

Faut-il postuler un ordre écologique pour expliquer la persistance des écosystèmes ?

Victor Lefèvre

Université Paris I Panthéon-Sorbonne / Institut d'Histoire et Philosophie des Sciences

in Jean-Claude Serge Levy & Salomon Ofman (dir) *L'avenir de la complexité et du désordre*

A paraître aux Éditions Matériologiques en décembre 2018

Résumé : L'idée d'un ordre dans la nature qui ne se réduirait pas à l'ordre physique a mauvaise presse. Nous défendons pourtant ici que la physique ne suffit pas pour expliquer la persistance des écosystèmes et qu'il est nécessaire pour mener à bien cette explication de recourir à une forme d'organicisme écologique. La persistance des écosystèmes est problématique sous deux aspects, thermodynamique et démographique. Nous soutenons qu'une caractérisation de l'ordre écologique comme ordre spontané tel que le conçoit la théorie des systèmes dissipatifs ne suffit pas à résoudre ces problèmes. C'est pourquoi nous proposons de caractériser les écosystèmes comme des êtres organisés. Notre hypothèse organisationnelle est que les écosystèmes sont des systèmes s'autocontrainant, c'est-à-dire qu'ils produisent d'eux-mêmes une partie des contraintes s'exerçant sur les flux thermodynamiques qui les traversent. Cette autocontrainte des écosystèmes assure leur persistance malgré les fluctuations de populations et leur éloignement de l'équilibre thermodynamique.

Abstract : The idea of a natural order which is not tantamount to the physical order often sounds suspicious. However, I argue that a kind of ecological organicism is necessary if we want to explain the persistence of ecosystems. This persistence of ecosystems is puzzling when it comes to thermodynamics and population dynamics. Characterizing the ecological order as the spontaneous order of dissipative systems cannot provide the appropriate explanation. This is why I suggest an alternative characterization: ecosystems are organized beings. This idea takes the form of the hypothesis that ecosystems are self-constrained systems: they produce a part of the constraints which channel the thermodynamic flows that go through them. This self-constraint enables the ecosystems to persist in spite of population fluctuations and thermodynamic non-equilibrium.

Auteur : Victor Lefèvre est doctorant en philosophie et histoire des sciences à l'Université Paris 1 Panthéon-Sorbonne. Sa recherche porte sur l'organicisme écologique, sa valeur explicative et son importance éthique.

Table des matières

Faut-il postuler un ordre écologique pour expliquer la persistance des écosystèmes ?.....	1
Introduction.....	2
I/ Pourquoi expliquer la persistance des écosystèmes ?.....	2
I.1 La structure générique d'un écosystème.....	2
I.2 Pourquoi expliquer la persistance des écosystèmes ?.....	4
II/ Expliquer la persistance des écosystèmes par l'auto-organisation.....	6
II.1 Comprendre l'auto-organisation : l'exemple des cellules de Bénard.....	6

II.2 Importance de l'auto-organisation pour le maintien des écosystèmes.....	7
II.3 Limites du maintien des écosystèmes par l'auto-organisation.....	8
III/ Expliquer la persistance des écosystèmes par la clôture organisationnelle.....	10
III.1 L'organisation biologique comme clôture organisationnelle.....	11
1.1 L'organisation biologique comme autopoïèse.....	11
1.2 L'organisation biologique comme clôture de contraintes.....	13
III.2 Stabilisation des écosystèmes par la clôture organisationnelle.....	16
2.1 Contraintes et processus au sein du sol d'une forêt tempérée.....	17
2.2 Contraintes et processus au sein des écosystèmes de castors.....	18
2.3 Contraintes et processus au sein des écosystèmes océaniques.....	20
Conclusion.....	21

Introduction

Expliquer la persistance des écosystèmes est un problème théorique majeur pour l'écologie¹. Nous souhaitons examiner ici quel genre d'ordre écologique il faut postuler pour résoudre ce problème. Nous commencerons par exposer la structure générique des écosystèmes et distinguerons deux problèmes relatifs à sa persistance : un problème thermodynamique et un problème démographique. Ces problèmes sont voisins en ce qu'ils nous placent dans la situation suivante : nous avons de bonnes raisons théoriques de croire que les écosystèmes sont fragiles et pourtant ils persistent davantage que ce à quoi nous nous attendrions en théorie. Cette situation nous incite à postuler l'existence d'un ordre écologique assurant la persistance des écosystèmes malgré leur fragilité structurale. De quelle nature peut être cet ordre ? Schématiquement, deux familles d'hypothèses s'opposent : que l'ordre écologique soit un ordre d'après le bruit ou bien un ordre d'après l'ordre². Dans notre seconde partie, nous montrerons que l'hypothèse de l'auto-organisation des écosystèmes en tant que systèmes dissipatifs, une hypothèse du type « ordre d'après le bruit », résout le problème thermodynamique mais non le problème démographique. Pour résoudre ce problème, nous proposerons une hypothèse du type « ordre d'après l'ordre » en caractérisant les écosystèmes comme des êtres organisés.

I/ Pourquoi expliquer la persistance des écosystèmes ?

I.1 La structure générique d'un écosystème

Luc Abbadie et Eric Latelin³ proposent de définir un écosystème comme « l'ensemble des espèces présentes dans un lieu donné, l'ensemble des interactions qu'elles entretiennent entre elles et avec le milieu physique, et l'ensemble des flux de matière et d'énergie qui parcourent les espèces et leur environnement ». Cette définition contemporaine de l'écosystème a le mérite de mettre l'accent sur les flux de matière et d'énergie qui traversent les populations et le milieu, ceux-ci étant l'objet d'étude principal de l'écologie des écosystèmes. Traditionnellement, il est considéré qu'un écosystème est formé de deux sortes de composants ; les composants biotiques, soit l'ensemble de populations que l'on nomme « biocénose », et les composants abiotiques, l'ensemble d'éléments du milieu physico-chimique que l'on nomme « biotope ».

1 Stuart L. PIMM, « The complexity and stability of ecosystems », *Nature*, 1984, vol. 307, n° 5949, pp. 321-326.

2 Célèbre distinction reprise d'Erwin SCHRÖDINGER, *What is Life?*, 1944.

3 « Biodiversité, fonctionnement des écosystèmes et changements globaux », *Biodiversité et changements globaux. Enjeux de société et défis pour la recherche*. Paris : éditions ADPF, 2004.

Les populations entretiennent entre elles des relations trophiques particulièrement importantes en ce qu'elles constituent un flux d'énergie chimique et de matière au sein de la biocénose. Les relations trophiques forment plus précisément un cycle de matière et les écologues regroupent les populations en fonction de leur position dans ce cycle trophique. Trois grands rôles trophiques sont ainsi classiquement distingués :

- Les producteurs primaires sont les organismes autotrophes (généralement photosynthétiques) produisant de la matière organique à partir de matière minérale au moyen d'une source externe d'énergie (l'énergie solaire dans le cas de la photosynthèse).
- Les consommateurs sont les organismes hétérotrophes qui s'alimentent en énergie chimique via la prédation d'autres organismes.
- Les décomposeurs sont les organismes minéralisant la matière organique, c'est-à-dire accélérant le processus spontané de décomposition de la matière organique. La matière minérale ainsi formée est ensuite disponible pour les producteurs primaires.

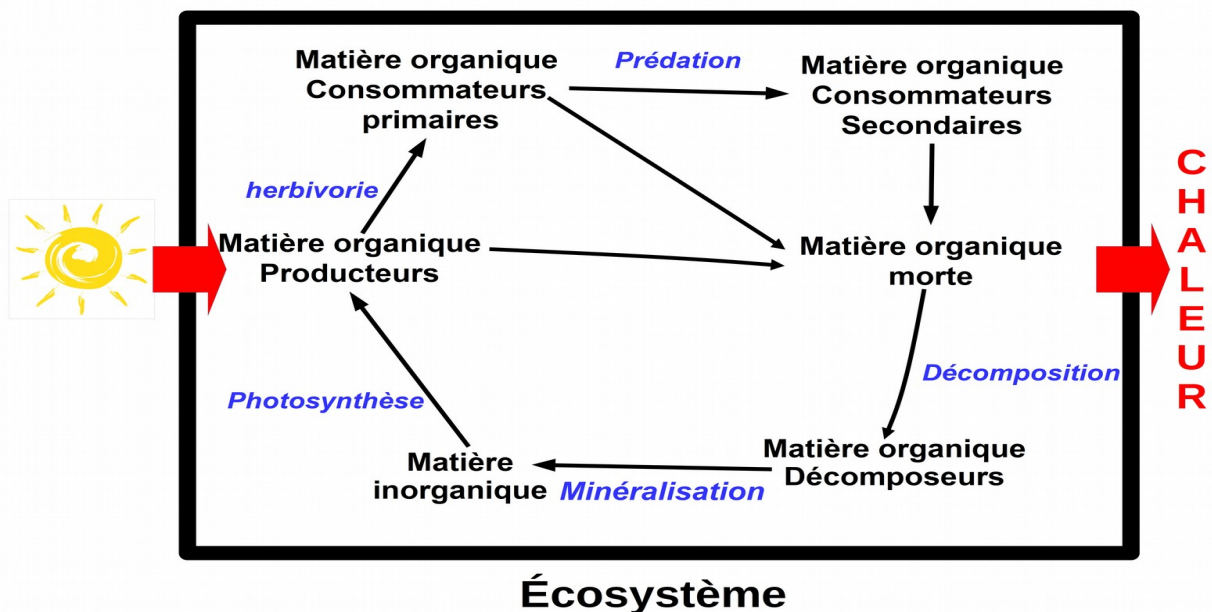


Figure 1 Flux d'énergie et cycle trophique au sein d'un écosystème

Ceci est une description fortement schématisée de la structure générique des écosystèmes. Elle peut être complexifiée sous au moins deux aspects. Premièrement, les flux de matière au sein d'un écosystème peuvent être plus finement retracés, en suivant un par un tous les éléments chimiques requis pour la formation des molécules organiques : eau, carbone, azote, phosphore, et soufre. Ceci amène à étendre l'étude écologique au-delà des seuls processus trophiques à l'ensemble des processus dits biogéochimiques dans lesquels entrent ces éléments chimiques et ayant lieu au sein des organismes comme en dehors d'eux. De l'étude du seul cycle trophique au sein de la biocénose on passe ainsi à l'étude des cycles biogéochimiques au sein des écosystèmes. Il s'agit de cycles dans la mesure il y a un recyclage partiel des nutriments¹. (cf **Figure 2**). La description peut être enrichie d'une seconde manière, en décrivant les acteurs des processus biogéochimiques au niveau

1 Cette étude peut être encore étendue à l'échelle de la biosphère où tous les processus biogéochimiques sont cycliques tandis qu'à l'échelle des écosystèmes les taux de recyclage sont variables selon l'élément chimique et l'écosystème considérés.

des populations plutôt qu'à celui des groupes fonctionnels. Par exemple, le cycle trophique peut se représenter comme un réseau trophique où chaque nœud est une population reliée à ses populations-proies et prédateurs.

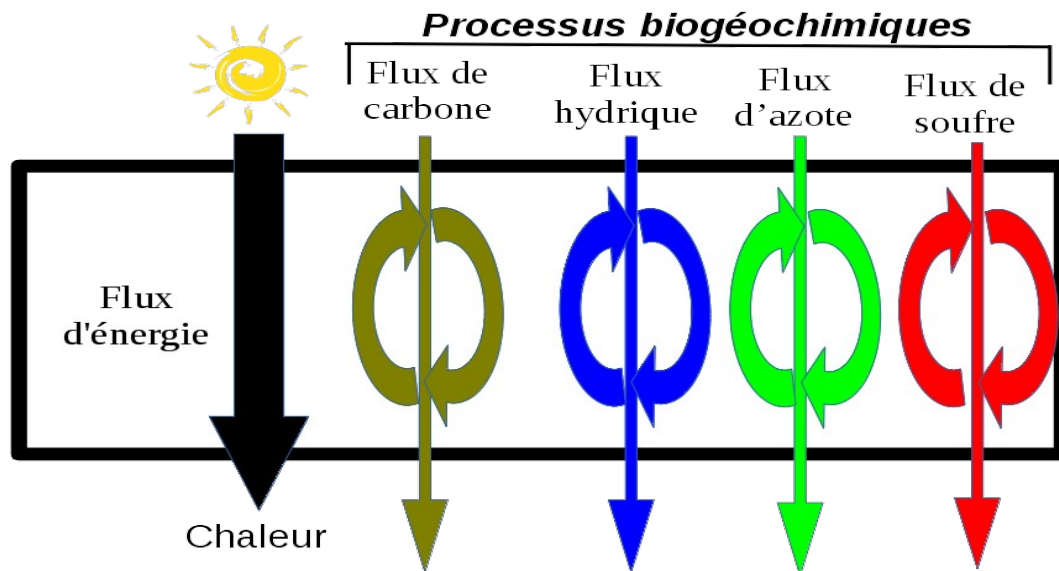


Figure 2 : Flux d'énergie et flux biogéochimiques au sein d'un écosystème

En résumé, la structure générique d'un écosystème comporte des flux biogéochimiques soumis à un recyclage partiel et sur lesquels agissent des populations. Les écologues peuvent regrouper les populations en groupes fonctionnels selon leur action sur les flux biogéochimiques. Signalons une distinction importante entre écosystèmes terrestres et écosystèmes aquatiques dont les paradigmes sont respectivement une forêt et un lac. Outre sa structure spécifique, chaque type d'écosystème a une dynamique propre, dans le cas d'un lac celle-ci conduit à son comblement progressif pour former une tourbière, puis une prairie, et enfin une forêt. On nomme succession écologique l'enchaînement de ces différents stades suivant un ordre établi. Bien que cet article soit dédié à l'explication de la persistance des écosystèmes à un stade donné de la succession écologique, sa conclusion indiquera une piste pour étendre notre schème explicatif à la succession écologique.

I.2 Pourquoi expliquer la persistance des écosystèmes ?

L'idée d'équilibre de la nature (*balance of nature*) est une idée fort ancienne. Elle consiste à croire que les populations biologiques ont des abondances stables au cours du temps. Comme le montre remarquablement bien Frank Egerton¹, elle fut longtemps davantage une assomption qu'une hypothèse scientifique, c'est-à-dire une idée présumée par nombre de travaux sans faire l'objet d'une formulation explicite et *a fortiori* d'une justification. La principale théorisation de l'équilibre de la nature fut l'œuvre de Linné qui l'expliquait en recourant à Dieu, « Souverain Modérateur », qui, tel un horloger réglant les mécanismes d'une montre, aurait créé la nature en réglant les taux de prédation et de reproduction afin d'établir un équilibre démographique².

1 Frank N. EGERTON, « Changing Concepts of the Balance of Nature », *The Quarterly Review of Biology*, 1973, vol. 48, n° 2, pp. 322-350.

2 Cf l'analyse de Georges CANGUILHEM, « La formation du concept de régulation biologique aux XVIIIe et XIXe siècles », in Canguilhem, G. *Idéologie et rationalité dans l'histoire des sciences de la vie*, 1977

Dès lors que l'on refuse l'explication créationniste, la stabilité des populations biologiques devient problématique. Malthus¹ est le premier à avoir ébauché ce problème en montrant que chaque population a un potentiel de croissance exponentielle. On pourrait ainsi s'attendre à observer souvent des fluctuations fortes des abondances des populations menaçant la persistance des écosystèmes. Le pattern serait le suivant : une population connaîtrait une croissance exponentielle jusqu'à épuisement de sa ressource trophique, elle subirait ensuite un effondrement qui entraînerait en cascade celui de ses prédateurs et de proche en proche celui de l'écosystème entier. Or ce n'est pas ce que les écologues observent. D'où la célèbre question de Hairston *et al*² : *Why is the world green?*. De manière plus développée, pourquoi les herbivores ne consomment-ils pas tous les végétaux jusqu'à l'épuisement de la ressource ? Certaines populations présentent certes d'importantes fluctuations d'effectifs au cours du temps mais elles conduisent rarement à l'effondrement de l'écosystème. La manière classique d'expliquer la stabilité des réseaux trophiques malgré le potentiel de croissance exponentielle des populations est d'invoquer la complexité³ de ces réseaux : le grand nombre de populations en interaction stabiliserait les écosystèmes du fait que la disparition d'un nœud dans le réseau trophique serait compensée par l'action de tous les autres. Robert May⁴ est le premier à avoir testé cette hypothèse intuitive. Dans des simulations informatiques, il généra des populations liées aléatoirement par des relations trophiques. Son principal résultat est qu'il existe une valeur critique pour la connectivité des réseaux trophiques au-delà de laquelle ceux-ci ne sont pas viables du fait que la disparition d'une population entraîne en cascade la disparition d'un grand nombre d'autres (cf **figure 3**). Or de nombreux écosystèmes ont des réseaux trophiques avec une connectivité proche de cette valeur-critique. Autrement dit, les réseaux trophiques semblent *trop* complexes pour être stables. La complexité des réseaux trophiques devrait fragiliser les écosystèmes. Tel est le problème démographique qui fait l'objet d'une vaste littérature en écologie sous l'appellation « débat stabilité-diversité »⁵.

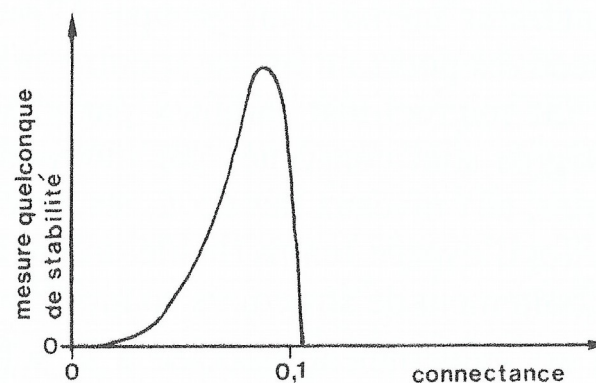


Figure 3 : Variation de la stabilité d'un système complexe d'interactions en fonction de sa connectivité⁶

D'un point de vue thermodynamique, un autre problème de stabilité se pose : comment les

1 Thomas Robert MALTHUS, *An essay on the principle of population*, 1803.

2 Nelson G. HAIRSTON, Frederick E. SMITH et Lawrence B. SLOBODKIN, « Community structure, population control, and competition », *American Naturalist*, 1960, pp. 421–425.

3 La complexité n'est pas une notion simple à définir, ici on entend par complexité deux mesures : la richesse spécifique (nombre d'espèces dans le système) et la connectivité (quotient du nombre de relations établies entre espèces par le nombre maximal de relations possibles entre espèces)

4 Robert M. MAY, « Will a large complex system be stable? », *Nature*, 1972, vol. 238, pp. 413-414 ; Robert McCredie MAY, *Stability and complexity in model ecosystems*, Princeton University Press, 1973, vol.6.

5 Cf James JUSTUS, « Complexity, diversity, and stability », *A companion to the philosophy of biology*, 2008, pp. 321-350 ; Kevin Shear MCCANN, « The diversity–stability debate », *Nature*, 2000, vol. 405, n° 6783, pp. 228–233.

6 D'après Serge FRONTIER, Denise PICHOD-VIALE, Alain LEPRÊTRE, Dominique DAVOULT et Christophe LUCZAK, *Ecosystèmes : Structure, Fonctionnement, Evolution*, Édition : 4e édition., Paris, Dunod, 2008

écosystèmes se maintiennent-ils éloignés de l'équilibre thermodynamique ? Les écosystèmes sont éloignés de l'équilibre notamment en ce qu'ils comportent des molécules organiques de grande taille qui devraient tendre spontanément à se dégrader en dioxyde de carbone, eau, et nitrates¹. Cette dégradation se produit bel et bien et le maintien d'un stock important de ces molécules s'explique par leur synthèse continue via le métabolisme des végétaux et des organismes hétérotrophes qui les consomment. Ces réactions de production de biomasse sont endergoniques, c'est-à-dire requièrent du travail pour se réaliser, travail fourni par la photosynthèse. Tout écosystème est ainsi traversé par un flux d'énergie qui « fait tourner » le cycle trophique : en entrée de l'énergie solaire et en sortie de l'énergie thermique dissipée par les activités métaboliques. (cf **figure 1**). Par ailleurs, l'énergie solaire met en mouvement les masses d'air et d'eau, constituant ainsi une énergie auxiliaire indispensable au fonctionnement de tout écosystème. La théorie des systèmes dissipatifs d'Ilya Prigogine² permet d'expliquer le maintien des écosystèmes loin de l'équilibre thermodynamique par ces flux d'énergie les traversant. En l'absence d'un flux d'énergie la traversant une structure dissipative finit, au voisinage de l'équilibre, par disparaître. Signalons dès à présent que le flux d'énergie maintient la structure dissipative autant que la structure dissipative maintient le flux d'énergie qui est la condition de son existence. C'est pourquoi on parle d'auto-organisation des structures dissipatives.

Nous avons vu que les écosystèmes sont vulnérables aux fluctuations de populations. Dès lors, pourquoi toutes les perturbations ne conduisent-elles pas à leur effondrement, ou tout moins à leur stabilisation dans des états de complexité très inférieurs à ceux généralement observés ? Les effondrements d'écosystèmes s'observent certes parfois, notamment lors de l'introduction d'espèces exotiques³, mais le plus souvent la perturbation est assimilée par le système, ou bien il retourne au voisinage de son état stable ou bien il atteint un nouvel état stable aussi complexe que le précédent. Ce phénomène suggère qu'il existe un ordre écologique, autrement dit une certaine organisation des écosystèmes assurant leur persistance malgré leur fragilité structurale. En plus d'expliquer la structuration des flux de matière au sein des écosystèmes, l'hypothèse de l'auto-organisation peut-elle être mobilisée pour expliquer cette capacité des écosystèmes à persister malgré l'instabilité de leurs réseaux trophiques ?

III Expliquer la persistance des écosystèmes par l'auto-organisation

Dans cette partie, nous présenterons les phénomènes d'auto-organisation des systèmes dissipatifs à partir de l'exemple simple des cellules de Bénard. Nous montrerons ensuite à partir de l'exemple des écosystèmes océaniques que des phénomènes de ce genre contribuent à la persistance des écosystèmes. Enfin, nous montrerons que cette contribution est insuffisante en ce sens qu'il existe des mécanismes indispensables pour la persistance des écosystèmes qui ne sont pas des phénomènes d'auto-organisation.

II.1 Comprendre l'auto-organisation : l'exemple des cellules de Bénard

Pour comprendre comment la structure d'un système dissipatif peut se maintenir d'elle-même au cours du temps, tournons-nous vers un exemple simple de système dissipatif : les cellules de Bénard. Nous en voyons tous lorsque nous faisons cuire de l'eau dans une casserole. Elles se

1 Jørgensen indique que la composition moyenne d'une molécule de déchet organique est $C_{3500}H_{6000}O_{3000}N_{600}$ et montre que la réaction d'oxydation complète $C_{3500}H_{6000}O_{3000}N_{600} + 4350 O_2 \rightarrow 3500 CO_2 + 2700 H_2O + 600 NO_3^- + 600 H^+$ a une enthalpie libre de -1952 mégajoule par mole. (in Sven Erik JØRGENSEN et Ūrij Mihailovič SVIREŽEV (dirs.), *Towards a thermodynamic theory for ecological systems*, Amsterdam, Elsevier, 2004, p. 37)

2 G NICOLIS et I PRIGOGINE, « Self-organization in nonequilibrium systems : from dissipative structures to order through fluctuations », 1977.

3 L'exemple le plus récent et médiatisé est celui de l'introduction de la perche du Nil au sein du lac Victoria.

forment en effet au sein d'une couche liquide dont la surface inférieure est chauffée au-delà d'une température critique. En chauffant le liquide, on l'éloigne de l'état d'équilibre thermodynamique qui est l'uniformité des températures. Si le gradient de température est faible, un mouvement de conduction se produit. Si le gradient de température est supérieur à une valeur critique, alors un mouvement de convection apparaît. Une partie de l'énergie thermique du système, énergie d'agitation aléatoire des molécules, est ainsi convertie en mouvements ordonnés de molécules qui constituent les courants macroscopiques. Ces courants macroscopiques alimentent en retour la couche inférieure du liquide en eau plus froide en provenance de la surface. Le phénomène s'autoentretient ainsi. D'où sa qualification d'auto-organisation. Peut-on expliquer la persistance des écosystèmes par une capacité d'automaintien du même type que celle d'une cellule de Bénard ?

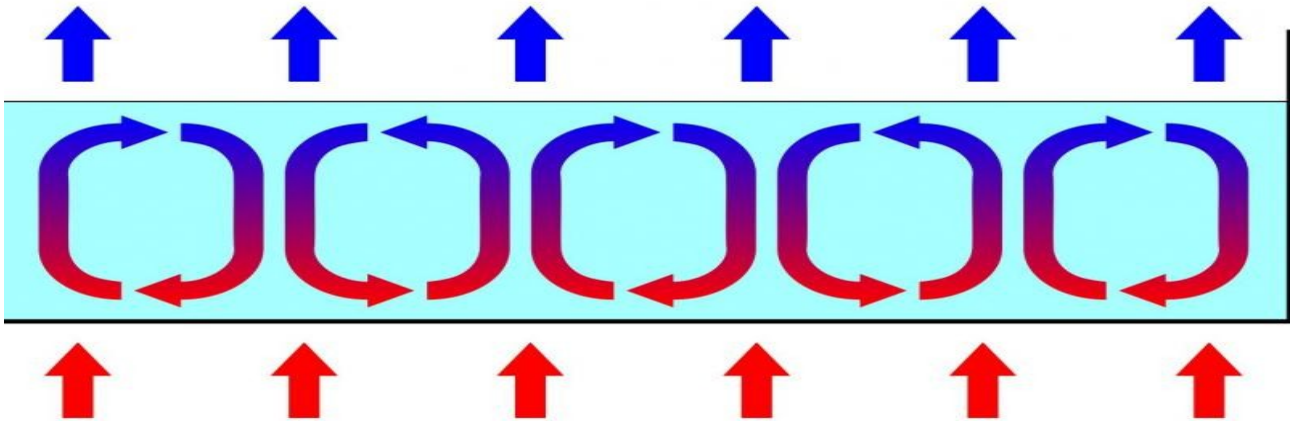


Figure 4 : Cellules de Bénard¹

II.2 Importance de l'auto-organisation pour la persistance des écosystèmes

Harold Morowitz² a montré que dans un système dissipatif, à tout flux ouvert d'énergie correspond au moins un cycle de matière. Dans le cas d'une cellule de Bénard, le cycle de matière est la cellule de convection elle-même. Dans le cas d'un écosystème, il y a un flux d'énergie avec en entrée l'énergie solaire et en sortie l'énergie thermique dissipée par les organismes, les processus trophiques qui assurent la circulation de l'énergie chimique forment bien un cycle de matière conformément à la loi de Morowitz. Au cycle trophique s'ajoutent d'autres cycles de matière au sein des composants abiotiques des écosystèmes. Le maintien des écosystèmes repose partiellement sur ces phénomènes d'auto-organisation. L'exemple le plus frappant est celui des écosystèmes océaniques dont le maintien requiert des cellules de convection. Du fait d'un processus spontané de sédimentation, les eaux profondes des océans sont d'immenses réservoirs de nitrates et de phosphates, sels minéraux nécessaires à la synthèse des protéines. Mais ces sels minéraux sont inutilisables par le phytoplancton tant qu'ils restent dans les couches profondes d'eau, où la lumière ne pénètre pas. Pour qu'il y ait production de matière organique, il faut que ces sels atteignent la zone photique c'est-à-dire que l'écosystème soit hors de l'état d'équilibre thermodynamique. Cela ne se produit que dans des aires très restreintes des océans où des mouvements verticaux de la masse d'eau (*upwellings*) amènent l'eau profonde en surface. Les *upwellings* sont eux-mêmes les produits des cellules de convection de l'atmosphère terrestre. Par exemple, l'Harmattan, alizé continental qui souffle du Sahara et du Sahel vers le Golfe de Guinée³, dépose au sein du Golfe de

1 Image d'après Joanna Kośmider, https://commons.wikimedia.org/wiki/File:ConnectionCells_pl.svg

2 Harold J. MOROWITZ, *Energy flow in biology ; biological organization as a problem in thermal physics*, 1968.

3 Les alizées sont des composants de vastes cellules de convection atmosphérique à l'échelle de la biosphère.

Guinée d'importantes quantités de silice et y génère également une remontée d'eau amenant en surface des sels minéraux. Ce double apport nutritif en provenance des fonds océaniques et du continent fait du Golfe de Guinée une des zones océaniques à la plus forte productivité biologique au monde.

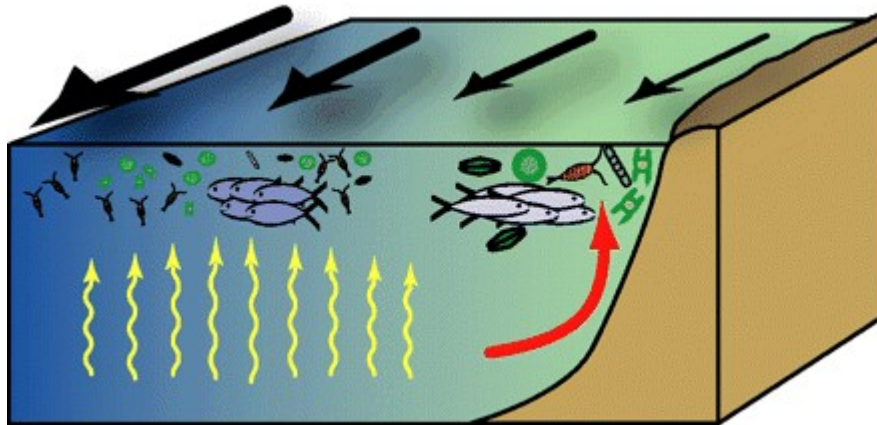


Figure 5 : Upwelling et remontée des nutriments¹

II.3 Limites du maintien des écosystèmes par l'auto-organisation

La convection atmosphérique participe certes au maintien des écosystèmes océaniques en assurant la remontée de nutriments contre leur tendance spontanée à sédimenter, cependant cette contribution ne suffit pas à entièrement assurer la persistance des écosystèmes considérés. En particulier, elle ne résout pas le problème démographique mentionné précédemment.

Dans le cas des écosystèmes océaniques, la production photosynthétique du phytoplancton a lieu le jour et sa consommation par le zooplancton dans une large mesure la nuit. La production journalière de matière organique par le phytoplancton est couplée à une migration verticale circadienne du zooplancton. Le zooplancton (constitué pour l'essentiel de copépodes, petits crustacés herbivores) se tient près de la surface la nuit (où il consomme le phytoplancton) et migre en profondeur le jour. Le phytoplancton se multiplie ainsi exponentiellement le jour, jouissant à la fois d'une exposition à lumière, d'un apport de nutriments, et d'une faible pression d'herbivorie. En revanche, la nuit, le zooplancton remonte et consomme la production journalière de biomasse végétale. Celle-ci est renouvelée le jour suivant et ainsi de suite. Cette alternance journalière entre production et consommation se répercute sur l'ensemble de la chaîne trophique. Le zooplancton de petite taille est en effet consommé la nuit en profondeur par des animaux planctoniques de plus grande taille. Ces consommateurs secondaires effectuent eux-mêmes une migration verticale, consommant la nuit le zooplancton à moyenne profondeur et étant consommés le jour à grande profondeur par des consommateurs tertiaires (plus gros poissons, calmars...).

¹ Image extraite de RYKACZEWSKI Ryan R. et CHECKLEY David M., 2008, « Influence of ocean winds on the pelagic ecosystem in upwelling regions », *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 105, n° 6, p. 1965-1970

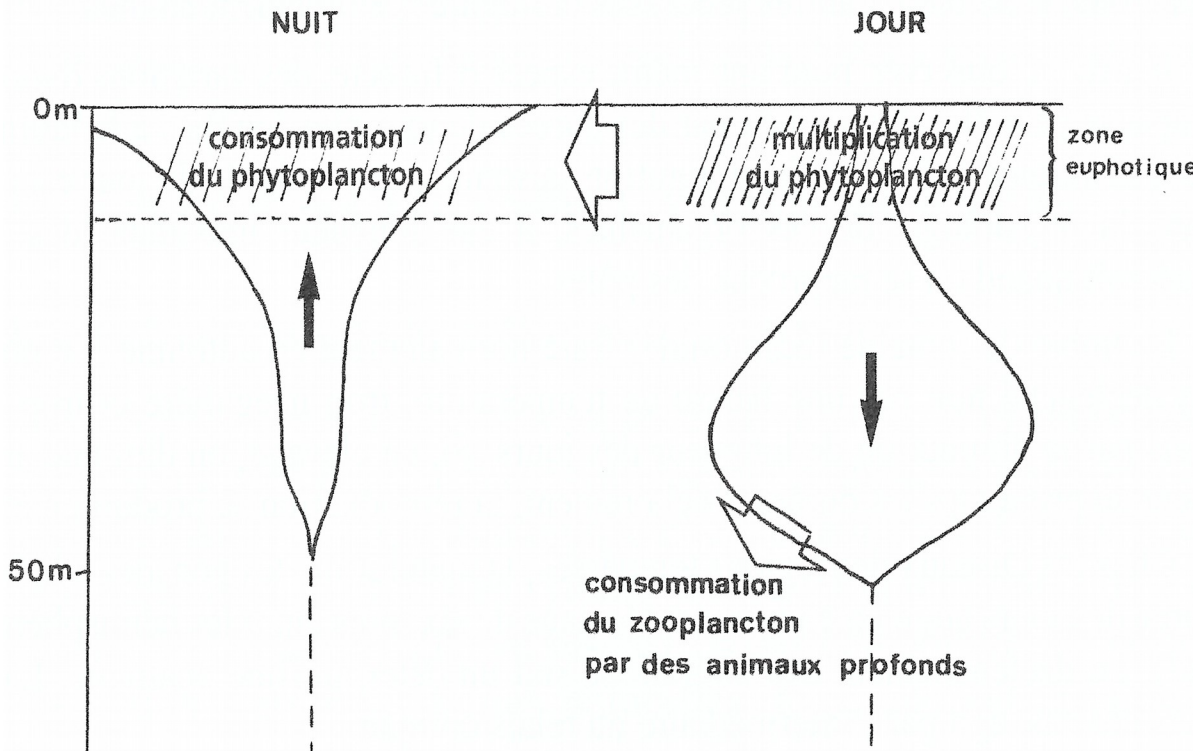


Figure 6 : Schéma de la migration verticale circadienne du zooplancton herbivore¹

La migration verticale circadienne du zooplancton herbivore assure ainsi la stabilité du réseau trophique prévenant une explosion démographique du zooplancton suivie de son extinction. Ce mécanisme de régulation n'est pas un phénomène auto-organisé comme l'est la formation d'une cellule de convection. Il n'est pas un phénomène spontané, qui se produirait nécessairement en vertu de lois physiques dès que les conditions sont remplies. En effet, il est tout à fait possible qu'un copépode donné n'effectue pas de migration circadienne malgré la présence du signal lumineux tandis que la formation d'une cellule de Bénard est une nécessité physique dès lors que le gradient de température critique est atteint. Le comportement migratoire des Copépodes est un phénomène proprement biologique en ce qu'il est généré de manière contingente par des mécanismes internes à l'écosystème. La stabilité des réseaux trophiques des écosystèmes océaniques dépend ainsi d'une organisation d'une nature autre que l'auto-organisation des systèmes dissipatifs.

L'exemple des écosystèmes océaniques nous montre que des phénomènes d'auto-organisation assurent la coprésence des différents éléments des écosystèmes et expliquent ainsi en partie leur structuration spatiale, mais l'auto-organisation ne peut rendre compte de la coordination des processus écologiques, en particulier de l'ajustement de leurs vitesses et temporalités respectives². De même qu'une cellule ne se forme pas spontanément si l'on mélange des protéines, des acides nucléiques, et des métabolites, un écosystème ne se forme pas spontanément si l'on met en présence des producteurs, des consommateurs, et des décomposeurs. C'est là leçon que nous tirons des simulations d'écosystèmes de May : l'ordre des écosystèmes n'est pas un ordre spontané (*order from chaos*) mais un ordre hérité (*order from order*). Les « écosystèmes artificiels » de May sont instables à une valeur de connectivité où les écosystèmes réels sont stables en raison de ce qu'ils sont composés de compartiments et de relations trophiques générées aléatoirement tandis que les

1 Image extraite de Frontier et al.2008

2 Nous entendons ici par ajustement des vitesses et temporalités des processus écologiques les mécanismes qui empêchent des emballements tel que un taux de prédation d'une population largement supérieur ou inférieur au taux de reproduction de ses proies durant une longue période.

écosystèmes réels sont le fruit d'une histoire : leurs structures n'ont pas été générées aléatoirement mais ont été façonnées et retenues au cours de leur histoire¹. Que l'ordre des écosystèmes soit un ordre hérité signifie notamment que les processus écologiques se succèdent et se couplent au sein d'un écosystème dans un ordre déterminé par un état antérieur d'organisation et assurant la persistance du système. Dans la section suivante, nous nous demanderons de quelle nature peut être cet ordre écologique qui assure le couplage des processus écologiques à tout instant donné s'il n'est pas une auto-organisation au sens de la théorie de systèmes dissipatifs.

III/ Expliquer la persistance des écosystèmes par la clôture organisationnelle

Que l'organisation des organismes ne soit pas un ordre spontané est une chose connue depuis l'établissement de la théorie cellulaire au XIX^e siècle. Celle-ci donna une raison de penser la génération spontanée impossible pour les organismes complexes. Le physiologiste allemand Rudolf Virchow résuma en son temps cette découverte par l'adage : « *Omnis cellula e cellula* », toute cellule provient d'une cellule. Comme l'indiquent Matteo Mossio et Leonardo Bich² c'est parce que les structures dissipatives ont une complexité interne faible qu'elles sont capables de s'auto-organiser spontanément quand les conditions limites sont atteintes tandis que la complexité interne élevée des organismes le leur interdit. Le physicien Max Delbrück comprit parfaitement l'importance théorique de l'improbabilité de la génération spontanée et de l'historicité des systèmes biologiques qui en découle, en particulier le fait que cette historicité des systèmes biologiques implique l'impossibilité de les expliquer entièrement au moyen de théories physiques :

« Les réalisations complexes de toute cellule vivante sont indissociables du fait que cette cellule représente un événement plus historique que physique. Ces choses complexes n'apparaissent pas tous les matins par génération spontanée à partir d'une matière non-vivante. Si c'était le cas, ce serait vraiment des phénomènes reproductibles et intemporels, comparables à la cristallisation d'une solution, et ils feraient partie du domaine de la physique proprement dite. Non, toute cellule vivante porte en elle les expérimentations qu'ont tentées ses ancêtres depuis un milliard d'années. On ne peut espérer expliquer simplement en quelques mots un vieux singe aussi futé. »³

Au cours du XX^e siècle, la théorie du programme génétique est devenu le nouvel *explanans* de la biologie censé aussi bien expliquer le développement des organismes que la coordination des processus en leur sein à chaque instant. Schrödinger⁴ proposa le premier que l'ordre macroscopique de l'organisme provienne de l'ordre microscopique des gènes. Le triomphe de la biologie moléculaire et l'invention de l'ordinateur popularisèrent cette thèse sous la forme de la théorie du programme génétique⁵. Conçu par analogie avec un programme informatique, le programme génétique serait un ensemble d'instructions au sein du génome responsable de la coordination des fonctions biologiques. Il existe des raisons sérieuses de douter de l'existence d'un programme

1 Pour considérer que la sélection naturelle opère sur les écosystèmes, il faut redefinir la valeur adaptative (*fitness*) en termes de persistance plutôt que de succès reproductif. Cf Frédéric BOUCHARD, « Évolution d'écosystèmes sans réduction à la fitness des parties », in Thierry MARTIN (dir.), *Le tout et les parties dans les systèmes naturels*, Vuibert, 2007, p. ; Frédéric BOUCHARD, « Ecosystem Evolution is About Variation and Persistence, not Populations and Reproduction », *Biological Theory*, 25 avril 2014, pp. 1-10.

2 Matteo MOSSIO et Leonardo BICH, « What makes biological organisation teleological ? », *Synthese*, 2014, pp. 1–26.

3 Max DELBRÜCK, *A physicist looks at biology*, Connecticut Academy of Arts and Sciences, 1949.

4 Erwin SCHRÖDINGER, *What is Life ?*, 1944, vol.1995.

5 Cf François JACOB, *La logique du vivant : une histoire de l'hérédité*, Paris, France, Gallimard, 1970, 354 p ; Ernst MAYR, « Cause and effect in biology », *Science*, 1961, vol. 134, n° 3489, pp. 1501-1506.

génétique, c'est-à-dire de rejeter la thèse selon laquelle l'ADN serait porteur de l'information codant la structure quadridimensionnelle de l'organisme¹. *A fortiori*, l'hypothèse que l'ADN porte l'information codant pour la structure des écosystèmes est à rejeter. Par ailleurs, il nous semble qu'aucun composant écosystémique ne peut être l'analogue de ce qu'est l'ADN pour les organismes, c'est-à-dire n'est en capacité de porter un ensemble des instructions codant la structure quadridimensionnelle de la totalité du système.

Comment dès lors soutenir que l'ordre écologique est un ordre à partir de l'ordre ? Nous nous inscrivons dans une autre tradition intellectuelle pour comprendre l'ordre biologique. Cette tradition remonte au moins à Kant, qui caractérisait les êtres vivants comme des êtres organisés, c'est-à-dire comme des êtres qui sont « causes et produits d'eux-mêmes »² ou plus précisément dont « les parties se produisent réciproquement les unes les autres »³. D'après le philosophe de Königsberg, cette causalité circulaire est propre au vivant et fonde les jugements téléologiques à son égard. Dans cette perspective théorique, les systèmes biologiques sont ordonnés non pas parce qu'un sous-système dédié informe la totalité du système mais parce que chaque partie du système contribue spécifiquement à la production de l'ordre biologique. Kant qualifie d'auto-organisation l'organisation biologique ainsi produite, cependant il ne s'agit pas de l'auto-organisation des systèmes dissipatifs exposée précédemment. Pour éviter la confusion, les auteurs contemporains ont adopté depuis Piaget⁴ l'expression de « clôture organisationnelle » pour désigner le régime causal mis en évidence par Kant.

III.1 L'organisation biologique comme clôture organisationnelle

1.1 L'organisation biologique comme autopoïèse

L'une des plus influentes caractérisations contemporaines de l'organisation biologique retrouve la thèse kantienne de l'autoproduction comme propriété caractéristique la vie. Il s'agit de celle proposée par Francisco Varela et Humberto Maturana⁵ qui ont caractérisé les systèmes biologiques par leur *autopoïèse*⁶, propriété qu'ils définissent ainsi :

« Un système autopoétique est organisé comme un réseau de processus de production de composants qui :

(a) régénèrent continuellement par leurs transformations et leurs interactions le réseau qui les a produits, et qui

(b) constituent le système en tant qu'unité concrète dans l'espace où il existe, en spécifiant le domaine topologique où il se réalise comme réseau. »⁷

1 Giuseppe LONGO et Pierre-Emmanuel TENDERO, « L'alphabet, la Machine et l'ADN : l'incomplétude causale de la théorie de la programmation en biologie moléculaire », in Paul-Antoine MIQUEL (dir.), *Biologie du XXIe siècle : évolution des concepts fondateurs*, De Boeck Supérieur, 2008, p. ; Susan OYAMA, *The Ontogeny of Information : Developmental Systems and Evolution*, Duke University Press, 2000, 298 p.

2 Emmanuel KANT, 1790 *Critique de la faculté de juger* §64 traduction par Alain Renault, Paris, France, Aubier, 1995

3 *Ibid*, §65

4 Jean PIAGET, *Biologie et connaissance : essai sur les relations entre les régulations organiques et les processus cognitifs*, Gallimard., 1967.

5 Francisco VARELA, Humberto MATURANA et Ricardo URIBE, « Autopoiesis : The Organisation of Living Systems, its characterization and a model », *BioSystems*, 1974, vol. 5, pp. 187-196.

6 Du grec ancien ποίησις (poïêsis, fabrique) et αὐτός (autos, soi), soit littéralement « autoproduction ».

7 Traduction in Francisco J VARELA, *Autonomie et connaissance*, Le Seuil, 1989, p. 45.

Différence notable avec Kant, due à l'élaboration de la théorie cellulaire au XIX^e siècle, le système autopoïétique paradigmatique est pour Varela et Maturana la cellule. En effet le réseau métabolique d'une cellule se régénère en permanence et produit la membrane plasmique qui délimite la cellule – la constituant ainsi comme unité distinguable dans l'espace. L'autopoïèse au niveau de l'organisme est conçue à partir de cette autopoïèse première de la cellule.

Les écosystèmes remplissent parfaitement la condition a) de l'autopoïèse, à savoir d'être un réseau de processus de production qui régénèrent continuellement le réseau qui les a produits. Ceci apparaît de manière exemplaire pour le réseau trophique, les relations trophiques étant des relations récursives de production (les producteurs primaires produisent les consommateurs primaires qui produisent les consommateurs secondaires et ainsi de suite, et tous produisent les décomposeurs qui produisent la matière minérale qui produit les producteurs primaires). D'ailleurs, l'analogie entre réseau trophique d'un écosystème et réseau métabolique d'une cellule est courante. En revanche, il apparaît plus controversé de considérer que la condition b) de production des frontières est remplie par les écosystèmes. Les frontières jouent un rôle important en écologie cependant il n'est pas certain qu'elles constituent le système comme unité concrète dans l'espace. C'est pourquoi Varela suggère que les écosystèmes réalisent une clôture organisationnelle plutôt qu'une autopoïèse¹. Au sens varélien, un système réalise une clôture organisationnelle quand ses processus constitutifs sont mutuellement dépendants pour leur génération et leur réalisation et le définissent comme une unité dans un espace quelconque². La clôture organisationnelle relaxe la condition de production de la frontière, l'autopoïèse étant un cas particulier de clôture organisationnelle réalisée dans l'espace physique concret. Nous proposons d'interpréter la suggestion de Varela que les écosystèmes sont organisationnellement clos en recourant à une seconde distinction varélienne entre structure et organisation. Chez Varela, l'organisation est l'ensemble des relations qui définissent un système alors que la structure est l'ensemble des relations effectives entre les composants d'un système concret. D'après Varela, l'organisation est l'invariant fondamental tandis que la structure du système peut se modifier sans l'identité du système change tant que la même organisation perdure. Dans le cas d'un écosystème, l'organisation serait un ensemble de niches écologiques tandis que la structure serait l'ensemble des populations qui occupent ces niches. Une niche écologique, telle que définie par George Hutchinson³, est un hypervolume. Nous parvenons ainsi à l'interprétation suivante de l'idée varélienne de la clôture opérationnelle des écosystèmes : tout écosystème est organisationnellement clos en ce qu'il est constitué de processus récursifs de production de niches écologiques ayant lieu dans un espace abstrait à n dimensions.

Dans tous les cas, que les écosystèmes soient autopoïétiques ou organisationnellement clos au sens varélien, cette spécificité organisationnelle contribue à expliquer leur persistance. En effet, un système qui se régénère continuellement lui-même ne persiste pas passivement mais contribue activement à son maintien contre les dégradations que subissent ses composants. Cette explication semble certes triviale, elle méritait cependant ce long traitement. Par contraste, la théorie des systèmes dissipatifs n'est pas une théorie de l'autoproduction. Une cellule de Bénard ne produit pas ses composants (i.e les molécules du liquide qui la composent), le phénomène s'auto-entretient mais ne s'autoproduit pas. En outre, l'apparition d'une cellule de Bénard dépend entièrement d'une contrainte externe, à savoir le gradient de température. Les écosystèmes sont certes aussi soumis à

1 *Autonomie et connaissance*, Le Seuil, 1989, chapitre 4.

2 « Nous dirons d'un système autonome qu'il est opérationnellement clos si son organisation est caractérisée par des processus a) dépendant récursivement les uns des autres pour la génération et la réalisation des processus eux-mêmes et b) constituant le système comme une unité reconnaissable dans l'espace (le domaine) où les processus existent. » *Ibid.*

3 G Evelyn HUTCHINSON, « Concluding remarks », Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1957, vol.22.

des contraintes externes (force de pesanteur, énergie solaire incidente, etc.) mais, en tant que systèmes organisés, leur production n'est pas entièrement déterminée par ces contraintes extérieures. Ce que montre l'exemple de la migration circadienne du zooplancton c'est que le maintien d'un écosystème dépend aussi en partie de contraintes générées par le système lui-même. C'est cette qualité d'autodétermination que nous allons désormais investiguer.

1.2 L'organisation biologique comme clôture de contraintes

Une lacune de la théorie varélienne est qu'elle n'articule pas l'ouverture thermodynamique des systèmes biologiques et leur autopoïèse (ou clôture organisationnelle). Quel lien entre la production réciproque des parties et le fait d'être traversé par un flux d'énergie ? Le cadre théorique élaboré par Alvaro Moreno et Matteo Mossio¹ permet de résoudre cette difficulté. Ces auteurs caractérisent l'organisation biologique comme un régime causal émergent dans lequel des composants fonctionnels déterminent collectivement leurs propres conditions d'existence en contraignant les flux thermodynamiques sous-jacents. Cette caractérisation repose sur une distinction technique entre processus thermodynamiques et contraintes. En toute généralité, une contrainte est en physique une réduction des degrés de liberté d'un système. Dans ce cadre théorique, que nous adoptons, le concept de contrainte reçoit une définition plus précise. En première approximation, on peut dire que les processus sont l'ensemble des changements qui impliquent l'altération, la consommation, la production ou la constitution d'entités alors que les contraintes sont les entités qui, tout en agissant sur les processus, peuvent être considérées du point de vue approprié comme demeurant non-affectés par eux. Quand des contraintes dépendent mutuellement les unes des autres, alors elle réalise une clôture de contraintes. L'hypothèse fondamentale de Moreno et Mossio est que la clôture de contraintes est le régime causal propre aux vivants. Tout système réalisant une clôture de contraintes s'autodétermine en ce sens que sa dynamique dépend pour partie de lui-même. En particulier, cette autodétermination peut doter le système d'une capacité d'automaintien assurant sa persistance. L'opérationnalité de ce cadre théorique dépend de l'élaboration de définitions précises des concepts de contrainte et de clôture de contraintes. Montévil et Mossio² proposent de telles définitions que nous reproduisons et discutons ci-après.

Définition de contrainte

« Pour un processus donné $A \rightarrow B$, C est une contrainte sur $A \rightarrow B$, à une échelle temporelle spécifique τ , si et seulement si :

1/ Les situations $A \rightarrow B$ et $A_c \rightarrow B_c$ (i.e $A \rightarrow B$ sous l'influence de C) ne sont pas symétriques à l'échelle temporelle τ .

On note $C_{A \rightarrow B}$ les aspects de C pertinents pour $A \rightarrow B$, ce qui signifie que lorsqu'ils sont modifiés le B résultant est altéré.

2/ Une symétrie temporelle est associée à tous les aspects de $C_{A \rightarrow B}$ concernant le processus $A_c \rightarrow B_c$ à l'échelle temporelle τ . »³

1 Alvaro MORENO et Matteo MOSSIO, *Biological Autonomy*, Dordrecht, Springer Netherlands, 2015, vol.12., travail inspiré de Robert ROSEN, *Life itself: a comprehensive inquiry into the nature, origin, and fabrication of life*, Columbia University Press, 1991 et Stuart A. KAUFFMAN, *Investigations*, Oxford University Press, 2000.

2 Maël MONTÉVIL et Matteo MOSSIO, « Biological organisation as closure of constraints », *Journal of Theoretical Biology*, 7 mai 2015, vol. 372, pp. 179-191.

3 Traduction personnelle de *ibid.*

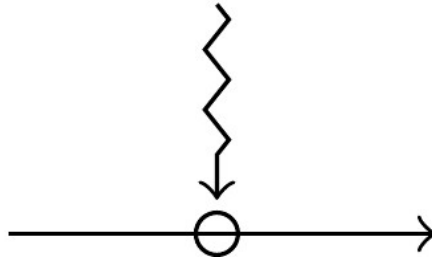


Figure 7 : Schéma d'une contrainte¹

Explicitons chacune de ses deux conditions au moyen de l'exemple d'une catalyse enzymatique :

La condition 1 requiert qu'il existe une asymétrie temporelle entre le processus soumis à la contrainte et le processus non-soumis à la contrainte. Dit plus simplement, elle requiert que la contrainte exerce une influence causale sur le processus-cible. Dans le cas d'une catalyse enzymatique, il existe une asymétrie temporelle entre la réaction sous contrainte enzymatique ($A_c \rightarrow B_c$) et la réaction sans contrainte ($A \rightarrow B$) en raison de ce que la première se produit plus rapidement que la seconde.

La condition 2 requiert que la contrainte soit temporellement symétrique relativement au processus. Dit plus simplement, la contrainte ne doit pas être altérée par le processus sur lequel elle agit à l'échelle temporelle où celui-ci se produit. Dans le cas de la catalyse enzymatique, la conformation de l'enzyme a une symétrie temporelle à l'échelle de temps de la réaction, autrement dit l'enzyme a une même configuration en début et en fin de catalyse.

Toute enzyme remplit les deux conditions définitionnelles d'une contrainte, ainsi toute enzyme est une contrainte relativement à la réaction qu'elle catalyse.

Définition de la dépendance entre contraintes

« C_1 dépend de C_2 si et seulement si :

1. C_1 est une contrainte à l'échelle de temps τ_1
2. C_2 est une contrainte à l'échelle de temps τ_2 sur un processus produisant des aspects de C_1 qui sont pertinents pour son rôle de contrainte à l'échelle de temps τ_1 . »²

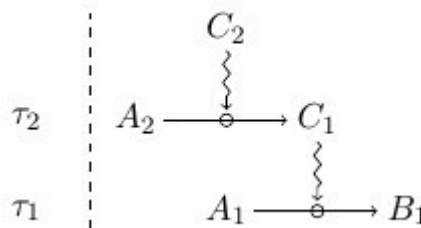


Figure 8 : schéma d'une dépendance entre contraintes³

Pour illustrer ce qu'est une dépendance entre contraintes, reprenons l'exemple d'une enzyme :

1. Une enzyme est une contrainte pour la réaction qu'elle catalyse.

1 Figure extraite de Maël MONTÉVIL et Matteo MOSSIO, « Biological organisation as closure of constraints », *Journal of Theoretical Biology*, 7 mai 2015, vol. 372, pp.

2 Traduction personnelle de *ibid.*

3 Figure extraite de *ibid.*

2. Une enzyme est produite à partir d'acides aminés au cours d'un processus, nommé traduction, qui est contraint par un ribosome et un ARNm. (En l'absence de ribosomes et d'ARNm, les acides aminés ne polymérisent pas pour former des enzymes.)

La relation entre l'enzyme d'une part, le ribosome et l'ARNm d'autre part, est ainsi une relation de dépendance entre contraintes (dans laquelle l'enzyme dépend du ribosome et de l'ARNm).

Définition de la clôture de contraintes

« Un ensemble de contraintes C réalise globalement une clôture si pour chaque contrainte C_i appartenant à C :

1. C_i dépend directement d'au moins une autre contrainte appartenant à C (C_i est dépendante)
2. Il existe au moins une autre contrainte C_j appartenant à C qui dépend de C_i (C_i est générative) »¹

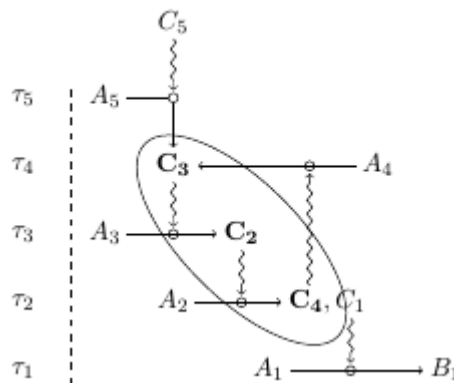


Figure 9 : Clôture de contraintes

La **figure 9** représente la clôture de contraintes minimale. L'idéalisation est forte ici : alors qu'une seule cellule comporte de l'ordre de la dizaine ou centaines de milliers de contraintes seules quatre sont représentées ici. Les contraintes C2, C3, et C4 sont soumises à clôture et forment l'organisation biologique à proprement parler. Soulignons l'existence d'une contrainte C5 qui s'exerce sur le système depuis l'extérieur. L'autocontrainte d'un système biologique ne peut être que relative, il existe nécessairement des contraintes externes s'exerçant sur le système. Par exemple, le champ de pesanteur contraint fortement les processus développementaux au sein des organismes terrestres² sans que ceux-ci soient en mesure d'agir en retour sur cette contrainte. Un être vivant n'est ainsi pas une monade sans portes ni fenêtres. Seuls certains paramètres du système sont contrôlés par lui via notamment la formation d'un milieu intérieur³.

À ce stade de l'enquête, nous savons précisément ce que nous recherchons pour expliquer de manière organisationnelle la persistance des écosystèmes. Il s'agit de trouver les analogues au sein des écosystèmes de ce que sont les enzymes au sein des cellules, c'est-à-dire des entités telles qu'elles contraignent les flux thermodynamiques et ce faisant se produisent réciproquement les unes les

1 Traduction personnelle de *ibid.*

2 Plusieurs études ont montré l'apparition d'anomalies au cours du développement embryonnaire de Mammifères en apesanteur et d'autres suggèrent que la pesanteur est également nécessaire au développement correct des plantes.

3 Comme l'a remarquablement bien analysé Claude Bernard dans son *Introduction à l'étude de la médecine expérimentale*, Baillière, 1865.

autres. L'hypothèse que les écosystèmes réalisent une clôture de contraintes a déjà été défendue par Nunes-Neto *et al*¹. L'objet de notre article est de montrer que si cette hypothèse était vraie, alors les écosystèmes seraient dotés d'une capacité d'automaintien assurant leur persistance.

III.2 Stabilisation des écosystèmes par la clôture organisationnelle

Montrer l'existence d'une clôture de contraintes au sein d'un grand nombre d'écosystèmes est un travail empirique qui dépasse le cadre de cet article. Pour chaque écosystème choisi, il faudrait décrire au mieux sa structure puis identifier des contraintes à l'œuvre en son sein suffisant jusqu'à observer leur clôture. Nous nous proposons dans cette section de montrer plus modestement que la distinction entre processus et contraintes est pertinente pour expliquer la persistance des écosystèmes. Nous monterons en particulier que au sein de trois écosystèmes (sol d'une forêt tempérée, écosystème des castors, et écosystèmes océaniques) on peut décrire des dépendances entre contraintes et que les contraintes en question participent à la persistance de ces écosystèmes.

2.1 Contraintes et processus au sein du sol d'une forêt tempérée

Nous montrons ici qu'au sein des sols des forêts tempérées des contraintes dépendantes s'exercent sur deux flux importants de nutriments, le flux de carbone et le flux d'azote, et que ces contraintes stabilisent le système.

Au sein du sol, des champignons, notamment certains ascomycètes (par exemple *Trichoderma reesei*) et basidiomycètes (par exemple *Phanerochaete chrysosporium*), assurent la décomposition de la lignine² en acides humiques (acide vanillique notamment)³. Cette décomposition est un processus exergonique, c'est-à-dire qui se produit spontanément sans apport de travail. Les champignons accélèrent cependant de plusieurs ordres de grandeur la vitesse de la réaction. En se plaçant à l'échelle de temps de la réaction, les enzymes extracellulaires fongiques apparaissent ainsi comme une contrainte exercée sur le processus de décomposition de la lignine du bois en acides humiques du sol. En effet, il y a d'une part asymétrie temporelle entre le processus non-contraint et le processus contraint et d'autre part il y a par définition conservation des enzymes concernées à l'échelle de temps de la réaction. Cette contrainte est générative et dépendante. Elle est générative en ce que les acides humiques sont les principaux composants de l'humus qui est à son tour une contrainte sur le flux hydrique du sol par son rôle de rétention de l'eau. Elle est également dépendante d'autres contraintes, notamment les vers de terre, ingénieurs de l'écosystème⁴, maintenant la structure du sol nécessaire au développement des champignons. En outre, les champignons décomposeurs de lignine participe à la persistance de l'écosystème par leur action contraignante sur le flux de carbone : en leur absence, le recyclage du carbone n'est plus correctement assuré : la matière organique s'accumule dans le sol et seule une faible quantité de carbone est biodisponible pour les végétaux de l'écosystème. La biomasse de l'écosystème et sa biodiversité sont ainsi considérablement réduites. Ceci s'observe notamment dans les tourbières de

1 Nei NUNES-NETO, Alvaro MORENO et Charbel N. EL-HANI, « Function in ecology : an organizational approach », *Biology & Philosophy*, janvier 2014, vol. 29, n° 1, pp. 123-141.

2 Le terme « lignine » désigne un ensemble de polymères aromatiques qui sont des composants importants du bois (environ 10 % de sa masse).

3 Informations en provenance de Jean-Luc WERTZ, *La lignine*, Gembloux Agro-Bio Tech, 2010.

4 Cf Clive G. JONES, John H. LAWTON et Moshe SHACHAK, « Organisms as Ecosystem Engineers », in *Ecosystem Management*, Springer New York, 1994, pp. 130-147.

hautes montagnes où la basse température du sol est incompatible avec le développement des décomposeurs de lignine.

Au sein du sol, une autre activité enzymatique importante se produit, la diazotrophie. La diazotrophie est la réduction enzymatique du diazote atmosphérique en ammoniac du sol :



La diazotrophie est une réaction endergonique réalisée par diverses bactéries du sol, certaines libres (*Azotobacter*, *Clostridium*...) d'autres en symbiose avec des végétaux (symbiose entre *Rhizobium* et *Fabacées* notamment). Toutes ces bactéries possèdent une enzyme dédiée, la nitrogénase. Celle-ci couple le processus endergonique de fixation de l'azote avec le processus exergonique de consommation de l'ATP. L'ensemble des nitrogénases constitue une contrainte à l'échelle de temps de la réaction. *Primo*, il y a une asymétrie temporelle entre le processus de transformation du diazote atmosphérique en azote du sol en présence des bactéries diazotrophes et en l'absence des bactéries diazotrophes. En l'absence des bactéries, cette transformation est produite seulement par les orages dont les hautes pressions et températures provoquent la transformation du diazote en oxydes d'azote qui retombent au sol avec la pluie. En présence de bactéries diazotrophes, la vitesse du flux d'azote de l'air vers le sol augmente de plusieurs ordres de grandeur. *Secundo*, à l'échelle de temps de la réaction, les nitrogénases sont conservées. Cette contrainte est générative et dépendante. Concernant la dépendance, il faut distinguer entre bactéries diazotrophes symbiotiques et bactéries diazotrophes libres. Les bactéries diazotrophes symbiotiques sont des contraintes intégrées au sein de leur plante-hôte tant du point de vue métabolique que anatomique. Par exemple les *Rhizobium* dépendent des *Fabacées* puisque ceux-ci produisent au niveau de leurs racines des nodosités, organes abritant les *Rhizobium* et leur fournissant un apport en glucides nécessaire à leur existence. Les bactéries diazotrophes libres dépendent comme toutes les autres bactéries du sol des ingénieurs du sol, tels que les vers de terre, pour assurer leurs conditions d'existence. En outre, les bactéries diazotrophes sont une contrainte générative du fait que les autres organismes des écosystèmes terrestres dépendent indirectement d'elles. Tout l'azote qu'ils incorporent provient en effet de l'ammoniac du sol produit par les bactéries diazotrophes. On comprend ainsi que les bactéries diazotrophes participent à la persistance des écosystèmes terrestres. Leur disparition d'un écosystème donné entraînerait à moyen terme l'effondrement de cet écosystème.

Dans la **figure 10**, nous avons représenté une partie des relations de dépendances entre contraintes au sein d'un sol d'un écosystème de forêt tempérée. Il est clair que ces dépendances entre contraintes contribuent au maintien de la structure de l'écosystème considéré en assurant un contrôle sur les flux d'azote et de carbone, il est par ailleurs raisonnable de supposer que les abondances des populations en jeu sont également contrôlées.

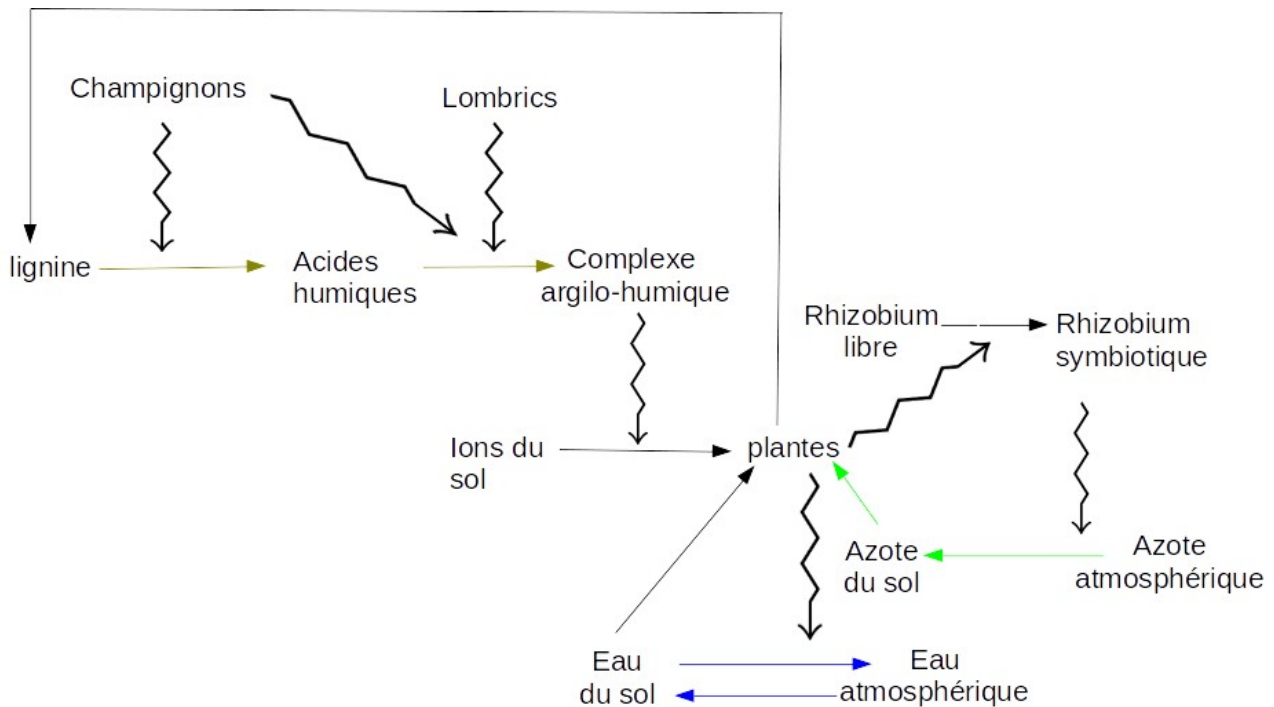


Figure 10 : Dépendances entre contraintes au sein du sol d'une forêt tempérée

2.2 Contraintes et processus au sein des écosystèmes de castors

Nous mobilisons l'exemple de l'écosystème de castors afin de montrer comment une contrainte produite par un écosystème (les barrages de castor) peut contrôler l'abondance des populations et la diversité spécifique au sein de l'écosystème. Un barrage de castor est une contrainte sur le flux hydrique : d'une part le régime hydrologique diffère en présence et en l'absence du barrage et, d'autre part, le barrage est conservé à l'échelle de temps de sa traversée par un volume donné d'eau. Cette contrainte est en outre générative et dépendante. Un barrage de castor est une contrainte dépendante en raison de ce que son processus de formation à partir d'arbres est contraint par une famille de castors. La famille de castors agit comme une contrainte en ce que d'une part la probabilité d'apparition d'un barrage est augmentée de plusieurs ordres de grandeur sous son action et en ce que d'autre part elle est conservée à l'échelle de temps de la fabrication d'un barrage¹. En plus d'être une contrainte dépendante, un barrage de castor est une contrainte fortement générative. La baisse de la turbidité de l'eau a deux grands types d'effets : une altération des cycles biogéochimiques et la création de nombreuses niches écologiques favorables au développement de divers organismes aquatiques². Concernant les cycles biogéochimiques, en présence d'un barrage de castor seule une faible partie des éléments chimiques sont exportés en aval ou retournent à l'atmosphère et des stocks substantiels sont accumulés dans les sédiments de l'étang³. Pour prendre l'exemple de l'azote, dans une zone de courant libre, la majorité de l'azote est en provenance de sources terrestres, principalement les feuilles décidues tombant des arbres, tandis que dans un étang de castor la majorité de l'azote provient de l'activité fixatrice de micro-organismes des sédiments. Les étangs de castor stockent ainsi environ 1000 fois plus d'azote dans les sédiments que les zones

1 Tout du moins, les aspects pertinents de la famille de castors sont invariants au cours de la production du barrage.

2 Toutes les informations qui suivent à propos des barrages de castor proviennent de Frank ROSELL, Orsolya BOZSÉR, Peter COLLEN et Howard PARKER, « Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* and their ability to modify ecosystems », *Mammal Review*, 1 juillet 2005, vol. 35, n° 3-4, pp. 248-276..

3 Robert J. NAIMAN, Gilles PINAY, Carol A. JOHNSTON et John PASTOR, « Beaver Influences on the Long Term Biogeochemical Characteristics of Boreal Forest Drainage Networks », *Ecology*, 1994, vol. 75, n° 4, pp. 905-921.

de courant libre. Par unité de courant, l'accumulation d'azote est entre 9 et 44 fois plus importante dans un étang de castor que dans une zone de courant libre. Le barrage de castor est ainsi une contrainte générative en ce que la présence d'une eau calme contraint positivement le processus de sédimentation, les sédiments contraignant à leur tour le processus de nitrification bactérienne. (cf **figure 11**)

Concernant le développement des organismes aquatiques, la réduction de la turbidité de l'eau entraîne la réduction de sa charge en limon qui bénéficie aux saumons, ceux-ci ayant besoin d'un gravier propre pour frayer. De même, le processus de développement des œufs de grenouille en têtards est favorisé par un barrage de castor. En présence de ce dernier, les œufs sont abrités des prédateurs et des turbulences du milieu, le taux d'éclosion est ainsi significativement accru. À l'échelle temporelle de ces processus développementaux, les propriétés du barrage faisant de lui un abri pour les œufs sont invariantes, c'est pourquoi le barrage est une contrainte sur ces processus. (cf **figure 11**)

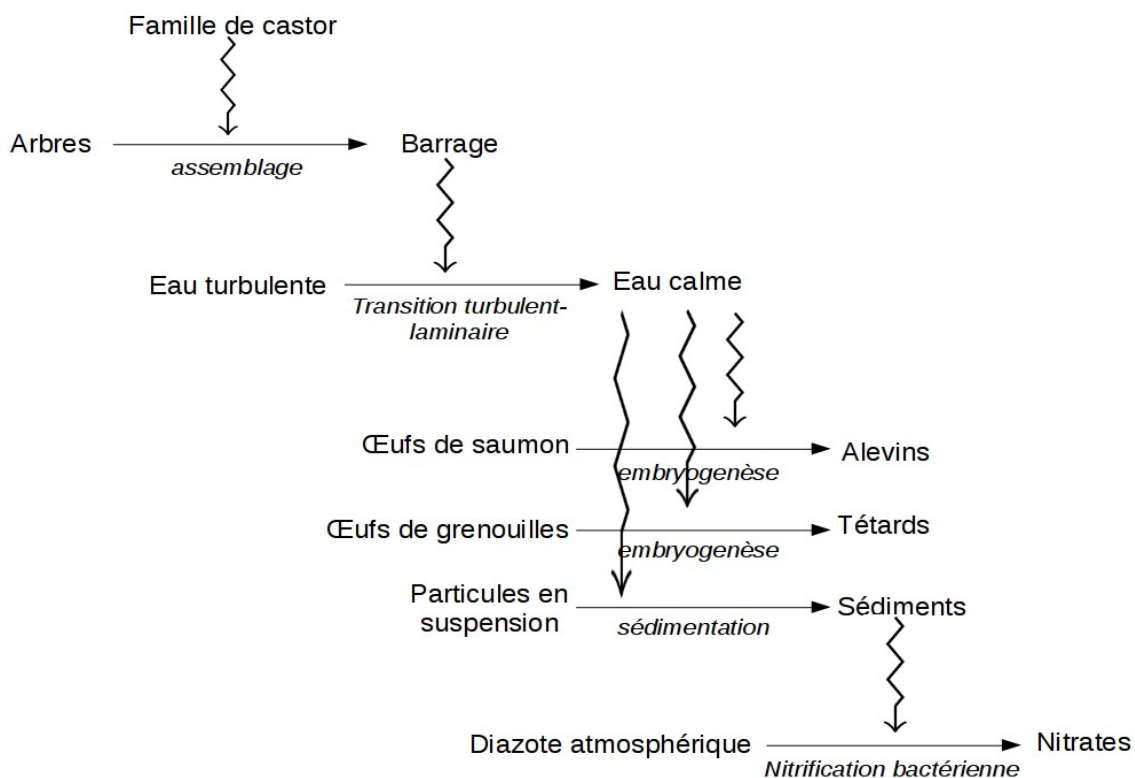


Figure 11 : Caractère génératif et dépendant de la contrainte barrage de castor

2.3 Contraintes et processus au sein des écosystèmes océaniques

Reprenons l'exemple précédent de la migration circadienne du zooplancton au sein des écosystèmes océaniques. Le flux trophique considéré est celui allant du phytoplancton au zooplancton, majoritairement composé de copépodes. Nous considérons que le zooplancton se compose de deux sous-systèmes : un sous-système contraignant, le module cognitif du système nerveux des Copépodes contrôlant le processus migratoire, et un sous-système contraint, les parties de Copépodes incorporant de la biomasse. Le module cognitif de Copépodes est une contrainte sur le flux trophique en ce que d'une part en son absence ce flux aurait une temporalité différente (flux continu plutôt que suivant un rythme circadien) et d'autre part en ce qu'il n'est pas modifié à l'échelle de temps du processus de consommation (temps de la digestion d'une proie par un

Copéode). Le zooplancton est ainsi analogue à une enzyme autocatalytique¹. La contrainte considérée est générative et dépendante. Elle dépend d'autres contraintes puisque qu'elle est le produit d'un processus contraint par l'ensemble des acides nucléiques et protéines contrôlant la neurogenèse et stabilisant les réseaux de neurones à l'échelle de temps du développement d'un Copéode. Le module cognitif de Copéodes est en outre une contrainte générative du fait que la migration circadienne des consommateurs secondaires dépend elle-même de la migration circadienne des Copéodes. Comme montré précédemment, la contrainte considérée contribue à la stabilisation de l'écosystème. En son absence, la probabilité que le zooplancton consomme entièrement le phytoplancton (entraînant ainsi l'effondrement de toute la chaîne trophique) serait accru de plusieurs ordres de grandeur.

Conclusion

Des phénomènes auto-organisés, au sens de la théorie des systèmes dissipatifs, sont à l'œuvre au sein des écosystèmes et contribuent à assurer leur persistance, notamment en assurant la coprésence de leurs différents composants. Cependant, il ne suffit pas de mettre ensemble les différents composants d'un écosystème pour que celui-ci se maintienne stable. Il faut encore que les processus écologiques reliant ces différents composants se produisent à des vitesses et temporalités appropriées. Nous avons donc formulé une explication complémentaire de la persistance des écosystèmes, à savoir que celle-ci repose davantage sur un ordre hérité (propre aux systèmes biologiques) que sur un ordre spontané (caractéristique des systèmes physiques). Dans cette perspective, les écosystèmes persistent en raison du fait qu'ils sont des êtres organisés, ou, pour utiliser une expression synonyme, en raison de ce qu'ils possèdent une clôture organisationnelle. Cette clôture organisationnelle peut s'interpréter comme autoproduction et autocontrainte. L'hypothèse organisationnelle est ainsi l'hypothèse que tout écosystème réalise une clôture de contraintes. Si elle est vraie, cette hypothèse résout le problème démographique de la manière suivante : la clôture de contraintes assurerait la coordination des dynamiques des processus écologiques empêchant ainsi que des fluctuations locales de populations se propagent jusqu'à entraîner l'effondrement de l'écosystème. Autrement dit, la clôture de contraintes conférerait aux écosystèmes une capacité d'automaintien. En faveur de cette hypothèse, nous avons montré que plusieurs contraintes s'exerçant sur les principaux flux biogéochimiques de divers écosystèmes entretiennent des relations de dépendance entre elles et que ces relations de dépendance contribuent à stabiliser les écosystèmes en question. Notre proposition renoue avec une certaine forme d'organicisme écologique en ce qu'elle repose sur une analogie entre écosystèmes et cellules, réseaux trophiques et réseaux métaboliques, entités écologiques et enzymes. Nous sommes par ailleurs disposé à étendre notre proposition pour faire de la clôture de contraintes le « principe de mouvement et de repos »² des écosystèmes. D'après Moreno et Mossio, la clôture de contraintes est en effet le principe fondamental d'ordre des phénomènes biologiques qui sous-tend non seulement la stabilité des systèmes biologiques mais contrôle aussi les transitions d'un régime d'automaintien à un autre au cours du développement. Adopter cette idée pour les écosystèmes, ce serait considérer que le passage d'un stade de succession écologique à un autre n'est pas entièrement gouverné par des contraintes physiques externes mais est au moins en partie contrôlé par des contraintes produites par l'écosystème. Cette transition serait ainsi une réponse active de l'écosystème face à une forte perturbation : dans l'incapacité de maintenir son organisation présente, l'écosystème opérerait pour une réorganisation, le passage à un autre régime organisationnel, afin de survivre³. Se dessine ainsi

1 Cette analogie a été développée antérieurement par Manuel Blouin et Alain Bédécarrats en s'appuyant sur les travaux de Stuart Kauffman. (communication personnelle)

2 Pour reprendre l'expression employée par Aristote dans sa *Physique*.

3 Nous remercions Alessandra Passariello pour nous avoir inspiré cette idée, en particulier par sa définition du développement comme « capacité d'un organisme à surmonter la dysfonction en restaurant une organisation

la possibilité d'actualiser le célèbre propos de l'écologue Frederic Clements selon lequel « l'unité de végétation, la formation climacique, est une entité organique. Comme un organisme, la formation naît, grandit, mûrit, et meurt »¹. Un organicisme écologique étendu pourrait également comprendre l'affirmation que des unités écologiques autres que les écosystèmes sont des êtres organisés, notamment les paysages² voire la biosphère elle-même³.

fonctionnelle différant de la précédente. » (communication orale)

- 1 Frederic Edward CLEMENTS, *Plant succession ; an analysis of the development of vegetation*, Washington, Carnegie Institution of Washington, 1916, 658 p.
- 2 Nous entendons ici le concept de paysage non dans son acception de sens commun mais dans son sens technique tel que défini par l'écologie des paysages, cf Françoise BUREL et Jacques BAUDRY, *Écologie du paysage. Concepts, méthodes et applications*, Tec & Doc Lavoisier, 2003.
- 3 C'est l'hypothèse Gaïa développée par James Lovelock et Lynn Margulis, notamment dans "The atmosphere as circulatory system of the biosphere – the Gaia hypothesis", *Coevolution Quarterly*, 6, Summer 1975, p. 31–40. À ce sujet, consulter la remarquable thèse de doctorat de Sébastien Dutreuil, « Gaïa : Hypothèse, programme de recherche pour le système Terre, ou philosophie de la nature ? » soutenue en 2016 à l'Université Paris I Panthéon-Sorbonne.