

ÉCOLOGIE

Licence • Master • CAPES

Tout le catalogue sur
www.dunod.com



ÉDITEUR DE SAVOIRS

ÉCOLOGIE

Licence • Master • CAPES

■ Claire Tirard

Maître de conférences à l'université Pierre et Marie Curie (UPMC, Paris)

■ Luc Abbadie

Professeur à l'université Pierre et Marie Curie (UPMC, Paris)

■ David Laloi

Maître de conférences à l'université Pierre et Marie Curie (UPMC, Paris)

■ Philippe Koubbi

Professeur à l'université Pierre et Marie Curie (UPMC, Paris)

DUNOD

Illustrations intérieures : Bernadette Coléno

Photographie de couverture :

© Oleg Znamenskiy-shutterstock.com

Photographies intérieures (noir et blanc) :

page 50 : © jurra8 – Fotolia.com

page 54 : © Jost Stergarsek – Shutterstock.com

page 79 : © als – Fotolia.com

page 86 : © Lebendkulturen.de – Shutterstock.com

page 144 : © .AGA. – Fotolia.com

page 166 : © i-stock/laurrag

page 472 : © Szasz-Fabian Jozsef – Fotolia.com

Composition : Soft Office

<p>Le pictogramme qui figure ci-contre mérite une explication. Son objet est d'alerter le lecteur sur la menace que représente pour l'avenir de l'écrit, particulièrement dans le domaine de l'édition technique et universitaire, le développement massif du photocopillage.</p> <p>Le Code de la propriété intellectuelle du 1^{er} juillet 1992 interdit en effet expressément la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Or, cette pratique s'est généralisée dans les établissements</p>	<p>d'enseignement supérieur, provoquant une baisse brutale des achats de livres et de revues, au point que la possibilité même pour les auteurs de créer des œuvres nouvelles et de les faire éditer correctement est aujourd'hui menacée.</p> <p>Nous rappelons donc que toute reproduction, partielle ou totale, de la présente publication est interdite sans autorisation de l'auteur, de son éditeur ou du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC, 20, rue des Grands-Augustins, 75006 Paris).</p>
	

© Dunod, 2016

11, rue Paul Bert, 92240 Malakoff
www.dunod.com

EAN 978-2-10-070174-2

Le Code de la propriété intellectuelle n'autorisant, aux termes de l'article L. 122-5, 2° et 3° a), d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite » (art. L. 122-4).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles L. 335-2 et suivants du Code de la propriété intellectuelle.

Table des matières

Avant-propos	IX
Remerciements	XI
Comment utiliser cet ouvrage ?	XII

Partie 1 – Les organismes et leur environnement

Chapitre 1 Facteurs abiotiques-réponses des organismes

Fiche 1	Systèmes climatiques et hydroclimatiques	4
Fiche 2	Enveloppe écologique et facteurs de répartition des organismes	9
Fiche 3	Facteurs abiotiques et réponses fonctionnelles des organismes	14
Fiche 4	Rythmes, cycles et mouvements induits	19
Fiche 5	La diversité des échelles spatio-temporelles	23
Fiche 6	Les biomes continentaux et océaniques	28
Fiche 7	Les changements biogéographiques historiques	32
Focus	Les rétroactions vivant-conditions abiotiques	38

Chapitre 2 Environnement et évolution

Fiche 8	La sélection naturelle	42
Fiche 9	L'évolution non génétique	46
Fiche 10	La plasticité phénotypique	50
Fiche 11	La coévolution	55
Fiche 12	De l'évolution du sexe à l'évolution des sexes	59
Fiche 13	L'évolution expérimentale	64
Focus	Évolution et transferts horizontaux d'information génétique	68

Chapitre 3 Histoire de vie, compromis, stratégies d'allocation

Fiche 14	Les histoires de vie	70
Fiche 15	Stratégies d'allocation entre traits d'histoire de vie	74
Fiche 16	Compromis évolutifs et influence de l'habitat sur les histoires de vie	78
Fiche 17	Évolution des taux de survie et sénescence	83
Fiche 18	Les contraintes allométriques	87
Focus	Exploitation des espèces et évolution des traits d'histoire de vie	91
QCM		93

Partie 2 – Les relations intra et interspécifiques

Chapitre 4 Accéder aux ressources, accéder aux partenaires

Fiche 19	Les stratégies de recherche de nourriture	98
Fiche 20	Territorialité et modèles de théorie des jeux	102
Fiche 21	Choix du partenaire et compétition pour la reproduction	106
Fiche 22	Systèmes d'appariement et conflit sexuel	110

Fiche 23	La dispersion: un comportement aux causes multiples	115
Fiche 24	La dispersion: variation interindividuelle et relations avec d'autres traits	119
Focus	Combattre ou se replier?	123

Chapitre 5 Les interactions sociales

Fiche 25	La communication intraspécifique	126
Fiche 26	Vivre seul ou en société?	130
Fiche 27	Coopérer entre apparentés	134
Fiche 28	Coopérer entre non apparentés: mutualisme et réciprocité	139
Fiche 29	Coopération et partage des tâches	143
Fiche 30	Communication et décisions collectives	148
Fiche 31	Les conflits sociaux	152
Focus	La coopération chez l'Homme	156

Chapitre 6 Les relations entre espèces

Fiche 32	La compétition interspécifique	158
Fiche 33	Les relations proies-prédateurs et plantes-herbivores	162
Fiche 34	Les relations hôtes-parasites	167
Fiche 35	Le mutualisme	172
Fiche 36	La symbiose, un formidable moteur d'évolution	177
Fiche 37	Mutualisme <i>versus</i> parasitisme	181
Fiche 38	La communication interspécifique	185
Focus	L'immuno-écologie	190
QCM		191

Partie 3 – Structure, dynamique et évolution des populations

Chapitre 7 Structure démographique et dynamique de population

Fiche 39	La population, une entité structurée	196
Fiche 40	Dynamique d'une population isolée	200
Fiche 41	Les modèles matriciels de population	204
Fiche 42	Les facteurs de régulation	208
Fiche 43	L'approche métapopulationnelle	212
Focus	Réchauffement climatique, dispersion et avenir d'une métapopulation de Lézard vivipare	216

Chapitre 8 Structure génétique et évolution des populations

Fiche 44	La structure génétique d'une population	218
Fiche 45	Sélection et composition génétique des populations	222
Fiche 46	Dispersion, dérive, mutations et génétique des populations	226
Fiche 47	Systèmes de reproduction et génétique des populations	231
Fiche 48	De la divergence des populations à la spéciation	236
Focus	Sélection sexuelle et spéciation	241

Chapitre 9 Dynamique de populations en interaction

Fiche 49	De l'interaction à la démographie	244
Fiche 50	Dynamique de populations proies-prédateurs	249
Fiche 51	Dynamique de populations en compétition	253
Fiche 52	Dynamiques de populations mutualistes	257
Fiche 53	Dynamique de populations hôtes-parasites	261
Focus	Les parasitoïdes, ni parasites, ni prédateurs	265
QCM		267

Partie 4 – Écologie des communautés et des écosystèmes

Chapitre 10 Structure et dynamique des communautés

Fiche 54	Place des espèces dans les communautés – concept de niche écologique	272
Fiche 55	Architecture des réseaux trophiques	276
Fiche 56	Les forces d'interaction	281
Fiche 57	Les successions écologiques	286
Fiche 58	La biogéographie insulaire	290
Focus	Les îles de l'archipel des Aléoutiennes – un laboratoire naturel	295

Chapitre 11 Diversité et écosystème

Fiche 59	Richesse ou diversité spécifique	298
Fiche 60	Facteurs déterminant la richesse des communautés	303
Fiche 61	Les grands gradients environnementaux de richesse spécifique	307
Fiche 62	Biodiversité, perturbation, stabilité	311
Fiche 63	Biodiversité et productivité	315
Focus	États alternatifs stables	319

Chapitre 12 Les transferts d'énergie et de matière

Fiche 64	Les sources d'énergie et de matière	322
Fiche 65	Les flux d'énergie et de matière	326
Fiche 66	La production primaire	330
Fiche 67	Décomposition et minéralisation	335
Fiche 68	Les organismes ingénieurs	339
Focus	Le zooplancton et la pompe à carbone océanique	343

Chapitre 13 Les cycles biogéochimiques

Fiche 69	Le cycle du carbone	346
Fiche 70	Les écosystèmes terrestres, sources ou puits de carbone?	350
Fiche 71	Le cycle de l'azote	355
Fiche 72	Le cycle de l'eau	359
Fiche 73	La stœchiométrie écologique	363
Focus	Extension des zones d'hypoxie dans les océans	367

Chapitre 14 Les grands écosystèmes ou biomes

Fiche 74	Les forêts	370
Fiche 75	Les savanes, steppes et prairies	374
Fiche 76	Les fleuves et rivières	378
Fiche 77	Les lacs et étangs	382
Fiche 78	Les milieux marins littoraux et estuariens	386
Fiche 79	Les milieux océaniques	390
Fiche 80	Les milieux extrêmes	394
Fiche 81	Les agrosystèmes	398
Focus	Les récifs coralliens et les « forêts » de macroalgues, des écosystèmes riches et vulnérables	402
QCM		403

Partie 5 – Écologie globale, concepts émergents et défis

Chapitre 15 Biosphère et changements globaux

Fiche 82	Fragmentation et destruction d'habitat	408
Fiche 83	L'écotoxicologie	412
Fiche 84	La crise de l'eau	416
Fiche 85	La crise du sol	420
Fiche 86	La crise climatique	424
Fiche 87	L'acidification des océans	429
Fiche 88	Les changements climatiques et biogéographiques	434
Fiche 89	Espèces introduites, espèces invasives	438
Fiche 90	La crise de la biodiversité	443
Focus	Perturbateurs d'information : pollutions chimiques et transferts d'information entre les organismes	448

Chapitre 16 Écologie et société

Fiche 91	Le concept de biodiversité	450
Fiche 92	Les services écosystémiques	454
Fiche 93	Écologie et conservation	458
Fiche 94	L'ingénierie écologique	463
Fiche 95	L'agroécologie	467
Fiche 96	Changements globaux et santé	471
Fiche 97	Écologie industrielle, écologie urbaine	476
Focus	L'écologie participative	480
QCM		481

Glossaire	483
Bibliographie	494
Index	496

Avant-propos

L'écologie en tant que science s'est constituée dès l'origine autour du projet un peu fou de considérer ce qui nous entoure comme un «tout». De fait, le mot écologie a été inventé par Ernst Haeckel en 1866 en faisant référence explicitement à la fois aux relations que les organismes entretiennent les uns avec les autres et aux relations entre les organismes et les caractéristiques physiques et chimiques de leurs habitats. L'écologie est donc fondamentalement une discipline intégrative qui cherche à identifier et à quantifier l'organisation et le comportement émergents d'un assemblage d'êtres vivants et de composantes non vivantes, plutôt que les caractéristiques propres à chacun de ces éléments. Elle considère ses objets d'études comme des systèmes.

Un système est composé d'un ensemble d'éléments en interaction. S'il y a une seule notion à retenir en écologie, c'est celle d'interaction : interactions entre organismes vivants, et interactions entre organismes vivants et composantes non vivantes. Il y a interaction entre deux éléments A et B quand A agit sur B et que, dans le même temps, B rétroagit sur A. En d'autres termes A et B sont intimement liés et il n'est pas possible de prédire le comportement de A si l'on ne prend pas en compte celui de B, et réciproquement.

L'écologie est une science de la complexité, qui tente une synthèse entre le vivant et le non vivant. Pour parvenir à ses fins, elle plonge ses racines dans la thermodynamique et l'évolution darwinienne. La première permet d'identifier les ressources primaires et les contraintes qui déterminent le cadre dans lequel les organismes peuvent survivre, croître et se reproduire. La seconde explicite les stratégies innombrables par lesquelles les êtres vivants s'accommodent de leur environnement, c'est-à-dire résistent à ses effets négatifs et tirent le meilleur parti de la matière, de l'énergie, de l'espace et du temps disponibles.

Avec l'écologie, rien n'est jamais figé. Tout d'abord, l'environnement physico-chimique varie, avec les saisons, avec les cycles astronomiques, avec l'activité volcanique, etc. Le degré d'adaptation, c'est-à-dire la probabilité de maintien à long terme d'un organisme, et les modalités de cette adaptation, sont sans cesse remises en cause. Ensuite, les organismes changent l'environnement, passivement du fait de leur présence et de leur consommation de ressources, et surtout activement en raison de stratégies physiologiques, comportementales, reproductives etc. qui rendent leur environnement proximal plus favorable. Enfin, chaque organisme est un élément de l'environnement pour tous les autres, ce qui fait qu'il s'ajuste continûment aux dynamiques des autres tout en les modifiant à son tour.

L'écologie est une science mature, qui produit des théories, c'est-à-dire des représentations simplifiées du monde, valables dans quasiment toutes les situations, et qui débouchent sur une capacité à scénariser le futur ou à reconstituer le passé. Elle y gagne du coup une capacité nouvelle à concevoir et guider l'action. Par ailleurs, le terme écologie n'est plus restreint au domaine scientifique comme en témoignent les concepts d'écologie politique, d'écologie industrielle ou d'écologie urbaine, soulignant ainsi l'efficacité des concepts clés et des modes de raisonnement de l'écologie autour de l'idée de système, de variabilité, d'évolution, d'interaction, de pluralité des échelles de temps, d'hétérogénéité. Enfin, de nombreuses problématiques de l'écologie renvoient à

des objets ou des enjeux à forte dimension sociale, comme la forêt par rapport à la régulation du climat ou le sol par rapport à la durabilité de la production agricole.

L'écologie est à un moment charnière de son histoire. Elle n'est plus seulement une discipline poursuivant des objectifs cognitifs, elle est devenue une science socialement impliquée. Si elle est construite sur des concepts et des méthodes qui lui sont propres, elle est aussi une science carrefour qui se nourrit de beaucoup d'autres disciplines du vivant et du non vivant. En ce sens, l'écologie donne accès à une compréhension intégrative de notre environnement, à une conscience plus solide de la logique du monde qui nous entoure. Elle renouvelle les questionnements éthiques sur le vivant tout en offrant des outils nouveaux, concrets, de gestion prédictive de l'environnement. Le défi, voire la difficulté, pour l'écologie contemporaine, est d'assumer ce rôle social inéluctable, tout en préservant ses spécificités conceptuelles.

Cet ouvrage présente les principaux concepts de l'écologie enseignés de la Licence au Master. Le cours est présenté sous forme de fiches associant des notions fondamentales et des exemples représentatifs. En fin de chapitre, des focus apportent des développements en lien avec une problématique actuelle. Des ressources numériques sont proposées sur le site dunod.com sur la page de présentation de l'ouvrage. Vous y trouverez la liste complète des références bibliographiques ainsi que des questions tirées de sujets d'examen avec leurs corrections.

Remerciements

Nous tenons à remercier chaleureusement pour la relecture de parties de l'ouvrage ainsi que pour leurs conseils lors de la rédaction :

Claudie Doums, directeur d'études EPHE, Paris

Sébastien Duperron, maître de conférences à l'université Pierre et Marie Curie, Paris

Gérard Lacroix, chargé de recherches Centre National de la Recherche Scientifique, Paris

Nicolas Loeuille, professeur à l'université Pierre et Marie Curie, Paris

Mathieu Molet, maître de conférences à l'université Pierre et Marie Curie, Paris

Thibaud Monnin, directeur de recherches Centre National de la Recherche Scientifique, Paris

Nous remercions les collègues qui ont bien voulu nous fournir des photographies :

Timothée Cook, université Pierre et Marie Curie, Paris

Stéphane De Greef, Nature Tours – Photography Research & Cartography, Siem Reap

Sébastien Duperron, université Pierre et Marie Curie, Paris

Pierre Fédérici, Centre National de la Recherche Scientifique, Paris

Davide Gaglio, Percy FitzPatrick Institute of African Ornithology

Jacques Gignoux, Centre National de la Recherche Scientifique, Paris

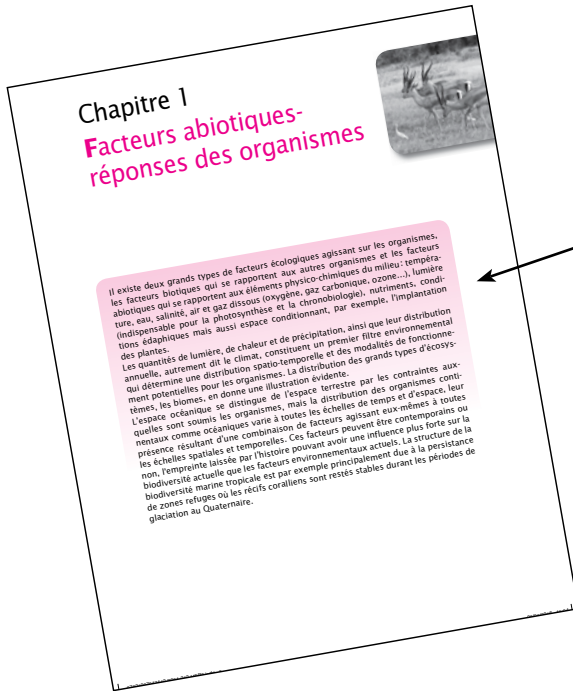
Gérard Lacroix, Centre National de la Recherche Scientifique, Paris

Thibaud Monnin, Centre National de la Recherche Scientifique, Paris

Patrick Mordelet, université Paul Sabatier, Toulouse

Christian Peeters, Centre National de la Recherche Scientifique, Paris

Comment utiliser



Le cours est structuré en 5 parties et 16 chapitres

Il existe deux grands types de facteurs écologiques agissant sur les organismes. Les facteurs biotiques qui se rapportent aux autres organismes et les facteurs abiotiques qui se rapportent aux éléments physico-chimiques du milieu: température, eau, salinité, air et gaz dissous (oxygène, gaz carbonique, ozone...), lumière (indispensable pour la photosynthèse et la chronobiologie), nutriments, conditions édaphiques mais aussi espace conditionnant, par exemple, l'implantation des plantes.

Les quantités de lumière, de chaleur et de précipitation, ainsi que leur distribution annuelle, autrement dit le climat, constituent un premier filtre environnemental qui détermine une distribution spatiale-temporelle et des modalités de fonctionnement potentielles pour les organismes. La distribution des organismes continentaux, les biomes, en donne une illustration évidente.

L'espace océanique se distingue de l'espace terrestre par les contraintes auxquelles sont soumis les organismes, mais la distribution des organismes sur les échelles spatiales et temporelles varie à toutes les échelles de temps et d'espace. La présence résultant d'une combinaison de facteurs agissant être contemporains ou non, temporellement et spatialement. Ces facteurs peuvent être contemporains ou non, temporellement et spatialement. Ces facteurs peuvent être contemporains ou non, temporellement et spatialement. Ces facteurs peuvent être contemporains ou non, temporellement et spatialement.

100 fiches de cours
Les notions essentielles avec des renvois pour naviguer d'une fiche à l'autre

Les notions à retenir

fiche 55

Architecture des réseaux trophiques

Charles Elton (1958) fut le premier à constater que les chaînes alimentaires ne sont pas des unités isolées mais sont interconnectées au sein de réseaux trophiques. Cette interconnexion de chaînes amène à une très grande complexité. Un réseau a-t-il pour autant une organisation aléatoire? Peut-on dégager des règles générales d'organisation?

1. Caractériser un réseau trophique
Caractériser un réseau trophique revient à étudier son architecture et à quantifier les forces d'interaction.

Un réseau trophique, lorsqu'il est appréhendé sous l'angle des interactions biotiques, est l'ensemble des espèces unies par des liens trophiques, coexistant en un lieu donné, ainsi que ces liens trophiques qui les unissent. Les réseaux trophiques sont par conséquent les supports des flux d'énergie et de matière qui traversent les communautés.

Quelles espèces, quels liens et de quelle force?
Une des premières choses qui attire l'attention lorsque l'on étudie les réseaux trophiques est le nombre important d'espèces et la diversité des liens entre les espèces. De fait, les réseaux trophiques, souvent réduits aux seules relations proies-prédateurs, devraient prendre en considération l'ensemble des liens de type consommateur-ressource. Beaucoup d'énergie peut par exemple circuler directement dans les réseaux trophiques au travers des parasites, en dépit de leur petite taille: ils peuvent servir de source de proies importante, beaucoup d'organismes se nourrissant d'ectoparasites. Les prédateurs peuvent aussi consommer les parasites via les proies infectées, avec une contribution non négligeable à leur alimentation.

Effets létaux ou non létaux
Les effets non létaux sont fréquents et peuvent affecter la composition des communautés tout comme les effets létaux. Dans beaucoup de cas, les parasites ont des effets non létaux sur leurs hôtes, en abaissant simplement leur croissance et leur fécondité. Les prédateurs ont des effets non létaux lorsque les proies réagissent à leur présence en changeant leur comportement. Par ces modifications, les proies évitent la prédation mais peuvent aussi voir leur croissance et leur fécondité diminuer. Si certaines espèces de proies trouvent par exemple des zones refuges, elles peuvent dans le même temps délaisser des opportunités de recherche de nourriture, ce qui peut résulter en une augmentation des populations consommées, à un niveau trophique plus bas.

La **richesse spécifique** (S) du réseau, c'est-à-dire le nombre d'espèces, est donnée par le nombre de nœuds dans la représentation graphique d'un réseau (figure 55.1). Les espèces peuvent aussi être classées sur la base de leur position au sein des réseaux trophiques. Le réseau représente alors les groupes fonctionnels ou «espèces trophiques»

(par exemple phytoplancton, petit zooplancton...) et non plus les différentes espèces avec les liens qui les relient.

Une fois les espèces identifiées, on peut se demander combien il existe de liens potentiels (L_p) entre ces espèces et de liens effectivement réalisés (L) (figure 55.1). Le nombre de liens possibles est donné par S^2 (ou $S \times (S-1)$ sans cannibalisme). Le rapport L/L_p donne la **connectance** (C) du réseau (généralement calculée sans cannibalisme). Ainsi, un réseau constitué d'espèces spécialistes (consommant peu de proies) devrait avoir une faible connectance alors que la connectance d'un réseau composé d'espèces généralistes devrait être élevée. L'**intensité de liaison** (I) correspond au nombre moyen de liens par espèce.

Dans la terminologie des réseaux, la **complexité** est le produit du nombre d'espèces par la connectance (SC).

Figure 55.1 Représentation et terminologie propre aux réseaux
On appelle: Espèces trophiques, les groupes d'espèces ayant les mêmes prédateurs ou les mêmes proies; Espèces basales, les espèces qui ne se nourrissent pas d'organismes vivants au sein du réseau (généralement des plantes); Prédateurs de sommet, les espèces qui ne sont pas consommées au sein du réseau; Omnivores, les espèces qui se nourrissent sur plus d'un niveau trophique; Cannibalisme, un cycle au cours duquel une espèce consomme des membres de son espèce.

276

277

De très nombreux schémas

Des renvois vers les fiches ou le cahier couleur

cet ouvrage ?

Les réponses commentées au verso

Des QCM en fin de parties pour s'auto-évaluer

QCM Indiquez les réponses exactes. Les réponses sont au verso.

1.1 Les grands courants marins sont causés majoritairement par :

- a. le vent de surface
- b. la température de l'eau
- c. la salinité de l'eau
- d. le mouvement des plaques océaniques

1.2 L'effet de serre provient de :

- a. l'absorption par la croûte terrestre de l'énergie du rayonnement solaire
- b. l'absorption par les océans de l'énergie du rayonnement solaire
- c. l'absorption par les gaz de l'atmosphère de la chaleur produite sur terre
- d. la déposition de chaleur par défaut d'isolation des bâtiments

1.3 Quels sont les deux facteurs les plus importants pour expliquer la répartition des biomes ?

- a. températures et latitude
- b. température et pluviosité
- c. altitude et pluviosité
- d. température et nature du sol

1.4 Les limites de tolérance délimitent une gamme de tolérance :

- a. généralement plus large chez les organismes vivants dans des milieux stables
- b. généralement plus étroite chez les organismes vivants dans des milieux stables
- c. qui peut être élargie par acclimatation
- d. qui n'est pas influencée par l'acclimatation

1.5 L'aptitude de ces affirmations est correcte ?

- a. la sélection naturelle agit sur les individus et en conséquence les populations évoluent
- b. la sélection naturelle agit sur les populations et en conséquence les individus évoluent
- c. la sélection naturelle agit sur les populations et en conséquence ces individus évoluent
- d. la sélection naturelle agit sur les individus et en conséquence ces individus évoluent

1.6 Comment appelle-t-on les caractéristiques d'un organisme qui influencent sa valeur sélective ?

- a. le phénotype
- b. les traits sélectifs
- c. les traits d'histoire de vie
- d. la valeur phénotypique

1.7 Un compromis évolue entre deux traits :

- a. une corrélation positive entre ces deux traits
- b. la conséquence d'un enjeu d'allocation des ressources entre ces deux traits
- c. une contrainte évolutive pour les traits concernés
- d. un choix à faire entre deux histoires de vie

1.8 Quelles sont les propriétés essentielles que doit posséder un caractère pour pouvoir être soumis à sélection naturelle ?

- a. variabilité entre individus, dominance, relation avec la valeur sélective
- b. variabilité entre individus, héritabilité, relation avec la valeur sélective
- c. dominance, héritabilité, relation avec la valeur sélective
- d. héritabilité, relation avec la valeur sélective

93

Réponses

1.1 b et c. En simplifiant, au niveau des hautes latitudes, les eaux denses (refroidies et salées) s'enfoncent et se dirigent vers les basses latitudes. Elles remonteraient en surface et se réchauffent au niveau des tropiques.

1.2 Aucune. La réponse e est proche mais incomplète. L'effet de serre résulte d'une interaction terre, mais est surtout le résultat d'un « ping-pong » thermique (échanges de chaleur dans les deux sens) entre l'atmosphère et la surface de la terre.

1.3 b. La répartition des biomes est essentiellement contrainte par le climat.

1.4 b et c. Les limites de tolérance sont les valeurs extrêmes des facteurs abiotiques dans lesquelles une espèce peut vivre. La stabilité de l'habitat favorise des régressions à gamme de tolérance étroite. L'acclimatation se fait en général en lien avec un élargissement de la gamme de tolérance.

1.5 a. La sélection défavorise les individus mal adaptés à l'environnement, et les allèles qu'ils portent vont diminuer en fréquence dans la population. La sélection favorise les individus adaptés à l'environnement et les allèles qu'ils portent augmentent en fréquence. La sélection naturelle agit sur les individus, pas sur les populations (réponses b et c), mais les populations évoluent en conséquence. La sélection naturelle peut aussi conduire à l'évolution des traits des individus de génération en génération, mais elle ne cause pas de changement direct des individus sur lesquels elle agit (réponse d).

1.6 c. Les traits d'histoire de vie. Le phénotype inclut les traits d'histoire de vie mais aussi d'autres traits qui n'ont pas d'effet sur la valeur sélective.

1.7 b et c. Un compromis évolue résulte d'une question d'allocation de ressources entre deux traits. Il n'existe en général pas une corrélation négative entre ces traits (corrélation qui est mesurée ou tout changement d'expression d'un trait compromet l'expression de l'autre trait).

1.8 b. La sélection naturelle peut agir sur un trait à condition que celui-ci : (1) présente des variations entre les individus, (2) soit héritable, (3) et que la valeur sélective des individus soit influencée par la variation de ce trait.

94

Et aussi...

Un glossaire

Un hors-texte de 16 planches en couleur

Des ressources numériques

Des focus à la fin de chaque partie

FOCUS Les îles de l'archipel des Aleoutiennes – un laboratoire naturel

Certaines des îles de l'archipel des Aleoutiennes, à l'extrême sud-ouest de l'Alaska, sont recouvertes d'un tapis végétal typique de la toundra, alors que d'autres sont recouvertes de prairies vertes, représentant une biomasse végétale trois fois supérieure. Or ces îles ne sont différenciables ni sur le plan climatique ni sur le plan géologique.

Donald Crone et ses collègues ont montré que les raisons étaient à rechercher dans l'introduction sur plus de 400 îles de l'archipel du renard arctique (*Lepus lagopus*) au service pour le commerce de la fourrure. Comment un prédateur carnivore peut-il causer un changement radical de communauté végétale, en composition comme en structure ?

Le renard polaire a trouvé dans ce nouvel environnement des proies abondantes et « naïves » représentées par les oiseaux de mer qui viennent se reproduire sur ces îles. En provoquant un déclin considérable des populations d'oiseaux nicheurs, les populations de renards ont en même temps réduit l'apport de guano sur les îles, fertilisant essentiel pour le maintien des écosystèmes de prairies. Plus d'un siècle après les introductions, la densité d'oiseaux de mer est environ 300 fois inférieure sur les îles avec renard et la concentration en guano n'est que 20 g par m² environ contre 600 g par m² sur les îles sans renard.

L'étude isotopique de l'azote fixe par la végétation, abondante dans les îles sans renard, indique sa provenance océanique et son transport par les oiseaux marins. En revanche, les plantes de la toundra sur les îles à renard fixent essentiellement l'azote atmosphérique, le sol ne recevant que peu de nutriments d'origine océanique.

Cet exemple montre l'interdépendance étroite des écosystèmes insulaires et marins. En effet, les oiseaux de mer prélèvent des ressources océaniques, et lorsqu'ils fertilisent ensuite la terre, ils assurent un lien entre les deux types d'écosystèmes.

Si d'autres études montrent une interconnexion entre écosystèmes, les îles de l'archipel des Aleoutiennes, nombreuses et de caractéristiques semblables, avec une table

diversité spécifique et biomasse représentent un extraordinaire laboratoire naturel. Cette étude, comme beaucoup d'autres, montre aussi la vulnérabilité des écosystèmes insulaires. Beaucoup d'îles à travers le monde ont été affectées par l'introduction de prédateurs. Bien que les effets directs de telles introductions dans les écosystèmes terrestres soient connus, il y a à ce jour peu d'études explorant d'éventuelles répercussions de ces effets à la base des réseaux trophiques, sur la productivité et la composition des communautés végétales ou d'autres processus écosystémiques.

Figure 1.10 Comparaison des îles aleoutiennes avec et sans renard polaire (d'après Crone et al., 2003). Moyenne (à gauche) et erreur standard de la densité d'oiseaux de mer par m² (à droite) et de la concentration en azote dans la végétation en (B) ; de la biomasse végétale (en grammes de poids sec par m²) (C) ; de la composition en azote (D) d'une plante herbacée commune (*Salix herbacea*) (E). La composition de la végétation en types de plantes est donnée en (C).

295

Points clés

À noter

Exemples

Renvois aux autres fiches

Partie 1

**Les organismes
et leur environnement**

Chapitre 1

Facteurs abiotiques- réponses des organismes



Il existe deux grands types de facteurs écologiques agissant sur les organismes, les facteurs biotiques qui se rapportent aux autres organismes et les facteurs abiotiques qui se rapportent aux éléments physico-chimiques du milieu : température, eau, salinité, air et gaz dissous (oxygène, gaz carbonique, ozone...), lumière (indispensable pour la photosynthèse et la chronobiologie), nutriments, conditions édaphiques mais aussi espace conditionnant, par exemple, l'implantation des plantes.

Les quantités de lumière, de chaleur et de précipitation, ainsi que leur distribution annuelle, autrement dit le climat, constituent un premier filtre environnemental qui détermine une distribution spatio-temporelle et des modalités de fonctionnement potentielles pour les organismes. La distribution des grands types d'écosystèmes, les biomes, en donne une illustration évidente.

L'espace océanique se distingue de l'espace terrestre par les contraintes auxquelles sont soumis les organismes, mais la distribution des organismes continentaux comme océaniques varie à toutes les échelles de temps et d'espace, leur présence résultant d'une combinaison de facteurs agissant eux-mêmes à toutes les échelles spatiales et temporelles. Ces facteurs peuvent être contemporains ou non, l'empreinte laissée par l'histoire pouvant avoir une influence plus forte sur la biodiversité actuelle que les facteurs environnementaux actuels. La structure de la biodiversité marine tropicale est par exemple principalement due à la persistance de zones refuges où les récifs coralliens sont restés stables durant les périodes de glaciation au Quaternaire.

Systèmes climatiques et hydroclimatiques

La **lithosphère**, l'enveloppe solide de la Terre, est entourée par l'**atmosphère** et l'**hydrosphère** (les milieux aquatiques océaniques et continentaux, et les glaces). Ces enveloppes interagissent dans la régulation climatique de la planète. Les océans ont une importance considérable, en raison de la superficie occupée et des caractéristiques thermiques de l'eau : pour une même quantité d'énergie absorbée, les océans se réchauffent beaucoup moins, et moins vite, que l'atmosphère ou les continents, ce qui leur permet de stocker de grandes quantités d'énergie thermique. **Capacité thermique** et aptitude à séquestrer le dioxyde de carbone font des océans les grands régulateurs du climat.

1. Les enveloppes atmosphérique et hydrosphérique

■ L'atmosphère

L'atmosphère est divisée en plusieurs couches :

1. la **troposphère** de la surface du sol jusqu'à environ 7 km d'altitude au niveau des pôles ou 16 km à l'équateur. Elle contient jusqu'à 90 % des gaz atmosphériques et la totalité de la vapeur d'eau. Elle est le siège des phénomènes météorologiques ;
2. la **stratosphère** se situe de la troposphère jusqu'à 50 km d'altitude. Le gaz ozone (O_3) est très concentré aux alentours de 25 km d'altitude et forme une couche qui, ramenée à la pression de 1 atmosphère, mesurerait 3 mm d'épaisseur ;
3. la **mésosphère** et la **thermosphère** se situent à plus grande altitude.

Les masses d'air se caractérisent par des variables physiques (température, énergie solaire, pression atmosphérique, vents, humidité, pluviométrie) qui définissent des conditions météorologiques locales.

■ L'hydrosphère

L'eau se rencontre sur la planète sous trois phases : solide, liquide et gazeuse. 97 % de cette eau est marine alors que seulement 3 % est continentale. En effet, 71 % de la surface du globe est recouverte par cinq océans, qui représentent près de 360 millions de km^2 . La température de surface de l'océan montre une zonation horizontale qui, avec les paramètres biogéochimiques, permet d'identifier des provinces océaniques.

Les masses d'eaux se caractérisent par leur température et leur salinité qui déterminent leur densité. Comme l'atmosphère, les océans sont stratifiés verticalement. La **thermocline** est une zone de transition thermique entre les eaux de surface plus chaudes et moins denses et les eaux profondes plus froides et plus denses. Elle n'est pas toujours présente et varie suivant les conditions de vent et de courant.

2. Le rayonnement solaire à l'échelle planétaire

La planète Terre baigne en permanence dans un flux d'énergie dont la quasi-totalité est originaire du Soleil. Les radiations solaires qui arrivent au sommet de l'atmosphère présentent des longueurs d'ondes comprises entre $10^{-4} \mu m$ (rayons cosmiques) et plusieurs kilomètres (ondes radios), mais 99 % de cette énergie est comprise entre 0,2 et $4 \mu m$ (figure 1.1).

Les rayons ultraviolets sont très énergétiques ; ils altèrent les molécules organiques et exercent des effets délétères sur les organismes. À l'heure actuelle, les ultraviolets sont



Fiche 6

absorbés en presque totalité par la couche d'ozone (O_3) stratosphérique. Mais certains gaz dont les chlorofluorocarbures (CFC) détruisent l'ozone stratosphérique qui est une molécule instable et provoquent l'apparition d'un trou saisonnier au niveau des régions polaires.

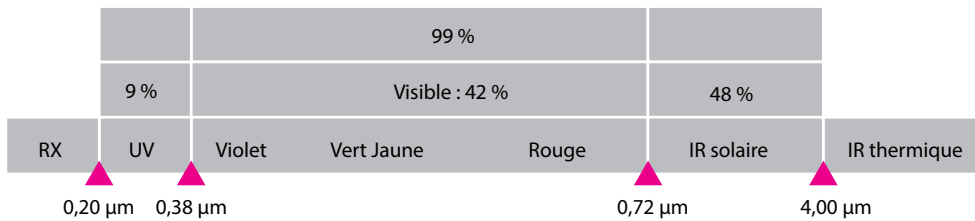


Figure 1.1 Composition du rayonnement solaire au sommet de l'atmosphère

Les infrarouges sont situés au-delà de $0,72 \mu\text{m}$ et les infrarouges thermiques au-delà de $4,00 \mu\text{m}$. Ces rayonnements sont absorbés par certains gaz de l'atmosphère et, très efficacement, par l'eau (quelques centimètres d'eau suffisent pour une absorption totale) et le sol (l'absorption est totale en quelques dixièmes de millimètres de sol). De ce fait, les infrarouges sont de puissants facteurs de réchauffement de la basse atmosphère, des eaux superficielles et des sols.

L'absorption des rayons par l'eau diffère suivant leur longueur d'onde. Les ultraviolets sont absorbés dans les premiers micromètres, l'infrarouge dans les premiers centimètres puis le rouge est absorbé, il en restera 1 % à 5 m dans une eau pure. 10 % du jaune subsiste à 60 m et 80 % du bleu à 70 m donnant ainsi sa couleur aux eaux claires du large. En raison de l'absorption rapide par l'eau liquide des ultraviolets, les organismes aquatiques sont en moyenne bien protégés, ce qui a probablement dans le passé contribué à faire des océans des milieux privilégiés pour l'apparition de la vie.

■ Le bilan radiatif de la Terre

Deux principes de base en physique permettent de comprendre comment fonctionne la Terre sur le plan thermique :

1. toute absorption d'un rayonnement par un corps solide, liquide ou gazeux entraîne l'échauffement de ce corps ;
2. tout corps échauffé émet un rayonnement, dont la nature dépend de la température atteinte par le corps en question. L'absorption de l'énergie rayonnée par le soleil (lumière visible, ultraviolets et infrarouges) par les gaz de l'atmosphère induit un réchauffement général qui induit à son tour l'émission d'infrarouges thermiques par l'atmosphère, l'eau et les sols.

L'énergie reçue à la limite supérieure de l'atmosphère, toutes longueurs d'onde confondues, est d'environ 1370 W/m^2 : c'est la constante solaire (calculée pour une surface perpendiculaire à la direction des rayons solaires). Cette quantité n'arrive pas sur un objet circulaire plan (de surface πr^2), mais sur un objet sphérique (de surface $4\pi r^2$), le sommet de l'atmosphère reçoit donc en moyenne 342 W/m^2 ($1370/4 = 342$).

Seule une partie de ce rayonnement arrive au sol (environ 168 W/m^2). Le reste est réfléchi par l'atmosphère et la surface, et repart immédiatement vers l'espace (environ 107 W/m^2) ou est absorbé par cette même atmosphère (environ 67 W/m^2). La partie

de l'énergie qui est réfléchi par la surface dépend du pouvoir réfléchissant de l'objet : neige (40 à 85 %), désert (31 %), forêts (6 à 20 %), mer (5 à 10 %).

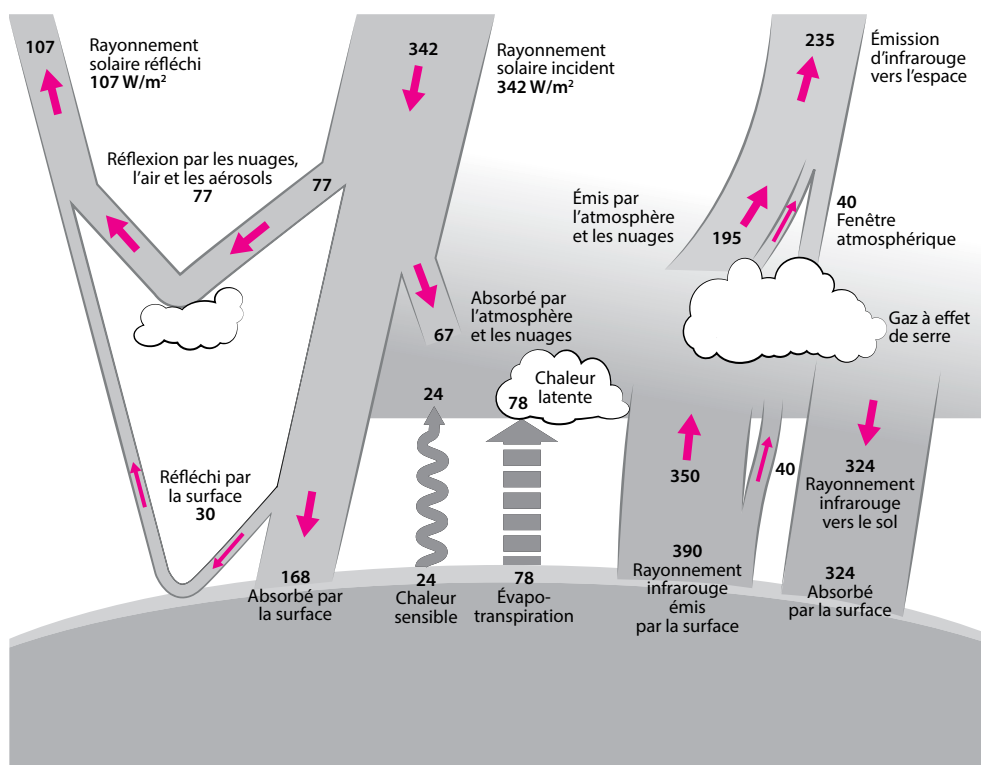


Figure 1.2 Bilan radiatif de la Terre



L'**effet de serre** résulte de l'absorption d'infrarouges rayonnés par la surface de la Terre par des gaz de l'atmosphère : un échauffement additionnel se produit, ainsi qu'une émission d'infrarouges thermiques dans toutes les directions et notamment vers le bas. D'où échauffement et émission d'infrarouges thermiques supplémentaires par la surface et ainsi de suite. Le résultat de ce « ping-pong » thermique est que la température dans les basses couches de l'atmosphère est plus élevée (+15 °C en moyenne) que s'il n'y avait pas d'effet de serre (-18 °C en moyenne).

Fiche 86

L'**effet de serre naturel** est dû pour un peu plus de la moitié à la vapeur d'eau, pour un sixième aux nuages et pour près du tiers aux gaz atmosphériques. Ces gaz sont le dioxyde de carbone (CO_2), le méthane (CH_4), le protoxyde d'azote (N_2O). L'émission massive de gaz à effet de serre liée aux activités humaines est à l'origine de l'intensification actuelle de l'effet de serre et du réchauffement de la basse atmosphère.

3. Les variations climatiques

■ Sources de variation

Globalement, l'énergie disponible à la surface terrestre varie de façon relativement ordonnée avec la latitude : c'est en effet dans la région équatoriale que la surface (le sol et la végétation, l'océan) reçoit le plus d'énergie « par mètre carré » car l'angle d'incidence du rayonnement y est le plus faible. Le flux moyen d'énergie arrivant au sol dans la zone intertropicale dépasse aisément la valeur repère de 168 W/m^2 pour frôler les 250 W/m^2 alors qu'il tombe à moins de 50 W/m^2 dans les régions polaires. Bien entendu, de nombreuses variations locales existent, notamment en raison de différences de nébulosité (plus forte dans la région équatoriale que sous les tropiques).

L'énergie lumineuse ne varie pas seulement horizontalement mais aussi en fonction de la profondeur des océans et des cours d'eaux. La pénétration de la lumière dans l'eau va dépendre de la réflexion des rayons lumineux à la surface de la mer suivant l'angle du soleil mais aussi de la présence de vagues, de l'absorption dans la couche d'eau. Cette dernière dépend de la transparence de l'eau qui est liée à de nombreux paramètres comme la charge particulaire, les matières en suspension (d'origines terrestres ou non) et la quantité de plancton.

L'influence des océans est considérable sur les températures et le régime des pluies dans les régions qu'ils bordent. Les **climats océaniques** sont plus tempérés que les **climats continentaux** où les variations peuvent être très importantes tant au niveau saisonnier que journalier. Le **relief** engendre de multiples variations du climat local : par exemple, en Amérique du sud, les bandes de précipitations sont orientées nord-sud, parallèlement à la cordillère des Andes. Les **microclimats**, climats limités à un élément du paysage, peuvent être extrêmement marqués. Il peut s'agir de la différence en montagne entre l'adret, versant qui bénéficie de plus d'ensoleillement, et l'ubac. Un autre exemple concerne les variations de températures en fonction de la profondeur dans le sol. Aux variations géographiques, s'ajoutent des **variations saisonnières** liées à des modifications de la distance Terre-Soleil.

■ Redistribution de l'énergie autour du globe

Les masses d'air s'échauffent plus aux basses qu'aux hautes latitudes : il s'ensuit des différences de densité entre l'Équateur et les pôles qui engendrent inévitablement des mouvements à l'échelle planétaire. Les mouvements entraînent un transfert massif de chaleur des basses vers les hautes latitudes et règlent les régimes de précipitations. En première approximation, l'air circule selon trois grandes cellules.

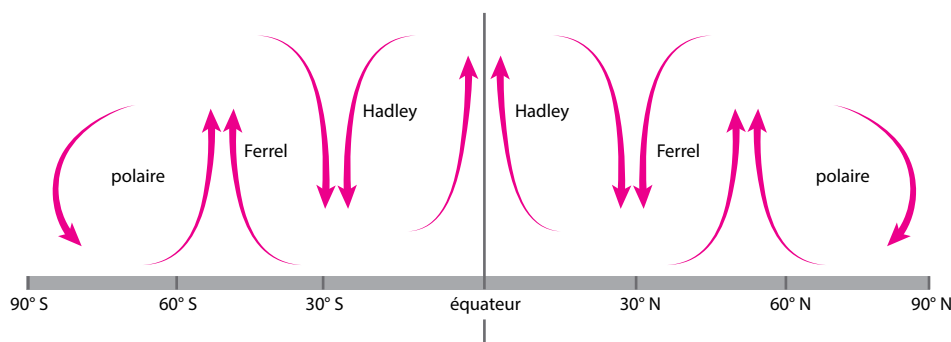


Figure 1.3 Circulation atmosphérique «cellulaire» à la surface de la Terre montrant les principales zones de courants ascendants et descendants

Ascendance: air chaud et humide. Descendance: air froid et sec (d'après Odum, 1971).

La circulation permanente et à grande échelle de l'eau des océans est appelée **circulation thermohaline** car elle est liée aux variations de température et de densité des masses d'eau (figure 1.4). Les eaux refroidies et salées plongent au niveau de l'Arctique et redescendent vers le sud à de grandes profondeurs. Réchauffées au niveau des tropiques, elles remontent en surface, où elles regagneront progressivement de la densité par évaporation tout au long de leur trajet et refroidissement, fermant la grande boucle de circulation. De manière similaire, des eaux de fond, riches en oxygène, se créent autour de l'Antarctique puis se dirigent vers les grandes profondeurs des autres bassins océaniques.



La circulation thermohaline a deux conséquences environnementales majeures

La première est le transfert massif de chaleur des régions équatoriales vers les régions polaires, ce qui contribue puissamment à la climatologie planétaire et à l'amortissement des fluctuations climatiques. La seconde est l'enfouissement en profondeur du CO₂ qui s'est dissous dans l'eau tout au long de son trajet, ce qui contribue à diminuer la concentration atmosphérique en dioxyde de carbone.

Fiche 86

Mais actuellement la hausse de température des eaux arctiques entraîne une fonte des glaces, générant un apport d'eau douce important. La densité de l'eau en est diminuée ce qui risque de perturber totalement ce système de régulation du climat.

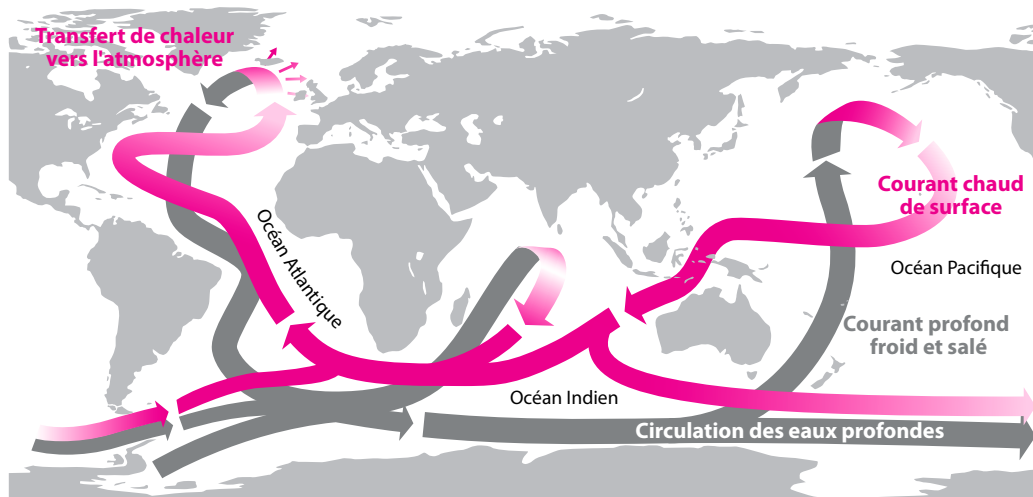


Figure 1.4 Circulation thermohaline

Enveloppe écologique et facteurs de répartition des organismes

fiche
2

Fiche 2

Pour être présent en un endroit donné, un organisme doit être immédiatement compatible avec les conditions qui règnent dans le milieu et être capable de s'insérer et de se maintenir dans les réseaux d'interactions biotiques. Autrement dit, l'organisme doit être adapté à son environnement.

Fiches
8 et 10

1. La réponse de l'organisme aux conditions actuelles de son environnement

Performance, contraintes et ressources

Pour toute variation à court terme de l'intensité d'une condition, on observe une variation des performances de l'organisme : elles sont maximums pour une valeur donnée des conditions ; au-delà et en deçà d'un maximum et d'un minimum, les conditions (dites extrêmes) ne sont pas compatibles avec la présence de l'organisme. La courbe théorique de réponse des performances à chaque type de condition prend la forme d'une cloche. Naturellement, l'amplitude de variation des conditions compatibles avec la reproduction est inférieure à celle des conditions compatibles avec la croissance, elle-même inférieure à l'amplitude des conditions compatibles avec la survie (figure 2.1).

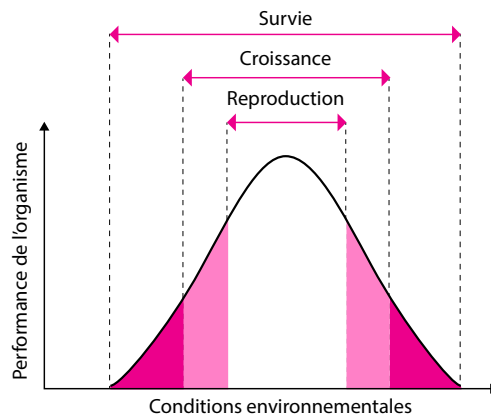


Figure 2.1 Courbe de réponse d'un organisme aux variations d'un facteur de l'environnement

L'intersection des diverses courbes en cloche définit la **niche écologique fondamentale** de l'organisme.

Chacun des facteurs abiotiques, lorsqu'il est pris isolément, peut tomber en dessous d'une valeur minimale et ne plus correspondre aux exigences de l'espèce. C'est le cas particulièrement des facteurs de type « ressources » tels que les éléments nutritifs organiques et inorganiques nécessaires à la croissance des végétaux terrestres et marins. Le facteur qui est le plus proche du minimum critique peut se conduire comme **facteur limitant**, c'est-à-dire conditionner le processus écologique en question dans sa rapidité et son ampleur.

Fiche 54

Chapitre 1



La présence actuelle d'un organisme dans un lieu donné dépend avant tout de ses performances vis-à-vis des contraintes qu'il subit et des ressources qui lui sont accessibles. Par **performance**, on entend ici la capacité de survie, la croissance individuelle et la capacité de reproduction. Par **contrainte**, il faut comprendre toute composante de l'environnement, souvent de nature physico-chimique, qui peut impacter négativement les performances de l'organisme, et par **ressource** toute composante de l'environnement qui impacte positivement les performances de l'organisme.

■ Interactions entre les facteurs

Plusieurs facteurs écologiques agissent simultanément sur les organismes et les interactions entre ces facteurs peuvent modifier les limites de tolérance pour chaque facteur pris isolément. Ceci rend difficile la prédiction de la dynamique de certains phénomènes.

Exemple

Température, lumière et photosynthèse chez une plante annuelle

La figure 2.2 illustre la variation de l'intensité de la photosynthèse chez une plante en fonction de l'intensité lumineuse et de la température. Les limites et la gamme optimale de température varient avec la lumière de façon non linéaire. Les modalités d'action de la température sur la photosynthèse sont modifiées par les modalités d'action de l'intensité lumineuse et réciproquement, les deux facteurs s'influencent mutuellement de manière non additive.

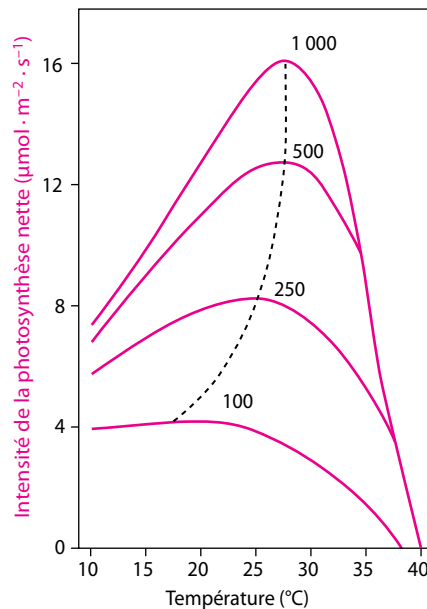


Figure 2.2 Variation de l'intensité de la photosynthèse nette en fonction de la température et de la lumière (100, 250, 500, 1 000 $\mu\text{moles photons}/\text{m}^2/\text{s}$) chez l'Arroche étalée *Atriplex patula* (d'après Larcher, 2003)

■ Gammes de tolérance larges ou étroites

Pour chaque facteur abiotique, une espèce ne peut survivre que dans une certaine gamme de variation. Par exemple, si la vie se rencontre sur une large gamme de températures, entre $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ (voire en dessous pour certaines espèces telles que les manchots empereurs en plein hiver) et plus de $110\text{ }^{\circ}\text{C}$, mêmes les espèces les plus tolérantes ne peuvent supporter des variations de plus de $40\text{ }^{\circ}\text{C}$.

- Les **sténothermes** ont un intervalle de tolérance thermique étroit d'environ $5\text{ à }6\text{ }^{\circ}\text{C}$. La sténothermie est marquée pour les organismes qui ont évolué dans des conditions de température très stables comme les poissons antarctiques depuis 34 millions d'années. Ces poissons sont des sténothermes froids ou microthermes qui vivent dans des eaux d'environ $-1,8\text{ }^{\circ}\text{C}$ et subissent des stress très importants avec une température supérieure à $4\text{ }^{\circ}\text{C}$. À l'inverse, on trouve des sténothermes chauds ou mégathermes : c'est le cas des coraux madrépores constructeurs de récifs tropicaux qui vivent entre $20\text{ et }27\text{ }^{\circ}\text{C}$.
- Les **eurythermes** sont, au contraire, des espèces à large intervalle de tolérance. Les zones littorales se caractérisent par la présence de nombreuses espèces eurythermes dont beaucoup de mollusques ou crustacés. Les moules (*Mytilus*) ou les bigorneaux (*Littorina*) sont parmi celles qui subissent d'importantes et rapides variations de températures de plusieurs dizaines de degrés lors d'un cycle de marée en été.

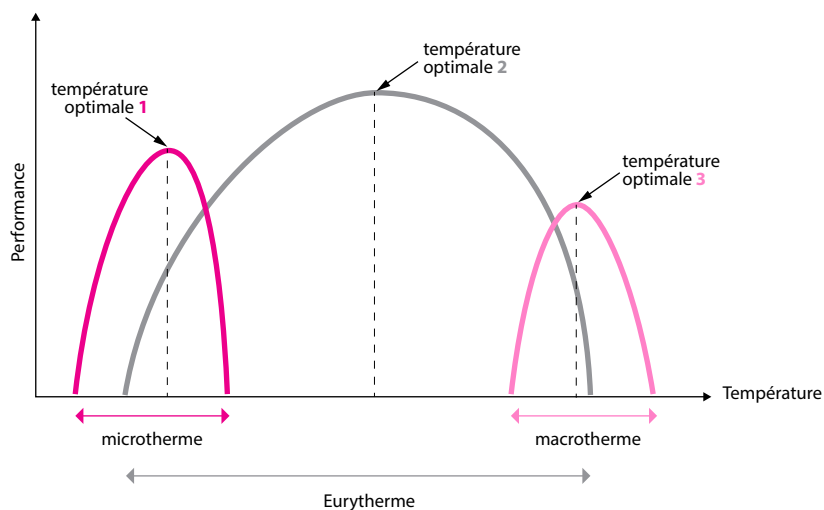


Figure 2.3 Intervalles de tolérance thermique et performances des organismes

De la même façon, on distingue les **espèces euryhalines** pouvant tolérer de larges fluctuations de salinité de l'eau (par exemple, les espèces estuariennes, de flaques de marées ou alternativement de mer et de rivière telles que les saumons) des **espèces sténohalines** (espèces purement océaniques ou purement d'eau douce).

2. Modification de l'environnement du vivant par le vivant

L'environnement perçu et exploité par les organismes est largement généré par les organismes eux-mêmes et par leurs interactions : du fait de leur simple présence, les organismes modifient la quantité et la qualité des ressources disponibles ainsi que l'intensité des contraintes, ce qui influence de fait leurs propres performances ou celles de leurs voisins immédiats.

Exemple

Modification de l'intensité lumineuse par le couvert forestier

Dans le sous-bois d'une forêt tropicale guyanaise par exemple, juste au-dessus de la surface du sol, l'intensité lumineuse n'est que de 1 % de celle qui règne au sommet et ceci n'est valable qu'à midi, au moment où le rayonnement solaire est perpendiculaire à la surface de la canopée.

L'activité de certains organismes, peut aussi créer des conditions localement plus favorables pour d'autres organismes.

Exemple

Construction de nids enrichis d'argile par les termites

Les nids construits à partir de la terre du sol constituent des zones plus riches en argiles que le sol environnant, ce qui a pour conséquence d'améliorer localement la rétention de l'eau, ainsi que les quantités de matière organique et de nutriments minéraux dans le sol. Les arbres, plantes de **type photosynthétique C3**, présentent des besoins en eau et en nutriments élevés. En conséquence, on observe souvent des densités d'arbres plus élevées sur les termitières occupées ou abandonnées que dans la savane alentour ; parfois même, le peuplement ligneux est exclusivement localisé sur les termitières.

La consommation des ressources entraîne en général leur raréfaction dans l'environnement immédiat de l'organisme. Il existe toutefois des situations inverses où l'activité de l'organisme entraîne une régénération et une concentration des ressources.

Exemple

Concentration des éléments nutritifs sous la plante

Dans des couverts de graminées soumises à des conditions désertiques, la concentration de la matière organique et des éléments minéraux (phosphore et potassium) dans le sol est maximale sous les touffes d'herbe et décroît rapidement au fur et à mesure que l'on s'en éloigne. En effet, la moitié de la **productivité** primaire dans ces couverts est de nature racinaire, les racines sont la voie d'entrée quasi exclusive de la matière morte dans le sol et elles sont essentiellement agrégées à l'aplomb des touffes. Par conséquent, toute l'activité microbienne de dégradation de la matière morte et de production des éléments nutritifs est concentrée à cet endroit : la distribution spatiale des ressources est engendrée par la distribution de la végétation. Ainsi, les plantes se constituent elles-mêmes un environnement sol proximal plus favorable que le sol distal.

3. Conditions climatiques et distribution des organismes

La présence d'un organisme en un lieu donné dépend de multiples facteurs locaux. Néanmoins, température et humidité sont des facteurs prépondérants du contrôle de la distribution spatiale des organismes terrestres au point que les valeurs prises par ces deux variables du climat permettent une prédiction robuste de la distribution de beaucoup d'espèces et d'écosystèmes.

La gamme de tolérance à la température moyenne annuelle et au total des précipitations des différentes espèces d'arbres permet par exemple de prévoir leur distribution latitudinale et altitudinale. Dans les Alpes méridionales françaises, cette distribution s'organise en étages de végétation dans lesquels les principaux arbres sont peu mélangés et se succèdent dans l'espace.

En associant précipitations et température à quelques autres variables climatiques (nombre de jours de sécheresse par exemple), ainsi qu'à l'observation de la distribution actuelle des organismes, il est possible de préciser l'**enveloppe climatique** (ou niche climatique) d'une espèce, c'est-à-dire l'ensemble des variables climatiques compatibles avec sa présence. Ce concept est très utilisé pour prédire la structure future des écosystèmes en fonction du changement climatique.

Mais, il ne désigne qu'une distribution potentielle ; pour passer à la distribution réelle, il faut tenir compte des autres dimensions de la niche écologique et des nouveaux réseaux d'interactions (compétition, mutualisme etc.) qui vont s'établir, ce qui complique sérieusement l'exercice de prédiction.

Fiche 86

Fiche 88

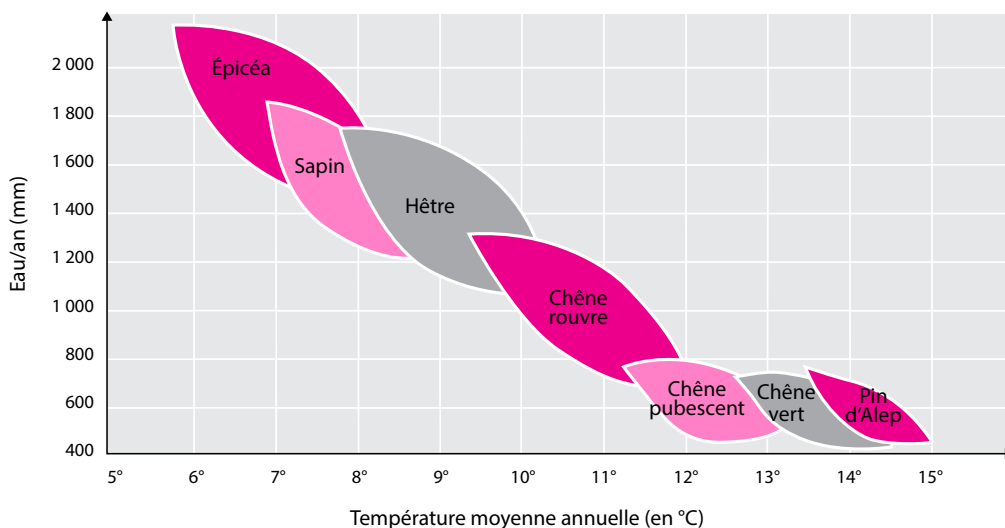


Figure 2.4 Exigences en température et pluviométrie d'arbres d'Europe occidentale (d'après Ramade, 1994)


Fiche 2
Fiche 80
Fiche 4

Les facteurs écologiques abiotiques représentent des contraintes pour les organismes lorsque leurs valeurs ne se trouvent pas dans l'optimum favorable à l'espèce.

En dépit de contraintes environnementales sévères, les organismes vivants ont colonisé avec succès les régions les plus hostiles, pôles, montagnes, déserts ou grandes profondeurs.

Leur maintien est possible grâce à des réponses mises en place à différents niveaux, morpho-anatomique, biochimique, physiologique mais aussi comportemental.

1. Eau et température, deux facteurs clés

Dans les écosystèmes continentaux, la température et la disponibilité en eau sont des facteurs primordiaux. En revanche, si la température reste un facteur écologique majeur dans l'espace océanique, la diversité biologique marine est plutôt contrainte par des facteurs physico-chimiques en lien avec les gradients de profondeur (salinité, oxygène, pression, spectre lumineux...).

■ Effets de l'eau et de la température sur les processus biochimiques

L'eau est le milieu dans lequel se déroulent les processus biochimiques. La déficience en eau induit une diminution du volume cellulaire, une augmentation de la concentration en ions et molécules organiques du cytoplasme et une diminution du **potentiel hydrique** des cellules. La diminution de ce dernier affecte toutes les fonctions cellulaires (synthèse des acides aminés et activité de l'enzyme nitrate réductase entre autres), engendre un ralentissement de la croissance méristématique, des dysfonctionnements de la méiose, etc.

La **température** accélère d'un facteur 2 les processus biochimiques tous les 10 °C environ (figure 3.1). Mais lorsqu'elle est très élevée, elle induit une inactivation et une dénaturation des protéines qui altèrent le métabolisme, une accélération de l'évaporation qui peut aller jusqu'à la dessiccation et une stimulation de la transpiration (mécanisme actif de lutte contre l'échauffement).

Lorsqu'elle est très basse, elle rend l'eau indisponible et peut engendrer des risques de gel des tissus. Dans ces conditions, il n'est pas étonnant de constater que la distribution de plantes et d'animaux est calquée sur celle de certaines températures moyennes ou extrêmes. Par exemple, la limite septentrionale de la distribution de la Garance sauvage *Rubia peregrina* en Europe est superposable à l'isotherme 4,5 °C de janvier, celle du Hêtre (*Fagus sylvatica*) à l'isotherme 2 °C de janvier.

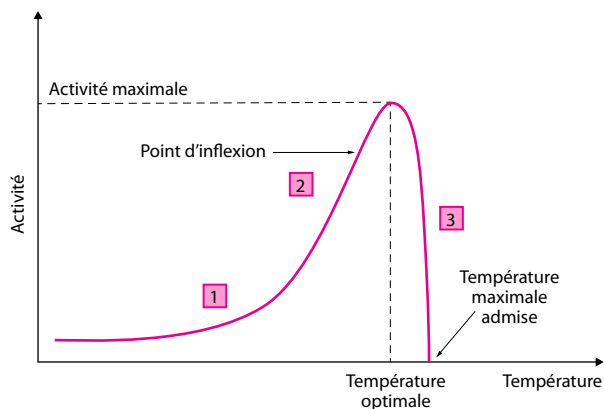


Figure 3.1 Réponse physiologique ou biochimique d'un organisme vis-à-vis de la température

(1) La température est en dessous d'un seuil permettant une activité significative, (2) l'activité s'accroît de deux fois par 10 °C d'augmentation et (3) inactivation et dénaturation des protéines.

■ Importance de la température pour la croissance et la reproduction

Pour beaucoup de plantes des milieux tempérés, arctiques et alpins, le gel hivernal ou l'alternance de basses et hautes températures est essentiel pour déclencher le début de la germination. Concernant la floraison, il existe de nombreux exemples montrant l'importance de l'interaction entre température et photopériode.

La température agit sur la reproduction des animaux comme stimulus du développement gonadique. Elle agit aussi sur la croissance qui est plus rapide à forte température pour les animaux ectothermes. Elle peut agir sur la taille définitive des organismes et sur leur morphologie en général.

La règle de Bergman relie la taille adulte des espèces animales à la température ambiante habituelle où elles vivent. Cela peut s'expliquer ainsi : une élévation de température accélère le développement sexuel chez les endothermes plus qu'elle n'accélère la croissance si bien que la taille à la maturité sexuelle diminue. La taille à la maturité sexuelle serait donc d'autant plus grande que la température est basse, à condition de comparer des espèces similaires. Par ailleurs, plus un organisme est de grande taille, plus son rapport surface/volume est faible et plus sa déperdition de chaleur par unité de poids est faible. On connaît toutefois de nombreuses exceptions à la règle de Bergman.

 Fiche 18

2. Stratégies adaptatives des organismes

■ Évitement ou tolérance

Il existe deux grands types de stratégies des organismes face aux contraintes.

- **Stratégies d'évitement** : une germination et un développement complet en quelques jours juste après une pluie significative (cas des **éphémérophytes**) ou un développement rapide à partir de réserves stockées dans des rhizomes, des tubercules ou des bulbes (cas des **géophytes**) permettent aux plantes d'échapper aux contraintes engendrées par de faibles précipitations et/ou une forte évapotranspiration. Des conditions extrêmes peuvent aussi conduire à la sélection de cycles de développement comportant des formes particulières de résistance, graines, spores, bourgeons, œufs chez les animaux (ex : œufs de durée des Ostracodes ou Cladocères, œufs d'hiver des Roti-


Fiche 4

fères ou Tardigrades). Des stratégies d'évitement peuvent passer par des mouvements des organismes, par exemple des migrations saisonnières.


Fiche 36

- **Stratégies de tolérance** : une tolérance à la dessiccation passant par une stabilisation des structures cellulaires grâce à la production de protéines et de polypeptides particuliers, se rencontre quasi exclusivement chez les cryptogames, les bactéries, les cyanobactéries et les lichens. Ces derniers, associations symbiotiques entre un champignon et une algue (ou une cyanobactérie) sont tolérants à la dessiccation grâce aux substances lichéniques produites par le champignon lorsqu'il est en présence du symbiote. Certains organismes présentent des stratégies de tolérance au gel en favorisant la formation de glace extracellulaire par transfert d'eau de l'intérieur vers l'extérieur des cellules ; d'autres produisent de façon saisonnière un alcool qui permet le maintien des fluides en surfusion (le glycérol, par exemple, chez les larves du papillon *Epiblema scudderiana*) ; plusieurs espèces de poissons polaires produisent des glycoprotéines antigels. Certaines bactéries ultrathermophiles résistent, grâce à des modifications de leurs protéines, à des températures d'environ 113 °C.


Fiche 80



Les réponses aux variations de l'environnement se traduisent souvent par des ajustements mis en place lors de phases d'acclimatation, plutôt que par des modifications brutales. L'**acclimatation** est l'expression d'une flexibilité phénotypique, qui permet un déplacement progressif de l'intervalle de tolérance, par exemple vers le haut ou vers le bas avec respectivement une hausse ou une baisse progressive de température. Les changements de température doivent être lents (par exemple sur une saison) pour permettre aux mécanismes physiologiques de se mettre en place et ces derniers sont réversibles au cours de la vie de l'organisme.

■ Homéostasie ou conformité

Les organismes peuvent être classés suivant leur capacité à réguler leur milieu interne (homéostasie) par rapport aux variations de facteurs environnementaux.

- Les **endothermes** régulent leur température par la production de chaleur dans leur propre corps. La plupart des endothermes sont homéothermes, c'est-à-dire qu'ils maintiennent leur température dans une gamme étroite. L'utilisation d'énergie est maintenue à un niveau basal lorsqu'ils se trouvent dans la zone thermiquement neutre (*preferendum*). Par contre, à des températures plus basses ou plus élevées, ils consomment de plus en plus d'oxygène et d'énergie pour maintenir leur température corporelle. En dehors de ces zones, ils rentrent en hypo- ou en hyperthermie ce qui peut conduire à la mort. Certains endothermes tolèrent toutefois des variations de leur température interne en relation avec l'environnement : c'est le cas de certains mammifères qui abaissent leur température lors de l'hibernation ; certains colibris vivant en altitude dans les Andes peuvent abaisser leur température corporelle et entrer en léthargie lors de nuits froides.
- Les **ectothermes** ont la même température corporelle que celle du milieu ambiant. Certains ectothermes sont néanmoins homéothermes si leur milieu de vie présente une grande stabilité thermique (c'est le cas de nombreux poissons marins ou d'espèces planctoniques). L'ectothermie, si elle rend les organismes plus vulnérables (au gel par exemple), est cependant beaucoup moins demandeuse d'énergie que l'endothermie : elle concerne beaucoup d'espèces, par exemple les insectes ou la grande majorité des espèces marines.