



Amazonie : Qu'en dit la science ?

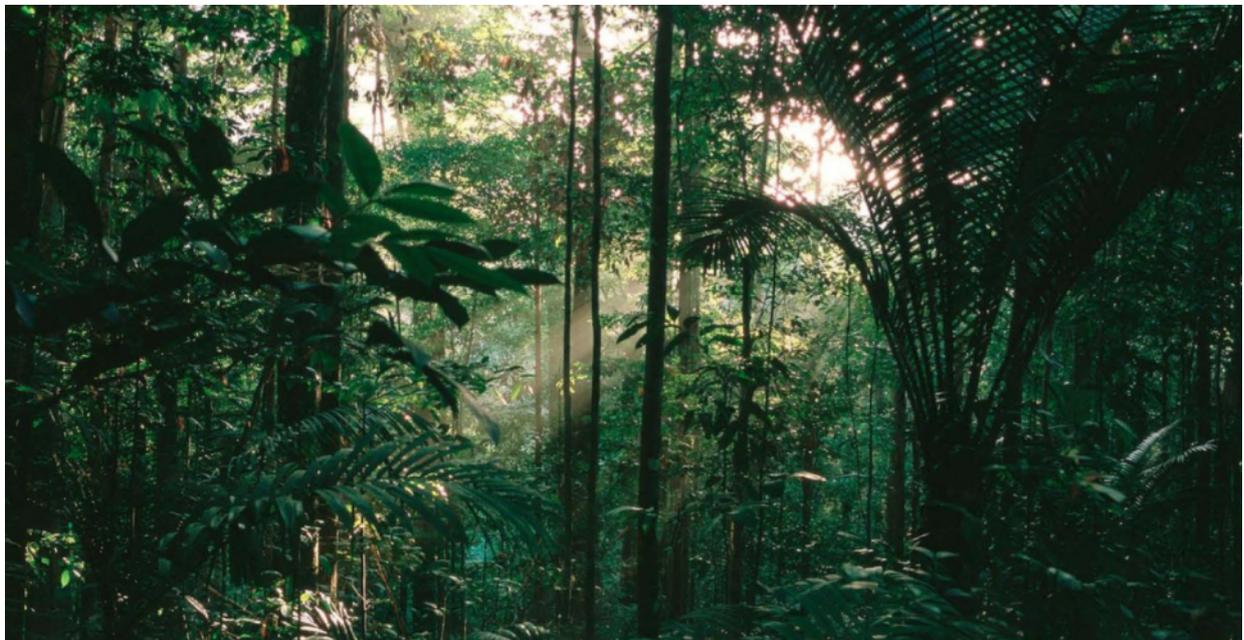
Auteur(S) :

PAVE, Alain

Professeur Émérite à l'Université Claude Bernard Lyon 1, ancien directeur du Programme Amazonie du CNRS, membre de l'Académie des technologies, correspondant de l'Académie d'agriculture de France.

Mail : alain.pave@univ-lyon1.fr

IMAGE Introductive :



Crédit CNRS Image, Pavé et Fornet³.

Sommaire :

La région amazonienne abrite la deuxième plus grande forêt de la planète après la forêt Sibérienne, mais la première en termes de biodiversité. L'équateur la traverse ; le climat régional est qualifié de « chaud et humide ». Elle est soumise à un rythme saisonnier (saison sèche, saison humide), tel qu'elle reste toujours verte (*sempervirente*). Un immense réseau hydrographique l'irrigue, dont l'Amazone, le plus grand fleuve du monde. Objet singulier, complexe, au centre de multiples enjeux environnementaux, économiques et sociaux, du local au global, la recherche scientifique y consacre des efforts importants. ¹ Néanmoins, notre ignorance à son sujet est encore grande.

¹ La contribution française se fait principalement en Guyane, en relation avec des équipes d'autre pays, notamment brésiliennes.

Cette forêt est aussi l'objet de récits plus ou moins fantasmés : Eldorado, Enfer Vert, forêt d'émeraude, poumon de la planète ; elle aurait abrité des peuples isolés, des amérindiens redoutables, parfois cannibales, en fait souvent victimes et aujourd'hui perçus comme pacifiques et écologistes. Tout n'est pas faux, mais à relativiser grandement : qu'en savons-nous ? Quelles connaissances à acquérir et la façon de le faire ? Comment les utiliser et les compléter afin de décider et d'agir sur cet environnement ? À quel bénéfice ? Quel avenir pour les peuples qui l'habitent ?

PLAN DE L'ARTICLE :

1. De quoi parle-t-on ?	2
1.1 Un vaste espace équatorial.....	3
1.2 Un écosystème « enchevêtré »	3
1.3 Un rôle environnemental global	5
1.4 Histoire	5
2. Structure et fonctionnement de la forêt	7
3. Un écosystème anthropisé	9
4. Faire évoluer l'approche écologique	12
4.1 Une forêt en état instationnaire	12
4.2 Le hasard aux manettes	13
5. Messages à retenir	14
6. En Savoir plus :	15

CORPS DU TEXTE :

On attribue à l'écosystème forestier amazonien un rôle planétaire de régulation des gaz effets de serre et de réservoir de diversité biologique. Cet écosystème est aussi un objet économique, humain et social à travers les ressources qu'il recèle, les populations qui l'habitent et les attentions qu'il suscite. Réparti sur neuf pays, son avenir dépend de politiques diverses, y compris celles d'institutions non amazoniennes. Les changements bioclimatiques sont susceptibles de modifier son fonctionnement. Les actions humaines peuvent altérer sa structure : de la simple coupe de parcelles jusqu'à la déforestation de régions entières, ou, plus subtilement de modifications locales comme l'enrichissement en espèces « utiles ». Les représentations qu'on s'en fait, les idées qui en émergent, parfois loin des réalités de terrain, jouent un rôle déterminant, notamment dans les décisions politiques et techniques. Enfin, des processus bio-écologiques spontanés, comme la dissémination des graines, le dotent d'une structure fortement aléatoire.

1. De quoi parle-t-on ?

Le mot « forêt » désigne un écosystème, densément peuplé d'arbres et occupant un espace terrestre délimité. Il en existe de différents types selon la zone bioclimatique où les forêts sont situées. Au-delà de ces généralités, les données acquises sur cet écosystème permettent de le préciser, de mieux comprendre sa structure et son fonctionnement. Cependant, ces données montrent des variations non négligeables, dans l'espace et dans le temps. Ces variations sont principalement dues aux techniques et aux

méthodes utilisées. À ces variations météorologiques, il faut ajouter la variabilité engendrée par les processus bioclimatiques et écologiques influençant la dynamique de l'écosystème, ainsi que par des actions humaines plus ou moins erratiques.

1.1 Un vaste espace équatorial

La superficie de la forêt amazonienne ² est de l'ordre de 5,5 millions de km². L'équateur la traverse (latitude comprise entre 8,5° N et 20° S, longitude entre 48° et 79° Ouest, Figure 1) ³, le climat est qualifié de chaud et humide (en moyenne : 20 à 30°C - min. 19°C, max. 35°C-, des précipitations annuelles de 2 m à 4 m, localement 1,5 m parfois 6 m). L'éclairage de la canopée est important, il est mesuré avec diverses unités, notamment la densité de flux de photons rapporté aux capacités photosynthétiques (tenant compte de l'énergie de ces photons) : le PAR (*Photosynthetically Active Radiation*) ⁴. Ce flux est très variable selon le couvert. Au mieux 1% du flux lumineux incident parvient au sol ; chemin faisant, une part de la lumière captée permet la croissance d'épiphytes dans les strates supérieures de la végétation.

La forêt est drainée par un vaste hydrosystème agissant sur la dynamique forestière et réciproquement. Le débit de l'Amazone à l'estuaire est évalué entre 200 000 à 250 000 m³/s, en moyenne sur l'année ; la quantité de sédiment arrivant dans l'océan est de l'ordre du milliard de tonnes par an, son bassin couvre une superficie de 6 790 000 km². Des aires importantes sont épisodiquement inondées et constituent, de façon transitoire, de larges zones humides.

1.2 Un écosystème « enchevêtré »

Le terme enchevêtré (ou luxuriant) est l'une des traductions en français de « *entangled* » terme employé par Charles Darwin dans le dernier paragraphe de « L'origine des espèces », il semble adapté pour rendre compte de la complexité d'un écosystème amazonien, comme le suggère la photographie en entête de cet article.

Les caractéristiques globales du peuplement forestier sont de mieux en mieux connues : 16 000 espèces d'arbres, très mélangées, dont 227 sont dominantes, au total 390 milliards d'arbres ^{5,6}. À titre de comparaison, au niveau planétaire, le nombre d'arbres est estimé à 3 040 milliards (près de 8 fois supérieures à une précédente évaluation de 400,25 milliards), dont 1 390 milliards dans les forêts tropicales et subtropicales, 740 milliards dans les forêts boréales, 610 milliards pour les forêts tempérées. 15 milliards seraient coupés chaque année et l'on pense que 46 % auraient disparus

² Au cours du temps, les sources d'erreur sont été identifiées et corrigées. C'est ce qui explique la variabilité des estimations, 5,5 millions de km² est une estimation minimale. Rappel général : superficie du globe = 510 millions de km² (510,067 420), océans = 362 millions km² (361,8) et des terres émergées = 148 millions de km² (148,2), superficie forestière (2010) = 4,033 milliards d'ha soit 40,033 millions de km² (27% des terres émergées).

³ Pavé A. & Fornet G., Amazonie, une aventure scientifique et humaine du CNRS, Ed. Galaade, Paris. 2010.

⁴ Rayonnement dont les [longueurs d'onde](#) s'étendent de 400 à 700 nm, provoquant la [photosynthèse](#) chez les plantes. L'énergie lumineuse reçue par la surface éclairée s'exprime en $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

⁵ Stephen P. Hubbell et al. How many tree species are there in the Amazon and how many of them will go extinct? PNAS, 105, supp. 1, 2008.

⁶ Hans ter Steege et al. Hyperdominance in the Amazonia Tree Flora. Science, 342, 2013.

depuis le début des civilisations humaines⁷. On voit bien que les différences entre estimations au cours du temps, ne sont pas négligeables, la plupart des discours à ce sujet ne prennent pas en compte ces incertitudes. Par ailleurs, la couverture arborée dépend grandement des conditions climatiques, elle change au cours du temps et est minimale durant les périodes glaciaires. À l'échelle du jour les échanges de GES varient, (la respiration nocturne des végétaux, dégage du CO₂, en revanche la photosynthèse diurne en absorbe), ou à celle des saisons, ainsi le piégeage du CO₂ est-il plus efficace en saison des pluies qu'en saison sèche.



Figure 1. Quelques repères géographiques et bioclimatiques de l'Amazonie La zone forestière est en vert foncé. Carte élaborée à partir de l'atlas de l'*Encyclopædia Universalis*. (Alain Pavé et Gaëlle Fornet, 2010, voir réf.3).

Les pluies sont abondantes et, en partie, auto-entretenues grâce aux nuages, issus de l'évapotranspiration, qui se forment immédiatement au-dessus de la canopée. Bien que les pluies arrivent par l'Est, ce mécanisme assure un arrosage conséquent jusqu'aux contreforts andins, à 2700 km de la côte atlantique. Les nuages se forment à très basse altitude, juste au-dessus de la forêt. De fait, le processus de formation de ces nuages est dû à l'agrégation de molécules d'eau sur des radicaux hydrophiles provenant de l'oxydation photonique de COV (composés organiques volatiles) émis par les arbres et non pas au refroidissement de la vapeur.

⁷ Crowther T. W. et al. Mapping tree density at a global scale, *Nature*, 525, 2015, 201–205.

1.3 Un rôle environnemental global

Bien que les données soient très fluctuantes, cet écosystème forestier est un stock et un puits de carbone. Le stock au-dessus du sol est estimé à 100 Pg (i.e. 100 GT) de carbone⁸. Les fluctuations interannuelles dépendent des précipitations, en années sèches le bilan des échanges avec l'atmosphère peut être négatif, il absorbe moins de GES qu'il n'en émet, mais ce bilan est compensé sur plusieurs années tant que la fréquence des années sèches reste modique. Les zones humides liées aux larges fluctuations des fleuves, notamment de l'Amazonie, présentent un bilan nul d'échanges carbonés avec l'atmosphère. Néanmoins, les événements El Niño et La Niña, se produisant dans le pacifique, font ressentir leurs effets rapidement en Amazonie, au point que sur la période 2010-2017 le bilan est nul⁹. Lors d'El Niño, des modifications du courant circumpolaire antarctique conduisent à une remontée des vents secs provenant de l'Antarctique. Ces mécanismes ont permis d'expliquer des événements du passé, par exemple les périodes sèches de l'Holocène (voir ci-après).

L'écosystème amazonien contient 10 à 13 % de la biodiversité continentale, pour 5% des terres émergées¹⁰. Il n'y a pas de recensement précis des espèces présentes en Amazonie. Celui concernant les arbres est particulier¹¹. Toutes catégories confondues, on peut prendre comme points de repères quelques estimations collectées dans la littérature : de l'ordre de 2 millions d'espèces vivantes, incluant, par exemple, ~45 000 espèces végétales, ~1,3 millions d'espèces d'animaux, dont ~1 million d'insectes, de l'ordre de 500 pour les mammifères, de 1 300 pour les oiseaux et de 3000 pour les poissons des fleuves. On est extrêmement loin d'avoir tout recensé et même tout simplement d'avoir des estimations fiables pour tous les groupes¹². Aujourd'hui les recherches se focalisent plus sur l'étude des processus que sur les recensements.

1.4 Histoire

Le début de l'installation de cette forêt est évalué à 55 millions d'années, c'est-à-dire au milieu de l'Éocène (Figure 2). Sa biodiversité a été maximale à la fin de cette période (vers 37 millions d'années BP)¹³. La température moyenne sur le globe était alors de 10 à 12°C supérieure à celle de notre époque¹⁴, les pôles avaient peu ou pas de glaces, les

⁸ Fernando D.B. Espirito-Santo et al. Size and frequency of natural forest disturbances and the Amazon forest carbon balance. *Nature Communications* volume 5, Article number: 3434, 2014

⁹ Lie Fan et al. Satellite-observed pantropical carbon dynamics. *Nature Plants*, 07/29/2019.

Et : <http://www.cnrs.fr/fr/la-biomasse-aerienne-de-la-vegetation-de-la-zone-tropicale-na-plus-dimpact-positif-sur-le-stockage>

¹⁰ Lewinsohn T.M., Prado P.I. How many species are there in Brazil? *Conserv. Biology*, 19, 2005, 619-624.

¹¹ En effet, les arbres restent en place. Ils sont de grande taille. Ils ont une durée de vie longue. Leur observation est plus aisée que celle d'organismes mobiles et plus petits, comme les animaux. Cependant, les arbres se déplacent, mais le mouvement est intergénérationnel : dissémination des graines, puis succès ou non de la germination et de la croissance selon les conditions bioécologiques locales. C'est ainsi que les populations d'arbres peuvent migrer lors de variations bioclimatiques.

¹² De fait, on découvre régulièrement de nouvelles espèces en Amazonie. Dans un rapport du WWF publié le 30 août 2017, il était fait mention de 381 nouvelles espèces identifiées, hors insectes.

¹³ On utilise les abréviations anglo-saxonnes : BP (Before Present), BC (Before Christ), AC (After Christ).

¹⁴ Hoorn C. and Wesselingh F (Eds). *Amazonia Landscape and Evolution. A look into the past*. Wiley-Blackwell, Oxford, UK, 2010 ;

montagnes peu ou pas de glaciers. La fermeture de l'isthme de Panama, il y a 3 millions d'années, ayant permis la migration des grands prédateurs du nord vers le sud explique la baisse de diversité au voisinage de la transition Pléistocène-Pliocène.

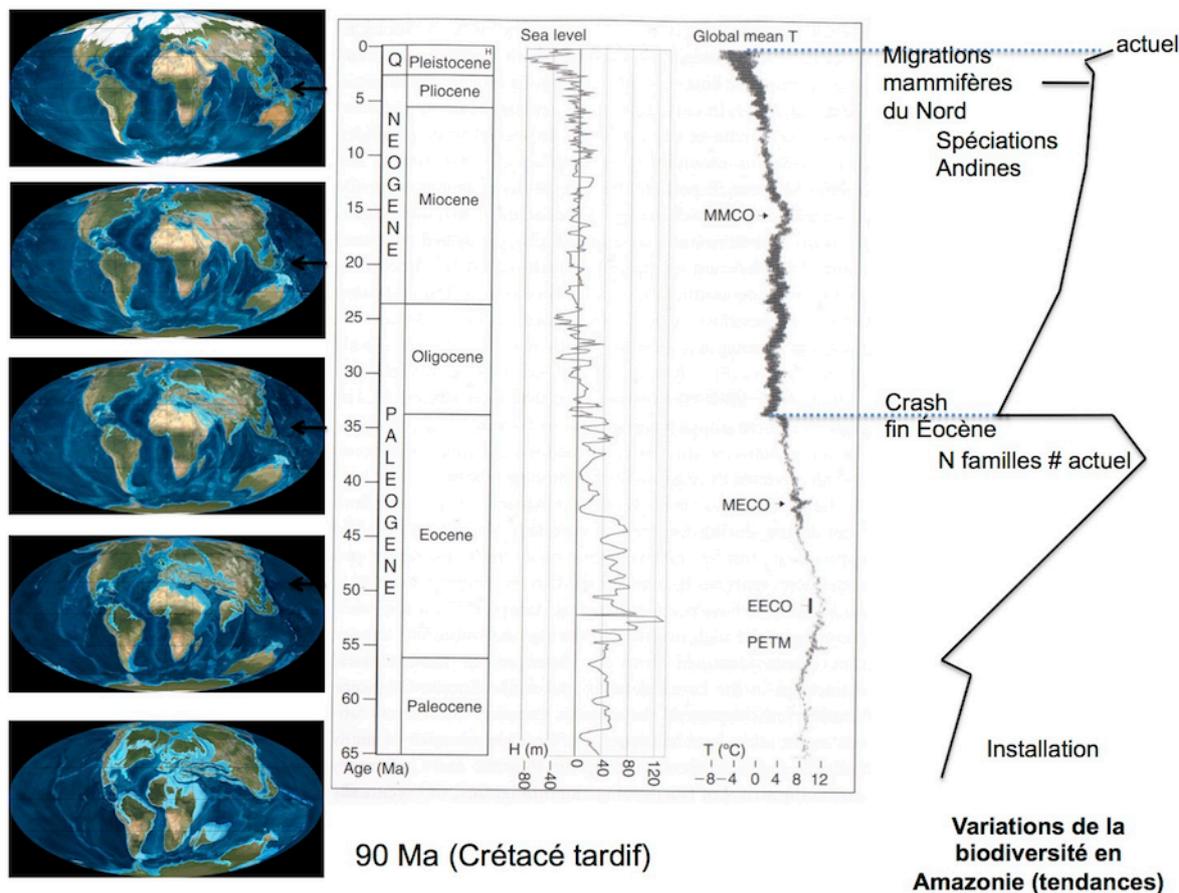


Figure 2. Repères historiques : variations de la biodiversité du système amazonien et événements corrélatifs, notamment géologiques.

Lors de la dernière glaciation, la forêt amazonienne semble avoir bien résisté à la sécheresse. Au cours des 10 000 dernières années (Holocène), on enregistre des variations importantes du climat et du couvert forestier, ainsi entre 10 000 BP et 8 000 BP, entre 6 000 et 4 000 BP et plus récemment entre 1 500 et 1 100 BP puis entre 800 et 500 BP¹⁵. On trouve des traces vivantes de ces dernières périodes avec les structures spatiales observées des peuplements d'un palmier à taux de croissance et de dissémination très faibles : *Astrocaryum sciophilum* ^{16,17}.

¹⁵ Schwarz D. Expansions et recul des forêts équatoriales. Pour La Science, 271, 2000

<https://www.pourlascience.fr/sd/environnement/expansion-et-recul-des-forets-equatoriales-4054.php>

Dans cet article, on trouve l'essentiel des résultats présentés dans les deux références suivantes et obtenus principalement par le programme ECOFIT « Écosystèmes Forestiers Inter Tropicaux », une initiative IRD/CNRS (Programme Environnement), soutenue par l'UNESCO.

¹⁶ Poncy O., Sabatier D., Prévost M.F., Hardy I. The lowland high rainforest structure and tree species diversity, in Bongers F., Charles-Dominique P., Forget P.M., Théry M. (Eds) « Nouragues. Dynamics and Plant-Animal Interactions in a Neotropical Rainforest », Kluwer Acad. Publish. 2001, 32-46.

¹⁷ Servant M et Servant-Vildary S. (Eds, 2000). Dynamiques à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux CNRS, UNESCO, MAE, IRD, Paris, 427p.

2. Structure et fonctionnement de la forêt

Cette forêt se distingue d'autres cas déjà bien connus, comme celui des forêts de l'hexagone : régénération naturelle *versus* régénération principalement opérée par les humains, zone bioclimatique (inter tropicale *versus* tempérée) grande biodiversité (un hectare de forêt guyanaise contient autant d'espèces autochtones que toute l'Europe, de l'Atlantique à l'Oural), Échelles (milliards *versus*, au plus, milliers d'hectares), etc. Ce qui est présenté ci-après permet d'en savoir plus tout en sachant qu'on retrouve les grands mécanismes écologiques fondamentaux.

La répartition des arbres est fortement aléatoire, hétérogène et mélangée : des individus voisins sont généralement d'espèces différentes (jusqu'à 200 espèces par hectare sont représentées par au moins un individu). On peut montrer facilement qu'une telle structure favorise sa résilience et le maintien de la biodiversité¹⁸. C'est ce qu'on observe dans les parcelles forestières étudiées, par exemple dans les stations de terrains forestières en Guyane¹⁹ : Paracou ²⁰ et Nouragues. À plus grande échelle, une hétérogénéité est visible à partir des images des détecteurs aériens et satellitaires, en concordance avec un gradient maritime-terrestre (Figure 3)²¹.

En-deçà de ces grands traits, il existe de multiples relations écologiques entre les êtres vivants, par exemple : la compétition entre les arbres (accès à la lumière et à la ressource hydrique), la prédation de la part d'animaux, la coopération, entre les arbres et les animaux pour la dissémination des graines, processus dit zoochore dominant en Amazonie, ou entre les arbres comme le partage de mycorhizes, l'émission de COV signalant l'arrivée de prédateurs²². Tout cela nous rappelle que la forêt n'est pas qu'une collection d'arbres, mais un écosystème peuplé d'autres végétaux, d'animaux et de micro-organismes. Ces diverses entités sont en interaction.

La régénération spontanée est assez bien connue : après une perturbation correspondant à une destruction d'arbres, des arbres d'espèces héliophiles s'installent. Puis, sous le couvert ainsi formé, une végétation plutôt ombrophile remplace progressivement les héliophiles. Le morceau de forêt se reconstitue, non pas à l'identique, mais de biodiversité proche de celle du peuplement avoisinant et précédent.²³

¹⁸ Pavé A. Necessity of chance: biological roulettes and biodiversity, C.R. Biologies, 330, 2007, pp. 189-198

¹⁹ La superficie du territoire guyanais est de 84 000 km² (voisine de celle du Portugal) dont 75 000 km² de forêt (de l'ordre de 50% des forêts métropolitaines).

²⁰ Gourlé-Fleury S., Guehl J.M. et Laroussinie O. Ecology and Management of a Neotropical Forest. Lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana. Elsevier, 311p, 2004.

²¹ Daniel Saint-Jean et Éric Pellet. Explorateurs d'Amazonie. Aventuriers de la Science en Guyane. Ibis Rouge Éditions, 2008 (Préface Alain Pavé).

²² Il faut être très prudent dans l'utilisation des mots, au départ ayant une signification anthropique : il n'y a aucune intention derrière la compétition et la coopération dans les systèmes écologiques.

²³ Norten N., Angarita H. A., Bongers F., Martinez-Ramos M., Granzow-de la Cerda I., van Breugel M., Lebrija-Tejos E., Meave J.A., Vandermeer J., Bruce Williamson G., Finegan B., Mesquita R., Chazdon R.L. Successional dynamics in neotropical forests are as uncertain as they are predictable. PNAS, 112, 8013-8018, 2015.

La forêt amazonienne a longtemps été considérée comme primaire ou vierge, c'est-à-dire que les humains auraient joué un rôle négligeable, sinon nul dans sa structure et son fonctionnement. En fait de nombreuses observations ont attiré l'attention des chercheurs, même en l'absence d'artefacts archéologiques, par exemple des enrichissements locaux en espèces « utiles » ou des transformations durables des sols. Les humains ont participé à la dynamique de cette forêt. Revisiter les notions mêmes de forêts primaires ou vierges est nécessaire au vu de cette constatation.

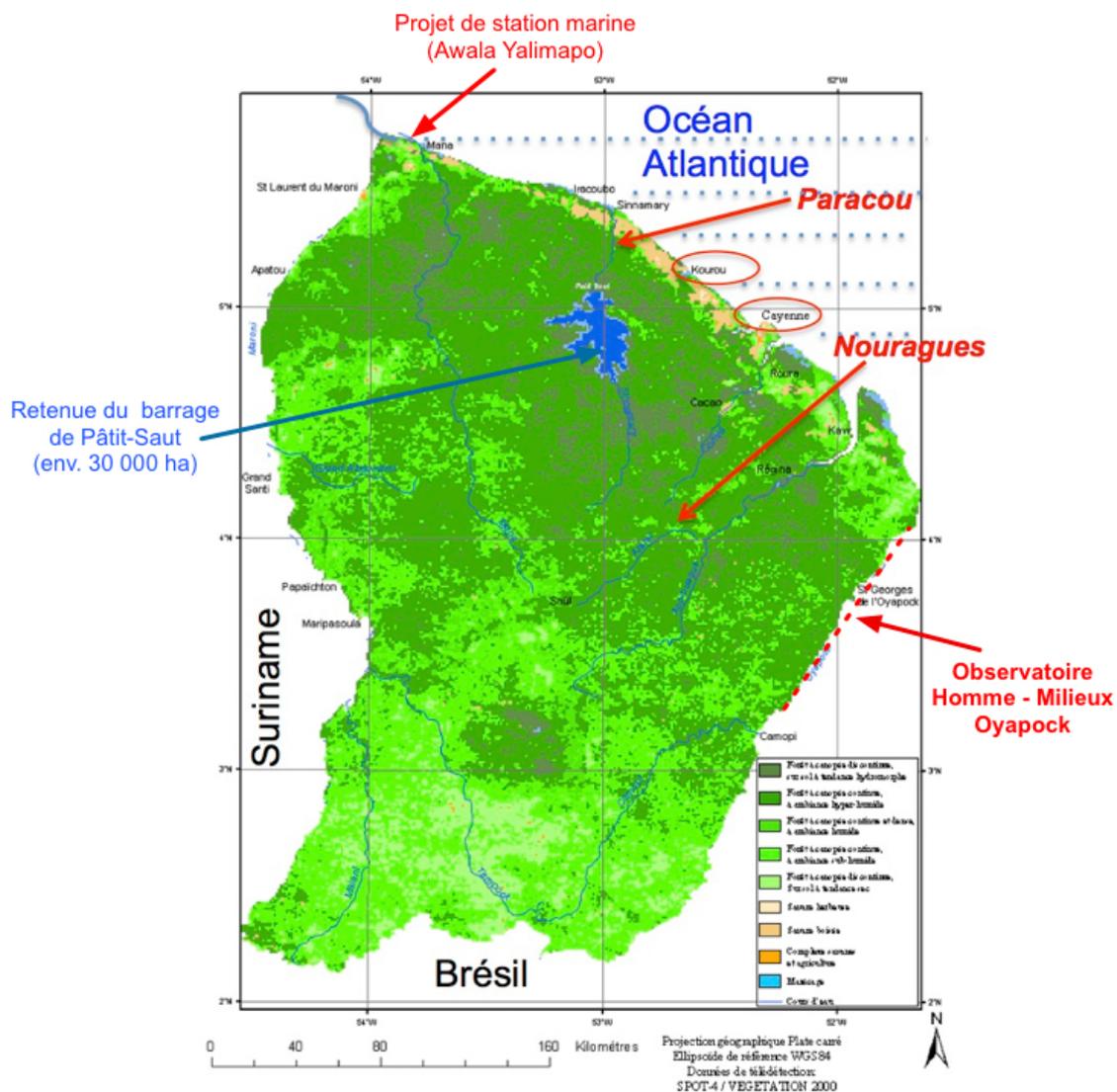


Figure 3. Cette carte de la forêt amazonienne de Guyane a été constituée à partir de données satellitaires. Les nuances de verts correspondent à des peuplements forestiers différents. La localisation des stations de recherche est précisée ainsi que les implantations de laboratoires à Cayenne et à Kourou²⁴.

²⁴ <http://www.guyane.cnrs.fr/>

3. Un écosystème anthropisé

En 2015, les populations humaines en Amazonie comptent de l'ordre de 22 millions d'habitants (~4 habitants/km²), majoritairement regroupés dans des cités (env. 70%), mais aussi éparpillés le long des fleuves et dans l'immensité forestière. En Guyane, bien que territoire d'immigration, la population est aussi modeste : un peu moins de 300 000 habitants (densité d'environ 3,6 habitants/km², équivalente au reste de l'Amazonie).

Les études archéologiques montrent que les humains sont arrivés dès le début de l'Holocène (vers 12 000 ans BP, selon Anna Roosevelt ²⁵) et, que ceux dénommés « amérindiens » sont issus de la grande migration sibéro-américaine de la fin de la dernière glaciation (env. 15 000 ans BP, époque dite tardi-glaciaire)²⁶. L'ancienneté du peuplement humain de l'Amazonie a précisé le schéma de colonisation de l'Amérique du Sud : celle-ci aurait commencé par la forêt, puis se serait poursuivie par des migrations vers les Andes et vers la côte. Ces peuples de la forêt ont procédé à des « aménagements » ²⁷, et ont contribué à la dynamique de la biodiversité amazonienne, ils ont en outre développé une agriculture villageoise du type « brulis sur abatis ». L'utilisation de technologies nouvelles d'exploration (lire Focus), comme le Lidar (*light detection and ranging*), a permis de trouver de nombreux artefacts archéologiques et de conforter l'idée d'une forêt amazonienne habitée et traversée par les humains depuis longtemps (Figure 4). ^{28,29}

²⁵ Anna Roosevelt est l'une des archéologues et écologues les plus connues travaillant sur l'Amazonie. Elle prolonge un intérêt familial pour cette région issu de son arrière-grand père Théodore Roosevelt, qui fut président des Etats-Unis (1901-1909) et séjourna de nombreuses fois en Amazonie après ses deux mandats. Parmi les nombreuses publications de Anna Roosevelt on peut retenir :

Roosevelt A.. Twelve Thousand Years of Human-Environment Interaction in the Amazon Floodplain. *Advances in Economic Botany*, Vol. 13. New York Botanical Garden. pp. 371–392, 1999.

Elle a été membre du Comité scientifique du Programme Amazonie du CNRS.

²⁶ David Reich et al. Reconstructing Native American population history. *Nature*, 488, 370-375, 2012. Ces travaux, ont été soutenus par le Programme Amazonie du CNRS.

²⁷ Rostain S., Amazonie : les 12 travaux des civilisations précolombiennes. Belin, Paris, 2017 ; & Rostain S., Amazonie un jardin sauvage ou une force domestiquée. *Essai d'écologie historique*. Actes Sud, errance, 2011.

²⁸ Molino J.F., Mestre M., Odonne G. La biodiversité de l'Amazonie, un héritage des Précolombiens ? *La Recherche*, 527, 67-71, 2017.

²⁹ Jérémie S., Dambrine E.. Impact des occupations amérindiennes anciennes sur les propriétés des sols et la diversité des forêts guyanaises. In, Alain Pavé et Gaëlle Fornet, Op. Cit,

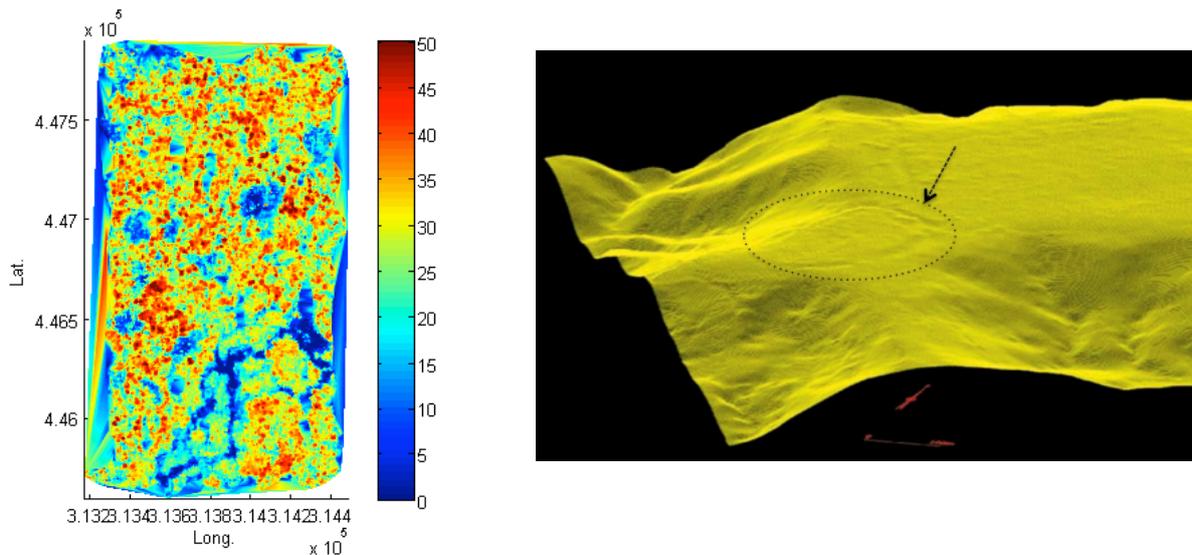


Figure 4. Résultats obtenus à partir de données Lidar en Guyane : à gauche, modèle numérique de la canopée d'une parcelle terrain des Nouragues (CNRS Guyane, 2012), à droite un modèle numérique de terrain montrant les vestiges de fossés qui entouraient un village amérindien (1/2 ha) abandonné il y a environ 1000 ans (programme Couac, Sylvie Jérémie, INRAP, et Etienne Dambrine, INRA, 2010).

Parmi les résultats spectaculaires on peut citer les mécanismes écologiques spontanés de maintien de structures issues de l'agriculture amérindiennes mises en place il y a 800 ans dans les savanes côtières : les « champs surélevés »³⁰.

les ressources vivantes amazoniennes sont nombreuses. Certaines ont été appropriées par les européens et largement valorisées ailleurs, par exemple, le cacao, l'ananas, le manioc, de nombreuses variétés de haricots³¹, le cœur de palmier, etc. Il existe beaucoup de ressources ligneuses de haute qualité, peu exploitées qui pourraient l'être en utilisant des techniques modernes d'extraction « durables » de séchage et d'usage. L'hévéa, producteur de latex, a connu un grand succès grâce aux plantations dans de nombreuses régions intertropicales. Parmi les médicaments, on peut citer la quinine, issue des quinquinas de la famille des rubiacées, trouvés sur le versant amazonien des Andes. Cependant, on constate le nombre restreint de produits pharmaceutiques issus de la forêt et des savoirs traditionnels pour lesquels on compte de l'ordre de 1 300 plantes à usage médicinal mais n'ayant pas donné lieu à de véritables développements. Le biopiratage est plus un mythe qu'une réalité en Amazonie. Ce n'est probablement pas « *l'or vert de l'Amazonie* »³².

³⁰ McKey D., Rostain S., Iriarte J., Glaser B., Birk J.J., Holst I. et Renard D., « Pre-Columbian Agricultural Landscapes, Ecosystem Engineers, and Self-organized Patchiness in Amazonia », Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, no 107, 2010, p. 7823-7828. Communiqué de presse CNRS, 13 mars 2010.

³¹ Le Centre international de recherche agronomique tropicale de Cali en Colombie maintient une collection vivante de l'ordre de 5000 variétés. Ces collections constituent l'un des moyens de maintenir la biodiversité.

³² En 1997, lors d'une émission télévisée, j'étais beaucoup plus optimiste, 20 ans après ayant augmenté mon expérience amazonienne je suis beaucoup plus réservé... On peut trouver cet extrait dans la page WEB : http://www.cnrs.fr/cw/dossiers/dosbiodiv/index.php?pid=decouv_chapC_p3

La biodiversité n'est pas que favorable, ainsi des pathogènes, notamment des microorganismes, sont redoutables. Par exemple, la fièvre jaune a fait beaucoup de victimes, dans toute l'Amazonie ; ce n'est plus le cas car le vaccin est efficace à 100%, mais elle reste endémique. L'état de l'environnement est un facteur important à considérer pour améliorer la santé des populations amazoniennes, outre les pathogènes et leurs vecteurs, les pollutions peuvent l'altérer, comme celle par le mercure due à l'orpaillage³³.

Les ressources minérales, dont l'or, sont importantes. Leur exploitation sauvage perturbe l'environnement local, or l'essentiel de l'orpaillage est clandestin, de plus les conséquences sanitaires et sociales sont désastreuses. En revanche, certaines entreprises tentent de minimiser les dégâts et pratiquent une restauration après exploitation, c'est le cas présenté en Figure 5. Au Brésil, le cas des mines de Carajas (fer et manganèse) est spectaculaire, ainsi que celui de Serra do Navio en Amapá. Fort heureusement, la Renca (environ 41 000 km² aux confins du Para et de l'Amapa), un temps menacée, reste pour l'instant protégée³⁴.



Figure 5. Orpaillage en Guyane par une entreprise (Mine Boulanger), testant des techniques de restauration après exploitation. Cette entreprise a été le partenaire industriel du CNRS dans le cadre des études sur la pollution par le mercure.

³³http://www.epoc.u-bordeaux.fr/index.php?lang=fr&page=eq_ea_flash01 et le document synthétique : https://hist-geographie.dis.ac-guyane.fr/.../2d1_les_defis_de_la_sante_en_guyane.doc

³⁴ La Renca (*Reserva Nacional do Cobre e Associados*) a été créée au début des années 1980 en vue d'une exploitation minière future. En l'absence de cette exploitation elle est devenue de fait une réserve naturelle. Ce statut a été menacé en 2017 par le président du Brésil de l'époque, Michel Temer. Devant la protestation nationale et internationale, le statut a été maintenu.

Les peuples de la forêt sont amérindiens, mais aussi d'origine « noir-marrons », c'est-à-dire d'esclaves évadés des grandes plantations. Ceux qui ont échappé à l'acculturation ont conservé des savoirs africains. C'est le cas pour la navigation fluviale et la construction de grandes pirogues nécessaires à cette navigation. Le long des grands fleuves, on trouve aussi des populations métissées de cabocles, principalement issus de mariages de portugais et d'amérindiennes. De leurs côtés les habitants d'origine européenne sont en majorité concentrés dans les zones urbaines. Au total, une population humaine d'une grande diversité.

4. Faire évoluer l'approche écologique

L'étude de la forêt amazonienne est passée du mode exploratoire à celui de l'écologie et de l'anthropologie. La première phase d'exploration et de récolte de données a été l'œuvre de naturalistes, de géologues, de géographes, d'anthropologues et d'ethnologues, dans un contexte colonial et néocolonial³⁵. Puis des stations de terrain ont été implantées ; pour la Guyane, il s'agit, à partir des années 1980, de Paracou et des Nouragues (voir Figure 3). Simultanément, une révolution technologique a progressivement fait passer l'écologie de « l'écologie opinel, bouts de ficelle » à « l'écologie technologique »³⁶ (lire Focus Avancées techniques et méthodologiques pour l'écologie). La recherche scientifique peut alors s'exprimer efficacement.

Les enjeux sont très importants, il nous faut gérer ces forêts avec divers objectifs, dont le maintien d'une grande biodiversité en préservant les intérêts des habitants. Cette intendance doit se fonder sur des connaissances de base solides et sur une approche multivariée et non pas sur une projection monodimensionnelle, par exemple sur celle du strict facteur économique³⁷. Un contexte idéal pour la conception d'une véritable ingénierie des systèmes écologiques.

4.1 Une forêt en état instationnaire

En-deçà d'une homogénéité apparente de la forêt, des peuplements différents peuvent être distingués, même de loin, avec des capteurs embarqués sur des satellites. Plus encore, cette forêt est très hétérogène et mélangée ; à petite échelle, les arbres voisins sont d'espèces et d'âges différents et donc de tailles variées. Les communautés se distinguent aussi selon les conditions édaphiques (sols drainé ou non) et bioclimatiques, comme, par exemple, le gradient océanique-continentale en Guyane, visible sur la Figure 3. L'ancienneté de la forêt amazonienne et son histoire montre qu'elle n'a pas toujours été la même, elle varie de façon permanente, mais lentement à l'échelle de temps humaine. Ici, le concept de climax est à relativiser sinon à abandonner. Voisin de celui d'équilibre thermodynamique, on ne pourrait lui donner qu'une interprétation statistique comme pour les gaz parfaits : un chaos au niveau microscopique, et aussi un régime instationnaire, de type « turbulence » à grande échelle de temps et d'espace. L'observation ponctuelle donne l'illusion de l'équilibre, pouvant mener à une conception

³⁵ Megan Raby, The Colonial Origin of Tropical Field Station. *American Scientist*, 105, 216-223, 2017.

³⁶ Legay J.M., Barbault R. (Dir.). La révolution technologique en écologie. Masson, 1995.

³⁷ Alain Pavé, 2019.

fixiste de la nature. L'action humaine peut perturber cet état ainsi que des accidents naturels de façon intermittente. De même, les *interactions* entre les entités constituant cet écosystème participent à son évolution.

Ces interactions sont de natures différentes, entre arbres eux-mêmes ou mettant en cause d'autres êtres vivants, comme des animaux ou des micro-organismes, ou plus simplement des facteurs physiques ou chimiques (Figure 5).

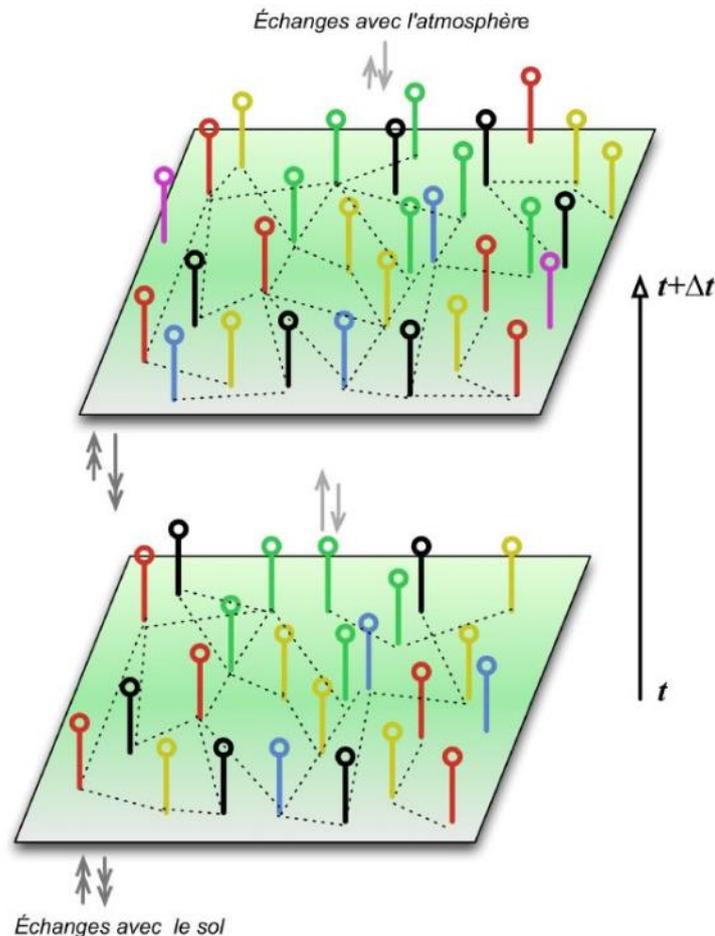


Figure 6. Schéma de principe d'un écosystème forestier naturel, les arbres sont figurés par des traits verticaux terminés par un rond en haut. Ces divers individus peuvent avoir des interactions entre eux. De plus, ils ont des échanges avec le milieu physique : atmosphère, hydrosphère et pédosphère. Ces individus et les diverses interactions peuvent changer dans le temps. Elles sont le plus souvent non-linéaires.

La diversité, le nombre des objets impliqués et la non linéarité de leurs interactions mènent à qualifier un tel système de complexe. Y a-t-il des propriétés « émergentes » non réductibles à des bilans statistiques ? La question est ouverte.

4.2 Le hasard aux manettes

En tout état de cause, on peut quand même avancer que la stochasticité et les réseaux d'interactions « souples et changeants » favorisent la résilience de ces forêts. L'étude des processus engendrant de la variabilité et donc de la diversité devrait devenir une priorité, non seulement en écologie, mais plus généralement dans les sciences de la vie,

en intégrant ainsi le débat de « l'écologie de l'ordre et du chaos »³⁸, lui-même étant une forme moderne de la controverse entre Parménide et Héraclite datant de... 2500 ans³⁹.

Il faut faire un effort théorique important pour avancer, par exemple sur la biodiversité, au risque que l'érosion tant annoncée, ne soit d'abord celle du concept lui-même. C'est ce que craignent plusieurs auteurs⁴⁰, dont celui du présent article.

Enfin, la biologie a acquis l'essentiel de ses connaissances sur un nombre limité de modèles biologiques, en gros des organismes d'une cinquantaine d'espèces dont les célèbres drosophiles et *Escherichia coli*. Certains écosystèmes pourraient jouer ce rôle pour l'écologie et toute ou partie de la forêt amazonienne être l'un d'entre eux.

5. Messages à retenir

Reprenons les questions initiales :

- **Qu'en savons-nous ?** Malgré un effort important de longue date, les données concernant l'Amazonie sont encore fragmentaires et imprécises. La forêt n'est pas qu'une collection d'arbres c'est un écosystème avec d'autres végétaux des animaux, des microorganismes, irrigué par un système hydrologique, avec de multiples interactions. Il faut se méfier des messages simplistes et des descriptions plus poétiques que scientifiques. Par exemple la biodiversité présente des aspects positifs, mais aussi négatifs à bien identifier et évaluer.
- **Quelles connaissances à acquérir et la façon de le faire ?** En complément de données factuelles, faire émerger une représentation synthétique, systémique de la région pour diriger l'acquisition des données environnementales qui demande aussi de poursuivre l'effort technologique. Ne pas hésiter à mener des réflexions théoriques.
- **Comment les utiliser afin de décider et d'agir au mieux sur cet environnement ?** Modéliser cet ensemble pour tester des scénarii d'évolution, promouvoir des stratégies adaptatives de ménagement, d'intendance, définir une véritable ingénierie des systèmes écologiques.
- **À quel bénéfice ?** Tout d'abord à celui des habitants de cette région, mais aussi à celui des nations qui l'abritent, sans oublier le rôle global de l'écosystème amazonien (climat et biodiversité), notamment de la forêt, concernant plus largement l'humanité.
- **Quel avenir pour les peuples qui l'habitent ?** Cet avenir doit être « raisonné, choisi et partagé », en constante réévaluation et adaptation, en mettant en œuvre une gestion dynamique accompagnée par la modélisation et la simulation⁴¹.

³⁸ Donald Worster. *The Wealth of Nature, Environmental History and the Ecological Imagination*. Oxford University Press, 1993.

³⁹ Ces deux philosophes présocratiques vivaient bien à la même époque, mais étaient très éloignés l'un de l'autre. Élée, au sud de l'actuelle Italie, pour Parménide, et Éphèse, côte ouest de la présente Turquie, pour Héraclite. Ce débat, sans doute virtuel, a été reconstitué à partir d'écrits de ces deux philosophes et de ceux qui s'en inspirèrent.

⁴⁰ Casseta E, Delors J (Eds). *La biodiversité en question. Enjeux philosophiques, éthiques et scientifiques*. Editions Matériologiques, 2014, Paris.

⁴¹ La technologie multi-agents a déjà fait la preuve de son efficacité, notamment pour modéliser des socio-écosystèmes. Le concept de modélisation d'accompagnement semble bien adapté à ce type de situation.

6. En Savoir plus :

- Charles-Dominique P., La Guyane : Milieux, faune et flore, CNRS Éditions, Paris, 2011
- Forget P.M., Hossaert-McKey M., Poncy O. (Dir) Écologie tropicale, de l'ombre à la lumière. CNRS/Cherche midi, Paris, 2014.
- Grenand P., Moretti F., Jacquemin H., Prévost M.F., Pharmacopées traditionnelles en Guyane. IRD Editions, Paris, 2004.
- Hallé F., La condition tropicale : Une histoire naturelle, économique et sociale des basses latitudes, Actes-Sud, 2010,
- <http://www.guyane.cnrs.fr/>
- <http://www.labex-ceba.fr/>
- https://hist-geographie.dis.ac-guyane.fr/.../2d1_les_defis_de_la_sante_en_guyane.doc
- Le Tourneau, F.-M., L'Amazonie - Histoire, géographie, environnement, CNRS Éditions, Paris, 2019
- Pavé A., Comprendre la biodiversité, vrais problèmes et idées fausses. Éditions du Seuil, 2019.
- Pavé A., Fornet G., Amazonie, une aventure scientifique et humaine du CNRS, Ed. Galaade, Paris. 2010.
- Rostain S., Amazonie : les 12 travaux des civilisations précolombiennes. Belin, Paris, 2017.
- Théry H., Le Brésil - Pays émergé, 2e éd., Armand Colin, Paris, 2016.

Collectif Comod, La modélisation comme outil d'accompagnement, *Natures Sciences Sociétés*, 13, 165-168, 2005. <https://www.nss-journal.org/articles/nss/abs/2005/02/nss5207/nss5207.html>

Il n'est pas hors de propos de s'inspirer aussi des travaux des automaticiens, curieusement peu connus en dehors du domaine de l'ingénierie industrielle. Dans les années 1980, en Rhône-Alpes, la coopération initiée entre biométriciens de Lyon et automaticiens de Grenoble, amplifiée au sein du club Edora de l'Inria, a été très efficace.



Focus - Nouvelles méthodologies et technologies pour l'écologie, exemple d'applications en Guyane

Auteur(S) : Pavé, Alain



Station des Nouragues en Guyane, site inselberg (localisation géographique, voir la figure 3 du texte principal) - *Crédit photo : Alain Pavé*

La révolution technologique et méthodologique en écologie a conduit à des résultats nouveaux et spectaculaires. Rappelons que ce passage progressif de « l'écologie opinel, bouts de ficelle » à « l'écologie technologique » a été balisé par Legay et Barbault, en 1995)⁴². Ne sont cités ici que quelques avancées récentes postérieures à la publication de cet ouvrage.

7. Le Lidar

La technologie du Lidar,⁴³ d'abord utilisée par le spatial, a été adaptée pour la télédétection aérienne en vue d'obtenir des « modèles numériques » de terrain. En forêt tropicale (forêts

⁴² Legay J.M., Barbault R. (Dir.). La révolution technologique en écologie. Masson, 1995.

⁴³ La télédétection par laser ou lidar, acronyme de l'expression en langue anglaise « laser detection and ranging » (soit en français « détection et estimation de la distance par laser »), est une technique de mesure à distance fondée sur l'analyse des propriétés d'un faisceau de lumière renvoyé vers son émetteur. À la différence du radar qui emploie des ondes radio ou du sonar qui utilise des ondes acoustiques, le lidar utilise de la lumière (du spectre visible, infrarouge ou ultraviolet). Celle-ci est quasiment toujours issue d'un laser.

denses et humides) elle a permis d'avoir une estimation de la hauteur des arbres, de cartographie au niveau du sol et à cette occasion de détecter des artefacts archéologiques, dont la découverte est en train de révolutionner notre connaissance du passé de cet immense territoire qu'est l'Amazonie (voir figure 4 dans Amazonie : Qu'en dit la science ?).⁴⁴

8. Dispositifs d'accès et d'observation de la canopée : du terrain à l'espace

En Guyane, Copas (*Canopee observatory permanent access system*, réalisé en collaboration entre l'Université d'Ulm, la fondation Körber, l'UE et le CNRS) est l'illustration des dispositifs permettant l'étude de la canopée.

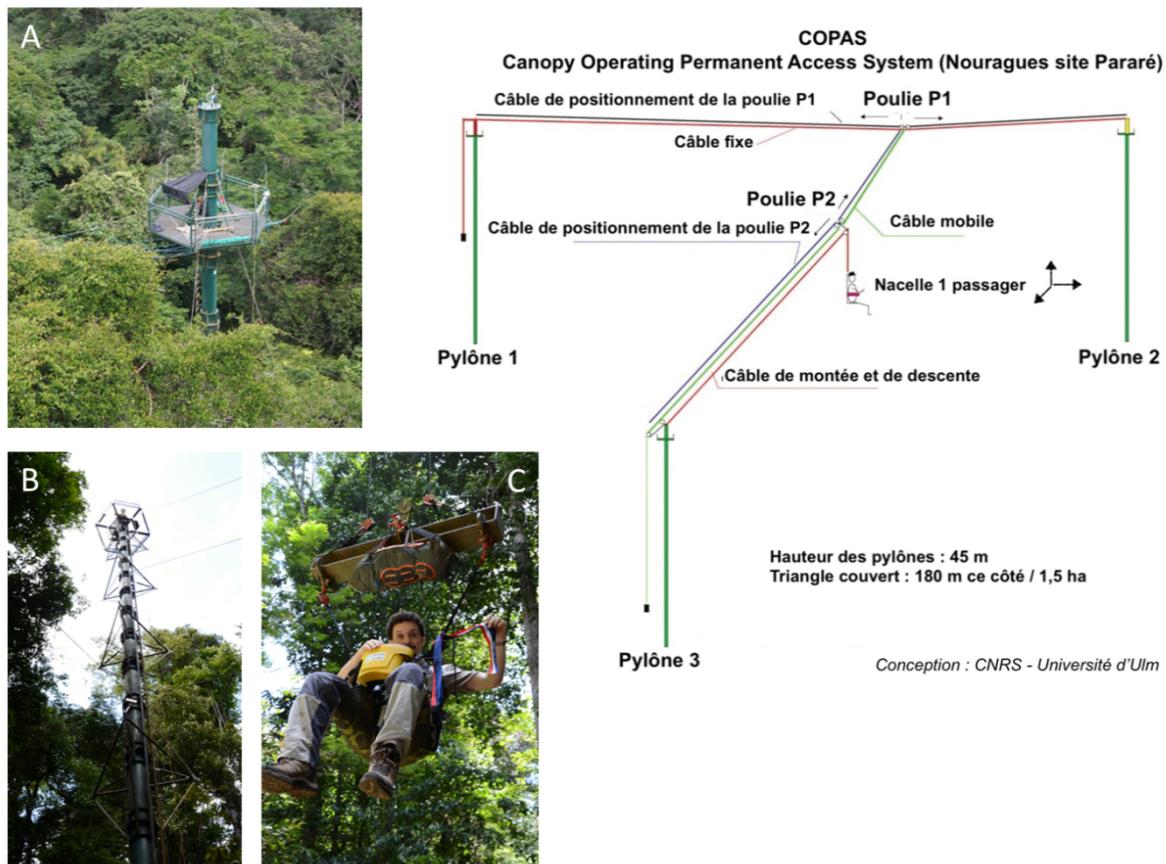


Figure 1. Dispositif COPAS (*Canopy Observatory Permanent Accès System*) à la station des Nouragues en Guyane : chacun des trois pylônes constituant le système est instrumenté et dispose à son sommet d'un balcon permettant d'observer la canopée (A), un pylône (B), et la nacelle au cours d'un essai par un chercheur (C). *Crédits photos : CNRS Image et Alain Pavé.*

Cette initiative a été précédée par des essais aériens, notamment le « radeau des cimes », et est désormais complétée par l'utilisation de drones⁴⁵. Par ailleurs, les moyens aériens

⁴⁴ Jérémie S., Dambrine E. Impact des occupations amérindiennes anciennes sur les propriétés des sols et la diversité des forêts guyanaïses. In, Alain Pavé et Gaëlle Fornet, Amazonie, une aventure scientifique et humaine du CNRS, Ed. Galaade, Paris. 2010.

⁴⁵ Le CNRS a fortement contribué au développement de certains instruments.

conventionnels, instrumentés sont largement utilisés (avions et hélicoptères), il en est de même des moyens satellitaires. L'accès à la canopée est nécessaire, par exemple pour mesurer les échanges gazeux forêt-atmosphère, mesures réalisées pour évaluer les rôles de ces forêts dans la dynamique climatique⁴⁶. Cependant, l'instrumentation du dispositif COPAS ne peut donner que des informations complémentaires à celle apportée par les « tours à flux » répondant à des critères internationaux du réseau Fluxnet.⁴⁷ Une telle tour, faisant partie du sous-réseau amazonien, a été installée à Paracou (Figure 2).⁴⁸ En revanche COPAS permet d'accéder à l'intérieur de la canopée et d'observer et d'échantillonner cet écosystème particulier, notamment les êtres vivants, animaux, végétaux et microorganismes qui l'habitent.



Figure 2. Tour à flux permettant de mesurer les échanges gazeux forêt-atmosphère (site de Paracou en Guyane). Dans la même zone, des capteurs ont été installés au sol pour évaluer les dégagements de GES, notamment de NO_x. *Crédits photo : Alain Pavé*

9. La métagenomique

Le séquençage haut-débit de l'ADN, les progrès de la bioinformatique et des méthodes biométriques ouvrent de grandes perspectives pour l'évaluation de la biodiversité au

⁴⁶ Mesurer la forêt : http://www.guyane.cnrs.fr/IMG/pdf/Poster_AnAEE_EC_2016.pdf

⁴⁷ <https://fluxnet.fluxdata.org/>

⁴⁸ <http://sites.fluxdata.org/GF-Guy/>

niveau local et aussi de reconstitution historique (Lire [Code-barres ADN pour caractériser la biodiversité](#)).

Rappelons que le métagénome est constitué par des morceaux d'ADN, molécules assez stables, provenant de divers organismes et stockés dans le milieu, notamment dans les sols. C'est ainsi que des analyses ont été réalisées à partir de sols de trois origines, dont un échantillon prélevé aux Nouragues ⁴⁹.

Sites	Nombre d'échantillons de sol	Plateforme de séquençage	Nombre de séquences analysées	Nombre de familles identifiées
Zone boréale (Varanger, Norvège)	72	Roche 454 FLX	176 283	29
Zone tempérée (Alpes françaises, France)	200 (for 25 plots)	Illumina GA IIx	3 901 106	31
Zone tropicale (Station des Nouragues, Guyane)	49	Illumina GA IIx	1 636 455	34

L'utilisation des méthodes de séquençage permet d'établir une véritable collection de séquences permettant l'identification de l'espèce à laquelle appartient un organisme prélevé dans l'environnement. On envisage de fabriquer des kits d'identification moléculaire.

10. Les capteurs

Un effort important a été porté sur les capteurs pour l'écologie⁵⁰. Les stations de terrain en sont équipés, par exemple aux Nouragues et à Paracou en Guyane : suivi d'animaux, mesures des échanges forêt-atmosphère en continu, stations météo automatiques, liaison internet par satellite, etc. ⁵¹ Ces équipements ne concernent pas uniquement les dispositifs de terrain, mais aussi les moyens aériens et spatiaux. C'est ainsi que la mission BIOMASS de l'ESA a été préparée en Guyane dans le cadre du projet TROPISAR⁵², notamment pour calibrer le radar qui sera embarqué. La Guyane a été choisie car elle dispose, grâce aux stations de terrain gérées par les organismes de recherche, d'une qualité de suivi scientifique des massifs forestiers unique au monde. Le satellite assurant cette mission sera lancé de Kourou, en 2020, par le lanceur Vega.

L'image en en-tête de ce focus est une vue du site principal, dit « site inselberg », de la station des Nouragues en Guyane (100 km au sud de Cayenne). L'autre site à 5 km du premier, encore au sud, dit « site Arataye » est équipé, entre autre, du dispositif COPAS présenté ci-dessus. Les deux sites sont équipés de capteurs, notamment pour mesurer les paramètres atmosphériques (température, pression, humidité, composition en GES)

⁴⁹ Taberlet P. et al. Soil sampling and isolation of extracellular DNA from large amount of starting material suitable for metabarcoding studies. *Molecular Ecology*, 2012, 21,8, 1816-1820 ; Yoccoz et al, DNA from soil mirrors plant taxonomic and growth form diversity. *Molecular Ecology*, 2012, 21, 3647-3655.

⁵⁰ Le Gaillard J.F., Guarini J.M., Gaill F. Sensors for ecology. Towards integrated knowledge of ecosystems. CNRS-INEE, Paris, 2012.

⁵¹ Chave J., Gaucher Ph., Dewynter M., Tropical rain forest environmental sensors at the Nouragues experimental station in French Guyana. In Le Gaillard J.F., Guarini J.M., Gaill F. Sensors for ecology. Towards integrated knowledge of ecosystems. CNRS-INEE, Paris, 2012.

⁵² http://www.cnes-csg.fr/automne_modules_files/csg_pub/articles/r517_Leader_Guyane_L5N86.pdf

et de liaisons satellite. On dispose aussi d'appareils photo à déclenchement automatique permettant de détecter des animaux et d'évaluer localement des nombres d'individus. C'est ainsi que l'ONSFS a réévalué la population de jaguars à la hausse.

Enfin, les recherches menées en Guyane et plus généralement dans la région amazonienne concernent aussi les hydrosystèmes fluviaux et lacustres, ainsi que les littoraux. Dans ce dernier cas, on peut citer les travaux menés sur des animaux marins, notamment sur les tortues Luth qui sont mêmes utilisées comme porteuses de capteurs pour mesurer des paramètres marins (température, salinité, direction et vitesse du courant) au cours de leurs déplacement dans l'Atlantique nord.

11. Chimie des substances naturelles biologiquement actives

La chimie des substances naturelles biologiquement actives est essentielle, non seulement pour la recherche de ces substances avec des enjeux de valorisation, mais également leur rôle écologique, par exemple comme signaux comportementaux. Cette chimie met en jeu des techniques sophistiquées, comme la chromatographie en phase gazeuse couplée à la spectrométrie de masse (GC-MS), ainsi que la résonance magnétique nucléaire (RMN). Ces équipements ont été installés en Guyane et contribuent à l'identification de ces substances. Des coopérations existent avec des laboratoires brésiliens.

12. Modélisation et théorisation

Bien entendu, les modèles et théories de l'écologie ne sont pas propres à l'écologie des forêts tropicales, mais les objets d'études exhibent des propriétés amplifiées et spécifiques par rapport à leur équivalents tempérés. La première est due à leur faible anthropisation, les processus écologiques s'expriment de façon spontanée. Par exemple, la résilience de ces forêts est en grande partie la conséquence de leurs structures spatiales locale très largement aléatoire : le peuplement est très mélangé, très diversifié, de sorte qu'une perturbation locale n'oblitére pas la régénération forestière avec une diversité équivalente.

Parmi les avancées théoriques récentes, on peut citer les travaux de Stephen Hubbell et de son équipe sur la « théorie neutraliste de la biodiversité »⁵³. Ses travaux ont eu des conséquences importantes dont la remise en cause radicale de la « loi aire espèces » pour l'estimation directe des disparitions d'espèces dans un écosystème⁵⁴. Cette loi d'abord découverte empiriquement au début du XXe siècle, peut aussi être établie formellement. Stephen Hubbell a démontré que les formules permettant d'une part d'estimer le nombre d'espèces et d'autre part d'évaluer les disparitions sont différentes. Elles sont néanmoins appariées, incluant un paramètre z identique pour un même

⁵³ Volkov I, Banavar J.R., Hubbell S.P., Maritan A. (2003). Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature*, 424, 1035-1037

⁵⁴ He F., Hubbell S. P. (2011) Species-area relationships always overestimate extinction rates from habitat loss. *Nature*, 473, 368-371.

écosystème. La figure 3 en donne des exemples et montre en quoi la mauvaise utilisation conduit à une surestimation des extinctions.

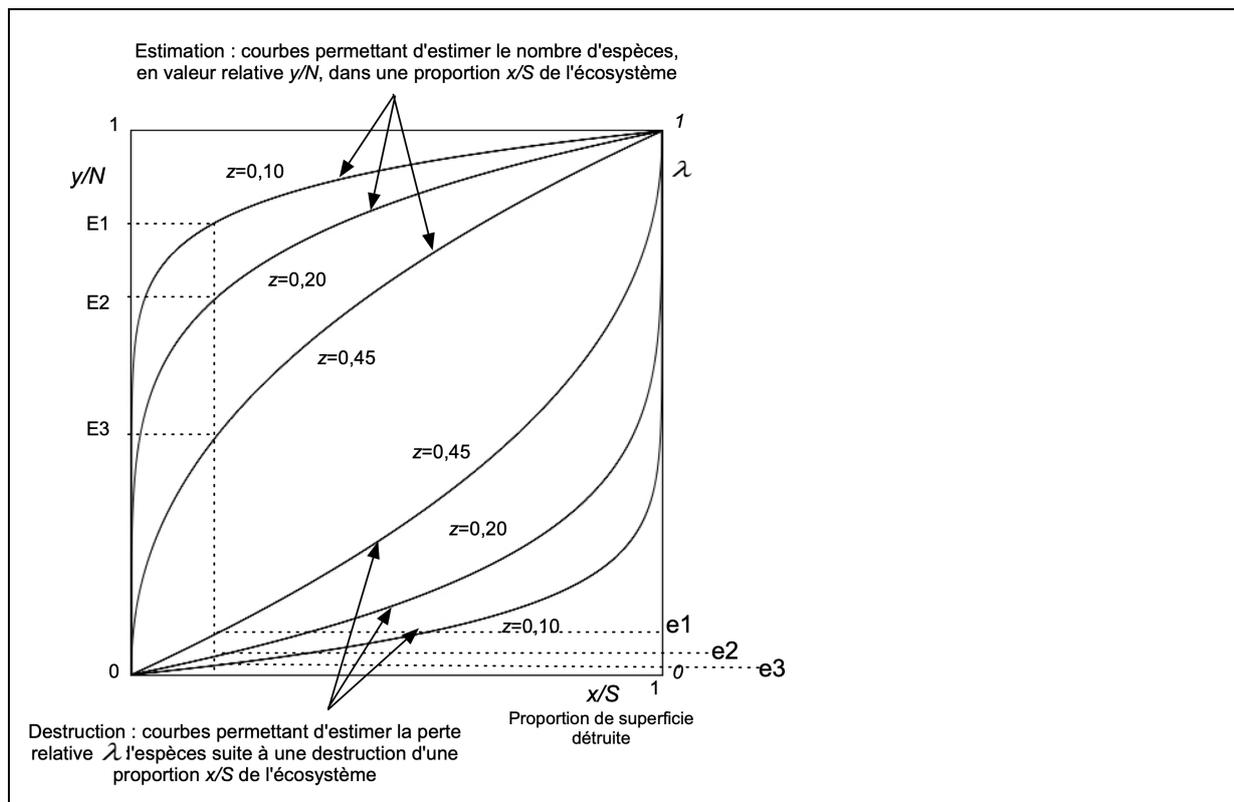


Figure 3. Relation aire-espèces : utilisation pour l'estimation du nombre relatif d'espèces à partir d'un échantillon de superficie x ou pour celle de la perte d'espèces suite à la destruction de l'aire équivalente. Le paramètre de concavité z doit être évalué à partir de données expérimentales. À titre d'exemple, on a tracé les courbes pour plusieurs valeurs de z .

x/S représente la surface relative concernée pour un écosystème de superficie S contenant N espèces :

- Pour l'estimation du nombre relatif Y/N d'espèces présentes, selon la valeur de z , on obtient A ou B ou C .
- Pour l'estimation du nombre relatif d'espèces disparues, selon la valeur de z , on obtient a ou b ou c .

L'erreur classique est de confondre A et a (ou B et b , ou C et c) d'où une surestimation importante des disparitions.

On pourra trouver un exposé simplifié dans le livre⁵⁵. Ce type d'approche théorique a des conséquences pratiques importantes et immédiates, notamment de réviser les taux d'extinction à la baisse. Hubbell a testé son modèle sur des écosystèmes forestiers intertropicaux. En complément, Xubin Pan présente une étude géométrique de ces courbes⁵⁶, mettant en évidence les symétries par rapport au centre à celui du carré unitaire. On peut notamment déduire les courbes « inférieures », caractérisant le nombre d'extinctions, des courbes supérieures plus faciles à établir. Il n'est pas sûr que le message soit passé dans la communauté scientifique. Cet exemple, illustre l'intérêt de la réflexion théorique pour développer des applications utiles et pertinentes.

⁵⁵ Pavé A. Comprendre la biodiversité, vrais problèmes et idées fausses. Editions du Seuil, Paris, 2019.

⁵⁶ Pan X. Fundamental equations for species-area theory. Nature : Scientific reports, 2013, 1334, DOI:10.1038/srep01334.

Bien d'autres exemples pourraient être cités : l'écologie a résolument pris le virage technologique, méthodologique et théorique. Il reste néanmoins un long chemin à parcourir si l'on reprend la comparaison, néanmoins osée, avec l'astronomie. Cette dernière a l'avantage de disposer de références théoriques solides et mathématiquement formalisées, l'écologie en est encore loin. On peut néanmoins être surpris par les avancées avant la guerre, notamment en France, soulignées par Scudo et Ziegler⁵⁷. Ensuite, il semble que le recours à la réflexion théorique ait été ralenti jusqu'aux années 1980, pour des raisons mal connues.

⁵⁷ Scudo F.M. et Ziegler J.R. - The Golden Age of Theoretical Ecology: 1923-1940. Lect. Notes in Biomathematics, Springer-Verlag, 1978.