



**République Algérienne Démocratique et
Populaire**
**Ministère de l'Enseignement Supérieur et de
la Recherche Scientifique**
Université Echahid Hama Lakhdar El-Oued
Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie
Département de Biologie



Cours :

**Biologie des populations et des
organismes**



Licence en Ecologie et Environnement

Par Dr GHERIB Amina

Année 2024-2025

PLAN DE COURS : Biologie des populations et des organismes

1. Informations sur le cours

Établissement : Université Echahid Hama Lakhdar El Oued

Faculté : Science de la nature et la vie.

Département : Biologie

Public cible : 3^{ème} année Licence, spécialité Ecologie et Environnement

Intitulé du cours : Biologie des populations et des organismes

Crédit :06

Coefficient :02

Durée :09 semaines

Horaire : Mardi : 08h00-11h00

Enseignant : Cours et TD: Dr. Gherib Amina

Contact : par mail au amina-ecologie@hotmail.fr

Disponibilité : **Au département** : Mardi, Jeudi de 8h00 -12h30

2. Présentation du cours

La dynamique des populations appelée démoécologie forme avec la génétique des populations la discipline appelée la biologie des populations. C'est une discipline de l'écologie ; cette dernière signifiant la science globale dont l'objet est l'étude des interrelations des êtres vivants avec leur environnement.

Un des objectifs essentiels de la dynamique des populations tient en l'étude des mécanismes qui régulent les effectifs de chaque population d'êtres vivants et contrôlent sa répartition et son abondance.

Il est clair que les caractéristiques des populations et leurs variations dépendent de toutes ces actions et interactions liées à l'environnement tel qu'il est défini ci-dessus.

La dynamique des processus démographiques résulte en effet, d'une part des propriétés des individus qui composent la population et, d'autre part, des propriétés de l'environnement. Il faut notamment mettre en relief l'existence des rétroactions exercées par l'ensemble de la population sur les propriétés de chaque individu comme sur celles de l'environnement

3. Contenu

Ce cours est divisé en cinq chapitres :

- **Le premier chapitre** définit les concepts en Ecologie (Ecologie, Ecologisme, Ecosystèmes, Notion de facteurs écologiques,
- **Le 2^{ème} chapitre** est consacré aux dynamiques des populations, nous aborderons dans cette partie, les Principaux paramètres descriptifs d'une population ; ainsi que les différentes méthodes d'étude des effectifs ; Lois de croissance des populations (L'accroissement démographique logistique et exponentiel) ; Les stratégies adaptatives ; Stabilité et régulation des populations et enfin Les perturbations de la dynamique des populations
- **Le 3^{ème} chapitre** : Structures trophiques des biocénoses (Définition, Métabolisme, Expression quantitative qualitative des biocénoses).
- **Le 4^{ème} chapitre** : Interaction au sein de la composante biotique de la biocénose (Compétition interspécifique, niche écologique)
- **Le 5^{ème} chapitre** : Evolution des biocénoses (Notion de succession, climax, écotone, écocline ...)

4. pré-requis

Pour tirer le maximum de ce cours, il faut connaître les notions de base de :

- La biologie végétale
- La biologie animale
- Des mathématiques

Pour tester ces deux pré-requis, un test est mis à votre disposition sur la plateforme de l'Université.

Si la note obtenue est insuffisante, vous serez orienté vers un cours à suivre en auto-formation à votre rythme et à votre avancement, ce cours se trouve sur la même plateforme, vous pouvez y accéder.

5. Visées d'apprentissage

Le cours "Biologie des populations et des organismes" vise à :

- Connaître les notions de base de l'écologie.
- Comprendre que la population constitue l'unité fondamentale de toute biocénose. Comprendre que les communautés animales et végétales propres à chaque écosystème soient l'expression du rassemblement d'un important nombre de populations appartenant à l'un ou à l'autre des grands règnes d'êtres vivants qui interagissent les unes avec les autres et qu'une population possède ses caractéristiques.
- Découvrir les principaux paramètres descriptifs d'une population et les différentes méthodes d'étude de leurs effectifs.

A l'issue de ce cours, vous serez capables de :

- Montrer le type de croissance d'une population.
- Décrire les facteurs qui régulent et peuvent limiter la taille de la population.
- Interpréter les fluctuations de la population. Comparer entre les stratégies adaptatives r et K .

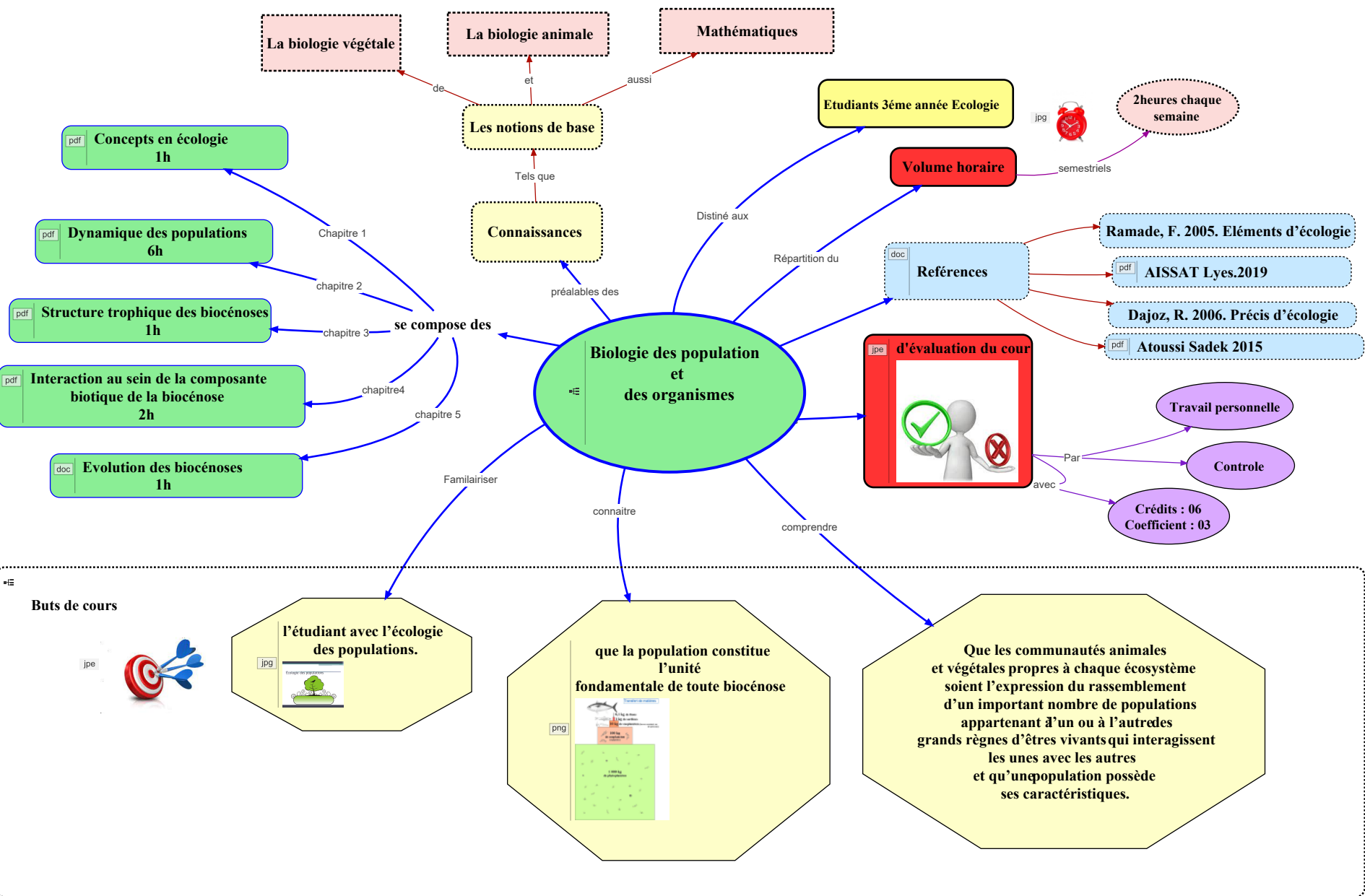


TABLEAU DES FIGURES

N°	Titre	Page
1	Représentation sous forme de « gâteau feuilleté » de la hiérarchie des sciences biologiques	01
2	Limites de tolérance d'une espèce en fonction de l'intensité du facteur écologique étudié	06
3	Principaux éléments intervenant dans la dynamique du système Population-environnement (Berryman,1981)	9
4	Les trois types de courbe de survie	18
5	Pyramides des âges de la population des Mouflons de la réserve de Bavella, en Corse. La rareté des animaux de 2 à 3 ans correspond à l'incendie de la forêt, qui entraîna une mortalité élevée	19
6	Principaux types de distribution spatiale des individus constituant une population	20
7	Exponential growth in the African elephant population of Kruger National park, South Africa	22
8	L'accroissement démographique logistique et exponentielle	23
9	Schéma des réseaux trophiques dans un écosystème.	35
10	Les pyramides écologiques	36
11	Biomasse des différents niveaux d'une chaîne alimentaire : Le passage d'un niveau alimentaire à un autre entraîne une perte de matière considérable.	38
12	Rendement adapté pour un niveau de consommateur	39
13	Le principe d'exclusion chez les deux espèces <i>Paramecium aurelia</i> et <i>Paramecium caudatum</i>	41
14	Schéma de l'évolution naturelle d'un écosystème	48
15	Schématisation théorique de la succession écologique au cours du temps. Inspiré de (Dupuis-Tate et Fischesser, 2017)	53
16	Exemple d'une succession autogénique progressive	58
17	Représentation schématique d'une succession primaire menant de l'écosystème juvénile au « climax », ainsi que d'une succession secondaire survenant après une perturbation et un retour à un stade intermédiaire	63
18	Récapitulatif des différents effets généraux et de la facilitation sur les stades	64

	de succession écologique théorique, inspiré de (Chapin et coll, 1994).	
19	Mécanismes expliquant les successions écologiques (D'après Connell et Slatyer, 1977)	65

LES TABLEAUX

N°	Titre	Page
1	Table de survie d'une cohorte d'écureuils, en Californie	17
2	Caractéristiques principales comparées des modèles exponentiels (MALTHUS) et logistique (VERHULST). D'après SEGARRA <i>et al.</i> (2015).	24
3	Facteurs déterminant la sélection r et la sélection K	26

TABLEAU DES PHOTOS

N°	Titre	Page
01	Arboretum du Lac Tonga (a) : Vue de la partie nord-ouest de l'Arboretum ; (b): Vu de l'intérieur de l'Arboretum (Clichés. GHERIB A., 2014)	56

Sommaire

Chapitre I: Les concepts en écologie

1. Définition de l'écologie	1
2. Domaines d'intervention	2
3. Notion de système écologique : Ecosystème	2
4. Notion de niche écologique	3
5. Notion de facteurs de milieu	4

Chapitre II: Dynamique des populations

1. Interactions population et son environnement	9
2. Principaux paramètres écologiques propres aux populations	11
3. Principaux paramètres descriptifs d'une population.....	15
3.1. La densité.....	15
3.2. La Biomasse.....	16
3.3. Natalité, mortalité, croissance.....	16
3.4. Sex-ratio.....	18
3.5. Âge des individus.....	19
3.6. La structure spatiale.....	19
4. Lois de croissance des populations.....	20
4.1. L'accroissement démographique exponentiel.....	21
4.2. L'accroissement démographique logistique.....	23
4.3. Bilan comparatif des deux modèles.....	24
5. Les stratégies adaptatives	24
5.1. Définition	24
Comparaison des stratégies r et K.....	25
6. Stabilité et régulation des populations	26
7. Dynamique des populations	31
8. Perturbations de la dynamique des populations	32

Chapitre III : Structures trophiques des biocénoses

1. Chaînes alimentaires et réseaux trophiques dans les écosystèmes	33
2. Différents types de chaînes trophiques.....	35
3. Représentation graphique des chaînes trophiques	36
4. Flux d'énergie dans un écosystème	37
4.1. Définitions.....	37
4.2. Transfert d'énergie.....	37

4.3. Les rendements	38
---------------------------	----

Chapitre V: Interaction au sein de la composante biotique de la biocénose

1. Notion de niche écologique	40
2. Régulations interspécifiques des populations	40
2.1. Compétition interspécifique	40
2.2. Prédation	42
2.3. Parasitisme.....	43
2.4. Actions négatives par émission de substances (amensalisme).....	44

Chapitre VI: Evolution des écosystèmes

1. Evolution d'un écosystème sur le long terme	47
2. Dysfonctionnement, stress et perturbation	49
3. Les causes de l'évolution des biocénoses.....	50
4. Les successions écologiques.....	51
4.1.Le concept de succession.....	52
4.2.Les notions de séries et de climax.....	53
4.3.Notion d'écotone.....	54
4.4.Les différents types de successions.....	57
4.4.1. Les successions autogéniques.....	57
4.4.2. Les successions allogéniques.....	58
4.4.3. Les successions primaires.....	58
4.4.4. Une succession secondaire.....	59
5. Les mécanismes.....	62
6. L'intérêt pratique de l'étude des successions.....	65

Références bibliographiques

Chapiter01

Les concepts en écologie

Chapitre I : Les concepts en Ecologie.

1. Définition de l'écologie

Le mot « écologie » a été créé en 1866, par le biologiste allemand Ernst Haeckel, à partir de deux mots grecs : *oikos* qui veut dire : maison, habitat, et *logos* qui signifie science. L'écologie apparaît donc comme la science de l'habitat, étudiant les conditions d'existence des êtres vivants et les interactions de toute nature qui existent entre ces êtres vivants et leurs milieux.

Il s'agit de comprendre les mécanismes qui permettent aux différentes espèces d'organismes de survivre et de coexister en se partageant ou en se disputant les ressources disponibles (espace, temps, énergie, matière). Par extension, l'écologie s'appuie sur des sciences connexes telles la climatologie, l'hydrologie, l'océanographie, la chimie, la géologie, la pédologie, la physiologie, la génétique, l'éthologie, ... etc. Ce qui fait de l'écologie, une science pluridisciplinaire !

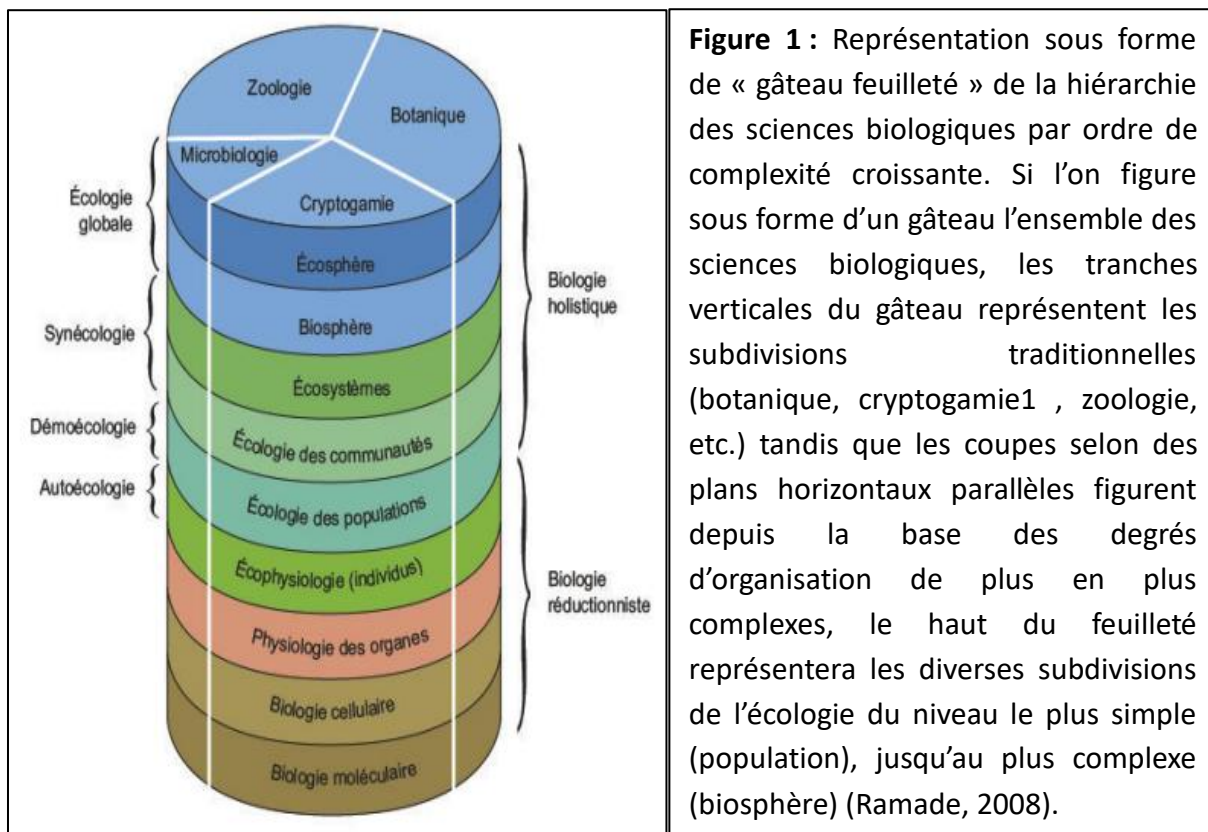


Figure 1 : Représentation sous forme de « gâteau feuilleté » de la hiérarchie des sciences biologiques par ordre de complexité croissante. Si l'on figure sous forme d'un gâteau l'ensemble des sciences biologiques, les tranches verticales du gâteau représentent les subdivisions traditionnelles (botanique, cryptogamie¹, zoologie, etc.) tandis que les coupes selon des plans horizontaux parallèles figurent depuis la base des degrés d'organisation de plus en plus complexes, le haut du feuilleté représentera les diverses subdivisions de l'écologie du niveau le plus simple (population), jusqu'au plus complexe (biosphère) (Ramade, 2008).

2. Domaines d'intervention

Les études écologiques portent conventionnellement sur trois niveaux :

L'individu, la population et la communauté.

- Un **individu** est un spécimen d'une espèce donnée.
- Une **population** est un groupe d'individus de la même espèce occupant un territoire particulier à une période donnée.
- Une **communauté** ou **biocénose** est l'ensemble des populations d'un même milieu, peuplement animal (zoocénose) et peuplement végétal (phytocénose) qui vivent dans les mêmes conditions de milieu et au voisinage les uns des autres.

Chacun de ces trois niveaux fait l'objet d'une division de l'écologie :

- L'individu concerne **l'autoécologie** : c'est la science qui étudie les rapports d'une seule espèce avec son milieu. Elle définit les limites de tolérances et les préférences de l'espèce étudiée vis-à-vis des divers facteurs écologiques et examine l'action du milieu sur la morphologie, la physiologie et l'éthologie.
- La population concerne **l'écologie des populations** ou **la dynamique des populations** : c'est la science qui étudie les caractéristiques qualitatives et quantitatives des populations : elle analyse les variations d'abondance des diverses espèces pour en rechercher les causes et si possible les prévoir.
- La biocénose concerne **la synécologie** : c'est la science qui analyse les rapports entre les individus qui appartiennent aux diverses espèces d'un même groupement et de ceux-ci avec leurs milieux.

3. Notion de système écologique : Ecosystème

Un système écologique ou écosystème fut défini par la botaniste anglais Arthur Tansley en 1935. **Un écosystème** est par définition un système, c'est-à-dire un ensemble d'éléments en interaction les uns avec les autres. C'est un système biologique formé par deux éléments indissociables, **la biocénose** et **le biotope**.

La biocénose est l'ensemble des organismes qui vivent ensemble (zoocénose, phyocénose, microbiocénose, mycocénose...).

Le biotope (écotope) est le fragment de la biosphère qui fournit à la biocénose le milieu abiotique indispensable. Il se définit également comme étant l'ensemble des facteurs

écologiques abiotiques (substrat, sol « édaphotope », climat « climatope ») qui caractérisent le milieu où vit une biocénose déterminée.

La biosphère est la partie de l'écorce terrestre où la vie est possible. La biosphère comprend une partie de la lithosphère (partie solide de l'écorce terrestre), une partie de l'atmosphère (la couche gazeuse entourant la Terre) et une partie de l'hydrosphère (partie du système terrestre constituée d'eau). La biosphère désigne l'ensemble de ces milieux et tous les êtres vivants qui y vivent.

Exemple : une forêt constituée d'arbres, de plantes herbacées, d'animaux et d'un sol.

Ecosystème : forêt.

Biocénose : phytocénose (arbres, plantes herbacées) et zoocénose (animaux).

Biotope : sol.

La notion d'écosystème est multiscalaire (multi-échelle), c'est à dire qu'elle peut s'appliquer à des portions de dimensions variables de la biosphère ; un lac, une prairie, ou un arbre mort...

Suivant l'échelle de l'écosystème nous avons :

- un micro-écosystème : exemple un arbre ;
- un méso-écosystème : exemple une forêt ;
- un macro-écosystème : exemple une région.

Les écosystèmes sont souvent classés par référence aux biotopes concernés. On parlera de :

- Ecosystèmes continentaux (ou terrestres) tels que : les écosystèmes forestiers (forêts), les écosystèmes prairiaux (prairies), les agro-écosystèmes (systèmes agricoles);
- Ecosystèmes des eaux continentales, pour les écosystèmes lentiques des eaux calmes à renouvellement lent (lacs, marécages, étangs) ou écosystèmes lotiques des eaux courantes (rivières, fleuves) ;
- Ecosystèmes océaniques (les mers, les océans).

4. Notion de niche écologique

Les organismes d'une espèce donnée peuvent maintenir des populations viables seulement dans un certain registre de conditions, pour des ressources particulières, dans un environnement donné et pendant des périodes particulières. Le recoupement de ces facteurs décrit **la niche**, qui est la position que l'organisme occupe dans son environnement, comprenant les conditions dans lesquelles il est trouvé, les ressources qu'il utilise et le temps qu'il y passe.

Les organismes peuvent changer de niches quand ils se développent.

Exemple : les crapauds communs occupent un environnement aquatique (s'alimentent d'algues et de détritus) avant de se métamorphoser en adultes, où ils deviennent terrestres (s'alimentent d'insectes).

Stade	Jeune	Adulte
Environnement	Aquatique	Terrestre
Alimentation	Algues + détritus	Insectes

Notion d'habitat

Contrairement à la niche, l'habitat d'un organisme est l'environnement physique dans lequel un organisme est trouvé.

Les habitats contiennent beaucoup de niches et maintiennent de nombreuses espèces différentes.

Exemple : Une forêt comporte un vaste nombre de niches pour un choix de oiseaux (sitelles, bécasses), de mammifères (souris de bois, renards), d'insectes (papillons, coléoptères, pucerons) et de plantes (anémones de bois, mousses, lichen).

5. Notion de facteurs de milieu

On appelle « facteur écologique » tout élément du milieu pouvant agir directement sur les êtres vivants.

Les facteurs écologiques sont de deux types :

Facteurs abiotiques : ensemble des caractéristiques physico-chimiques du milieu tel que les facteurs climatiques (température, pluviosité, lumière, vent...), édaphiques (texture et structure du sol, composition chimique,...)

Facteurs biotiques : ensemble des interactions qui existent entre des individus de la même espèce ou d'espèces différentes : prédation, parasitisme, compétition, symbiose, commensalisme, ...etc.

5.1. Interaction du milieu et des êtres vivants

Les réactions des êtres vivants face aux variations de l'intensité des facteurs écologiques intéressent la morphologie, la physiologie et le comportement. Elles peuvent être de quatre types :

a- Les êtres vivants sont **éliminés** totalement ou leurs effectifs sont réduits considérablement lorsque l'intensité des facteurs écologiques est proche des limites de tolérance ou les dépassent.

b- Des réactions fréquentes aux facteurs climatiques sont la modification des cycles de développement comme : **l'estivation, l'hibernation ou la migration.**

c- Des **modifications morphologiques** provisoires et non héréditaires apparaissent lorsque les facteurs climatiques changent.

d- A l'intérieur d'une espèce il peut se former des populations ayant des caractéristiques morphologiques ou physiologiques différentes et par conséquent des limites de tolérances différentes. Ces populations sont des races écologiques ou ecotypes.

A- Loi de tolérance (intervalle de tolérance)

Enoncée par Shelford en 1911, la loi de la tolérance stipule que pour tout facteur de l'environnement existe un domaine de valeurs (ou intervalle de tolérance) dans lequel tout processus écologique sous la dépendance de ce facteur pourra s'effectuer normalement. C'est seulement à l'intérieur de cet intervalle que la vie de tel ou tel organisme, population ou biocénose est possible. La borne inférieure le long de ce gradient délimite la mort par carence, la borne supérieure délimite la mort par toxicité. A l'intérieur de l'intervalle de tolérance, existe une valeur optimale, dénommée « préférendum » ou « optimum écologique » pour lesquelles le métabolisme de l'espèce ou de la communauté considérée s'effectue à une vitesse maximale (**Fig.02**).

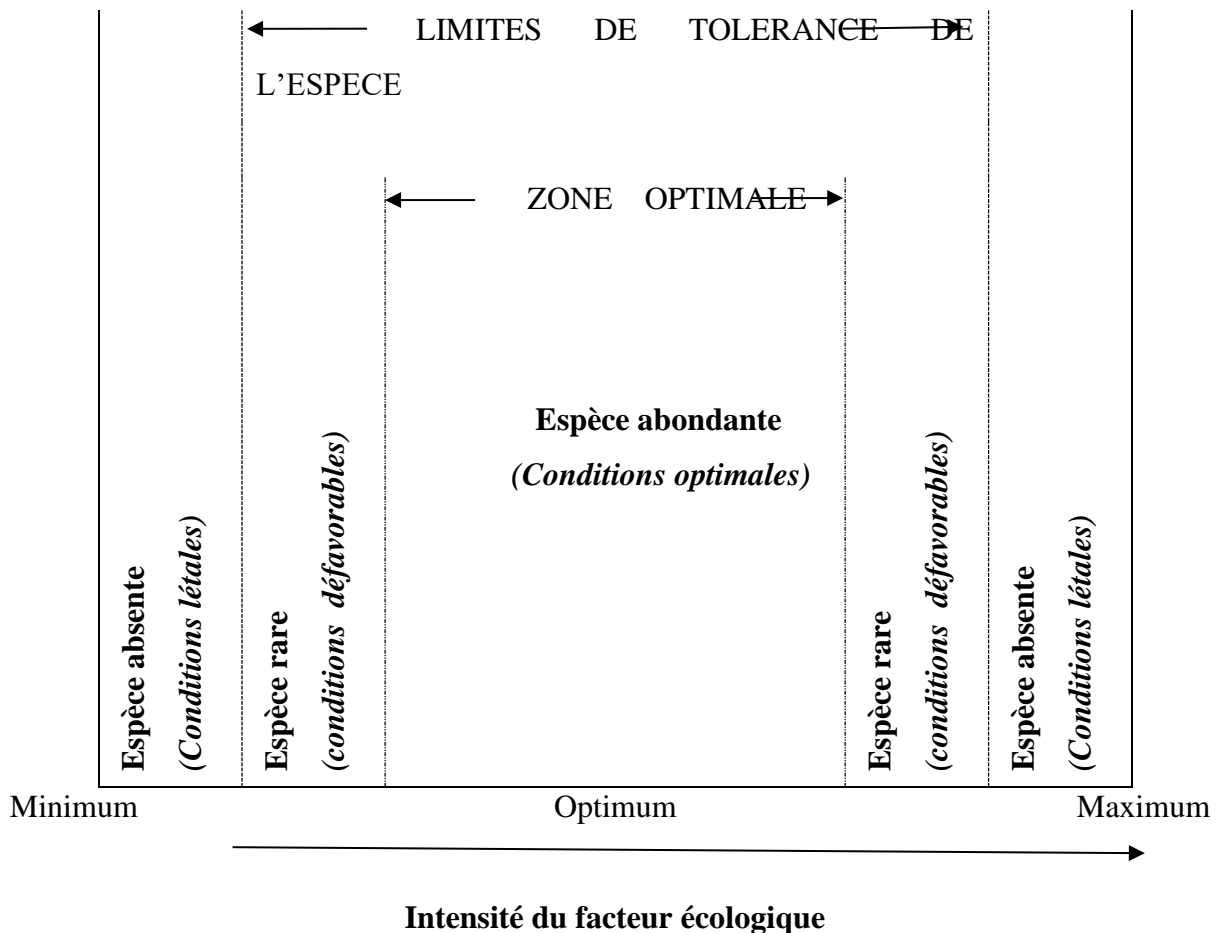
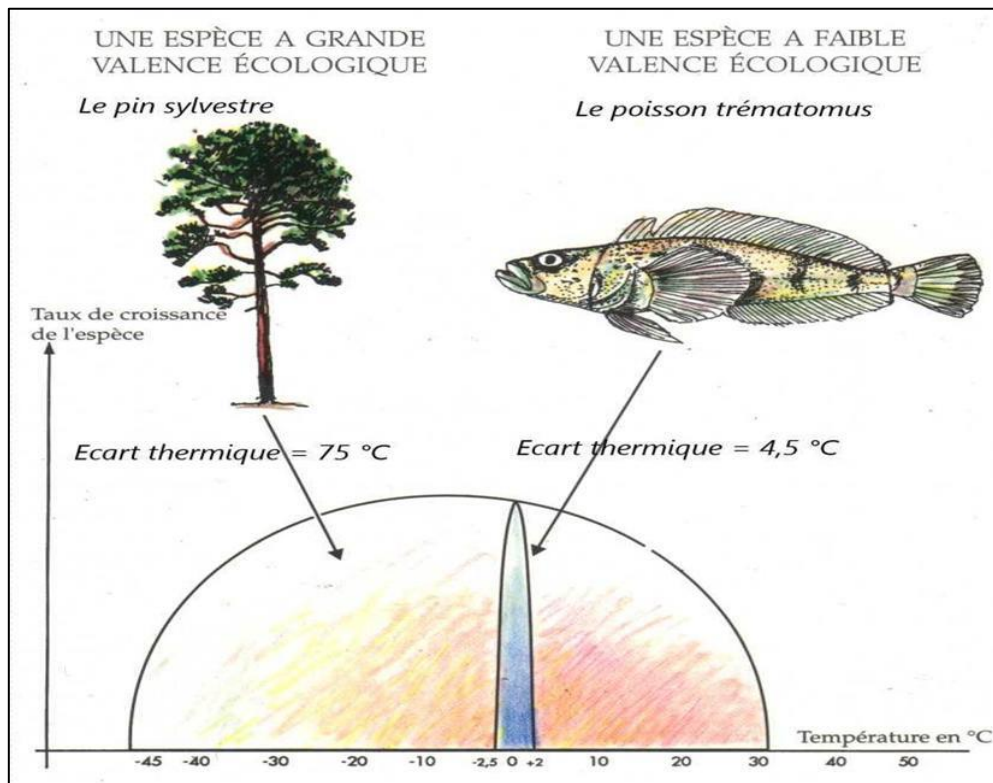


Figure 02 : Limites de tolérance d'une espèce en fonction de l'intensité du facteur écologique étudié(L'abondance de l'espèce est maximale au voisinage de l'optimum écologique).

La valence écologique d'une espèce représente sa capacité à supporter les variations plus ou moins grandes d'un facteur écologique. Elle représente la capacité à coloniser ou à peupler un biotope donné.

- Une espèce à forte valence écologique c'est-à-dire capable de peupler des milieux très différents et supporter des variations importantes de l'intensité des facteurs écologiques, est dite **euryèce**.
- Une espèce à faible valence écologique ne pourra supporter que des variations limitées des facteurs écologiques, elle est dite **sténoèce**.
- Une espèce à valence écologique moyenne, est dite **mesoèce**.



B- Loi du minimum

On doit à Liebig (1840) la loi du minimum qui stipule que la croissance d'un végétal n'est possible que dans la mesure où tous les éléments indispensables pour l'assurer sont présents en quantités suffisantes dans le sol. Ce sont les éléments déficitaires (dont la concentration est inférieure à une valeur minimum) qui conditionnent et limitent la croissance.

La loi de Liebig est généralisée à l'ensemble des facteurs écologiques sous forme d'une loi dite « loi des facteurs limitant ».

C- Facteur limitant

Un facteur écologique joue le rôle d'un facteur limitant lorsqu'il est absent ou réduit au-dessous d'un seuil critique ou bien s'il excède le niveau maximum tolérable. C'est le facteur limitant qui empêchera l'installation et la croissance d'un organisme dans un milieu.

Leurs déjections, au milieu terrestre sous la forme de guano.

CHAPITRE 2.

Dynamique des populations

Chapitre II : Dynamique des populations

Introduction

La dynamique des populations appelée **démoécologie** forme avec la génétique des populations la discipline appelée la **biologie des populations**. C'est une discipline de l'**écologie** ; cette dernière signifiant la science globale dont l'objet est l'étude des **interrelations** des êtres vivants avec leur environnement.

Un des objectifs essentiels de la dynamique des populations tient en l'étude des mécanismes qui **régulent** les effectifs de chaque population d'êtres vivants et contrôlent sa répartition et son abondance.

Il est clair que les caractéristiques des populations et leurs variations dépendent de toutes ces actions et interactions liées à l'environnement tel qu'il est défini ci-dessus.

La dynamique des processus démographiques résulte en effet, d'une part des propriétés des individus qui composent la population et, d'autre part, des propriétés de l'environnement.

Il faut notamment mettre en relief l'existence des rétroactions exercées par l'ensemble de la population sur les propriétés de chaque individu comme sur celles de l'environnement (**fig.3**).

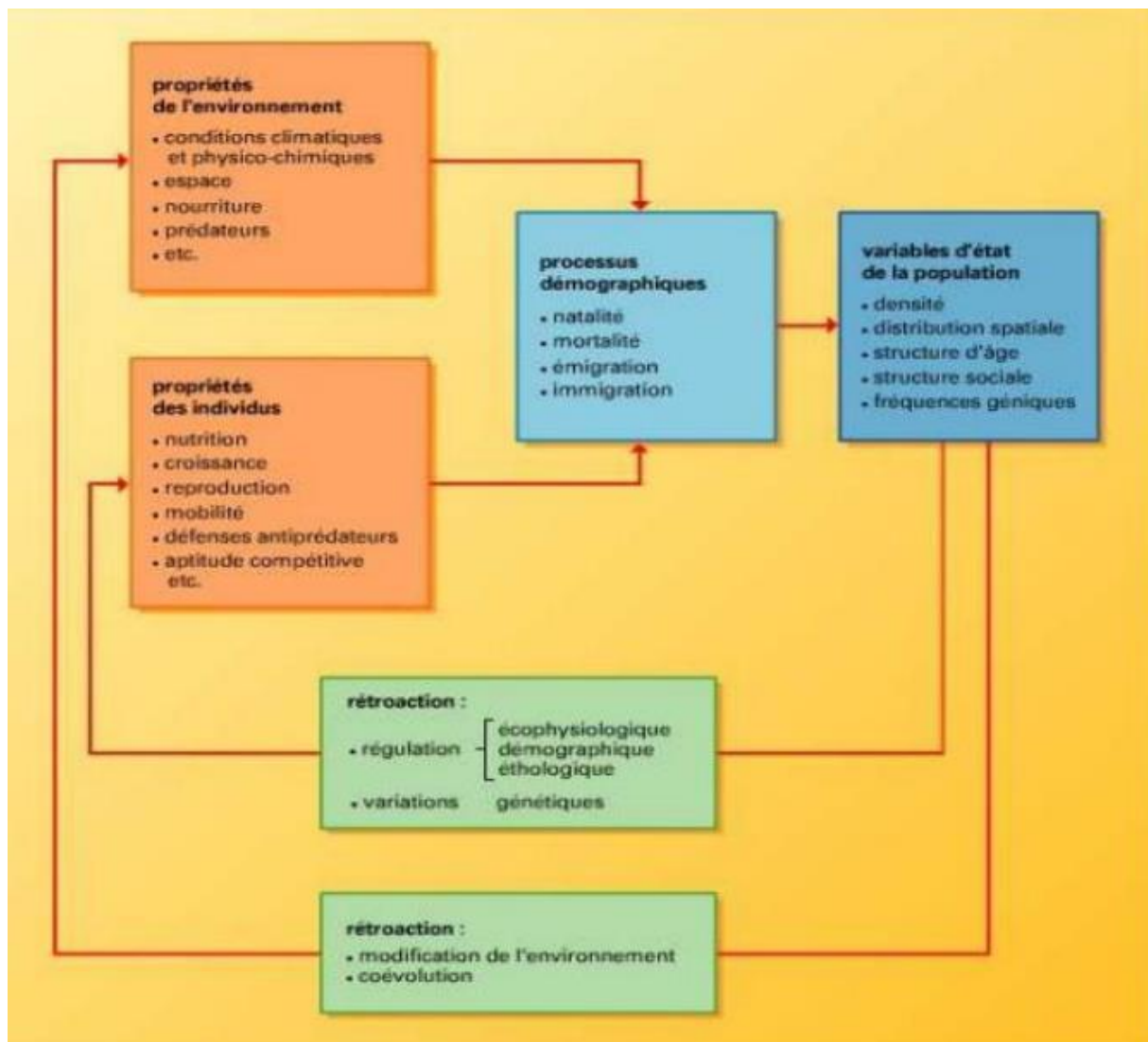


Figure 03 : Principaux éléments intervenant dans la dynamique du système
Population-environnement (Berryman, 1981)

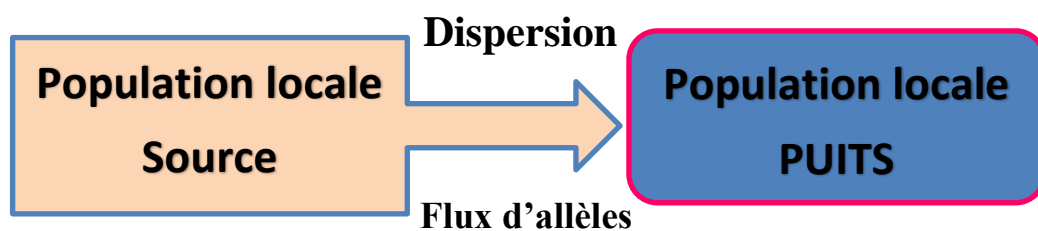
1. Interactions population et son environnement

a. Les populations, des entités échangeant des individus (et donc des gènes) avec les populations alentour : notion de métapopulation

Une population est souvent en échange avec d'autres populations (phénomènes d'immigration et d'émigration)

Métapopulation = l'ensemble de populations d'individus d'une même espèce séparées spatialement ou temporellement et étant interconnectées par la dispersion.

- Une population locale habite dans une tache d'habitat (« habitat patches »). À un moment donné, une tache d'habitat peut être inoccupée, et peut alors être colonisée par des individus provenant d'une autre tache.
- Les perturbations (biotope, prédateurs) sont susceptibles de faire disparaître certaines populations locales.
- L'espèce ne disparaît pas de cette zone par recolonisation à partir d'une autre population locale. On parle de population Source et population Puits.
- Cette connectivité limite les différences génétiques entre populations et s'oppose à la spéciation



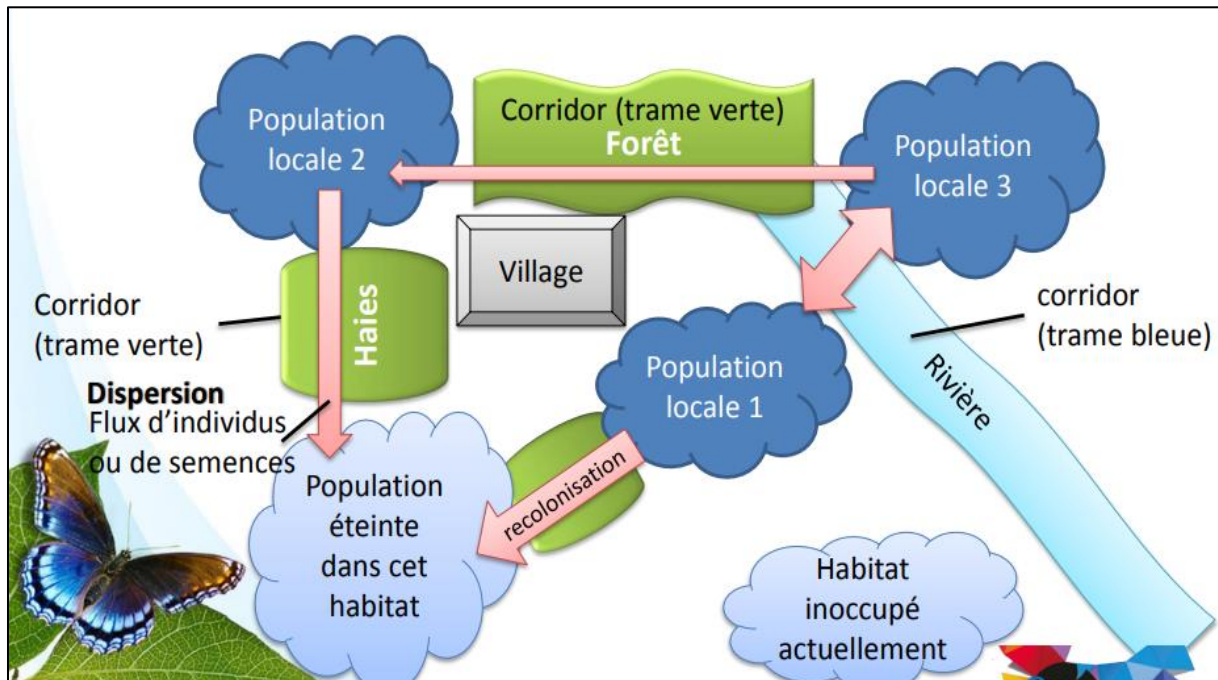
Le principe d'Allee : Chez certaines espèces animales ou végétales, lorsque plusieurs individus vivent en groupe, on observe un effet bénéfique sur la survie et la fécondité des individus. On parle alors de **l'effet de groupe**.

Chez les animaux, beaucoup d'activités comme la recherche de la nourriture, la lutte contre les ennemis, la reproduction sont facilitées par la vie en groupe. Les tisserins, par exemple, se défendent mieux quand ils habitent ensemble dans un palmier que lorsqu'ils sont isolés. Il en est de même pour les hérons, les poissons...

Lorsque la densité le milieu devient surpeuplé (densité optimale), la tendance s'inverse et l'effet devient néfaste. On parle alors de **l'effet de masse**. Cette réaction se manifeste par la baisse de la fécondité, le cannibalisme, les épidémies etc. Chez d'autres la densité a un effet systématiquement défavorable.

La métapopulation est l'ensemble de populations d'individus d'une même espèce séparées spatialement (dans des écosystèmes plus ou moins proches ou éloignés spatialement mais qui échangent des individus et donc des allèles) entre elles ou temporellement et étant interconnectées par la dispersion.

Exemple de Métapopulation ci -dessous :



b. Les populations locales peuvent former des écotypes ayant des adaptations locales

Un **écotype** est une population locale d'une espèce donnée qui présente des caractéristiques nouvelles **adaptées** à un habitat particulier. Les caractéristiques propres à l'écotype sont **héréditaires**.

2. Principaux paramètres écologiques propres aux populations :

Afin de pouvoir étudier les populations, il faut d'abord connaître leurs effectifs dans les écosystèmes.

a. Méthode d'étude des effectifs :

L'évaluation est totalement différente suivant le type de populations : les populations constituées d'organismes fixés (végétaux ou invertébrés sessiles) et les populations constituées d'organismes mobiles. Dans le premier cas se pose uniquement le problème de l'échantillonnage. Par contre dans le second se pose de vrais problèmes de décompte des individus d'autant plus que les animaux sont mobiles et petits.

1-1-1) Comptage absolu des effectifs :

Cette méthode se fait par comptage direct des individus à un instant t . Elle est possible sur les végétaux quand on traite de petites surfaces. D'autre part les moyens technologiques

permettent de l'appliquer à certaines populations animales : radars pour les oiseaux, les mammifères et même les amphibiens ou photographie infrarouge pour les homéothermes.

Cette technique est la plus satisfaisante intellectuellement mais dans les faits applicables à un petit nombre de populations.

1-1-2) Estimation des effectifs :

Plusieurs méthodes adaptées aux populations étudiées peuvent être envisagées. Elles impliquent dans un premier temps une stratégie d'échantillonnage. Celle-ci dépend aussi de la population concernée : méthode des plots (régulier) ou des quadrats (aléatoire) pour des organismes peu mobiles ou pour des prélèvements d'échantillons, méthode des transects pour les dénombrements à vue.

Les prélèvements d'échantillons sont très largement utilisés pour les individus de petite taille (généralement invertébrés) : faune du sol, plancton aquatique, benthos des rivières... etc.

Les prélèvements d'échantillons sont très largement utilisés pour les individus de petite taille (généralement invertébrés) : faune du sol, plancton aquatique, benthos des rivières... Ils consistent à effectuer des prélèvements tous identiques suivant le plan d'échantillonnage adéquat. Le problème reste alors de définir le volume le plus efficace à prélever qui dépend étroitement de la population étudiée et de son milieu. Dans ce cas, on prélève tous les individus de l'échantillon que l'on dénombre en laboratoire puis on essaie d'extrapoler les résultats à la **population totale**

Pour les individus de plus grande taille et donc plus difficiles à capturer, cette méthode est impossible car les prélèvements deviennent trop aléatoires. Trois méthodes peuvent être alors utilisées :

- **Méthodes de piégeages :**

Ce modèle fonctionne si la population est sédentaire (petits mammifères, insectes). Soit N l'effectif total de la population étudiée (que l'on cherche à estimer). On considère que tous les individus ont la même probabilité p d'être capturés.

Soit C le nombre d'individus capturés, on réalise une première capture au temps T_1 : $C_1 = pN$ On refait une deuxième capture au temps T_2 suffisamment proche de T_1 pour que N n'ait pas varié : $C_2 = pN'$ où $N' = N + C_1$

On peut alors estimer N : $N = C12 / C1-C2$

Cette méthode n'est valable que si $C1$ et $C2$ sont suffisamment grands sinon elle devient aléatoire. Il faut donc pour savoir si le calcul est valable, avoir une idée de l'effectif de la population



- **Méthode des marquages, captures, recaptures :**

Cette méthode permet de fournir une estimation de l'effectif de la population. Elle permet aussi de connaître les taux de naissance ou de décès, les déplacements des individus et dans certains cas les dimensions de leur habitat. Ces possibilités très diverses d'utilisations expliquent son emploi fréquent par les biologistes.

Le modèle de Lincoln, Petersen et Bailey est basé sur les quatre hypothèses suivantes :

- l'échantillonnage des individus est aléatoire : chaque individu a les mêmes chances d'être pris quelles que soient sa position dans l'habitat et son histoire antérieure de capture.

- les animaux marqués ne sont pas affectés par leur marquage et conservent leurs marques pendant toute l'expérience.
- les individus marqués sont relâchés de telle façon que leur distribution dans la population soit voisine de celle existant avant la capture. Le respect de cette hypothèse dépend de la mobilité de l'espèce et de l'influence éventuelle du marquage sur son comportement.
- le temps nécessaire pour capturer, marquer et relâcher les animaux est court par rapport aux intervalles de temps séparant deux échantillonnages. Ces intervalles ne sont pas forcément égaux, leur longueur dépend de l'espèce et du problème étudié.

Si ces hypothèses sont vérifiées, on peut appliquer le modèle suivant :

soit s le nombre d'individus marqués et relâchés
 n le nombre d'individus capturés
 r le nombre d'individus capturés et marqués

Alors $N / s = n / r$ D'où $N = ns / r$

L'estimation obtenue par cette méthode est correcte lorsque le nombre r d'individus marqués capturés une seconde fois est supérieure à 20.



- **Méthode par comptage direct :**

Elle se réalise en dénombrant les contacts visuels (grands mammifères) ou auditifs (oiseaux nicheurs) obtenus le long de transects fixés. Les résultats ne donnent pas d'effectifs absolus mais permettent de comparer les données à des dates différentes. L'indice généralement calculé dans ce cas se nomme indice kilométrique d'abondance : $IKA = \text{nombre de contacts} / \text{distance parcourue en Km}$

3. Principaux paramètres descriptifs d'une population :

La structure démographique d'une population désigne l'ensemble des paramètres caractérisant les individus de la population d'un point de vue quantitatif, à l'exception des caractères génétiques.

3.1. La densité :

La densité s'exprime en nombre d'individus rapporté à l'unité de surface ou unité de volume au moment considéré. Cette dernière est choisie en tenant compte de l'abondance de l'espèce.

Une faible densité peut être un **obstacle** à la réalisation des **interactions intraspécifiques**, notamment la rencontre des partenaires sexuels lors de la **reproduction sexuée**.

Exemple :

On exprime la densité des arbres en nombre d'individus par hectare, celle des arthropodes de la litière en nombre de sujets par m². On peut aussi calculer des biomasses par unité de surface : biomasse de poisson d'un étang (kg/ha).

Il est important de distinguer la densité brute et la densité écologique.

Densité brute : effectif total de la population / surface totale du biotope étudié.

Densité écologique : effectif total de la population / surface d'habitat réellement disponible pour la population étudiée.

La densité d'une population, sa croissance ou son déclin, dépend du nombre d'individus qui lui sont ajoutés (natalité et immigration) et de ceux qui disparaissent (mortalité et émigration). Les effectifs de chaque espèce dépendent principalement de la différence entre les taux de natalité et de mortalité.

3.2. La Biomasse

La biomasse est le poids de la matière fraîche ou sèche des individus par unité de surface ou de volume.

Exemple : 250 t de chênes / ha

3.3. Natalité, mortalité, croissance

La **densité** d'une population, sa **croissance** ou son **déclin**, dépend du nombre d'individus qui lui sont **ajoutés** (natalité et immigration) et de ceux qui **disparaissent** (mortalité et émigration). Les effectifs de chaque espèce dépendent principalement de la différence entre les taux de **natalité** et de **mortalité**.

La natalité constitue le principal facteur d'accroissement des populations. On distingue toujours la natalité maximale (physiologique) et la natalité réelle. La première traduit le potentiel biotique de l'espèce considérée.

Le taux brut de natalité s'exprime en proportion de la population totale : 50 naissances pour 1000 individus par an. Le taux net de reproduction désigne le nombre total de femelles produit par chaque femelle féconde. C'est le taux de multiplication par génération.

La mortalité constitue le second paramètre d'importance fondamentale. Le taux de mortalité caractérise le nombre de morts survenues dans un intervalle de temps donné, divisé par l'effectif total au début de l'intervalle de temps.

- **Tables et courbes de survie**

L'étude des phénomènes démoécologiques nécessite de répartir les effectifs de la population en un certain nombre de groupes ou classes d'âge et de suivre leur devenir en fonction du temps. Selon les possibilités, on étudiera des générations des cohortes.

La génération correspond à l'ensemble des individus nés en même temps où ; si l'espèce a une longévité importante, à l'ensemble des individus nés la même année. La cohorte est constituée par un groupe d'individus qui n'ont pas nécessairement le même âge mais qui ont vécu un même événement d'origine. Ainsi, dans une forêt, l'ensemble des arbres ayant le même diamètre de tronc à 1.5m de hauteur constitue cohorte.

Les tables de survie sont établies en dressant les colonnes dans lesquelles sont notés de façon conventionnelle un certain nombre de paramètres démographiques (**Tab.1**).

Tableau 1 : Table de survie d'une cohorte d'écureuils, en Californie

Âge	Femelles				Mâles			
	Nombre d'individus vivants au début de l'intervalle	Proportion de survivants au début de l'intervalle	Nombre de morts pendant l'intervalle	Taux de mortalité	Nombre d'individus vivants au début de l'intervalle	Proportion de survivants au début de l'intervalle	Nombre de morts pendant l'intervalle	Taux de mortalité
0-1	459	1,00	207	0,45	475	1,00	227	0,48
1-2	252	0,549	125	0,50	248	0,522	140	0,56
2-3	127	0,277	60	0,47	108	0,227	74	0,69
3-4	67	0,146	32	0,48	34	0,072	23	0,68
4-5	35	0,076	16	0,46	11	0,023	9	0,82
5-6	19	0,041	10	0,53	2	0,004	0	1
6-7	9	0,02	4	0,44	0			
7-8	5	0,011	1	0,20				
8-9	4	0,009	3	0,75				
9-10	1	0,002	1	1				

Les courbes de survie fournissent de bonne représentation de la mortalité naturelle dans chaque population. **La figure 4** représente, à titre d'exemple, quelques valeurs observées dans le règne animal. Il montre qu'il existe en définitive trois types de courbe de survie.

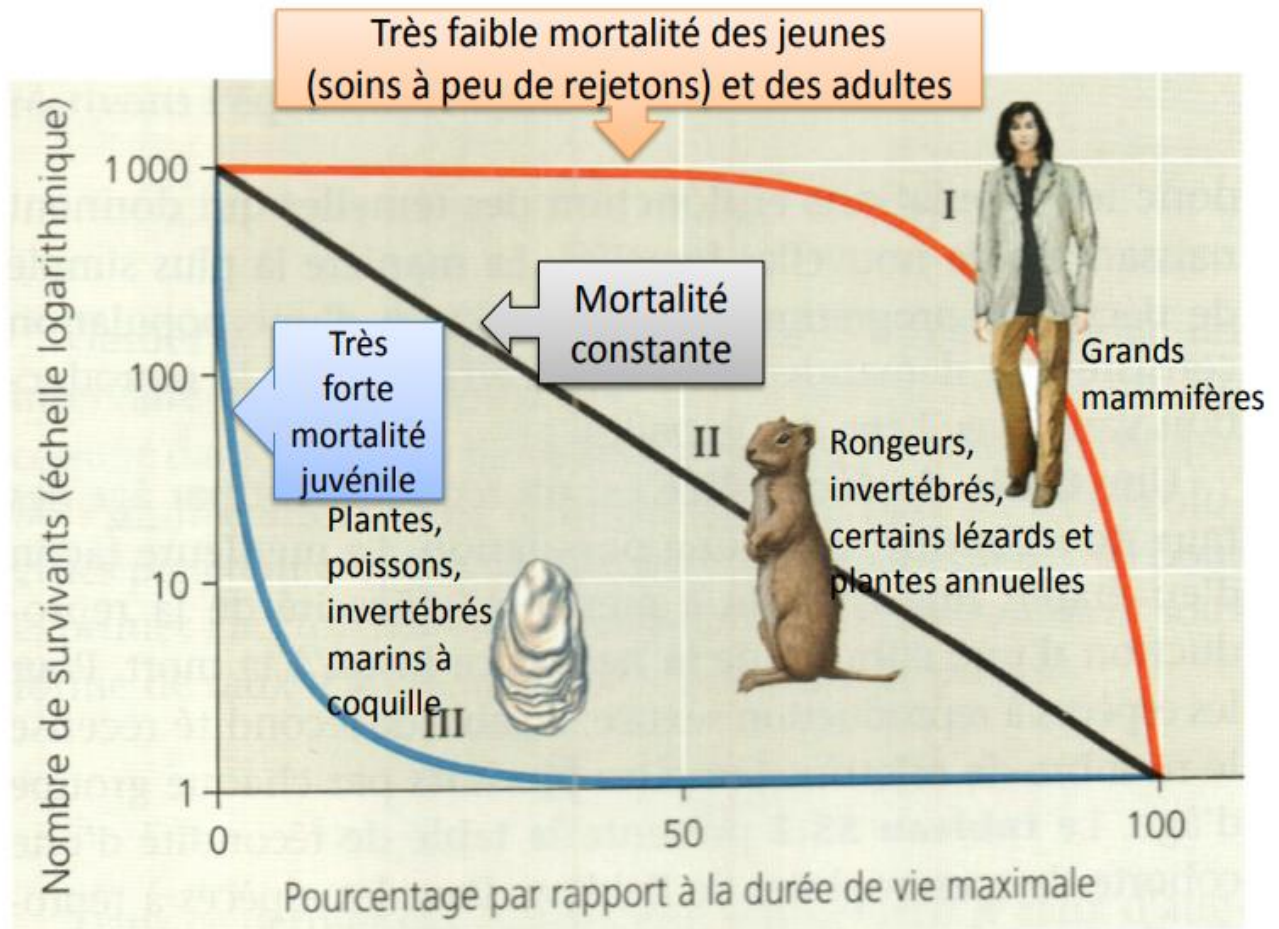


Figure 4 : Les trois types de courbe de survie

3.4. Sex-ratio

La sex-ratio désigne le taux comparé de mâles et de femelles au sien d'une population d'une espèce. Il constitue un paramètre démoécologique de grande importance : ce rapport peut affecter le succès de la reproduction. Il permet en outre de donner une idée sur l'évolution de la population en analysant le nombre de femelles disponibles et aptes à se reproduire. En règle générale, les espèces animales sont gonochoriques, bien que l'hermaphrodisme ou la parthénogenèse puissent être fréquents dans certains ordres d'invertébrés.

Chez la plupart des vertébrés existe un léger excès de mâles à la naissance (c'est entre autres le cas de l'espèce humaine). Chez les adultes, la sex-ratio peut pencher en faveur des mâles ou des femelles selon le groupe taxonomique mais aussi l'habitats et d'autres conditions de milieu, divers facteurs écologiques influant sur celui-ci.

3.5. Âge des individus

On s'intéresse surtout à la structure d'âge des populations, c'est-à-dire la répartition des individus par classe d'âge ; on en rend compte graphiquement par des pyramides des âges (figure 5).

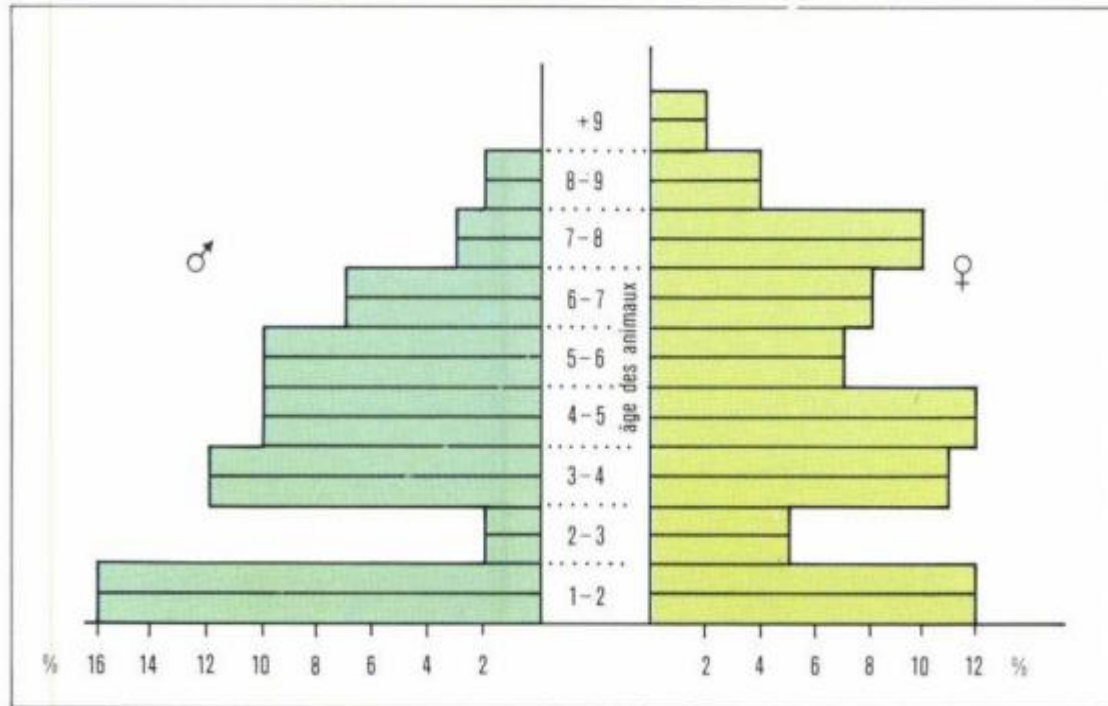


Figure 5 : Pyramides des âges de la population des Mouflons de la réserve de Bavella, en Corse. La rareté des animaux de 2 à 3 ans correspond à l'incendie de la forêt, qui entraîna une mortalité élevée

3.6. La structure spatiale

Les individus d'une population occupent l'espace de différentes manières. Cette occupation détermine la structure spatiale d'une population qui dépend du mode de distribution des individus ce qui traduit leurs réactions vis-à-vis de diverses influences du milieu (biotique et abiotique).

Dans un espace donné la distribution des individus peut-être (fig. 6) :

- ✓ **Répartition uniforme** : répartitions égales sur le territoire à cause de la concurrence pour l'eau et les sels minéraux (végétaux), le territoire ou une autre ressource (animaux).

Elle existe lorsque la compétition entre les individus est sévère ; il y a un espacement égal entre les individus

Très rare dans la nature mais fréquent dans le milieu artificiel (plantation). Lorsque les individus se trouvent à peu près à la même distance les uns des autres, le nombre d'individus moyen par unité de surface est à peu près constant. La répartition régulière implique que les individus occupent le terrain approximativement à la même distance des uns des autres.

- ✓ **Répartition contagieuse = en agrégats** : C'est le mode le plus fréquent. Les agrégats peuvent être distribués différemment (uniforme, au hasard et en agrégats)
- ✓ **Répartition au hasard = aléatoire** : Ce mode de distribution est rare, elle ne se rencontre que dans les milieux homogènes et chez les espèces qui n'ont aucune tendance à l'agrégation.

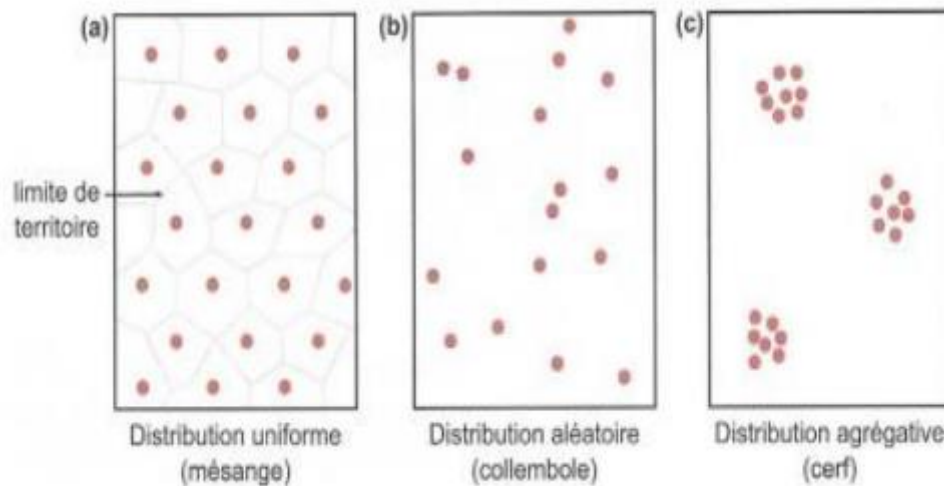


Figure 6 : Principaux types de distribution spatiale des individus constituant une population

4. Lois de croissance des populations

La croissance d'une population est due à deux facteurs opposés, la mortalité et la natalité. On peut négliger l'émigration et l'immigration s'ils ont supposé que la population étudiée soit fermée. C'est –à-dire sans échange avec la population voisine. Il existe 2 façons : le modèle exponentiel et le modèle logistique

- ✓ **Modèle discret (Modèle Malthusien)** : modèle qui suit un développement rythmé pas de chevauchement des générations (les parents ne voient pas leurs enfants). Exemple des

plantes annuelles (coquelicot : sur une année on ne trouve qu'une seule génération), nombreux insectes (chenilles).

✓ **Modèle continu (Modèle de Verhulst) :** recouvrement des générations, les parents peuvent voir leurs enfants plusieurs générations qui vont cohabiter et qui vont être ensemble.

4.1. L'accroissement démographique exponentiel

Thomas Malthus (1766-1834) énonça que théoriquement toute espèce a une capacité de croissance pouvant excéder une valeur moyenne observée. Cette capacité de croissance est dite croissance exponentielle ou géométrique ou Malthusienne. Donc c'est la capacité d'une espèce à se multiplier en l'absence de toute contrainte.

Dans ce cas, rien n'entrave l'obtention de l'énergie, la croissance et la reproduction des individus sinon leurs limites physiologiques.

Dans ce modèle de dynamique des populations (un des plus simples), l'hypothèse sera la suivante : le taux de variation de la population est proportionnel, en tout temps t , à la population $P(t)$ présente au temps t .

Nous pouvons penser, à priori, que cette hypothèse est raisonnable pour une foule de situations. Par exemple plus la population humaine est grande et plus le taux de variation de cette population, exprimé en nombre de personnes qui s'ajoutent par unité de temps, sera grand. De même, plus il y a de personnes infectées par un virus et plus, dans les semaines qui viennent, il y aura de nouveaux cas de personnes infectées.

L'équation suivante exprime la variation de la taille de la population au cours d'une période donnée :

$\frac{dN}{dt} = bN - mN \quad (1)$	
t : temps	N : taille de la population
b : taux de natalité	m : taux de mortalité

Si on définit, $r = b - d$, le taux d'accroissement de la population, l'équation (1) devient :

$$\frac{dN}{dt} = rN \quad (2)$$

L'intégration peut s'écrire en partant du temps zéro : $N = N_0 e^{rt}$

N_t : effectif à un instant t / N_0 : effectif initial de la population

r : taux d'accroissement de la population ($r = n - m = \text{natalité} - \text{mortalité}$) / t : temps

Cette équation (2) différentielle est un modèle mathématique représentant une situation où le taux de croissance de la population est proportionnel à la grandeur de la population en tout temps. Dans ce cas, r est une constante appelée "taux d'accroissement" et nous verrons plus loin comment nous pouvons la déterminer. Dans certaines situations, la valeur de k est négative indiquant le fait que la population diminue avec le temps au lieu de croître. Il est évident qu'une solution à cette équation différentielle.

L'allure obtenue pour la courbe de croissance a une forme en J (Fig.8)

Exemple : Une croissance exponentielle s'observe lors de l'introduction d'une espèce dans un milieu favorable.

Introduction d'éléphants dans un parc d'Afrique du sud, protégés du braconnage. La croissance exponentielle a amené les gestionnaires du parc à donner les éléphants à d'autres parcs et à recourir à la contraception (**Fig.7**)

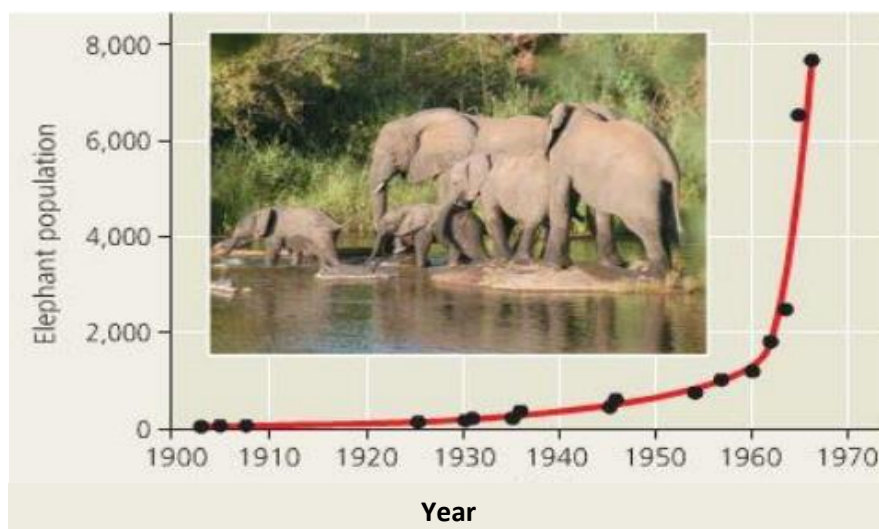


Figure 7: Exponential growth in the African elephant population of Kruger National park, South Africa

4.2. L'accroissement démographique logistique :

On continue d'envisager une absence d'émigration et d'immigration.

Dans ce modèle, sans doute plus proche de la majorité **des situations réelles**, **la population ne peut pas atteindre une taille infinie** : elle est limitée par une taille maximale de population appelée **capacité biotique** (= capacité d'accueil du milieu = capacité limite du milieu = charge biologique maximale).

La valeur de la capacité biotique K dépend des caractéristiques du milieu dans lequel évolue la population ; elle est généralement liée à un épuisement des ressources ou du moins à un palier d'équilibre entre les ressources disponibles et le nombre maximum d'individus qui peuvent en disposer.

L'équation qui régit l'accroissement démographique devient alors :

$$\frac{dN}{dt} = r_{\max} N \frac{(K - N)}{K}$$

N : taille de la population

t : temps

K : capacité limite de milieu

r_{\max} : taux

La courbe obtenue pour cette équation a une forme en S (**Fig.8**). La population a une taille qui croît rapidement au départ (comme dans une croissance exponentielle) puis qui atteint une limite : la capacité limite du milieu.

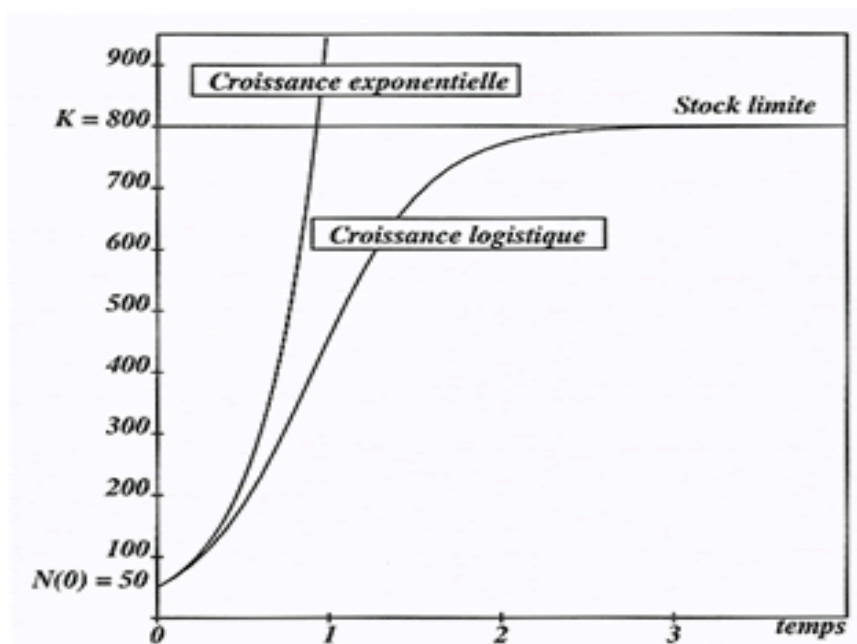
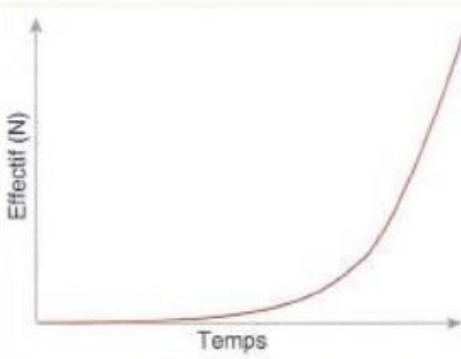
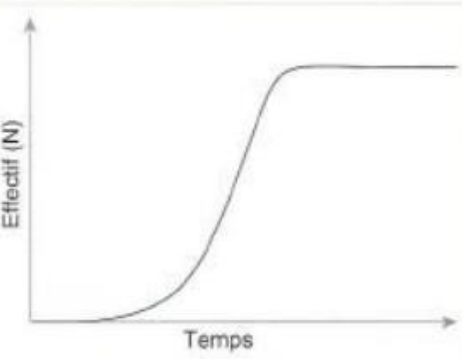


Figure 8 : L'accroissement démographique logistique et exponentielle

4.3. Bilan comparatif des deux modèles

Tableau.2 : Caractéristiques principales comparées des modèles exponentiels (MALTHUS) et logistique (VERHULST). D'après SEGARRA *et al.* (2015).

Modèle mathématique	Modèle de croissance exponentielle	Modèle de croissance logistique
Allure générale de la courbe représentant l'évolution des effectifs (N) au cours du temps		
Contexte d'utilisation	Adapté pour modéliser les phases de colonisation ou éventuellement de déclin des effectifs de population où le taux d'accroissement (r) reste relativement constant	Adapté pour modéliser l'influence négative de l'augmentation de densité au cours de l'occupation d'un milieu. Cas des populations où les effectifs atteignent une relative stabilité.
Limites	Avec $r > 0$, la croissance exponentielle conduit à des effectifs sans limites. Or les ressources forcément limitées contraignent les effectifs. Avec $r < 0$, le déclin tend asymptotiquement vers 0 sans jamais l'atteindre. Domaine de validité restreint puisque r n'est pas constant dans le temps.	En modélisation en temps continu, les effectifs tendent asymptotiquement vers K sans jamais l'atteindre. Or on observe souvent des oscillations autour de K . La densité est considérée comme ayant une influence systématiquement négative sur le taux d'accroissement.

5. Les stratégies adaptatives

5.1. Définition

Le cycle de vie des organismes résulte d'un ensemble de traits qui contribuent à leur survie et à leur reproduction. Ces combinaisons complexes de traits ont été appelées **stratégies**

On appelle stratégie démographique ou stratégie biodémographique un modèle d'évolution démographique d'une population dépendant des caractéristiques du milieu de vie mais aussi des caractéristiques des individus, notamment leur reproduction et leur survie dans ce milieu.

Elles traduisent l'adaptation des populations à leur environnement. Une stratégie est caractérisée, dans une situation donnée et pour un organisme, par un type de réponse parmi une série d'alternatives possibles. Cela implique que l'organisme est soumis à des contraintes et qu'il fera des choix (non volontaires) pour y répondre.

Les stratégies adaptatives sont des ensembles de traits coadaptés, modelés par le jeu de la sélection naturelle, pour résoudre des problèmes écologiques particuliers

5.2. Comparaison des stratégies r et K

Les espèces ayant une croissance de type exponentiel sont des stratégies r : espèces à croissance rapide dans des milieux imprévisibles. Lorsque les conditions sont favorables, elles pullulent. Lorsque les ressources sont épuisées, la mortalité est de type catastrophe : la quasi-totalité de la population meurt. Leur démographie est donc en dents de scie. C'est le cas des mouches à viande. De telles espèces sont aussi appelées espèces **opportunistes**.

Les espèces ayant une croissance démographique de type logistique sont des stratégies K : espèces dont les individus ont une durée de vie longue dans un milieu stable qui leur laisse le temps de s'installer. C'est le cas de l'Homme. Ce sont des espèces dites **spécialisées** ou **compétitrices**.

L'habitat d'une espèce détermine sa stratégie démographique. On peut donc distinguer des habitats stables c'est à dire suffisamment permanentes et aux caractéristiques prévisibles comme la forêt climacique, et des habitats instables tels les mares temporaires, les cadavres et les bouses. Les espèces à stratégie r des habitats instables sont qualifiées **d'opportunistes** ; les espèces à stratégie K des habitats stables sont des espèces d'équilibre. Le climat est un facteur important dans le déterminisme des stratégies démographiques. Mais la stabilité du milieu dépend aussi à l'échelle de l'organisme, du rapport entre le temps de génération t de l'espèce et le temps H durant lequel l'habitat reste favorable, donc de la valeur de t/H . si ce rapport t/H est voisin de l'un de l'espèce est de type r, par contre lorsque t/H est bien inférieur à l'unité le milieu est colonisé par des espèces de type K

Tableau 3 : Facteurs déterminant la sélection r et la sélection K

	Sélection r	Sélection K
Climat	Variable et imprévisible	A peu près constants est prévisible
Mortalité	Indépendante de la densité	Dépendante de la densité
Taille de la population	Variable, inférieur à K	Assez constante et proche de K
Compétition	Faible en général	Intense en général
Conséquence de la sélection	Développement rapide	Développement lent
Conséquence de la sélection	R élevé	R faible
Conséquence de la sélection	Reproduction précoce	Reproduction tardive
Conséquence de la sélection	Petite taille	Taille grande
Conséquence de la sélection	Une seule période de reproduction	Plusieurs périodes de reproduction
Durée de vie	Courte	Longue
Utilisation de l'énergie	Productivité élevée	Efficacité et stabilité
Modes de disparition	Espèces mobiles, vagabondes	Espèces peu mobiles souvent sédentaires
Type d'écosystèmes	jeune	Mature

6. Stabilité et régulation des populations

L'une des caractéristiques les plus remarquables d'une population tient à leurs stabilités relatives, même s'ils présentent des fluctuations cycliques (saisonniers, annuelles, ou bien édaphiques d'une façon soudaine). Les effectifs d'une population animale ou végétale subissent rarement des variations de types considérés

Seront essentiellement étudiés les différents facteurs biotiques qui régulent l'effectif des populations. Deux cas peuvent se présenter : une régulation à l'intérieur même de la population

(régulation intraspécifique) et une régulation entre populations car elles ne sont pas isolées (régulation interspécifique).

6.1. Régulation intraspécifique des populations

Comme déjà souligné, les populations naturelles ont des effectifs stables, généralement autour de la capacité limite du milieu. Elles varient très rarement au-delà d'un facteur.

Il est assez évident que la régulation des effectifs de toute espèce vivante est le fait de facteurs antagonistes qui tamponnent dans un sens ou dans l'autre les variations. De plus, les individus n'étant pas identiques génétiquement, ils ne réagissent pas de la même façon, ce qui fait que pour chaque variation d'un facteur écologique, il y aura une variété de réactions.

Pour interpréter la cause des variations d'effectifs d'une population au cours du temps, il est nécessaire de comprendre comment les taux de natalité et de mortalité sont affectés. Il faut donc expliquer comment interviennent les mécanismes qui ralentissent la diminution des effectifs quand les conditions deviennent défavorables, ou qui provoquent leur accroissement quand les conditions sont favorables.

Il existe des facteurs de régulation intrinsèques et des facteurs de régulation extrinsèques. Les facteurs intrinsèques tendent à favoriser la croissance des populations. Les facteurs extrinsèques propres à l'environnement de chaque espèce, exercent selon leur intensité des effets négatifs ou positifs sur les populations. C'est de l'interaction entre ces facteurs que dépend la densité et la stabilité des effectifs.

Il résulte de l'ensemble des recherches effectuées que deux grands types de mécanismes régulateurs se rencontrent dans la nature. Dans les systèmes écologiques peu évolués, la régulation des effectifs des populations est effectuée par des facteurs physicochimiques. Dans les écosystèmes évolués, le contrôle des populations est assuré par les facteurs biotiques.

Il est d'autre part, toujours possible de répartir les facteurs écologiques entre les facteurs indépendants de la densité et les facteurs qui dépendent de la densité.

Les facteurs indépendants de la densité doivent leur nom au fait que leur action que les êtres vivants sont totalement indépendants de la densité des effectifs des populations de l'espèce pour laquelle ils constituent des facteurs limitants. Les facteurs dépendants de la densité exercent une action directement liée aux densités des populations atteintes.

6.1.1. Facteurs indépendants de la densité

Ce sont généralement des facteurs abiotiques

Les facteurs climatiques peuvent jouer un rôle primordial dans les fluctuations d'abondances des espèces. Il en est de même pour divers autres facteurs physico-chimiques propres aux écosystèmes aquatiques : vitesse du courant (phénomène de crue).

Les facteurs climatiques sont les mieux étudiés parmi les facteurs indépendants de la densité. L'action des basses températures sur les populations animales a souvent un effet catastrophique. La vague de froid de février 1956 a affecté les populations d'oiseaux de Camargue.

La venue de grands froids ou d'une sécheresse prolongée constituent d'excellents exemples de facteurs indépendants de la densité. Prenons l'exemple du froid séculaire qui a régné dans l'Europe de l'Ouest en février 1956. Dans le Languedoc, les minima de température ont atteint -15°C pendant deux semaines consécutives. La plupart des Oliviers et des Pins d'Alep ont été détruits. La plupart des espèces d'invertébrés thermophiles furent totalement éliminés de la France : cas du lépidoptère *Charaxes jasius*. De même dans les forêts de Bourgogne, l'abondance des mésanges a subi une forte baisse. L'indice d'abondance kilométrique est passé de 8 à 1.5 dans les taillis

Dans le Sahel la sécheresse qui a sévit ces dernières années semble avoir confirmé la thèse de Andrewartha et Birch. Selon ces auteurs les populations animales sont très instables et l'irrégularité des facteurs climatiques peut conduire à leur extinction, au moins en milieu tropical aride. Dans la Savane sahélienne de Fété Olé au nord de du Sénégal l'avifaune s'est appauvrie en quantité en qualité en 1972. 1973 ; moins d'espèces, chaque espèce représentée par peu d'individus. Les sédentaires passent de 60 espèces à 48 et les migrateurs éthiopiens de 17 à 7, la faune ornithologique totale passant de 108 espèces à 75. L'effectif annuel à l'hectare est passé de 6,3 à 2,9 et la biomasse moyenne annuelle (en gammes de poids frais à l'hectare) de 402 à 186. Les tourterelles, oiseaux granivores buvant tous les jours représentaient en 1969-1970 au moins le tiers des effectifs en saison sèche ; ces oiseaux ont complètement disparu en 1972-1973. L'effondrement des populations de mammifères dans la ; même région a été également constaté. La végétation ligneuse a beaucoup souffert de la sécheresse ; des arbres sont morts, les survivants ont produit moins de fruits de graines que les années précédentes.

Les paramètres physico-chimiques des écosystèmes varient dans certaines limites auxquelles sont adaptées les populations qui les peuplent. Néanmoins, parfois, ces limites peuvent être dépassées de façons ponctuelles et imprévisibles : ce sont des perturbations.

Ces perturbations peuvent être des incendies, des ouragans, des crues... Elles peuvent détruire tout ou partie des populations animales vivant dans les milieux touchés. Certaines populations seront plus adaptées à ces perturbations et y résistent mieux (par exemple, les animaux se déplaçant assez vite pour fuir un incendie).

Les perturbations touchent un certain pourcentage d'individus indépendamment de la taille de la population et ont une fréquence d'apparition imprévisible : ce sont des facteurs indépendants de la densité. Ils régulent la taille des populations de manière imprévisible.

6.1.2. Facteurs dépendants de la densité

Les facteurs dépendants de la densité sont fondamentaux dans le déterminisme de l'effectif des populations. La compétition est un facteur dépendant de la densité qui intervient au sein des populations : compétition intraspécifique. Mais il existe d'autres facteurs dépendants de la densité que nous verrons par la suite et qui agissent entre populations ; prédation, parasitisme...

Le terme compétition désigne une situation dans laquelle une ressource n'est pas disponible en quantité suffisante. L'utilisation de la ressource par un individu réduit sa disponibilité pour l'autre individu, lequel sera affecté dans sa croissance et sa survie par la raréfaction de la ressource. L'intensité dépend de la densité de la population.

Dans les populations végétales, l'agrégation constitue un facteur rapidement défavorable à cause de la compétition pour la lumière. En conséquence, la réponse écologique (croissance par exemple) décroîtra de façon monotone en fonction de l'effectif.

Chez les animaux, l'agrégation peut au contraire constituer un facteur favorable. Le nombre d'abeille qui hiverne dans une ruche est déterminant pour la survie de la colonie en période de froid intense. Les abeilles élèvent la température de la ruche en se rassemblant les unes contre les autres et en battant des ailes. Un effectif minimal de la colonie est nécessaire pour produire une quantité suffisante de chaleur afin d'éviter le gel. Il existe aussi une valeur optimale du nombre d'individus que comporte la population au-delà de laquelle les réserves de nourriture accumulées ne seront plus suffisantes. On désigne sous le terme **effet de groupe**, les conséquences bénéfiques de l'agrégation.

Le principe d'Allee peut s'énoncer de la manière suivante : le degré d'agrégation de même que la densité moyenne d'une population présentent une valeur pour laquelle la survie, la croissance, la fécondité sont optimales.

Dans le règne végétal, les effets de cette compétition ont été étudiés en détail sur des semis expérimentaux.

C'est le cas pour une espèce d'Avoine sauvage qui a une densité maximale par pot au-delà de laquelle la production totale diminue

La compétition est aussi très importante dans le cas des arbres forestiers. Une démonstration directe est donnée par la pratique de l'éclaircissement des taillis et des jeunes futaies. Si l'on prélève des carottes dans des troncs d'arbres conservés sur pied après des déboisements successifs, on trouve que les stries d'accroissement annuel, sont plus larges après éclaircissement. Il y a donc une meilleure croissance après éclaircissement donc lorsque la compétition intraspécifique diminue

Il a été démontré que même si la nourriture reste en abondance, l'effet de compétition peut apparaître : **effet de masse**. Chez les rongeurs, la surpopulation provoque des contacts dominant - dominé exacerbés. Ces contacts inhibent le fonctionnement des gonades ce qui diminue leur taux de reproduction

Le pourcentage de vers de farine qui atteignent la maturité dans un élevage diminue dès que la densité dépasse 20 insectes pour 0.5 g de farine. Ce pourcentage diminue en fonction de la densité : il y a un effet densité dépendant. Cela est dû à une baisse de fécondité et à la production par les adultes de substances qui tuent les larves. Ce sont des effets directs de la compétition intraspécifique

Facteurs indépendants De la densité	Facteurs dépendants De la densité
Climat : <ul style="list-style-type: none"> • Lumière, Température • Humidité, Vent • Sol • Qualité de nourriture 	Compétition intraspécifique : <ul style="list-style-type: none"> • Quantité de nourriture • Surpopulation (Réduction de la fertilité) • Formation de territoires • Migrations • Cannibalisme
Ennemis non spécifiques : <ul style="list-style-type: none"> • Prédateurs préférant d'autres proies 	Ennemis spécifiques : <ul style="list-style-type: none"> • Prédateurs • Parasites
Maladies non contagieuses	Maladies contagieuses

7. Dynamique des populations

Est l'étude de la dynamique des populations qui présentent des fluctuations périodiques selon un modèle qui ne prend pas en compte de variables aléatoires. Cette dynamique peut être provoquée par différentes causes.

a. **Dynamique stable (stationnaire) :**

Lorsqu'une population se dirige vers un état stable, elle oscille de plus en plus faiblement autour de sa position d'équilibre jusqu'à ce que les écarts deviennent imperceptibles.

Ces fluctuations sont l'inséparable compagnon de la convergence. La population tend vers une distribution des âges constante, indépendante des conditions initiales.

b. **Dynamique cyclique :**

La population présente des fluctuations saisonnières (flux migratoires), annuelles voire pluriannuelles (par exemple les populations de lemmings et de leurs prédateurs comme le harfang des neiges et le renard polaire).

c. **Dynamique chaotique**

La dynamique chaotique des populations correspond à la variation non prédictible du nombre d'individus d'une population au cours du temps. Cette variation est due aux taux de croissance intrinsèques élevés des populations et à une sensibilité aux conditions initiales, ce qui peut avoir des conséquences écologiques mais aussi évolutives.

8. **Perturbations de la dynamique des populations**

Les perturbations typiques de la dynamique des populations incluent :

- ❖ Les invasions biologiques, qui peuvent être ponctuelles ou invasions récurrentes et plus ou moins régulières (de criquets pèlerins par exemple) ;
- ❖ Les perturbations d'origine anthropiques et pouvant conduire à des disparitions massives d'espèces ou de populations, en raison des excès de chasse, pêche, brûlage, etc.

Ainsi peut-on spécifiquement étudier les dynamiques de « populations exploitées » ou surexploitées (dans le cadre de la gestion durable des pêches par exemple).

C'est par ce type d'étude qu'on a montré que la pêche en mer pouvait considérablement influencer la taille, la composition et la diversité des poissons démersaux.

-Du prévisible au chaotique

Une population présentant une dynamique stable ou cyclique peut évoluer vers une dynamique chaotique.

Cette évolution pourrait être due à des changements des conditions environnementales, à des phénomènes de prédation ou de dispersion. Cette transition a été décrite mathématiquement par plusieurs modèles qui en fonction des paramètres qu'ils étudient (dispersion, prédation, conditions environnementales) mènent à des dynamiques chaotiques.

Chapitre 3.

Structures trophiques des biocénoses

Chapitre III : Structures trophiques des biocénoses.

La structure trophique est liée aux chaînes alimentaires. On distingue trois niveaux trophiques : producteurs, consommateurs, décomposeur

1. Chaînes alimentaires et réseaux trophiques dans les écosystèmes

La multitude d'êtres vivants qui peuplent un biotope est unie par des liens de nature alimentaires qui jouent un rôle essentiel dans la cohésion de la biocénose (ou biocénose). L'ensemble de ces liens constitue une chaîne trophique. Celle-ci assure la circulation de la matière et, en conséquence, le transfert d'énergie sous forme biochimique entre les divers organismes de l'écosystème. Les êtres vivants peuvent se répartir en trois catégories selon leurs fonctions écologiques dans la communauté :

- **Les producteurs (autotrophes)** pour la plupart des végétaux chlorophylliens qui utilisent une fraction du flux solaire pour élaborer des matières biochimiques à partir du gaz carbonique. En ce sens, ils constituent le premier maillon de la chaîne alimentaire.
- **Les consommateurs (hétérotrophes)** Il s'agit d'êtres vivants, dits hétérotrophes, qui se nourrissent des matières organiques complexes déjà élaborées qu'ils prélèvent sur d'autres êtres vivants. Ils se considèrent comme étant des producteurs secondaires. Les consommateurs occupent un niveau trophique différent en fonction de leur régime alimentaire. On distingue les consommateurs de matière fraîche et les consommateurs de cadavres.

a- **Les consommateurs de matière fraîche**, il s'agit de :

- **Consommateurs primaires (C1)** : Ce sont les phytophages qui mangent les producteurs. Ce sont en général des animaux, appelés herbivores (mammifères herbivores, insectes, crustacés : crevette), mais aussi plus rarement des parasites végétaux et animaux des plantes vertes.
- **Consommateurs secondaires (C2)** : Prédateurs de C1. Il s'agit de carnivores se nourrissant d'herbivores (mammifères carnassiers, rapaces, insectes,...).
- **Consommateurs tertiaires (C3)** : Prédateurs de C2. Ce sont donc des carnivores qui se nourrissent de carnivores (oiseaux insectivores, rapaces, insectes,).

Le plus souvent, un consommateur est omnivore et appartient donc à plusieurs niveaux trophiques.

Les C₂ et les C₃ sont soit des prédateurs qui capturent leurs proies, soit des parasites d'animaux.

b- Les consommateurs de cadavres d'animaux

- Les **charognards** ou **nécrophages** désignent les espèces qui se nourrissent des cadavres d'animaux frais ou décomposés. Ils terminent souvent le travail des carnivores.

Exemple : Chacal, Vautour,...

- **Les décomposeurs ou détritivores**

Les décomposeurs sont les différents organismes et microorganismes qui s'attaquent aux cadavres et aux excréta et les décomposent peu à peu en assurant le retour progressif au monde minéral des éléments contenus dans la matière organique.

- **Saprophyte :** Organisme végétal se nourrissant de matières organiques en cours de décomposition.

Exemple : Champignons.

- **Saprophage :** Organisme animal qui se nourrit de matières organiques en cours de décomposition.

Exemple : Bactéries.

- **Détritivore :** Invertébré qui se nourrit de détritus ou débris d'animaux et/ou de végétaux.

Exemple : Protozoaires, lombrics, nématodes, cloportes.

- **Coprophage :** Animal qui se nourrit d'excréments.

Exemple : Bousier.

Producteurs primaires, consommateurs et décomposeurs sont liés par une chaîne alimentaire.

Le caractère cyclique de la chaîne est assuré par les décomposeurs.

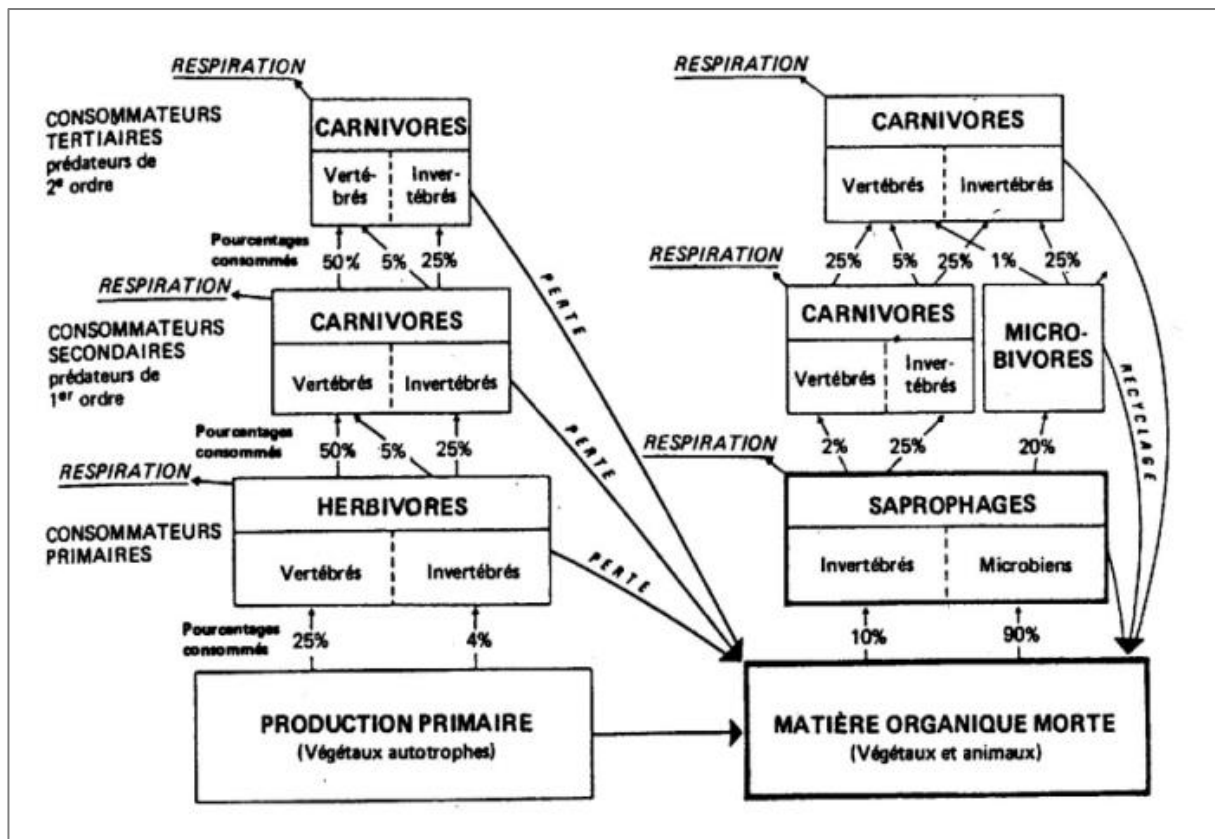


Figure 09 : Schéma des réseaux trophiques dans un écosystème.

2. Différents types de chaînes trophiques

Il existe trois principaux types de chaînes trophiques linéaires :

▪ Chaîne de prédateurs

Dans cette chaîne, le nombre d'individus diminue d'un niveau trophique à l'autre, mais leurs tailles augmentent (règle d'Elton énoncée en 1921).

Exemple : (100) Producteurs + (3) Herbivores + (1) Carnivore.

▪ Chaîne de parasites

Cela va au contraire d'organismes de grandes tailles vers des organismes plus petits, mais de plus en plus nombreux (la règle d'Elton n'est pas vérifiée dans ce cas).

Exemple : (50) Herbes + (2) Mammifères herbivores + (80) Pucelles + (150) Leptomonas.

▪ Chaîne de détritivores

Va de la matière organique morte vers des organismes de plus en plus petits (microscopiques) et nombreux (la règle d'Elton n'est pas vérifiée dans ce cas).

Exemple : (1) Cadavre + (80) Nématodes + (250) Bactéries.

3. Représentation graphique des chaînes trophiques

La schématisation de la structure des biocénoses est généralement conçue à l'aide de pyramides écologiques, qui correspondent à la superposition de rectangles horizontaux de même hauteur, mais de longueurs proportionnelles au nombre d'individus, à la biomasse ou à la quantité d'énergie présentes dans chaque niveau trophique. On parle alors de pyramide des nombres, des biomasses ou des énergies (Fig.10).

- ❖ **La Pyramide des nombres ou Pyramide Eltonienne** (D'après Charles Elton) : La pyramide des nombres renseigne seulement sur le nombre d'organismes compris dans un niveau trophique.
- ❖ **La Pyramide des biomasses** : La pyramide des biomasses fournit davantage de renseignements car on se base sur la masse des organismes. Dans quelques écosystèmes aquatiques où les producteurs sont des algues à courte durée de vie et à vitesse de renouvellement élevée, la pyramide est inversée. Par conséquent, la base de la pyramide (biomasse de phytoplancton) est plus petite que le sommet (biomasse du zooplancton).
- ❖ **La Pyramide d'énergie** montre le transfert d'énergie entre les niveaux trophiques. Une pyramide d'énergie donne la meilleure image globale de la structure de la communauté parce qu'elle est basée sur la production. Dans l'exemple ci-dessus, la production du phytoplancton est supérieure à la production de zooplancton, bien que la biomasse du phytoplancton soit inférieure à la biomasse du zooplancton.

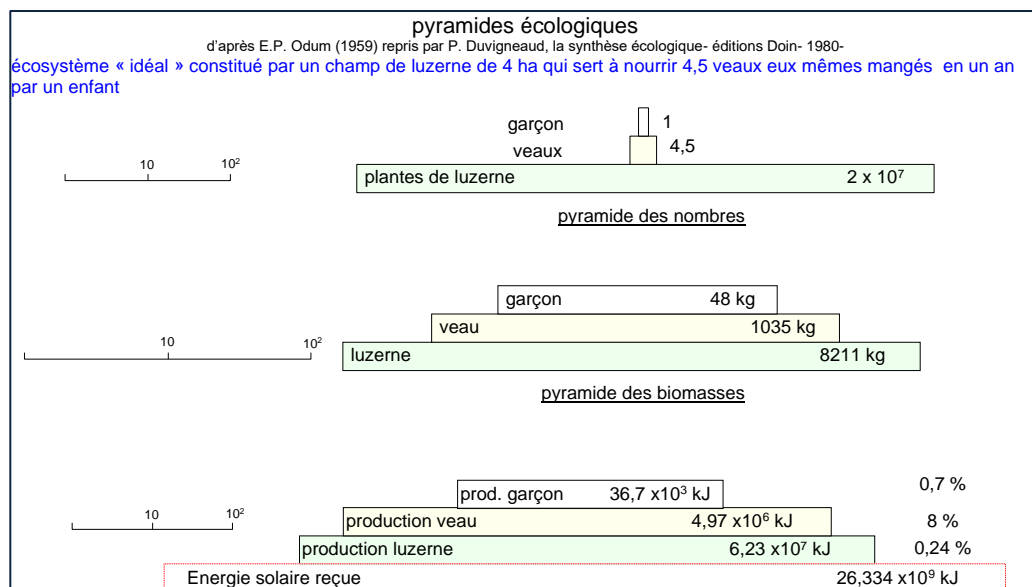


Figure 10 : Les pyramides écologiques

4. Flux d'énergie dans un écosystème

4.1. Définitions

- **Productivité brute (PB):** Quantité de matière vivante produite pendant une unité de temps, par un niveau trophique donné.
- **Productivité nette (PN):** Productivité brute moins la quantité de matière vivante dégradée par la respiration.
 $PN = PB - R.$
- **Productivité primaire :** Productivité nette des autotrophes chlorophylliens.
- **Productivité secondaire :** Productivité nette des herbivores, des carnivores et des décomposeurs.

4.2. Transfert d'énergie

Les relations trophiques qui existent entre les niveaux d'une chaîne trophique se traduisent par des transferts d'énergie d'un niveau à l'autre.

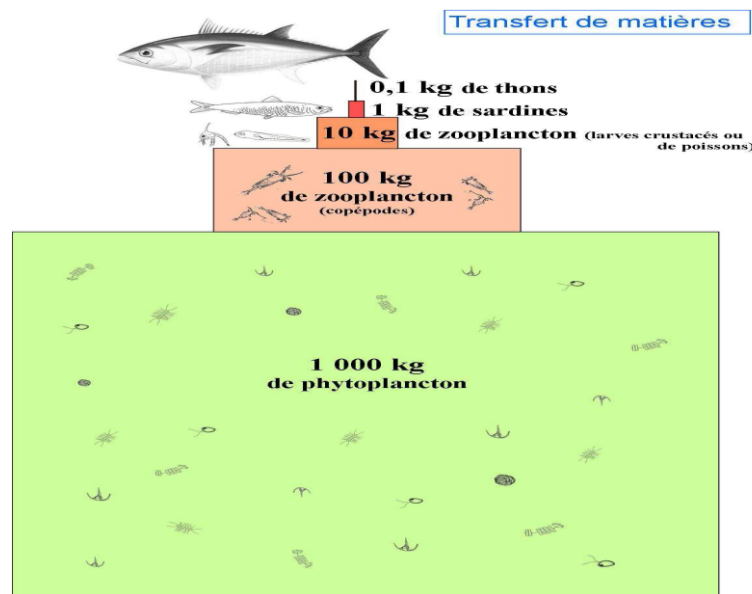
- Une partie de la lumière solaire absorbée par le végétal est dissipée sous forme de chaleur.
- Le reste est utilisé pour la synthèse de substances organiques (photosynthèse) et correspond à la **Productivité primaire Brute (PB)**.
- Une partie de **(PB)** est perdue pour la **Respiration (R1)**.
- Le reste constitue la **Productivité primaire Nette (PN)**.
- Une partie de **(PN)** sert à l'augmentation de la biomasse végétale avant d'être la proie des bactéries et des autres décomposeurs.
- Le reste de **(PN)**, sert d'aliment aux herbivores qui absorbent ainsi une quantité d'énergie **Ingérée (I1)**.
- La quantité d'énergie ingérée **(I1)** correspond à ce qui réellement utilisé ou **Assimilé (A1)** par l'herbivore, plus ce qui est rejeté (**Non Assimilée (NA1)**) sous la forme d'excréments et de déchets : $I1 = A1 + NA1$
- La fraction assimilée **(A1)** sert d'une part à la **Productivité Secondaire (PS1)** et d'autre part aux dépenses **Respiratoires (R2)**.
- On peut continuer le même raisonnement pour les carnivores.

Ainsi, du soleil aux consommateurs (1^{er}, 2^{ème} ou 3^{ème} ordre), l'énergie s'écoule de niveau trophique en niveau trophique, diminuant à chaque transfert d'un chaînon à un autre. On parle donc de flux d'énergie. Le flux d'énergie qui traverse un niveau trophique donné correspond à la totalité de l'énergie assimilée à ce niveau, c'est-à-dire à la somme de la productivité nette et des substances perdues par la respiration.

Dans le cas des producteurs primaires, ce flux est : $PB = PN + R1$.

Le flux d'énergie qui traverse le niveau trophique des herbivores est : $A1 = PS1 + R2$.

Plus on s'éloigne du producteur primaire, plus la production de matière vivante est faible (Fig.11).



**Figure 11 : Biomasse des différents niveaux d'une chaîne alimentaire :
Le passage d'un niveau alimentaire à un autre entraîne une perte de matière
considérable.**

4.3. Les rendements

A chaque étape du flux, de l'organisme mangé à l'organisme mangeur et à l'intérieur de chacun d'eux, de l'énergie est perdue. On peut donc caractériser les divers organismes du point de vue bioénergétique, par leur aptitude à diminuer ces pertes d'énergie. Cette aptitude est évaluée par les calculs de rendements :

- **Rendement écologique** : C'est le rapport de la production nette du niveau trophique de rang (n) à la production nette du niveau trophique de rang (n-1) : $(PS1/PN \times 100)$ ou $(PS2/PS1 \times 100)$.
- **Rendement d'exploitation** : C'est le rapport de l'énergie ingérée (I) à l'énergie disponible. C'est la production nette de la proie : $(I1/PN \times 100)$ ou $(I2/PS1 \times 100)$.
- **Rendement de production nette** : Qui est le rapport de la production nette à l'énergie assimilée :

($PS2/A2 \times 100$) ou ($PS1/A1 \times 100$). Ce rendement intéresse les éleveurs, car il exprime la possibilité pour une espèce de former la plus grande quantité possible de viande à partir d'une quantité donnée d'aliments.

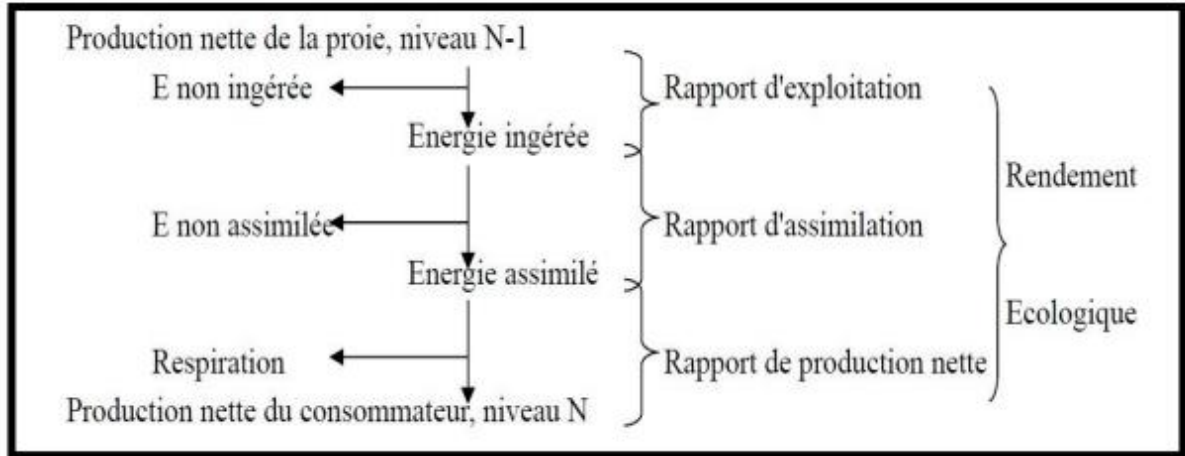


Figure 12 : Rendement adapté pour un niveau de consommateur

Chapitre 4.

Interaction au sein de la composante biotique de la biocénose

Chapitre IV : Interaction au sein de la composante biotique de la biocénose.

1. Notion de niche écologique :

Définissons la niche écologique : ensemble des conditions dans lesquelles vit et se perpétue une espèce. La niche comprend aussi bien les facteurs abiotiques que biotiques du milieu. Exemples végétaux d'une prairie et les pinsons de Darwin.

2. Régulations interspécifiques des populations :

Les populations animales n'étant pas isolées mais faisant partie d'un écosystème, sont en contact avec des organismes d'autres populations avec lesquels elles interagissent. Cette interaction peut être au bénéfice de la population animale étudiée ou au contraire peut lui être défavorable. Passons en revue les différents cas d'interactions.

2.1. Compétition interspécifique :

La compétition étudiée au sein d'une population existe aussi entre populations d'espèces différentes. Cela se produit lorsque dans une communauté, deux espèces ou plus font usage des mêmes ressources limitantes. De même que pour la compétition intraspécifique, elle peut être directe (par interférence) ou indirecte (par exploitation). Les effets liés à la densité sont les mêmes qu'au niveau intraspécifique. Dans la compétition interspécifique, plusieurs espèces sont impliquées et l'accroissement d'une espèce peut limiter la croissance d'une espèce compétitrice. Gause en 1934 a élevé dans des cultures in vitro deux espèces de protozoaires ciliés (Figure.1) : *Paramecium aurelia* et *Paramecium caudatum*. En culture mixte, la compétition pour la nourriture conduit toujours à l'élimination de la seconde espèce par la première. Cela l'a conduit à énoncer le principe d'exclusion réciproque : les populations de deux espèces ayant les mêmes exigences écologiques ne peuvent coexister, l'une d'elles éliminant l'autre à plus ou moins brève échéance.

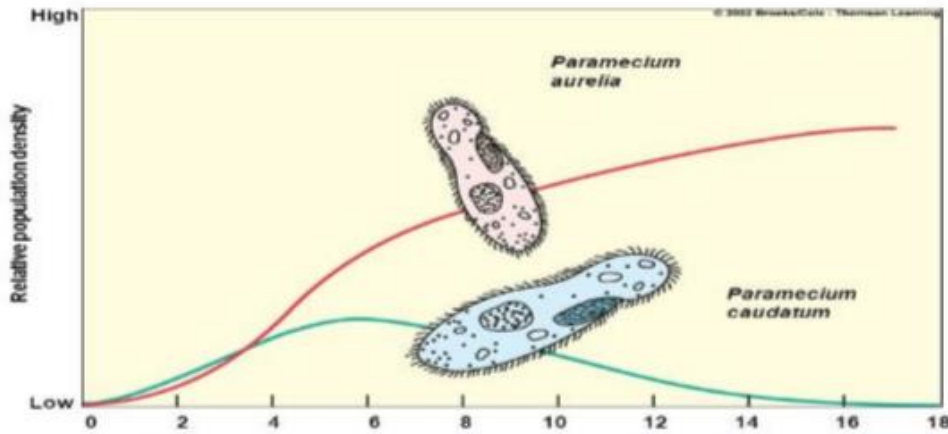


Figure 13 : Le principe d'exclusion chez les deux espèces *Paramecium aurelia* et *Paramecium caudatum*

Des expériences ont confirmé ce principe tant chez les végétaux que chez les animaux. Chez les lentilles d'eau, si on cultive simultanément *Lemna gibbaet*, *Lemna polyrhiza*, cette dernière était systématiquement éliminée en culture mixte. Cela est dû à la forme de *Lemna gibbaqui* lui permet lors de contact de passer sur l'autre espèce. Ce principe est aussi valable en milieu naturel. La Balane et le Chthamale sont toutes deux présentes sur les côtes écossaises. Ces deux espèces vivent fixées aux rochers dans la zone intertidale. Si elles sont présentes séparément sur rocher, les Chthamale couvrent toute la zone intertidale alors que les Balanes n'occupent que la partie basse de cette zone. Leurs zones de répartition fondamentale se recoupent donc sur toute l'aire de répartition des Balanes (espèce qui supporte moins bien la dessiccation).

Si les deux espèces présentes le même rocher, le Chthamale est expulsé de l'aire des Balanes avec lesquelles il entre en compétition, il occupe alors la partie supérieure de la zone intertidale. Dans cet exemple, la démonstration du principe d'exclusion a été faite en ôtant officiellement les Balanes de certains rochers, ce qui fait apparaître les répartitions fondamentales des deux espèces.

Dans la nature, la compétition ne peut être observée que lors des premiers stades de colonisation des milieux ou dans des conditions artificielles. Ensuite, les populations s'organisent de manière à limiter cette compétition. Dans l'exemple que l'on vient d'étudier, cela conduit à l'exclusion d'une espèce (Chthamale) dans la zone que l'autre espèce (Balane) colonise. On appelle la zone de coexistence théorique de deux espèces ayant la même niche écologique, ici la zone de répartition fondamentale des Balanes.

D'autre part, dans de nombreux cas, les niches écologiques ne sont pas strictement identiques et en cas de sympatrie, il y a partage des ressources. C'est un phénomène très répandu chez les animaux. Par exemple, trois espèces de Pics colonisent les arbres et s'attaquent à différentes parties de celui-ci. Dans ce cas, les Pics se partagent les ressources des écorces d'un arbre sans pour autant empiéter sur le territoire d'une autre espèce.

En conséquence, même si la compétition interspécifique n'est pas facile à mettre en évidence dans la nature, elle est vraisemblablement intense. Elle sera à l'avantage de l'espèce la plus compétitrice, c'est à dire celle qui utilisera le mieux la niche écologique.

2.2.Prédation :

C'est la plus manifeste des relations entre les êtres vivants. Le prédateur est un animal carnivore ou herbivore qui mange un être vivant animal ou végétal nommé proie. La prédation au sens large se définit donc par la consommation de nourriture. Ce type de relation conduit à de nombreuses adaptations visant d'une part, à augmenter l'efficacité du prédateur, et d'autre part, à augmenter les défenses de la proie. Le système prédateur – proie possède une dynamique particulière. Les populations d'espèces proies conditionnent le taux de croissance de leurs espèces prédatrices car elles leur fournissent les aliments nécessaires au développement et à la reproduction des individus qui s'en nourrissent. Inversement les populations de prédateurs peuvent réduire par leurs prélèvements le taux de croissance des populations de leurs proies. Le niveau de l'intensité d'exploitation d'une population par un prédateur n'est pas déterminé, en règle générale, par un comportement prudent de ce dernier dans l'utilisation des stocks de nourriture. Les prédateurs consomment dans la plupart des cas autant d'individus de la proie qu'ils peuvent capturer de sorte qu'ils ont la capacité théorique d'éliminer la population de cette espèce. En définitive, le niveau de prédation est déterminé par l'aptitude du prédateur à capturer sa proie et par la capacité de la proie à éviter la capture.

Des modèles mathématiques plus ou moins complexes permettent de modéliser ces interactions en fonction des populations concernées. Ils essaient de modéliser les oscillations observées. De manière simple cela peut se résumer de la manière suivante : une la rétroaction de la proie sur le prédateur. Prédateur Action : prédation Proie Rétroaction. Ce type modèle n'est valable que si trois hypothèses sont satisfaites :

- Le prédateur a un rôle mineur dans la régulation de la population de proies.
- Le prédateur est spécialisé vis à vis de la proie :
- La complexité du milieu favorise la survie de la proie

Si ces trois hypothèses sont vérifiées, les effectifs des populations évolueront autour d'un équilibre. Néanmoins, ces modèles restent théoriques et il n'est pas sûr que les oscillations de ce type, observées en milieu naturel soit directement liées à un système prédateur – proie. La prédation reste un système de densité dépendant dans la mesure où il dépend de l'effectif de la population des proies et de celui de la population des prédateurs. Cette relation a été utilisée dans le cadre de la lutte biologique. Des cactus du genre *Opuntia* ont été introduits en Australie en 1839. En 1920, ces espèces couvraient 24 millions d'hectares et s'étendaient au rythme de 400 000 hectares par an. L'introduction d'un papillon *Cactoblastis cactorum*, dont les chenilles dévorent les pousses de cactus en Amérique du sud, permit en quelques années de détruire les *Opuntia* sur la quasi-totalité des terres qu'ils avaient envahies. La prédation prélève une partie des individus : le prélèvement se fait aux dépens des individus les plus faibles. Cela diminue la compétition intraspécifique au sein de la population de proies et enlève les individus incapables de donner des descendants. Cela n'est donc pas forcément défavorable pour la population de proies. Par exemple, la limitation de l'effectif de Loutres n'a pas eu de conséquences sur les effectifs des populations de Poissons qui constituent leurs proies : elles ne prélèvent donc pas d'individus actifs au sein de la population. Un autre exemple classique est donné par l'exemple des Cerfs muets sur un plateau d'Arizona. Ce plateau était peuplé au début du siècle par environ 4000 cerfs muets. Afin de favoriser l'espèce, les chasseurs ont détruits de façon systématique tous les grands carnivores. La population de Cerfs muets se mit à croître pour atteindre 100 000 têtes en 1924. En 1924 et 1925, deux hivers vigoureux ont détruits 60 % du troupeau. Le problème est qu'entre temps les Cerfs avaient dégradé la végétation de façon telle qu'elle n'a pas pu se reconstituer. Ceci a eu pour but de diminuer la capacité limite du milieu. Enfin, notons que les animaux étant hétérotrophes (ne produisant pas leur énergie à partir de nutriments minéraux), la majorité d'entre eux sont des prédateurs sauf ceux qui sont détritivores au sens large. La prédation, suivant le type de proies, recouvre des modes alimentaires très variés.

2.3.Parasitisme :

Il constitue un autre type de facteurs dépendants de la densité qui exerce une interaction négative entre espèces. On distingue les ectoparasites qui vivent à la surface du corps de leur hôte et les endoparasites qui vivent à l'intérieur de l'hôte (tube digestif, système circulatoire). Les parasites et leur hôte présentent en règle générale une adaptation mutuelle qui fait que les uns et les autres ne seront pas victimes d'une forte mortalité due à l'infestation ou aux réactions de défense. Les populations suivent alors des fluctuations semblables au système prédateur proie. Ceci est démontré par les variations entre un Puceron du Pommier et son parasite. Ainsi,

des parasites intestinaux comme les ténias vivent dans le tube digestif de leur hôte sans être digérés et inversement, celui-ci supporte le ou les ténias qu'il héberge sans trouble majeur. Chez les végétaux, la principale cause de mortalité dans les populations naturelles tient en l'existence de champignons phytopathogènes qui se développent généralement en endoparasites. Au siècle dernier, l'importation en Irlande du mildiou de la pomme de terre, *Phytophthora infestans*, ravagea des cultures de cette plante et provoqua la mort de deux millions de personnes et l'exode aux Etats Unis d'une bonne partie de la population irlandaise. Un exemple en Australie a révélé la rapidité de cette coévolution. En 1940, l'Australie étant envahie par les lapins, ses habitants introduisent le virus de la myxomatose. Cette affection, causée par le virus de Sanarelli, provoques-en quelques jours la mort des lapins qui la contracte. La première infestation par le virus tua 99.8 % des lapins, la deuxième 90 % des lapins restants et la troisième n'en tua que 50 %. Aujourd'hui, le virus n'a presque plus d'effet sur les populations de lapins. La sélection a favorisé les lapins capables de résister au virus et les virus les moins virulents. La relation parasite – hôte s'est donc stabilisé. Cependant cette adaptation n'est pas toujours possible, en particulier lorsque le parasite est un virus qui mute très vite ne laissant pas le temps à son hôte de s'adapter : cas de la grippe.

2.4.Actions négatives par émission de substances (amensalisme) :

Divers micro-organismes et des végétaux présentent une forme particulière d'actions négatives caractérisées par l'émission dans le milieu de substances toxiques. Ce type de relations antagonistes entre espèces différentes est dénommée télétoxie lorsqu'elle concerne les plantes supérieures et antibiose lorsqu'elle concerne les micro-organismes. Un cas classique de télétoxie est donné par les Noyers qui sécrètent une substance avec un radical phénol, la juglone, laquelle inhibe la croissance des plantes herbacées vivant au voisinage des arbres. Ce composé est émis par les parties aériennes et leur lessivage par les pluies l'introduit dans le sol. Au cours de l'évolution, les végétaux ont aussi réussi à se protéger de certains herbivores en sécrétant diverses substances organiques. Celles-ci leur confèrent soit un mauvais goût et une faible digestibilité, soit une toxicité redoutable. Au total, 30 000 molécules différentes ont été isolées. Les micro-organismes sont capables de sécréter des substances antibiotiques susceptibles d'interdire le développement d'autres espèces : *Streptomyces sp.*

2.5.Interactions positives entre espèces :

En fonction des cas, les interactions peuvent être plus ou moins étroites. Le commensalisme représente le cas le plus simple d'interaction positive et sans doute la première étape évolutive vers le développement de symbiose. Il se rencontre aussi bien en milieu aquatique que terrestre. Il est particulièrement fréquent entre une plante ou un animal fixé d'une part et un animal

mobile d'autre part. Il existe aussi entre deux végétaux. Dans le cas du commensalisme, l'hôte ne tire aucun bénéfice de l'organisme étranger auquel il offre en quelque sorte le gîte et le couvert. Le contact entre les deux protagonistes peut être permanent ou uniquement temporaire. Dans le cas d'un contact permanent, on peut citer le cas des lianes des forêts équatoriales qui poussent sur les arbres principaux. Pour les contacts temporaires, prenons l'exemple des crabes qui vivent dans les coquilles de moules et se nourrissent de leurs rejets.

La symbiose est aussi appelée mutualisme. Elle 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. Les symbioses sont très répandues dans le règne végétal. Des bactéries fixatrices d'azote permettent aux légumineuses de fixer l'azote atmosphérique. Les lichens constituent des associations obligatoires entre une algue (qui fournit la photosynthèse) et un champignon (qui fournit les sels minéraux et une protection contre la déshydratation). Les mycorhizes constituent un autre type d'association symbiotique dont le rôle est très important dans les écosystèmes terrestres car elles se rencontrent chez la plupart des espèces de plantes supérieures, en particulier les arbres. Ces plantes vivent en association plus ou moins étroite avec des champignons. Le feutrage myu pénétrant dans ces dernières, absorbe les éléments minéraux du sol et les transfère à la plante. A l'opposé les champignons bénéficient des glucides et autres composés biochimiques facilement assimilables présents dans les racines. Cette association est obligatoire dans certaines familles comme les Orchidées. Une des formes les plus remarquables de symbiose entre champignons et animaux est celle qui est observée chez les termites ou les fourmis champignonnistes. Les ouvrières constituent des meules à champignons dans les salles souterraines. Elles sont édifiées en entassant des fragments de feuilles d'arbres qu'elles ensemencent avec le mycélium de ce champignon. Elles alimentent la meule et se nourrissent elles-mêmes avec les filaments mycéliens. Enfin de très nombreuses espèces d'insectes vivent en association symbiotique avec une plante supérieure dont ils assurent la pollinisation : entomogamie. Les relations de mutualisme entre insectes et plantes entomogames sont particulièrement développées dans la famille des Orchidées. On a longtemps pensé que les hyménoptères pollinisateurs étaient attirés par le nectar des fleurs. Un grand nombre de ces plantes produisent effectivement du nectar et quand l'hyménoptère les visitent pour le manger, ils emportent le pollen enfermé dans des pollinies qu'ils transportent d'une fleur à l'autre. Cependant un grand nombre d'orchidées ne produisent pas de nectar. Chez ces dernières, il y a une similitude entre la fleur et l'insecte pollinisateur. Les mâles viennent sur les fleurs pour s'accoupler avec celles-ci. C'est l'odeur de la fleur proche de celle émise

normalement par la femelle qui attire les mâles qui croient rencontrer une femelle. Cette relation est obligatoire pour l'orchidée qui n'a aucun autre moyen de pouvoir être fécondée. Pour la vanille, dans les endroits où elle a été introduite, il est nécessaire que l'homme pratique des pollinisations artificielles.

Chapitre 5.

Evolutions des biocénoses

Chapitre V : Evolution des Biocénoses

1. Evolution d'un écosystème sur le long terme

A l'origine d'un écosystème, les imbrications entre les diverses communautés d'êtres vivants sont simples : on a des producteurs primaires (végétaux autotrophes = chlorophylliens) et ceux qui s'en nourrissent (les herbivores). Au fil du temps, de nouveaux chaînons trophiques (alimentaires) viennent s'y greffer (les carnivores font leur apparition), modifiant ainsi le précaire équilibre dans lequel se trouve l'écosystème : cette modification de l'entourage des espèces en place entraîne des perturbations en leur sein, qui entraînent elles-mêmes une réaction d'adaptation plutôt positive. Ainsi va la maturation des écosystèmes, grâce à la grande plasticité de la vie. Par cette complication/diversification inéluctable, les ressources de l'écosystème sont de mieux en mieux exploitées, la nature produisant des stocks considérables de matière organique. L'écosystème finit par tourner à plein rendement lorsqu'il est pourvu d'innombrables sortes d'êtres vivants : il utilise et transforme au mieux l'énergie solaire tout en présentant le maximum de biomasse possible. La diversité est, d'une part, une richesse qui va vers plus d'économie ; d'autre part, elle permet une plus grande stabilité des systèmes (la possibilité de réaliser un brassage génétique important joue un rôle essentiel dans cette « adaptabilité »). Ce qu'un écosystème perd en efficacité, il le récupère en stabilité : une forêt complexe n'est pas plus efficace qu'une prairie enherbée, mais elle connaît une forme d'homéostasie vis à vis du milieu extérieur dont elle est mieux protégée.

Dans ce type d'écosystème, le nombre d'espèces est grand, mais chacune est représentée par un petit nombre d'individus ; ce qui diffère des agrosystèmes simplifiés à outrance par le rationalisme humain ; ceux-ci ne comptant que très peu d'espèces pour un très grand nombre d'individus, ils sont plus vulnérables aux déséquilibres, car ils manquent de mécanismes régulateurs ou de pièces de rechange. L'écosystème mature est équilibré tant que la biomasse produite est supérieure à la consommation par les phytophages (herbivores), il ne doit donc jamais être surexploité ! Il dispose également d'une grande diversité parmi les décomposeurs du sol, d'où un meilleur recyclage de la matière minérale et organique : les cycles biogéochimiques sont facilités.

Pendant longtemps, on a évoqué un stade ultime atteint par n'importe quel écosystème : à l'équilibre final et quel que fut le type initial, nous avons systématiquement une forêt stable voire immortelle tant que l'homme ne s'en mêlait pas ou que les conditions climatiques

Restaient inchangées ; ce stade parfait était communément nommé « climax » ou formation 35 climaciques. Il s'avère que cette conception était erronée, car trop relative, et que l'on fait mieux de comparer les différents stades de maturation des écosystèmes à la vie d'un animal : jeune, il grandit pour atteindre l'âge mûr, puis il finit son existence par une forme de sénilité qui traduirait une diminution de ses capacités à capter l'énergie et à la faire circuler en son sein. En réalité, même une forêt connaît ses rythmes propres, ce qu'on appelle des « cycles sylvigéniques », elle doit en permanence – et je parle de chacune de ses composantes (animales et végétales) – se renouveler et répondre à des fluctuations du milieu, aussi infimes soient elles. Tous doivent constamment s'ajuster autour de valeurs moyennes afin de faire face aux oscillations du système. On ne peut donc pas parler de stabilisation absolue d'un écosystème, même s'il nous paraît inchangé depuis des siècles et des siècles : « une hêtraiesapinière surnaturelle des Pyrénées palpite et se renouvelle au rythme d'une grande respiration qui s'étale sur deux à trois siècles. Les écologues décomposent son cycle sylvigénique en 6 à 7 phases ».

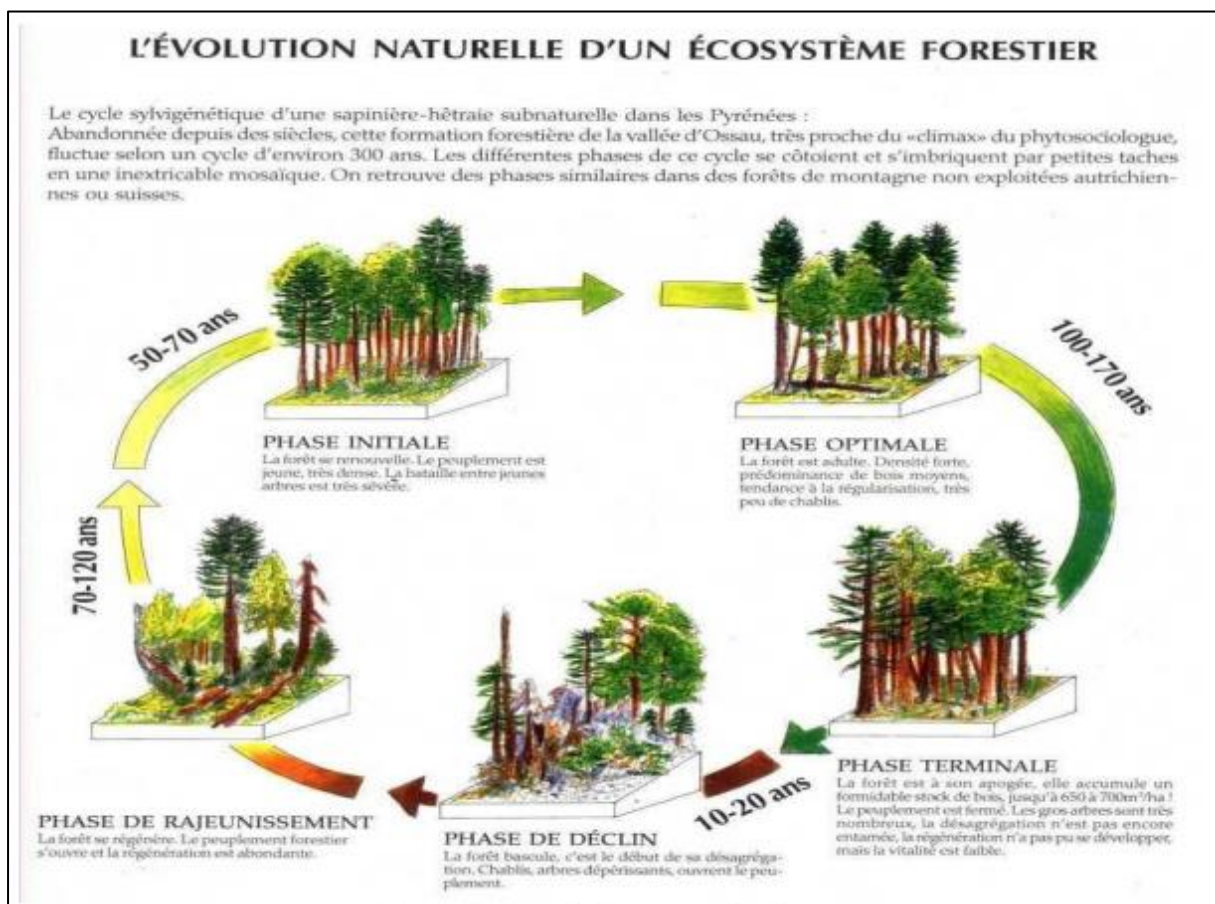


Figure.14 : Schéma de l'évolution naturelle d'un écosystème.

2. Dysfonctionnement, stress et perturbation

En théorie, un écosystème présente une certaine stabilité et son évolution a lieu sur des temps parfois géologiques ; une vie d'homme ne suffit pas à y déceler de grandes variations, sauf si un événement, aussi minime peut-il paraître, vient à le perturber. Plusieurs raisons peuvent amener un écosystème à changer de structure ou de composition et ce, sur un temps très variable. Une simple pollution de l'eau de mer peut conduire à une modification de l'incidence des rayons lumineux, poussant le fucus (une algue verte commune) à proliférer et à former une sorte de ceinture limitant la pénétration de la lumière. Du coup, les espèces d'algues qui se développent normalement en profondeur se mettent à végéter. Le même problème est créé lors des fréquentes pollutions aux nitrates répandus en trop grande quantité par les agriculteurs (qui nous nourrissent) : prolifération d'une ou de plusieurs espèces, dysfonctionnement de l'écosystème. En général, cela n'a lieu que sporadiquement.

Dans le maquis méditerranéen, le sol dégradé, plus ou moins épais, porte une végétation type dont aucun élément prédomine : arbousier, bruyère arborescente et chênes verts, dont les systèmes racinaires sont totalement imbriqués (couche arable insuffisante, substratum quasiment affleurant). Par endroits où la topographie le permet, il se peut que le chêne vert rencontre une couche pédologique (sol) plus épaisse et donnant plus de place à ses racines ; il se met alors à croître davantage en hauteur, l'ombre qu'il fait aux autres végétaux à vivoter à l'état de sous-bois. Il faudra attendre la sénescence des chênes pour, une fois qu'ils seront morts, voir à nouveau se développer le maquis tel qu'il était à l'origine. Sachant la durée de vie d'un chêne, ce phénomène ne peut être facilement perçu par une seule génération d'hommes. De même lorsqu'à lieu un changement climatique, cela ne se voit pas de façon naturelle mais, de dysfonctionnement infime en dysfonctionnement minimes, tout l'écosystème s'en verra transformé. On pourrait citer également de nombreux exemples de dysfonctionnements engendrés par l'homme. En voici un : nos décharges publiques côtières ont entraîné la prolifération d'oiseaux marins comme les mouettes et les goélands. Outre le fait que ces oiseaux ont, progressivement, envahi l'intérieur des terres avec les conséquences écologiques que l'on peut imaginer, ils ont gravement perturbé la vie des autres espèces proches littorales, notamment celles qui vivaient en micro-écosystèmes sur des îles et des îlots. Mouettes et goélands ont fini par ruiner la plupart de ces micro-zones insulaires, d'une part à force de piétinement et d'arrachage de brins d'herbe dont ils usent pour faire leurs nids, secondairement en apportant du sel marin qui, mélangé à leur fiente, a atteint l'équilibre chimique du milieu.

Je citerai enfin, puisqu'il s'agit d'insularité, l'exemple d'espèces apportées clandestinement par bateau (rats, lapins...) sur la plupart des îles du monde entier et qui y ont proliféré, au point de désorganiser assez rapidement les réseaux trophiques, et dont on ne peut plus se débarrasser.

La plupart du temps, l'écosystème peut absorber les perturbations de dysfonctionnement ou stressantes, mais il arrive que leur ampleur ou leur intensité soient telles qu'il ne le puisse plus. Ainsi en va-t-il d'un gros astéroïde qui s'écraserait sur la terre, mais aussi d'une éruption volcanique critique ou d'un méga-incendie ayant lieu à cause d'un réchauffement climatique... Les capacités de l'écosystème à se réguler et à résister aux assauts que la nature s'inflige ou que l'homme rajoute connaissent des limites ; il s'agit d'un fragile équilibre qui menace sans cesse de se rompre, une sorte d'élastique sur lequel il ne s'agirait pas de tirer trop fort. Descartes disait que nous serions, grâce à la science, comme les maîtres de la Nature. Malheureusement, c'est ce « comme » que nous omettons d'intégrer.

3. Les causes de l'évolution des biocénoses

L'action est l'influence exercée par le biotope sur la biocénose. Elle se manifeste de façon très diverse et les conséquences en sont très variées. Parmi ces conséquences, notons l'apparition des adaptations morphologiques et écologiques, le maintien ou l'élimination de certaines espèces et la régulation de leur abondance.

La réaction est l'influence exercée par une biocénose sur son biotope. Elle peut se manifester par la destruction, l'édification ou la modification du milieu.

La coaction est l'influence que les organismes exercent les uns sur les autres dans leur milieu naturel.

Les facteurs essentiels qui provoquent l'évolution des biocénoses sont d'ordre climatique, géologique, édaphique et biotique.

- Les facteurs climatiques
- Les facteurs géologiques et édaphiques
- Les facteurs biologiques

❖ Les facteurs climatiques

L'influence des facteurs climatiques est particulièrement évidente. Les changements qui se sont produits pendant les périodes glacières et interglaciaires du quaternaire qui ont modifié les distributions de la faune et de la flore dans certaines régions du globe en constituent bon exemple.

❖ Les facteurs géologiques et édaphiques

Les phénomènes géologiques comme l'érosion, la sédimentation, l'orogénèse, le volcanisme peuvent modifier profondément le biotope pour provoquer un changement considérable dans la biocénose. L'évolution des sols sous l'action combinée du climat et des organismes entraîne une évolution parallèle de la flore.

❖ Les facteurs biologiques

Ce sont les plus fréquents Ils agissent plus rapidement que les autres facteurs. L'action de l'homme est, sans doute, le facteur biologique le plus important de l'évolution des biocénoses. Les incendies, les déforestations, les introductions volontaires ou non des espèces nouvelles (espèces exotiques) dans un milieu constituent quelques-unes des interventions humaines capables de faire évoluer rapidement les biocénoses.

4. Les successions écologiques

Une succession est un changement directionnel et continu de structure des communautés dans le temps. Des perturbations d'intensité variable initient le processus puis des mécanismes complexes interagissent tout au long de la succession : colonisations, interactions biotiques directes ou indirectes, extinctions, sans oublier la transformation du milieu lui-même par les êtres vivants. En pratique, l'étude des successions permet de faire des prédictions sur le devenir des communautés et oriente les décisions pour la gestion des écosystèmes en termes de conservation et de restauration.

Supposant que pour une raison quelconque un lac soit progressivement comblé par un apport de sédiment, qu'un incendie détruit une forêt ou encore qu'un champ situé dans une zone forestière soit abandonné. Dans chacun de ces exemples, on va assister à un phénomène appelé **succession écologique**.

4.1. Le concept de succession

Le concept de succession est un des plus anciens en écologie : Henry Cowles (1899) a été le premier écologue à décrire les séquences de végétation le long des côtes du lac Michigan, du sable nu de la plage à la végétation des dunes, puis aux prairies et enfin aux forêts, lorsque l'on s'éloigne graduellement des bords du lac. La variation temporelle est renseignée ici par la variation spatiale, chaque type de végétation le long du gradient de distance représentant un âge différent de la succession.

Frederic Edward Clements publie en 1916 la théorie de la succession et du climax : sur un substrat vierge, il se produit, de stade en stade, une succession de formations végétales aboutissant à la reconstitution de l'écosystème caractéristique de la zone climatique concernée. Une succession écologique est donc une série d'étapes se déroulant selon l'ordre suivant : substrat nu → écosystème pionnier ou juvénile → stades intermédiaires → écosystème mature. Tout écosystème est ainsi assimilé par F.E. Clements à un « super-organisme » qui se développerait de manière ordonnée et prévisible pour atteindre le stade terminal « adulte » de la série, représenté par une biocénose stable, qualifiée de **climax**.

Cette théorie a été critiquée très tôt par Henry Allan Gleason (1926) pour qui les changements des communautés sont moins prévisibles car largement déterminés par des processus aléatoires, idée reprise aujourd'hui dans les modèles neutres de la biodiversité (Hubbell, 2001). Cependant, plusieurs concepts, tels que celui du climax, restent largement acceptés. Simplement, l'idée fondamentale de F.E. Clements d'un seul climax par région ne peut correspondre à la réalité.

Exemple

Successions végétales, animales et microbiennes

Il est important de considérer que les successions végétales sont également accompagnées par des successions de communautés du sol de champignons mycorhiziens et par des successions animales (invertébrés, insectes, oiseaux et micromammifères). On peut d'ailleurs observer des successions de détritivores et d'herbivores, de la dégradation des cadavres, par exemple des chaînes alimentaires partant des bactéries à grand profondeur.

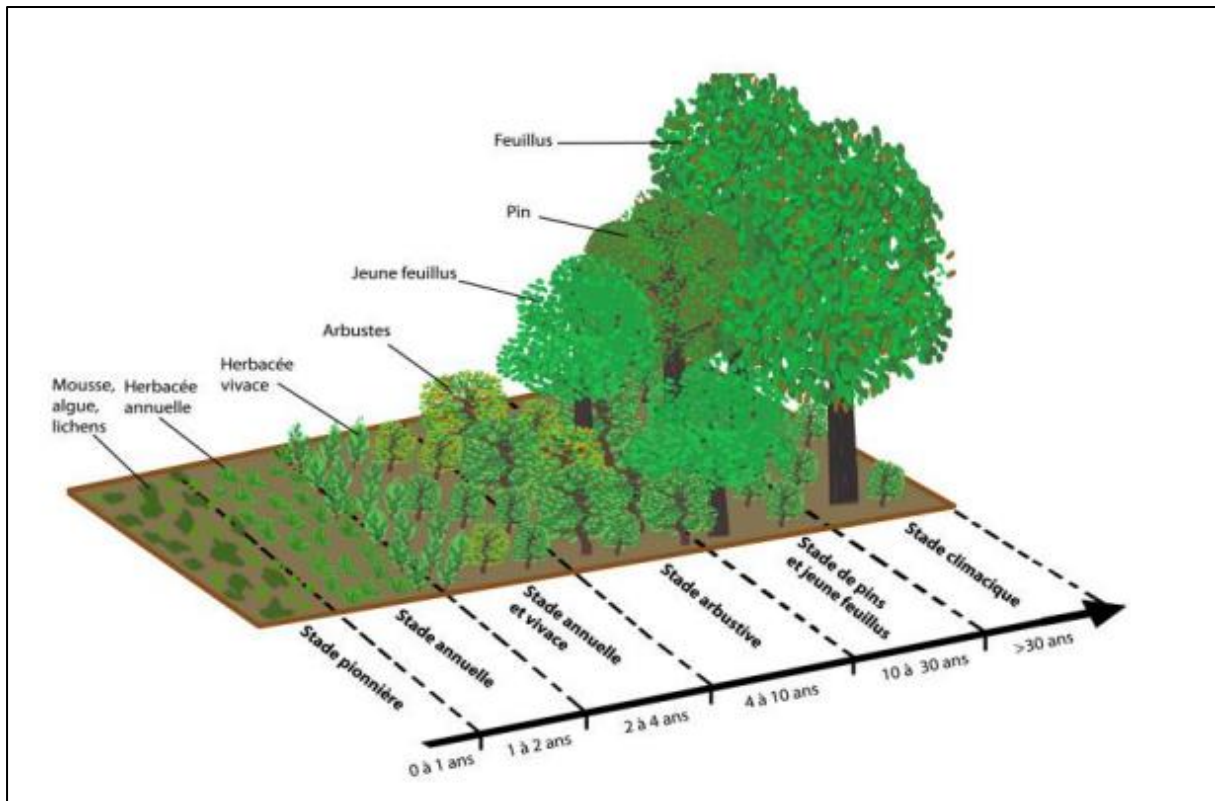


Figure 15 : Schématisation théorique de la succession écologique au cours du temps. Inspiré de (Dupuis-Tate et Fischesser, 2017)

4.2. Les notions de séries et de climax

Considérons un milieu qui n'a jamais été peuplé. Les organismes qui s'installent en premier lieu sur cette place vide sont dits des pionniers. Ces espèces pionnières qui apparaissent dans des biotopes modifiés : plantes annuelles en général, lichens sur les laves récentes, puis être progressivement remplacés par d'autres végétaux vivaces puis ligneux. Cette succession écologique se poursuivra pendant des décennies voire plusieurs siècles jusqu'à ce qu'elle atteigne son stade ultime d'évolution dénommé **climax**.

En absence d'intervention humaine, la biocénose d'un écosystème donné évolue progressivement vers un stade terminal, une biocénose stable en équilibre avec le milieu. Ce stade terminal d'évolution s'appelle le climax. La biocénose climax reste identique à elle-même pendant une durée qui correspond à plusieurs vies humaines. Si dans un milieu, qui a déjà été peuplé, on élimine tous les êtres vivants, on constate une apparition des successions secondaires qui conduisent à climax mais qui est différent de celui qui existait primitivement. Ce nouveau climax est souvent désigné par le terme subclimax.

Il existe aussi des successions qui ne se terminent pas par un climax final, ce sont des séries destructives comme ce qu'on observe dans les cadavres d'animaux. Des larves s'y forment mais évoluent négativement et finissent par disparaître

La notion de climax a été très critiquée. Pour rester valable et mériter d'être conservée cette notion doit prendre un aspect dynamique. Une forêt parvenue au stade climax n'est pas un système uniforme et immuable. C'est un ensemble hétérogène de parcelles d'âges différents qui ont été créés par des perturbations telles que le vent ou le feu. Dans la forêt climax coexistent, à côté de parcelles réellement arrivées au stade climax, un mélange de parcelles d'âge divers dont la végétation est celle ou rappelle celle des stades précédents. Cette hétérogénéité du climax explique la biodiversité élevée que l'on y rencontre. On peut donner le nom de méta climax à cette structure hétérogène qui se renouvelle constamment tout en restant identique à elle-même.

- Notion de série :

On dénomme série la séquence complète d'une succession. Celle-ci est caractérisée par une séquence rigoureuse de stades dénommés serres, comportant chacun une biocénose particulière. Les communautés transitoires constituent les stades pionniers (stade de développement) de la succession par opposition au climax qu'en représente l'ultime stade évolutif.

4.3. Notion d'écotone

Un écotone est une zone de transition écologique entre plusieurs écosystèmes.

Par exemple, une zone estuarienne est un écotone entre l'écosystème marin, l'écosystème fluvial et l'écosystème terrestre.

La variation progressive ou irrégulière des paramètres hydrologiques, pédologiques, ou encore thermiques à la frontière des écosystèmes concernés engendre une mosaïque d'habitats avec une interpénétration des faunes et des flores de ces écosystèmes.

Les écotones abritent donc à la fois des espèces et des communautés des différents milieux qui les bordent, mais aussi des communautés particulières qui leur sont propres. Ces dernières sont en général distribuées sur les zones de transitions physico-chimiques ou microclimatiques (gradients de salinité, d'humidité...). Ces zones sont appelées écoclines.

Les écotones sont donc des milieux très riches en biodiversité et, par conséquent, très vulnérables.

Exemple d'écotone avec une roselière :

L'Arboretum du Lac Tonga correspond à un corridor et se compose d'essences variées à bois tendre (Saules, Aulnes, Peupliers...) et à bois dur (Frênes, Erables, Chênes...). A l'interface entre milieux aquatiques et terrestres, cet écosystème particulier dispose d'une dynamique propre et forme une mosaïque végétale d'une grande richesse floristique dont la composition et la morphologie sont liées à des inondations plus ou moins fréquentes (GHERIB & LAZLI, 2016).

L'écotone, est la zone de transition entre deux ou plusieurs communautés écologiques différentes (biocénoses), ici la forêt et un lac



**Photo.01 : Arboretum du Lac Tonga (a) : Vue de la partie nord-ouest de l'Arboretum ;
(b): Vu de l'intérieur de l'Arboretum (Clichés. GHERIB A., 2014)**

-Ecocline :

Gradient marqué par la variation continue d'un facteur écologique (souvent climatique comme la température ou les précipitations) selon un transect géographique.

Notes : Une écocline induit un écotone, i.e. l'écocline étant le facteur de transition, l'écotone le résultat, la zone de transition sur le terrain. Il ne faut pas confondre les deux concepts, ils sont étroitement associés mais pas synonymes.

4.4. Les différents types de successions

Les successions se classe selon diverses modalités.

4.4.1. Les successions autogéniques

Les successions sont dites **autogènes** si elles sont induites par les organismes eux-mêmes (champ laissé à l'abandon). Proviennent d'un processus biotique s'exerçant à l'intérieur de l'écosystème.

Elles résultent du développement d'une communauté sur un biotope initialement perturbé et de son évolution au cours du temps vers un écosystème dont la structure et les peuplements sont de plus en plus complexes. On dénomme de ce fait, **série progressive** l'ensemble des divers stades successifs que comporte la succession.

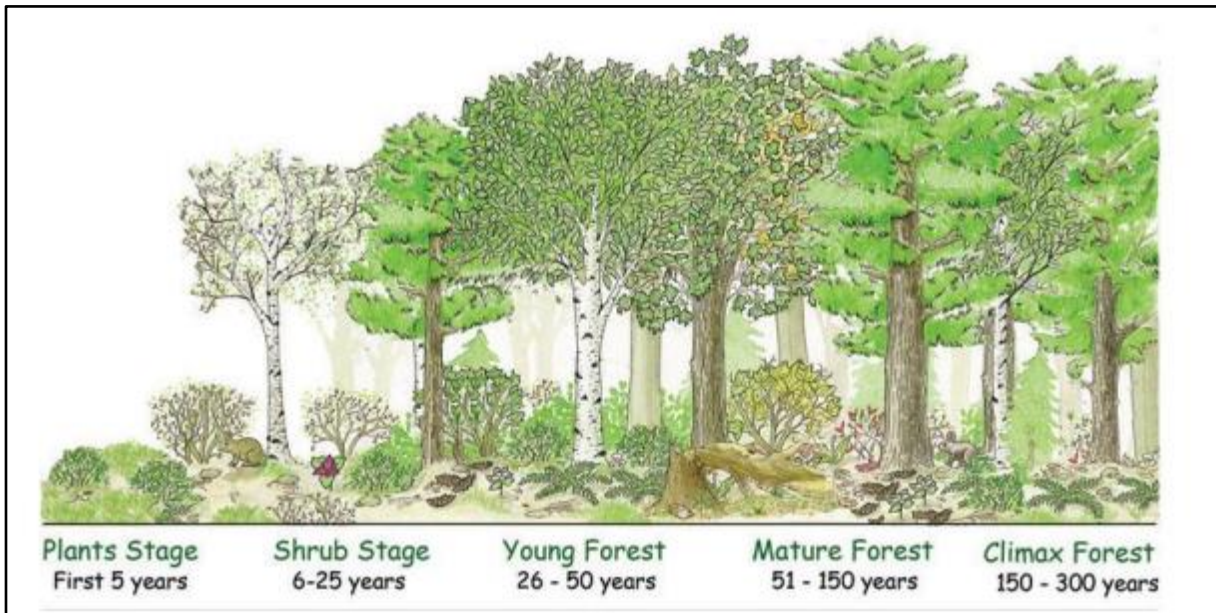


Figure 16 : Exemple d'une succession autogénique progressive

4.4.2. Les successions allogéniques

Elles sont initiées par des **facteurs externes** à la communauté comme le sont les perturbations (exemple : une inondation).

Les successions allogéniques engendrent souvent des **séries régressives** dont les divers stades évolutifs possèdent des peuplements de plus en plus appauvris. Des biocénoses instables et peuvent même parfois aboutir à la destruction totale de l'écosystème.

4.4.3. Les successions primaires

Une succession primaire se met en place sur substrat localement vierge, soit parce qu'il émerge d'un nouvellement formé (dune nouvellement formée, une coulée de lave, nouvelle île océanique), soit parce qu'une perturbation majeure a éliminé toute vie (substrat exposé suite au retrait d'un glacier...) et laissé un milieu vierge à recoloniser. Les successions primaires peuvent être rapides, de l'ordre d'une dizaine d'années pour la colonisation d'un rocher sur le littoral ou prendre plusieurs centaines d'années dans le cas d'une succession menant à une forêt. Ces successions sont en général marquées par des modifications importantes des propriétés physico-chimiques du sol par les organismes **pionniers**.

4.4.4. Une succession secondaire

S'observe suite à une perturbation physique ou biologique qui conduit à la suppression de la plus grande partie de la communauté mais pas de la matière organique des sols ou des propagules qui s'y trouvent. Une succession secondaire se développe par exemple lorsqu'une végétation est détruite ou profondément modifiée par un incendie, par le broutage, par des activités agricoles ou des pollutions. Toutefois, les successions secondaires conduisent souvent à un climax différent du climax d'origine.

Exemples de séries évolutives progressives à successions primaires et secondaires



LES SUCCESSIONS PRIMAIRES (suite)

Les contraintes liées à l'altitude sont responsables de l'allongement du pas de temps des successions écologiques en montagne.

A 1 500 m :



A 2 200 m :

Une évolution vers le climax qui demande un millénaire



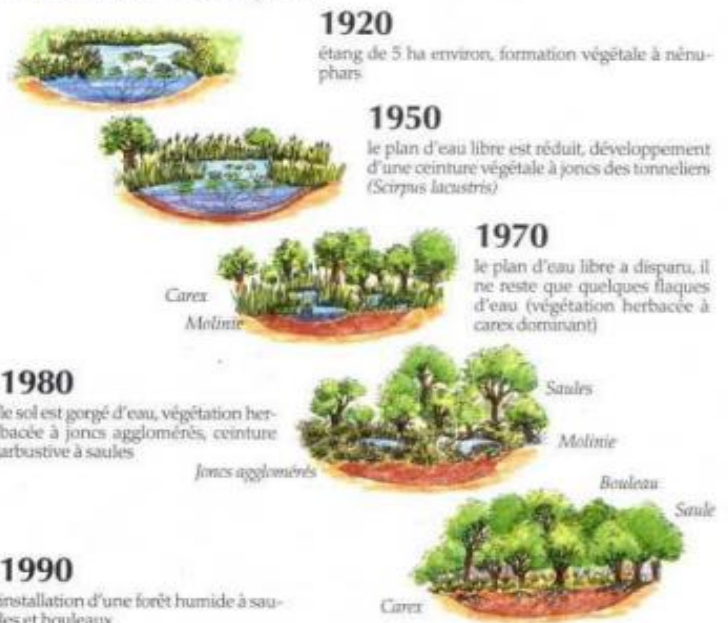
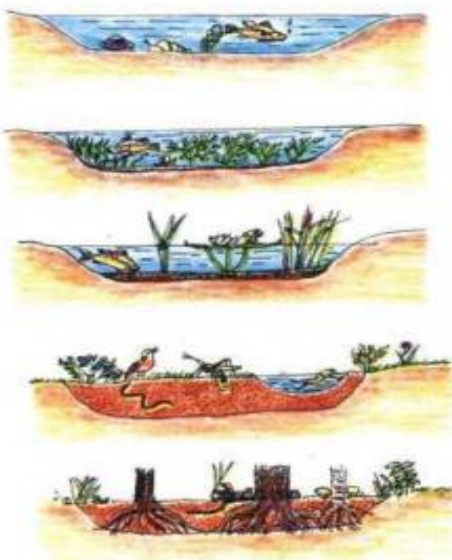
A plus de 2 200 m :

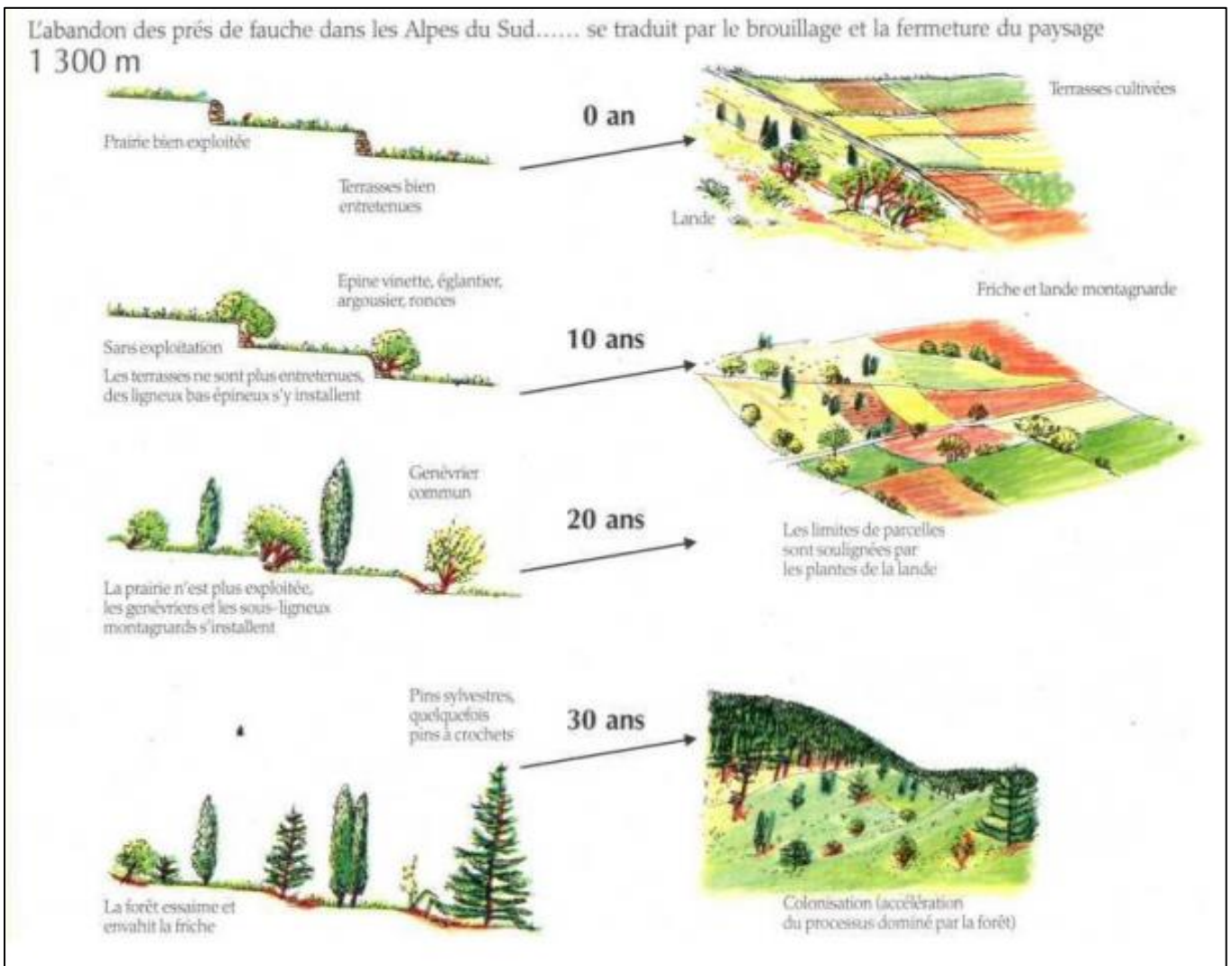
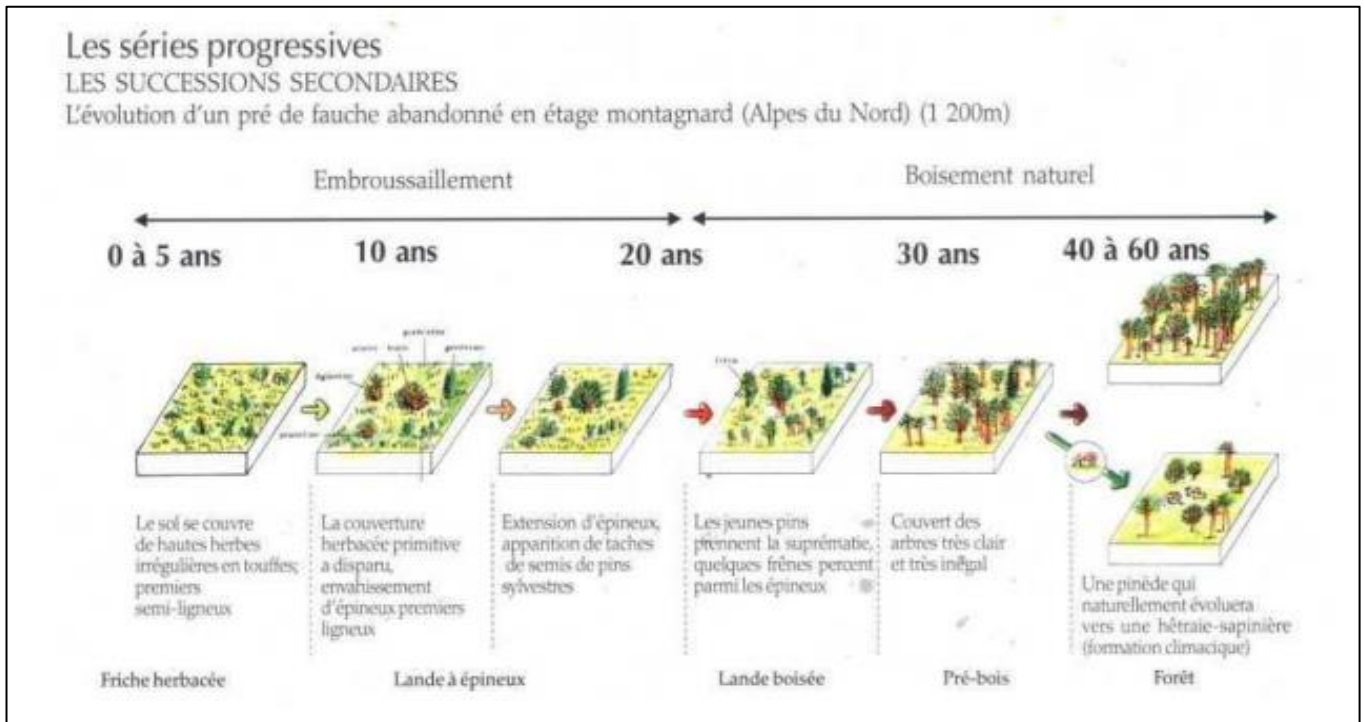


Série progressive d'un petit étang de 5 ha environ et laissé à l'abandon

Le phénomène d'atterrissement conditionne la succession des ceintures végétales

Un étang est une forêt en puissance





5. Les mécanismes

5.1. Traits d'histoire de vie des espèces

La communauté pionnière ou juvénile apparaît après la mise à disposition d'un espace nouveau ou d'une ressource nouvelle, ou, dans les populations qui occupent des milieux dont les ressources sont inexploitées, les génotypes qui produisent un grand nombre de descendants sont sélectionnés. Le taux d'accroissement est proche de r , on parle d'espèces « **Stratégies r** »

Les espèces peu nombreuses dans les stades précoces d'une succession primaire, adaptées sont adaptés aux milieux instables ; elles sont robustes et peu exigeantes ; à cycle de vie courts, à taux de multiplication élevé et grandes capacités de dispersion, les populations peuvent subir de fortes mortalités mais elles les compensent par une reproduction rapide et une forte croissance.

À l'inverse, les stades âgés de la succession vont être constitués d'espèces plus exigeantes, mieux spécialisées, à croissance plus lente et plus grande longévité. Relativement aux espèces plus d'énergie va être consacrée à l'édification et à la survie. Les populations qui vivent dans les stades climaciques ou proches de l'équilibre, avec prépondérance d'interactions biotiques (compétitions intra et interspécifique intense, prédation ...), ont des effectifs proches de la **capacité limite** du milieu. On nomme ces espèces « **stratégies K** ».

Toutefois, les approches actuelles considèrent que les espèces montrent une variation quasi continue des traits d'histoire de vie. Elles n'appartiennent pas à l'une ou l'autre de ces catégories discrètes mais se distribuent plutôt le long d'un continuum.

Caractéristiques générales des premiers et derniers stades d'une succession		
Caractéristiques	1ers stades	Derniers stades
Biotopes	Instables	stables
Croissance	rapide	lente
Longévité	faible	grande
Renouvellement des populations	rapide	lente
Fluctuations des populations	importantes	faibles
Compétition	faible	Intense (mais ajustement des niches)
Taille des individus	Petite	grande

Stratégie r → Stratégie K

5.2. Caractéristiques de l'écosystème

L'hétérogénéité spatiale de l'écosystème augmente avec la complexification des communautés et la stratification de la végétation. Les relations interspécifiques se complexifient, les niches écologiques se diversifient et se rétrécissent. La **diversité** augmente, ainsi que la **biomasse** et la **densité** des populations, jusqu'à ce que se mettent en place des mécanismes de stabilisation (**figure.17**).

Plusieurs exemples montrent cependant que les stades précédant de peu le stade climatique peuvent être plus riches en espèce que le stade climatique lui-même ; c'est le cas des forêts de hêtres par exemple. D'autre part, en dépit de son faible taux de changement, la communauté climatique n'est pas parfaitement statique ou immuable. Des micro-successions (à l'échelle d'un arbre ou d'un groupe d'arbres par exemple) prennent place régulièrement, à la faveur de perturbations suffisamment fréquentes.

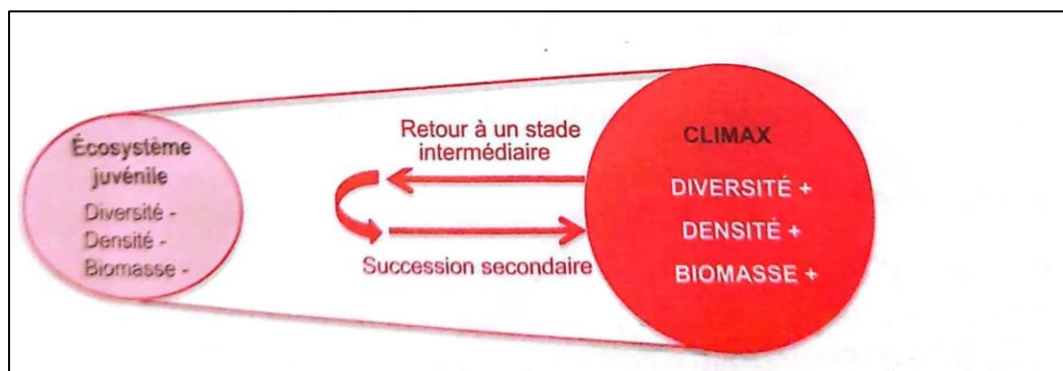


Figure 17 : Représentation schématique d'une succession primaire menant de l'écosystème juvénile au « climax », ainsi que d'une succession secondaire survenant après une perturbation et un retour à un stade intermédiaire

Souvent, les perturbations naturelles, tout comme les activités humaines (par exemple les pratiques agricoles, culture et élevage) maintiennent les écosystèmes loin du climax, à des stades intermédiaires. Un effort de restauration peut alors être vu comme une tentative d'accélérer une succession afin d'atteindre au plus vite un stade climatique désiré. Ceci peut être réalisé en augmentant l'apport de graines, en réduisant la compétition avec les espèces des stades plus précoces et en améliorant le sol pour approcher les conditions de fin de succession.

5.3. Modèles de succession

Le modèle de **facilitation** est le plus fréquemment proposé pour expliquer les successions. Les toutes premières espèces, qui s'établissent sur le substrat vierge, sont primordiales car elles permettent l'apparition du sol et donc l'ancrage des végétaux, la rétention de l'eau par le milieu, etc. L'environnement abiotique devient favorable à l'implantation d'autres espèces qui éventuellement finiront par exclure compétitivement les espèces pionnières. La dynamique écologique procéderait par des séries d'élimination d'espèces précoces par des espèces plus tardives jusqu'à ce que le climax soit atteint

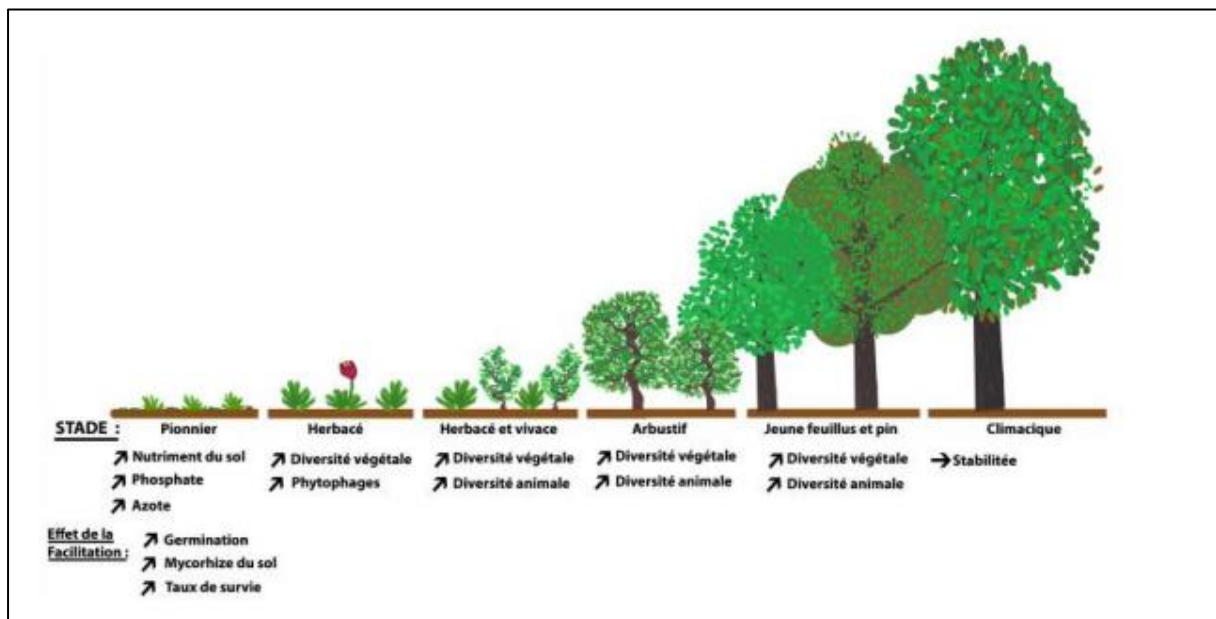


Figure.18 : Récapitulatif des différents effets généraux et de la facilitation sur les stades de succession écologique théorique, inspiré de (Chapin et coll, 1994).

Selon le **modèle de tolérance**, toutes les espèces sont au contraire capables de s'établir sur le site perturbé bien qu'avec des succès variés en termes de croissance de population. Contrairement au modèle de **facilitation**, il n'y a pas de changement de l'environnement dans un sens qui est favorable à l'invasion par les espèces de stades plus tardifs. Les espèces sont seulement triées sur la base de leur tolérance au stress lié aux interactions de compétition. Ces dernières allant en s'intensifiant avec le temps, les espèces les moins tolérantes à la compétition s'imposent tôt dans la succession mais sont éliminées plus tard par les espèces plus compétitives.

Dans le **modèle d'inhibition**, comme dans le modèle de tolérance, tous les types d'espèces peuvent s'établir rapidement après la perturbation. Cependant, certaines rendent le site impropre à la colonisation par d'autres, par exemple en sécrétant des composés toxiques dans le sol. Elles résisteront jusqu'à l'arrivée d'une perturbation qui les affaiblira et laissera une opportunité à d'autres espèces. De tels changements graduels conduiraient progressivement la succession jusqu'au climax.

Si chacun des trois modèles est supporté par des études empiriques, aucun n'est vérifié tout le temps. La facilitation expliquerait bien les successions primaires, les modèles de tolérance et d'inhibition s'adresseraient davantage aux successions secondaires pour lesquelles les conditions après perturbations sont favorables à la croissance vigoureuse de la plupart des espèces.

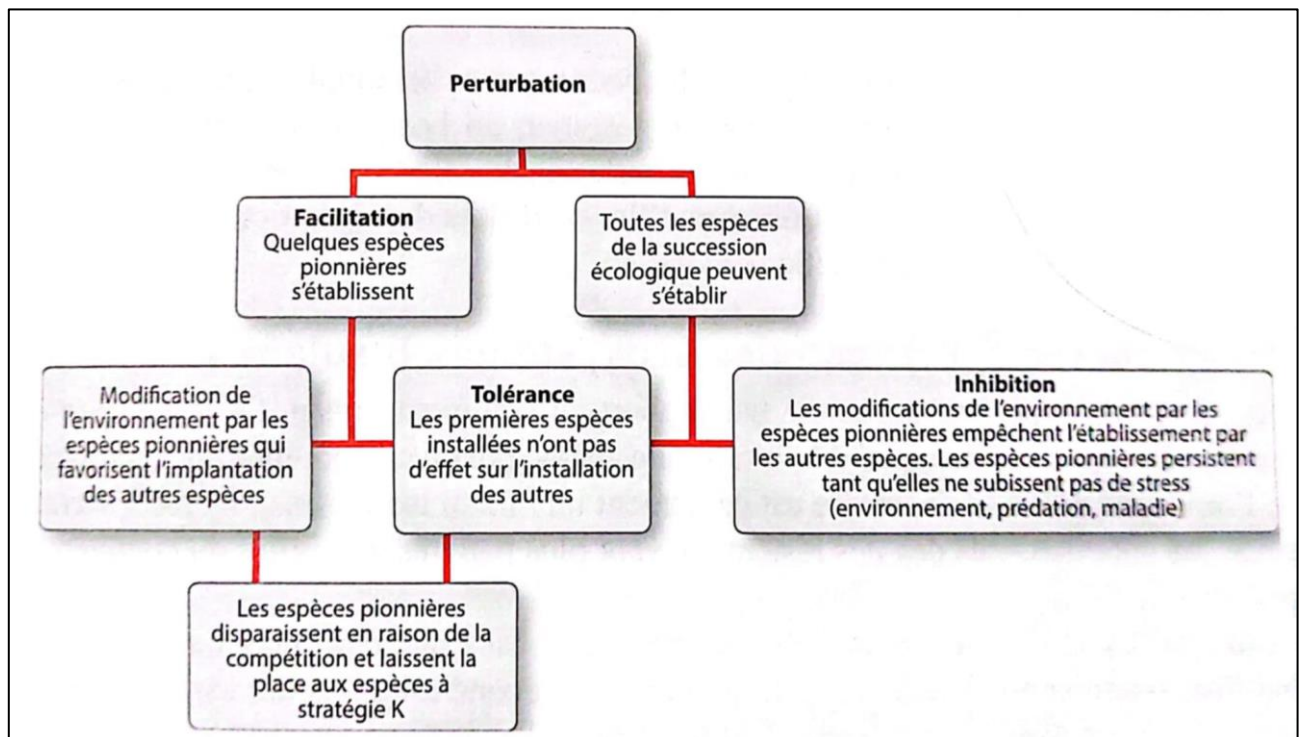


Figure 19 : Mécanismes expliquant les successions écologiques

(D'après Connell et Slatyer, 1977)

6. L'intérêt pratique de l'étude des successions

Le phénomène de succession écologique justifie les mesures qui sont prises pour la gestion de certains écosystèmes intéressants dont on souhaite conserver la flore ou la faune.



Références Bibliographiques

Références bibliographiques

- Alix Helme-Guizon ,2015 : Les populations, leur dynamique et les relations interspécifiques. Préparation à l'Agrégation de l'académie de Nantes
- Barbault, R., 1990. Ecologie générale : structure et fonctionnement de la biosphère. 2eme édition.
- Chahrour.F, un Cours et Travaux dirigés Biologie et dynamique des populations L3. UNIVERSITE ORAN1 AHMED BEN BELLA.54P
- Dajoz, R. 2006. Précis d'écologie
- Lévêque C.,2001 : Ecologie : de l'écosystème à la biosphère. Ed, Dunod, Paris.502p
- Masson, Paris, Milon, Barcelone, Mexico: 269p Faurie C., Ferra C., Médori P. & Dévaux P. 2012. Écologie, approche scientifique et pratique. 6 ème Éd. TEC & DOC, Paris. 488 p.
- Michel devalay : <http://ife.ens-lyon.fr/publications/edition-electronique/aster/RA003-03.pdf>
- Odum, E.P., 1970. Ecology, second edition. Oxford and IBH publishing co. PVT. New Delhi, Bombay Calcutta: 224p
- Perrin.N ;2006 : Biologie des populations .159p
- Ramade F. 2008. Dictionnaire encyclopédique des sciences de la nature et de la biodiversité. Dunod Éd. Paris, 726 p.
- Tirard.C, Abbadi.L,Laloi.D,Koubbi.P, 2016 : Ecologie -Licence , Master.Dunod.509p
- Triplet P. 2022. Dictionnaire encyclopédique de la diversité biologique et de la conservation de la nature. 8ème Éd., Baie de Somme, Grand Littoral Picard. France, 1315 p