

Découverte du milieu naturel

Cours d'Ecologie générale et appliquée

Notes de cours

B. Sottiaux

ELEMENTS D'ECOLOGIE FONDAMENTALE

INTRODUCTION

A l'origine, l'écologie signifie l'étude de l'habitat des êtres vivants ou encore l'étude des conditions physiques, chimiques et biologiques qui déterminent la présence des espèces vivantes. L'écologie est une branche de la biologie qui s'est constituée en discipline scientifique. Elle se donne pour tâche d'étudier le monde vivant à ses différents degrés d'organisation. Elle met en évidence les relations que les êtres vivants, y compris l'homme, entretiennent entre eux et avec leur milieu de vie.

L'écologie est une discipline scientifique qui ne peut se limiter à des préoccupations militantes culturelles ou politiques. Elle peut bien sûr contribuer à jeter les bases d'une politique d'environnement et résoudre certains problèmes posés.

Les différentes branches de l'écologie sont :

- l'**autoécologie** qui étudie les rapports d'une espèce vivante avec son milieu de vie (conditions de subsistance et de vie optimum, limite de survie et de résistance, rapport avec les autres êtres vivants);
- L'écologie des populations ou **dynamique des populations**;
- La **synécologie** ou étude des écosystèmes (lac, forêt, prairie...) dont les rouages en font des machineries quasi autonomes. Un écosystème réunit l'ensemble des êtres vivants qu'il contient (biocénose) et le milieu (biotop);
- L'**écologie du paysage** qui comprend des écosystèmes interdépendants.

L'émergence de la pensée écologique : quelques dates clefs

1805 : Alexandre de Humboldt, géographe et explorateur, observe les étages de végétation sur les flancs du mont Chimborazo à l'équateur. Il semble évident que la répartition des paysages végétaux à la surface du globe est fonction des climats.

1838 : le botaniste allemand Grisebach crée le concept de " formation phytogéographique".

1866 : le biologiste allemand Ernst Haeckel propose le terme d'écologie pour désigner une nouvelle science des relations des organismes avec leur environnement mais il ne pratiquera pas l'écologie. C'est le danois Eugen Warming, professeur de botanique qui entreprend les premiers travaux d'écologie végétale.

1877 : Möbius, en observant un banc d'huîtres, constate que les organismes vivants ne sont jamais réunis au hasard mais groupés en communautés vivantes.

1901 : le botaniste Flahaut définit le concept d'association végétale.

1913 : Braun-Blanquet et son école entament la recherche des espèces caractéristiques des différentes associations végétales. Fondation, la même année, de la Société britannique d'écologie.

1926 : le Soviétique Vernardsky parle pour la première fois de biosphère;

1935 : l'écologue anglais A.G. Tansley invente le mot " écosystème"

1939 : création de l'expression " écologie du paysage" par le bio-géographe allemand Troll.

1941 : l'écologue américain Raymond Lindeman, se basant sur l'étude d'un lac, présente une théorie du fonctionnement des écosystèmes à partir de la production végétale photosynthétique et de l'énergie solaire. La notion de réseau trophique émerge.

1953 : les frères Odum comparent les écosystèmes à des unités de production industrielles, leur ouvrage *Fundamentals of ecology* sera la bible des écologues.

1960 : Ranon Margalef approfondit la notion de " niche écologique ".

1967 : naufrage du Torrey Canyon.

1968 : conférence de l'UNESCO à Paris sur l'utilisation rationnelle et la conservation des ressources de la biosphère.

1972 : conférence de Stockholm sur la dégradation de l'environnement du globe.

1982 : Création de l'Association internationale pour l'écologie du paysage.

1992 : Sommet de la Terre à Rio de Janeiro. Idée maîtresse : les problèmes d'environnement et de développement sont liés. Une convention-cadre sur la préservation de la diversité biologique est cosignée par 157 pays.

1995 : Conférence mondiale de Berlin sur les changements climatiques et l'effet de serre.

Conférence de Johannesburg.

Quelques envahisseurs !

Importés de Grande-Bretagne par un agriculteur du sud de l'Australie en 1859, 27 lapins furent lâchés dans la nature. Sans ennemi naturel, après 6 ans, il y en eu 22 millions. A la vitesse moyenne de 110 km par an, les lapins colonisent les 2/3 du continent, contribuant activement à l'érosion du sol et mettant en péril toute l'économie de l'élevage (7 lapins = 1 mouton). L'introduction du renard comme prédateur fut catastrophique, celui-ci attaquant de préférence la faune marsupiale. En 1950, les australiens infectent les lapins avec la myxomatose qui tue 90 % de leur effectif. En 1952, la myxomatose est introduite de façon irresponsable en France. La première épidémie tue 99, 5 % des rongeurs puis on constate une forte baisse de virulence due à l'apparition de souches mutantes atténuées du virus. C'est la puce qui est le principal agent vecteur du virus.

En 1905, près de Prague, un baron tchèque entreprend l'élevage du rat musqué à partir de 2 mâles et de 3 femelles importés d'Amérique. En 1914, la Bohême est colonisée par 2 millions de rats musqués qui entreprennent la conquête de l'Europe à raison de 50 km par an. En France, ce sont des descendants d'élevages ouverts en 1920 qui sont responsables de la prolifération de l'espèce.

Le doryphore, originaire du Colorado, a profité de la jonction des deux tronçons du Pacific Railway pour envahir l'est des Etats-Unis. Il débarque à Bordeaux en 1917 avec les forces alliées. Il occupera ensuite tout le continent européen et atteindra l'Oural en 1970.

L'écrevisse américaine, introduite d'Amérique du Nord en Allemagne en 1880 s'est répandue dans toute l'Europe. Elle est tolérante à la pollution et est porteuse d'un champignon *Aphanomyces astaci* qui a dévasté les populations d'écrevisses à pieds rouges.

L'algue tueuse *Caulerpa taxifolia*, originaire des lagons du Pacifique, est apparue en 1984 au large de Monaco. L'algue s'est adaptée à des températures méditerranéennes de 18 °C et moins et se développe entre 5 et 50 m de profondeur. L'algue se développe très vite, se propageant par stolons et disséminée par les ancrs de bateaux. Elle n'a pas d'ennemis naturels en Méditerranée et ses frondes, imprégnées de toxines, menacent la flore originelle (posidonies). On a tenté de la combattre par panneaux diffusant un algicide ou même par robot qui en se déplaçant sur les fonds marins dégage un flux d'ions de cuivre nocifs. 2 milliards d'Ecus avaient été utilisés en 1995 pour lutter contre cette algue...

On connaît bien d'autres envahisseurs, la renouée du Japon, le poisson-chat, la tortue de Floride, l'élodée du Canada....

1. LES FACTEURS ECOLOGIQUES ET NOTIONS RELATIVES

1.1. Types de facteurs écologiques

Les facteurs écologiques comprennent :

- des facteurs physico-chimiques ou abiotiques (non liés à la vie) comme le climat, la composition chimique d'un sol;
- des facteurs biologiques ou biotiques comme l'alimentation, la prédation ou le parasitisme.

On peut distinguer selon leur répétition dans le temps :

- les facteurs périodiques primaires (ex: cycle de température - élevées en été, basses en hiver);
- les facteurs périodiques secondaires (ex: état de la végétation);
- les facteurs apériodiques (ex: éruption volcanique).

Les effets de ces facteurs peuvent être étudiés à plusieurs niveaux :

- au niveau de l'individu (approche physiologique), ex: influence de la température sur la croissance d'un plant de haricot;
- au niveau population d'une espèce déterminée, ex : influence de la température sur un champ de haricots;
- au niveau d'une communauté d'êtres vivants, ex : influence de la température sur l'écosystème forêt.

1.2. Notion de facteur limitant et loi du minimum

Tous les facteurs écologiques sont susceptibles de se comporter comme des facteurs **limitant** lorsqu'ils atteignent des valeurs incompatibles avec la vie d'une espèce. Par exemple, la truite nécessite une eau dont la concentration en O₂ dissous est au moins de 7 mg/l.

Découverte en 1840, la **loi du minimum** dit que " la croissance des végétaux n'est possible que si tous les éléments minéraux sont présents en quantité suffisante dans le sol " ou encore que " Le rendement d'une culture dépend alors uniquement de l'élément nutritif dont la quantité vient à manquer."

L'**interaction** des facteurs écologiques est déterminante dans la loi du minimum. Par exemple, le zinc serait pour les plantes moins nécessaire lorsque les sols se trouvent à l'ombre.

1.3. Loi de tolérance (ou loi de Shelford)

Pour tout facteur de l'environnement, il existe un **intervalle de tolérance** pour un bon déroulement de la vie. La loi du minimum peut être considérée comme un cas particulier de cette loi de tolérance. Il existe pour chaque facteur une **zone optimale**, une borne inférieure (carence) et une borne supérieure (excès).

L'intervalle de tolérance est plus ou moins large en fonction de l'espèce. Les espèces à large amplitude sont dites **euryoeciques** tandis que les espèces à faible amplitude sont **sténooeciques**.

Exemples :

La puce des neiges, *Boreus Hyemalis*, insecte de l'ordre des mécoptères, vit dans les Alpes à la limite de la zone des neiges et demeure active entre - 12 °C et + 32°C.

Le pin sylvestre des forêts boréales est aussi eurytherme (- 45°C à + 30 °C).

Quant aux espèces sténothermes, elles peuvent être de milieux froids ou de milieux chauds. Ainsi, certains poissons antarctiques du genre *Trematomus* vivent à la limite des glaces entre - 2,5°C et + 2 °C. La température létale supérieure étant seulement de 6°C.

Par contre, certains organismes constructeurs de récifs coralliens (madrépores) exigent des températures supérieures à 20 °C (optimum 27°C); la température létale supérieure dépasse seulement de 5°C cet optimum ! Au dessous de 18°C, leur développement est compromis.

Le record de résistance à la température est détenu par des algues cyanophycées trouvées dans les eaux du Parc National de Yellowstone (Etats-Unis) à 85°C.

1.4. Adaptation aux facteurs de l'environnement

Les organismes possèdent une capacité d'adaptation plus ou moins grande aux facteurs du milieu. Certaines espèces peuvent être adaptées physiologiquement; on parle d'**acclimatation**. L'organisation interne s'adapte à des modifications du milieu ambiant.

Par exemple, les animaux à sang froid ont leur température qui s'adapte à celle du milieu ambiant ou encore le sang des mammifères (dont l'homme) s'enrichit en globules rouges au fur et à mesure de l'élévation en altitude.

L'**accommodation** est la transformation de certaines caractéristiques extérieures suite à des facteurs du milieu. Il n'y a pas de transmission héréditaire de ces caractères.

Exemples:

- forme isolée et forme forestière d'un arbre;
- la sagittaire (*Sagittaria sagittifolia*) développe des feuilles différentes en milieu terrestre (humide) ou aquatique.

Les **écotypes** sont une étape ultérieure; les adaptations se transmettent d'une génération à l'autre. Par exemple, les épicéas nordiques et de hautes altitudes ont un port étroit qui offre moins de prise à la neige.

L'étape suivante après la différenciation des écotypes est la **différenciation** des espèces.

Ecotypes + sélection naturelle = nouvelles espèces.

Citons aussi le cas de la Phalène du bouleau (*Biston betularia*) avec une variété claire et une variété sombre (*var. carbonaria*). Cette dernière étant surtout présente dans les zones polluées. En étant sombres, ces formes sont moins visibles et donc moins sensibles à la prédation. Cette situation a été décrite sous le nom de **mélanisme industriel**.

1.5. Endémisme et vicariance

L'**endémisme** désigne la tendance des plantes et des animaux à être naturellement confinés dans une région particulière. On peut envisager l'endémisme à plusieurs niveaux géographiques : une chaîne de montagnes, un lac, une île, un pays ou même un continent. Le terme est souvent utilisé au niveau de l'espèce mais il peut également s'appliquer aux sous-espèces, genres, familles ou autres groupes taxonomiques (par exemple : les lémurins de Madagascar).

L'endémisme est préservé par des « barrières » qui s'opposent à la migration des espèces concernées. Plus longtemps une région est restée isolée des autres régions similaires, plus sa proportion d'espèces endémiques sera élevée. Des îles très anciennes telles que Madagascar et la Nouvelle-Zélande

ont un taux d'endémisme très élevé. Les régions méditerranéennes comportent également un taux élevé d'endémisme.

L'endémisme a deux origines principales :

-l'apparition de nouvelles espèces ou processus de spéciation liées à l'isolement géographique. Ce sont les espèces « *néo-endémiques* » puisque l'endémisme provient de l'apparition de nouvelles espèces. Plus un territoire isolé est ancien (exemple : une île), plus son taux d'endémisme est élevé (ex : Madagascar, Chypre en Méditerranée, renforcé par le fait que cette île se trouve à la croisée de trois zones biogéographiques : européenne, africaine et asiatique).

-Une espèce peut devenir endémique sur une aire géographique restreinte et isolée si elle a disparu partout ailleurs sur son ancienne aire de répartition. Ce sont les espèces « *paléo-endémiques* ». Il en est ainsi d'un type de végétation qui existait en Afrique du Nord et aux îles Canaries. La désertification a éliminé cette flore du continent africain mais des vestiges subsistent aux Canaries.

Les îles comportent généralement nombre d'espèces endémiques. Les massifs montagneux et les lacs peuvent aussi avoir un taux d'endémisme élevé. *Ainsi, le lac Tanganyika contient beaucoup d'espèces endémiques.*

Autre exemple, le Lac Baïkal, dans l'est de la Russie, comporte plus de 60 % d'espèces endémiques (sur un total de plus de 3.500 espèces) malgré le fait qu'il soit relié à la mer glaciale arctique. Ainsi, une famille d'éponges (Lubomirskiidae) unique au monde s'y trouve, certains sujets pouvant dépasser 1 m de haut. Certaines espèces de poissons ne ressemblent à aucune autre au monde. Il en est ainsi de la « Golomianka », petit poisson de 12 à 25 cm au corps blanc transparent tirant sur le rose et dont on raconte qu'on peut lire le journal à travers son corps ! D'autres espèces de poissons comme l'omoul semblent avoir migré depuis l'océan glacial arctique et se seraient adaptées sur place (cette espèce comme d'autres a été mise en danger par la construction d'un barrage sur le fleuve Angara). Un des animaux les plus représentatifs de l'endémisme au lac Baïkal est une espèce de phoque qui descendrait du phoque annelé de l'arctique et qui aurait évolué progressivement. Ses griffes sont plus importantes pour mieux accrocher la glace plus dure que celle de l'arctique ; ses dents correspondent à une alimentation de plus petits poissons et ses globes oculaires plus gros lui permettent des plongées plus profondes. Il y en aurait approximativement 68.000 au lac Baïkal ; leur poids moyen étant de 50 kg avec des sujets jusqu'à 150 kg pour 1m 80.

Le kiwi de Nouvelle-Zélande est un autre exemple d'endémisme.

Les activités humaines modifiant l'aire de distribution des plantes et des animaux, on considère seulement l'aire de distribution naturelle des espèces lorsqu'on parle d'endémisme.

La Wallonie compte une espèce endémique : la jubarbe d'Aywaille (*Sempervivum funckii* var *aqualiense*) qui croit sur les falaises siliceuses (Heyd des Gattes), cette variété étant seulement connue en Belgique.

Les espèces endémiques se montrent particulièrement sensibles sur le plan de la conservation de la nature.

On dit d'un taxon qu'il est **vicariant** d'un autre lorsqu'on le trouve dans un habitat naturel similaire mais séparé géographiquement et qu'il occupe un rôle écologique similaire.

Les pinsons de Darwin (ou pinsons des Galapagos) sont 13 ou 14 espèces de même taille et de même couleur mais à la taille et à la forme du bec différente. Ces variations s'expliquent par les différences de nourriture de chaque espèce.

En réalité, chacune de ces espèces occupe une île différente et l'isolement géographique a mené à la formation d'espèces distinctes à partir d'ancêtres communs, un lien étant établi entre la végétation, le régime alimentaire de l'espèce et la forme du bec.

Des évolutions causées par des changements environnementaux ont encore lieu, comme par exemple la sécheresse qui influence la végétation en favorisant les plantes à graines enveloppées dans une coquille résistante, ce qui se répercute à son tour sur un renforcement de la taille du bec.

1.6. Formes biologiques de Raunkiaer

Raunkiaer était un botaniste scandinave qui proposa, en 1905, une classification des types biologiques pour les végétaux fondée sur le mode de protection de leurs bourgeons face au froid et à l'enneigement.

- Les **phanérophytes** sont des plantes dont les bourgeons d'hiver sont situés à plus de 50 cm au dessus du niveau du sol (très au dessus de la couche de neige en Scandinavie) et protégés dans des enveloppes. Dans les régions tempérées, les principaux phanérophytes sont les arbres et les arbustes (ex. : *Picea abies*, *Fagus sylvatica*). On distingue également les nanophanérophytes (ex. : bois gentil - *Daphne mezereum*) qui atteignent moins de 2 m de hauteur et les phanérophytes lianeux (ex. : chèvrefeuille – *Lonicera periclymenum*).
- Les **chaméphytes** possèdent des bourgeons d'hiver situés au dessus du niveau du sol mais à moins de 50 cm de hauteur (censés se retrouver en hiver sous la couche protectrice, en Scandinavie). Les bourgeons des chaméphytes sont aussi protégés par des enveloppes. Les chaméphytes frutescents sont de petits buissons à tiges lignifiées et plus ou moins dressées (ex. : myrtille - *Vaccinium myrtillus*). Les chaméphytes herbacés ont, par contre, des organes aériens herbacés, souvent plus ou moins appliqués contre le substrat (ex. : lamier jaune – *Lamium galeobdolon*, stellaire holostée – *Stellaria holostea*).
- Les **hémicryptophytes** ont des bourgeons d'hiver qui se développent au niveau du sol. On distingue les hémicryptophytes cespiteux qui croissent en formant des touffes de feuilles (ex. : canche cespiteuse – *Deschampsia cespitosa*), les hémicryptophytes à rosette, souvent bisannuels, présentant une rosette de feuilles plus ou moins persistante en hiver (ex. : violette odorante – *Viola odorata*, digitale pourpre – *Digitalis purpurea*).
- Les **géophytes** subsistent durant la mauvaise saison grâce à leurs organes souterrains. Les géophytes rhizomateux possèdent un rhizome (ex. : fougère aile – *Pteridium aquilinum*). Les géophytes tubéreux passent l'hiver à l'état d'organes souterrains tubérisés (bulbe, tubercule – ex. : jacinthe des bois- *Hyacinthoides non-scripta*).
- Les **thérophytes** ont une durée de vie de quelques mois. Ils ne sont représentés que par leurs graines durant la saison défavorable ou, plus rarement, germent déjà en automne et passent l'hiver à l'état de plantule (ex. : coquelicot – *Papaver rhoeas*).
- Les **hélrophytes** croissent au bord des eaux; seule leur base, avec les bourgeons d'hiver, est submergée (ex. : massette – *Typha latifolia*).
- Les **hydrophytes** sont les plantes aquatiques. Les organes qui assurent la pérennité de l'espèce sont submergés durant la saison défavorable. Les **hydrogéophytes** sont des hydrophytes fixés dont les bourgeons d'hiver sont portés par un rhizome enfoncé dans la vase du fond des pièces d'eau (ex. : nénuphar ou *Nuphar lutea*). Les **hydrohémicryptophytes** sont également fixés mais leurs bourgeons d'hiver sont situés à la surface du substrat solide ou vaseux (ex. : élodée du Canada – *Elodea canadensis*).

Les **hydrothérophytes** sont des plantes aquatiques libres ou fixées, à durée de vie relativement courte, qui passent la saison défavorable à l'état de graine (ex. : lentille d'eau – *Lemna minor*) ou sous forme de bourgeons spéciaux caducs.

Notons que la distinction entre certaines de ces formes biologiques peut être délicate comme c'est le cas entre les hémicryptophytes et certains géophytes ou encore entre les hémicryptophytes et certains

héliophytes. La même espèce peut d'ailleurs parfois relever de formes biologiques différentes suivant ses conditions de vie.

Depuis, cette classification comprend également :

- les **épiphytes** ou plantes fixées sur d'autres plantes comme les lichens ou les fougères ainsi que diverses plantes supérieures en zone tropicale (*Bromeliaceae*, *Tillandsias*).

La répartition des végétaux d'une formation végétale selon cette classification permet de construire un **spectre biologique** qui la caractérise. Ainsi, par exemple, la forêt ombrophile tropicale comprend plus de 60 % de phanérophtes alors que ce sont les hémicryptophytes qui prédominent (en pourcentage) dans la forêt tempérée à feuilles caduques.

1.7. Biomes

A l'échelle de la planète, les **biomes** (du grec *bios* = vie) sont de vastes écosystèmes caractérisés par un type de végétation dominant susceptible d'occuper de grandes surfaces et des espèces animales qui y prédominent.

La conjonction de deux facteurs écologiques fondamentaux, **température et pluviométrie**, détermine, dans une large mesure, le type de biome et son étendue. Chaque biome correspond à une zone climatique

Pour la végétation, aller de l'équateur au pôle revient à escalader une montagne. De manière générale, une élévation de 100 m correspond à un déplacement de 100 km vers le pôle. On retrouvera donc à une altitude donnée l'équivalent d'un biome caractéristique d'une certaine latitude.

Les grands biomes sont :

- la **toundra** est un biome circumpolaire situé entre forêt et glace. Le sol y reste gelé en permanence en profondeur. La saison de végétation ne dépasse pas 60 jours. La température moyenne du mois le plus chaud ne dépasse pas 10°C. La toundra se compose de pelouses, petits arbustes, arbres nains, lichens et tourbières. On retrouve un équivalent dans les tourbières d'altitude situées dans les Alpes, les Vosges ou le Jura.
- La **forêt boréale** de conifères ou **taïga** est présente aussi bien en Eurasie qu'en Amérique du Nord. Son équivalent dans les Alpes se situe entre 1500 et 2000 m. Elle exige deux mois consécutifs sans gelée où les températures moyennes restent supérieures à 10 °C. C'est la plus vaste forêt du monde. Les sols y sont généralement pauvres; la litière se décompose mal. Les conifères sont adaptés à la rudesse des conditions de végétation (épicéas à cime étroite).
- La **forêt tempérée feuillue** à feuilles caduques est le type même de biome de nos latitudes. En altitude, on la retrouve jusque vers 1500 m. La température moyenne annuelle se situe entre 4 et 12 °C et la pluviosité annuelle est comprise entre 600 et 1500 mm. Quatre saisons sont généralement bien marquées.
- Les **écosystèmes méditerranéens** se retrouvent dans les zones tempérées chaudes, avec une période de sécheresse estivale de trois mois ou plus. Chênaies (chêne vert, chêne liège, chêne pubescent, maquis sur sol acide, garrigue sur sol calcaire)
- La **steppe tempérée** (prairie américaine). Les précipitations inférieures comprises entre 250 et 750 mm d'eau par an sont insuffisantes à la forêt. La végétation est formée d'étendues de graminées à feuilles adaptées à la sécheresse, parsemées de plantes à bulbes et à rhizomes et parcourue par des troupes de grands herbivores.

- Les **déserts** se retrouvent dans les zones où il pleut moins de 200 mm par an. La végétation, très clairsemée et pauvre supporte la sécheresse et la chaleur. Les amplitudes thermiques entre le jour et la nuit peuvent être élevées.
- La **savane tropicale** se compose d'herbes hautes avec des arbres isolés (baobab, acacias...). Elle se développe entre les tropiques partout où les précipitations sont insuffisantes pour permettre l'installation des écosystèmes forestiers. On y retrouve une saison sèche et une saison des pluies.
- La **forêt ombrophile équatoriale**. C'est la forêt pluvieuse toujours verte. C'est le biome le plus complexe et de loin le plus riche en espèces de la biosphère. Il y tombe de 1800 à 4000 mm (voire plus) d'eau par an; les pluies étant réparties de manière régulière tout au long de l'année. Les conditions climatiques y restent constantes.

1.8. Quelques conséquences des principaux facteurs écologiques

1.8.1. Facteurs abiotiques

A. Lumière

L'intensité lumineuse détermine l'activité photosynthétique. La durée d'éclairement ou **photopériode** conditionne la croissance des plantes ainsi que leur époque de floraison.

La lumière a également des effets déterminants sur la physiologie animale (hibernation, maturation sexuelle). La lumière obéit à la loi de tolérance (borne inférieure ou carence mais aussi borne supérieure ou inhibition).

L'intensité lumineuse varie selon la latitude et la saison.

Notons que la quantité d'énergie reçue en été est égale entre 20° et 80° de latitude car la durée du jour est plus longue dans les contrées nordiques. C'est ainsi par exemple que les myrtilles peuvent être mûres plus tôt dans le nord que dans le sud de la Scandinavie.

Différentes adaptations à l'éclairement existent dans le monde végétal. On distingue des espèces **héliophiles** (ex: chêne pédonculé) et des espèces **sciaphiles** (ex: hêtre). Les individus jeunes sont souvent moins nécessiteux en lumière.

En milieu marin, une répartition nette des algues en fonction de la profondeur est également marquée. Les migrations verticales du zooplancton sont en particulier contrôlées par la photopériode. Ainsi, chez le copépode *Calanus finmarchicus*, les femelles s'observent en surface en été entre 20 et 3 heures du matin et s'enfoncent à 100 mètres de profondeur pendant la journée.

La **photopériode** est l'alternance d'une période de nuit (scotophase) et d'une période de jour (photophase). Elle dépend de la latitude et de la saison. L'**équinoxe** équivaut à une durée égale du jour et de la nuit (21 mars et 23 septembre).

La photopériode détermine également l'époque de la chute des feuilles comme l'époque de floraison.

Ainsi, on distingue des plantes de jours courts (blé d'hiver) et des plantes de jours longs (blé de printemps, betteraves). Un blé d'hiver semé au printemps ne donnera pas d'épis fertiles. Pour d'autres plantes, la floraison est indépendante de la photopériode.

La vie animale est aussi dépendante de la photopériode (repos, alimentation, migration des oiseaux...). Ainsi, dans le cas des oiseaux, le départ à partir des zones boréales a lieu même si les conditions climatiques sont encore favorables et si la nourriture est suffisante.

B. Température

Ce facteur est d'une importance capitale. La température conditionne la **répartition** de la totalité des espèces. Ce paramètre contrôle directement la respiration, la croissance, la photosynthèse, les activités locomotrices,...

Il faut considérer non seulement les températures moyennes mais également les **valeurs extrêmes**..

Les animaux et végétaux des contrées nordiques supportent de bien plus larges écarts de température que ceux des régions tempérées et tropicales.

En milieu aquatique, les écarts sont moindres. L'eau peut stocker 500 fois plus de chaleur que le même volume d'air. C'est ainsi que l'eau se réchauffe moins vite que l'air au printemps.

Le maximum de résistance à des températures extrêmes est le fait des **organes de durée** (graines, bulbes, bourgeons...). Par exemple, les gelées tardives sont beaucoup plus dommageables pour les jeunes pousses que pour les bourgeons non débourrés. Les pousses et les autres organes riches en eau gèlent à des températures comprises entre 0°C et - 5 °C.

Les arthropodes ainsi que d'autres invertébrés susceptibles d'être exposés à une phase de gel ou de chaleur excessive subissent des arrêts de développement (jeunes stades) ou d'activités (chez les adultes) pendant ces périodes défavorables.

De nombreuses espèces d'invertébrés présentent plusieurs générations par an. Leur nombre varie en fonction des conditions climatiques locales. On distingue les espèces :

- **homodynames** pour lesquelles le nombre de générations par an varie selon les conditions climatiques locales (ex: mouche méditerranéenne des fruits - *Cecatitis capitata*);

- **hétérodynames** pour lesquelles le nombre de générations par an est constant quelles que soient les conditions climatiques. Exemple : le carpocapse des pommes (*Cydia pomonella*) donne une génération par an dans la moitié nord de la France et deux dans la moitié sud.

Chez les espèces homodynames, les arrêts de développement provoqués par le froid ou la chaleur excessive, parfois la sécheresse, sont appelés des états de **quiescence**. Chez les espèces hétérodynames, ces arrêts obligatoires sont appelés **diapause**. Ce dernier état se caractérise par un arrêt de développement de plusieurs mois voire de plusieurs années. Chez les insectes, on peut distinguer des diapauses ovulaires, embryonnaires, larvaires, nymphales ou encore au stade adulte.

La **diapause** apparaît comme une adaptation du développement et de l'activité des êtres vivants au cycle des saisons. Elle intervient alors que les conditions écologiques sont encore favorables à l'espèce qui la subit. La photopériode joue un rôle déterminant dans l'entrée en diapause (en régions tempérées, celle-ci est surtout induite par les jours courts). La rupture de la diapause est provoquée par l'exposition pendant un temps suffisant au facteur défavorable. Exemple: chez le coléoptère chrysomelide *Timarcha*, les œufs peuvent être gardés à 15 °C pendant six mois sans éclore. L'achèvement de l'embryogenèse exige une exposition préalable au froid pendant un à deux mois. La durée d'exposition au froid nécessaire à la reprise de l'activité varie en fonction de la température subie.

La diapause est donc l'arrêt obligatoire du métabolisme pendant certaines périodes alors que la quiescence est un arrêt non obligatoire qui a lieu sous l'influence de mauvaises conditions. La diapause intervient alors que les conditions sont encore favorables mais dépend surtout de la photopériode.

La **dormance** est un cas particulier de diapause chez les plantes. La levée de la dormance demande une exposition suffisante au facteur défavorable (froid,...). On connaît bien le processus de **vernalisation** qui consiste à soumettre les graines au froid afin de pouvoir les semer au printemps (par suite de conditions défavorables de semis en automne ou en hiver). Chez certaines plantes bisannuelles comme la

carotte ou la betterave, l'achèvement de la croissance et la fructification sont impossibles en l'absence de vernalisation.

L'état de quiescence est une adaptation plus risquée eu égard à la reprise du métabolisme dès que les conditions redeviennent bonnes. Les espèces qui entrent en diapause ne sont pas, quant à elles, leurrées par le radoucissement de température.

Chez les amphibiens et les reptiles, un état de quiescence dénommé **hibernation** apparaît en début d'hiver. De même, les espèces des déserts s'enfouissent au fond de galeries souterraines aux heures les plus chaudes de la journée. Les poissons adaptent également leur métabolisme comme par exemple la carpe qui ne s'alimente guère en hiver. Il ne faut pas confondre "hiberner" et "hiverner", ce dernier terme désignant passer l'hiver sous quelque forme que ce soit (ex: l'hirondelle hiverne en Afrique).

Des animaux comme les chauves-souris, les rongeurs, les insectivores entrent également en hibernation. Leur température corporelle diminue, de même que leur rythme respiratoire et cardiaque. L'ours ne serait pas un vrai hibernant : sa température corporelle reste élevée; il sort de sa tanière et reprend son activité lors du radoucissement de la température.

Il existe également pour certaines espèces une entrée en **estivation** (cas des poissons des rivières temporaires qui s'assèchent en zone tropicale, cas des reptiles des zones arides ou encore des escargots qui s'agglutinent tout au long de tiges,...).

On peut répartir les animaux en deux groupes quant à leur réaction à des fluctuations de température ambiante :

- les **poïkilothermes** ou animaux à sang froid (poissons , batraciens, reptiles);

- les **homéothermes** ou animaux à sang chaud pour lesquels leur température interne reste constante, indépendamment de la température extérieure (oiseaux, mammifères). Les espèces à sang chaud ont des adaptations telles que la couche de graisse chez les phoques.

Règle d'ALLEN

Il est démontré que les "**appendices**" des mammifères et des oiseaux (oreilles, queue, cou, pattes, ailes) **se raccourcissent** pour une meilleure adaptation au froid. Ce phénomène porte le nom de règle d'ALLEN. Ainsi, il en va des oreilles de plus en plus grandes du renard polaire, du renard d'Europe et du fennec. Le fennec possède de grandes oreilles qui lui permettent de rayonner la chaleur au maximum. Plus leur surface est grande, plus les déperditions de chaleur le sont.

L'espèce humaine vérifie la règle d'ALLEN. Les esquimaux sont de type bréviligne, avec un corps trapu et des membres courts alors que les africains de race nilotique sont longilignes; la grande longueur de leurs membres leur permettant de mieux dissiper la chaleur dans le milieu ambiant.

Loi de BERGMANN

De manière générale, on remarque une tendance à l'accroissement de la taille (masse) des espèces qui vivent jusqu'à de hautes latitudes.

Pour les vertébrés à sang chaud, la taille (donc la masse) des espèces augmente avec la latitude, les formes les plus petites sont celles des tropiques; les plus grandes se retrouvent dans les latitudes plus élevées. Ce principe, ou loi de BERGMANN, est dicté par une question de déperdition de chaleur : plus la taille est grande, plus le rapport Surface/ Masse corporelle est faible.

D'autres adaptations telles que la couleur du plumage ont toute leur importance. Ainsi, le plumage blanc en hiver diminue les pertes de chaleur mais assure aussi un meilleur camouflage sur la neige.

C. Pluviométrie et hygrométrie

La pluviométrie est également un facteur d'importance capitale. La quantité moyenne annuelle des précipitations détermine grossièrement les types de végétation.

Forêt pluvieuse tropicale	> 1300 mm
Forêt caducifoliée tempérée	> 700 mm
Forêt sèche	> 500 mm
Steppe, savane	> 250 mm
Désert	< 250 mm

Il faut considérer l'**importance totale** des précipitations mais également leur **répartition** au cours de l'année (saison des pluies / saison sèche en zones tropicales). Dans les zones tropicales qui se caractérisent par une distribution inégale des précipitations au cours du cycle annuel, l'alternance saison des pluies - saison sèche joue un rôle régulateur des activités biologiques.

Les **climatogrammes** sont des graphiques servant à caractériser le climat d'une région. On porte en ordonnée les températures moyennes mensuelles et en abscisse les précipitations moyennes mensuelles. Les différents points d'intersection (pour chaque mois) sont joints par une droite. Quand on compare les diagrammes obtenus par cette méthode, on peut établir une classification des grands types climatiques : tempéré froid, tempéré chaud, océanique, désertique, tropical humide,...

Ainsi les climats tempérés présentent des climatogrammes verticaux et les climats tropicaux présentent des climatogrammes horizontaux (dans ce dernier cas, ce sont les précipitations qui varient beaucoup d'une saison à l'autre et pas les températures).

Les **diagrammes ombrothermiques de GAUSSEN** consistent à porter en abscisse les mois et en ordonnée à la fois les précipitations et les températures avec pour échelle $1^{\circ}\text{C} = 2 \text{ mm}$ de précipitation mensuelle. On obtient deux diagrammes superposés. Les périodes d'aridité sont celles où la courbe pluviométrique est au-dessous de la courbe thermique, dénommée par GAUSSEN courbe " ombrothermique ".

Il est important d'étudier le **bilan hydrique** c'est-à-dire les différences entre les apports et les pertes d'eau (évaporation du sol, évapotranspiration des végétaux). Ces notions seront approfondies dans le cours de météorologie. Ainsi, dans certaines régions, la rosée n'est pas une donnée négligeable; elle dépasse parfois la valeur des précipitations (exemple : près des côtes du nord de la Californie, les quantités d'eau sous forme de rosée atteignent deux à trois fois les quantités annuelles de pluie - ce qui permet l'installation de forêts pluvieuses de *Sequoia sempervirens*).

L'**humidité atmosphérique** est une donnée de première importance pour la vie végétale ou animale.

Différentes adaptations existent. On distingue habituellement les organismes xérophiles, mésophiles, hygrophiles, amphibies et aquatiques.

Voyons par exemple quelques adaptations des **organismes xérophiles** :

- accumulation d'eau dans les tissus (succulence);
- disparition ou raccourcissement des feuilles;
- cuticule cireuse étanche;
- stomates dans des cavités;
- feuilles enroulées chez l'oyat;
- système de racines puissant.

Les animaux xérophiles possèdent diverses adaptations anatomiques et physiologiques pour limiter les pertes d'eau par respiration et par excrétion. Ainsi, certains insectes des milieux secs récupèrent l'eau des fèces.

Le chameau est un bel exemple d'adaptation animale à la sécheresse. Son urine est très concentrée, il peut perdre 25 % de son poids sans périr par déshydratation, sa température interne peut s'élever de 33, 8 °C la nuit à 46, 6 °C le jour.

Certains rongeurs des déserts possèdent des fosses nasales avec des cavités de forme complexe tapissées d'une muqueuse qui réabsorbe l'eau contenue dans l'air au moment de l'expiration.

D'autres animaux préfèrent s'enfouir aux heures les plus chaudes ou se placer à l'ombre...

Les **organismes hygrophiles** vivent dans des biotopes dont l'hygrométrie de l'air est proche de la saturation. C'est le cas des plantes épiphytes des forêts tropicales (fougères, orchidées, ...), des plantes ripicoles des milieux aquatiques (phragmites, joncs, ...) et des tourbières (Drosera, ...).

Un sol nu se réchauffe et se refroidit rapidement (cas des sols désertiques) tandis qu'un sol couvert de végétation tempère ces variations.

D. Vent

Dans certains milieux, le vent est un facteur écologique limitant, comme par exemple la réduction de la taille des arbres en montagne. Ainsi, dans le massif Central, la limite supérieure de la forêt se situe à 1500 m contre 2300 m dans les Alpes.

Des adaptations diverses, comme le port en coussinet ou la forme prostrée de certains végétaux, sont bien marquées.

Dans la plaine de Flandre, les arbres sont définitivement penchés suite aux vents dominants du sud-ouest; cette caractéristique est bien visible aussi sur la structure du bois.

La vitesse du vent en forêt est quasi nulle dans les strates inférieures par rapport à celles de la limite supérieure (canopée).

E. Neige

La neige affecte surtout les régions nordiques et montagnardes. La neige est un bon isolant car les cristaux permettent l'installation d'une couche d'air. Les effets du froid sont moins dommageables (blé d'hiver, galeries des rongeurs,...). Ainsi, pour des températures de l'air de l'ordre de - 50 °C, on peut atteindre des valeurs proches de 0°C à quelques centimètres sous la couche neigeuse. C'est ainsi que les campagnols résistent aux basses températures malgré leur fourrure peu épaisse.

La neige est aussi un moyen efficace de reconstitution des réserves en eau.

Par contre, la neige réduit la période de végétation (combe à neige). Elle a une action mécanique défavorable sur la courbure des tiges en montagne. Elle peut aussi provoquer des ruptures de branches (adaptation par un port étroit des résineux nordiques).

Remarque générale :

Parmi les facteurs étudiés, le couple température - hygrométrie revêt une importance capitale. Pour une espèce donnée, il est possible de définir un graphique appelé **thermo-hygrogramme** dans lequel on joint les points correspondants à chaque couple de valeur définissant un taux de survie donnée (ex: 70 % de taux de survie). Il est intéressant de superposer ce graphique avec le climatogramme de la région concernée pour savoir si l'espèce peut jouir de bonnes conditions de croissance.

L'étude de chaque facteur climatique pris isolément est intéressante mais l'écologie se doit d'étudier la combinaison de ces différents facteurs dont dépend la survie d'un organisme.

1.9. Notion de climat

Le **macroclimat** précise les conditions climatiques d'une région à l'échelle du biome.

Le **mésoclimat** est quant à lui à l'échelle de l'écosystème. On parlera par exemple du climat d'une forêt, d'un lac ou d'un versant de montagne.

Le **microclimat** est une définition encore plus restrictive car elle liée aux conditions qui règnent au niveau de l'organisme. Ainsi, un terrier de marmotte offre un refuge idéal en hiver à plus de 110 espèces de coléoptères. De la même manière, lorsqu'on cultive des arbres fruitiers en espaliers adossés à un mur exposé au soleil, on réalise artificiellement un microclimat. Un arbre âgé attire de nombreuses espèces par le microclimat qu'il offre. Par exemple, des insectes xylophages se glissent sous l'écorce; des larves d'insectes et des petits crustacés se nichent dans les creux de tronc remplis d'eau; d'autres insectes affectionnent les cavités remplies de terreau à la base du tronc...

Dans les Alpes, les conditions climatiques devenant trop contraignantes, les arbres ne peuvent plus se développer au delà de 2000 à 2500 m. Ils tentent cependant de se hisser plus haut, au profit de conditions locales plus favorables. Cette zone qui marque la transition entre la forêt subalpine et les pelouses alpines se nomme " zone de combat ".

Notons qu'en pratique la distinction entre mésoclimat et microclimat n'est pas faite par tous les auteurs et que l'on utilise assez souvent la notion de microclimat pour qualifier ce qui en réalité est un mésoclimat.

En milieu urbain, l'homme a engendré un nouveau " microclimat ". Les principaux traits de ce climat sont : sources de chaleur artificielle, effet réflecteur des constructions, élimination rapide des précipitations, présence d'un couvercle de pollution (effet de serre !). La température est plus élevée et plus stable; le climat y est aussi plus sec mais aussi plus brumeux. L'atmosphère est cependant moins humide car la végétation qui retient l'eau de pluie fait défaut. Le vent est soit renforcé lorsqu'il s'engouffre dans les rues ou au contraire freiné par les constructions. En guise d'exemple, la température est jusqu'à 4 ° c supérieure à celle des campagnes environnantes. A titre indicatif, on prévoit qu'en 2025, 62 % de la population mondiale sera citadine (45 % en 1995).

Les vieux murs sont également connus pour créer des microclimats favorables à bon nombre d'espèces végétales et animales de petite taille.

Le microclimat forestier présente quelques caractéristiques communes : Dans une forêt feuillue de plaine, la température moyenne pendant la journée est inférieure de 1 à 2 ° C à celle des milieux environnants (été); réduction notable du vent à proximité du sol, réduction de la lumière au sol (été : 1 à 20 %; hiver : 30 à 60 %), interception par le feuillage de 30 à 50 % des précipitations (période de végétation); augmentation de 10 % de l'humidité relative.

Si le climat d'une région définit les paramètres ci-dessus, il ne faut pas perdre de vue l'importance des **conditions locales**. Citons quelques exemples : augmentation des précipitations avec le relief, différences entre un versant nord et un versant sud, microclimat forestier, rôle des haies brise-vent,...

Les facteurs relatifs au sol et au sous-sol sont respectivement étudiés dans les cours de pédologie et de géologie. Ceux relatifs au climat seront détaillés dans le cours de météorologie.

1.10. Notion de niche écologique

Chaque espèce s'efforce d'exploiter les potentialités du milieu au mieux de ses possibilités. La niche écologique traduit la relation fonctionnelle entre une espèce et son écosystème, comme un rouage dans la

machinerie d'une horloge. Les différences portent sur la spécialisation alimentaire, le partage de l'espace ou du temps (époque de floraison des plantes en forêt – les plantes à bulbes comme les jonquilles fleurissent avant la feuillaison des arbres).

En forêt, les oiseaux se répartissent en exploitant les strates auxquelles ils sont le mieux adaptés pour se nourrir, nidifier et délimiter leur territoire. Ainsi, trois espèces de pics se répartissent entre petites branches (pics épeichette), branches de grosseur moyen (pic mar) et tronc (pic épeiche).

Toujours en forêt, les oiseaux exploitent les différentes strates végétales : le rouge-gorge niche et se nourrit à terre; les fauvettes abritent leur nid dans les buissons; les pics, sittelles et grimpeaux vivent sur les troncs d'arbre; l'autour installe son nid dans une fourche de la cime.

Notons que c'est dans la forêt équatoriale que la spécialisation des niches écologiques est la plus forte.

Les niches écologiques ne sont pas nécessairement propres à une région du globe. Dans des contrées éloignées, on rencontrera des espèces ayant des niches écologiques semblables. C'est la notion de convergence fonctionnelle qui a conduit Darwin à percevoir l'évolution des espèces.

Au fur et à mesure qu'un écosystème se complexifie, de nouvelles niches écologiques apparaissent.

Un écosystème "mûr" où sa niche écologique est occupée, exploite au mieux les possibilités de l'environnement. Il peut dans ce cas être très stable.

Les oiseaux des vasières illustrent également bien cette notion de niche écologique. Ces oiseaux diffèrent par la longueur de leurs pattes ainsi que la forme et la longueur de leur bec. Ils peuvent ainsi aller chercher des proies à des profondeurs variées.

La coexistence entre deux espèces ayant une niche écologique strictement identique est impossible; l'une d'elle finissant par éliminer l'autre. C'est le principe **d'exclusion réciproque**.

1.11. Notion d'écosystème

L'**écosystème** peut être considéré comme un "super-organisme", non pas comme une juxtaposition fortuite d'êtres vivants mais bien comme des ensembles cohérents où les espèces dépendent les unes des autres. Chacun semble avoir un rôle complémentaire de l'autre. La feuille capte l'énergie solaire; le chevreuil en mangeant la feuille remet cette énergie en circulation; le ver de terre décompose l'humus...

L'écosystème est donc un ensemble d'êtres vivants (**biocénose**) en interaction entre eux et avec le milieu physique (**biotope**) qu'ils exploitent.

En résumé : Un biotope + une biocénose = un écosystème
--

Les écosystèmes sont dotés d'une autonomie relative car de nombreux liens existent entre eux. Par exemple, le héron exploite à la fois l'écosystème "étang" et l'écosystème "prairie". Autre exemple, le vent dépose les feuilles de la forêt dans l'étang voisin...

Tout écosystème comprend au moins quatre niveaux :

- **inorganique** : c'est l'ensemble des éléments minéraux et des ressources énergétiques.
- **Producteurs** : c'est notamment l'ensemble des végétaux chlorophylliens capables de synthétiser de la matière organique à partir d'éléments minéraux en emmagasinant l'énergie solaire.



- **Consommateurs** : c'est l'ensemble des êtres vivants qui tirent leur énergie d'autres êtres vivants. C'est le cas des herbivores ou consommateurs primaires qui mangent des végétaux; des carnivores ou consommateurs secondaires (prédateurs) qui dévorent et contrôlent les populations d'herbivores; des carnassiers ou consommateurs tertiaires ou superprédateurs qui capturent de petits carnivores; des parasites qui exploitent indifféremment les uns et les autres;
- **Décomposeurs** : c'est l'ensemble des organismes qui transforment progressivement les matières minérales en matières organiques (recyclage des éléments). On peut, à leur tour, les classer en :
 - **détritivores** qui se nourrissent de cadavres et d'excréments en les transformant en matière organique décomposée ou humus. On distingue par ordre d'entrée en scène :
 - les charognards (ou nécrophages) qui recherchent les cadavres frais (vautours, pies, corneilles...);
 - les saprophages qui consomment les parties végétales mortes et les restes de cadavres enterrés. Les plus actifs sont les vers de terre qui font passer les matériaux à travers leur tube digestif.
 - Les coprophages qui se nourrissent d'excréments animaux
 - **transformateurs** qui décomposent la matière organique, remaniée ou non, jusqu'aux éléments minéraux de base. Ils sont surtout constitués de bactéries et de champignons.

Un écosystème se présente comme un réservoir d'énergie et un producteur de vie basé sur le soleil. Tout écosystème est un système ouvert c'est-à-dire que matière et énergie s'en échappent constamment; si elles ne sont pas renouvelées, l'écosystème meurt.

Le fonctionnement d'un écosystème

Les végétaux producteurs (ou **autotrophes**) captent l'énergie lumineuse du soleil, combinent du gaz carbonique, de l'eau et des sels minéraux pour élaborer des composés carbonés, tout en libérant de l'oxygène et en chargeant de minuscules batteries (molécules d'adénosine triphosphate ATP).

Les animaux consommateurs (ou **hétérotrophes**) brûlent en présence d'oxygène les composés carbonés qu'ils ont prélevé chez les plantes et libèrent de l'eau et du gaz carbonique (respiration). Cette réaction produit une quantité importante d'énergie qui est stockée et qui pourra être utilisée en temps opportun. Les aliments constituent pour les animaux une sorte d'énergie en conserve qu'ils transforment pour se nourrir, se déplacer ou se reproduire. Ces relations définissent les **chaînes alimentaires ou chaînes trophiques**, les uns mangeant les autres qui seront mangés à leur tour.

On distingue trois sortes de chaînes alimentaires :

- celles qui vont des organismes de plus petite taille à des **organismes de taille de plus en plus grande** (végétaux, herbivores, carnivores). Il est à remarquer que les territoires de chasse sont de plus en plus grands d'un échelon à l'autre et que le taux de fécondité des espèces est de plus en plus faible;
- Celles des **parasites** qui vont d'organismes de grande taille vers des organismes de très petites tailles (parasites);
- Celles des **décomposeurs** qui transforment progressivement la matière organique morte en éléments minéraux.

Ces trois types de chaînes alimentaires coexistent toujours dans un écosystème avec des connexions souvent complexes, de telle sorte qu'aucun maillon de la chaîne n'est isolé des autres... La suppression d'un maillon pouvant provoquer des dégâts irréversibles comme la disparition pure et simple de certaines espèces.

D'un niveau alimentaire (trophique) à l'autre, les **pertes d'énergie** sont souvent considérables. Les végétaux chlorophylliens n'assimilent guère plus de 1 à 3 % de l'énergie solaire. La respiration détruit jusqu'à 90 % des sucres formés. Finalement, seulement 0,1 à 0,5 % sont stockés dans la plante et sont disponibles pour un herbivore. A chaque passage d'un organisme animal à un autre, pas plus de 10 % de cette énergie est transmise. Les chaînes alimentaires ne sont donc jamais très longues, faute d'énergie suffisante. En milieu marin, celles-ci sont toutefois plus longues qu'en milieu terrestre.

Les pyramides alimentaires

On peut essayer de faire une classification selon :

- **une pyramide des nombres.** Chaque rectangle est proportionnel au nombre d'individus que l'on trouve à un niveau trophique donné. Quant on s'élève dans la chaîne alimentaire, les individus sont de moins en moins nombreux; leur taille augmente; la fécondité diminue. Dans ce cas, on accorde autant d'importance à tous les individus quelle que soit leur taille et leur poids. Ainsi, par exemple, en forêt, on dénombre beaucoup moins d'arbres producteurs que d'insectes consommateurs.
- **Une pyramide des biomasses.** Chaque rectangle est proportionnel au poids des individus rencontrés à un niveau donné. On tient compte de la perte de matière d'un niveau à l'autre. Ainsi, en forêt, les végétaux représentent une masse importante par rapport à certains consommateurs. Comme inconvénient, cette pyramide donne une importance égale à des tissus qui ont des valeurs énergétiques souvent différentes. De plus, il faut un siècle pour fabriquer un arbre contre quelques mois pour un brin d'herbe;
- **Une pyramide des énergies.** Chaque rectangle est proportionnel à l'équivalent en calories de l'ensemble des individus d'un même réseau trophique. Cette représentation traduit les véritables flux d'énergie entre les différents niveaux mais les bilans énergétiques sont parfois difficiles à établir.

La productivité

La **productivité biologique** représente la quantité de matière vivante élaborée sur une surface déterminée pour une période de temps donnée. Elle s'exprime en poids sec de matière vivante déshydratée ou exprimée en équivalent énergétiques en calories.

La **productivité primaire** concerne la quantité de matière organique formée à partir de matières minérales par assimilation chlorophyllienne. On l'exprime souvent en quantité de matière sèche par hectare et par an.

La **productivité secondaire** représente la quantité de matière vivante élaborée au niveau des échelons consommateurs, détritivores ou décomposeurs. L'efficacité de la transformation de la matière végétale en tissus animaux est supérieure à celle de la photosynthèse, de l'ordre de 10 fois plus.

L'évolution des écosystèmes

Les communautés d'êtres vivants varient sans cesse, en privilégiant les formes de vie les plus adaptées aux conditions du milieu. D'abord simples, les chaînes alimentaires dominées par les herbivores, se complètent de carnivores et de détritivores. Les ressources du milieu sont de mieux en mieux exploitées. L'écosystème finit par tourner à plein rendement et devient de plus en plus stable (homéostasie) vis à vis des perturbations du milieu. Il renferme un grand nombre d'espèces, chacune représentée par un petit nombre d'individus. Les fluctuations de populations ne varient pas en grands écarts, à l'inverse des populations comportant quelques espèces et un très grand nombre d'individus qui se montrent beaucoup plus sensibles à des déséquilibres (manque de mécanismes régulateurs, manque de pièces de rechange).

L'écosystème mûr est bien équilibré. Sa productivité primaire est bien supérieure à la consommation potentielle des herbivores. Les organismes décomposeurs trouvent de bonnes conditions de vie et favorisent ainsi un meilleur recyclage des éléments minéraux.

À l'échelle d'un écosystème, on peut donc parler de jeunesse, d'âge mûr et de vieillesse. Lorsque la capacité d'exploiter le milieu est optimale, on considère l'écosystème comme mûr. Par le passé, on le considérait définitivement stabilisé si l'homme n'intervenait pas ou si les conditions ne changeaient pas fortement. On donnait à cet écosystème le nom de **climax** ou de **formation climacique**. Dans nos régions d'Europe, ce climax est un écosystème forestier. L' " invention " du bois a permis aux arbres de s'élever au-dessus des autres végétaux et de pouvoir former des communautés vivantes stratifiées exploitant la lumière à différents niveaux.

On sait aujourd'hui que cette notion de climax stable n'est que relative. Les écosystèmes, mêmes stables, continuent à évoluer à de grands rythmes. L'équilibre est dynamique et résulte d'ajustements incessants. Il en est ainsi, par exemple, d'une hêtraie – sapinière montagnarde qui fluctue selon un cycle d'environ 300 ans (cycle sylvigénétique).

1.12. Successions écologiques

On dénomme **successions écologiques** les transformations successives affectant les communautés vivantes d'un même biotope lorsqu'il s'y produit une perturbation. Le processus global porte le nom de série évolutive. Ainsi, dans un biotope " vierge " des communautés vivantes de plus en plus diversifiées et de biomasse de plus en plus importantes vont se mettre en place. Dans ce cas, on parlera de **série progressive**.

Ainsi, les espèces **pionnières** sont constituées de plantes herbacées et d'animaux de petite taille. La compétition est intense. Des végétaux vivaces s'installent ensuite. Ils seront suivis par des espèces ligneuses, d'abord des arbustes puis des arbres. Au fur et à mesure, les niches écologiques se spécialisent et les cycles tendent à s'allonger. L'écosystème mûrit; il acquiert une certaine stabilité.

Dans nos régions, par exemple, des terrains de remblais vont être progressivement colonisés par des tapis de graminées, des fourrés (aubépines, prunelliers...), des arbres pionniers comme les bouleaux et les saules, puis ensuite des chênes pourront apparaître ci et là.

On distinguera encore les **successions primaires** qui concernent les séries à partir d'un biotope vierge et les **successions secondaires** qui affectent des milieux déjà perturbés (par exemple, réinstallation d'une forêt après un incendie ou à partir d'une ancienne culture abandonnée).

Les **séries régressives** vont, quant à elles, conduire à la suite de perturbations à des communautés vivantes de plus en plus pauvres en espèces, de biomasse de plus en plus réduites et s'écartant chaque fois d'autant plus du climax. Cela peut aller jusqu'au sol nu ou au désert. Citons le cas de la formation de landes à bruyère faisant suite à des pratiques pastorales en forêt (moutons, essartage...) ou des coupes excessives.

De manière générale, l'intervention de l'homme déclenche une série régressive (en forêt, on parle de végétation de substitution). Dès que l'action perturbatrice cesse, la série progressive reprend son cours.

1.12. Quelques précisions sur l'écosystème forestier

La forêt est la plus complexe des formations naturelles terrestres. Pour se maintenir dans nos régions, elle doit recevoir au moins 500 mm de pluie par an et les températures doivent être supérieures à 10 ° C au moins durant 4 mois.

Répartis sur le 10^{ème} de la surface terrestre, les écosystèmes forestiers sont les premiers producteurs de biomasse de la planète. Le rendement moyen mondial est de 0,33 % de l'énergie solaire reçue. Ils

élaborent 45 % de la production totale de matière organique et les $\frac{3}{4}$ de la production organique des terres émergées.

Les forêts tempérées produisent, en moyenne entre 10 et 20 tonnes de matière sèche par hectare et par an. Le tiers de cette production correspond à du bois.

Une forêt tempérée fixe annuellement de 3 à 4 t de carbone par hectare contre 10 à 20 t pour une forêt tropicale. La forêt est donc un véritable " puits de carbone ".

Une forêt tropicale fabrique 5 fois plus de sucres qu'une forêt tempérée mais son activité respiratoire étant beaucoup plus élevée, elle en consomme beaucoup ce qui fait que finalement elle ne produit pas beaucoup plus de biomasse qu'une forêt tempérée. (30 t de matière sèche par Ha/an contre 10 à 20 t par Ha/an pour une forêt tempérée).

Les écosystèmes forestiers se caractérisent surtout par la stratification des végétaux et des animaux qui y vivent. Ce partage vertical permet de multiplier les niches écologiques, de limiter la concurrence et d'exploiter au mieux l'énergie solaire. En plus, les arbres d'une forêt se livrent un combat sans pitié pour la lumière; les plus faibles étant relégués en sous-étages ou éliminés.

N'oublions pas le système de racines qui occupe dans le sol un volume identique à celui de la cime. Les racines prélèvent les sels minéraux qui sont conduit par la sève montante (1 à 7 m à l'heure) aux usines de fabrication de sucres (feuilles).

Par rapport à d'autres, l'écosystème forestier se caractérise par la longueur de son cycle. Sa très grande diversité lui assure un équilibre dynamique lui permettant d'encaisser les perturbations.

La pyramide des biomasses met en évidence une grande disproportion entre une biomasse de producteurs (300 à 400 t à l'hectare pour une forêt feuillue tempérée) et une biomasse de consommateurs de l'ordre de 11 kg par hectare. En forêt, la consommation primaire n'est que de l'ordre de 1 à 2 % contre 60 à 80 % dans les prairies ou les steppes. Les insectes représentent près de 80 % des espèces consommatrices et il leur arrive de pulluler lors de dysfonctionnements (exemple : chenilles défoliantes sur chênes qui détruisent jusqu'à 40 à 50 % du feuillage contre 5 à 7 % en temps normal).

Les influences d'un écosystème forestier sur son milieu sont importantes. Un sol forestier est 4 à 5 fois plus volumineux qu'un sol de prairie. Pour décaper 20 m de sol arable, il faut à peine 50 ans sous une culture de maïs contre 170.000 ans sous une forêt. La forêt a également une influence notable sur :

- le méso(micro) climat,
- sur la régularisation du régime des eaux – un hectare de forêt pompe annuellement 7.000 à 9.000 m³ d'eau,
- sur l'assainissement de l'atmosphère – au cours d'une saison de végétation, un hectare de forêt diffuse 6 à 10 t d'oxygène.
- sur la réduction du bruit (moins 10 décibels par m d'épaisseur).

La productivité mondiale des forêts

75 milliards de tonnes de matière sèche/an dont :

- 66 % pour les forêts tropicales;
- 20 % pour les forêts tempérées;
- 14 % pour les forêts boréales.

Les retombées annuelles au sol représentent :

- 1 t/ha/an pour une forêt boréale;
- 3 à 5 t/ha/an pour une forêt tempérée;
- 10 à 12 t/ha/an pour une forêt équatoriale.

1.8.2. Facteurs biotiques

Ce sont les facteurs qui découlent de l'existence des êtres vivants. Plusieurs classifications peuvent être adoptées; voyons en un exemple :

* Facteurs physico-chimiques d'origine biotique

Les êtres vivants peuvent exercer une influence mécanique ou même climatique(végétaux) sur leur biotope. Ils sont aussi capables de modifier la composition chimique (activités métaboliques, sécrétion de substances favorables ou toxiques). Citons comme exemples l'action mécanique des racines sur le sous-sol; le creusement de galeries par les taupes; l'influence de la végétation sur les vents; la fabrication d'oxygène par les plantes.

* Facteurs trophiques (nutritifs) de nature biotique

Ex : les organismes décomposeurs libèrent des sels minéraux provenant de la transformation de l'humus (voir pédologie).

2. L'ECOLOGIE DES POPULATIONS

2.1. Définitions

Une **population** est un groupe d'individus appartenant à la même espèce et occupant le même biotope. Le **peuplement** désigne quant à lui, un ensemble d'individus appartenant à des espèces différentes mais de même groupe taxonomique dans un écosystème déterminé (ex : peuplement de mésanges dans une hêtraie).

2.2. Evaluation des effectifs

On distingue deux types de populations : ceux dont les organismes sont fixés et ceux dont les organismes sont mobiles. Cette dernière catégorie est plus difficile à dénombrer. Les dénombrements absolus sont plutôt rares (grands mammifères, oiseaux); plus souvent les effectifs sont estimés.

Les dénombrements absolus utilisent différentes techniques comme la photographie aérienne, le marquage, l'emploi d'émetteurs, la photographie infrarouge.

L'estimation d'effectifs doit mettre en œuvre une technique d'échantillonnage adaptée selon l'espèce étudiée, le type de milieu mais aussi la précision recherchée.

De façon générale, il n'est pas possible de faire des dénombrements absolus de populations animales, à l'exception de l'espèce humaine (recensements) et des animaux domestiques. On réalise en conséquence des estimations des effectifs que l'on veut les plus fidèles possibles. Ceci implique une méthode d'échantillonnage qui évite toute source de biais dans le prélèvement et le dénombrement des individus contenus dans l'échantillon étudié.

Passons en revue quelques méthodes principales d'estimation des effectifs :

2.3. Plots, quadrats et transects

Dans la méthode des plots, les échantillons sont prélevés de manière systématique au sein de la population; les quadrats sont quant à eux choisis au hasard à l'intérieur de la population. La méthode du transect consiste à parcourir la population selon une direction déterminée (ligne ou bande); elle est intéressante quand on soupçonne des différences d'un endroit à l'autre (ex: répartition de la végétation selon un versant).

2.4. Prélèvement d'échantillons

Le prélèvement d'échantillons utilise une technique adaptée. ex : utilisation d'un filet pour faucher les insectes, d'un filet spécial pour les macroinvertébrés aquatiques, d'un appareil de BERLESE pour la récolte de la faune du sol et de la litière.

2.5. Méthode des piégeages

Elle est bien adaptée à l'étude des populations d'animaux sédentaires. Soit N l'effectif total de la population que l'on cherche à estimer. On suppose que les individus possèdent la même probabilité de capture p . Au temps t_1 , un premier piégeage permet de capturer C_1 individus avec $C_1 = p N$. Au temps t_2 , suffisamment rapproché de t_1 pour négliger les variations d'effectifs dues aux facteurs naturels (natalité et mortalité), un second piégeage permet de capturer C_2 individus avec $C_2 = p N'$ où $N' = N - C_1$. On en déduit que $N = C_1^2 / (C_1 - C_2)$. Cette méthode n'est valable que si l'on capture une proportion suffisante d'animaux par rapport à l'effectif total. Elle devient aléatoire si C_1 et C_2 sont trop petits.

2.6. Méthode par capture et recapture

Cette méthode est l'une des plus anciennes puisque décrite dès 1896 par PETERSEN pour évaluer les stocks de poissons. Elle consiste en la capture suivie du marquage d'un certain nombre d'individus T , qui seront ensuite libérés. Après un certain temps, on réalise une seconde capture d'un nombre d'individus n parmi lesquels on trouvera t individus marqués (qui ont donc été à nouveau capturés). Dans ces conditions, si N désigne l'estimation de l'effectif total de la population nous aurons $N/T = n/t$ et $N = nT/t$.

Cette méthode est d'un usage répandu en ornithologie, par la pose de bagues. Elle est aussi employée en entomologie, pour les poissons.

Plusieurs conditions sont nécessaires :

- les individus marqués sont supposés se disperser de façon homogène dans l'ensemble de la population et présenter la même probabilité de capture que les individus non marqués.

- Le taux de mortalité doit être identique dans les deux groupes considérés et aucun individu marqué ne doit perdre son marquage;

- La population doit demeurer stable pendant l'intervalle de temps qui sépare les deux séances de capture.

2.7. Méthode par comptage direct ou indirect

Elle se réalise en dénombrant les contacts visuels ou auditifs (oiseaux nicheurs) sur des itinéraires échantillons. Lorsqu'il n'est pas possible de compter directement les individus, on peut avoir recours à des méthodes indirectes de dénombrement (pelotes de régurgitation, excréments, terriers des rongeurs, trous d'insectes...).

2.8. Distribution des populations

Les quatre principaux types de distribution (ou mode de répartition des individus de la population) sont :

- distribution uniforme (ou régulière);
- distribution groupée (ou contagieuse);
- distribution au hasard;
- groupée et uniforme (colonies réparties de façon homogène).

2.9. Paramètres écologiques propres aux populations

A. Détermination de l'âge

La connaissance de l'âge des individus constituant une population représente un autre impératif indispensable à toute étude.

On peut distinguer deux grands groupes de méthodes. Les premières permettent une détermination absolue et s'appliquent à des individus, les secondes des estimations statistiques et concernent un groupe d'individus.

Les méthodes de détermination de l'âge précis d'un individu sont très nombreuses. On peut marquer un être vivant à sa naissance ou à l'éclosion, ce qui permet de le suivre ensuite pendant toute sa vie.

Un autre cas de détermination absolue de l'âge tient en l'existence de caractères morphologiques ou anatomiques déterminés par les variations de métabolisme induites par le rythme des saisons (cernes annuels chez les arbres, cernes annuels sur les écailles des poissons ou les coquilles de mollusques).

Les cornes ou bois des ongulés, l'état de la denture permettent aussi une évaluation de l'âge.

Les méthodes d'estimation statistique permettent de déterminer l'âge moyen d'un groupe d'individus. La réalisation de diagramme de fréquence de taille ou de poids permet de mettre en évidence différentes classes d'âge.

B. Densité

La **densité** est le nombre d'individus par unité de surface (cette surface unitaire est dépendante de la taille de l'espèce étudiée - Km² pour les grands mammifères dans une savane, Ha pour les arbres, m² pour les insectes du sol).

On parle souvent de **biomasse** (ex: 500 Kg de poissons par hectare d'étang). La densité est habituellement exprimée par rapport à la surface utilement disponible pour l'espèce considérée (densité du cerf/ Ha de forêt).

Pour les espèces animales, on constate que la densité est d'autant moins grande que la place occupée dans le niveau trophique (alimentaire) est élevée. La densité en marmottes dans une prairie alpine est plus élevée que celle des aigles royaux.

C. Natalité et mortalité

Les effectifs d'une population dépendent surtout de la natalité et de la mortalité ou encore des émigrations.

Le **taux de natalité** s'exprime par le nombre de naissances par rapport à la population totale (ex : 50 individus/1000 individus par an).

Le taux de mortalité est le nombre de morts rapporté à l'effectif total.

On parle de **longévité moyenne** ou **espérance moyenne de vie**.

La considération du **taux de mortalité** permet la construction de tableaux (tables de survie) et de graphiques.

On appelle **génération** l'ensemble des individus nés en même temps ou si l'espèce a une longévité élevée, l'ensemble des individus nés la même année.

La **cohorte** est un groupe d'individus qui n'ont pas forcément le même âge mais qui vivent un même événement. exemple : arbres ayant le même diamètre de tronc, même mue larvaire pour les chenilles.

D. Sex-ratio

Le **sex-ratio** est le rapport entre le nombre d'individus mâles et femelles. Il est d'une valeur proche de 1 pour la grande majorité des populations animales.

E. Pyramide des âges

Elle permet de voir la **structure en classes d'âge** d'une population. On représente des rectangles de longueur proportionnelle aux effectifs de chaque classe d'âge. D'un côté, on dispose les mâles; de l'autre, les femelles.

La mortalité n'affecte pas de façon égale les mâles et les femelles. A la limite, trois classes d'âge sont suffisantes:

- individus jeunes non encore aptes à se reproduire;
- individus adultes en âge de se reproduire;
- individus âgés trop vieux pour se reproduire.

Une population, à base large et sommet étroit est en pleine expansion. La forme "champignon" est symptomatique d'une population déclinante (faible nombre de jeunes et prépondérance des âgés).

2.10. Fluctuations des populations naturelles dans le temps

Sauf accident, les populations naturelles sont relativement stables. Chaque espèce présente un potentiel d'accroissement; la stabilité des effectifs est assurée par des **mécanismes régulateurs**.

Populations stables

Elles connaissent des oscillations de faible amplitude autour d'une valeur moyenne. C'est le cas par exemple des espèces de grande taille où les facteurs biotiques sont importants (arbres dans une forêt naturelle).

Populations cycliques

Les effectifs varient selon une amplitude importante. Ces fluctuations peuvent être:

- **saisonnnières** (plusieurs générations annuelles);
- **annuelles** (effectif des oiseaux sédentaires élevé à l'automne et faible en fin d'hiver);
- **plurirannuelles** (ex: chenilles défoliantes). Dans ce dernier cas, certaines espèces peuvent présenter une grande régularité dans la survenance des pics d'abondance ou au contraire des périodes de temps variables entre les effectifs maximum. ex : le lemming d'Europe en Scandinavie pullule tous les 4 ans en moyenne. On constate une pullulation décalée dans le temps des prédateurs de ce rongeur (renard, autour).

Les espèces nouvellement introduites connaissent généralement une forte expansion. Citons l'exemple de la prolifération du lapin en Australie (12 couples en 1859; 800 millions d'individus en 1900), le doryphore sur la pomme de terre, originaire du Colorado, le puceron *Phylloxera* sur la vigne européenne.

2.11. Distribution spatiale des populations

Comme vu précédemment, il est rare que les individus (à l'exception des plantes cultivées) soient répartis de façon régulière.

Les espèces animales sont la plupart du temps distribuées en agrégats; les plantes sont réparties au hasard ou agrégées.

Dans le cas des animaux, on parlera de **comportement grégaire** qui peut varier selon la saison ou selon un facteur du milieu (regroupement de chevreuils en hiver, mare aux grenouilles au printemps).

2.12. Principe d'ALLEE

L'augmentation de densité d'une population peut entraîner deux types de réactions :

- défavorable ou **effet de masse**; ex : augmentation de la densité d'arbres qui accroît la concurrence (recherché par les forestiers);
- favorable ou **effet de groupe**; ex: rassemblement des oiseaux en hiver qui facilite la recherche de nourriture; nombre suffisant d'abeilles dans la ruche pour assurer la bonne température de celle-ci mais pas excès d'abeilles sinon les réserves de nourriture s'épuisent.

De nombreuses espèces ne peuvent survivre et se reproduire normalement que si elles sont représentées au sein de groupes d'effectifs suffisamment nombreux. Ainsi, un troupeau d'éléphants d'Afrique doit être composé d'au moins 25 individus. L'effectif minimum d'un troupeau de rennes se situe vers 300 à 400 individus.

Le groupe facilite également la recherche de la nourriture et la lutte contre les prédateurs. C'est le cas, par exemple, des bandes hivernales de mésanges.

Le criquet pèlerin représente un effet de groupe spectaculaire. Jusqu'en 1920, on pensait qu'il existait deux espèces de criquets pèlerins, l'une solitaire et sédentaire et l'autre grégaire, capable de longs vols et très vorace qui pouvait s'agglutiner en nuées de millions d'individus. En réalité, cela ne se passe pas

comme cela. Dans les zones semi-désertiques où vivent des individus solitaires, il arrive que les conditions climatiques favorables provoquent une augmentation locale de la nourriture; les insectes se mettent à pulluler et à grimper aux arbres. Lorsque la densité atteint 500 individus par mètre carré, l'effet de groupe se fait sentir : des stimulations sensorielles et visuelles entraînent des modifications hormonales et les insectes échangent des substances chimiques – les phéromones – qui renforcent cet effet de groupe. La migration peut alors se déclencher.

Un criquet migrateur pesant 2 g est capable de voler durant 20 h au rythme de 20 battements d'ailes à la seconde. Si la forme solitaire vole de nuit, la forme grégaire vole lorsque la température dépasse 25 à 32 °C. Dès que la température descend en dessous de ce niveau ou que la nuit tombe, l'essaim se pose et dévore tout. En 1987-1988, les criquets pèlerins de la zone saharienne ont englouti 400.000 tonnes de céréales sur le territoire de 28 Etats africains !

2.13. Occupation de l'espace

Chaque espèce possède un **domaine vital** qui est l'ensemble de ses habitats. Ce domaine vital peut être envisagé au niveau individu ou au niveau population.

Chez les animaux, les individus possédant un territoire le défendent activement contre tout intrus. La compétition pour la nourriture et le comportement de reproduction sont déterminants.

La taille et la forme du territoire est fort variable : faible pour les colonies d'oiseaux marins à plusieurs dizaines d'hectares pour les grands mammifères. On pourrait encore distinguer la grandeur du territoire nécessitée par la reproduction de celle demandée pour l'alimentation.

Chez les poissons, la surface du territoire peut être liée à la taille des individus. Les bancs sont souvent formés d'individus de taille égale et d'autant moins nombreux que les individus sont grands (perches).

La grandeur du territoire peut dépendre également de la position sociale de l'individu.

2.14. Migrations

on désigne par:

- **migrations**, les mouvements réguliers de départ et de retour;
- **émigration**, le départ de la totalité ou d'une partie de la population;
- **immigration**, la colonisation d'un nouvel habitat.

Plusieurs mouvements migratoires peuvent être observés :

Dortoir vers l'aire de nourrissage (étourneaux, corvidés, grues cendrées...);

Calanus finmarchicus, zooplancton de la mer du nord en surface pendant la nuit et à 50 m de profondeur le jour;

Migrations saisonnières nord-sud, zones sèches et zones humides;

Poissons **anadromes** (saumon, truite de mer, esturgeon) et poisson **catadrome** (anguille);

Déplacements des grands mammifères.

Le record de distance est attribué à la sterne arctique avec 17600 Km de son aire de reproduction (nord-ouest Groenland) à son aire d'hivernage (antarctique).

2.15. Régulation des populations

Les populations naturelles se caractérisent par leur **relative stabilité** même si elles connaissent des fluctuations cycliques ou non. Rarement, les effectifs sont compris en dehors d'un intervalle 1X- 10 X. Citons cependant quelques exceptions :

- espèces introduites artificiellement dans les milieux favorables;
- espèces en déclin suite à l'action directe ou indirecte de l'homme;
- explosion démographique humaine.

Dans les populations naturelles, si tous les individus étaient homogènes, on observerait des chutes de mortalité brusques ou des accroissements brusques de population. Le fait que les individus soient hétérogènes diminue cette tendance.

En l'absence de facteurs limitatifs, la **courbe de croissance** aurait une allure exponentielle (1). Cependant, la courbe de croissance présente une **forme en S** (sigmoïde) qui tend vers une valeur limite correspondant à l'effectif maximum que peut supporter le milieu considéré (capacité limite du milieu) (2). On remarquera que la vitesse d'accroissement de la population est maximale au point d'inflexion de la courbe, ce qui correspond à l'effectif K/2. La différence entre (1) et (2) est appelée "**résistance du milieu**". Dans la réalité, les courbes s'écartent toutefois quelque peu de ce modèle relativement théorique.

Répondre à la question : "Quels sont les **mécanismes régulateurs** ?" n'est pas aussi simple. Le jeu des facteurs écologiques limitatifs a une importance considérable. Il ne faut pas oublier les "effets en retour" comme par exemple la surpopulation qui augmente la concurrence entre individus (donc les ressources alimentaires), ce qui se répercute négativement sur la fécondité de l'espèce.

La sélection tend à développer un système d'autorégulation car la surpopulation n'existe dans l'intérêt d'aucune espèce vivante.

Dans les systèmes peu évolués (faiblement diversifiés), la régulation est surtout le fait de facteurs du milieu tandis que dans les systèmes évolués (hautement diversifiés) les facteurs du milieu ont une influence faible; le contrôle des populations est surtout le fait des facteurs biotiques.

2.16. Facteurs dépendants de la densité et indépendants de la densité.

Les facteurs écologiques peuvent être répartis en facteurs dont l'influence est indépendante de la densité (facteurs abiotiques) et en facteurs dont l'influence est dépendante de la densité (facteurs biotiques).

Ex : les conséquences de la pulvérisation d'herbicides ne dépendent pas de la densité en plantes. Par contre, le risque de propagation d'une épidémie dépend bien de la densité.

Soulignons l'influence des facteurs écologiques exceptionnels :

En février 1956, des températures de moins 15 °C pendant deux semaines ont eu des conséquences dévastatrices en Provence (oliviers et pin d'Alep). De la même manière, on a constaté une forte baisse de l'abondance des mésanges en Bourgogne.

Des teneurs trop faibles en oxygène dissous dans les eaux peuvent anéantir les populations piscicoles.

Les pluies acides sont responsables de la "mort biologique" de certains lacs scandinaves.

2.17. les relations entre les êtres vivants

2.17.1 L'absence de relations et les mauvais rapports

Neutralisme

Le neutralisme est l'absence de toute trace d'association ou d'antagonisme entre des espèces qui coexistent dans un même milieu. Ceci n'exclut pas une certaine hiérarchie entre espèces comme cela peut être le cas entre chamois et bouquetins en montagne.

Synécie

Deux partenaires sont régulièrement associés sans que l'un soit pour l'autre source d'avantages ou d'inconvénients. On pourrait citer l'exemple du fucus vésiculeux, algue en mer du Nord qui ne peut vivre sur un fond sableux que s'il est fixé sur une coquille ou un autre support solide.

Compétition

La **compétition** peut s'établir au niveau intraspécifique (entre individus de la même espèce) ou au niveau interspécifique (entre espèces différentes).

L'utilisation de la ressource par un individu ou une espèce **réduit sa disponibilité** pour un autre individu ou une autre espèce. La compétition sera d'autant plus intense entre deux espèces qu'elles auront des exigences écologiques voisines. Cette compétition dépend aussi de la densité des populations en présence.

Exemples :

- compétition pour la lumière chez les plantes; une forêt est un lieu de vie où la compétition est constante à tous niveaux (graines et tapis de graminées, compétition au niveau des racines pour l'alimentation en eau et en sels minéraux;
- recherche d'endroits de nidification;
- relation négative entre la densité d'un semis et le poids moyen des plantes.

Les exemples d'exclusion d'une espèce par une autre sont multiples. L'écureuil gris introduit d'Amérique du Nord en Angleterre y a refoulé en forêt résineuse l'écureuil européen., espèce indigène des forêts feuillues.

On appelle **compétition de combat** le cas où l'individu ou le petit groupe s'approprie un territoire qu'il défend contre les intrus de la même espèce et pourra disposer à loisir de la ressource. Par contre, les individus en échec ne pouvant avoir accès à un territoire seront victimes de la rareté de la ressource. Les effets nocifs de la compétition seront limités à une partie de la population. Les variations d'effectifs seront moins importantes que dans le cas de **compétition en mêlée** (tous les individus sont sur le même pied d'égalité).

On parle d'**exclusion réciproque** lorsque les populations de deux espèces ayant exactement les mêmes exigences écologiques ne peuvent coexister, l'une d'elles éliminant l'autre.

Amensalisme

C'est l'utilisation de substances toxiques inhibitrices ou mortelles pour lutter à distance contre la concurrence d'autres espèces (guerre chimique).

Certaines plantes utilisent des substances toxiques pour lutter contre leurs rivales. On parle aussi de télétoxie.

Par exemple, l'épervière piloselle répand autour, en zones concentriques, d'elle un " poison " qui empêche la germination des graines étrangères. En laboratoire, une macération de feuilles de cette plante inhibe la germination de grains de blé.

Le noyer, en sécrétant de la juglone, écarte les plantes herbacées de son couvert. De même, le robinier paralyse le développement de la végétation voisine.

L'exemple le plus affiné est sans conteste la guerre chimique par ennemi interposé. Quand une chenille du papillon Piéride du chou broute une feuille de chou; celle-ci émet des substances volatiles qui attirent une guêpe parasite du piéride et qui pond ses larves dans le corps de la chenille. Cette émission de substances attractives pour la guêpe, au niveau des feuilles blessées, est déclenchée par une molécule contenue dans la salive de la chenille !

Prédation

Elle définit les liens des chaînes trophiques ou chaînes alimentaires. Ces liens sont loin d'être simples et, dans une communauté vivante, ils constituent souvent de véritables réseaux inextricables.

On peut classer les animaux supérieurs selon leur degré de spécialisation :

- les polyphages qui s'accommodent de plusieurs types d'aliments, sans exclure les préférences. Ainsi, le mouflon de Corse consomme plus d'une centaine de plantes différentes mais recherche surtout l'arbousier et le cytise.
- Les oligophages ne consomment que quelques rares espèces. C'est le cas, par exemple, du doryphore qui ne se nourrit que de feuilles de pommes de terre ou d'autres plantes de la famille des Solanacées.
- Les monophages dépendent d'une seule espèce. Le ver à soie est inféodé au mûrier; le charançon du poirier au poirier...

Chaque prédateur a adapté ses techniques de chasse. La rivalité est si forte qu'elle a provoqué de nombreuses spécialisations anatomiques et comportementales. Les becs des oiseaux sont adaptés chacun à un régime alimentaire particulier (huître au long bec pour arracher les moules, faucon au bec crochu pour déchirer ses proies, bec-croisé pour décortiquer les cônes...).

Les populations de proies conditionnent le taux de croissance des espèces prédatrices. Inversement, les populations de prédateurs peuvent réduire le taux de croissance des populations de leurs proies.

L'intensité de prédation n'aurait rien à voir avec un comportement prudent (à relativiser !). Le niveau de prédation est déterminé par l'aptitude du prédateur à capturer la proie et la capacité de la proie à échapper au prédateur.

Chez les espèces qui n'ont pas la capacité de fuir un prédateur (ex: puceron), le taux de prédation peut être élevé. Chez les animaux capables de se déplacer, les taux de prédation sont plus faibles.

De même, certains groupes d'individus sont plus exposés aux captures (60 % des proies tuées par les hyènes ont moins de 1 an; parmi les 40 % restants, les individus malades, âgés représentent une bonne partie des captures. Les prédateurs participent ainsi à l'amélioration de l'état sanitaire de leurs proies en capturant les individus les moins valides. Certains vont jusqu'à avancer que c'est grâce aux parasites que

les prédateurs parviennent à capturer des proies et qu'ils ne pourraient le faire si toutes les proies étaient saines.

Un déséquilibre des prédateurs peut mener à des pullulations de proies.

Pour tout prédateur, il existe une taille optimale de proie. Trop grosse, il peut difficilement la tuer; trop petite, il lui en faut un trop grand nombre, ce qui pose des problèmes de temps et de perte d'énergie. Par exemple, pour survivre, un lion doit disposer d'au moins 50 zèbres par an.

Des formes particulièrement sophistiquées de prédation existent. Les droseras, plantes carnivores sécrètent un mucus visqueux qui attire et engluie l'insecte. Il existe même des champignons carnivores dont les hyphes sont transformées en nœuds coulants (cellules très sensibles) qui emprisonnent de petits vers nématodes. Ces hyphes se ramifient ensuite et digèrent la proie.

La prédation naturelle peut être utilisée en lutte biologique (ex: coccinelles contre les pucerons).

Cannibalisme

Il s'agit d'une forme extrême de **compétition intraspécifique** comme par exemple le cas de brochetons se trouvant en grandes quantités en étang. Le cannibalisme n'a rien d'anormal chez les araignées, les insectes, les oiseaux, les poissons... Cette forme extrême de prédation empêche un état de surpopulation qui serait néfaste à l'espèce. L'effraie des clochers n'hésite pas à sacrifier ses poussins les plus faibles pour nourrir les plus vigoureux en période de disette.

Parasitisme

Le parasitisme est l'utilisation d'un hôte par une espèce pour se nourrir et se reproduire sans entraîner fatalement sa mort. Le parasitisme est donc une relation négative entre un **parasite**, toujours de taille plus faible et son **hôte**.

Chez les plantes, on distingue les **parasites complets**, qui ne sont pas capables de photosynthèse car ils sont dépourvus de chlorophylle. C'est le cas, par exemple, des orobanches.

Les hémiparasites sont des plantes vertes qui prélèvent chez leurs hôtes des sels nutritifs et de l'eau. Certaines parasitent les racines (mélampyre, rhinante, euphrase...). D'autres parasitent les parties aériennes de l'hôte (cas du gui qui enfonce sous l'écorce des arbres des suçoirs).

De nombreuses espèces de champignons sont des espèces parasites. L'armillaire couleur de miel, *Armillaria mellea*, est un champignon qui s'attaque aux arbres affaiblis;

Phytophthora infestans, mildiou de la pomme de terre qui provoqua deux millions de morts en Irlande; Myxomatose chez le lapin.

Ceratocystis ulmi, la graphiose de l'orme;

Chez les animaux, on distingue :

- les ectoparasites qui vivent à la surface du corps de leur hôte et sont dotés d'organes pour s'y accrocher. La plupart se nourrissent de sang.
- les endoparasites qui vivent à l'intérieur du corps de leur hôte. Ils ont entre eux beaucoup d'analogies : absence de pigmentation, réduction des organes pour la préhension de la nourriture, perte de la respiration en milieu pauvre en oxygène, nombre élevé d'œufs pour compenser de grandes pertes.

2.17.2. Les relations favorables

Commensalisme

Le **commensalisme** est une relation au moyen de laquelle l'hôte ne tire aucun bénéfice de l'organisme étranger auquel il offre le gîte.

Le contact entre l'hôte et son commensal peut être permanent: C'est le cas :

- des épiphytes chez les végétaux (lichens, fougères, orchidées)
- des huîtres des palétuviers sur les racines de cet arbre dans les mangroves des côtes du golfe du Mexique;
- d'une balane est inféodée à la mandibule inférieure des baleines.

Le contact entre l'hôte et son commensal peut être temporaire :

- crabes à l'intérieur de coquillages;
- larves de syrphes qui se développent dans les nids de guêpes.

Synergie

C'est la stimulation de l'activité ou du développement d'un organisme par la présence d'un autre. Par exemple, on a remarqué que le Sapin de Douglas pousse mieux en présence de genêts car il profite de l'aptitude de cette légumineuse à fixer l'azote atmosphérique.

De la même manière, les exsudats des racines agissent sur les micro-organismes du sol en les attirant et en les stimulant (effet rhizosphère).

Aide mutuelle

L'aide mutuelle, ou coopération, permet à de nombreux organismes de s'associer entre eux pour en tirer un bénéfice réciproque, même s'ils peuvent parfaitement se développer de manière indépendante.

Par exemple, en forêt, le geai joue le rôle de concierge et avertit de la présence d'intrus. C'est aussi le cas de dortoirs collectifs où plusieurs espèces s'associent pour se protéger mutuellement des prédateurs.

La plupart des grands herbivores africains sont associés à des oiseaux (pique-bœufs) qui déparasitent leur cuir. Les crocodiles vont jusqu'à se faire nettoyer la mâchoire par des oiseaux qui les débarrassent des restes de leur dernier repas.

En mer, il existe de véritables " stations de nettoyage " dont les occupants (labres nettoyeurs) débarrassent la peau des poissons (petits animaux, lambeaux de peau ...). Les gros poissons qui pourraient ne faire qu'une bouchée des labres laissent ceux-ci opérer le nettoyage. Des poissons mimétiques les labres, les vipères de mer, en profitent pour prélever sur ces gros poissons des petits morceaux de chair vive...

Il existe également plusieurs formes de coopération entre plantes et animaux ou l'inverse. Les grives aident à la propagation de l'if et du gui. Protégée contre les sucs digestifs, la graine sera rejetée avec les excréments.

Des oiseaux (colibris) et des chauves-souris peuvent assurer la pollinisation de certaines plantes à fleurs.

Symbiose

La **symbiose** constitue la forme la plus évoluée des associations entre espèces. Elle présente un caractère obligatoire pour les organismes qui la pratiquent et se traduit par un bénéfice réciproque.

Exemples:

- les micro-organismes fixateurs d'azote (Bactéries du genre *Rhizobium* en liaison avec les nodosités radiculaires des racines de légumineuses);
- mycorhizes : association entre un champignon et une racine. le champignon profite des substances élaborées par l'arbre tout en conférant à celui-ci une meilleure alimentation minérale. Cette relation est très importante en forêt; la reprise de certains plants étant meilleure suite à l'inoculation du champignon;
- lichens : association entre une algue et un champignon;
- protozoaires qui vivent dans la panse des ruminants, dans l'intestin de certains insectes (dégradation de la lignine par les termites);
- fécondation des orchidées par une espèce donnée d'hyménoptère.

Quelques Références bibliographiques :

FISCHESSER Bernard & DUPUIS-TATE Marie-France, 1996. Le Guide illustre de l'écologie. Editions de la Martinière – Cemagref Editions.

RAMADE François, 1991. Eléments d'écologie, écologie fondamentale, Mc Graw-Hill, Paris 1991.

LAMBINON J., DELVOSALLE L., DUVIGNEAUD J., 2004. Nouvelle flore de la Belgique, du G.-D. de Luxembourg, du nord de la France et des régions voisines (ptéridophytes et spermatophytes). Cinquième édition. Editions du Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique, B-1860 Meise.