par les liaisons trophiques, amplement décrites dans la littérature écologique : connections entre producteurs primaires, consommateurs successifs, dérivores, décomposeurs; rendements tradition-

nellement admis comme étant de l'ordre de 10 %, mais en fait très variés d'un échelon trophique au suivant, et même à l'intérieur d'un échelon; pyramides des biomasses, des productions, des énergies. Le flux d'énergie, dans l'ensemble du réseau trophique comme dans l'une de ses parties, est entièrement ouvert; le flux de matière, par contre, est fermé dans une proportion qui varie selon l'élément chimique et selon l'état de maturité de l'écosystème. On reconnaît les propriétés des systèmes dissipatifs.

Au réseau d'interactions trophiques s'ajoute un réseau d'interactions auxiliaires modifiant l'efficience du premier. En effet, un peuplement vivant modifie les conditions climatiques, édaphiques et biochimiques ambiantes, lesquelles influent en retour sur les éléments du peuplement. Une partie de l'énergie transitant dans l'écosystème est ainsi soustraite au flux principal, et consacrée à des modifications de *structure*. On peut inclure dans ce réseau auxiliaire les transferts d'énergie consacrés aux déplacements des organismes, modifiant les relations spatiales entre populations (MARGALEF, 1973).

Le caractère évolutif des structures écologiques continue aujourd'hui d'être l'objet d'une réflexion intense, car les problèmes qu'il soulève sont loin d'être résolus.

On voit les écosystèmes se créer et, si les conditions externes sont suffisamment stables, évoluer spontanément et suivant des régularités bien établies à un niveau statistique. Un peuplement s'installe, modifie le milieu, donnant ainsi la possibilité de s'installer à un autre peuplement, et ainsi de suite jusqu'à installation de l'état stationnaire appelé climax. Une masse considérable d'observations et de réflexions des deux dernières décennies permettent d'établir avec quelque certitude la liste des principaux aspects de la succession écologique allant du peuplement pionnier au climax. Citons, en retenant MARGALEF (1968) et ODUM (1969, 1971) :

1. Augmentation de la biomasse totale jusqu'à une limite atteinte avec le climax.

2. Augmentation de la production brute et de la production nette jusqu'à un maximum atteint à un

stade intermédiaire de la succession. Ensuite, la production brute diminue jusqu'à équilibrer la respiration : la production nette devient alors nulle, on retrouve la proposition précédente.

3. Diminution du rapport production / biomasse, c'est-à-dire de la vitesse de renouvellement de la biomasse.

4. Diminution du flux d'énergie par unité de biomasse : il faut de moins en moins d'énergie pour maintenir vivante une même quantité de matière. MARGALEF (1970) y voit une application du principe de moindre action.

5. Recyclage de plus en plus effectif des éléments minéraux. Un écosystème jeune ne peut vivre sans apports extérieurs; en même temps, il évacue en permanence une partie de sa matière. L'écosystème évoluant, les détritiques s'incluent de plus en plus dans le réseau trophique, et la biomasse tend de plus en plus à se maintenir grâce à un circuit fermé des éléments chimiques essentiels. Une « production de régénération » se substitue à la « production nouvelle ».

En outre, si l'on considère la quantité totale d'éléments minéraux dans l'écosystème, on constate que la plus grande partie se trouve dans le milieu extérieur chez les écosystèmes jeunes, dans la biomasse et les parties mortes non décomposées (« nécromasse ») chez les écosystèmes mûrs.

Les deux aspects succession et recyclage sont liés au point que lorsqu'un écosystème est *exploité*, c'est-à-dire est l'objet d'un prélèvement régulier de matière-énergie par l'homme, ou par un autre écosystème, ou par un phénomène physique, ou bien lorsqu'il est *alimenté* naturellement ou artificiellement en éléments nutritifs, il rétrograde dans la succession et se maintient à un état juvénile.

6. Augmentation des diversités spécifique et biochimique. Parallèlement, les réseaux d'interactions se complexifient, particulièrement le réseau trophique (nombre croissant de prédateurs, parasites, symbiontes, détritivores), mais également le réseau d'interactions édaphiques et biochimiques. Les niches écologiques se diversifient et se spécialisent. Au total,

l'organisation du système s'accroît. Il s'ensuit une augmentation des possibilités homéostatiques; mais ce point soulevant des polémiques actuelles, nous le reprendrons en détail plus loin.

7. La taille moyenne des organismes augmente — par apparition de grandes tailles et non disparition des petites : en d'autres termes, la diversité des tailles augmente.

8. Les cycles biologiques, simples et courts chez les espèces d'écosystèmes jeunes, avec vitesses de croissance et de multiplication élevées, sont supplantés par des cycles longs et complexes, comprenant l'apparition de formes de résistance et de protection, et de comportements et déplacements capables de compenser le ralentissement de la croissance et de la multiplication. On a écrit que la « qualité » se substitue à la « quantité ». Plus précisément, une partie de l'énergie transitant dans le réseau trophique est soustraite à la *croissance*, et consacrée au *développement* de structures — y compris l'apparition de niveaux trophiques supérieurs, coûteux en énergie puisque le rendement d'un échelon trophique au suivant est faible.

L'organisation d'un écosystème coûte en énergie. Le maintien dans un état juvénile d'un écosystème exploité vient de ce que le prélèvement d'un excédent de production interdit à celui-ci de consacrer cette énergie à son développement, c'est-à-dire retarde sa maturation, aux bénéfices d'une maturation accrue du système exploitant. Des exemples similaires se rencontrent en Economie (VIEIRA DA SILVA, 1975).

STABILITÉ, RÉSILIENCE, ROBUSTESSE

Les différents aspects de la succession écologique ne sont pas indépendants. On en cherche traditionnellement un dénominateur commun dans l'acquisition d'homéostasie — parfois sans bien préciser sur quelles variables porte cette homéostasie, et c'est là l'origine de la polémique actuelle.

On a, au total, création et maintenance d'une biomasse maximale compte-tenu d'un apport d'énergie fixé; tendance vers une économie d'énergie par unité

de biomasse maintenue; tendance vers une indépendance de plus en plus effective vis-à-vis des fluctuations externes. Il s'édifie, en particulier, une indépendance vis-à-vis des fluctuations des apports en sels nutritifs. REICHLÉ et al. (1974) y voient une adaptation à la pénurie habituelle de ces éléments dans le milieu: le carbone et l'eau, excédentaires, ne sont complètement recyclés qu'à l'échelle de la biosphère. Cette contrainte est palliée par l'établissement de cycles courts permettant de préserver un capital d'éléments minéraux. La stabilité des cycles de matière, et des flux d'énergie qui leur sont liés, est une condition essentielle: en effet, toute oscillation se traduit par une inégalité entre quantités produites et quantités consommées, donc par un ralentissement du flux total et par une ouverture du cycle.

La stabilité d'un écosystème jeune est étroitement liée à celle des apports trophiques, dont il ressent tous les à-coups. C'est la stabilité des cellules de convection évoquées plus haut. Elle est remplacée dans les écosystèmes mûrs par une *stabilité homéostatique*, autorisant sinon une constance de la biomasse, du moins son adaptation sans à-coups aux fluctuations à long terme du milieu. Le « contrôle physique » et remplacé par le « contrôle biologique » (BOESCH, 1974). La stabilité du stock d'éléments biogènes devient alors remarquable: GOLLEY (1972), par exemple, montre que si l'on augmente expérimentalement six fois les apports en potassium dans une forêt tropicale, on n'obtient aucune modification décelable du stock minéral dans la biomasse.

On affirme classiquement qu'au cours d'une succession s'observe la complexification progressive de l'écosystème, qui en même temps se structure de façon à *contrôler de mieux en mieux les démographies de ses divers éléments* grâce à la mise en place d'un réseau de feed-backs. Le critère de sélection se trouve vraisemblablement dans une augmentation *durable* de la biomasse. Une diminution de la biomasse rend en effet le système non concurrentiel pour l'occupation de l'espace et l'utilisation des ressources du milieu; mais une augmentation temporaire a le même effet (sous réserve du rôle

de l'hétérogénéité spatiale, que nous envisagerons par la suite), car cette augmentation se répercute à d'autres niveaux trophiques par des diminutions de biomasse et donc au total par des diminutions du flux d'énergie. Or, flux d'énergie et biomasse (c'est-à-dire quantité de matière structurée) sont liés, en vertu des propriétés des systèmes dissipatifs. En conclusion, le maintien d'une biomasse maximale pour une énergie incidente donnée, a lieu pour une stabilité maximale des flux.

Ceci posé on doit regretter, avec le Premier Congrès International d'Ecologie (La Haye, septembre 1974), l'imprécision du terme « stabilité », utilisé suivant les cas pour désigner :

- la simple constance (absence de changements);
- l'inertie (résistance aux perturbations);
- l'élasticité (vitesse à laquelle le système perturbé revient à son état initial);
- la stabilité cyclique (oscillations stationnaires);
- la stabilité de trajectoire (telle que la reproductibilité d'une succession).

HOLLING (1973) distingue, au terme d'une analyse pertinente, *stabilité* et *résilience*. La première notion désigne l'aptitude d'un système à revenir à son état d'équilibre, défini quantitativement, après qu'il s'en soit éloigné fortuitement. Il s'agit évidemment d'une aptitude définie sur un intervalle de temps court par rapport aux dérives spontanées ou adaptatives de l'écosystème. Les conditions d'équilibre sont définies dans un domaine de l'espace de phase appelé *domaine d'attraction*, à l'intérieur duquel toute fluctuation suscite l'apparition d'une force de rappel. Si le système est transporté en dehors du domaine d'attraction, il perd son point d'équilibre et dérive jusqu'à ce qu'il se détruise, ou jusqu'à ce qu'il soit capturé par un nouveau domaine d'attraction, caractéristique d'une nouvelle position d'équilibre a priori différente de la première. SMITH (1968), pour ne citer qu'un exemple, signale que dans les Grands Lacs canadiens, après une phase de surexploitation du poisson, suivie par l'effondrement des rendements et l'abandon de la pêche, les effectifs des différentes espèces se stabilisent à des niveaux et suivant des proportions très différents des valeurs initiales.

La résilience désigne la persistance qualitative d'un réseau de relations à l'intérieur d'un système, en dépit des fluctuations des variables d'état et de transfert et des paramètres.

Le passage d'un domaine d'attraction à un autre peut ne pas affecter la résilience : les espèces et leurs relations subsistent. Qui plus est, la résilience peut utiliser des variations quantitatives que d'autres mécanismes simultanés ont tendance à tamponner; il y a alors *conflit* entre stabilité des flux et des biomasses, et persistance des structures.

On en vient à comprendre que la « finalité » d'un système naturel complexe n'est peut-être pas unique, et peut comporter des contradictions. Le système est composé de sous-systèmes pouvant entrer en concurrence aussi bien entre eux qu'avec le système global. Le conflit de stratégies entre l'écosystème et les populations qui le composent est mis en évidence par certains auteurs tels que GOODMAN (1974), qui cite des exemples, empruntés à la littérature, d'« oscillations adaptatives » maintenues par la sélection, et permettant la persistance d'espèces et de liaisons que ne permettrait pas un mécanisme de contrôle démographique.

Des stratégies contradictoires de sous-systèmes suscitent au niveau de l'écosystème des contre-réactions desquelles ressortent les propriétés de stabilité et de résilience *globales*. Celles-ci n'impliquent pas que l'on constate une stabilité de toutes les variables et paramètres, à toutes les échelles d'observation.

Plusieurs des acceptations du terme stabilité inventoriées par ORIANS (*loc. cit.*) n'ont trait qu'à une persistance qualitative de l'écosystème, sans qu'il soit précisé s'il s'agit d'une persistance de simple aspect et composition qualitative, ou au contraire de structure et de relations. Cette persistance est obtenue soit à l'intérieur d'un intervalle de perturbations ne dépassant pas les possibilités du système ou des espèces; soit au contraire, dans des conditions dites « extrêmes » : à savoir, que lorsqu'un écosystème juvénile est atteint par une perturbation, il se régénère vite du fait de son caractère de peuplement pionnier. C'est la persistance que l'on observe dans les peuplements d'estuaires et d'éboulis. Une pertur-

bation identique désorganiserait un écosystème plus mûr en lui faisant dépasser ses limites d'homéostasie, et en le faisant rétrograder dans la succession, voire être remplacé par un peuplement pionnier. C'est ainsi que LARSEN (1974) décrit l'effet d'un cyclone sur un ensemble de communautés benthiques d'estuaire : après un retour aux conditions habituelles, on constate que l'inondation a beaucoup plus affecté les communautés d'aval, plus diversifiées et adaptées à un régime régulièrement salé, que celles d'amont, plus simples car constamment soumises à des variations du milieu créant une sélection d'espèces eurytopes. WOODWELL (1970) note par ailleurs la faible spécificité écologique des peuplements juvéniles, en remarquant qu'une pollution ou des conditions climatiques sévères font apparaître le même peuplement végétal de type juvénile.

Cette « stabilité » des écosystèmes jeunes, qui les rend aptes à résister à des perturbations violentes qui briseraient un système fondé sur des mécanismes délicats d'homéostasie, doit être appelée *robustesse*. Elle est liée essentiellement à la robustesse des espèces présentes, et non à la robustesse de leurs interactions, au demeurant rares. Quant à la stabilité quantitative de ces systèmes, elle est liée à la stabilité du milieu, et les variations de ce dernier peuvent donner lieu à d'importantes fluctuations dans les biomasses et les dominances d'espèces : LARSEN (*loc. cit.*) en donne un exemple convainquant.

MARGALEF (1957 et suiv.) met en évidence l'aspect cybernétique du processus de maturation des écosystèmes, qui équivaut à un *stockage d'information*. Il se réalise, lors du climax, un couplage milieu-peuplement apte à compenser l'effet de toute fluctuation *prévisible*. Par contre, les fluctuations non prévues (un accident, une pollution), désorganisent le système. En d'autres termes, un écosystème mûr stabilise sa masse et ses flux grâce à des mécanismes homéostatiques, dépassés par une fluctuation non inscrite dans la structure. Au contraire un écosystème simple, formé d'espèces robustes, est mal auto-stabilisé; mais il est le seul, par élimination, à pouvoir persister ou se reconstituer rapidement en cas de stress.

COMPLEXITÉ ET HOMÉOSTASIE :
L'HYPOTHÈSE DIVERSITÉ-STABILITÉ

Les distinctions précédentes étant bien établies, nous rejoignons certains participants du Premier Congrès International d'Ecologie pour affirmer que les rapports entre stabilité/résilience et diversité/complexité sont loin d'avoir fait encore l'objet d'une réflexion suffisante.

En premier lieu, il peut ne s'agir que de rapports statistiques. Toute rétro-action particulière est un cas d'espèce : le nombre de boucles, et encore moins le nombre d'éléments dans un système, ne sauraient faire prévoir sa capacité de stabilisation.

Devant la complexité de tout système naturel, rendant illusoire son analyse exhaustive, on a recours à la « Cybernétique statistique » qu'est la Théorie de l'Information. Le dixième théorème de SHANNON (1948) établit que la capacité du canal d'information agissant en retour pour compenser une déviation, doit être au moins égale à l'augmentation d'entropie provoquée par la déviation. Il s'ensuit qu'un canal d'information important (c'est-à-dire une possibilité de choix importante dans le cheminement de l'énergie à travers le système) semble garantir la stabilité du flux total. C'est le raisonnement de MAC ARTHUR (1955), qui le premier relie la stabilité du flux énergétique global à la diversité du système, définie comme quantité d'information nécessaire pour décrire l'ensemble des cheminements théoriquement possibles (indices de diversité de SHANNON et de MARGALEF — qui ne diffèrent que par la façon de déterminer les probabilités). La diversité mesure alors la capacité du canal, à supposer que toutes les successions d'éléments soient également probables. Ce n'est évidemment jamais le cas, et certains auteurs introduisent la notion pertinente de *connectance*, qui est la proportion de liens effectivement réalisés dans le système, par rapport au nombre total de liens mathématiquement possibles (GARDNER et ASHBY, 1970).

La connectance étant connue, et mesurée par une nouvelle quantité d'information qui est l'information

du réseau d'interactions, on n'a toujours qu'une estimation des possibilités *potentielles* du système : on ne sait rien de l'efficacité avec laquelle cette information est utilisée dans la finalité globale du système. Cette *information efficace*, encore appelée *fonctionnelle*, ou *signifiante*, ou *sémantique* (1) n'est pas mesurable dans l'état actuel de la théorie (cf. JOHNSON, 1970; THEODORIDIS et STARK, 1971).

Comme nous l'avons fait remarquer, une action en retour n'a d'effet régulateur qu'à l'intérieur de certaines limites de fluctuations, qui définissent un domaine d'attraction. GOODMAN (1974) rappelle, en citant des exemples, que l'introduction arbitraire, au même titre que la suppression arbitraire d'espèces dans un écosystème, entraîne à moyen terme une diminution de la diversité spécifique : ou bien les nouvelles espèces prolifèrent sans contrôle (l'écosystème ne les ayant pas « prévues »); ou bien elles

(1) Par analogie avec l'information linguistique. La diversité d'un système de symboles est la mesure d'une quantité d'information mathématique. En fait, une faible proportion de cette information est « sémantique », puisque peu d'assemblages de symboles ont une signification dans un code donné. Soient pas sans risque, la liaison négative entre complexité et stabilité est donnée pour une des conclusions du Congrès.

Des exemples sont donnés à l'appui, où l'analyse d'un cas particulier ou d'une expérimentation aboutit à une telle relation inverse. En fait, les références sont parfois tronquées : HURD et al. (1971) ne sont cités par BOESCH (1974) que pour affirmer la relation inverse chez les insectes d'une série de parcelles; or elle est directe pour la végétation. Des observations et des expériences telles que celles de PAINE (1966) ne sont pas citées : elles démontrent que la suppression des carnivores dans un peuplement fait s'effondrer en même temps diversité et stabilité : le système redevient « physiquement contrôlé », avec prédominance d'un très petit nombre d'espèces, pouvant à tour de rôle monopoliser l'espace.

A cette argumentation approximative (sur l'intentionnalité de laquelle nous nous garderons d'avoir une opinion) s'ajoute la confusion cultivée entre stabilité ou résilience homéostatiques des écosystèmes mûrs, et robustesse des écosystèmes jeunes adaptés aux stress, ainsi que nous l'avons analysé. Il s'ensuit dans l'esprit des auteurs une réhabilitation des systèmes simples, seuls à pouvoir résister à des formes d'activité humaine telles que surexploitation et pollution. Notons que ces systèmes simples sont parfois une conséquence de la surexploitation et de la pollution, en sorte que l'argumentation constitue un système fermé. Cependant JACOBS, présentant devant le congrès le groupe de travail « Diversity, stability and maturity in ecosystems influenced by human activities », parle de la « surprenante stabilité des monocultures », et l'attribue à la gestion humaine et, en fin d'analyse, à la « structure hautement diversifiée et bien tamponnée de la société humaine » (sic !). L'hypothèse diversité-stabilité se trouverait donc réhabilitée... par pesticides et tracteurs interposés.

suscitent des rétro-actions positives : le changement agit alors comme un stress, et l'écosystème régresse.

En résumé, toute multiplication des éléments d'un système n'entraîne pas automatiquement une augmentation de son organisation fonctionnelle : encore faut-il que des liens fonctionnels se créent, et que ces liens aient pour conséquence une stationnarité nouvelle ou accrue, ou bien une meilleure adaptation au milieu. Dans cette perspective, la diversité spécifique n'indique que de façon très grossière la capacité *a priori* d'autostabilisation du système.

Pourtant, une masse considérable d'observations des dernières décennies semble indiquer une corrélation généralement fiable entre la diversité spécifique dans les écosystèmes naturels d'une part, et leur maturité et leurs possibilités d'autostabilisation d'autre part. Ces observations, loin d'être anecdotiques comme le prétend GOODMAN (*loc. cit.*), valent par leurs recoupements; jointes à certains développements récents que nous traiterons plus loin, elles donnent à penser que la diversification *dans les conditions naturelles* est loin d'être équivalente à une diversification obtenue par juxtaposition d'espèces choisies au hasard dans la biosphère. Elle comporte l'acquisition d'information signifiante dans une proportion bien supérieure à ce que peut réaliser une accumulation arbitraire de liaisons, à plus forte raison une simulation par un modèle dans lequel les conditions (encore très mal connues) d'une information fonctionnelle ne sont absolument pas introduites. L'évolution naturelle des écosystèmes tend à sélectionner des structures aboutissant à un renforcement de l'homéostasie. Il ne nous semble pas justifié de se débarrasser d'un trait de plume de l'hypothèse « diversité-stabilité », jugée « naïve quoique bien intentionnée », en se fondant sur les propriétés de certains modèles mathématiques (MAY, 1974) (2).

On doit reconnaître que le problème de la stabilité homéostatique n'a encore pratiquement pas été

abordé à l'échelle de complexité des écosystèmes réels. GARDNER et ASHBY (1970) font remarquer qu'on n'a encore qu'une très mauvaise connaissance des conditions de stabilité des systèmes de grande taille, tels qu'un aéroport de 100 avions ou une ville de 10 000 habitants. Il est probable que des progrès dans cette direction mettront en évidence des propriétés et des conditions d'existence non prévues par l'étude et la modélisation des systèmes simples. Certaines perspectives apparaissent déjà, et nous allons tenter de les inventorier.

CONNECTANCE OPTIMALE

Les auteurs que nous venons de citer, ainsi que MAY (1971 et suiv.), JEFFRIES (1974, 1975), abordent le problème au moyen de modèles linéaires complexes. Ils démontrent que, *dans un système assemblé au hasard*, la stabilité est la plus probablement obtenue pour une connectance optimale très inférieure à 100 % : par exemple, 13 % pour un système à 10 éléments. La transition est brutale entre stabilité et instabilité au niveau du seuil de connectance. L'intensité des interactions intervient également : de faibles interactions peuvent admettre une connectance forte, et inversement. Enfin, une hiérarchisation des interactions permet de supporter davantage de connectance.

De tels modèles comportent une forte part d'arbitraire, tant dans les hypothèses sur la forme des interactions, que dans les critères de « stabilité ». Rappelons aussi qu'il s'agit de modèles linéaires, alors que les processus réels s'éloignent souvent de la linéarité; enfin, ils décrivent des systèmes fermés. On peut s'interroger sur la valeur de la méthode, même à titre de recherche d'une approximation, quand on connaît la différence entre la thermodynamique linéaire des systèmes clos, et la thermodynamique non linéaire des systèmes dissipatifs, auxquels appartiennent précisément les écosystèmes. SILJAK (1974) affirme cependant que ces modèles montrent une large tolérance vis-à-vis de la non-linéarité et de la variation dans le temps des paramètres d'interactions. D'autre part il semble d'un grand intérêt

(2) MAY, soutenu par plusieurs participants du Congrès, tire argument de ce que les modèles mathématiques complexes qu'il a éprouvés sont moins stables que les modèles simples. Bien que l'auteur se déclare en 1973 (d'après WAGNER, 1974) conscient qu'il ne fait qu'explorer les propriétés d'un modèle, comme on étudie les propriétés d'une fonction en mathématiques, et que ses hypothèses ainsi que son critère de « stabilité » ne

de montrer, même de cette façon, que les propriétés des systèmes complexes ne peuvent être entièrement prévus à partir de la modélisation des systèmes simples.

Enfin, l'optimisme n'est peut-être pas injustifié pour la raison suivante : les propriétés déduites des modèles rappellent des constatations faites sur les écosystèmes réels. MAC ARTHUR (1955) indiquait déjà que là où il y a beaucoup d'espèces la stabilité est obtenue avec des régimes alimentaires très spécialisés et peu de niveaux trophiques, c'est-à-dire avec peu de connectance (cas de la forêt tropicale). Cela n'est pas toujours vrai et, dans le milieu marin par exemple, on observe beaucoup d'espèces, de nombreux niveaux trophiques, et relativement peu de spécificité alimentaire; or ce milieu est généralement bien tamponné (non pas robuste !). Les interactions sont en moyenne faibles, ce qui permet une forte connectance.

Enfin, l'organisation par blocs hiérarchisés est une caractéristique de tout système vivant.

CADRE SPATIO-TEMPOREL

Les considérations précédentes sont quantitatives et statistiques, et si la notion de connectance améliore celle de diversité dans la prévision des capacités homéostatiques, on peut lui appliquer la même critique qu'à celle-ci : on n'accède qu'à une potentialité de stabilité. De toute évidence d'autres facteurs sont requis. GOLLEY (1974) en fait une analyse rapide dans laquelle il distingue trois attributs des écosystèmes :

— masse de matière vivante : elle est associée plutôt aux propriétés d'inertie, mais aussi à la quantité d'éléments nutritifs stockés, dont nous avons vu plus haut la signification;

— nombre d'options pour le cheminement de la matière et de l'énergie : dans une certaine mesure la diversité et la connectivité répondent à cette notion, encore qu'elles ne donnent aucun renseignement sur la souplesse et la possibilité d'empiètement des fonctions, facteurs essentiels d'après l'auteur;

— les délais et l'organisation dans le temps des réponses (« timing »), extrêmement importants dans tout système de rétroactions, puisque suivant les cas on obtient des oscillations amorties, ou entretenues (phénomènes d'hystérésis), ou une instabilité complète.

Ce facteur « temps » mérite d'être considéré. Il est rare de constater dans la nature des oscillations régulières : elles n'ont lieu que dans des cas très simples et dans des systèmes relativement clos, et font immédiatement l'objet d'une note. On observe la plupart du temps des oscillations induites par les conditions externes (périodicités saisonnières, nycthémerales...), auxquelles se superposent des variations aperiodiques dites « aléatoires » car on n'en discerne pas les causes. Ces variations, dont l'intervalle indique l'amplitude du domaine d'attraction, témoignent de la complexité des interactions et de l'impossibilité d'atteindre un régime stationnaire : on ne décrit qu'une variance dans le temps (3).

Il se peut que la complexité du réseau de feedbacks se manifeste, entre autres, par une diversification des délais d'action. Si une fluctuation fait sortir le système de son domaine d'attraction, elle peut parfois être maîtrisée à plus long terme grâce à une autre boucle à délai d'action plus long. Cet aspect, à notre connaissance, n'a pas encore été envisagé par les constructeurs de modèles. Il semble intuitivement que, si une fluctuation engendre dans un écosystème une série de contre-réactions à délais diversifiés, il s'ensuive une amélioration de la stabilité. La technologie utilise de telles solutions. Il est même possible que cette diversification réponde à des lois d'optimalité, c'est-à-dire qu'il existe une distribution optimale des délais de réponse; ce champ d'investigation reste entièrement ouvert.

Le cadre spatial des interactions doit également être introduit dans notre image du fonctionnement

(3) L'analyse spectrale des séries temporelles, qui est une décomposition de cette variance en quantités additives rapportées aux différents rythmes significatifs (Anon., 1975), semble cependant aboutir à la découverte de périodicités endogènes masquées au premier abord. Le problème analytique non résolu actuellement est celui de la non-stationnarité, les périodicités étant stables sur des intervalles de temps trop petits pour qu'elles puissent être révélées significativement.

global de l'écosystème. Nous y voyons deux aspects :

— *Aire moyenne d'une interaction.* MARGALEF (1968, 1973) s'inquiète de ce que l'espace sur lequel on décrit un ensemble d'interactions ne soit jamais introduit dans les modèles dynamiques du type « loi d'action de masse ». Bien que le problème ait été évoqué dans des réunions internationales (GONZALEZ-BERNALDEZ, 1970), on ne précise généralement pas dans la formulation si les variables considérées se réfèrent à un point de l'espace, ou désignent une moyenne sur une aire et de quelle importance. Or, non seulement des phénomènes différents se produisent aux différentes échelles d'espace et de temps, mais, en raison des vitesses de déplacement variables des diverses espèces (donc des diverses interactions), l'espace n'a pas la même signification pour les différents éléments du système. Plus précisément, un individu d'une espèce consommatrice est sensible à la densité moyenne de ses proies sur une aire qui dépend de ses possibilités de déplacement (et aussi du temps pendant lequel il peut rester à jeun, etc...). L'aire d'interaction est généralement plus grande pour un carnivore que pour un herbivore, pour un macrophage que pour un microphage; la taille des organismes intervient entre autres à ce niveau. Quant aux producteurs primaires, ils dépendent de la répartition des éléments nutritifs dans le milieu et de leur diffusion.

Une interaction décrite par une équation différentielle, ou tout autre algorithme, se rapporte donc à une aire sur laquelle on retient les valeurs moyennes des variables. Ces aires varient suivant le niveau trophique, et le problème que pose cette particularité pour la modélisation d'un système complet n'a pas encore été résolu. Il faudrait probablement introduire une description probabiliste, incluant les distributions (toujours surdispersées) des différents termes, ce qui nous conduit au deuxième aspect :

— *Hétérogénéité du milieu ambiant et de la répartition des organismes.* Cet aspect, à l'opposé du précédent, a été envisagé par plusieurs auteurs. HUFFAKER (1958) démontre expérimentalement que la dynamique proie-prédateur dépend du cadre spatial, et précisément des barrières partielles que peut comporter le milieu pour une ou plusieurs popu-

lations. Ce problème est fortement lié au précédent : si les dynamiques dépendent des distributions, les caractères statistiques de celles-ci dépendent de l'échelle d'observation (FRONTIER, 1973, 1974). L'échelle introduite dans un modèle d'interaction devra coïncider avec une échelle de « perception du milieu par le prédateur », qui dépend de ses capacités de déplacement : on est reconduit au problème précédent. HOLLING et EWING (1971) introduisent la « contagion de l'attaque » dans un modèle proie-prédateur : on a peut-être là la clé de l'introduction du cadre spatial dans les modèles.

Dernière contrainte : pour tout type d'interaction, l'espace peut être divisé en compartiments dont les évolutions ne sont pas synchrones : à l'hétérogénéité spatiale s'ajoute une hétérogénéité dans le temps, de telle sorte qu'une moyenne effectuée sur une aire trop vaste pourra masquer complètement la dynamique existante. De plus, des migrations de matériel se produisent d'un compartiment à l'autre. Des modélisations introduisant des taux de migration ont été tentées (exemples donnés dans HOLLING, 1973); les systèmes traités sont toutefois artificiellement simples, fermés, et l'on prévoit de grandes difficultés quand il s'agira de modéliser des écosystèmes complets. Là encore, l'espoir paraît tenir non pas à une analyse déterministe exhaustive, mais à l'établissement de modèles fondés sur des distributions statistiques des paramètres et des variables d'état et de transfert.

LOIS RANG-FRÉQUENCE : ADAPTATION À LA DIVERSITÉ DES « COÛTS » DES ÉLÉMENTS DANS LE SYSTÈME

L'existence de contraintes supplémentaires intérieures aux systèmes complexes est démontrée par des statistiques relatives aux répartitions des individus par espèces dans une biocénose, ou dans une partie de celle-ci telle qu'une taxocénose. On sait depuis longtemps que ces répartitions ne sont pas quelconques. La représentation qu'on en donne habituellement est la courbe décrivant les effectifs ou les pourcentages en fonction du rang des espèces classées par ordre d'abondance décroissante. Les

courbes obtenues en échelle log-log ou semi-log ont des allures variées selon les circonstances; elles ont été souvent décrites en liaison avec les mesures de diversité spécifique: voir par exemple WILLIAM (1964). Certains auteurs en ont tenté une formulation mathématique et une interprétation; cette dernière est quelquefois assez peu convaincante, cependant le modèle mathématique proposé garde sa valeur descriptive.

MAC ARTHUR (1957, 1960) déduit de trois hypothèses distinctes relatives au recouvrement des niches écologiques, trois lois rang-fréquence. La première, seule à avoir été utilisée par la suite, s'identifie à la distribution dite du « bâton brisé »: répartition moyenne des longueurs de n segments provenant du partage d'un segment de longueur fixée à l'avance par $n-1$ points au hasard (PIELOU, 1969; FRONTIER, 1976). Dans le modèle, l'effectif total de la biocénose ou de la taxocénose est représenté par la longueur du « bâton », et les longueurs des segments du partage sont proportionnelles aux pourcentages des n espèces. En fait, on peut montrer que la même distribution peut s'obtenir à partir de diverses hypothèses de départ (COHEN, 1968), toutes revenant à *n'introduire aucune information avant partage*, les seules contraintes étant le non-empiètement des segments, et leur sommation donnant une quantité fixée. Il semble donc qu'appliqué aux biocénoses, le modèle ne décrive que la répartition au hasard de N individus en n espèces distinctes, en d'autres termes l'absence de singularité dans l'organisation des individus en espèces. L'équirépartition, extrêmement improbable (même approximativement) dans le cas d'un partage au hasard, représenterait une de ces singularités, qui n'est jamais réalisée dans les écosystèmes réels. La distribution de Mac Arthur est observée dans certains cas: peut être les cas où, en raison d'un échantillonnage portant sur un mélange de biocénoses, les espèces récoltées sont distribuées de façon plus ou moins aléatoire (FRONTIER et BOUR, 1977). La plupart du temps, les espèces dominantes sont plus fréquentes, et les espèces les moins représentées plus rares, que d'après le modèle. Ces dernières montrent une raréfaction rapide, que Mac Arthur a tenté d'interpréter en

disant qu'elles représentent un peuplement voisin mal échantillonné: en les considérant isolément, on trouve qu'elles se répartissent entre elles suivant une nouvelle distribution en « bâton brisé ».

MOTOMURA (1947) propose un autre raisonnement, repris par INAGAKI (1967). On obtient, en coordonnées semi-logarithmiques, une droite dont la pente caractérise la diversité de la taxocénose. La loi est vérifiée dans un certain nombre de cas, mais on obtient souvent en milieu aquatique non pas un seul alignement de points, mais plusieurs segments successifs, dénotant la coexistence de plusieurs communautés, chacune ayant sa loi propre (INAGAKI, *loc. cit.*, d'après des données de Ernst; BINET et DESIER, 1972).

D'autres lois descriptives ont été proposées, sans interprétation causale; elles sont également vérifiées dans un certain nombre de cas: série logarithmique de FISHER *et al.* (1943); loi log-normale de PRESTON (1948, 1962), etc. Par ailleurs ODUM *et al.* (1960) relie la structure logarithmique à la structure hiérarchique de l'écosystème.

Des lois rang-fréquence ont été déterminées dans un tout autre domaine: celui de la statistique des symboles dans un code, et particulièrement des mots dans une langue réelle. Des travaux empiriques ayant montré de remarquables alignements, en échelle log-log, suivant des droites de pente -1 , MANDELBROJT (1953) fait une analyse cybernétique du phénomène, fondée sur l'adaptation d'un code à la capacité d'un canal d'information. Le raisonnement est repris par BRILLOUIN (1959); il n'est pas hors de propos de le rappeler ici.

La capacité d'une voie est le nombre maximal d'unités d'information qu'elle peut transmettre par unité de temps. Le code comprend des signaux de différentes probabilités (donc porteurs de diverses quantités d'information), et de différentes longueurs. Il s'agit de trouver un code tel que la voie soit utilisée de façon optimale, c'est-à-dire tel que la quantité moyenne d'information transmise par unité de temps soit maximale.

Si les symboles sont tous de même durée, leur équiréquence assure la condition requise: la quan-

tité d'information transmise est alors égale à la capacité de la voie. Si les symboles sont de durées différentes, on conçoit que les plus longs doivent être en même temps les plus rares, sans toutefois disparaître. On démontre que la transmission optimale a lieu pour une distribution de fréquences précise des symboles en fonction de leurs durées : on doit avoir

$$p_n = e^{-ct_n}$$

où n est le rang du symbole, p_n sa fréquence, t_n sa durée et c une constante. Il est alors possible de calculer la loi rang-fréquence des symboles : fait important, la variable t_n s'élimine et il vient

$$p_n = P(n + B)^{-\gamma}$$

ou $\log p_n = \log P - \gamma \log(n + B)$

où P est le nombre de messages possibles, B et γ des constantes. Les courbes obtenues en échelle log-log montrent une convexité vers le haut à gauche, puis deviennent très proches d'une droite de pente $-\gamma$. Un très bon ajustement est trouvé dans les statistiques des mots des langues réelles, ce qui tend à indiquer que les langues réelles sont des systèmes de transmission d'information qui se sont élaborés au cours des âges en réalisant une adaptation optimale entre code et voie. Toutefois les mots, dans ces statistiques, ne sont pas classés par longueurs : ils ne le sont que par fréquences, vraisemblablement en fonction d'un « coût » qui n'est pas la durée du symbole, mais une dépense d'ordre psychophysique. La loi est indépendante de la nature et des caractéristiques de ce coût puisque la variable correspondante s'élimine du calcul; on pourra généraliser le raisonnement et l'appliquer à toute sorte de « coût » attaché au symbole, sans qu'il soit nécessaire d'en préciser la nature. La seule contrainte est que ces coûts soient additifs, et que leur somme pour un système donné ait une valeur fixée.

De fait ce type de loi, mis en évidence pour la première fois en linguistique, régit toute une classe de systèmes impliquant une gestion de l'information, à coût total fixé. PETRUSZEWICZ (1972) le retrouve pour diverses variables socio-économiques : nombre

d'habitants des villes, effectifs des métiers, salaires etc...

L'idée d'une application aux écosystèmes revient à MARGALEF (1957) : l'auteur observe la loi de Mandelbrojt dans certains peuplements planctoniques, ce qui suggère que :

a) les espèces les plus rares sont en même temps les plus coûteuses d'un certain point de vue (que la relation rang-fréquence ne permet pas d'expliquer);

b) que les écosystèmes naturels réalisent, par la distribution des espèces qui les constituent, un ajustement de la fréquence à ce coût, optimal suivant un certain critère. Ce dernier peut être relativement explicité : maximisation de la quantité d'information réalisée par la répartition des individus en espèces distinctes. Il semble justifié d'admettre que cette quantité est en rapport avec la quantité d'information *fonctionnelle* transmise ou stockée dans le réseau d'interactions réalisant le système. Le critère de sélection pourrait se trouver entre écosystèmes d'organisations variées, sur la base d'une stabilité et d'une résilience maximales : nous sommes reconduits à la discussion précédente.

La propriété fondamentale de la variable « coût » est son caractère additif, lié à l'existence d'un coût total limité mis à la disposition du système. Il vient aussitôt à l'esprit que la grandeur concernée dans le cas des écosystèmes est la quantité de matière et d'énergie par unité de temps. Un flux d'énergie incidente et un approvisionnement en matériel nutritif limités doivent être utilisés en vue d'une compétitivité maximale. L'analyse des successions écologiques confirme ce critère. Cependant, comme les sources limitatives sont variées (énergie, éléments nutritifs divers), la stratégie est peut-être multiple; et peut-être comporte-t-elle des conflits, à moins qu'elle soit déterminée par un facteur limitant unique. Le problème reste entièrement ouvert, et des analyses approfondies du type de celle de Mandelbrojt, appliquées à diverses situations concrètes, seraient sans doute d'un haut intérêt.

D'autre part, on est loin de pouvoir affirmer que l'énergie et la matière nutritive sont les seules gran-

deurs conservatrices de l'écosystème. JOHNSON (1970) suggère l'existence d'une classe d'information *signifiante* pour laquelle le système est clos, c'est-à-dire en possède une quantité limitée dans l'état stationnaire : dès lors, il est traversé par un flux d'information signifiante. L'organisation est sans cesse détruite par augmentation d'entropie, et recréée, mais pas aux dépens de n'importe quelle augmentation d'entropie ambiante. Il se pourrait que l'information signifiante d'un système constitue donc elle aussi l'objet d'un « coût » des éléments dans le système, base d'une gestion optimale conduisant aux lois limites décrites. Ce point de vue n'est d'ailleurs pas indépendant du point de vue purement énergétique : on sait en effet que l'augmentation et le maintien de l'organisation d'un système sont coûteux en énergie. La part d'énergie soustraite à la croissance et consacrée au développement, c'est-à-dire à l'accumulation d'information signifiante, pourrait servir à la mesure de cette dernière.

ORIANS (1974) évoque par ailleurs le coût d'une adaptation à un certain état du milieu, en tant que perte des possibilités d'adaptation à d'autres états possibles : c'est le coût de la spécialisation, mesuré en tant que risque. Un coût génétique peut également être introduit à ce niveau.

Quoiqu'il en soit, l'évolution naturelle des écosystèmes se confond dans cette optique avec l'acquisition d'une structure optimale pour la gestion de l'information structurale, compte tenu de sources limitées. L'observation des diagrammes rang-fréquence le long d'une succession écologique est significative à cet égard.

UTILISATION DES DIAGRAMMES RANG-FRÉQUENCE DANS L'ANALYSE DES SUCCESSIONS ÉCOLOGIQUES

Les exemples venus à notre connaissance ont trait aux peuplements aquatiques, en l'occurrence au plancton marin et d'eau douce. La succession écologique se traduit par une successions d'allures caractéristiques de la courbe rang-fréquence, parallèlement à l'évolution de la diversité spécifique. On reconnaît trois stades principaux (fig. 1) :

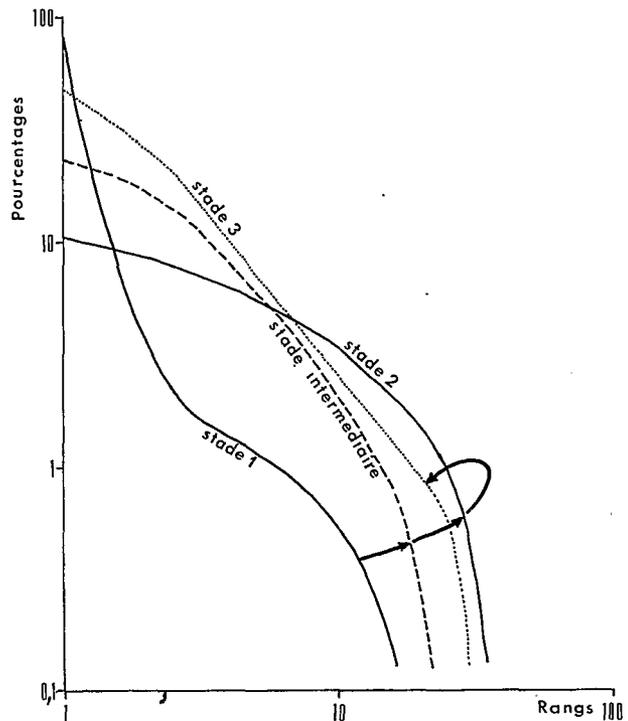


FIG. 1. — Allures des diagrammes rang-fréquence au cours d'une succession écologique dans le plancton : stade 1 (peuplement juvénile), stade intermédiaire, stade 2 (peuplement mature), stade 3 (peuplement vieilli, ou changement d'échelle de la diversité ?). Echelle log-log.

— *Stade 1* : début de la succession. La courbe a une allure en S en échelle log-log, concave vers le haut à gauche, convexe à droite. Elle traduit l'abondance d'un très petit nombre d'espèces principales; la rareté des suivantes, dont les points représentatifs s'alignent sur un segment de droite au voisinage du point d'inflexion; enfin, un contingent d'espèces très rares sans doute mal échantillonnées, donnant une chute rapide des effectifs en fin de courbe. La diversité spécifique est faible. Ce stade s'observe dans des conditions d'enrichissement, d'exploitation ou de pollution : il caractérise un peuplement juvénile.

Au cours de la succession, la convexité de la courbe gagne sur la gauche; de ce fait, la diversité augmente.

— *Stade 2* : début de maturité. La courbe prend une allure se rapprochant du modèle de Mac Arthur,

sans toutefois l'atteindre car les espèces dominantes continuent d'être plus fréquentes, et moins équiréparties, que d'après la théorie du « bâton brisé »; la chute pour les espèces les plus rares est plus brutale. La diversité est alors maximale.

— *Stade 3* : il arrive qu'après le stade précédent, le diagramme tende à devenir rectiligne (du moins dans sa partie gauche, la chute à droite étant toujours brutale). Dans une publication antérieure (FRONTIER, 1969), nous fondant sur une déformation continue du diagramme, nous avons rapporté une telle allure rectiligne à un stade intermédiaire entre 1 et 2 (fig. 2). Des travaux plus récents (TRAVERS, 1971; DEVAUX, 1976) montrent que l'on obtient également cette figure dans un stade postérieur à ce que nous pensions traduire la maturité maximale du système; en même temps la diversité diminue.

Cette évolution évoque un « vieillissement » de l'écosystème, certains éléments pouvant devenir mal contrôlés et tendre à monopoliser l'espace, comme en début de succession. En fait rien n'est moins sûr, puisque c'est le stade 3 qui semble le mieux ajusté à une loi de Mandelbrojt. On peut donc penser que c'est lui qui correspond au climax. La diversité optimale ne serait alors pas la diversité maximale réalisée dans la succession.

Une troisième interprétation est fournie par TRAVERS (*loc. cit.*), d'après qui le stade 3 est lié à un « changement d'échelle de la diversité ». Nous sommes tentés de le suivre dans cette opinion : en effet les raisonnements développés jusqu'à présent omettent un point fondamental : la référence à une échelle d'espace. On obtient des diagrammes rang-fréquence et des diversités spécifiques différents suivant qu'ils se rapportent à un échantillon unique, ou à un ensemble d'échantillons rapprochés, ou à une zone ou une période de temps importantes. L'hétérogénéité du peuplement variant le long de la succession écologique, ainsi que selon les saisons et bien d'autres facteurs, on peut rencontrer des changements d'allure en restant à une même échelle d'observation : ils seront dus en partie à un changement d'échelle des phénomènes statistiques.

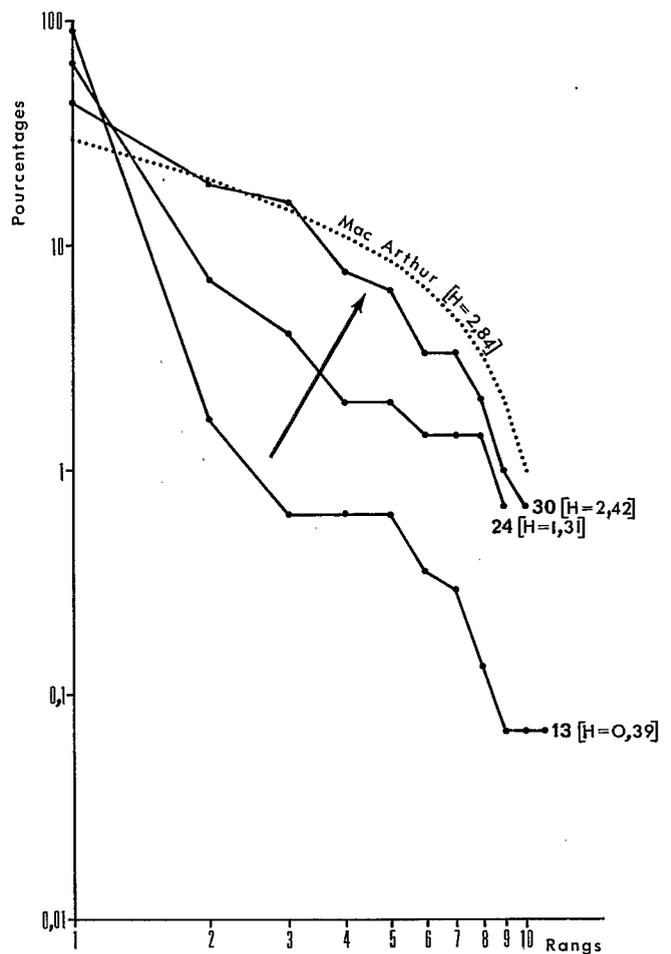


FIG. 2. — Diagrammes rang-fréquence pour les Euphausiacés dans une série de récoltes effectuées d'est en ouest le long de l'équateur, à travers le Pacifique (ROGER, 1967). Il se produit un enrichissement en sels nutritifs à l'est, puis une dérive vers l'ouest, on a donc une succession de stades écologiques : stade juvénile (station 13 à l'est), stade intermédiaire (station 24), stade mature (station 30 à l'ouest). Parallèlement, l'indice de diversité H augmente, mais sans atteindre la valeur correspondant à la distribution de MAC ARTHUR pour le même nombre d'espèces. Echelle log-log.

Un exemple publié récemment (FRONTIER et BOUR, 1977) nous montre des diagrammes rectilignes pour des ensembles d'une vingtaine de récoltes planctoniques, réparties sur un trajet de 130 km dans la même masse d'eau; les échantillons individuels donnent au contraire des diagrammes se rapprochant du stade 1 (prédominance d'une espèce, puis palier : simple traduction d'une répartition surdispersée, avec

relative exclusion des « essaims » des différentes espèces). Si l'on rassemble les échantillons en une même statistique, la distribution des espèces se montre caractéristique d'un système mûr.

De même, une allure très voisine d'une distribution de Mandelbrojt est obtenue si l'on groupe les Ptéropodes d'une dizaine de stations au large de Madagascar pendant un an (fig. 3).

En conclusion, la distribution optimale des espèces est réalisée à une certaine échelle spatio-temporelle, certainement liée à la biologie des espèces et à la rapidité des interactions, ainsi qu'à l'hétérogénéité du milieu. Nous avons signalé dans ce qui précède l'importance de ces notions dans la compréhension d'un écosystème. On peut considérer que les allures des distributions rencontrées au niveau d'un échantillon unique résultent d'un mauvais échantillonnage des espèces, du point de vue de la biocénose complète. Mais elle traduisent également des états transitoires et locaux, et des stratégies d'espèces individuelles (surdispersion; exclusion mutuelle) dont l'intégration, sur un domaine d'espace suffisant, réalise la stratégie de l'écosystème. Il serait d'un grand intérêt de suivre la déformation des diagrammes lorsqu'on augmente le domaine d'espace ou de temps concerné, et de comparer les situations obtenues dans différents cas de maturité du système et d'hétérogénéité du milieu: c'est l'objet de travaux en cours, qui permettront peut-être d'élargir la signification des « spectres de diversité » introduits par MARGALEF (1967).

Ajoutons que les diagrammes rang-fréquence permettent dans certains cas de déceler des mélanges de peuplements distincts. On obtient en effet des courbes dont l'allure ne rappelle aucun des types décrits le long d'une succession, par exemple des courbes comprenant plusieurs paliers. Si des espèces vicariantes sont réunies dans un échantillon, ou dans un ensemble arbitraire d'échantillons, leurs abondances voisines détermineront un palier, soit au début de la courbe, soit à un niveau intermédiaire. Des exemples en sont fournis par BINET et DESSIER (1972) à partir de l'échantillonnage d'une couche d'eau 0-200 m (alors que les échantillons prélevés à

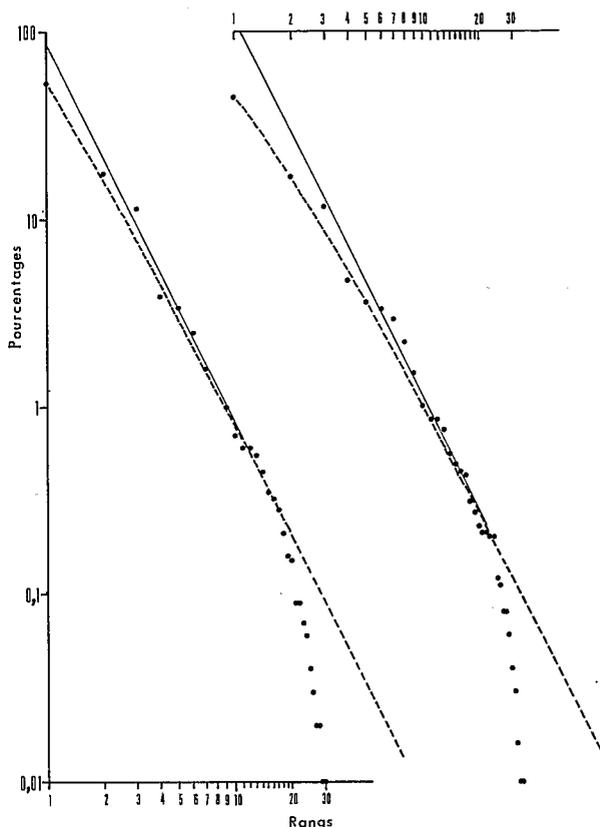


Fig. 3. — Diagrammes rangs-fréquences pour les Ptéropodes récoltés pendant un an en 5 stations au large de Nosy Be (Madagascar): diagramme de gauche; et dans un sédiment au large de Nosy Be: diagramme de droite. Echelle log-log. Une partie rectiligne permet l'ajustement à une courbe de Mandelbrojt

$$p_n = P(n + B)^{-\gamma}$$

ou :

$$\log p_n = \log P - \gamma \log (n + B) \quad (\text{courbe en tireté})$$

où p_n est la fréquence de l'espèce de rang n . La courbe est asymptote à la droite

$$\log p_n = \log P - \gamma \log n \quad (\text{trait fin})$$

de pente $-\gamma$; B est estimé en faisant passer la courbe par le point représentatif de l'espèce la plus abondante, supposée la mieux échantillonnée. P est arbitraire à cause de l'échelle logarithmique.

On trouve $\gamma = 2,05$ dans les deux cas, B = 0,646 pour le diagramme de droite, 0,259 pour celui de gauche.

un niveau unique donnent des distributions voisines de celle de Mandelbrojt), par FRONTIER (1969) en réunissant des récoltes diurnes et nocturnes, et par TRAVERS (1971) dans des conditions que l'auteur ne précise pas. Les extrémités droites des distributions

peuvent s'interpréter, comme le suggérait MAC ARTHUR (1955) comme provenant de communautés voisines, mal échantillonnées en l'occurrence : en les isolant, on peut retrouver des distributions de Mandelbrojt ou de Mac Arthur.

Ces restrictions étant admises, les diagrammes rang-fréquence semblent être d'une certaine valeur heuristique dans l'étude des biocoenoses et des successions écologiques. Elles fournissent en effet une statistique plus précise que la simple diversité spécifique, et dans un cadre où l'on commence à entrevoir une interprétation fonctionnelle.

Une objection habituelle est qu'on ne traite que des taxocénoses (nul n'a jamais pu faire l'inventaire exhaustif d'un écosystème). Rien ne permet d'affirmer que les régularités trouvées reflètent celles de l'écosystème. Nous nous référons alors à une des caractéristiques des systèmes dissipatifs : leur divisibilité quasi-arbitraire en sous-systèmes dissipatifs, montrant les mêmes conditions statistiques de stabilité. Les taxocénoses semblent, en vertu d'une homogénéité écologique fréquente, correspondre à un clivage cohérent du point de vue du réseau d'interactions : il semble légitime de chercher à caractériser l'organisation d'un sous-système tel que l'ensemble des Chaetognathes, ou des Diatomées, ou des Poissons planctophages etc. En rassemblant deux niveaux trophiques on ne fait qu'augmenter le nombre d'interactions, et on cerne un nouveau sous-système ouvert.

Les régularités observées peuvent avoir des formes différentes suivant les groupes d'un même écosystème. Une raison en est que les échelles d'espace, comme nous l'avons montré, n'ont pas la même signification pour ces différents groupes. Une autre raison possible est que les différents groupes peuvent être adaptés à des stades différents de la succession. MARGALEF (1970) signale que la diversité des Diatomées du plancton marin ne reflète pas celle de l'écosystème, car elles en caractérisent les phases juvéniles, et sont diversifiées quand l'ensemble du peuplement l'est peu. On constate une fois de plus que diversité et hétérogénéité sont des éléments de la stratégie de l'écosystème. La déformation des diagrammes lorsqu'on rassemble des taxocénoses don-

nerait peut-être une clé pour l'analyse des interactions, mais un tel travail ne pourrait être le fait que d'une équipe de systématiciens nombreux, et il n'a jamais été entrepris.

Nous avons conscience d'avoir soulevé plus de questions que nous n'en avons résolu. La théorie générale des écosystèmes — qui, aux échelles temps-espace, en adjoindra une dans l'ordre des complexités — n'en est qu'à un stade embryonnaire.

Il est à peu près certain qu'un écosystème, à quelque échelle qu'on le considère, utilise son information pour maintenir sa stabilité ou toute autre qualité concurrentielle. Mais un bilan entropique ne saurait en rendre compte : une proportion seulement (malheureusement non calculable en l'état actuel) de cette information est sémantique au plan des interactions entre populations constituant l'écosystème; d'autre part, une gestion stricte de cette information est impliquée, dont la Thermodynamique ne saurait rendre compte. Il semble que les lois pertinentes à ce niveau s'identifient avec celles des systèmes hiérarchisés de grande taille : à ce titre, elles dépassent l'application que l'on peut en faire aux écosystèmes, et pourraient déboucher sur une « écologie généralisée » régissant des domaines aussi variés que la linguistique, la sociologie et l'économie politique. Une concertation entre ces différentes branches semble s'imposer.

BIBLIOGRAPHIE

- Anon., 1975. — Séminaire de mathématiques appliquées à l'océanographie biologie (Station Zoologique de Villefranche sur Mer, 20-30 mai 1975. Coopération France-Québec). *Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M., Pointe-Noire*, n. s., **41**, multigr. 71 p.
- BINET (D.) et DESSIER (A.), 1972. — Premières données sur les Copépodes pélagiques de la région congolaise. III) Diversité spécifique. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, **10** (3), 219-242.
- BOESCH (D.F.), 1974. — Diversity, stability and response to human disturbance in estuarine ecosystems. *Proc. 1st intern. Congr. Ecol.*, 109-114.
- BRILLOUIN (L.), 1959. — *La science et la théorie de l'information*. Masson, Paris, 302 pp.

- COHEN (J.E.), 1968. — Alternative derivations of species abundance relation. *Am. Nat.*, **102**, 165-172.
- DEVAUX (J.), 1976. — Intérêt de l'utilisation des diagrammes de Frontier pour la délimitation des stades des successions phytoplanctoniques. *C. R. Acad. Sci. Paris*, sér. D, **282** (16), 1499-1501.
- FISCHER (J.C.) et GIRARD (C.M.), 1975. — Etude et cartographie intégrées du milieu naturel pour la planification et l'aménagement du territoire. Première partie : rapport des groupes de travail « Analyse globale des écosystèmes » et « Etudes intégrées » (Association « Informatique et Biosphère »). *Informatique et Biosphère*, doc. multigr. : 5-28.
- FISCHER (R.A.), CORBETT (A.S.), WILLIAMS (C.B.), 1943. — The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. anim. Ecol.*, **12**, 42-58.
- FRONTIER (S.), 1969. — Méthodes d'analyse statistique applicables à l'écologie du plancton. *Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M., Nosy Be*, **7**, multigr. 45 pp.
- FRONTIER (S.), 1973. — Etude statistique de la dispersion du zooplancton. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **12** (3), 229-262.
- FRONTIER (S.), 1974. — Contribution à la connaissance d'un écosystème néritique tropical : étude descriptive et statistique du peuplement zooplanctonique de la région de Nosy Be (Madagascar). Thèse Univ. Aix-Marseille, multigr. 268 pp., et doc. O.R.S.T.O.M. hors collection.
- FRONTIER (S.), 1976. — Etude de la décroissance des valeurs propres dans une analyse en composantes principales : comparaison avec le modèle du « bâton brisé ». *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **25** (1), 67-75.
- FRONTIER (S.), 1977. — Utilisation des diagrammes rang-fréquence dans l'analyse des écosystèmes. *J. Rech. océanogr.*, **1** (3) : 35-48.
- FRONTIER (S.) et BOUR (W.), 1977. — Note sur une collection de Chaetognathes récoltée au-dessus du talus continental près de Nosy Be (Madagascar). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, **14** (4) : 267-273.
- GARDNER (M.R.) et ASHBY (W.R.), 1970. — Connec-tance of large dynamic (cybernetic) systems : critical values or stability. *Nature*, **288**, 784.
- GLANSDORFF (P.) et PRIGOGINE (I.), 1971. — *Structure, stabilité et fluctuations*. Masson, Paris, 288 pp.
- GOLLEY (F.B.), 1972. — The potassium cycle in a tropical moist forest. *Memorias de Symposio del I Congreso Latinoamericano y V Mexicano de Botanica*, 349-358.
- GOLLEY (F.B.), 1974. — Structural and functional properties as they influence ecosystem stability. *Proc. Ist. intern. Congr. Ecol.*, 97-102.
- GONZALEZ-BERNALDEZ (F.), 1970. — in : Corrélation, régression et interpolation dans l'étude du milieu et des rapports entre organismes et milieu. Seminario de ecologia mathematica. *Inv. Pesq.* **34** (1), 9-22.
- GOODMAN (D.), 1974. — The validity of the diversity-stability hypothesis. *Proc. Ist. intern. Congr. Ecol.*, 75-79.
- HUFFAKER (C.B.), 1958. — Experimental studies on predation : dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia*, **27** (14), 343-382.
- HOLLING (C.S.) et EWING (S.), 1971. — Blind's man buff exploring the response space generated by realistic ecological simulation models. *Proc. intern. Sympos. stat. Ecol.*, Yale Univ. Press, 2207-2229.
- HOLLING (C.S.), 1973. — Resilience and stability of ecological systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **4**, 1-23.
- HURD (L.E.), MELLINGER (M.V.), WOLF (L.L.), MAC NAUGHTON (S.J.), 1971. — Stability and diversity at three trophic levels in terrestrial successional ecosystems. *Science*, **173**, 1134-1136.
- INAGAKI (H.), 1967. — Mis au point de la loi de Motomura et essai d'une écologie évolutive. *Vie Milieu*, sér. B, **18**, 153-166.
- JACOBS (J.), 1974. — Diversity, stability and maturity in ecosystems influenced by human activities. *Proc. Ist. intern. Congr. Ecol.*, 94-95.
- JEFFRIES (C.), 1974. — Qualitative stability and di-graphs in model ecosystems. *Ecol.*, **55** (6), 1415-1419.
- JEFFRIES (C.), 1975. — Stability of ecosystems with complex food webs. *Theor. Pop. Biol.*, **7** (2), 149-155.
- JOHNSON (H.A.), 1970. — Information theory in biology after 18 years. *Science*, **168**, 1545-1550.
- LARSEN (P.F.), 1974. — Structural and functional responses of an oyster reef community to a natural and severe reduction in salinity. *Proc. Ist. intern. Congr. Ecol.*, 80-85.
- MAC ARTHUR (R.H.), 1955. — Fluctuations of animal populations, and a measure of stability. *Ecol.*, **36**, 533-536.
- MAC ARTHUR (R.H.), 1957. — On the relative abundance of bird species. *Proc. nat. Acad. Sci. Washington*, **43**, 293-295.
- MAC ARTHUR (R.H.), 1960. — On the relative abundance of species. *Am. Nat.*, **94**, 25-36.
- MANDELBROJT (B.), 1953. — Contribution à la théorie mathématique des communications. Thèse Univ. Paris. *Publ. Inst. Stat. Univ. Paris* **2** (1/2), 121 pp.

- MARGALEF (R.), 1957. — La teoría de la información en Ecología. *Mem. real. Acad. Ciencias Artes Barcelona*, **37**, 373-449.
- MARGALEF (R.), 1961. — Communication of structure in planctonic populations. *Limn. Oceanogr.*, **6** (2), 124-128.
- MARGALEF (R.), 1967. — Some concepts relative to the organization of plankton. *Oceanogr. Mar. Biol.*, **5**, 257-289.
- MARGALEF (R.), 1968. — *Perspectives in ecological theory*. Chicago series in Biology. Univ. Chicago Press, 111 pp.
- MARGALEF (R.), 1969. — Diversity and stability: a practical proposal. In: Diversity and stability in ecological systems. *Brookhaven Symp. in Biol.*, **22**, 25-37.
- MARGALEF (R.), 1970. — In: Réseaux. Seminario de ecologia mathematica. *Inv. Pesq.*, **34** (1), 73-82.
- MARGALEF (R.), 1973. — Some critical remarks on the usual approaches to ecological modelling. *Inv. Pesq.*, **37** (3), 621-640.
- MAY (Robert M.), 1971. — Stability in multiple species community models. *Math. Biosci.*, **12**, 59-79.
- MAY (Robert M.), 1972. — Will a large complex system be stable? *Nature*, **238**, 413-414.
- MAY (Robert M.), 1973 a. — Time delay versus stability in population models with 2 or 3 trophic levels. *Ecol.*, **54** (2), 315-325.
- MAY (Robert M.), 1973 b. — *Stability and complexity in model ecosystems*. Monogr. in Popul. Biol., n° 6. Princeton Univ. Press., 225 pp.
- MAY (Robert M.), 1974. — Stability in ecosystems: some comments. *Proc. 1st intern. Congr. Ecol.*, 67.
- MOROWITZ (H.J.), 1968. — *Energy flow in biology. Biological organization as a problem of thermal physics*. Acad. Press, 179 pp.
- MOTOMURA (I.), 1947. — « Further notes on the law of the population density in animal associations » (en japonais, résumé anglais). *Seiri Seitai*, **1**, 55-60.
- ODUM (E.P.), 1969. — The strategy of ecosystem development. *Science*, **164**, 262-270.
- ODUM (E.P.), 1971. — *Fundamentals of ecology*. 3d edition. Saunders, Philadelphia, 574 pp.
- ODUM (H.T.), CANTLON (J.E.), KORNICKER (L.S.), 1960. An organizational hierarchy postulate for the interpretation of species-individuals distributions, species entropy, ecosystem evolution and the meaning of a species variety index. *Ecol.*, **41**, 395-399.
- ORIANI (G.H.), 1974. — Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. *Proc. 1st intern. Congr. Ecol.*, 64-65.
- PAINE (R.T.), 1966. — Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.*, **100** (910), 65-75.
- PETRUSZEWYCZ (M.), 1972. — Graphiques parétiens et distributions lexicales. In: Séminaire de mathématiques et linguistique, Univ. Paris, mai 1972. *Informatique et Sciences humaines*, 14, multigr. 20 pp.
- PIELOU (E.C.), 1969. — *An introduction to mathematical ecology*. Wiley Intersci., 285 pp.
- PRESTON (F.W.), 1948. — The commonness and rarity of species. *Ecol.*, **29**, 254-283.
- PRESTON (F.W.), 1962. — The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecol.*, **43**, 185-215 et 410-432.
- PRIGOGINE (I.), 1968. — *Introduction à la thermodynamique des processus irréversibles*. Monogr. Dunod, Paris, 160 pp.
- PRIGOGINE (I.), 1972. — La thermodynamique de la vie. *La Recherche*, 24, 547-562.
- REICHLE (D.E.), O'NEILL (R.V.), SHUGART (H.H.), HARRIS (W.F.), 1974. — Principles of energy and material exchange in ecosystems. *Proc. 1st intern. Congr. Ecol.*, 11.
- SCHROEDINGER (E.), 1945. — *What is life?* Cambridge Univ. Press.
- SHANNON (C.E.), 1948. — A mathematical theory of communication. *Bell. Syst. Tech. J.*, **27**, 379-423 et 623-656.
- SILJAK (D.D.), 1974. — Connective stability of complex ecosystems. *Nature*, **249**, 280.
- SMITH (S.H.), 1968. — Species succession and fishery exploitation in the Great Lakes. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **25**, 667-693.
- THEODORIDIS (G.C.) et STARK (L.), 1971. — On the biospheric relevance of information. *Math. Biosci.*, **11** (1/2), 31-45.
- TRAVERS (M.), 1971. — Diversité du microplancton du Golfe de Marseille en 1964. *Mar. Biol.*, **8** (4), 308-343.
- VIEIRA DA SILVA (J.), 1975. — Ecologie et développement. *Aménagement et Nature*, **37**, 5-11.
- WAGNER (F.H.), 1974. — Models of the real world. *Ecol.*, **55** (6) : 1429-1429.
- WILLIAMS (C.B.), 1964. — *Patterns in the balance of nature and related problems in quantitative ecology*. Acad. Press, 324 pp.
- WOODWELL (G.M.), 1970. — Effects of pollution on the structure and physiology of ecosystems. *Science*, **168**, 429-433.