

ENSEIGNEMENT DE SCIENCES DE LA VIE ET DE LA TERRE (SVT)
°° SCIENCES DE LA VIE °°
>> Cours <<

Chapitre 17

Écologie 2

Les écosystèmes : structure, fonctionnement et dynamique

COURS COMPLET RÉDIGÉ

Objectifs : extraits du programme

Savoirs visés	Capacités exigibles
SV-J-2 Les écosystèmes : structure, fonctionnement et dynamique	
SV-J-2-1 Organisation des écosystèmes	
L'écosystème est un ensemble circonscrit par un observateur/expérimentateur. La biocénose et le biotope sont les composants de l'écosystème. La biocénose comprend l'ensemble des populations des différentes espèces, y compris microbiennes. Elle comporte une diversité intraspécifique, une diversité interspécifique et une diversité de groupes fonctionnels. La richesse spécifique est une mesure du nombre d'espèces. Il existe des indices de biodiversité tenant compte de l'abondance et de l'équitabilité des différentes espèces. Les organismes ingénieurs sont des espèces qui construisent le milieu et / ou modifient l'habitat pour d'autres espèces. La distribution spatiale des composants de l'écosystème détermine sa structure.	- Présenter la notion de richesse spécifique à partir de l'exemple de la prairie pâturée. - Présenter la notion de groupe fonctionnel dans le cas des végétaux de la prairie. - Mettre en œuvre un protocole d'étude de la diversité spécifique sur le terrain adapté aux groupes biologiques étudiés incluant une réflexion sur l'exhaustivité et la représentativité de l'échantillonnage (aire minimale, courbe de saturation). - Caractériser une structuration spatiale de l'écosystème sur le terrain (cas de la structuration verticale dans l'écosystème forestier).
Précisions et limites : <i>Aucune formule d'indices de biodiversité n'est exigible : elles sont fournies aux étudiants pour calculer ces indices et interpréter les valeurs des indices dans un contexte donné.</i>	
Liens : Stratégies r et K (SV-J-1) Diversité génétique (SV-K-1) Biodiversité des sols (BG-B-1-1) Changement climatique et biodiversité (BG-C-3-3) Activités de terrain	

SV-J-2-2 Diversité des relations interspécifiques et conséquences sur la structure de l'écosystème

Au sein de l'écosystème, les espèces entretiennent entre elles des relations variées qui affectent la valeur sélective (*fitness*) des organismes et la structure de leur population : mutualisme / symbiose, parasitisme / prédation / phytophagie, compétition, commensalisme, amensalisme.
La typologie des relations interspécifiques présente des cas limites qui, pour un couple d'espèce donné, peuvent dépendre du stade et du contexte écologique.
Ces relations interspécifiques modifient la niche écologique potentielle en une niche écologique réalisée.
Les espèces clefs de voûtes sont celles dont la disparition conduit à des modifications importantes de la structure des écosystèmes.

- Discuter de la catégorisation des relations interspécifiques et de leurs limites.
- Caractériser des interactions parasitaires, compétitives ou mutualistes.
- Analyser sur le terrain et/ou en TP le réseau des diverses relations interspécifiques centré sur un organisme (l'arbre) : épiphytes (dont lichens), parasites / phytophages, organismes mutualistes / symbiotiques, compétiteurs.
- Décrire et relier les interactions interspécifiques à la dynamique d'une population et à la délimitation de sa niche écologique réalisée à partir de sa niche écologique potentielle (en particulier dans le cas de l'effet Janzen-Connell sur la végétation).
- Expliquer le rôle des bovins, espèce clef de voûte, dans l'entretien d'un milieu ouvert prairial.

Précisions et limites :

*Les relations interspécifiques sont soutenues par un seul exemple à chaque fois vu ailleurs dans le programme.
Dans une définition basée sur la valeur sélective, la prédation (s.l.) et le parasitisme sont (selon les auteurs) des cas particuliers l'un de l'autre. Bien que polysémique, le mot symbiose est définie ici comme un cas de mutualisme où les partenaires vivent ensemble.*

Liens :

Regards sur un organisme Métazoaire : un bovidé (SV-A-1)
Regards sur un organisme Angiosperme : une Fabacée (SV-A-2)
Implications des nodosités fixatrices d'azote et mycorhizes dans la nutrition des Angiospermes (SV-B-2)
Importance des relations mutualistes dans la pollinisation et la dissémination chez les Angiospermes (SV-G-1)
Effectif des populations (SV-J-1)
Interactions trophiques (SV-J-2-3)
Biodiversité fonctionnelle des sols (BG-B-1-1)

SV-J-2-3 Fonctionnement des écosystèmes

Les interactions trophiques constituent des chaînes trophiques où les producteurs primaires et les consommateurs constituent des niveaux trophiques. Tous les consommateurs (y compris microbiens) effectuent une décomposition et une minéralisation. La production primaire est réalisée par les organismes photolithotrophes et chimiolithotrophes.
Le fonctionnement des chaînes trophiques peut être représenté quantitativement par des pyramides (biomasse et énergie). Les chaînes trophiques se structurent en réseaux trophiques.
Dans le système herbe-vache, la symbiose avec les micro-organismes et l'utilisation croisée des déchets des partenaires augmentent le rendement entre échelons trophiques.
Au sein des réseaux trophiques, il existe des régulations des effectifs de leurs maillons de façon descendante (*top-down*) ou ascendante (*bottom-up*).
La productivité définie comme la production divisée par la biomasse du producteur, varie selon l'écosystème.
Le fonctionnement de ces réseaux contribue au recyclage de la biomasse.
L'écosystème est un système ouvert. Le fonctionnement de l'écosystème repose sur un flux de matière et d'énergie (issue du Soleil ou de réactions chimiques).

- Caractériser, pour chaque niveau trophique, la production de biomasse et comparer, pour chaque niveau, les productions (primaire, secondaire, etc.) et les rendements (pertes associées aux transferts entre niveaux trophiques).
- Discuter de la place de la vache (un ruminant) dans les pyramides de production (en biomasse et énergie).
- Comparer les productivités dans les cas de la pâture et de la forêt.
- Montrer l'influence de paramètres abiotiques sur la production primaire (cas des paramètres climatiques et influence des fertilisants dans les sols exclusivement).
- Discuter le rôle des décomposeurs et des chimiolithotrophes (cas de la nitrification) dans le recyclage des ressources minérales.
- Estimer le flux d'énergie dans un écosystème.
- Relier la production primaire et l'utilisation de l'énergie issue du Soleil (phototrophie) ou de réactions chimiques (chimiolithotrophie).
- Établir un bilan quantitatif (matière et énergie) des exportations / importations d'une pâture les informations étant fournies.

Précisions et limites :

Les ordres de grandeur des importations et des exportations, des productions sont discutés sans être exigibles. Le rôle des décomposeurs est indiqué et est développé dans la partie sur les sols (BG-B).

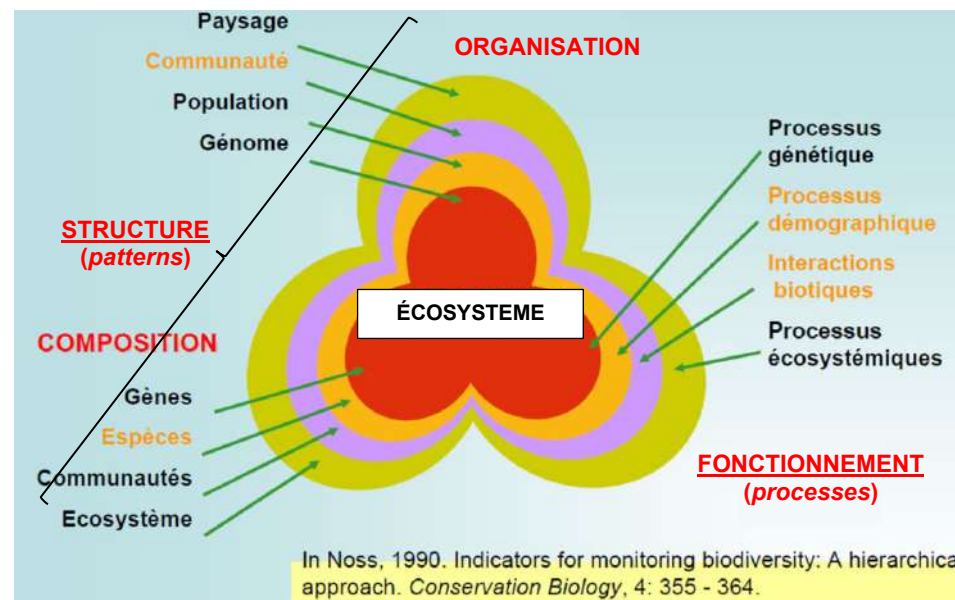
Liens : Regards sur un organisme Métabolisme : un bovidé (SV-A-1) Regards sur un organisme Angiosperme : une Fabacée (SV-A-2) Types trophiques des organismes unicellulaires (SV-A-3) Métabolisme cellulaire (SV-E-1 ; SV-E-2) Cycle du C (BG-A-1) ; cycle de l'azote (BG-A-2) Biodiversité fonctionnelle des sols (BG-B-1-1) Changement climatique et biodiversité (BG-C-3-3)	
SV-J-2-4 Dynamique des écosystèmes Les écosystèmes sont des systèmes dynamiques dans leur structure et leur fonctionnement. Des perturbations abiotiques ou biotiques (dont les perturbations anthropiques) peuvent faire évoluer leur structure et leur fonctionnement. La stabilité d'un écosystème est définie par sa résistance et sa résilience. La résistance d'un écosystème est sa capacité à maintenir son état initial suite à une perturbation. La résilience d'un écosystème est sa capacité à revenir à son état initial après avoir subi une perturbation. Des successions écologiques sont observables après des perturbations. Les écosystèmes délivrent des services écosystémiques. La gestion des écosystèmes nécessite d'intégrer leurs dynamiques suite à des perturbations.	
Précisions et limites : La notion de service écosystémique, introduite au lycée, est reprise ici (en BCPST 1) et est également réinvestie dans la partie « Les Sols » (en BCPST 2) où deux exemples de services écosystémiques sont détaillés. Aucun exemple de gestion d'un écosystème n'est à mémoriser. Le climax est un état d'équilibre dynamique vers lequel tend spontanément un écosystème, qui peut varier sur le long terme.	
Liens : Effectif des populations (SV-J-1) Sols (BG-B) Changement climatique et biodiversité (BG-C-3-3)	

- Illustrer la notion de perturbation (fréquence, intensité).
- Montrer, à partir de bilans qualitatifs et quantitatifs fournis, que des perturbations d'origine biotique ou abiotique peuvent modifier la structure et le fonctionnement de l'écosystème.
- Expliquer à l'aide d'exemples la différence entre résistance et résilience d'un écosystème.
- Expliquer le rôle de la facilitation écologique et de la compétition interspécifique dans une dynamique de végétation sur l'exemple de l'éclaircissement dans la transition vers la forêt (climax).

Introduction

Après avoir étudié les **populations** et leur **dynamique** dans le **chapitre précédent (chapitre 16)**, nous passons au **niveau écologique supérieur (encadré A : les niveaux d'organisation du vivant doivent être parfaitement maîtrisés et définis)** : l'**écosystème** qui **regroupe à la fois les populations d'espèces différentes vivants dans un lieu donné (formant la biocénose ou communauté) et le milieu physico-chimique qui les abrite (le biotope), ainsi que toutes les relations entre ces entités.**

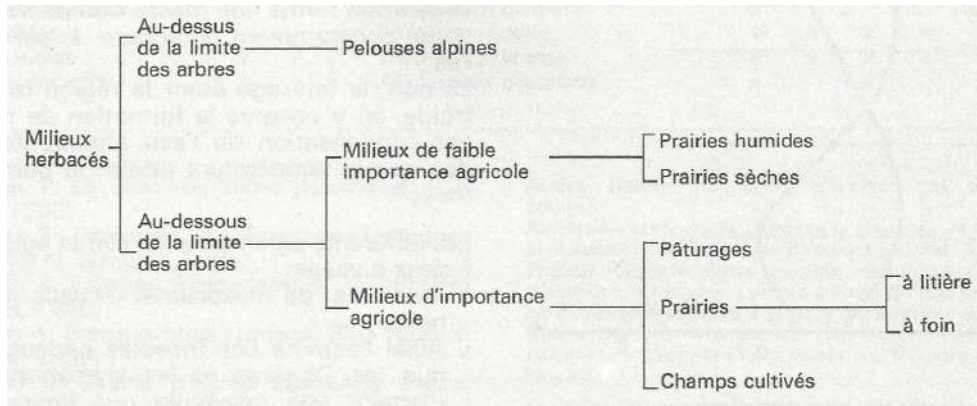
En **écologie**, comme on l'a vu dans le **chapitre précédent**, on distingue souvent une **approche descriptive et structurale** (ce que les Anglo-Saxons appellent les **patterns**), s'intéressant à l'**organisation** et la **composition** de l'écosystème, et une **approche fonctionnelle et dynamique** (ce que les Anglo-Saxons appellent les **processes**) (**figure 1**) : en réalité, la **structuration des écosystèmes** est évidemment **variable** dans le temps et **dépendante de leur dynamique**. Aussi cette **dichotomie structure-fonctionnement**, qui peut être utile dans une première approche de **simplification** et d'**étude**, est en réalité totalement **artificielle** et reflète plutôt deux **dimensions indissociables (figure 1)**.



▲ **FIGURE 1. Les écosystèmes : dimensions structurale et fonctionnelle (quelques aspects).**
 D'après D. ALLARD (Univ. Bordeaux), 2009, conférence au rectorat, sur internet (CRDP), modifié.

- Le **programme** invite à s'appuyer en grande partie sur l'exemple d'une **prairie pâturée** comme exemple possible d'**écosystème** (et même d'**agrosystème**, c'est-à-dire d'**écosystème contrôlé et modifié par l'homme dans le but d'en exporter de la matière organique**).

- On peut définir une **prairie** comme un **écosystème terrestre dont la végétation est dominée exclusivement ou largement par les espèces herbacées**. Cet écosystème peut être **largement naturel** ou en partie **contrôlé par l'homme dans un but agricole**, devenant alors un cas d'**agrosystème** (figure 2).
- Une **prairie pâturée (ou pâture)**, comme en parle le programme, est une **prairie utilisée par l'homme pour y faire paître des Mammifères herbivores pendant un temps plus ou moins long dans l'année**. On appelle **pâturage**, 1. soit **cette prairie pâturée** (parfois aussi appelée « **pâturage** », même si ce terme peut en théorie désigner toute source d'alimentation du bétail) 2. soit le **phénomène d'exploitation de la prairie dans le cadre du nourrissage du bétail**.



▲ FIGURE 2. La diversité des prairies au sens large (en zone tempérée) : un panorama.
D'après MATTHEY et al. (1984).

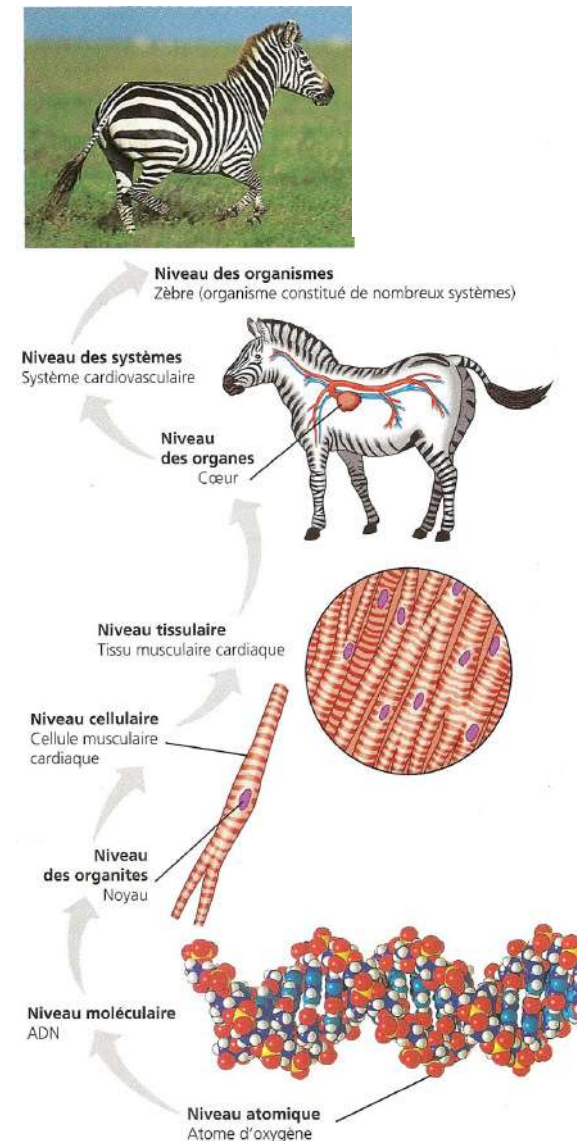
- Il existe bien entendu une **grande diversité d'écosystèmes terrestres (forêt*, lande...)**, **dulcicoles = dulçaquicoles** (= **en eau douce** : mare, lac, ruisseau....) ou **marins**. Des références à ces **écosystèmes** seront également proposées.
- * En comparaison à la **prairie**, une **forêt** est au contraire un **écosystème terrestre dominé par les espèces arborescentes de grande taille**.

Comment les écosystèmes se structurent-ils et fonctionnent-ils ?

- L'**étude scientifique des écosystèmes** peut être appelée **biologie des écosystèmes** ou **écologie des écosystèmes**. En son sein, l'**écologie fonctionnelle s'intéresse aux aspects dynamiques, et notamment aux flux de matière et d'énergie dans les écosystèmes**.
- L'**étude des biocénoses** (= **partie vivante des écosystèmes**), y compris les **relations interspécifiques**, peut être appelée **biocénologie** ou **biologie/écologie des biocénoses**.
- Selon les auteurs, le terme « **synécologie** » est employé
 - soit dans le sens de **biologie des écosystèmes**
 - soit dans le sens de **biologie des communautés**
- L'**étude des relations entre un organisme (une espèce) et son environnement** est appelé **auto-écologie** ou **autécologie** ; elle comprend notamment l'**étude de l'influence du biotope sur l'espèce**. Elle se base notamment sur l'**étude du fonctionnement des individus en réponse aux caractéristiques, contraintes et fluctuations de leur environnement** qu'on peut appeler **écophysiologie**.

Encadré A Les niveaux d'organisation du vivant

➔ Les niveaux de base

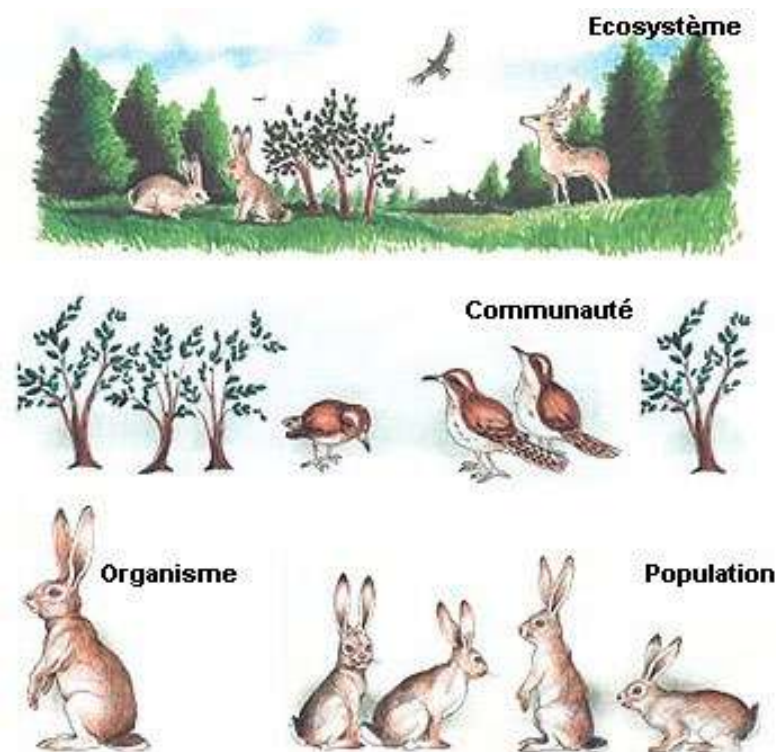


▲ FIGURE a. Niveaux d'organisation du vivant : de l'atome à l'organisme.
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

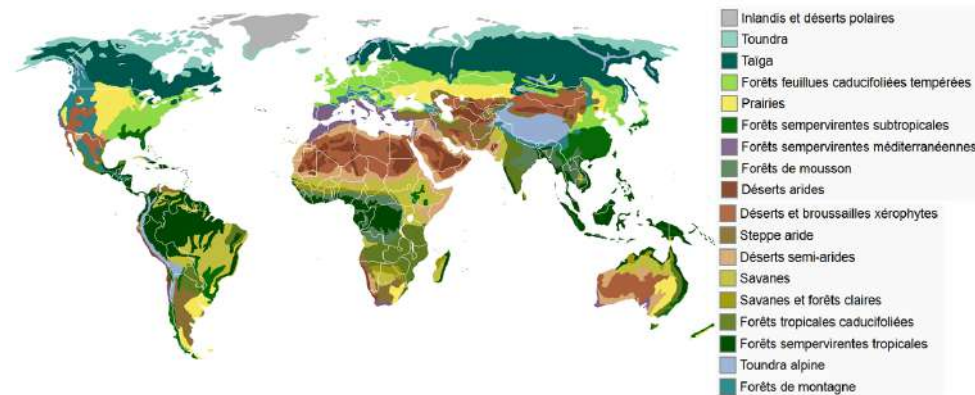
- **Atome** : très petite unité qui compose tout matériau constituée de protons, de neutrons et d'électrons. Ordre de grandeur : 10^{-10} m (= 0,1 nm = 1 ångström = 1 Å)
- **Molécule** : ensemble d'atomes liés entre eux par des liaisons covalentes. Ordre de grandeur : 10^{-9} m (1 nm).
- **Compartiment cellulaire** : portion de liquide située dans une cellule et séparée du reste de la cellule par une membrane. Un ou plusieurs compartiments peuvent former un petit organe cellulaire spécialisé dans une fonction qu'on appelle **organite**. Ordre de grandeur : 10^{-6} m (1 µm).
- **Cellule** : unité structurale et fonctionnelle de base d'un être vivant, comprenant généralement un noyau, un cytoplasme et une membrane. Ordres de grandeur (indicatifs mais à connaître !) de cellules types :
 - > Taille moyenne d'une cellule animale (y compris humaine) typique : 10 µm
 - > Longueur moyenne d'une cellule végétale (Angiosperme) typique : 100 µm
 - > Taille moyenne d'une cellule bactérienne typique : 1 µm
- (!) Ces ordres de grandeur sont à connaître absolument ! Ils permettent de se repérer quantitativement dans le monde biologique mais aussi de mettre des échelles sur les schémas dans les copies.
- **Tissu** : ensemble de cellules de même type, présentant la même structure générale et la même fonction. Exemple : tissu épithélial.
- **Organe** : assemblage organisé de plusieurs tissus dans un ensemble fonctionnel qui assure une ou des fonctions précises au sein de l'organisme. Exemple : cœur.
- **Système ou Appareil** : ensemble d'organes coopérant dans la réalisation d'une grande fonction dans l'organisme. Exemple : appareil cardiovasculaire
- > Certains auteurs font une distinction fort subtile entre système et appareil chez les Animaux : un **appareil** serait constitué d'organes bien individualisés (appareil digestif, appareil reproducteur...) alors qu'un **système** serait constitué de **tissus semblables mais à répartition diffuse (système nerveux, système immunitaire)**.
- > La frontière entre les deux est toutefois parfois tellement ténue que cette distinction paraît peu utile et peu pertinente (ex. **appareil circulatoire** : le cœur est bien individualisé mais les vaisseaux sont omniprésents dans toutes les structures biologiques).
- **Organisme ou individu** : ensemble autonome de cellules qui croît, entretient des relations avec son environnement, se reproduit seul ou avec un semblable, échange de la matière et de l'énergie avec son environnement, maintient un fonctionnement et une organisation stables à courte échelle de temps, et meurt.

➔ Les niveaux écologiques

- **Population** : ensemble des individus d'une même espèce qui vivent dans un lieu donné. Exemple : tous les lapins d'une prairie.
- **Peuplement, guildes, cohorte** : ensemble des individus d'un même groupe taxonomique qui vivent dans un lieu donné. Exemple : tous les Mammifères d'une prairie.
- **Biocénose ou communauté** : ensemble de toutes les populations (donc de tous les êtres vivants) qui vivent dans un lieu donné. Exemple : tous les êtres vivants d'une prairie.
- **Écosystème** : ensemble fonctionnel comprenant les êtres vivants qui vivent dans un lieu donné (**biocénose**) et le milieu physico-chimique dans lequel ils vivent (**biotope**), ainsi que toutes les interactions existant entre ces entités. Exemple : une prairie.
- **Paysage** : ensemble d'écosystèmes plus ou moins différents mais interconnectés où l'homme exerce une influence variable (de nulle à très forte). Ex. le Nord de la Madeleine.
- **Biome** : ensembles de paysages en lien avec un climat particulier, notamment caractérisés par un type prédominant de végétation naturelle (figure c) Exemples : toundra, forêt caducifoliée, désert... >> Les biomes peuvent être regroupés en **zones biogéographiques** ou **écozones** (figure d).
- **Biosphère** : ensemble de tous les êtres vivants de la planète, et de tous les milieux qu'ils habitent.



▲ FIGURE b. Niveaux d'organisation du vivant : de l'individu à l'écosystème.
www.astrosurf.com (août 2015)



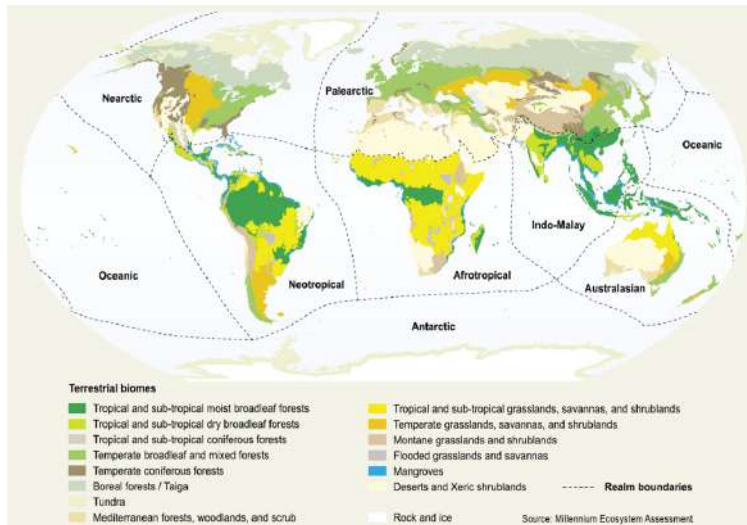
▲ FIGURE c. Principaux biomes terrestres. D'après Wikipédia (août 2015)

Écozones

Régions biogéographiques d'échelle mondiale représentatives d'une unité écologique à grande échelle.

Holarctique
Néarctique
Paléarctique
Afrotropical
Indo-malais
Océanien
Néotropical
Australasien
Antarctique

NB Existence d'ensembles biogéographiques plus petits nommés écorégions (env. 800 sur le globe)



▲ FIGURE d. Biomes terrestres regroupés en écozones. D'après MEA (2005)

I. Les écosystèmes, des entités structurées comprenant une biocénose et un biotope en interaction

A. Les écosystèmes, objets naturels ou conceptuels ?

- Commençons par préciser la notion d'écosystème.

1. Définitions

a. Notion de biocénose (ou communauté) : les êtres vivants d'un lieu

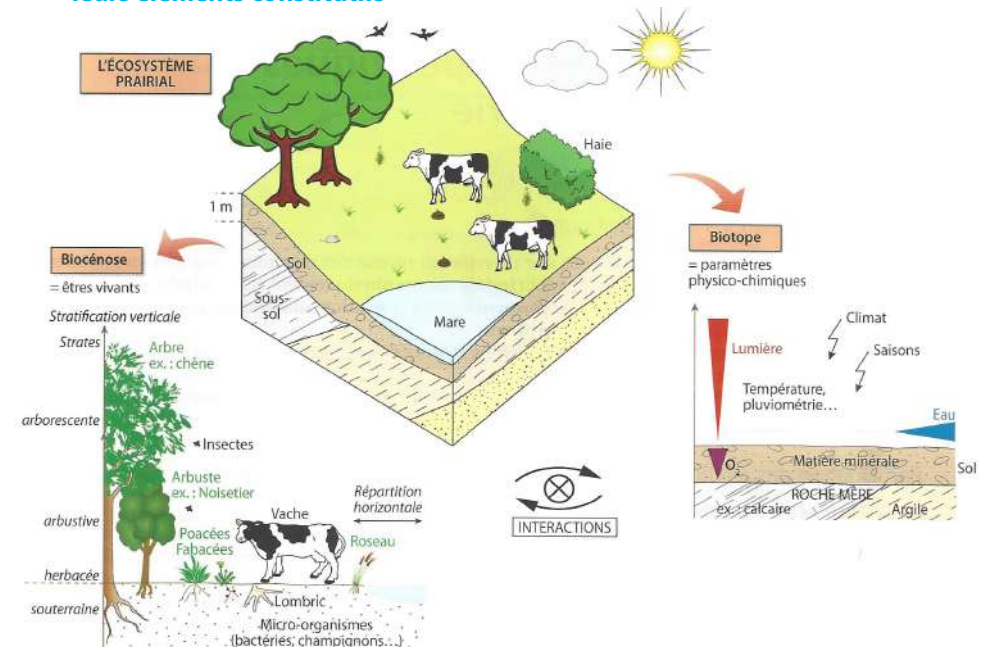
- On appelle **biocénose** ou **communauté** l'ensemble des organismes vivants qui vivent dans un lieu donné, à un temps donné. Il s'agit donc de toutes les populations d'espèces différentes présentes sur ce lieu.

b. Notion de biotope : les caractéristiques physico-chimiques d'un lieu

- On appelle **biotope** le milieu physico-chimique dans lequel vit et s'inscrit une biocénose.

Notons que le mot « biotope » est parfois utilisé à tort, y compris par des écologues, dans le sens d'habitat qui correspond au milieu de vie d'une ou plusieurs espèces vivantes (pouvant inclure des composantes biologiques). Cette confusion biotope-habitat est regrettable et à proscrire.

c. Notion d'écosystème : le biotope, la biocénose, et les relations entre tous leurs éléments constitutifs



▲ FIGURE 3. L'écosystème prairie (pâturée). D'après SAINTPIERRE et al. (2017).

- On appelle **écosystème** (figure 3) l'ensemble formé par :
 - Le **biotope**
 - La **biocénose**
 - Les relations entre ces éléments :
 - Interactions entre biotope (milieu abiotique) et biocénose (être vivants) (**couplage biotope-biocénose**)
 - Relations entre organismes vivants = au sein de la biocénose :
 - Interactions à l'intérieur des populations, entre organismes de la même espèce (**relations intraspécifiques**).
 - Interactions entre populations, c'est-à-dire entre organismes d'espèces différentes (**relations interspécifiques**).

2. Une délimitation qui dépend du scientifique : la relativité de la notion d'écosystème et la diversité des échelles envisageables

- Une rivière, une prairie, un bloc de rocher, une plage... l'estomac d'une Vache avec sa flore bactérienne... l'océan... peuvent être considérés comme des écosystèmes.
- Il n'existe donc **pas a priori** de règles d'échelle spatiale : dès lors qu'un espace peut être **délimité** par un observateur et qu'on y trouve des êtres vivants (interagissant nécessairement entre eux et avec leur milieu), on peut parler d'écosystème.
- L'**écosystème** est donc une **notion opérationnelle plus que naturelle** : elle correspond à un **champ d'étude des processus écologiques définis par l'écologie**.
- On peut toutefois noter que des **outils de découpage** (non codifiés !) sont plus ou moins fréquemment **utilisés** pour **baliser un écosystème** :
 - L'existence de **limites physiques** (haie, changement de végétation, barrière rocheuse...)
 - La **stabilité** et l'**homogénéité relative** de l'écosystème considéré (sol homogène, végétation stable...)
 - Liée au point précédent**, l'**absence de discontinuité brutale** dans la **composition** ou la **répartition** des éléments constitutifs de l'écosystème.
 - Etc.
- Tous ces aspects restent **relatifs** et n'empêchent pas des **interprétations très libres** des **limites d'un écosystème**.

Bilan du A.2 : L'écosystème est une **notion relative**, faisant référence à un **système écologique de taille variable**, définie par un **écologue** dans le cadre d'une **étude**. Des **critères**, quoique **non codifiés**, peuvent toutefois être employés dans la **délimitation** de l'écosystème.

3. L'existence d'un couplage biotope-biocénose

- Comme nous allons le voir au travers de **maints exemples** dans ce **chapitre** :
 - Le **biotope** et la **répartition des conditions physico-chimiques** contrôlent en partie la **présence ou non** de telle ou telle **population d'être vivant** dans un **écosystème**, et peut agir sur son **effectif** dans le milieu.
 - La **présence de tel ou tel organisme** peut aussi **influencer les conditions physico-chimiques**, c'est-à-dire le **biotope** (ex. végétaux et arrivée de lumière, végétaux et humidité...).
- L'existence, **dans un écosystème, d'actions mutuelles (et d'importance variable) du biotope sur la biocénose, et de la biocénose sur le biotope** peut être nommée le **couplage biotope-biocénose**.

B. Les écosystèmes, des entités organisées résultant de l'action de facteurs écologiques variés : la structure des écosystèmes

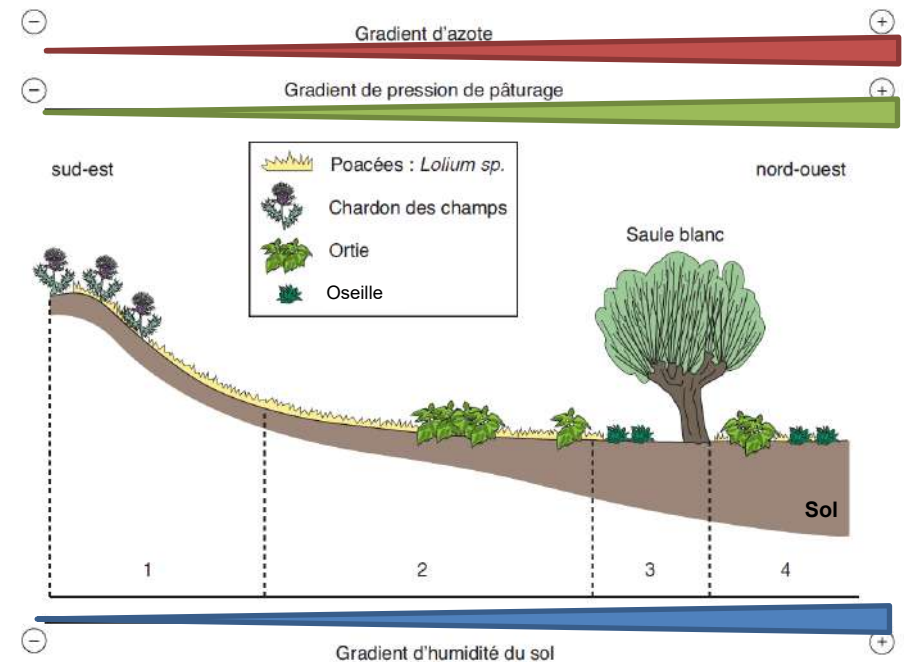
- On peut appeler **structure des écosystèmes** la **composition de l'écosystème** (milieu physico-chimique, espèces présentes, effectif des populations...) et l'**organisation de ses éléments constitutifs dans l'espace**, ainsi que les **causes de cette structuration** que l'on peut appeler **facteurs écologiques**.

On peut appeler **facteur écologique** tout élément (abiotique ou biotique) du milieu de vie susceptible d'agir sur les êtres vivants présents dans un écosystème (au moins pendant une phase de leur développement) et donc sur la structuration ou le fonctionnement de l'écosystème.

1. La zonation (structuration spatiale) des écosystèmes : une répartition des composants dans l'espace (éventuellement sous le contrôle de gradients)

- On s'intéresse ici à la **zonation des écosystèmes**, notamment du point de vue des êtres vivants.

a. La zonation horizontale : une répartition plus ou moins hétérogène des organismes due à la variation latérale des caractéristiques du milieu



▲ FIGURE 4. **La zonation horizontale d'une prairie modérément pâturée : lien avec quelques facteurs abiotiques et biotiques.** D'après SEGARRA et al. (2015).

Commentaires sur la zonation proposée (arbitrairement) sur la figure 4 :

- **Zone 1** : sol peu épais, fort ensoleillement, eau peu retenue (car forte pente >> fort ruissellement), faible pâturage (car pente du talus réduisant l'accès)
 - **Zone 2** : sol peu épais, fort ensoleillement, eau retenue
 - **Zone 3** : sol épais, fort ensoleillement, eau retenue
 - **Zone 4** : sol épais, ensoleillement modéré (car ombre de l'arbre), humidité forte (car eau retenue + ombre de l'arbre)
 (!) Notez la présence de **gradients** (humidité, azote, pression de pâturage)
 >> **Localisation préférentielle** de telle ou telle espèce.

- On peut remarquer que, dans un **écosystème**, les organismes se répartissent **rarement de manière uniforme** (figure 4).
- Par exemple, les **organismes végétaux** qui ne peuvent se déplacer (en lien avec la **vie fixée**) se répartiront en fonction de **facteurs abiotiques** (présence d'**éléments nutritifs**, **humidité** du sol, présence d'un talus ou d'un arbre **limitant l'éclaircissement...**) et **biotiques** (**pression de consommation** par les herbivores, **interactions intraspécifiques...**), là où leur **survie**, leur **développement** et leur **reproduction** sont possibles. Ces facteurs peuvent se répartir selon des **gradients**, c'est-à-dire une **intensité variable dans l'espace de plus en plus faible ou forte à mesure qu'on s'approche ou s'éloigne d'un point donné**.
- Les **micro-organismes** ou encore les '**champignons**' dépendent aussi notablement de la présence ou non de leurs **ressources**, notamment **nutritives**.
- Les **organismes animaux**, mobiles, se répartiront également en fonction de leurs **besoins nutritifs et d'habitats**, à ceci près qu'ils peuvent **se déplacer**. Ils doivent également **se protéger contre les agents néfastes**, comme les **prédateurs**.

Encadré B Quelques remarques sur l'étude pratique des écosystèmes

Pour information

➡ Deux méthodes classiques en écologie terrestre : les quadrats et les transects

Lors de l'étude de la **composition** et de la **structure** d'un **écosystème**, on peut procéder à un **recensement des espèces présentes**. Pour cela, dans les **écosystèmes terrestres**, on utilise fréquemment **deux techniques** :

- La **méthode des quadrats** : il s'agit de **quadriller** (à l'aide d'un **décamètre**, de **pieux**, de **cordes** ou **ficelles...**) une **zone jugée représentative** de l'écosystème et de **procéder à un recensement des espèces** (voire un **comptage des individus**) dans **chaque carré** ou dans **une partie des carrés** (figure a). Chaque **carré** est un **quadrat**.

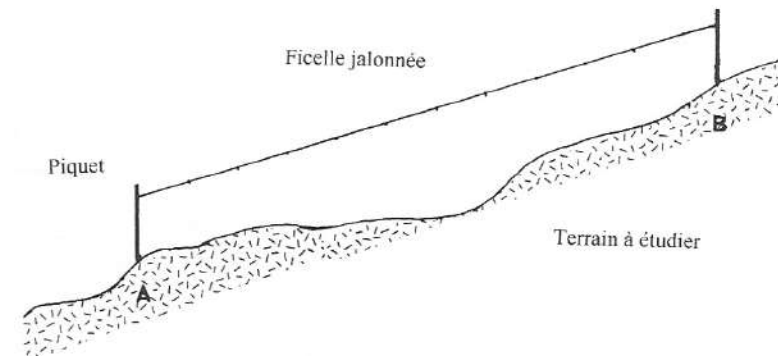
(!) On peut aussi utiliser un **carré métallique ou en bois** (lui-même appelé **quadrat**) que l'on promène avec soi en choisissant **aléatoirement** des **zones où on le pose au sol**, et où l'on procède au **recensement** (figure b). On utilise aussi parfois des **cerceaux** !

- La **méthode du transect** : il s'agit d'**avancer tout droit dans un milieu** et de **reporter sur un profil topographique** l'ensemble des **espèces rencontrées sur ce chemin**. Pour plus de rigueur, on peut éventuellement **baliser le transect** avec une **ficelle** et des **piquets** (figure c).

Vous noterez que, même très **schématique** et **simplifiée**, la figure 4 est un **transect** !



▲ FIGURES a-b. **Transects dessinés au sol avec des baguettes de bois (a) et transect mobile à poser (b)**. D'après le compte Twitter @DrTrevorDines (a) et le site Aquaportail.com (b) (consultation mars 2018)



▲ FIGURE c. **Réalisation d'un transect sur le terrain**. D'après FAURIE *et al.* (2002).

➡ La possibilité de la chasse et du piégeage

On peut aussi recourir à des **dispositifs de piégeage** (**sélectifs** ou **non**) pour récupérer des **espèces particulières**, ou encore pratiquer la **chasse** (par exemple au moyen d'un **filet** pour les Insectes) (figure d).

➡ Le cas des écosystèmes aquatiques

Notons que les **écosystèmes aquatiques** nécessitent des moyens particuliers : soit une **mise en bouteille** de liquide, soit des **filets** dont le **maillage** déterminera les espèces récoltées (figure e).

➡ L'apport des données aériennes et satellitales

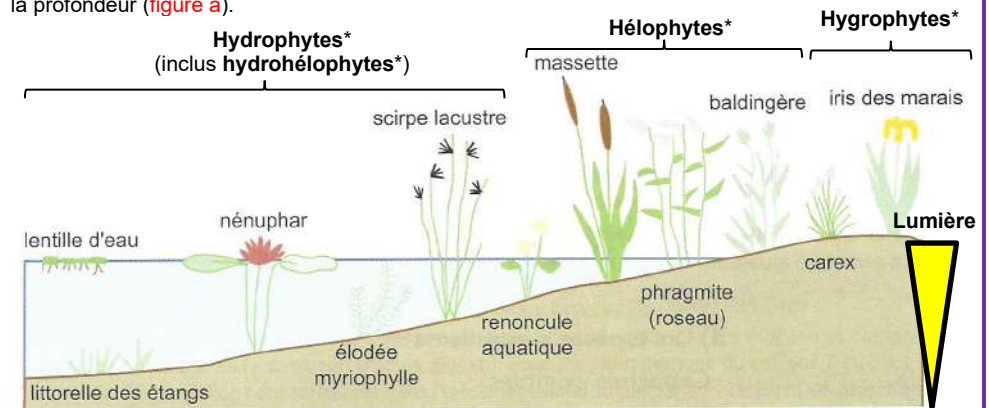
Aujourd'hui, on peut aussi utiliser des **vues aériennes** (prises par des **drônes** ou des **satellites**). Les **SIG** (**systèmes d'information géographique**) constituent un **outil d'usage désormais courant** en écologie.

- Les **écosystèmes aquatiques** ou **littoraux** présentent souvent une structure horizontale particulière en lien avec le **facteur hydrique** (**encadré C**).

Encadré C La zonation horizontale aux abords et dans un écosystème aquatique (eau douce)

Pour information

Aux **abords d'une étendue d'eau douce stagnante ou courante** (**rive** ou **ripisylve**) puis dans le **milieu aquatique** lui-même à mesure que la **profondeur** augmente, on remarque que les **organismes végétaux** (et de même pour les autres organismes...) se répartissent en fonction de leur **affinité pour l'eau** et de leur **résistance au manque de lumière**, l'obscurité augmentant avec la profondeur (**figure a**).



▲ **FIGURE a. La végétation dans et aux abords d'un étang.** D'après PEYCRU *et al.* (2014).

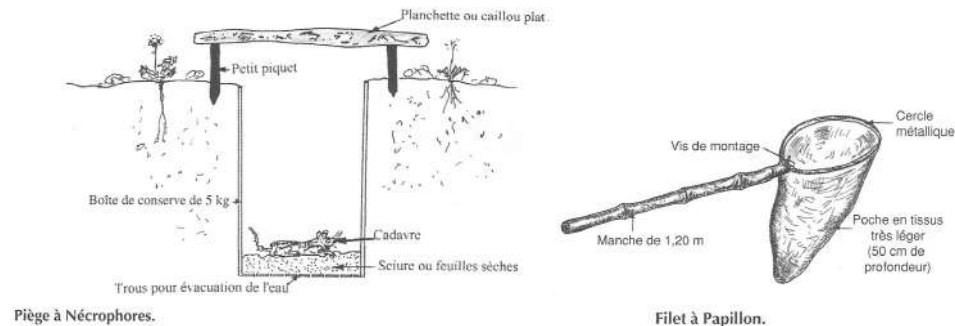
* Ces termes sont définis à la **page 25**.

Bilan du B.1.a : on note une **répartition non homogène** des **organismes vivants** dans un **écosystème**, en lien avec la **répartition des caractéristiques physico-chimiques** (humidité, lumière, composition ou épaisseur du sol...) et les **interactions entre organismes vivants** (intra- ou interspécifiques). On peut observer **parfois** (mais **pas toujours** !) une **répartition graduelle** qui traduit alors le **gradient*** d'un ou plusieurs **facteurs écologiques**.

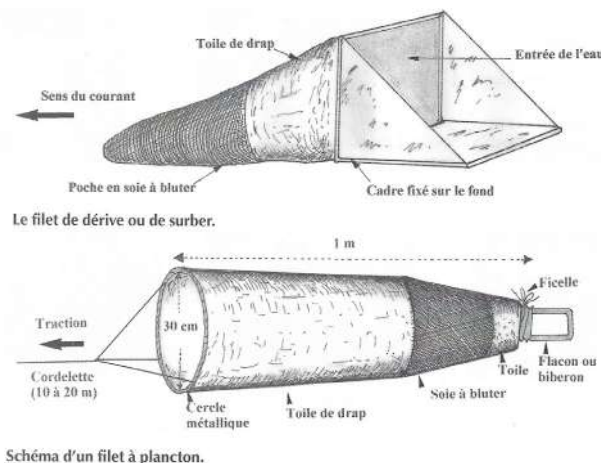
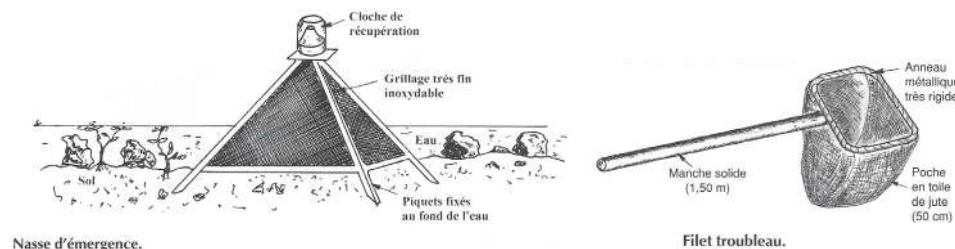
Revoir les **types de répartition** (**homogène, aléatoire, agrégative**) dans le **chapitre 19**

* **Gradient** = **répartition différentielle dans l'espace, croissante ou décroissante, d'un paramètre physico-chimique ou biologique.**

Beaucoup de **facteurs écologiques** (**abiotiques** : température, lumière, profondeur... ou **biotiques** : abondance d'une espèce, pression de compétition...) peuvent se répartir selon des **gradients** dans les **écosystèmes**.



▲ **FIGURE d. Un exemple de piège à insectes nécrophores (à gauche) et un filet à insectes pour la chasse à vue (à droite).** D'après FAURIE *et al.* (2002).

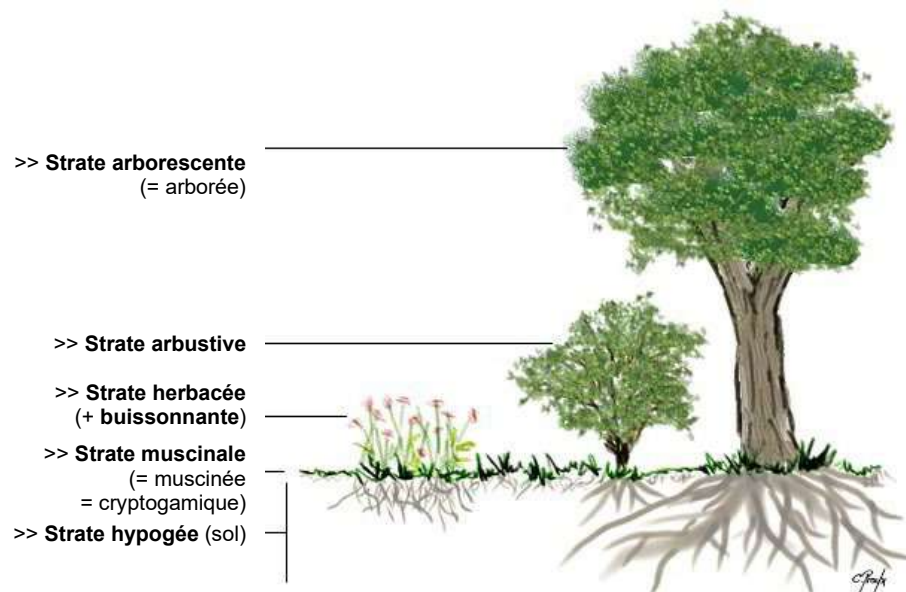


▲ **FIGURE e. Quelques dispositifs de prélèvement en milieu aquatique.** D'après FAURIE *et al.* (2002).

b. La zonation verticale : la répartition en hauteur des organismes au sein de l'écosystème

a. Dans les écosystèmes terrestres typiques : une distribution des organismes largement contrôlée par les strates végétales

i. Les différentes strates



▲ FIGURE 5. Les strates végétales. <https://lamaisondalzaz.wordpress.com/2010/11/01/lassociation-vegetale-un-revelateur/> (consultation mars 2018)

▼ TABLEAU I. Les strates végétales. D'après PEYCRU et al. (2014).
Il est toujours intéressant de savoir citer un ou deux exemples.

Type de strate	Hauteur	Exemples rencontrés
Strate arborée	> 8 m	Chêne, érable, hêtre, épicéa...
Strate arbustive	1 à 8 m	Sorbier, houx, if, jeunes arbres, clématites
Strate herbacée	5 cm à 1 m	Trèfles, sainfoin, bruyères, fougères, myrtilles
Strate muscinée	0 à 5 cm	Mousses, lichens, algues, champignons
Strate hypogée	Sous la surface	Bulbe de tulipe, rhizome de muguet, champignons

Les tailles indiquées varient selon les sources.

- Les organismes **se répartissent** généralement au niveau de **strates de végétation**—quoique là encore, certains comme les Métazoaires puissent **se déplacer** entre les strates. C'est donc ici un **agent biologique** (les végétaux) qui **structure l'écosystème**.
- On distingue ainsi (tableau I, figure 5) :
 - La **strate arborescente** = **arborée** : **arbres de plus de 10 m (ou plus de 8 m, selon les auteurs)**. Ce sont des Plantes vasculaires.
 - La **strate arbustive** = **espèces ligneuses entre 1 et 8 à 10 m (jeunes arbres ou espèces de petite taille)**. Ce sont des Plantes vasculaires.
 - La **strate herbacée** = **espèces herbacées, de taille généralement comprise entre quelques cm et moins d'un mètre**. Ce sont des Plantes vasculaires.

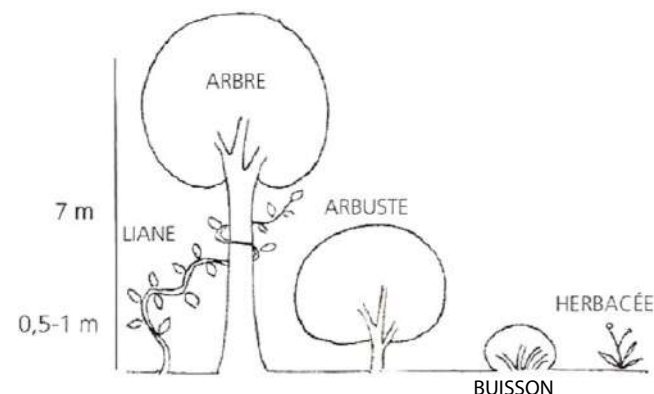
Il arrive qu'il existe des **buissons** qui définissent alors une **strate buissonnante**. Les **buissons** peuvent être **définis** par les aspects suivants :

- Ce sont des **espèces ligneuses de petite taille**, généralement **inférieure à 1 m et même souvent à 50 cm**. La **différence avec les herbacées** est donc le **caractère ligneux** (ex. buissons de Thym ou Romarin dans le maquis méditerranéen, Bruyères dans les landes bretonnes...).
- Ce sont des **espèces dominées par la basitonie et l'épitonie** (alors que **les arbres et arbustes sont dominés par l'acrotonie et l'hypotonie**) : revoir le **chapitre 18 sur le développement post-embryonnaire des Angiospermes**.
- Ce sont des **espèces ligneuses à bourgeons près du sol, donc des chaméphytes** : revoir le **chapitre 12 sur le passage de la mauvaise saison**.

- La **strate muscinée (= muscinale) = cryptogamique** = **espèces de 0 à qqs cm, parfois moins de 1 cm**. On y trouve surtout les Lichens, les Mousses et les Champignons (des « cryptogames »).
- La **strate hypogée** (étym. « sous la terre ») (parfois nommée « inframuscinale » ou « infracryptogamique ») qui **correspond au sol et comprend les racines, mycéliums... et toute la faune et la microflore associées**.

Les sols sont abordés dans la partie C

- Vous aurez remarqué le **lien entre ces strates** et les **ports végétaux** traités au **chapitre 18** (rappels : figure 6).



▲ FIGURE 6. Principaux types de ports. D'après MEYER et al. (2008), modifié

ii. Une action importante sur le biotope, notamment les facteurs climatiques, entre les strates comme au sein des strates : notion de microclimat

➤ La stratification végétale, facteur à l'origine de microclimats

- La **stratification végétale** modifie **certaines conditions du biotope** en fonction de la hauteur par rapport au sol : **humidité, lumière, température**, impact du **vent**... Il s'agit là de **facteurs climatiques** (voir B.2.a).
- Des **modifications localisées des paramètres climatiques**, constituant des **microclimats**, peuvent être liées à la **stratification végétale**, **impactant à leur tour la biocénose de manière rétroactive**.
- En l'occurrence, la **stratification végétale** modifie **certaines conditions du biotope** en fonction de la hauteur par rapport au sol : **humidité, lumière, température**, impact du **vent**... Il s'agit là de facteurs climatiques (voir B.2.a).

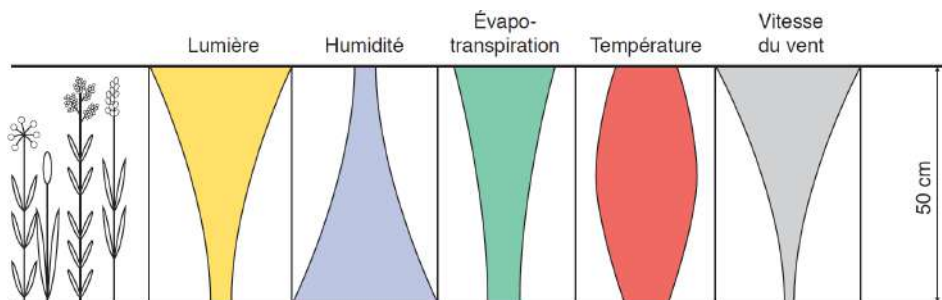
➤ Des modifications microclimatiques au sein même d'une strate : l'exemple de la strate herbacée d'une prairie

- Les **modifications des facteurs climatiques** peuvent s'observer **au sein même d'une strate**.
- Ainsi, par exemple dans une **prairie**, les conditions climatiques varient à l'intérieur même de la **strate herbacée** (figure 7 + figure 10) .

> Cela impacte la **répartition des végétaux** qui subissent une **compétition** pour les ressources, notamment la **lumière** : les **espèces** plus **héliophiles** (= **qui ont besoin d'une forte quantité de lumière**) seront plus hautes que les **espèces sciaphiles** (= **qui poussent préférentiellement à l'ombre**, requérant moins de lumière et souvent plus d'humidité [**espèces hygrophiles**]).

> Cela impacte aussi la **répartition des autres organismes**, comme les **Métazoaires**.

Pour information, je cite l'exemple (classique !) des **Araignées de prairie** aux figures 8-9. Le **facteur de répartition** est alors la **localisation préférentielle des proies** (tableau II) de ces organismes qui est elle-même **contrôlée par la végétation** (fournissant habitat, nourriture...) et les **conditions microclimatiques**.

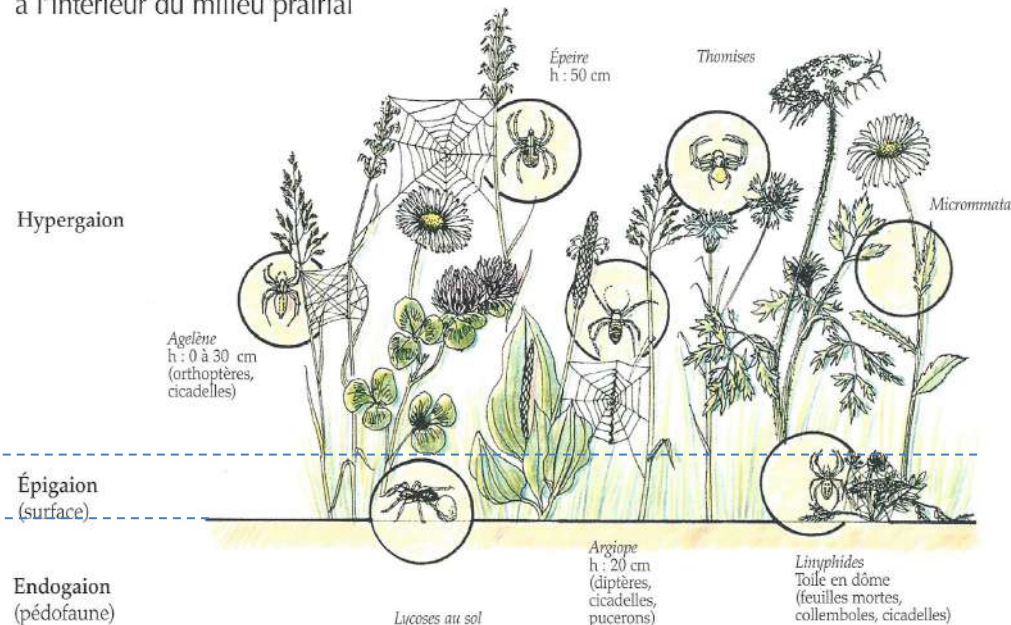


La largeur au sein de la colonne montre l'évolution quantitative relative du paramètre étudié.

D'après Matthey W, et al. (1984), Manuel pratique d'écologie.

▲ FIGURE 7. Un microclimat au sein d'une strate (la strate herbacée d'une prairie) et les variations des paramètres climatiques en son sein (gradients). D'après SEGARRA et al. (2015).

Exemple : la communauté des araignées prédatrices s'organise selon différents niveaux à l'intérieur du milieu prairial



▲ FIGURE 8. Localisation de quelques Araignées de prairie (strate herbacée) [pour information]. D'après FISCHESSE & DUPUIS-TATE (1984).

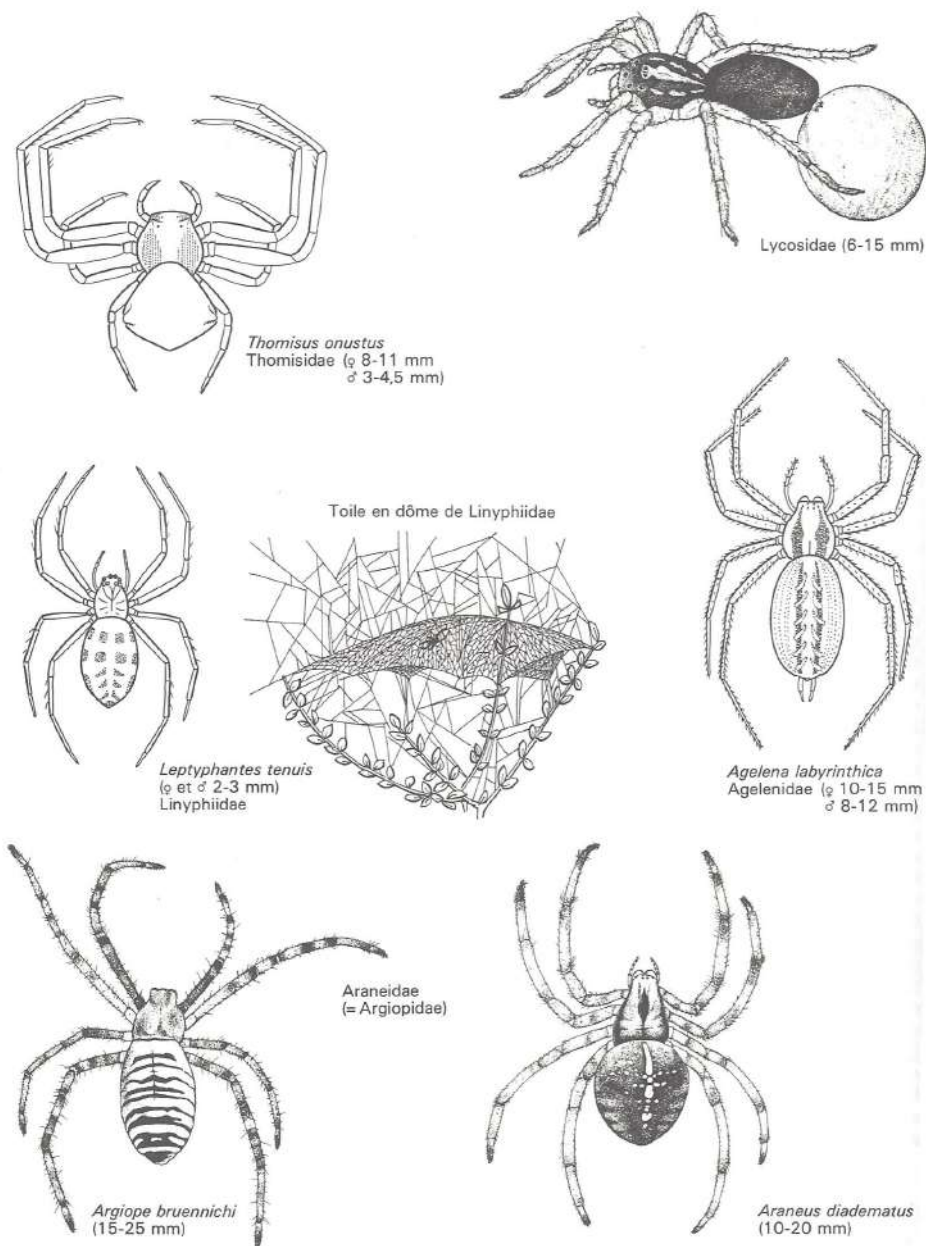
Pour information : le vocabulaire de l'étagement de la faune dans une prairie

- **Hypergaion** : faune vivant sur les herbes (en « hauteur »).
- **Épigaion** : faune vivant à même le sol.
- **Endogaion** : faune vivant dans le sol (= **pédofaune**).

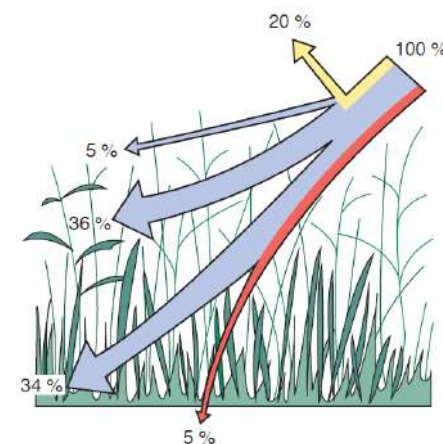
▼ TABLEAU II. Les proies, facteurs déterminants dans la répartition des Araignées prairiales [pour information]. D'après MATTHEY et al. (1984).

Spectre de proies de trois Araignées à toile (d'après Nyffeler et Benz, 1978)

	Epeire	Argiope	Agelène
Diptères	+	+	
Homoptères			
Pucerons ailés	+	+	
Cicadelles		+	+
Hyménoptères			
Abeilles	+	+	+
Fourmis			+
Orthoptères		+	+



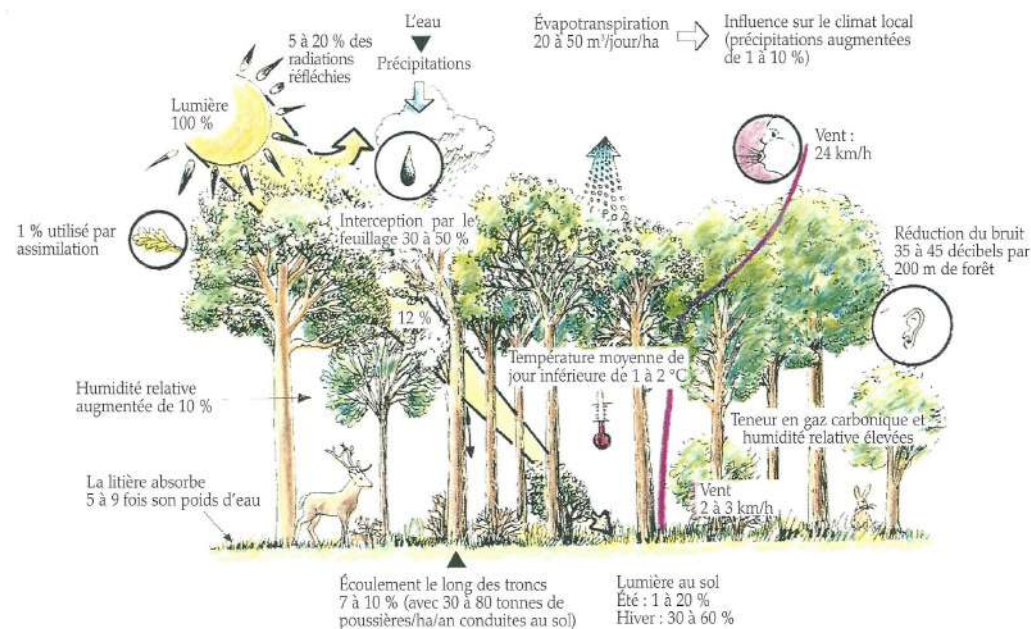
▲ FIGURE 9. Quelques Araignées de prairie (strate herbacée)
[pour information]. D'après MATTHEY *et al.* (1984).



▲ FIGURE 10. Énergie solaire reçue les différents niveaux de la strate herbacée d'une prairie.
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

► **Des modifications microclimatiques entre les strates : l'exemple de l'écosystème forestier**

- Les modifications des facteurs climatiques peuvent s'observer entre les strates.



▲ FIGURE 11. Le microclimat forestier : cas d'une forêt tempérée caducifoliée.
D'après FISCHESSE & DUPUIS-TATE (1984).

NB Là encore, on retrouve donc des **gradients** (température, humidité, vent...)

- Ainsi, dans une forêt, si l'on compare la **canopée** (*partie sommitale de la strate arborée*) et le **ras du sol** (figure 11) :
 - Le **sol** reçoit en **moyenne 10 % de la lumière** reçue par la **canopée** (cas d'une journée ensoleillée) ;
 - L'**humidité relative** est augmentée de **10 points** sous la **ramure** des arbres par rapport à la **canopée** ;
 - La **température** est **réduite** (jusqu'à plusieurs degrés) sous les arbres par rapport à la **canopée** ;
 - Les **précipitations** sont en partie **interceptées par le feuillage** des arbres (30 à 50 % d'interception)
 - Le **vent** ou le **bruit** sont très **réduits** en forêt.

> Les **espèces végétales** de la **strate herbacée** (mais aussi les arbustes : ex. Houx) sont donc très **sciaphiles**, c'est-à-dire qu'**elles vivent préférentiellement à l'ombre**.

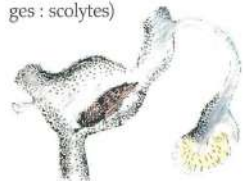
➤ Des modifications microclimatiques possibles à l'échelle d'un organisme

- Nous l'avons dit (voir I.A), un **organisme** peut être considéré en lui-même comme un **petit écosystème**, caractérisé par ses propres **conditions internes microclimatiques** (humidité, température, obscurité à l'intérieur...).
- On peut illustrer cette idée au travers de l'**exemple d'un animal** et de sa **flore digestive** (comme la **Vache vue en 1^{re} année**) ou encore d'un **arbre** que l'on rencontrerait dans une **prairie** ou une **forêt** (figure 12).

Les microclimats d'un arbre âgé :

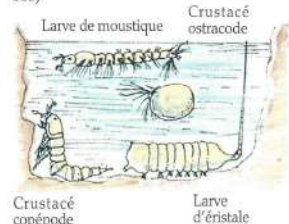
En forêt, les vieux arbres hébergent, grâce aux microclimats qu'ils leur offrent, de nombreuses espèces :

- Sous l'écorce (dans les galeries d'insectes xylophages : scolytes)

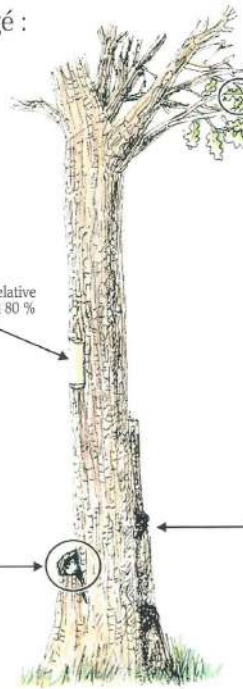


Humidité relative supérieure à 80 %

- Dans un creux du tronc rempli d'eau (larves d'insectes et de petits crustacés)



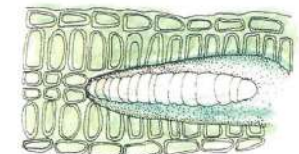
Crustacé copépode Larve d'éristale



- A l'intérieur d'une feuille (galerie de chenille mineuse)

Humidité relative
- à 1,6 cm de la surface : 52 %
- à 0,5 mm : 93 %

La chenille de teigne déprimée, issue d'un œuf pondu près d'une nervure, creuse sa galerie sinueuse dans le parenchyme de la feuille dont elle se nourrit en toute sécurité à l'abri des prédateurs



- 90 % d'humidité constante
- Les variations de température sont très réduites

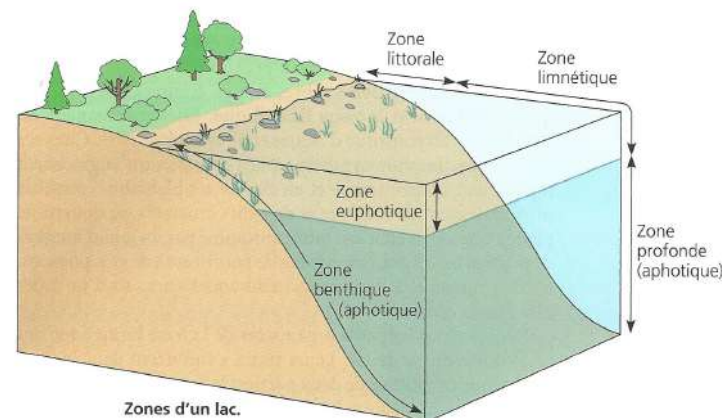
- Dans une cavité remplie de terreau (larve de cétaine)

Cétaine adulte
- Humidité très élevée
- Température tempérée : plus chaude la nuit, plus froide le jour



▲ FIGURE 12. **Les microclimats d'un arbre âgé.** D'après FISCHESSE & DUPUIS-TATE (1984).

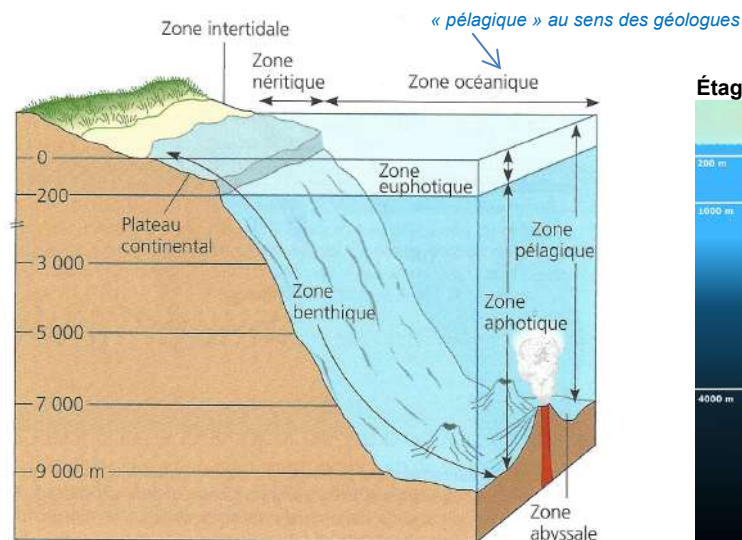
β. Dans les écosystèmes aquatiques : un étagement possible contrôlé par des facteurs variés (lumière, température, oxygénation...) [limite programme]



Divisions de la zone euphotique (pour information) :

> **Zone littorale** : portion de la zone euphotique proche du bord où les végétaux peuvent s'ancrer sur le substrat.

> **Zone limnétique** : portion de la zone euphotique éloignée du bord où les végétaux ne peuvent pas s'ancrer sur le substrat et sont forcément planctoniques ou flottants.



Zones d'un milieu marin. On divise le milieu marin en diverses zones, d'après trois critères physiques : l'illumination (zones euphotique et aphotique), la distance par rapport à la côte et la profondeur d'eau (zones intertidale, neritique et océanique), et la distinction entre eau libre et fond marin (zones pélagique et benthique). La zone abyssale est la zone benthique des océans les plus profonds. Les écologistes emploient souvent deux qualificatifs pour indiquer l'emplacement d'un biome. Par exemple, ils parlent de la zone océanique pélagique.

Étagement marin



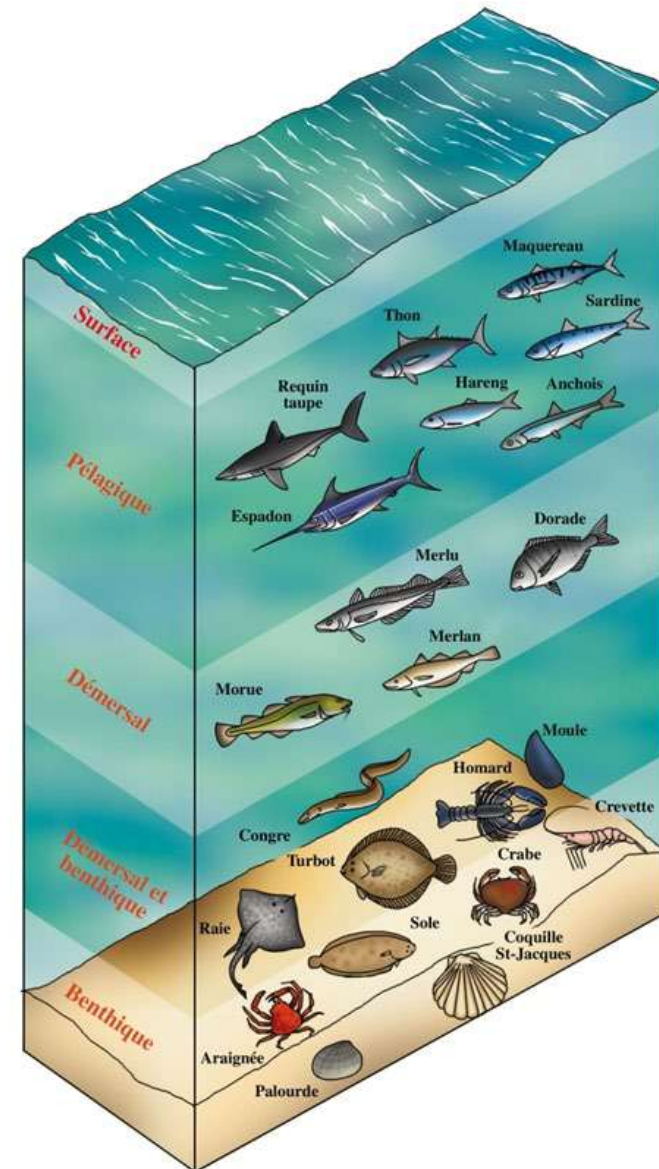
▲ FIGURE 13. **Zonation photique du milieu aquatique (lac d'eau douce en haut, milieu marin en bas).** D'après CAMPBELL & REECE (2004).

NB Encore des gradients !

- Lorsque l'on observe un **étagement** des **organismes aquatiques**, celui-ci est souvent contrôlée par une **conjonction de facteurs** :
 - La **lumière** (figure 13) : on définit ainsi une **zone euphotique** en surface où *l'arrivée de lumière est suffisante pour permettre la photosynthèse* et une **zone aphotique** en profondeur où *la photosynthèse est inexistante ou presque par manque de lumière*.
 - La **température** qui tend à décroître avec la profondeur ;
 - Les **courants** ;
 - La **disponibilité en dioxygène**, fonction elle-même de la **profondeur** et de *l'arrivée de lumière* (photosynthèse possible ou non), de la **température**, des **courants**...
 - La **disponibilité en ressources nutritives** (nutriments minéraux pour les végétaux aquatiques, végétaux pour les phytophages, proies pour les prédateurs...)
 - La **distance à la rive / au littoral** ;
 - Etc.

Un peu de vocabulaire pour décrire la biocénose aquatique

- '**Algues**' : ensemble polyphylétique d'organismes eucaryotes photosynthétiques, aquatiques (le plus souvent), n'appartenant pas aux Embryophytes.
 - Plancton** (adj. planctonique) : **organismes invisibles à l'œil nu** (« micro-organismes » au sens le plus large et donc pas forcément unicellulaires) dont les **déplacements autonomes (motilité)** sont **inexistants ou limités (faible distance)**, de sorte que les **déplacements globaux sont dus aux mouvements de la masse d'eau**. [contraire : necton]
>> Organismes « végétaux » = **phytoplancton** ; >> Organisme animaux : **zooplancton**.
 - Necton** (adj. nectonique) : **organismes aquatiques (généralement de taille importante) capable de se déplacer contre les courants** (ex. 'poissons'). [contraire : plancton]
 - Pélagos** (adj. pélagique) : **organismes aquatiques vivant dans la masse d'eau = plancton + necton**. [contraire : benthos]
(!) Attention, en **géologie**, le terme « **pélagique** » n'a pas le même sens : il qualifie le **domaine océanique loin de la côte (à partir du talus continental)**, par opposition au **domaine néritique** qui qualifie le **domaine océanique de plateau continental** → voir **chapitre 24 (Sédimentation et ressources géologiques)** + encadré D
 - Benthos** (adj. benthique) : **organismes aquatiques vivant sur le fond d'une masse d'eau** [contraire : pélagos]
- En mer, on remarquera par exemple que les **différences espèce de 'poissons'** se répartissent dans des **zones préférentielles** (poissons épipélagiques, mésopélagiques, bathypélagiques... figure 13-14).
 - Pour aller plus loin sur la **zonation océanique** et le lien avec la **géologie**, voir l'**encadré D** (pour information).



▲ FIGURE 14. **Quelques espèces « côtières » atlantiques de 'poissons' (+ quelques Mollusques et Crustacés) [pour information].** © Ifremer.fr <https://www.ifremer.fr/peche/Le-monde-de-la-peche/Les-ressources/ou/Les-profondeurs> (consultation mars 2018)

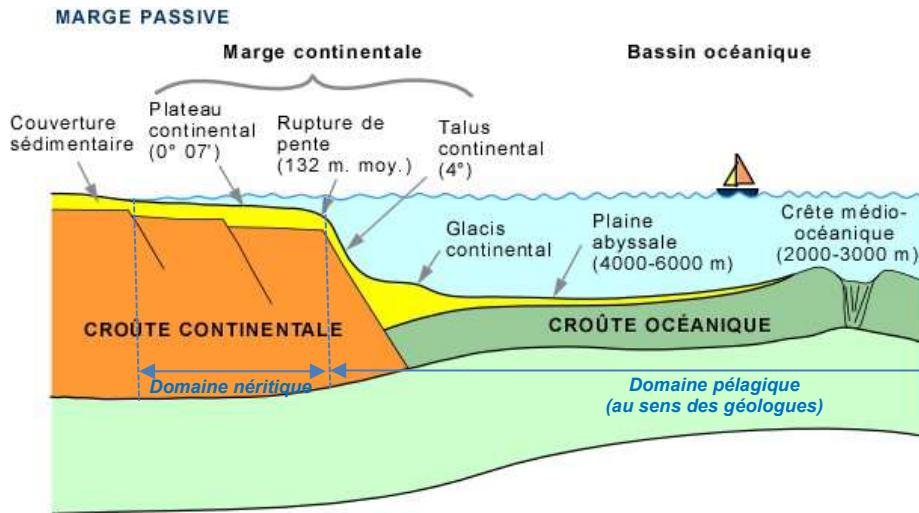
NB Le **milieu démersal** est une **zone marine située juste au-dessus du fond marin**, caractérisant les organismes nageant au-dessus du fond.

Encadré D La zonation verticale et horizontale du milieu marin

Pour information

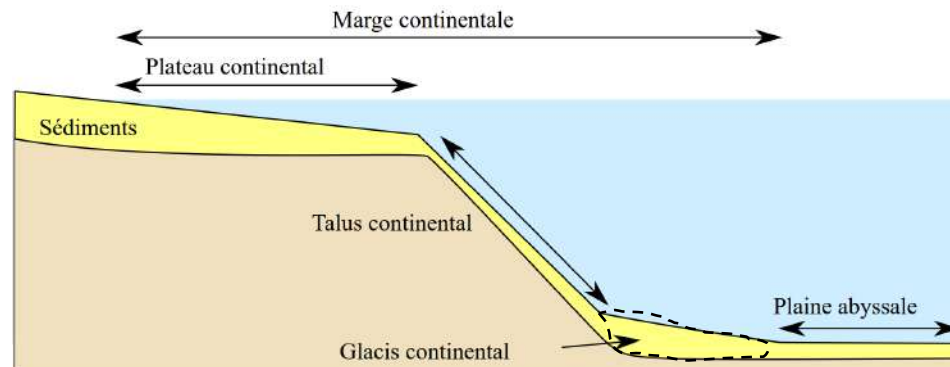
➔ La zonation des géologues

➤ Zonation globale du domaine océanique (cas d'une marge passive) :



▲ FIGURE a. Zonation océanique globale.

http://www2.ggl.ulaval.ca/personnel/bourque/s3/relief_oceans.html P.-A. BOURQUE (Univ. Laval, Canada) (consultation mars 2018), complété.



▲ FIGURE b. Zonation océanique globale (autre vision, plus simplifiée). Wikipédia.

Le domaine océanique peut être zoné de la façon suivante (du plus proche au plus loin de la côte) :

- a/ Trois zones avec pour fondement de la croûte continentale :

- **Plateau continental** : zone de faible profondeur (jusqu'à 200 m environ) et de faible pente ($< 1^\circ$) située entre le trait de côte et le talus continental.
- **Talus continental** : zone d'augmentation brutale de la pente (qq $^\circ$) et donc de diminution brutale de la profondeur située en arrière du plateau continental.
- **Glacis continental** : zone de transition entre le talus et la plaine abyssale.

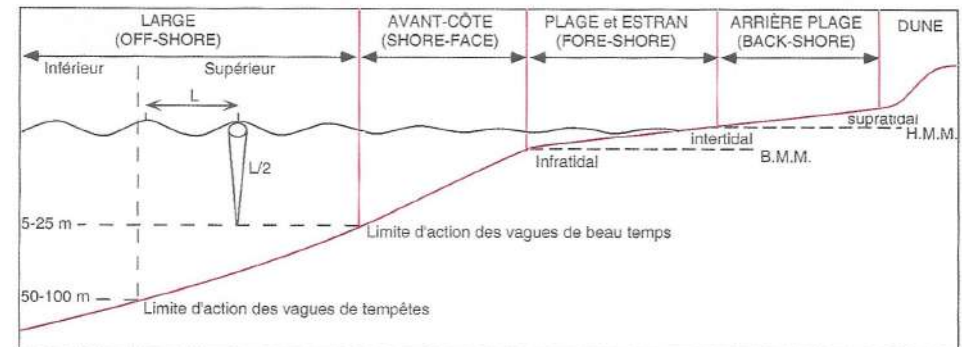
- b/ Une zone avec pour fondement de la croûte océanique :

- **Plaise abyssale** : zone de très faible pente, presque plane, de fortes profondeurs (> 4000 m).

➤ Zonation côtière :

Le domaine côtier peut être zoné de la façon suivante (du plus proche au plus loin des terres émergées) :

- **Arrière-plage = backshore = zone supratidale** : zone non atteinte par la mer (à l'exception des embruns) sauf en cas de tempêtes.
- **Estran (= zone intertidale) = foreshore = zone intertidale** : zone de balancement des marées.
Le terme « plage » (= beach = shore) englobe généralement les deux ensembles précédents.
- **Avant-côte = shoreface = zone infratidale** : zone toujours inondée où l'action des vagues (de beau temps) se fait sentir sur les sédiments.
- **Large = offshore** : zone toujours inondée où l'action des vagues ne se fait pas sentir sur les sédiments, sauf en cas de tempête.



Zonation hydrodynamique et environnements de dépôts du domaine marin côtier.

B.M.M. = basses mers moyennes. H.M.M. = hautes mers moyennes.

Attention concernant l'estran

Même si la plupart des auteurs en géologie utilisent les basses mers et hautes mers moyennes, certains utilisent les valeurs des basses mers et hautes mers dites de vive-eau (= où le marnage, c'est-à-dire l'écart altitudinal entre pleine mer et basse mer, est maximal) (contraire : morte-eau).

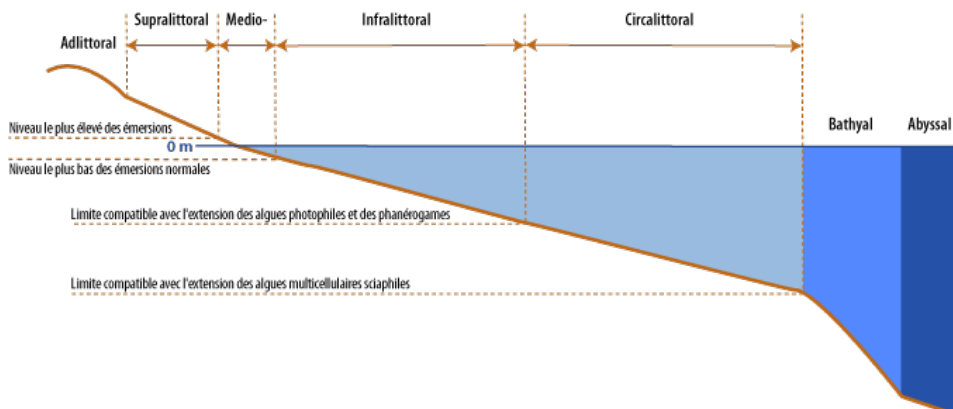
▲ FIGURE c. Zonation des domaines littoral et néritique. D'après POMEROL et al. (2011).

➔ La zonation des écologues

Les écologues distinguent classiquement :

- **L'étage adlittoral** : zone non atteinte par la mer et peu par les embruns où se trouvent les premières traces de végétation terrestre (correspond typiquement aux dunes).

- L'**étage supralittoral** : **situé au-dessus des pleines mers de vive-eau qui n'est atteint que par le ressac et les embruns.**
- L'**étage médiolittoral** : **zone située entre le niveau des pleines mers de vive-eau et le niveau des basses-mers de morte-eau.**
(!) Contrairement aux **géologues** qui retiennent souvent les **marées moyennes**, les **écologues** retiennent plutôt les **pleines mers de vive-eau** et les **basses-mers de mortes-eaux**.
>> Il n'y a donc **pas de superposition stricte** entre **estran** et **étage médiolittoral**.
- L'**étage infralittoral** : **zone située sous le niveau des basses-mers de morte-eau où peuvent exister les organismes photosynthétiques photophiles.**
- L'**étage circalittoral** (ou **circumlittoral**) : **zone située sous l'étage infralittoral où peuvent encore exister les 'algues' pluricellulaires sciaphiles.** Il est limité inférieurement par la **limite d'existence des 'algues' pluricellulaires.**

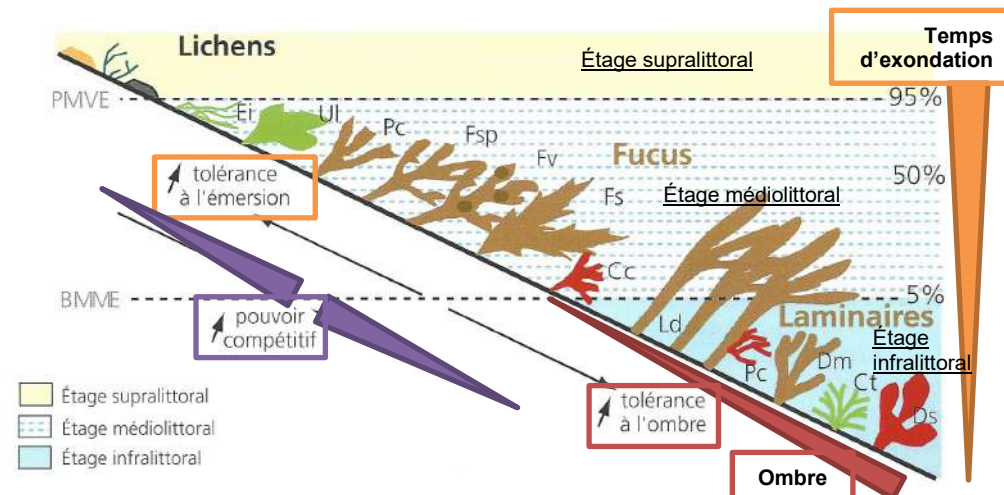


▲ FIGURE d. **Zonation des domaines littoral et néritique.**

- Les **niveaux plus profonds** dont la nomenclature et surtout les limites ne sont pas toujours unanimes (voir **figure d** ou encore **figure 13**).

NB Encore des **gradients** !

- Pour faire le lien avec les sorties de terrain sur le littoral, voir la **zonation verticale des algues pluricellulaires** qui se répartissent en **ceintures** (**figure 14**). Les 'algues' se répartissent en fonction de trois **paramètres** :
 - Le **temps** pendant lequel elles peuvent supporter l'**exondation** (= l'**émersion**).
 - Leur **tolérance à l'ombre** (les algues infralittorales la supportent mieux que les médiolittorales)
 - Leur **pouvoir compétitif** (favorisation des algues compétitives là où les paramètres sont les moins contraignants) : celui-ci **augmente** à mesure qu'on s'approche de la **limite inférieure de l'étage médiolittoral***.
- * **Raisons** :
 - une **algue médiolittorale** sera **exondée d'autant moins longtemps** qu'elle sera proche de cette limite ; c'est donc le **lieu le moins contraint** de cet étage en matière d'exondation et de risques de **dessèchement**.
 - une **algue infralittorale** sera d'autant **plus éclairée** qu'elle sera proche de cette limite ; c'est donc le **lieu le moins contraint** de cet étage en matière de perte de luminosité (et donc de **possibilités photosynthétiques**).



étagement des algues dans un estran rocheux de la Manche ou de l'Atlantique en fonction du gradient de contraintes

Les algues du haut de l'estran tolèrent le mieux l'émersion, les forts éclaircissements et les variations de salinité. Sous le niveau de BMME, les algues tolèrent l'ombre. La limite inférieure des algues médiolittorales et la limite supérieure des algues supralittorales dépendent de leur pouvoir compétitif. BMME : basse mer de morte-eau, PMVE : pleine mer de vive eau. Ei, *Enteromorpha intestinalis*; Ul, *Ulva lactuca*; Pc, *Pelvetia canaliculata*; Fsp, *Fucus spiralis*; Fv, *Fucus vesiculosus*; Fs, *Fucus serratus*; Cc, *Chondrus crispus*; Ld, *Laminaria digitata*; Pc, *Plocamium cartilagineum*; Dm, *Dictyopteris membranacea*; Ct, *Codium tomentosum*; Ds, *Delessaria sanguinea*. Les pourcentages indiquent le temps moyen d'émersion en mode battu (d'après Seloosse, 2000, *Biologie-Géologie* n° 4).

	Étage	
Niveau supérieur	supralittoral	<i>Xanthoria</i> <i>Caloplaca</i> <i>Verrucaria</i> <i>Pelvetia</i> <i>Fucus spiralis</i>
Haute mer de vive eau (Forte marée)	Étage médiolittoral	<i>Fucus vesiculosus</i>
Haute mer de morte eau (faible marée)		<i>Ascophyllum</i> <i>Fucus serratus</i>
Mi-marée		<i>Bifurcaria</i> <i>Himanthalia laurea</i>
Basse mer de morte eau	Étage infralittoral	<i>Laminaria digitata</i> <i>Sacchorhiza bulbosa</i>
Basse mer de vive eau		<i>Laminaria hyperborea</i>
Niveau inférieur		

▲ FIGURE 15. **Les ceintures d'algues du littoral mancho-atlantique : un étagement des algues en fonction de trois principaux gradients (exondation, ombre, compétition)** [pour information]. D'après MEYER *et al.* (2008), modifié / corrigé et, FAURIE *et al.* (2016)

2. Les facteurs écologiques abiotiques : l'impact du biotope sur l'écosystème

- Nous avons vu que les écosystèmes étaient structurés horizontalement et verticalement par le biotope comme par la biocénose dont les différents paramètres constituent des facteurs écologiques.
- On s'intéresse d'abord ici à l'impact des facteurs écologiques abiotiques (le biotope) sur la structuration des écosystèmes.

a. Les facteurs climatiques (le climat) : les caractéristiques atmosphériques

α. La notion de climat et ses échelles spatiales de variation (macroclimat, mésoclimat, microclimat)

- On appelle **climat** la **répartition moyenne des conditions de l'atmosphère terrestre dans une région donnée pendant une période donnée**.
- Si l'on peut définir le climat à l'échelle de grandes zones du globe terrestre (voir figure 16 plus loin), on peut aussi le définir à l'échelle spatiale régionale ou locale, comme nous l'avons vu dans le point B.1.b.α.ii.
- Le cadre ci-dessous propose des concepts désignant ces échelles de variation.

Typologie (indicative !) des climats

- Le terme **climat** est souvent employé dans le sens de **macroclimat** qui désigne un **climat envisagé à une échelle spatiale importante (plusieurs centaines de km² au moins à toute la planète)**.
Ex. le climat océanique, le climat continental, le climat méditerranéen...
- On peut appeler **mésoclimat** les **conditions climatiques qui règnent, au sein d'un macroclimat, dans une région de taille plus faible, de quelques km² à la centaine de km²**. Cette notion peut, en écologie, s'envisager à l'échelle des paysages.
Ex. le climat d'une ville, le climat d'une baie sur le littoral, le climat d'une plaine, le climat d'une forêt, le climat d'une portion de département français...
- On peut appeler **microclimat** des **conditions climatiques très localisées (souvent au sein même d'un écosystème, voire aux alentours d'un organisme) qui diffèrent du climat général ambiant**. Il s'agira alors par exemple de l'impact de la végétation dans un écosystème, de l'impact de la présence d'un muret ou d'un rocher... >>> voir plus haut (point B.1)

Les échelles spatiales sont données de manière tout à fait indicative. Il n'existe aucun consensus sur celles-ci et les termes proposés peuvent revêtir des réalités différentes selon les auteurs.

β. La diversité des paramètres climatiques terrestres (précipitations, éclaircissement, température, humidité, vents...)

- Les **paramètres climatiques** sont nombreux. On peut citer par exemple :
 - Les **précipitations** : **ensemble des retombées d'eau d'origine atmosphérique (provenant nuages) au sol, incluant la pluie, la neige, le verglas...** [souvent estimée en mm d'eau tombée par jour - mois - an... par m² au sol]
 - L'**éclaircissement (luminosité)** : **quantité d'énergie lumineuse reçue du Soleil par unité de surface**.

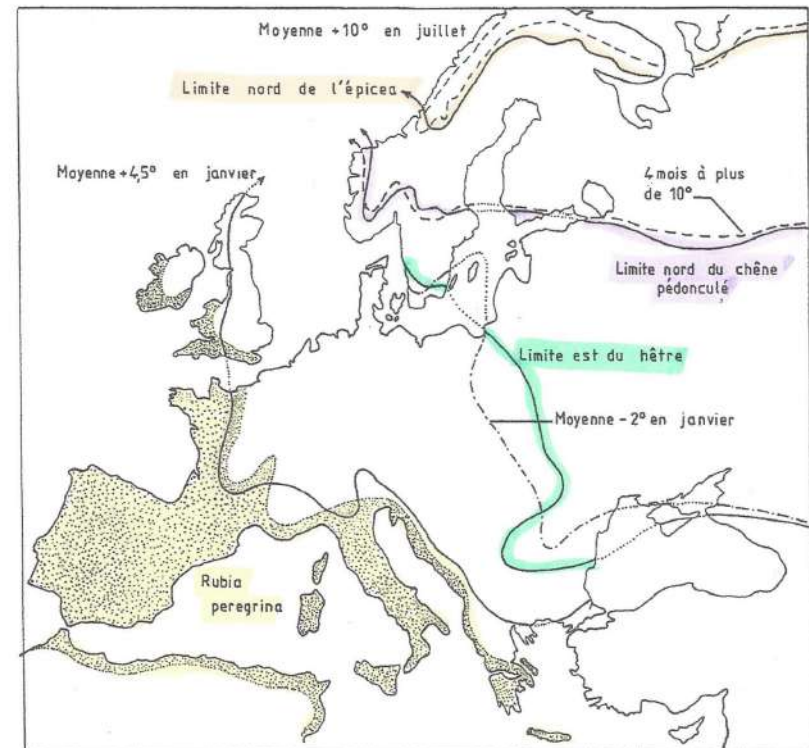
Les **organismes qui vivent préférentiellement ou exclusivement dans les milieux ensoleillés** sont dits **héliophiles**, alors que les **organismes qui vivent préférentiellement ou exclusivement dans les milieux ombragés** sont dits **sciaphiles**.

Des exemples en lien avec la prairie :

- plantes herbacées de prairies = héliophiles
- vs. plantes herbacées de sous-bois = sciaphiles

- La **température**, paramètre physique qui quantifie l'agitation moyenne des particules (de l'air en l'occurrence) (figure 16).

Les **organismes qui vivent préférentiellement ou exclusivement dans les milieux à forte température** sont dits **thermophiles**, alors que les **organismes qui vivent préférentiellement ou exclusivement dans les milieux à faible température** sont dits **cryophiles**.



La température agissant comme facteur limitant règle la répartition géographique de diverses espèces. La garance *Rubia peregrina* est à peu près limitée par l'isotherme + 4,5°C en janvier. La limite orientale du hêtre coïncide avec l'isotherme - 2°C en janvier. La limite nord du chêne pédonculé est superposée à l'isotherme « 4 mois à plus de 10°C » et l'épicéa est limité au nord par la température moyenne de + 10°C en juillet. Remarquer la baisse hivernale de température de l'ouest à l'est de l'Europe, où le climat devient de plus en plus continental, et la disposition presque nord-sud des isothermes hivernales en Europe occidentale, ce qui est dû à l'influence du Gulf Stream qui réchauffe les côtes européennes.

▲ FIGURE 16. La température comme facteur écologique : lien entre certaines isothermes* et la répartition de quelques arbres en Europe [pour information].

D'après DAJOZ (2006), fluo ajouté.

* Une **isotherme** est une ligne reliant des points caractérisés par la même température.

- L'**humidité** de l'air : **quantification de la présence d'eau (généralement sous forme de vapeur) dans l'air**. L'humidité de l'air dépend largement des précipitations, de la température... mais aussi de l'humidité du sol ou encore du couvert végétal ; c'est un bel exemple de couplage biotope-biocénose.

On peut l'exprimer de diverses façons ; les plus courantes sont l'**humidité absolue** massique (masse de vapeur d'eau par unité de volume d'air m/V , souvent en $g \times m^3$) et l'**humidité relative** (pression de vapeur d'eau mesurée sur la **pression de vapeur saturante** P_v / P_{vs} , exprimée en %).

* pression maximale autorisant l'état gazeux avant le passage à l'état liquide

- Les **vents** : mouvements de masses d'air au sein de l'atmosphère.

Ré-utilisez vos connaissances d'autres chapitres !

Dans le **chapitre 18 (DPE des Angiospermes)**, nous avons décrit l'**anémomorphose**.

Des exemples en lien avec la prairie :

- On peut remarquer qu'une **prairie** est **plus exposée au vent** qu'un **sous-bois de forêt** (tableau III).
- Dans la **prairie**, au sein de la **strate herbacée**, on note un **gradient de vent**, paramètre de plus en plus faible à mesure qu'on s'approche du sol (revoir la **figure 7 – page 9**).

TABLEAU III. Impact du couvert végétal sur les vents [pour information].

D'après MATTHEY et al. (1984).

Vitesse du vent dans une forêt de Pin (d'après Pardé, in Pesson, 1974)

Hauteur	Terrain dénudé	Forêt	Freinage
43 m	4,5 m/s	—	0 %
21 m	4,3 m/s	1,7 m/s	61 %
12 m	4,0 m/s	0,6 m/s	85 %
6 m	3,6 m/s	0,6 m/s	83 %
1,5 m	3,0 m/s	0,8 m/s	73 %
0,5 m	2,3 m/s	0,8 m/s	65 %
0,2 m	2,1 m/s	0,6 m/s	71 %

- Le **gel** (transformation en glace de l'eau liquide, autour des organismes ou dans leur tissus), le maintien d'une couche de neige au sol...

Ré-utilisez vos connaissances d'autres chapitres !

Dans le **chapitre 12 (Angiospermes et mauvaise saison)** :

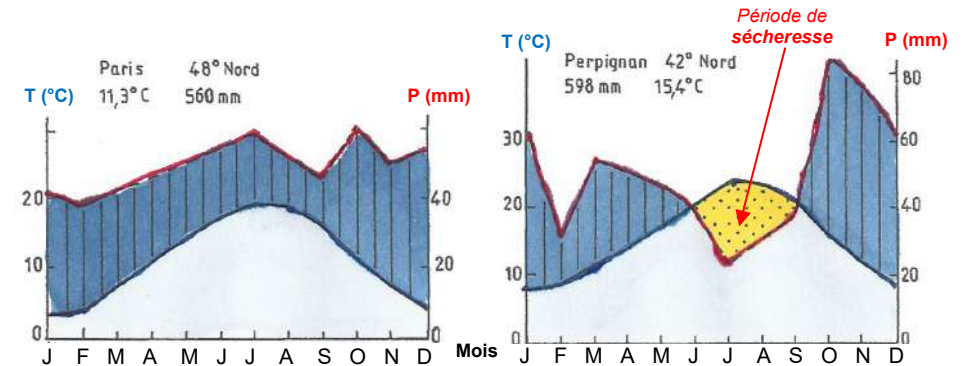
- Sachez ré-investir dans ce chapitre les **dispositifs de résistance au froid** chez les **végétaux**, ainsi que les **stratégies de passage de la mauvaise saison** (classification de RAUNKIAER)
- Rappelez-vous aussi que la **classification de RAUNKIAER** postule l'existence d'une **couche de neige de 20 cm** en hiver qui agit comme **isolant thermique** pour les **bourgeons près du sol**.

Etc.

y. Un outil d'estimation des conditions écologiques climatiques d'un lieu donné : les diagrammes ombrothermiques

- On appelle **diagramme ombrothermique** le **diagramme climatique** représentant en ordonnées les **précipitations mensuelles** et la **température moyenne mensuelle en fonction des mois de l'année en abscisses selon une graduation standardisée** ($P = 2T$, P précipitations en mm, T température en °C) (**figure 17**).

Développé par le botaniste français Henri GAUSSEN (1891-1981) et un certain F. BAGNOULS dans les années 1950, il permet de mettre en évidence les **périodes de sécheresse** dans l'année (en appliquant la **loi de GAUSSEN**, il y a **sécheresse** si $P < 2T$, avec les unités pré-citées).



▲ FIGURE 17. Deux exemples de diagramme ombro-thermiques d'un climat océanique dégradé (Paris) et d'un climat méditerranéen (Perpignan) [pour information]. Localisation → voir figure

Les valeurs chiffrées au-dessus des graphes correspondent aux valeurs annuelles.

D'après DAJOZ (2006), couleur ajoutée.

Ré-utilisez vos connaissances d'autres chapitres !

On rappelle que les **plantes adaptées à la vie en milieu sec** sont appelées **xérophytes** et qu'on a traité leurs **adaptations** dans le **chapitre 11 (Vie fixée des Angiospermes)** et le **chapitre 18 (DPE des Angiospermes)**.

5. Les grandes zones climatiques du globe, des zones caractérisées par des biomes

i. Les grandes ensembles climatiques mondiaux

- À l'échelle mondiale, les géographes et les climatologues ont pour habitude de diviser les **zones émergées** en **grands types climatiques** (**figure 18**) prenant en compte de **multiples facteurs** et dont les **définitions** comme les **limites** peuvent **varier selon les auteurs**.

Beaucoup utilisent un **système reconnu internationalement** et pourtant **assez ancien** : la **classification allemande de KÖPPEN-GEIGER** proposée en 1900 par le botaniste et climatologue Wladimir P. KÖPPEN (1846-1940) et développée ensuite en coopération Rudolf O. R. W. GEIGER (1894-1981).

Lien utile :

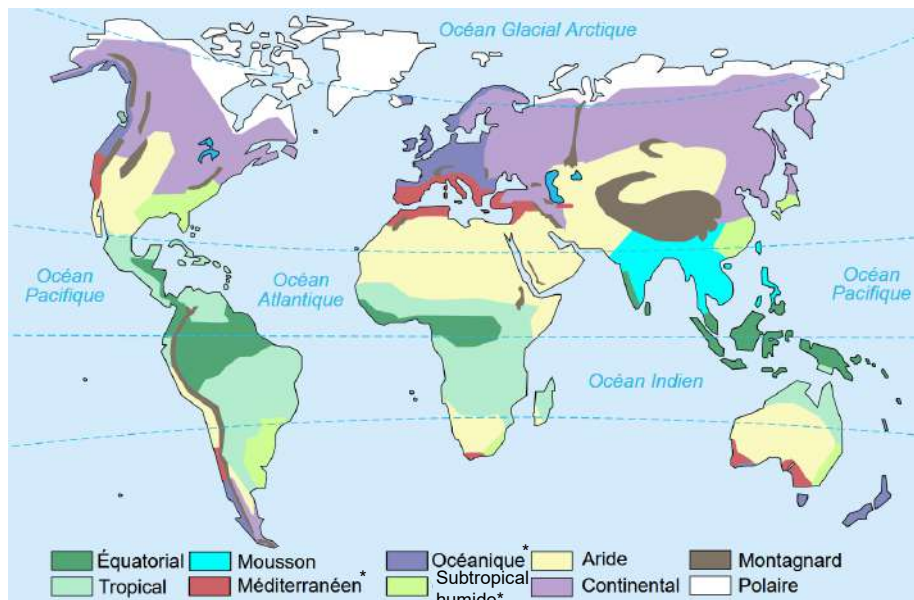
https://fr.wikipedia.org/wiki/Classification_de_K%C3%B6ppen

- Il paraît utile, à bac +2, d'avoir de posséder également des rudiments sur la **zonation climatique de notre pays** (**figure 19**). Notons que certains DOM-TOM présentent un climat différent (ex. **climat tropical** des Antilles).

Qu'est-ce qu'un climat « tempéré » ?

Eh bien... ce n'est pas très clair ni unanime !

- Dans la **système KÖPPEN-GEIGER**, cela correspond globalement et typiquement aux **climats océanique, subtropical humide et méditerranéen** (climats de **type C**).
- Certains auteurs y incluent les **climats semi-arides** (incluent dans les « climats arides » de la **figure 16**) ou encore le **climat continental**, où des **températures hivernales pourtant très froides** peuvent être atteintes (ex. Sibérie). Est alors un **climat tempéré tout climat non polaire et non tropical ou équatorial** (cas de la **classification allemande de TROLL & PAFFEN**).
- Il faut noter que le **climat continental** présente de **multiples sous-types** et il existe donc des **nuances entre auteurs** : les **climats semi-polaires** (ex. Sibérie) sont alors parfois **exclus de la zone tempérée** par certains.



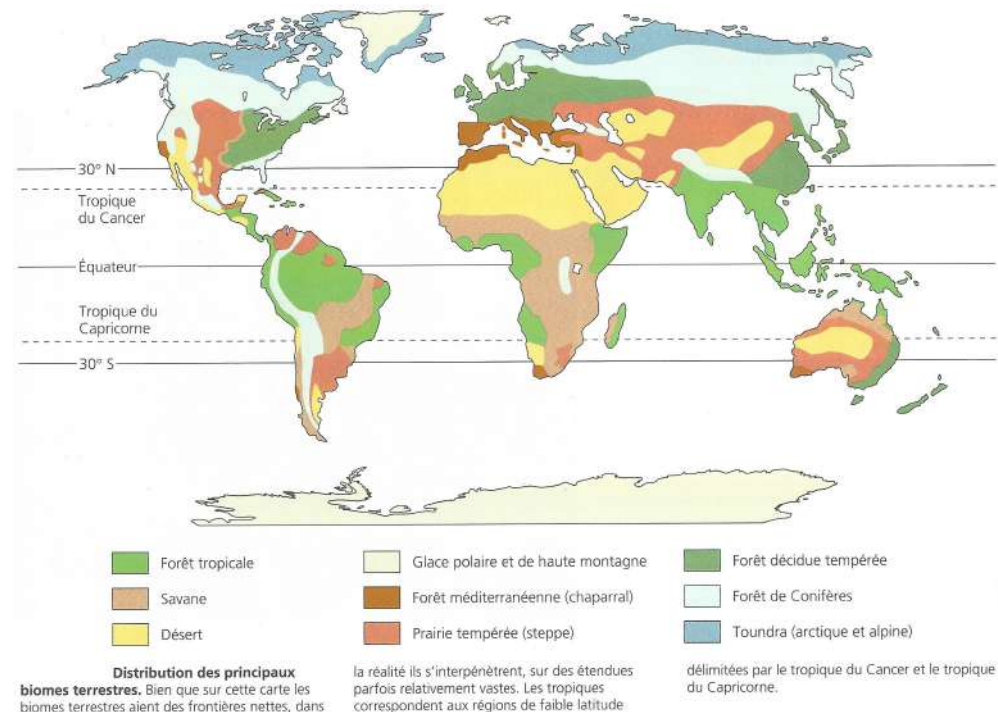
▲ FIGURE 18. Principaux climats (macroclimats) du globe. Wikipédia, modifié.
C'est de la culture générale... toujours utile !

* Climat tempéré au sens de KÖPPEN-GEIGER

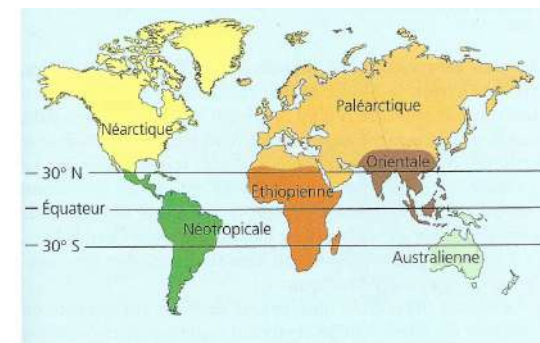


▲ FIGURE 19. Principaux climats en France métropolitaine (hors Corse). Wikipédia.
C'est de la culture générale... toujours utile !

ii. Une superposition à des grands types écosystémiques : les biomes terrestres



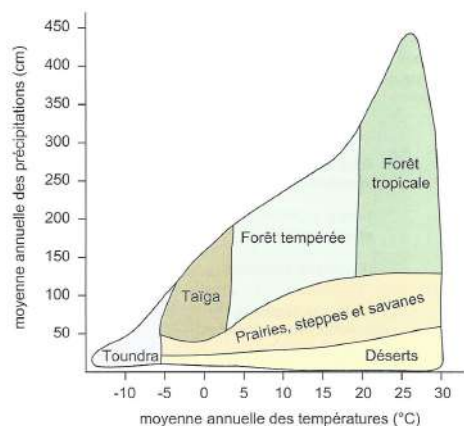
▲ FIGURE 20. Les principaux biomes terrestres. D'après CAMPBELL & REECE (2004), modifié.



La région orientale est souvent appelée région indo-malaise.

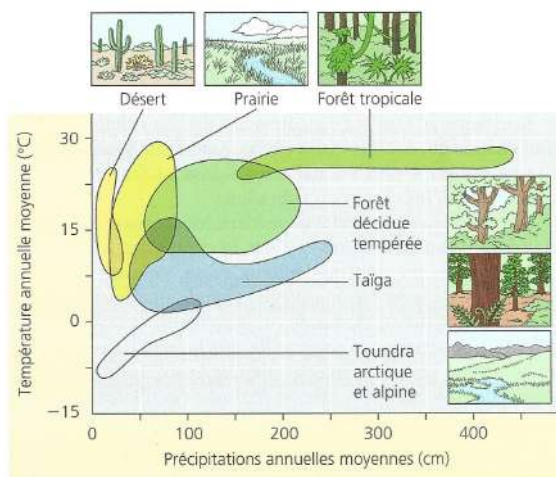
Les régions biogéographiques. La dérive des continents et les barrières géographiques comme les déserts et les chaînes de montagnes contribuent à la diversité de la faune et de la flore des vastes régions biogéographiques de la planète. La région australienne est la seule à avoir des limites nettes. Les autres régions se chevauchent en des zones où certains de leurs taxons respectifs coexistent.

▲ FIGURE 21. Les écozones. D'après CAMPBELL & REECE (2004).



Les grands biomes terrestres : importance de la température et de la disponibilité en eau (liée aux précipitations) des biotopes sur le type de végétation.

▲ a. Conditions climatiques moyennes d'occurrence des principaux biomes terrestres.



Climatogramme de quelques-uns des principaux biomes d'Amérique du Nord. Les régions colorées de ce graphique représentent les températures et les précipitations annuelles moyennes de quelques-uns des principaux biomes d'Amérique du Nord.

▲ b. Conditions climatiques d'occurrence des principaux biomes d'Amérique du Nord et centrale.

▲ FIGURE 22. Deux climatogrammes* montrant le lien entre les paramètres climatiques moyens (ici température-précipitations) et les biomes.

D'après PEYCRU *et al.* (2014) et CAMPBELL & REECE (2004).

* Ici : précipitation = f (température) [en haut] et température = f (précipitations) [en bas]

- Rappelons que les **biomes** sont des **ensembles de paysages en lien avec un climat particulier, notamment caractérisés par un type prédominant de végétation naturelle** (figure 20). On notera leur **superposition**, imparfaite mais réelle, avec la **zonation climatique mondiale** (revoir la figure 18), ce qui montre que le **climat global** détermine la répartition des **grands types d'écosystèmes** (figure 22).

Exemples : toundra, forêt caducifoliée, désert...

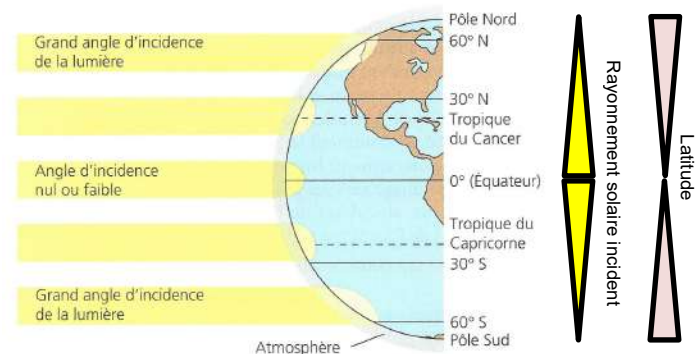
- Les **biomes** peuvent être **regroupés** en **zones/régions biogéographiques** ou **écozones** (figure 21).

6. Les paramètres de contrôle du climat régional et mondial

- Si l'on excepte les **microclimats** déterminés par des **facteurs variés et très localisés** (revoir **plus haut** : B.1.b.d.ii), les **climats terrestres mondiaux et régionaux** sont déterminés principalement par **trois facteurs importants**.

i. La quantité d'énergie solaire reçue en fonction de la latitude : le contrôle latitudinal du climat (avec saisonnalité)

- La **température** et de **nombreux phénomènes climatiques** sont largement contrôlés par le **rayonnement solaire**.
- En lien avec le **caractère sphérique de la planète**, la **quantité d'énergie lumineuse reçue du Soleil** n'est pas équivalente en fonction de la latitude : la quantité d'énergie reçue est plus **maximale** à l'**équateur** et **minimale** aux **pôles** (figure 23).

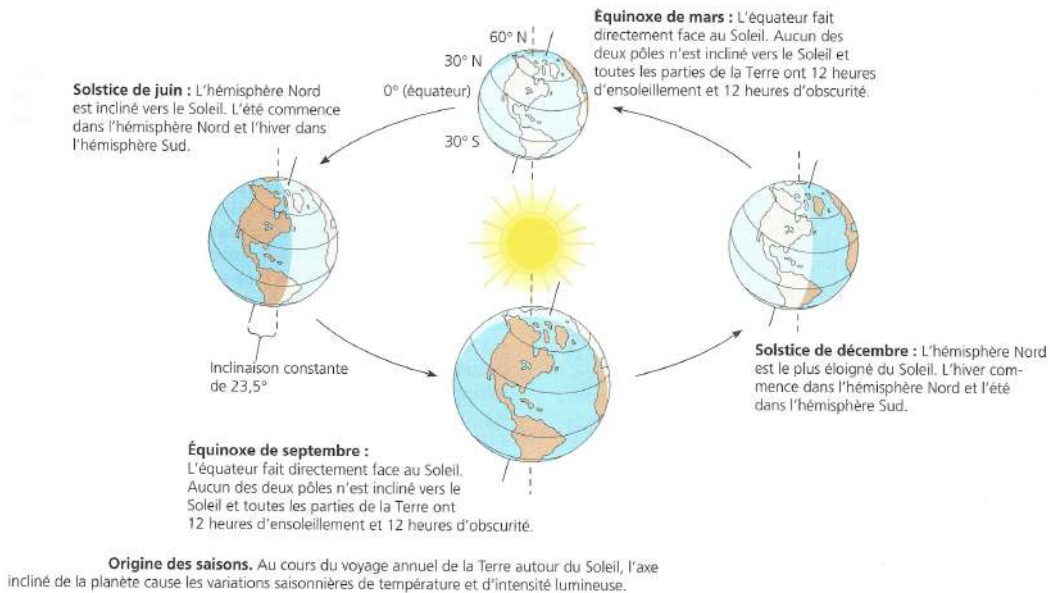


Rayonnement solaire et latitude. Comme la lumière solaire frappe l'équateur perpendiculairement, il parvient à cet endroit plus de chaleur et de lumière par unité d'aire qu'aux autres latitudes. Au nord et au sud de l'équateur, la lumière solaire atteint la surface courbe de la Terre obliquement, après avoir parcouru un plus long trajet dans l'atmosphère. Cette figure illustre le rayonnement solaire aux équinoxes de mars et de septembre (voir la figure 50.12). À d'autres moments de l'année, l'angle d'incidence du rayonnement varie.

▲ FIGURE 23. Latitude et rayonnement solaire incident (cas d'équinoxe).

D'après CAMPBELL & REECE (2004), gradients ajoutés.

- On notera toutefois qu'il existe des **saisons** (sauf à l'équateur... et encore), c'est-à-dire des **modifications périodiques du climat sur une année**. Celles-ci s'expliquent par l'**inclinaison de l'axe de rotation de la Terre par rapport à une perpendiculaire au plan d'orbite de la planète autour du soleil** (env. 23,5 °) (figure 24).



- Une **augmentation** des **fluctuations de température du sol**

Explications

- Le **sol alpin** voit sa **température** surtout **dépendre du rayonnement solaire** (alors qu'en plaine, les **radiations thermiques** provenant de l'activité thermique profonde de la planète sont **plus importantes**) : il est donc **chaud le jour** et **froid la nuit** (alors que ces **variations** sont **beaucoup plus temporisées en plaine**).

Conséquences écologiques

- Les organismes vivant **en altitude** présentent des **adaptations au froid** et au **gel** (figure 27 – page suivante).

- L'hiver est **très rigoureux** (températures plus basses qu'en plaine), la **saison chaude** est **réduite** et il peut **geler en toute saison**.

Explications

- En lien avec ce qui a été dit (faibles températures, faible effet de serre, fortes fluctuations journalières...), la **saison froide** est **exacerbée en altitude** et le **gel** est possible en **toute saison**.

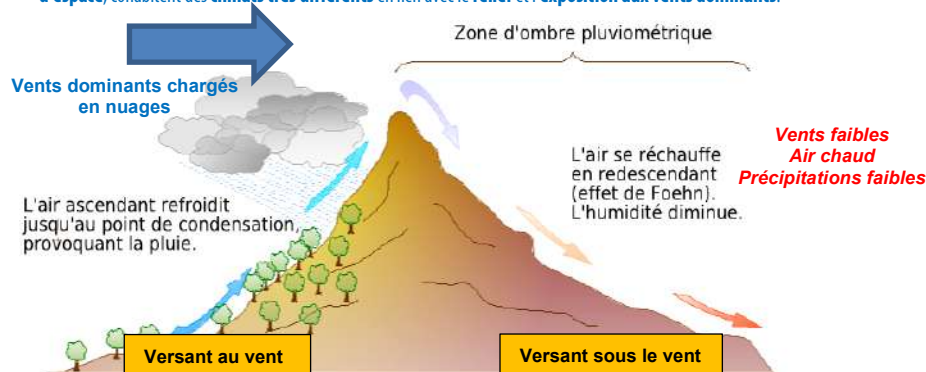
Conséquences écologiques

- Les organismes vivant **en altitude** présentent des **adaptations au froid** et au **gel** (figure 27 – page suivante).

- Remarques :
 - L'**éclaircissement** n'est **pas équivalent** selon les **faces d'un relief**. Dans une montagne, on distingue généralement l'ubac (**versant plutôt exposé au nord, à faible ensoleillement**) et l'adret (**versant plutôt exposé au sud, à fort ensoleillement**) (figure 29 – page suivante).
 - La **soumission au vent** et aux **intempéries** n'est **pas équivalente** non plus dans une **haute montagne** qui forme une **barrière à leur propagation** : on distingue le **versant qui reçoit préférentiellement les vents, les nuages et la plupart des intempéries (côté au vent d'une montagne)** et le **versant qui est protégé des vents, nuages et de la plupart des intempéries ainsi véhiculées (côté sous le vent = zone d'ombre pluviométrique)** (figure 26)

NB L'air froid et humide poussé par les vents du côté au vent se réchauffe en dévalant le côté sous le vent (à cause de l'augmentation de pression due à la baisse d'altitude) en même temps que son humidité diminue : c'est l'**effet de foehn** (ou **föhn**), le **foehn** étant le **vent alpin dû à ce phénomène**.

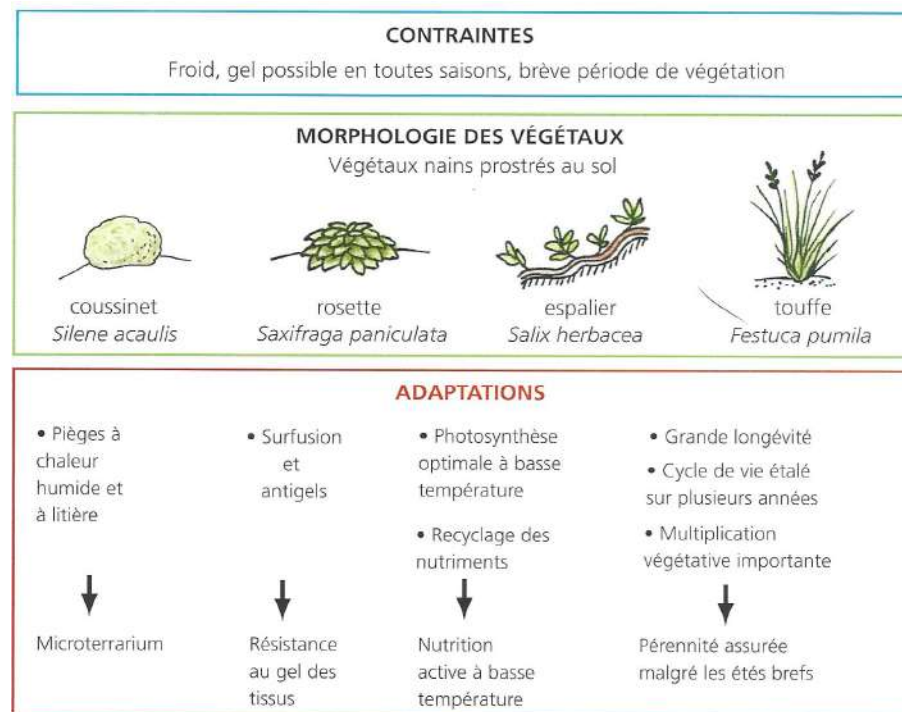
Cela peut avoir des **conséquences climatiques très importantes** : on pensera par exemple à l'**île de la Réunion** où, en **peu d'espace**, cohabitent des **climats très différents** en lien avec le **relief** et l'**exposition aux vents dominants**.



▲ FIGURE 26. **Effet des hauts reliefs sur le climat.** Wikipédia, complété.

➤ Des adaptations au froid (exemple des organismes végétaux herbacés de prairies alpines)

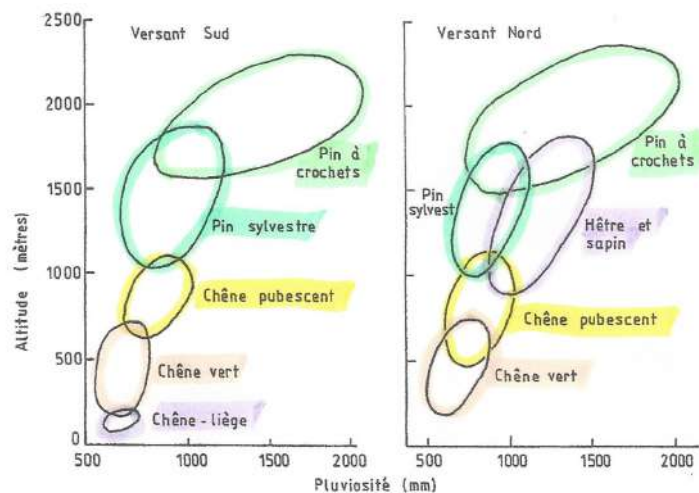
- Si l'on prend l'exemple des organismes végétaux, les **adaptations à la vie en altitude** (en lien notamment avec le **froid**) que l'on peut noter sont principalement (figure 26) :
 - Des **adaptations morpho-anatomiques** : le **port prostré** des **végétaux alpins**, c'est-à-dire une **morphologie à organes courts et concentrés (ports en boule, en rosette, en touffe...)**, est **dominant** ;
 - Des **adaptations physiologiques et moléculaires** :
 - **Appareillage enzymatique** permettant le **métabolisme** – et notamment la **photosynthèse** – à **faible température** ;
 - **Protéines anti-gel** produites **toute l'année**.
 - Des **adaptations reproductives** :
 - **Cycle de reproduction court** ou étalé sur **plusieurs années** (en lien avec l'été court) ;
 - Possibilité fréquente de **multiplication végétative**.



vers une synthèse des adaptations des végétaux alpins

▲ FIGURE 27. **Les adaptations à l'altitude chez les végétaux.** D'après MEYER *et al.* (2008).

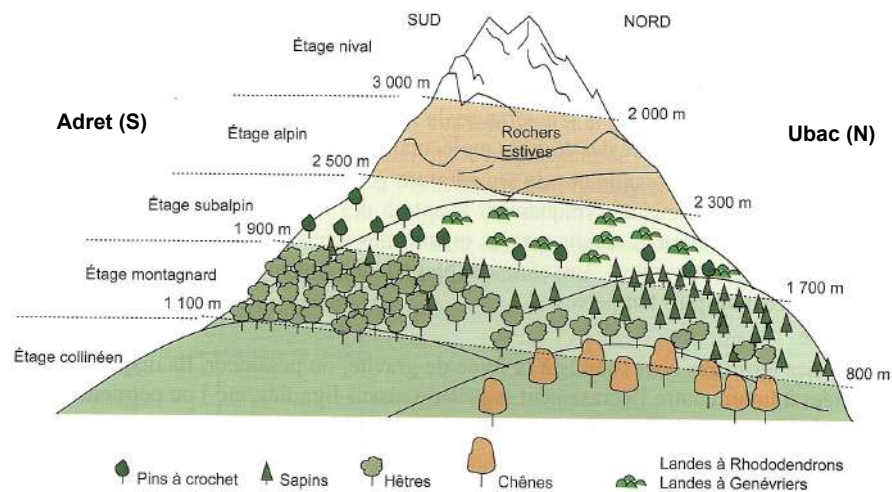
➤ Conséquences sur la structure des écosystèmes : l'étagement de la biocénose (notamment des formations végétales)



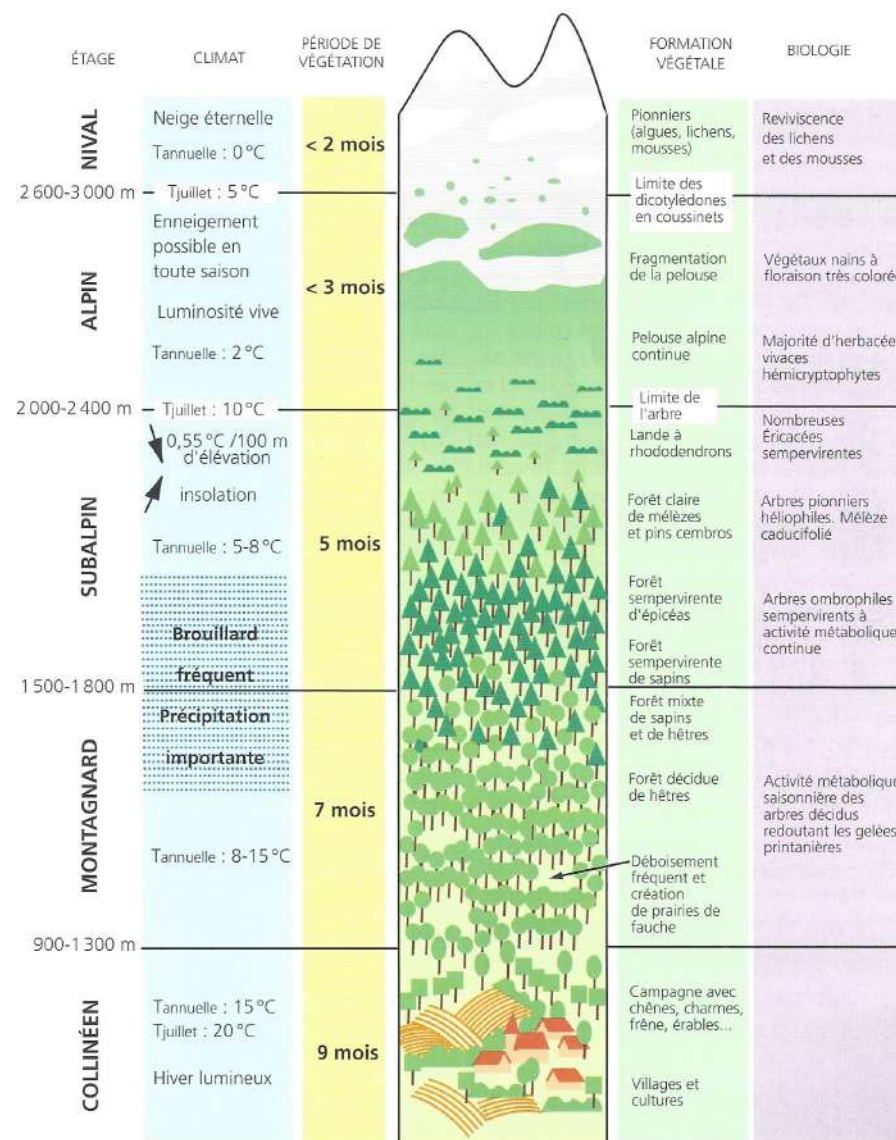
Aires ombrothermiques de diverses essences forestières des Pyrénées-Orientales

La pluviosité est en abscisse et l'altitude (dont la température est fonction) en ordonnée. Les diverses espèces se localisent dans des zones à contours elliptiques ce qui permet de définir avec précision leurs exigences écologiques. Noter l'opposition entre le versant sud et le versant nord, surtout en ce qui concerne le hêtre et le sapin (Rey, 1958).

▲ FIGURE 28. Exigences climatiques de quelques arbres forestiers dans les Pyrénées orientales [pour information]. D'après DAJOZ (2006).



▲ FIGURE 29. Rôle de l'altitude (et du versant) dans la structuration des cortèges d'espèces montagnardes : l'étagement des formations botaniques. D'après RICHARD *et al.* (2012).



étagement de la végétation et des facteurs climatiques avec l'altitude
Cas des Alpes. Les arbres décidus sont en vert clair, les arbres et arbustes sempervirents en vert foncé. T: température. Les limites d'étages sont données par des intervalles d'altitude, le plus petit intervalle correspondant à l'ubac, le plus grand à l'adret. Des différences existent aussi selon les régions des Alpes (d'après Ozenda, 1982).

▲ FIGURE 30. Les étages de végétation en milieu montagnard : détails climatiques et écologiques. D'après RICHARD *et al.* (2012).

- La **végétation** (ainsi que, pour partie, les **espèces animales**) se **répartit verticalement selon une zonation en étages dépendants de l'altitude** : c'est l'**étagement de la végétation**. Cet étagement s'explique par des préférences climatiques des espèces (**figure 28**).
- Dans un **milieu montagnard typique** de style **alpin**, on trouve, des **plaines** vers les plus **hautes altitudes** (**figures 29-30**) :
 - L'**étage collinéen** [montagne] (= **étage planitiaire en pleine tempérée, = étage méditerranéen en plaine ou en montagne sous climat méditerranéen**), **dominé par la forêt de feuillus et des cultures humaines** (où l'on trouve aussi la plupart des villages). **Espèces typiques** : Chêne, Châtaigner, Charme.
 - L'**étage montagnard**, **dominé par des forêts mixtes (feuillus + résineux) sauf sur l'adret où la forêt de feuillus domine encore**. **Espèces typiques** : Hêtre, Sapin.
 - L'**étage subalpin**, **dominé par les forêts de résineux et, au plus, haut, les landes (espèces buissonnantes)**. **Espèces typiques** : Sapins, Pin à crochet / Pin sylvestre, parfois Épicéa [Pour les landes : Rhododendron, Genévrier].
 - L'**étage alpin**, **dominé par les pelouses alpines (espèces herbacées)**. C'est un type de prairie [ce sont les **estives** ou **alpages** où **paissent les troupeaux de montagne en été**].
 - L'**étage nival**, **dominé par les végétaux pionniers (Mousses, Lichens) voire uniquement la roche ou les neiges éternelles**. C'est un milieu de **type pionnier**.

Deux observations très importantes !

Évolution semblable des écosystèmes avec la latitude et l'altitude

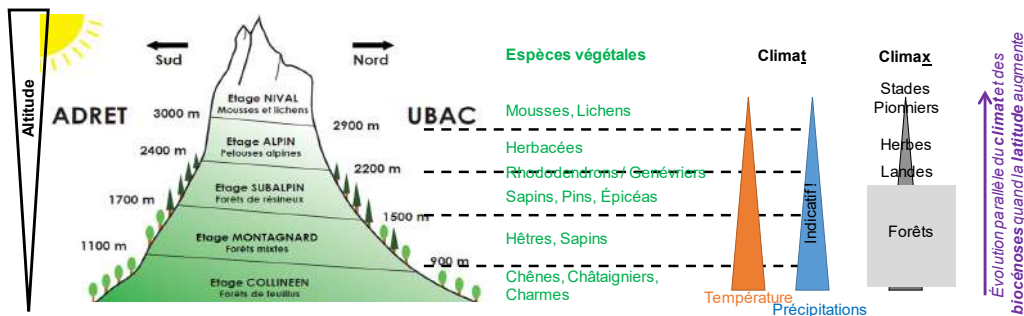
On peut ici noter l'importance colossale des **conditions climatiques** sur les **types d'écosystèmes** et notamment le **type de végétation** : comme ces conditions **évoluent de manière assez proche** quand la **latitude augmente** et quand l'**altitude augmente**, on retrouve la **même évolution de la végétation** :

- ° Ainsi, on peut rapprocher les **forêts décidues** des étages collinéen ou montagnard des **forêts tempérées** de plaines ;
- ° On peut rapprocher les **forêts subalpines de résineux** des **forêts boréales** comme la **taïga russe** ;
- ° On peut rapprocher les **pelouses alpines** mais surtout l'**étage nival** de la **toundra**...

Succession écologique

On peut noter que, plus l'**altitude augmente**, plus le **climax** est un **stade précoce de succession écologique** (**voir III.A** pour comprendre ces notions).

Proposition de bilan : **figure 31** (dont je suis très fier !)



▲ FIGURE 31. **L'étagement altitudinal**. Original
Base : <https://www.jardinalpindulautaret.fr/> (mars 2018)

iii. L'influence des vents d'origine océanique : le contrôle océanique du climat

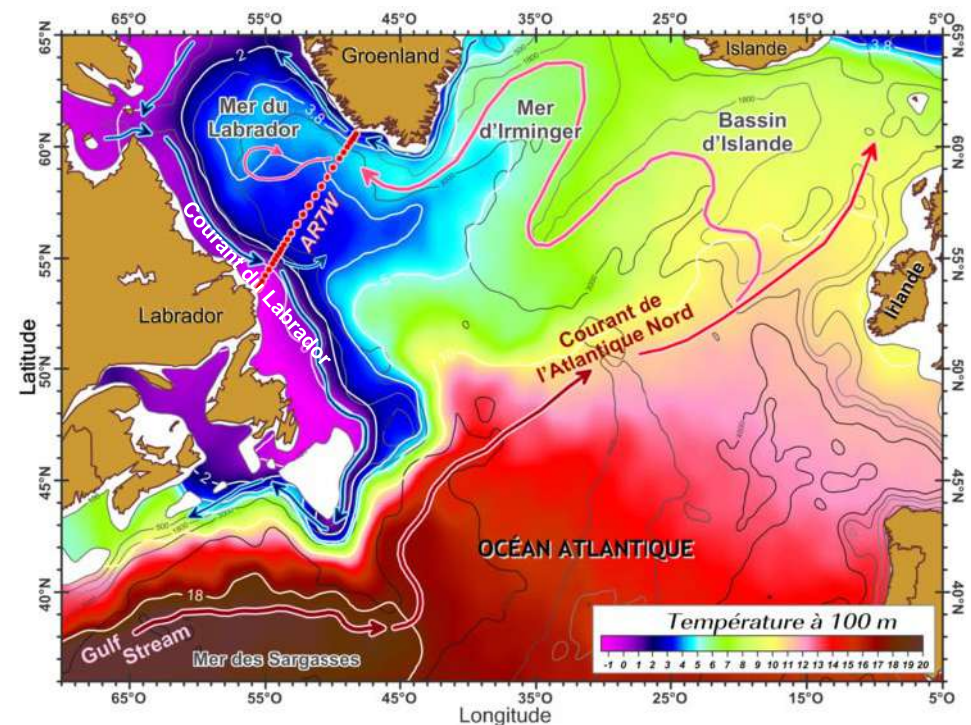
- La **mise en place des vents** est **complexe** et dépasse largement le cadre d'un **tel chapitre**. Notons toutefois que l'**influence des courants océaniques superficiels** (**figure 33**) est **importante** dans le contrôle du climat (**revoir la localisation des grands types climatiques** : **figure 18 – page 17**) ; ceux-ci contrôlent en effet la **force**, l'**orientation** et la **température** des vents dominants d'origine océanique.

Prenons un exemple :

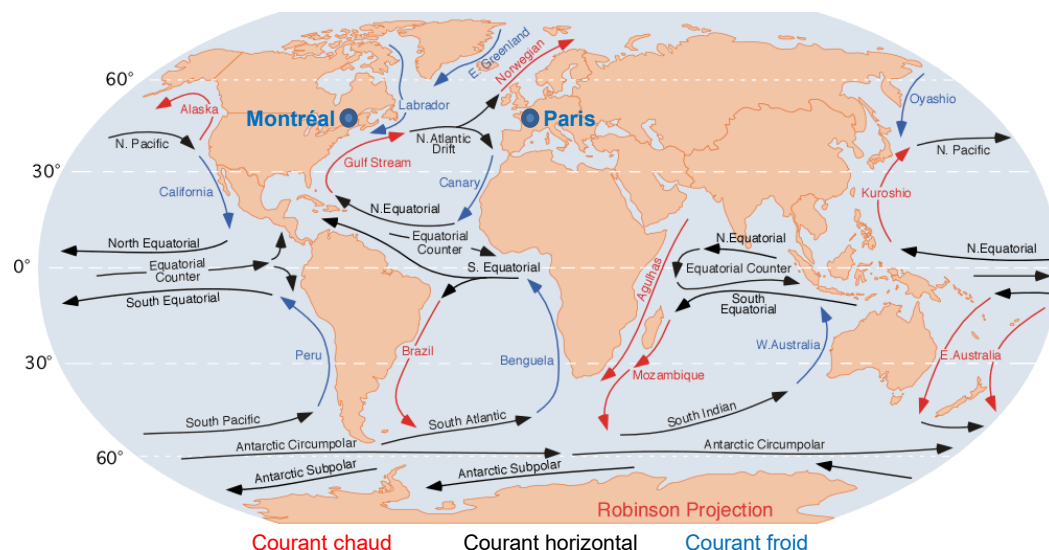
Paris (France) et Montréal (Canada) sont deux villes relativement **proches** et **équidistantes** de l'Océan atlantique et situés à des **latitudes** semblables. Pourtant, leurs **climats** sont très **différents** (**figure 18 – page 17**) : alors que **Paris** présente un **climat océanique dégradé**, **Montréal** présente un **climat continental humide** (comme à Moscou !) avec des **hivers très froids** et des **étés plus cléments**.

Explication :

L'**Europe occidentale** bénéficie de vents portés par un **courant chaud**, la **Dérive nord-atlantique** (**North Atlantic Drift**), générée par le **Gulf-stream**. Au contraire, la côte Est canadienne souffre d'une **influence polaire** portée par le **courant du Labrador** (**figures 32-33**).



▲ FIGURE 32. **Température de l'océan à 100 m de profondeur et grands courants océaniques superficiels dans l'Atlantique Nord [pour information]**. Wikipédia (mars 2018).



▲ FIGURE 33. Les principaux courants marins superficiels [pour information].
Wikipédia (mars 2018).

b. Les facteurs édaphiques : les caractéristiques abiotiques du sol

Nous revenons sur le **sol** plus en **détail** dans la **partie I.C.**

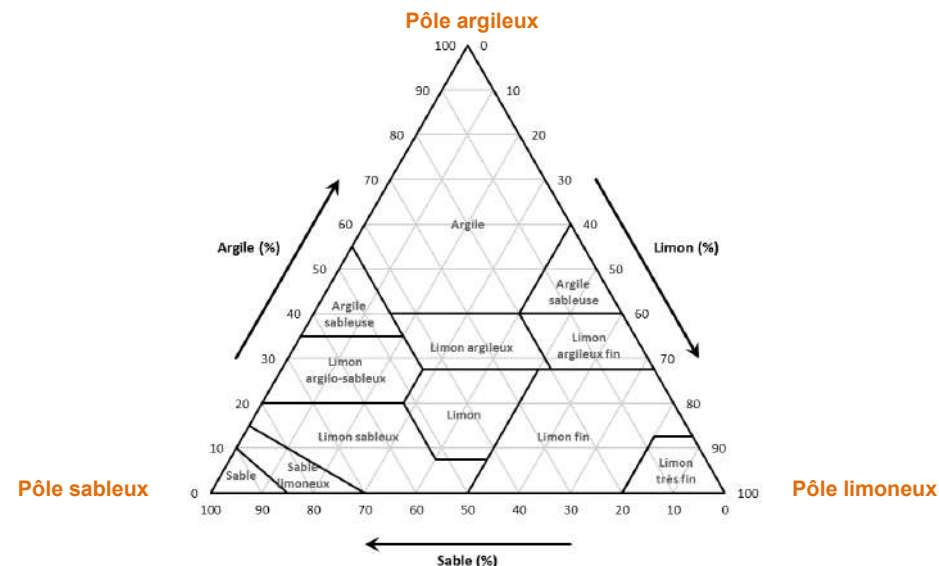
- Le **sol** est une mince formation superficielle des continents terrestres où se mélangent en proportion variable de la matière minérale et de la matière organique, résultant d'une transformation de la roche sous-jacente (= roche-mère) par des processus physiques, chimiques et biologiques.
- Il s'agit donc d'une formation où interagissent l'eau (l'hydrosphère), l'air (l'atmosphère) – donc les **conditions climatiques** –, les **roches** (la géosphère) et le **vivant** (la biosphère).
- On appelle **facteur édaphique** une **caractéristique abiotique du sol** – il existe aussi des **caractéristiques pédologiques biologiques**, généralement non classées comme « facteurs édaphiques ».

a. La diversité des facteurs édaphiques : un panorama

Voir BCPST2 : les sols

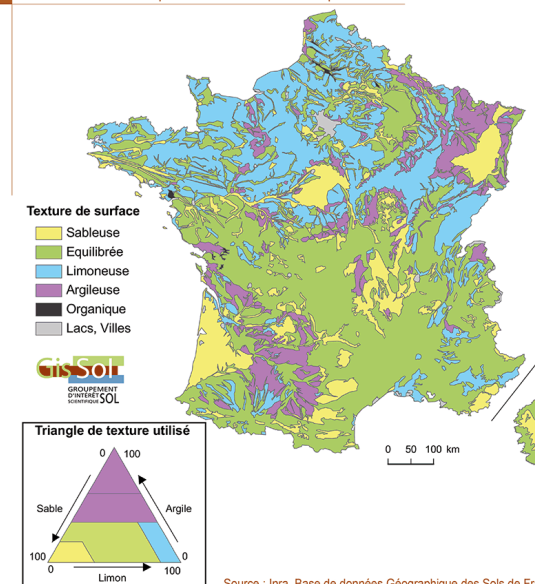
i. La composition en fractions granulométriques (limons, argiles, sables...) : la texture du sol

- Les **sédiments détritiques** peuvent être **classés en fonction de leur taille** qu'on nomme **granulométrie**.
- On distingue classiquement les **argiles** ($< 2 \mu m$), les **limons** ($2 \text{ à } 63 \mu m$ – appelés **silts** par les géologues), les **sables** ($63 \mu m \text{ à } 2 mm$), les **gravier**, les **galets**, les **blocs**...
- On appelle **texture d'un sol** la **composition (en proportions) des différentes classes granulométriques des sédiments présents (notamment sables, limons, argiles)**. On pourra alors qualifier le sol de plutôt limoneux / argileux / sableux / équilibré... (figures 34-35).



▲ FIGURE 34. La classification texturale des sols [pour information].
Wikipédia (mars 2018).

La texture des horizons supérieurs du sol en France métropolitaine



Source : Inra, Base de données Géographique des Sols de France à 1/1 000 000, 1998.

▲ FIGURE 35. Carte de la texture des sols français.
<https://www.gissol.fr/donnees/cartes/la-texture-des-horizons-superieurs-du-sol-en-france-metropolitaine-1883> (mars 2018).

- N'importe quel agriculteur vous dira que la **texture d'un sol** est **primordiale** et que le **type de culture** qui y est possible en **dépend**.

ii. Les éléments constitutifs du sol et leur concentration : la composition chimique du sol (liée à la roche-mère, à l'activité biologique, au lessivage...) + le pH

- La **composition chimique** d'un sol est variée : **ions**, **argiles**, **acides humiques**, autres **composés organiques**, **polluants** éventuels... On peut évaluer leur **concentration** par des **analyses**.
- Cette **composition** dépend de **multiples facteurs** :
 - La **nature de la roche-mère** : il y aura ainsi des **sols calcaires**, des **sols siliceux**...
 - La **nature des espèces vivantes présentes** et leurs **actions métaboliques** sur la **composition** du sol (rejets organiques, minéralisation bactérienne...).
 - La **proximité d'un cours d'eau** ou encore de la **mer** dont les composants peuvent percoler.
 - Les **activités humaines** et les **rejets environnementaux** associés : agriculture, industrie... Des **substances toxiques** (**polluants**) peuvent alors être retrouvées.
 - Le **lessivage**, c'est-à-dire les **mouvements de composés dus aux flux d'eau dans le sol**.
 - Etc.

Le **pH** d'un sol est un **facteur crucial** pour de **nombreuses espèces vivantes**, notamment **végétales**. Les sols avec un **pH acide** sont dits **acides** (logique !) alors que les sols avec un **pH basique** sont dits **alcalins**.

iii. L'agencement des éléments constitutifs d'un sol : la structure du sol

- Les **différents éléments du sol** (**sédiments**, **fraction organique**...) peuvent être agencés de **manières multiples** et former des **agrégats de taille et forme variable**.
- Cet **agencement des éléments constitutifs d'un sol** constitue la **structure du sol**.
- Les sols peuvent être ainsi **compacts**, **meubles**, **friables**, **grumeleux**...
- L'**eau** et l'**activité biologique**, de même que la **composition** ou la **texture**, sont autant de **paramètres contrôlant la structure d'un sol**.

iv. La porosité du sol et l'eau dans le sol

- On appelle **porosité d'un sol** l'**ensemble des espaces occupés par des fluides (de l'air ou de l'eau) dans un sol**.
- L'**eau** dans le sol dépend :
 - Des **précipitations**,
 - De la **porosité**,
 - De la **capacité des particules** du sol à **retenir l'eau** (qui elle-même dépend de la **composition**, la **structure**, la **texture**...),
 - De la **présence d'un cours d'eau**, d'une **mare**, de la **mer**...
 - Etc.
- Il est inutile de **rappeler que l'eau est le composant majeur des êtres vivants et que son abondance et son accessibilité conditionnent le type d'organismes qu'on trouvera dans un écosystème**.
- Pour information : l'**encadré E** présente les **différents types d'eau** que l'on trouve dans le **sol** en lien avec leur **mobilisabilité pour les végétaux**.

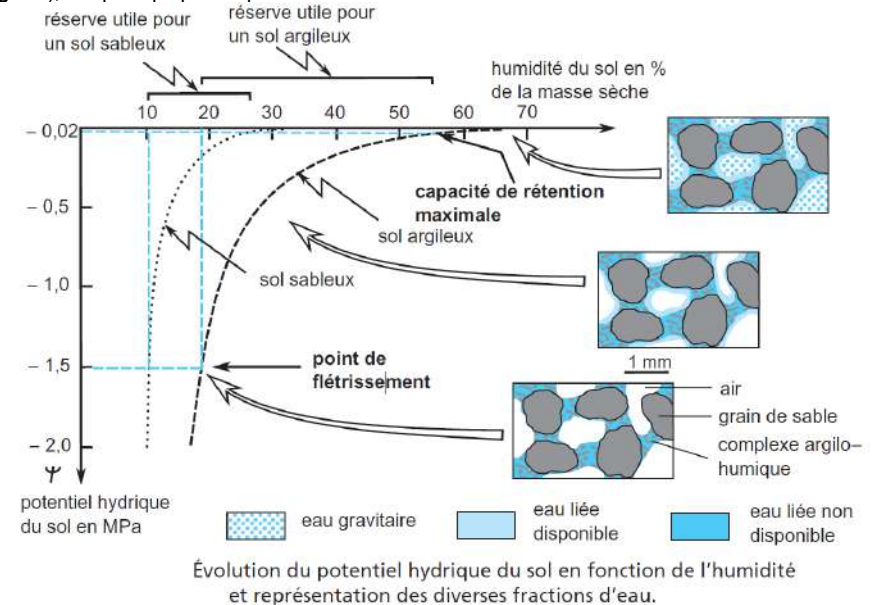
Encadré E Une composante hydrique plus ou moins disponible

➤ L'**eau** présente dans le **sol** (**figure a**) peut être classée en **plusieurs catégories** en fonction de sa **disponibilité** (on considère ici un sol saturé en eau suite à une pluie) :

- Le **eau gravitaire** ou **eau non liée** est l'**eau qui s'infiltre dans le sol par gravité et atteint ses horizons les plus profonds, voire termine dans une nappe phréatique**. Cet **écoulement de l'eau gravitaire** porte le nom de **ressuyage** et intervient **rapidement après une précipitation** (durée : quelques heures au plus). L'**eau gravitaire** n'est **pas disponible** pour les plantes.
- Le **eau liée** est l'**eau qui s'associe aux particules du sol**. On peut y distinguer :
 - Le **eau capillaire** **située dans les interstices entre les particules et retenue par tension superficielle** [eau disponible].
 - Le **eau de constitution**, **emprisonnée à l'intérieur même des particules hydrophiles comme les argiles** [eau non disponible].
 - Le **eau de rétention** **fortement adsorbée par les particules du sol et qui est difficile à leur « arracher »** [eau non disponible].

➤ La **fraction d'eau** qui peut être **prélevée** par les plantes se situe dans un **intervalle** situé entre les deux **limites** suivantes :

- La **capacité au champ** ou **capacité de rétention maximale** : **situation où l'eau liée est à son maximum après ressuyage**. L'eau est **aisément mobilisable** par la plante qui peut **prélever** l'eau capillaire.
- Le **point de flétrissement** : **situation où l'eau n'est plus mobilisable, toute l'eau liée appartenant à l'eau non disponible (eau de constitution et de rétention)**. On observe alors souvent et plutôt rapidement le **flétrissement** de la plante (**perte de rigidité d'une plante herbacée due à un manque d'eau qui affecte l'hydrosquelette et donc le maintien du végétal**), ce qui explique l'expression retenue.



▲ **FIGURE a. Disponibilité de l'eau dans le sol.** D'après PEYCRU et al. (2010b).

Pour information : les Plantes « terrestres » et l'eau

Notez qu'en fonction de l'abondance d'eau dans un milieu, on peut classer les végétaux terrestres (notamment les Plantes vasculaires) en plusieurs catégories :

- Les **plantes xérophiles** ou **xérophytes** (du gr. *xeros*, sec) qui **vivent dans les milieux secs, déficients en eau**.
- Les **plantes mésophiles** ou **mésophytes** (du gr. *mesos*, milieu) qui **vivent dans des milieux dont la quantité d'eau dans le sol est moyenne**.
- Les **plantes hygrophiles** ou **hygrophytes** (du gr. *hugros*, humide) qui **vivent dans des milieux où le sol est gorgé d'eau (ex. berge de cours d'eau ou d'étang)**.
- Les **plantes hélophiles** ou **hélophytes (= plantes semi-aquatiques)** (du gr. *helos*, lieu... on ne sait pas pourquoi) **dont les racines sont ancrées dans un sol immergé mais dont les tiges et feuilles sont aériennes**. Les bourgeons dormants sont aériens. Ex. Roseau.
- Les **plantes hydrophiles** ou **hydrophytes (= plantes aquatiques)** (du gr. *hudor*, eau) dont **les racines et l'essentiel de l'appareil caulinaire sont sous l'eau**. Les bourgeons dormants sont immergés.

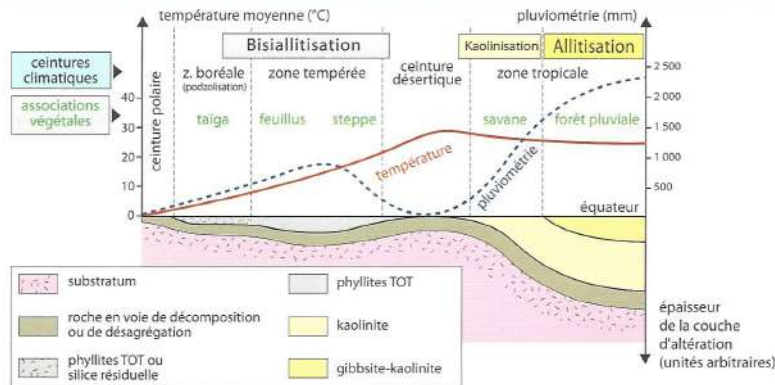
Notez que les catégories « hélophytes » et « hydrophytes » peuvent être ajoutées dans la classification de RAUNKIAER que nous avons vu dans le chapitre 12.

NB : certains auteurs parlent également d'**hydro-hélophytes** pour désigner des **plantes semi-aquatiques dont les bourgeons dormants sont pour partie aériens, pour partie immergés**.

β. Des facteurs édaphiques qui dépendent eux-mêmes des facteurs climatiques (rappels de géologie : diagramme de Pedro)

- Comme nous l'avons vu en **géologie** en 1^{re} année (chapitre 23 : altération des roches, érosion, formation et destruction des sols), la **formation des sols** fait appel aux processus de **désagrégation mécanique** et d'**altération chimique** des **roches continentales** (auxquels se superposent des **processus biologiques**). Ceux-ci sont largement dépendants des **facteurs climatiques** (notamment **température**, **précipitation**) qui conditionnent par exemple le **type d'argile formée** (figure 36).

La pluviométrie (drainage) est le facteur principal de contrôle. Elle contrôle à la fois le type d'altération et l'épaisseur de la couche d'altération.



Zonation des altérations (type et intensité) en fonction de la température et de la pluviométrie

▲ FIGURE 36. **Contrôle climatique de l'épaisseur et de la composition minérale des sols : diagramme de PEDRO [pour information]**. D'après LAGABRIELLE et al. (2013).

Phyllites, kaolinite, gibbsite = minéraux argileux | Substratum : désigne ici la roche-mère

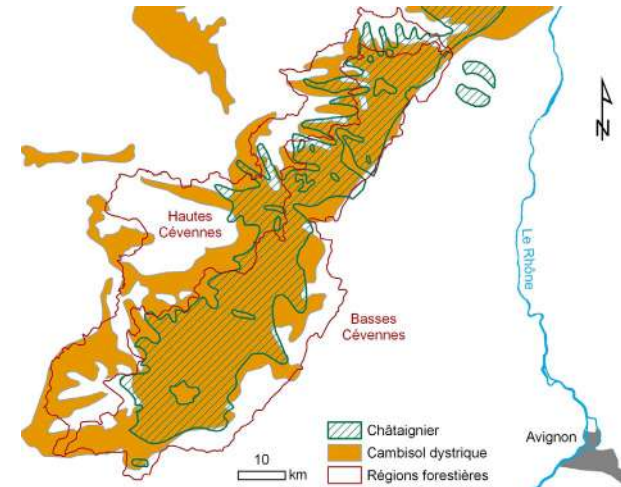
γ. Des facteurs édaphiques qui impactent la présence, l'abondance et la répartition des êtres vivants : rôle des facteurs édaphiques sur la biocénose

- Toutes les **caractéristiques édaphiques** contrôlent en partie :
 - La **présence des espèces végétales** dans les **écosystèmes**, et des **espèces animales, microbiennes...** du sol.
 - Leur **abondance** et leur **répartition** en fonction de l'optimalité ou non des **facteurs édaphiques** d'un sol donnée vis-à-vis des espèces présentes.

Illustration avec le Châtaignier dans les Cévennes : figure 37.

Impact de facteurs sur les espèces végétales présentes : figure 38, tableau IV.

- Les **espèces non végétales** hors du sol dépendant des **végétaux**, les **facteurs édaphiques** conditionnent donc **globalement** la présence de la **plupart des espèces** d'une **biocénose** et donc la **physionomie des écosystèmes**.



▲ FIGURE 37. **Superposition entre la présence d'un type particulier de sol (le cambisol dystrique, un type de sol acide) et la répartition du Châtaignier *Castanea sativa* (Fagacées) dans les Cévennes**. D'après LEGUÉDOIS et al. (2011)

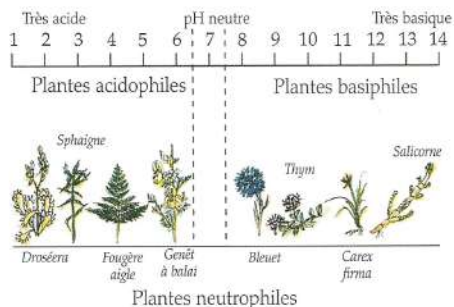
δ. Une rétroaction de la biocénose sur les caractéristiques abiotiques du sol : le couplage biotope-biocénose dans le sol

- Le **sol** est **formé en partie** et **largement entretenu** par l'**activité biologique** (voir I.C et aussi partie III) : les **organismes** qui y sont présents modifient donc les **facteurs édaphiques** (Vers de terre et aération des sols, **organismes variés** et **rejets métaboliques** comme l'urée, **Bactéries** et **minéralisation...**).
- Il s'agit là encore d'un bel exemple de **couplage biotope-biocénose**.

Bilan du point b :

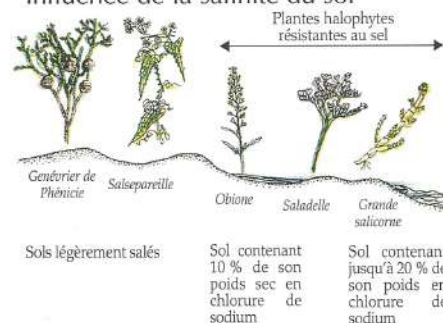
La **composition** et l'**organisation du sol** dépendent donc de la **nature de la roche-mère**, des **conditions climatiques** et de la **diversité biologique** présente en un lieu. Elles conditionnent les **organismes présents dans le sol** et les plantes poussant dans l'écosystème et, par voie de conséquence, la composition de l'ensemble des biocénoses qui, en retour agissent sur les caractéristiques du sol.

Influence de l'acidité du sol



Les pH extrêmes sélectionnent sévèrement les espèces. Seules quelques-unes d'entre elles très spécialisées peuvent y s'adapter. La plupart des végétaux terrestres vivent dans une gamme moyenne de pH.

Influence de la salinité du sol



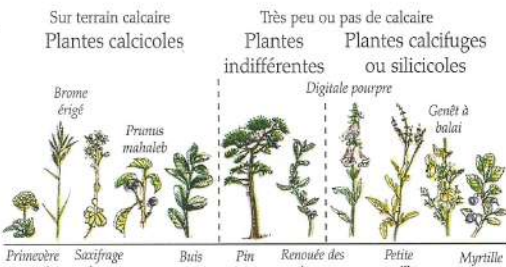
Concentration croissante du sel ► Les plantes des milieux salés, telles que les salicornes, ressemblent paradoxalement aux plantes des milieux désertiques. Elles cherchent à retenir l'eau dans leur tissu pour lutter contre la forte pression osmotique du milieu ambiant. Pour cela, elles réduisent leurs feuilles, leurs tiges deviennent charnues et elles excrètent du sel par leurs feuilles.

Des végétaux accumulateurs de toxiques présents dans les sols



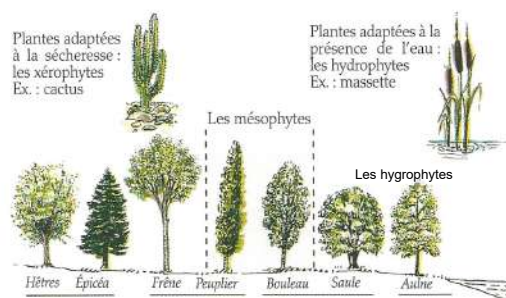
Les toxicophytes sont des végétaux qui accumulent des minéraux toxiques. Ils servent d'indicateurs pour la prospection des minéraux.

Influence de la teneur en calcaire du substrat



Le calcaire soluble dans le sol influence la répartition des végétaux. Les espèces qui le fuient (calcifuges) sont souvent des plantes de sols acides (acidophiles), car un sol calcaire a un pH souvent élevé. Le calcaire y freine également l'absorption de certains éléments. Les calcicoles apprécient essentiellement les conditions écologiques induites par la présence du calcaire de sols qui se dessèchent et se réchauffent vite.

Influence de l'eau et de l'air du sol



exigent un sol bien aéré peuvent subir des submersions de courte durée avec une eau froide et oxygénée peuvent accepter une eau stagnante pendant une courte période peut subir une submersion plus prolongée dans une eau stagnante désoxygénée

L'eau remplace l'air dans le sol et crée des conditions de plus en plus asphyxiques ►

Influence de la nature du sol sur les adaptations génétiques de certaines espèces : un exemple, la gentiane acaule



Dans une pelouse montagnarde, pour une même niche écologique, la présence d'un substrat à dominance calcaire ou siliceuse a induit, à partir d'une population originelle de gentianes acaules (espèce tertiaire), des adaptations génétiques qui ont sélectionné deux types d'espèces appelées « écotypes vicariants ».

TABLEAU IV. Impact de facteurs édaphiques sur les peuplements végétaux forestiers. D'après FISCHESSE & DUPUIS-TATE (2007)

Influence de la teneur en eau sur les types forestiers (d'après Bournérias et Galoux, 1976)

Teneur en eau	Type de forêt	Espèces principales
Sol inondé en permanence	Bois tourbeux	Verne, Osier brun
Sol très humide	Aulnaie à Carex Aulnaie-peupleraie Forêt ripariale*	Verne, Frêne, Peuplier, Saule blanc, Orme
Sol légèrement humide	Chênaie-charmaie	Charme, Hêtre, Frêne, Chêne pédonculé
Sol bien drainé	Hêtraie Chênaie-frênaie Frênaie-acénaie	Hêtre, Chêne pédonculé, Frêne, Erable, Tilleul, Ormeau
Sol très sec	Chênaie pubescente	Chêne pubescent

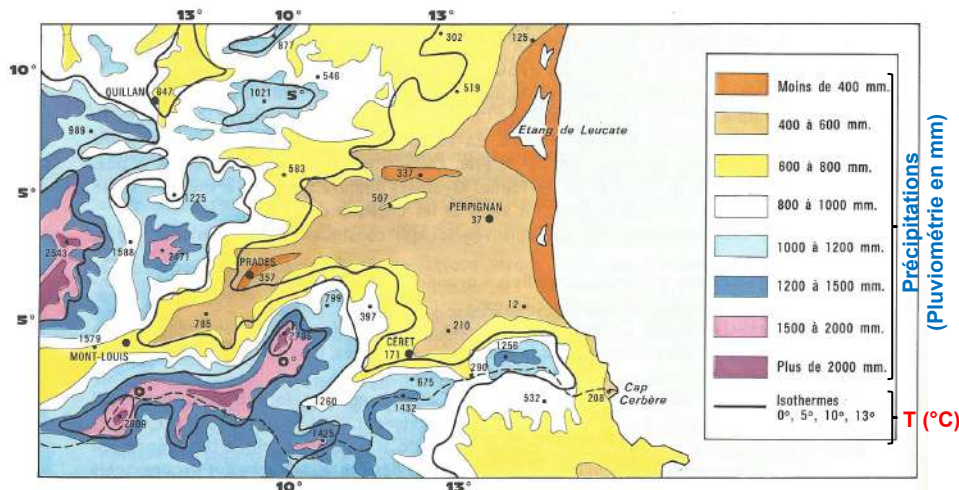
Influence des facteurs édaphiques sur les types forestiers dans les plaines tempérées de l'Europe atlantique (sols sans déficit ni excès d'eau) (Bournérias et Galoux, 1976)

Calcaire	C/N*	Matière organique	pH	Richesse en cations	Type forestier
0	15 à 20 parfois plus	Mor	< 4,5	faible	Landes ou pinède sur podzol*, avec Callune
0	10 à 15	Moder	4,5 à 5	médiocre	Forêts feuillues sur sol podzolique (ex. : chênaie sessiliflore à Myrtille)
0	< 10	Mull acide	4,5 à 5,5	moyenne	Chênaie-hêtraie à Oxalis et Millet sur sol lessivé
0	< 10	Mull	6 à 7	élevée	Hêtraie à Asperule et Mélisse sur sol brun
Présent	< 10	Mull calcaire	7,5 à 8	élevée	Hêtraie à Céphalanthère et Mercuriale

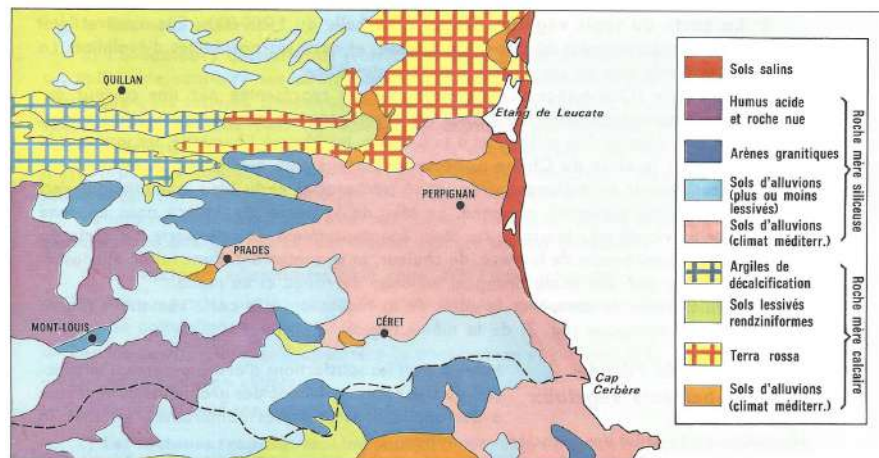
FIGURE 38. Exigences édaphiques de diverses espèces végétales. D'après FISCHESSE & DUPUIS-TATE (2007)

c. La combinaison des facteurs climatiques et édaphiques, facteur majeur de contrôle des écosystèmes et de leur structuration

- Les facteurs climatiques et édaphiques constituent des facteurs naturels majeurs de structuration des biocénoses.
- On peut l'illustrer aisément en corrélant les données climatiques (figure 39) et édaphiques (figure 40) aux données de végétation (figure 41), que ce soit à l'échelle locale, régionale (figures 39-41), nationale ou mondiale.



▲ FIGURE 39. Carte simplifiée des conditions climatiques dans la région de Perpignan.
D'après THÉRON & VALLIN (1972)



▲ FIGURE 40. Carte pédologique simplifiée de la région de Perpignan.
D'après THÉRON & VALLIN (1972)

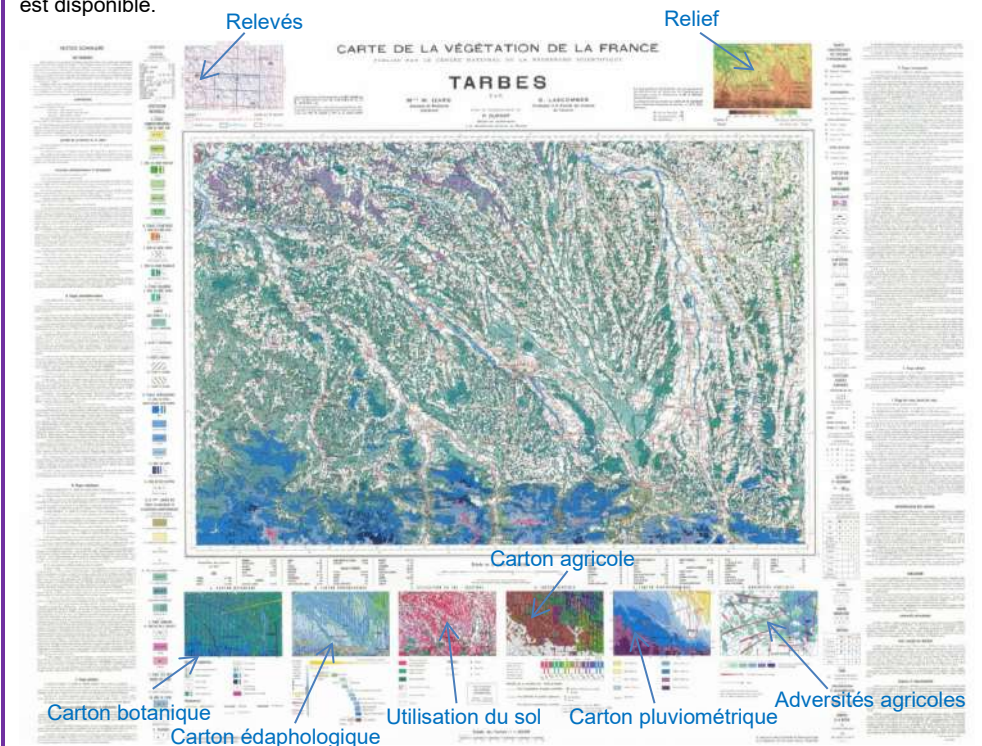
Encadré F Les Cartes de la végétation de la France

Pour information

➤ La **Carte de la végétation de la France** est un ensemble de 64 cartes au 1/200 000 couvrant l'ensemble du territoire métropolitain et quelques territoires ultramarins. Cette cartographie a été initiée dans les années 1940 par le botaniste toulousain, phytogéographe et académicien **Henri GAUSSEN** (1891-1981), lui-même auteur de plusieurs cartes. Cette cartographie, publiée sous l'égide du **CNRS**, est coordonnée par le laboratoire toulousain d'écologie fondé et longtemps dirigé par le Pr GAUSSEN et s'achève en 1990, bien après le départ en retraite et le décès de l'universitaire.

➤ Arguant du fait que les écosystèmes évoluent, cette cartographie se base sur le concept de **végétation potentielle**, c'est-à-dire la **végétation que l'on peut espérer rétablir compte tenu des modifications en partie irréversibles qu'a subies le milieu**. Tenant compte des relevés botaniques mais aussi des données climatiques, altimétriques, édaphiques... cette initiative propose une cartographie en **séries de végétation**, c'est-à-dire les **successions des stades évolutifs par lesquels passe la végétation d'un lieu en l'absence d'intervention humaine**. Il s'agit de la partie « végétale » des **successions écologiques** (voir partie III). Divers « **cartons** » (= **petites cartes**) (édaphique, climatique...) accompagnent la **carte principale**.

➤ Au début des années 2010, la cartographie est **librement accessible sur Internet**, certaines cartes papier étant épuisées, et une **carte vectorielle de l'ensemble du territoire métropolitain** est disponible.



▲ FIGURE a. Feuillet de Tarbes de la Carte de la végétation de France (1968) par M. Hizard & G. Lascombes. <http://carteveget.obs-mip.fr/Cartes-au-1-200-000/Cartes-scannees/70-Tarbes>

Liens utiles :

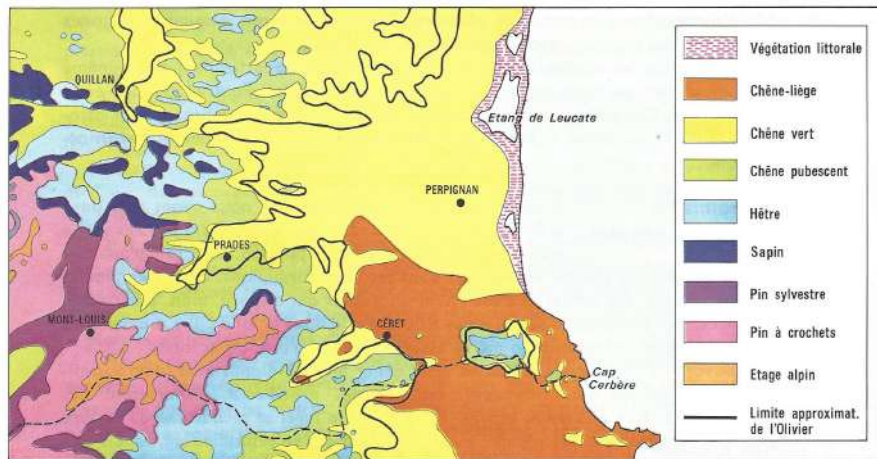
- **Site officiel la Carte de la végétation de la France** (Laboratoire Écolab, Université Paul Sabatier, Toulouse 3) : <http://carteveget.obs-mip.fr/>
[toutes les cartes, tous les cartons et les légendes scannées disponibles ici : <http://carteveget.obs-mip.fr/Cartes-au-1-200-000>]
- **Carte de végétation potentielle harmonisée de France** (Leguédais et al., 2011) : <http://journals.openedition.org/cybergeographie/docannexe/image/24688/imgq-3.jpg>

➤ D'autres initiatives de cartographie semblables ont pu exister, comme la **Cartographie écologique des Alpes** (et de quelques autres régions françaises ou étrangères) réalisée par le **laboratoire de botanique de l'Université de Grenoble** qui fait aussi en partie appel aux **séries de végétation** mais se base davantage sur la **végétation réelle**. Cette cartographie est par ailleurs **plus précise** (1/100 000, 1/50 000, voire 1/25 000). Elle a été initiée et coordonnée par **Paul OZENDA** (né en 1920), botaniste également académicien.

Lien utile :

- Toutes les **cartes et leurs légendes au format PDF** (en très bonne qualité) sont disponibles sur le site de la **station alpine de l'Université Joseph Fourier, Grenoble 1** : <http://ecologie-alpine.ujf-grenoble.fr/cartes/1/>

Date de consultation des liens de l'encadré : mars 2018



▲ FIGURE 41. **Carte de végétation simplifiée de la région de Perpignan.**
D'après THÉRON & VALLIN (1972)

Il s'agit de la **végétation réelle ou potentielle**. Ces trois cartes sont basées sur une simplification de la carte de végétation de Perpignan (et de ses cartons) (produite par Henri GAUSSEN en 1972) éditée par le CNRS dans le cadre d'un vaste projet de **cartographie de la végétation française** (encadré F).

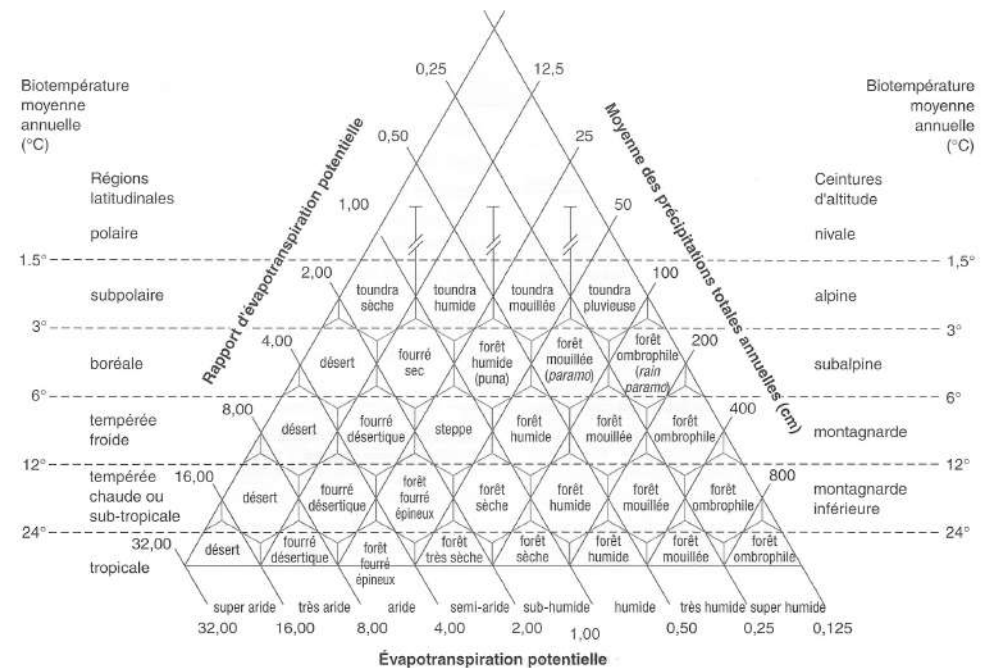
d. Les facteurs hydriques : l'importance de l'eau dans les écosystèmes

- On opposera ici les **écosystèmes terrestres** dont le **substrat est un sol** (ou une **roche nue**) aux **écosystèmes aquatiques** qui sont **immergés** et dont le **composant physique principal est donc l'eau** (= milieux dulçaquicoles, saumâtres ou marins).

- **Dulçaquicole** = **dulcicole** : caractérise les écosystèmes d'eaux douces continentales (rivières, lacs, étangs...) et les organismes qui y vivent.
- **Marin** : caractérise les écosystèmes d'eaux salées (mers et océans) et les organismes qui y vivent.
- **Saumâtre** : se dit d'une eau douce en partie contaminée par des eaux marines et dont la salinité peut varier.

a. L'eau dans les écosystèmes terrestres

- i. La disponibilité et l'abondance de l'eau dans les écosystèmes terrestres, facteur écologique majeur dépendant des paramètres climatiques et édaphiques (concept de zones de vie d'HOLDRIDGE)



Le système de classification des communautés végétales de Holdridge. La biotempérature moyenne annuelle (BMA) est calculée à partir des températures moyennes mensuelles en convertissant les températures moyennes au-dessous de zéro en 0°C. Le rapport d'évapotranspiration potentielle est l'évapotranspiration potentielle divisée par les précipitations ; ce rapport augmente des zones humides vers les zones arides. (D'après Holdridge 1967.)

▲ FIGURE 42. **La classification des communautés végétales (= phytocénoses) de HOLDRIDGE : le concept de « zone de vie ».** D'après RICKLEFS & MILLER (2005)

- Nous venons de voir que la **conjonction des facteurs climatiques et édaphiques** conditionnait grandement le **type de végétation** et donc, par voie de conséquence, l'ensemble de la **biocénose d'un lieu**.
- La survie des **organismes à vie fixée** comme les **plantes** mais également des **micro-organismes sans motilité** suppose de **trouver l'eau** dont ils ont besoin dans leur **milieu**.
- La **disponibilité en eau** dépend :
 - des **facteurs climatiques*** :
 - les **précipitations (intensité, fréquence)** qui permettent d'**enrichir en eau le sol**,
 - la **température** qui conditionne si l'eau est **disponible** (risques de **gel** en cas de **température négative**) et si elle peut **se maintenir à l'état liquide** (**augmentation de l'évaporation** quand la **température augmente**) ;
 - des **facteurs édaphiques**, notamment la capacité du milieu à **retenir l'eau** (**certain sols subissent un lessivage très rapide**) et à la **rendre disponible** (revoir l'**encadré E, page 25**). + revoir **tableau IV page 27**.

Pour information : les zones de vie d'HOLDRIDGE (1947, 1967)

* Pour montrer l'impact de la **disponibilité en eau**, l'Américain **Leslie R. HOLDRIDGE** (1907-1999) propose en **1947** le concept de **zones de vie** : il s'agit de **zones caractérisées par leurs conditions climatiques et notamment la disponibilité en eau qui en résulte** (**figure 42** – vous avez le diagramme abouti de 1967 car l'auteur n'aura de cesse de développer et formaliser sa théorie).

Pour cela, l'auteur prend en compte **trois paramètres** :

- Le **total moyen des précipitations annuelles** ;
- L'**évapotranspiration potentielle (ETP)** annuelle ; il s'agit de la **quantité de vapeur qui pourrait s'évaporer d'un sol en cas d'approvisionnement en eau suffisant (tenant compte donc de la température du lieu)**. Il se base alors sur la **température annuelle moyenne débarrassée des valeurs sous 0 °C et 30 °C**, ce qu'il appelle **biotempérature** ;
- Le **ratio de l'évapotranspiration potentielle annuelle sur le total moyen des précipitations annuelles**.

On notera de manière frappante que **ce diagramme explique en grande partie** :

- La **répartition latitudinale** de la **végétation**.
- La **répartition altitudinale** de la **végétation**.

ii. Le cas particulier des Animaux : la possibilité de déplacements jusqu'aux points d'eau

- Les **organismes animaux** sont évidemment **dépendants de la végétation** (**herbivores** dépendants des **végétaux** qu'ils consomment, **prédateurs** dépendants de la présence de leurs **proies** elles-mêmes dépendantes de la **végétation... abris** formés par la végétation...).
- Toutefois, s'il convient que l'**eau** soit **disponible à proximité** du **lieu de vie** des **Animaux** de façon à ce que leur **survie** soit **assurée**, la **plupart des Animaux** sont **capables de déplacement plus ou moins importants** jusqu'à des **points d'eau** (goutte de rosée, étang, rivière...).

Au même titre qu'il existe des **xérophytes** chez les **plantes**, il existe des **Animaux xérophiles** qui **vivent en milieu sec (voire parfois très aride, comme les déserts)** et **présentent alors des adaptations à la sécheresse** (exemple des **Amphibiens du désert, encadré G**).

Encadré G La vie animale en milieu aride : l'exemple des Amphibiens du désert

Pour information – d'après FISCHER & DUPUIS-TATE (2007)

Des grenouilles vivent dans le désert

S'il est des animaux qui semblent peu prédestinés pour vivre en milieu aride, ce sont bien les amphibiens. Avec leurs mœurs aquatiques et leur peau mince et perméable adaptée à l'absorption de l'eau, on les voit mal privés d'eau. Et pourtant, il en existe dans les déserts californiens et africains. Ces espèces désertiques ont adopté des caractéristiques physiologiques et comportementales originales, leur permettant de survivre en environnement sec et chaud.

Pour passer la saison sèche :

ils recyclent l'eau de leur urine



il s'enterre



il se construit un cocon



elle se couvre de cire



La grenouille arboricole de Californie 1 (*Hyla cadaverina*) et le crapaud à taches rouges du Colorado 2 (*Bufo punctatus*) ne s'éloignent pas des mares permanentes ou des sources, mais au besoin peuvent recycler une partie de l'eau de l'urine contenue dans leur vessie. Le crapaud accepte de perdre jusqu'à 40 % de son eau corporelle.

Le crapaud fousseur de l'Arizona (*Scaphiopus couchii*) peut rester en léthargie durant deux ans, enfoui à 1 m de profondeur.

Le crapaud hurleur du Gran Chaco (*Leptodactylus laevis*), au nord de l'Argentine, laisse la boue sécher autour de lui, puis se construit un épais cocon formé de pellicules superficielles de peau qu'il retire et dévore en début de saison des pluies.

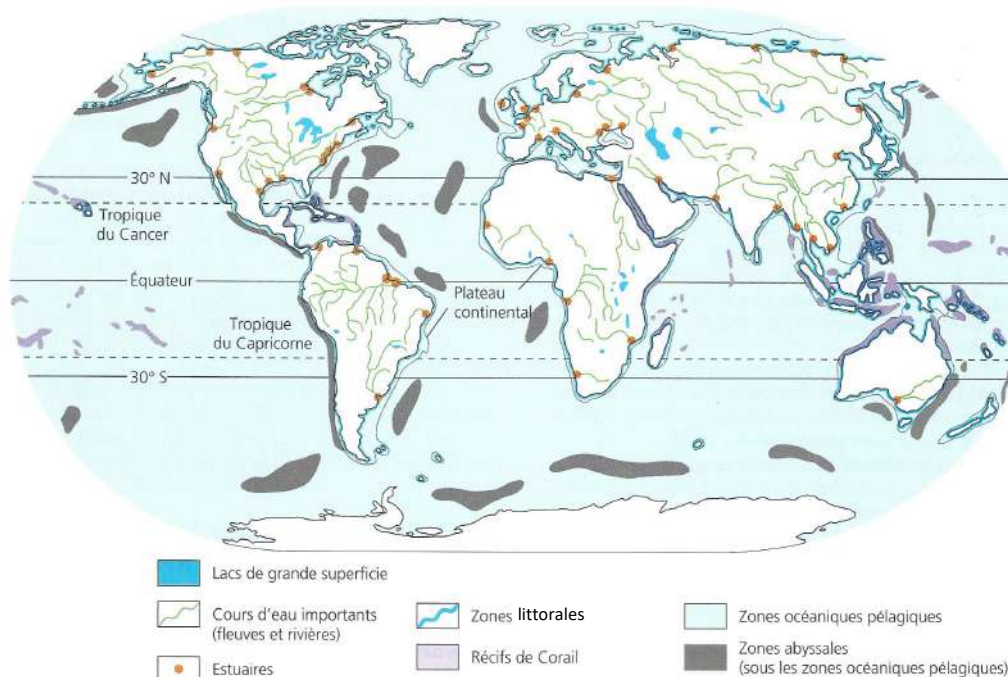
La grenouille arboricole verte du Paraguay (*Phyllomedusa sauvagii*) se couvre d'une substance cireuse qui lui évite la déshydratation. C'est la seule grenouille à boire de l'eau au lieu de l'absorber par la peau.

(d'après les travaux des universités de Fullerton et de Riverside (États-Unis) : Mc Clanahan, R. Ruibal, V. Shramaker)

β. L'eau dans les écosystèmes aquatiques

- L'eau dans les écosystèmes aquatiques est **hautement disponible** et constitue alors le **milieu de vie des organismes**. *Le programme n'invite pas à s'étendre dessus* même si, dans le fond, une prairie est toujours **proche d'un cours d'eau** ou **peut contenir une mare** !

i. La diversité des écosystèmes aquatiques



▲ FIGURE 43. La diversité des écosystèmes aquatiques : un panorama mondial.

D'après CAMPBELL & REECE (2004)

- On peut classer ainsi ces **différents écosystèmes aquatiques** (certains auteurs parlent de « biomes aquatiques » mais je n'aime pas cette terminologie au fait clairement référence à des grands types de végétation terrestre) (figure 43) :
 - Milieus d'eau douces :
 - Eaux courantes : ruisseaux, rivières, fleuves...
 - Eaux stagnantes : mares, étangs, lacs...
 - Milieus d'eau salées : océans, mers... milieu littoral (y compris la **zone intertidale**, **zone de balancement des marées**) ...
 - Milieus d'eaux saumâtres : estuaires / deltas, eaux stagnantes proches du littoral

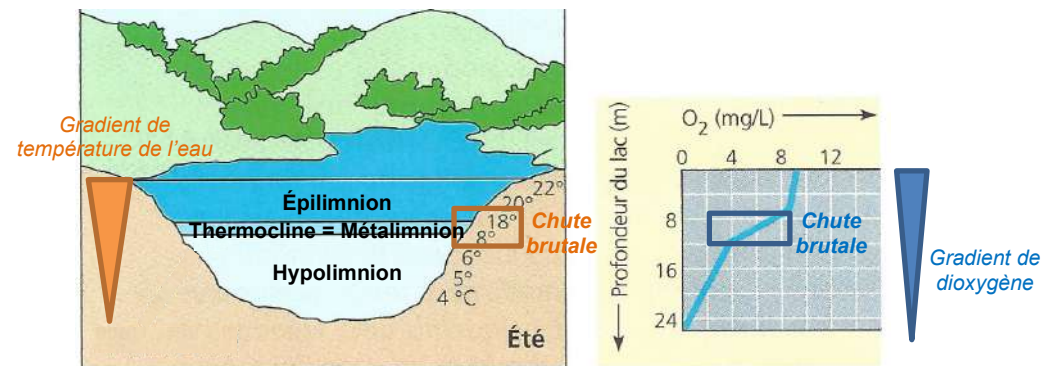
ii. Un milieu zoné surtout par la profondeur et les paramètres physico-chimiques associés

➤ Cas du milieu marin et du milieu littoral

- Nous avons déjà abordé la **zonation du milieu marin** et la **zonation du milieu littoral** aux pages 12-14.

➤ Cas des milieux d'eaux douces : l'exemple d'un lac (stratification photique, stratification thermique et oxygénique)

- Nous avons déjà abordé la **zonation en lien avec la lumière** : **zone euphotique** vs. **zone aphotique** à la page 12.
- Abordons à présent la **zonation thermique** d'un lac en été (à laquelle se superpose une **zonation oxygénique**) ; on trouve ainsi de la surface vers les profondeurs (figure 44) :
 - L'**épilimnion** : **zone superficielle fortement chauffée par le Soleil** et **plutôt oxygénée** (grâce à la **proximité de l'atmosphère** mais aussi l'**activité photosynthétique**).
 - Le **métalimnion** ou la **thermocline** : **zone intermédiaire où la température chute brutalement**, de même que la **concentration en dioxygène**.
 - L'**hypolimnion** : **zone profonde à eaux froides** (loin du Soleil) et **peu oxygénées** (loin de l'atmosphère, consommation de dioxygène plus importante que son renouvellement car peu de lumière >> peu de plantes).
- Les **espèces** se répartissent alors dans ces **strates** (encadré H).



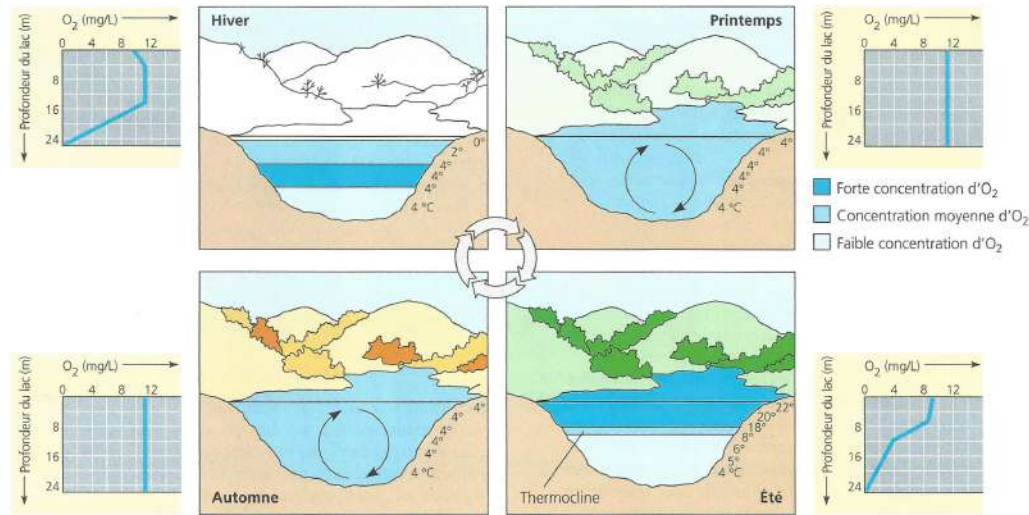
Pendant l'été, une stratification thermique réapparaît : l'eau chaude de la surface est séparée de l'eau froide du fond par la thermocline, une mince couche d'eau du lac où le gradient thermique est abrupt.

▲ FIGURE 44. La zonation thermique (et oxygénique) d'un lac tempéré en été.

D'après CAMPBELL & REECE (2004), modifié.

- Notons qu'à l'échelle d'une journée, cette **zonation varie peu** car l'eau est un **milieu tampon**, à forte chaleur massique, difficile à chauffer comme à refroidir... mais cette zonation **varie à l'échelle saisonnière** (figure 45), ce qui permet le **brassage des eaux** et impacte du reste la **répartition des espèces animales** (figure 46) par exemple.

En hiver, les eaux les plus froides du lac (0 °C) se trouvent juste sous la couche de glace superficielle. L'eau se réchauffe au fur et à mesure qu'elle s'enfonce dans le profond. Sa température se situe habituellement autour de 4 °C dans le fond.

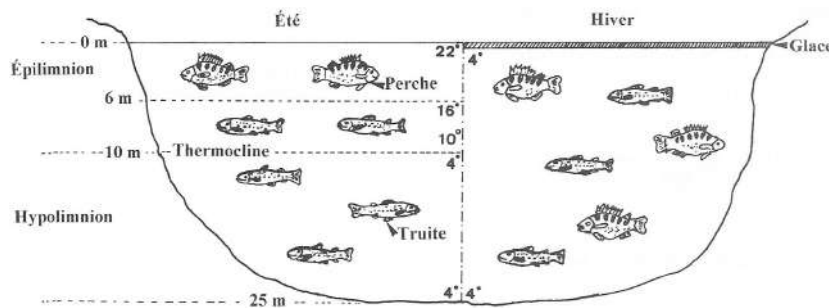


À l'automne, l'eau de la couche superficielle refroidit rapidement au contact de l'air froid, et s'enfonce. Les eaux du lac se mélangent à nouveau, jusqu'à ce que la surface gèle. La stratification thermique hivernale se rétablit alors.

Pendant l'été, une stratification thermique réapparaît : l'eau chaude de la surface est séparée de l'eau froide du fond par la thermocline, une mince couche d'eau du lac où le gradient thermique est abrupt.

Stratification et renouvellement saisonnier des eaux lacustres. En hiver et en été, les lacs des zones tempérées se stratifient selon la température et la masse volumique de l'eau. Leurs eaux se mélangent deux fois par an, lorsque l'eau de la couche superficielle atteint 4 °C. À cette température, l'eau a une masse volumique maximale, et elle s'enfonce sous les couches plus chaudes ou plus froides.

▲ **FIGURE 45. Évolution saisonnière de la stratification thermiques (et oxygénique) d'une étendue d'eau douce stagnante en milieu tempéré.** D'après CAMPBELL & REECE (2004)



▲ **FIGURE 46. Impact de ces variations saisonnières sur la répartition de quelques espèces de Téléostéens.** D'après FAURIE *et al.* (2002), modifié.

Encadré H La vie dans un lac tempéré

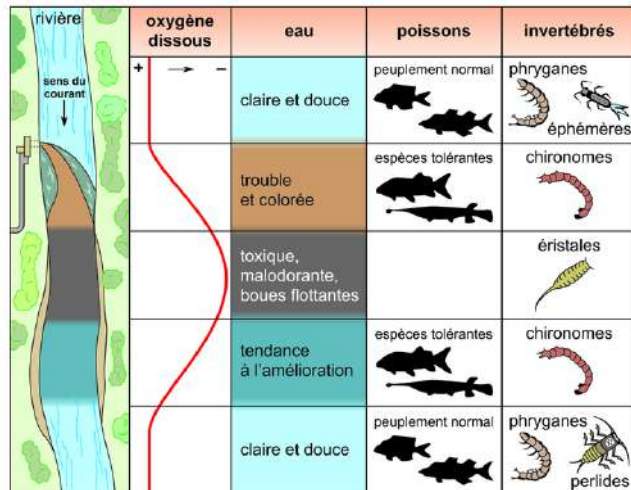
Pour information – d'après FISCHESSE & DUPUIS-TATE (2007)

LE LAC VIVANT : un aperçu de la flore et de la faune



y. L'importance de la composition de l'eau

- L'eau peut être caractérisée par sa **composition**, c'est-à-dire la **concentration en ions, molécules organiques solubles, gaz (dioxygène, dioxyde carbone...), polluants, etc. dissous en son sein**.
- La **composition de l'eau** (qu'elle soit dans les sols, les cours d'eau, les eaux stagnantes, le milieu marin...) dépend :
 - Des **précipitations** et de la nature des **particules** sur lesquelles l'eau se trouvait **fixée** dans les **nuages** ;
 - De la **composition des sols** et **sédiments traversés** ;
 - De l'**activité biologique** responsable de **rejets métaboliques** variés ;
 - Des **activités humaines** (agricoles, industrielles, ménagères)... (figure 47)
- Cette **composition influe** évidemment sur la **présence** et l'**abondance** des **espèces présentes** dans les **milieux**.



▲ FIGURE 47. **Impact d'une pollution organique (exemple : rejets domestiques) sur la biocénose aquatique (ici la zoocénose, c'est-à-dire le peuplement animal).**
<https://www.assistancescolaire.com/enseignant/college/ressources/base-documentaire-enciences/les-effets-d-une-pollution-organique-sur-une-riviere-5srm0210> (consultation mars 2018)

e. L'existence de variations temporelles des facteurs abiotiques impactant les biocénoses, leur physiologie et leur cycle de vie

- Les **facteurs abiotiques**, qu'ils soient **climatiques** ou même **édaphiques** dans une moindre mesure, varient dans le temps selon des **processus réguliers** (journées, saisons) ou **imprévisibles** (« accidents »).

α. Les variations circadiennes (= journalières) du biotope

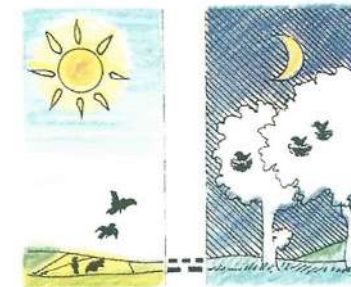
- On qualifie de **circadien** ou **journalier** un **processus (biologique, écologique... ou même physique) qui se déroule à l'échelle d'une journée (env. 24 h)**.
- Les **variations circadiennes** des **caractéristiques abiotiques** du biotope (notamment **luminosité + température**, en lien avec l'**ensoleillement**) dues à la **rotation de la Terre** sur elle-même, imposent une **modification de l'activité des organismes**.

Exemples :

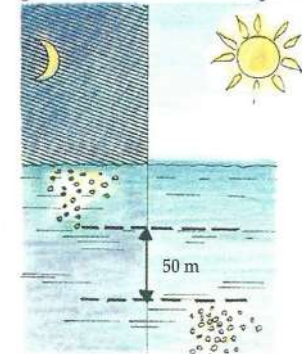
- Végétaux** : **photosynthèse** en journée ; **utilisation de réserves chloroplastiques** la nuit.
 - Animaux** : **actifs** souvent le jour (visibilité, chaleur...). Mais tous les animaux ne sont pas **diurnes**, il existe des animaux **nocturnes** ou encore **indifférents**.
- (!) Ce **cycle journalier** peut entraîner des **déplacements journaliers** (figure 48).

LA MIGRATION QUOTIDIENNE

Les corvidés de plaine ou de montagne migrent chaque jour de leur dortoir à leur aire de nourrissage



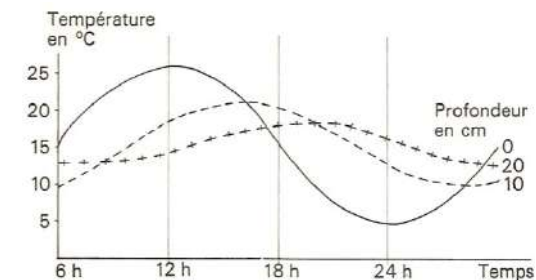
Migration verticale de zooplancton



▲ FIGURE 48. **Influence des variations journalières sur les déplacements d'organismes (exemples).** D'après FISCHESSE & DUPUIS-TATE (2007)

Le sol, milieu plutôt tamponné thermiquement

La **strate hypogée** (le sol) est un **milieu plus stable thermiquement** que l'air (figure 49) et l'est d'autant plus qu'on se situe **profondément**. Cela s'explique par le fait que **le sol emmagasine de la chaleur solaire en journée** et la **restitue progressivement la nuit**, mais aussi par le fait que **la planète Terre présente sa propre activité thermique** ayant des effets jusque dans le sol. De fait, les **organismes du sol** sont souvent **moins résistants aux variations de température** que les organismes « aériens ».



▲ FIGURE 49. **Variation journalière de température dans le sol (avec impact de la profondeur).** 0 cm = variation de la température au ras du sol. D'après MATTHEY et al. (1984)

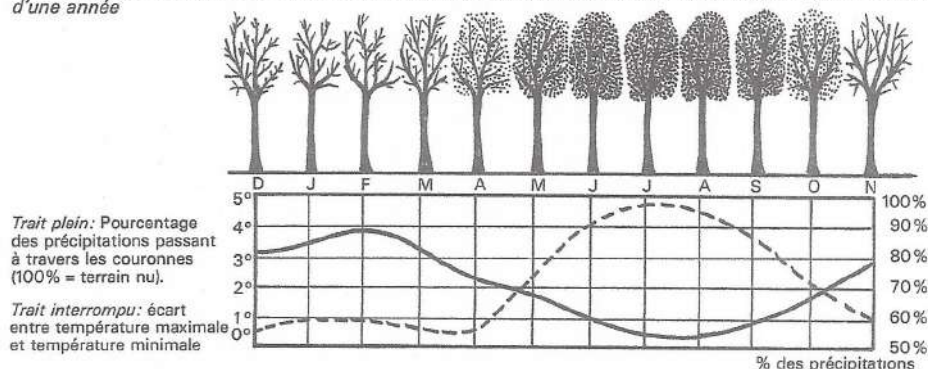
β. Les variations annuelles (= saisonnières) du biotope

- On appelle **phénologie** l'étude des variations des phénomènes périodiques annuels de la vie animale et végétale, notamment en fonction du climat ; par extension, le mot peut aussi désigner les variations elles-mêmes (on parlera par exemple de « la phénologie » d'une espèce donnée).

i. La diversité des variations saisonnières

- Nous avons défini **plus haut** (page 19) les **saisons** comme étant des **modifications périodiques du climat sur une année**. Celles-ci s'expliquent par l'**inclinaison de l'axe de rotation de la Terre par rapport à une perpendiculaire au plan d'orbite de la planète autour du soleil** (env. 23,5 °) (figure 24, page 19)
- Les **paramètres modifiés** au fil des **saisons** sont **variés**, on peut citer notamment :
 - La **durée de la photopériode**,
 - La **température** en lien avec l'**ensoleillement**,
 - Les **précipitations**,
 - L'**évapotranspiration**,
 - La **disponibilité de l'eau** (le **gel** l'hiver ou la **sécheresse** l'été diminuent cette disponibilité...),
 - etc.*
- Pour illustration : quelques exemples de **paramètres modifiés** (à la fois du fait du **climat** lui-même, mais aussi en lien avec le **couvert végétal** – illustration du **couplage biotope-biocénose**) :
 - On pourra aussi revoir les **diagrammes ombrothermiques** de la figure 17 (page 17).
 - Température** et **précipitations** arrivant au sol (figure 49) ;
 - Absorption lumineuse** au fil des **saisons** par la **strate arborée** pour trois **essences** différentes (tableau V).

Evolution des écarts de température et du pourcentage des précipitations atteignant le sol au cours d'une année



▲ FIGURE 49. **Température (écart max – min) et précipitations au sol dans un forêt au fil des mois**. D'après MATTHEY *et al.* (1984)

▼ TABLEAU V. **Comparaison du rôle absorbant des radiations lumineuses en hiver et en été pour des forêts de trois essences différentes**. D'après MATTHEY *et al.* (1984)

Absorption lumineuse par la strate arborescente (d'après Dajoz, 1980)

Espèce	Hiver	Été
Chêne (115 ans)	31-57 %	65-97 %
Hêtre (60 ans)	64-74 %	70-98 %
Pin sylvestre	60-78 %	60-78 %

ii. Quelques réponses à ces variations

- Les **réponses des êtres vivants** aux **variations saisonnières** sont **multiples** ; on peut citer (figure 50) :

Ré-utilisez vos connaissances d'autres chapitres !

Dans le **chapitre 12** (Le passage de la mauvaise saison chez les Angiospermes), vous avez tous les outils pour illustrer brillamment ce point du **cours d'écologie** !

- Adaptation du cycle de vie** : l'activité des organismes est souvent **maximale** lors de la **saison clémente** (plutôt **printemps-été** sous nos latitudes) ; c'est aussi là qu'ils réalisent **souvent** tout ou partie de leur **reproduction** et de leur **développement**.

- Exemples chez les **Angiospermes** :

- * **Cycles de vie** et à la **classification de RAUNKIAER**,
- * **Contrôle** de la **floraison**/de la **germination** par la **photopériode** ou la **température**...

- Exemples chez les **Métazoaires** :

- * **Hibernation** (= **modification de la physiologie** lors de la **mauvaise saison**, déclenchée par les **facteurs externes**) ou **diapause hivernale** (= **modification de la physiologie** lors de la **mauvaise saison**, déclenchée **génétiquement indépendamment des facteurs externes**) de certains organismes (figure 51).

- * Développement **d'outils de résistance au froid** et/ou **stratégies d'évitement** du froid.

- Exemples chez les **Angiospermes** :

- * **Protection des méristèmes** (bourgeons, organes souterrains, graines...)
- * **Protéines anti-gel**, **modification de la composition des membranes**...

- Exemples chez les **Métazoaires** :

- * **Passage de l'hiver** dans un **abri**, dans le **sol**...
- * **Migration saisonnière** = **déplacement dans une autre région du globe** lors de la **saison défavorable** (figure 52).

- Etc.*

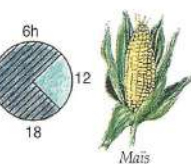
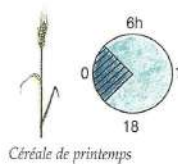
Et dans la prairie ?

Comme le **programme** y invite, n'oubliez jamais d'avoir **quelques exemples** concernant la prairie qui est notre **écosystème modèle** ! Piochez une ou deux idées dans le **tableau VI** (page 36).

- LES PLANTES

Les plantes de jours longs

Elles ne fleurissent que quand le jour dure plus de 8 heures.



Les plantes indifférentes

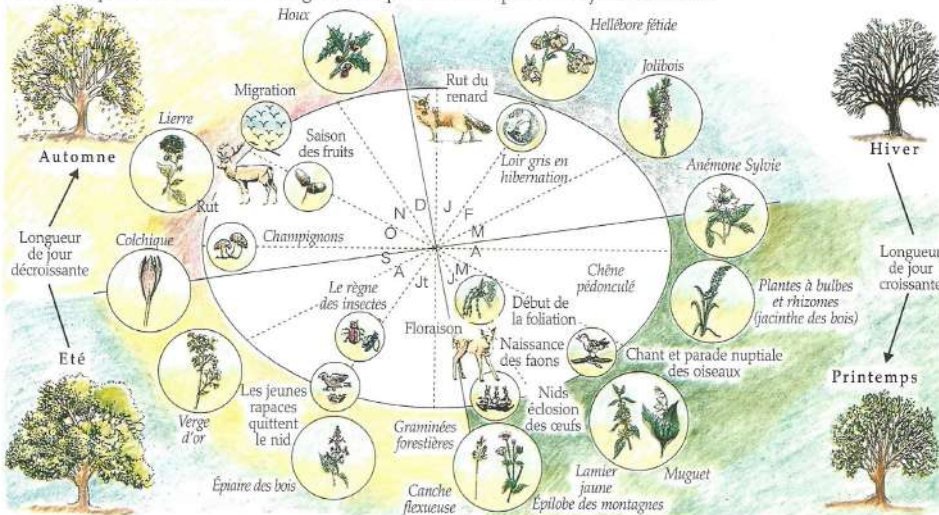
Leur floraison n'est pas affectée par la durée relative du jour et de la nuit.

Les plantes de jours courts

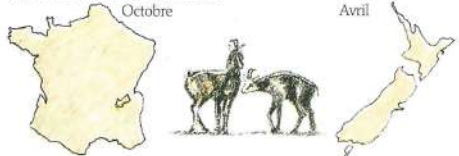
Elles ne fleurissent que quand le jour dure moins de 8 heures.

- LES ANIMAUX

Se combinant aux variations de température, les variations saisonnières de l'insolation entraînent des comportements cycliques de la part des plantes et des animaux. Voici quelques faits marquants de l'année d'une chênaie. Les cerfs et nombre de ruminants ont une période de reproduction qui correspond aux jours de longueur décroissante, le renard et nombre de petits carnivores et de rongeurs se reproduisent en période de jours croissants.



Le transfert d'un hémisphère à l'autre provoque un décalage de la période de reproduction d'un chamois, qui, se reproduisant en octobre dans les Alpes, se reproduit en avril en Nouvelle-Zélande.



Les mues d'automne et d'hiver qui dotent le lièvre variable des Alpes d'un pelage immaculé sont sous la dépendance d'un phénomène hormonal accordé aux répartitions variables des cycles d'éclairement.



- L'HIBERNATION

Elle se produit quand la température devient trop basse

- Les hibernants vrais :
 - marmotte des Alpes, loir, lérot, muscardin, hérisson, hamster
 - chauve-souris
 - (l'ours brun n'est pas un vrai hibernant)

+12 °C
(sept./oct.)
entrée en hibernation



LA MARMOTTE



+ 18 °C (mars/avril)
sortie d'hibernation



Température interne 38 à 39 °C
Cœur 220 p/mn
Respiration 25/mn

4 à 8 °C
30 p/mn
2 à 3/mn

elle a perdu le 1/4 de son poids

- Les coccinelles se réunissent dans des abris hivernaux.



- Poissons et batraciens se réunissent en début d'hiver en amas compact, immobiles dans la vase et le limon.



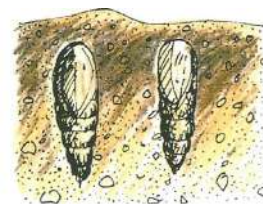
- Le jeune martinet noir au nid entre en léthargie s'il n'a rien à manger (sa température interne passe de 39 °C à 25 °C).



- LA DIAPAUSE :

Chez beaucoup d'insectes, c'est un arrêt du développement prolongé qui se manifeste à un stade bien précis selon les espèces. Essentiellement sous contrôle d'hormones, la diapause est sans relation directe avec les facteurs écologiques. Seul un traitement adéquat peut la lever. Cet arrêt peut durer des années.

- Les nymphes de la processionnaire du pin peuvent rester en diapause 1 à 3 ans dans le sol



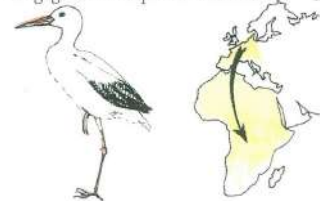
▲ FIGURE 51. Hibernation et diapause chez les Animaux [pour information]. D'après FISCHESSE & DUPUIS-TATE (2007)

▲ FIGURE 50. Quelques exemples d'impact des variations saisonnières du climat sur les biocénoses et leur cycle de vie. D'après FISCHESSE & DUPUIS-TATE (2007)

LA MIGRATION SAISONNIÈRE CHEZ LES OISEAUX

Les hivernants africains

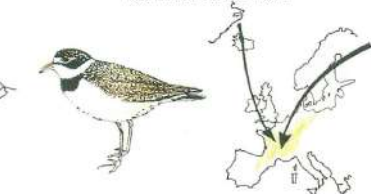
Ils gagnent l'Afrique en automne



cigognes, hirondelles, grues, oies sauvages, fauvette des jardins, pie-grièche, huppe fasciée, milan...

Les hivernants européens

Ils viennent passer l'hiver en Europe venant du Grand Nord



grand gravelot, cygne sauvage, bruant des neiges

venant d'Europe septentrionale



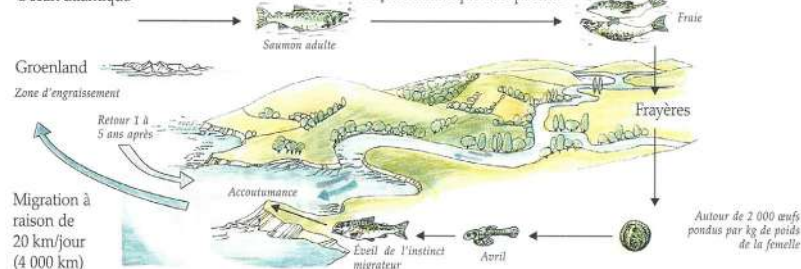
pinsons, étourneaux, freux, canard colvert, rouge-gorge, grives, sarcelle d'hiver...

Chez les poissons

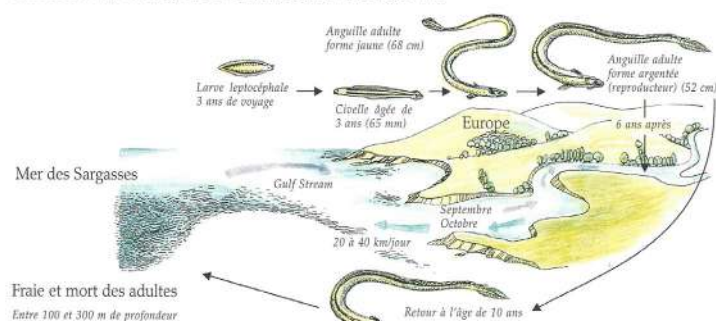
MIGRATION D'UNE ESPÈCE « ANADROME » : LE SAUMON ATLANTIQUE

Océan atlantique

Façade atlantique européenne



MIGRATION D'UNE ESPÈCE « CATADROME » : L'ANGUILLE



Pour information

J.-C. GRIGNARD, www.lcgrignard.com

- un poisson **catadrome** (soit course vers le bas) ou **thalassotoque** (du grec thalassa = mer = océan) vit le plus souvent en eau douce mais se reproduit en eau de mer (exemples : l'anguille, le mulot porc...)
- un poisson **anadrome** (soit course vers le haut) ou **potamoque** (du grec potamos = rivière) vit le plus souvent en eau de mer mais se reproduit en eau douce (exemples : l'esturgeon, le saumon, la truite de mer...)

▲ FIGURE 52. **Migrations saisonnières [pour information].**

D'après FISCHESSE & DUPUIS-TATE (2007)

▼ TABLEAU VI. **Succession saisonnière des biocénoses dans une prairie tempérée.**

D'après MATTHEY *et al.* (1984)

Phénologie des espèces de la strate herbacée (d'après Boness, 1953)

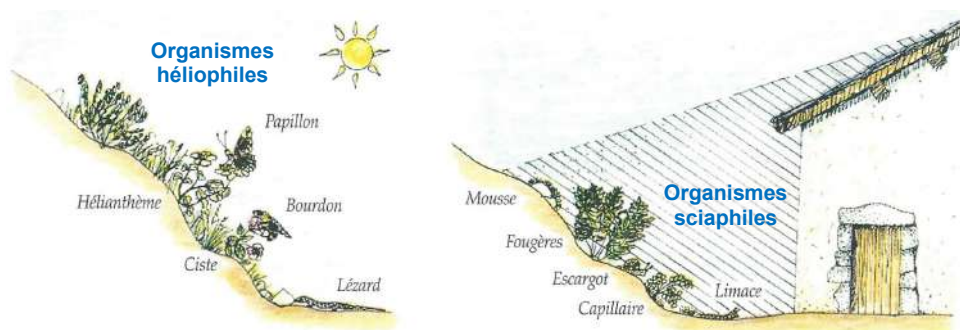
Période	Espèces en fleurs	Faune correspondante
Premier printemps Février-mars	La couverture végétale manque	Un petit nombre d'insectes sortent de diapause et reprennent leur activité.
Mars-avril	Pâquerette (Primevère)	Premiers Diptères butineurs (Syrphidae, Anthomyiidae). Mélégèthes, Tenthredes adultes. Adultes de Diptères à larves mineuses (Agromyzidae). Collembolles phytophages.
Fin avril, début mai	Dent-de-lion, Populage	Bourdon (femelles fondatrices), Mélégèthes, Thrips, Syrphidae (Chelosiinae), Scatophagidae.
Mi-mai	Cardamine des prés (Orchis à larges feuilles, Valériane dioïque)	Même faune.
Seconde moitié de mai, début juin	Renoncule âcre, Lychnide, Rumex âcre, Trèfle rouge	Abeilles, Charançons (Apions et autres espèces), Thrips, Altises. Diptères à larves édaphiques (Bibionidae, Cecidomyiidae, Rhagionidae, Empididae, Dolichopodidae). Forte sortie de Diptères à larves mineuses (Chloropidae, Ephyridae). Première prolifération de Pucerons. Sans équivalent animal.
Juin	Anthriscus sylvestre et autres Ombellifères	Premier maximum des Insectes du pré. Abondance de Diptères, Hétéroptères, Hyménoptères parasitoïdes.
Fenaison		Disparition et migration des espèces de l'hypergaïon.
Après les foins	Nouvelle croissance de l'herbe Pâquerette, Renoncule, Trèfle rampant	Diptères à larves mineuses de Graminées (Chloropidae, Ephyridae).
Août	Ombellifères (Angélique, Carotte, Héraclée), Cirse, Achillée, Sanguisorbe	Cicadelles, Orthoptères, Papillons diurnes, Coléoptères (Cryptocéphales, etc.).
Regains		
Après la repousse		Diptères mineurs, Cicadelles, Orthoptères, larves de Tenthredes. Nombreuses Araignées dans la strate herbacée. Diptères à larves saprophages.
Octobre		Diminution générale. Les Orthoptères, Cicadelles, Altises, Apions, restent visibles jusqu'à l'hiver.

iii. Des variations également présentes dans le milieu aquatique

- Si le **milieu aquatique** est relativement **tamponné** dans ses **paramètres physiques** (sauf pour la **photopériode** – et les **marées** en milieu littoral !), les **variations saisonnières** existent.
- Exemple : voir le **cas des lacs** illustré à la **page 31**.

y. Les variations ponctuelles ou « accidentelles » du biotope

- Par « **variation accidentelle** », on entend **toute variation non cyclique affectant le biotope**. En gros : toutes les autres variations !
- Cela peut être varié : une tempête, un arbre qui tombe, une pollution, un incendie, un glissement de terrain, un éboulement, une éruption volcanique, une construction humaine (ex. **figure 53**)...
- Cela aura des **conséquences** sur le **biotope**, et donc par voie de faits, sur la **biocénose** qui répondra à la perturbation (modification de la dynamique de certaines espèces, arrivée de nouvelles espèces, etc.).
- *Évidemment, les exemples sont innombrables !*



La construction d'une maison modifie le microclimat d'un talus ensoleillé voisin et mousses et fougères y remplacent des fleurs héliophiles que butinaient les hyménoptères et les papillons

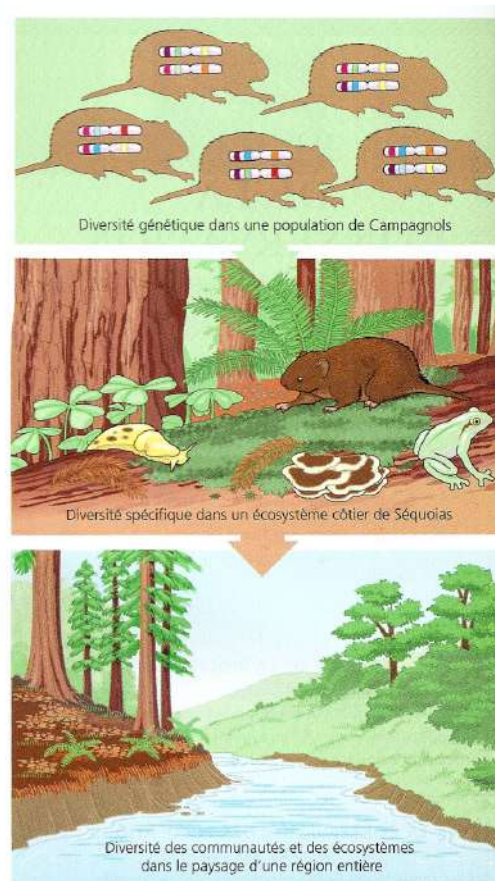
▲ **FIGURE 53. Une modification de biocénose au niveau d'un talus, suite à la modification d'un microclimat par une construction [pour information].** D'après FISCHESSE & DUPUIS-TATE (2007)

3. Les facteurs écologiques biotiques : l'impact de la biocénose sur l'écosystème

- Nous avons vu que les **écosystèmes** étaient **structurés horizontalement et verticalement** par **le biotope comme la biocénose dont les différents paramètres constituent des facteurs écologiques**.
- On s'intéresse d'abord ici à l'**impact des facteurs écologiques biotiques** (les **êtres vivants**, dont l'ensemble au sein d'un écosystème constitue la **biocénose**) sur la **structuration des écosystèmes**.

a. La diversité des populations présentes (la biodiversité spécifique) et leurs caractéristiques structurales et fonctionnelles

a. La notion de biodiversité (génétique, spécifique, écosystémique)



Les trois composantes de la biodiversité. (Les gros chromosomes illustrés dans la silhouette des campagnols, dans la partie supérieure de la figure, symbolisent la variation génétique au sein d'une population.)

◀ **FIGURE 53bis. Les trois types de biodiversité.** D'après CAMPBELL & REECE (2004)

- Le terme de **biodiversité** (encadré I) est assez facile à définir : il s'agit de la **diversité des organismes vivants**. Cette diversité peut être appréhendée à **trois niveaux** qui constituent **trois types de biodiversité** (figure 53bis) :

- La **(bio)diversité génétique** = **diversité des individus (et donc des génotypes) au sein d'une espèce donnée**.

Dans la pratique, l'étude de la diversité génétique s'envisage généralement à l'échelle d'un locus et se superpose donc en partie à la notion de **polymorphisme** (revoir la **structure génétique des populations** dans le chapitre 19 [Les populations et leur dynamique] et son rôle évolutif dans le chapitre 21 [Mécanismes de l'évolution]).

- La **(bio)diversité spécifique** = **diversité des espèces au sein d'un espace donné**.

C'est le **sens fréquent** du terme « biodiversité » lorsqu'il est employé par le **grand-public** mais aussi dans la **communauté scientifique**. C'est cet aspect qui retient ici notre attention.

Attention à la maîtrise de la notion d'espèce : revoir les chapitres 21 (Mécanismes de l'évolution) et 22 (Systématique et relations de parenté entre êtres vivants).

- La **(bio)diversité écosystémique** ou **écologique (écodiversité)** = **diversité des écosystèmes au sein d'un espace donné**.

C'est la **diversité des milieux de vie** des êtres vivants.

Encadré I Aux origines du mot « biodiversité » : la genèse d'un concept

Pour information – extrait de mon cours de Capes

Origines du mot « biodiversité » : un peu d'histoire



Thomas E. LOVEJOY
(1941)

<http://www.thegeor.org/getnews/world-wildlife-fund-honors-pet-stap-chairman-thomas-lovejoy-environmental-leadership-work-conse>



Edward O. WILSON
(1929)

<http://museum.unil.edu/research/entomology/workers/EWilson.htm>

Bien que semblant aujourd'hui très répandue dans les media et même dans la bouche du **grand-public**, la notion de **biodiversité** (ou **diversité du vivant**) est pourtant une **notion récente**. Née de la prise de conscience tardive de l'**impact de l'homme** sur son **environnement biologique et écologique**, l'expression *diversité du vivant* (*life diversity*) est pour la première fois employée par le biologiste américain **Thomas LOVEJOY** (1941) en 1980 alors qu'on parlait auparavant plutôt de diversité naturelle (*natural diversity*). C'est en 1985 que le botaniste **Walter G. ROSEN** crée et propose le mot « **biodiversité** » (biodiversity) à l'occasion de la préparation d'un congrès tenu en 1986 à Washington : *The National Forum on BioDiversity* (qui devait s'appeler *The... on Biological Diversity*). Le terme est ensuite largement popularisé par l'entomologiste **Edward WILSON**, père de la sociobiologie (et souvent à tort considéré comme l'inventeur du mot biodiversité) qui dirigea la publication des comptes-rendus de ce congrès parus en 1988. La consécration vient dès 1992 lorsque la **conférence de l'ONU sur l'Environnement et le Développement** de Rio de Janeiro (= **Sommet de la Terre**) intègre la biodiversité à son ordre du jour et dans ses productions.

En réalité, **WILSON** était au départ réticent au néologisme « **biodiversité** » et lui préférait le terme de « **diversité biologique** ». Il raconte dans son autobiographie qu'il fallut le convaincre d'utiliser ce nouveau terme, même s'il avoue regretter ses réticences de départ quand il vit le succès remporté par ce concept qu'il a paradoxalement lui-même largement démocratisé.

β. La possibilité d'estimer et quantifier la biodiversité spécifique

- Le **programme** invite à survoler quelques aspects de la mesure de la biodiversité spécifique. **Les formules ne sont normalement pas à connaître**.

i. L'inventaire des espèces et l'emploi d'indices de diversité spécifique

- Pour étudier la **diversité spécifique**, le premier travail consiste à **inventorier les espèces présentes** sur le site d'étude, c'est-à-dire **récolter** les organismes et les **identifier** (ce qui suppose des **naturalistes systématiciens** compétents pour les groupes taxonomiques considérés). On peut ensuite rendre compte de manière **quantitative** de la **biodiversité d'un habitat** par différents **indices** intégrant ou non l'**abondance des espèces** (leur **fréquence**) ou leur **régularité** (« **équitabilité** »), c'est-à-dire leur **distribution relative dans l'écosystème** : nous n'illustrons que quelques exemples (figure 53ter).

La diversité des espèces au sein d'une communauté peut être mesurée par différents indices :

- S , la **richesse spécifique**, est égale au nombre d'espèces ;
- D , la **diversité spécifique**, peut être définie comme la probabilité que deux individus tirés au hasard appartiennent à deux espèces différentes. S étant le nombre d'espèces et p_i leur fréquence relative, on peut écrire :

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2, \quad \text{avec} \quad \sum_{i=1}^S p_i = 1, \quad (6.1)$$

Variant de 0, pour une seule espèce dominante, à $1 - 1/N$ pour N espèces équiprobables, cet indice de diversité spécifique est analogue au coefficient d'hétérozygotie, qui caractérise la diversité génétique au sein d'une population ou d'une espèce (chapitre 1).

T , l'indice de Shannon, estime la diversité d'une autre manière : $T = \sum_{i=1}^S -p_i \log(p_i)$.

Diversité phénotypique et fonctionnelle

L'indice d'état d'une communauté caractérise le phénotype moyen des espèces qui la composent (voir chapitre 5).

V , la diversité phénotypique, peut, quant à elle, être simplement définie par la variance des phénotypes :

$$V = \sum_{i=1}^S p_i \cdot c_i - \bar{c}^2,$$

c_i étant la valeur du caractère pour l'espèce i et $\bar{c}$ l'indice d'état de la communauté (ou phénotype moyen).

H , la diversité phénotypique, est définie comme :

$$H = \sum_{i,j=1}^S p_i p_j d_{ij},$$

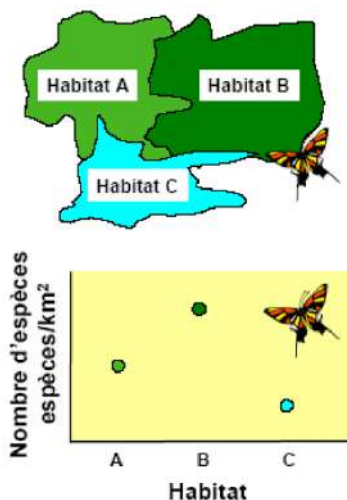
p_i et p_j étant les fréquences des espèces i et j dans la communauté, et d_{ij} la distance phénotypique entre ces espèces ($d_{ii} = 0$). La diversité spécifique, D , est un cas particulier de l'indice H , avec $d_{ij} = 1$ quel que soit i différent de j .

Cette diversité phénotypique représente la diversité fonctionnelle, lorsque ces différences de phénotype reflètent des différences dans le fonctionnement de l'écosystème.

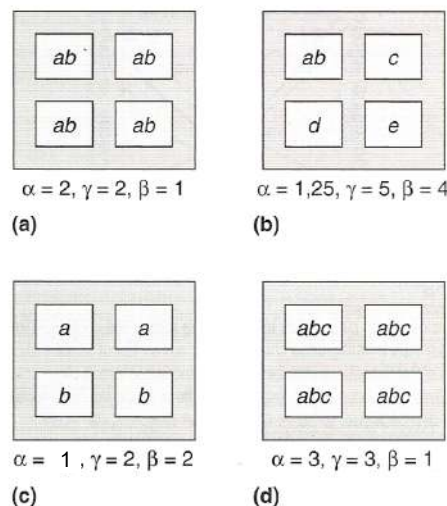
▲ FIGURE 53ter. **Quelques indices de biodiversité**. D'après COUVET & TEYSSÈRE-COUVET (2010)

ii. Diversité locale, diversité régionale

- On s'intéresse à la **biodiversité spécifique** à deux échelles spatiales qu'on souhaite **comparer** (figure 53quater ; tableau Vibis)
 - La **biodiversité à l'échelle locale** (nombre d'espèces à l'échelle locale) s'appelle **diversité α** (diversité locale).
 - La **biodiversité à l'échelle régionale** (nombre d'espèces présentes sur une zone plus grande que l'échelle locale et qui l'inclut) s'appelle **diversité γ** (diversité régionale).
 - La **différence ou le ratio** (selon les auteurs) entre la diversité à l'échelle régionale et la diversité à l'échelle locale s'appelle **diversité β** (diversité de remplacement = diversité de différenciation).



Diversité α , évaluée par la richesse spécifique. L'habitat B possède la plus grande richesse (figure issue de Morin et Findlay, 2001).



$$\text{Ici : } \beta = \gamma / \alpha$$

Relation entre la diversité alpha (locale), la diversité gamma (régionale) et la diversité bêta (remplacement). Chaque encadré montre une région (grand encadré) contenant quatre habitats (petits encadrés). (a) La diversité dans chaque habitat (alpha) est la même pour chaque habitat (chacun contient les espèces a et b, la richesse en espèces vaut 2). La diversité régionale (gamma) vaut 2. La diversité bêta (remplacement) est $\gamma/\alpha = 2/2 = 1$. (b) La diversité alpha vaut deux pour un habitat (les espèces a et b) et 1 pour les trois autres habitats (les espèces c, d et e se trouvent chacune seule dans un habitat). La diversité alpha moyenne est de 1,25. La diversité gamma vaut 5 (le nombre d'habitats $\times$ la diversité alpha moyenne), donc la diversité bêta vaut $\gamma/\alpha = 5/1,25 = 4$. (c) Diversité alpha moyenne = 1, diversité gamma = 2, diversité bêta = $2/1 = 2$. (d) Diversité alpha = 3, diversité gamma = 3, diversité bêta = $3/3 = 1$. Les régions (a) et (d) ont des diversités gamma différentes mais la même diversité bêta indiquant un faible remplacement d'espèces dans ces zones.

▲ FIGURE 53quater. **Biodiversité locale et régionale.**
D'après MARCON (2013) et RICKLEFS & MILLER (2005)

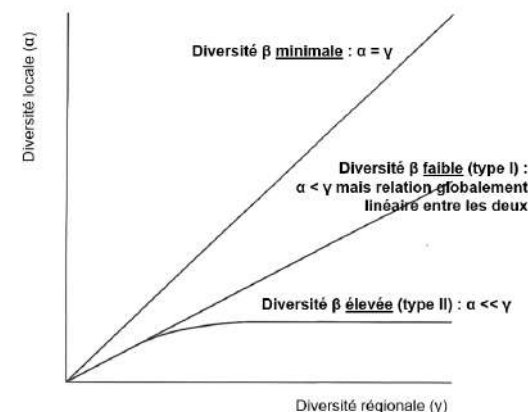
▼ TABLEAU Vibis. **Biodiversité locale vs. régionale chez les Oiseaux nicheurs des Caraïbes.**
D'après RICKLEFS & MILLER (2005)

Abondances relatives et distribution d'habitats des oiseaux terrestres nicheurs dans sept localités tropicales du bassin des Caraïbes.

Localité	Nombre d'espèces observées (diversité régionale)	Nombre moyen d'espèces par habitat (diversité locale)	Habitats par espèce	Abondance relative des espèces par habitat (densité)	Abondance relative par espèce	Abondance relative de toutes les espèces
Panama	135	30,2	2,01	2,95	5,93	800
Trinidad	106	28,2	2,35	3,31	7,78	840
Jamaïque	56	21,4	3,43	4,97	17,05	955
Tobago	53	21,4	3,63	4,71	17,10	906
Sainte-Lucie	33	15,2	4,15	5,77	23,95	790
Grenade	30	15,5	4,63	5,36	24,82	745
St. Kitts	20	11,9	5,35	5,88	31,45	629

Note : Basé sur dix périodes de recensements dans chacune des neuf localités. L'abondance relative de chaque espèce dans chaque habitat est le nombre de périodes de recensement durant lesquelles l'espèce a été vue (maximum 10) ; cette valeur multipliée par le nombre d'habitats donne l'abondance relative par espèce ; cette dernière valeur multipliée par le nombre d'espèces donne l'abondance relative de toutes les espèces ensemble. (Rapporté de Cox et Ricklefs 1977, Wunderle 1985.)

- La **diversité de remplacement (diversité β)** est d'autant plus **faible** qu'il existe une relation proche d'une **linéarité de coefficient 1** entre **diversité locale** (diversité α) et **diversité régionale** (diversité γ). Au contraire, plus on s'éloigne de cette linéarité pour aller vers une **courbe tendant vers la saturation**, plus la diversité de remplacement est **importante** (figure 53quinquies).
- Une **faible diversité de remplacement** est généralement due à des **habitats homogènes sur l'aide d'étude**, de sorte que le fait de considérer une zone plus grande implique peu d'espèces supplémentaires par rapport à l'échelle locale.
- La **diversité β** est donc **importante** quand les milieux présents sur la zone régionale d'étude sont **diversifiés** (diversité écosystémique).



▲ FIGURE 53quinquies. **Biodiversité locale et régionale.**
D'après GASTON & SPICER (2004)

iii. Relation aire-espèces : loi d'ARRHENIUS (1921)

- **Plus une aire d'étude est importante, plus le nombre d'espèces qu'on y trouve est important** : il existe une relation affine entre le logarithme du nombre d'espèces et le logarithme de l'aire d'étude (c'est la **loi d'ARRHENIUS**) (**figure 53sexies**).
- Cette loi se vérifie empiriquement sur des groupes taxonomiques variés et dans des régions variées (**figure 53septies**).
- Notons que, depuis ARRHENIUS (début XX^e siècle), **d'autres modèles de relations aire-espèces ont été proposés**.

Pour information, le **chimiste suédois ARRHENIUS** est surtout connu pour ses travaux en chimie et sa loi du même nom dans ce domaine. On connaît moins sa passion pour la flore.

Loi d'ARRHENIUS (1921) :

$$S = cA^z$$

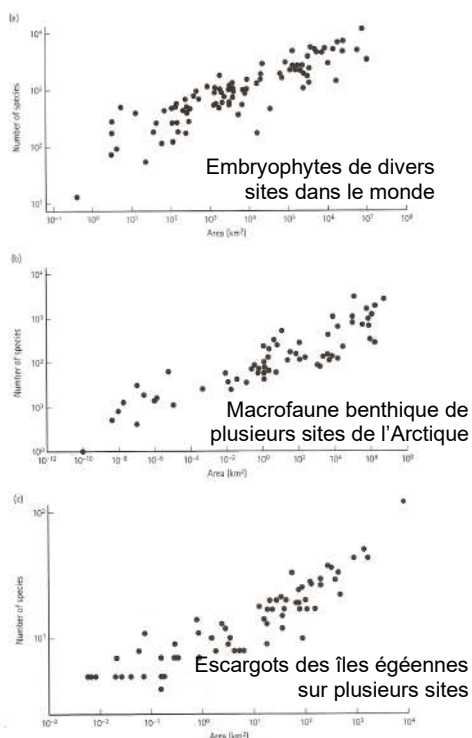
$$\log S = z \log A + \log c$$

S : nombre d'espèces
A : aire
z, c : constantes d'ARRHENIUS



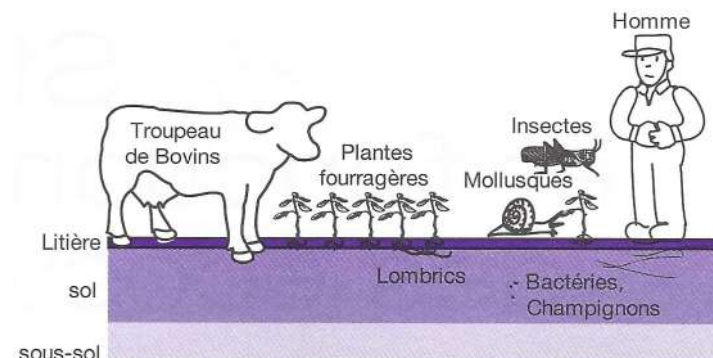
Svante August ARRHENIUS
(1859-1927)
D'après Wikipédia

▲ FIGURE 53sexies. Loi d'ARRHENIUS (1921).



◀ FIGURE 53septies.
Relation aire-espèces pour quelques groupes. D'après GASTON & SPICER (2004)

y. Importance des espèces présentes : exemple de la biodiversité spécifique d'une prairie pâturée (un panorama)



▲ FIGURE 54. Quelques représentants de la biocénose d'une prairie pâturée (par des Bovins) en milieu tempéré. D'après DENOEUDE *et al.* (2014), corrigé.

▼ TABLEAU VII. Quelques représentants d'une prairie pâturée.
D'après PEYCRU *et al.* (2014)

« Herbes » : flore de surface	Poacées : ray-grass anglais, fétuque des prés, fléole, pâturin, dactyle...
	Fabacées : trèfle blanc, trèfle violet, luzerne cultivée, lotier...
Faune : vivant en surface et dans le sol (pédofaune)	Autres angiospermes : cardamine des prés, carotte sauvage, pissenlit, plantains, achillée, oseille, renoncule...
	Unicellulaires
	Nématodes
	Annélides : lombric, enchytréides
	Mollusques : escargot
	Acarins
	Myriapodes
	Insectes collemboles
	Insectes orthoptères : criquet, sauterelle
	Insectes coléoptères hydrophilidés (Sphaeridium), staphylinidés, scarabéoïdés (Géotrupes, Aphodius)
Microflore du sol	Insectes diptères : mouche, taon,
	Reptiles : couleuvre
	Oiseaux : buse, chouette
	Mammifères : campagnol, musaraigne, hérisson, ruminants
	Algues
	Champignons
	Bactéries

- Pour appréhender la **biodiversité des espèces présentes**, on essaiera de :
 - Déterminer les **espèces présentes** ;
 - En **estimer l'effectif** et/ou la **biomasse**.
- Il paraît utile de connaître **quelques représentants de la biocénose d'une prairie pâturée** (**figure 54, tableau VII**).

δ. Importance des caractéristiques des populations présentes

- Les **individus d'une même espèce présents dans un écosystème donné** forment ce qu'on appelle une **population** (revoir le **chapitre 19. Les populations et leur dynamique**).
- Il est évident que les **caractéristiques structurales et dynamiques des populations impactent la structure et le fonctionnement des écosystèmes eux-mêmes**.

i. Les relations intraspécifiques

- Les **interactions entre individus d'une même espèce** (= **relations intraspécifiques**, parfois appelées **relations homotypiques**) sont **variées** ; on peut citer :
 - Les **interactions coopératives** :
 - Coopération** (dont les **comportements altruistes**, les **comportements sociaux** chez certains Animaux...)
 - Processus reproducteurs** (*permettant le rapprochement des gamètes*) dont les **comportements reproducteurs** de certains espèces animales
 - Protection/soin à la descendance**
 - Les **interactions antagonistes** :
 - Compétition** pour les **ressources** : ressources trophiques, espace (ex. territoire), abris...
 - Compétition sexuelle** (= *compétition dans l'accès au partenaire reproducteur*)

ii. Les paramètres démographiques et génétiques

- Les **paramètres démographiques** (effectif, biomasse, sex-ratio, âge...) et la **structure génétique** (génotypes présents : polymorphisme = biodiversité génétique) des populations impactent la dynamique des populations et, par voie de conséquence, la structuration et le fonctionnement des écosystèmes.

Revoir le **chapitre 19 (Les populations et leur dynamique)** qui est consacré à ces sujets.

b. Les relations interspécifiques

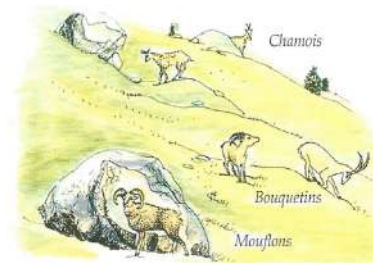
- Les **relations interspécifiques** (= **relations hétérotypiques** de certains auteurs) sont les **interactions entre organismes d'espèces différentes**.
Ce sujet fait l'objet de toute une partie de chapitre : la **partie II**. Nous ne dressons ici qu'un bref panorama.

a. La diversité des relations interspécifiques

- Les **relations interspécifiques** peuvent être sommairement classées en **diverses catégories** en fonction notamment de l'**impact (positif, négatif ou neutre)** sur les **protagonistes** (**figures 55-56, tableau VIII – page 39**).
- Ce point fera l'objet de la **partie II** de ce cours et sera complètement repris, conceptualisé et précisé.

L'indifférence

Neutralisme
Cohabitation d'ongulés sauvages au Mercantour

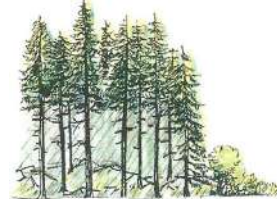


Synécie
Fucus vésiculeux sur moule



L'antagonisme

Concurrence, compétition
Concurrence pour la lumière en forêt résineuse



Amensalisme (télétoxie/antibiose)



Prédation
Renard capturant un mulot



Parasitisme
Cocou gris parasitant un nid de passereau



Les relations favorables

Commensalisme
110 espèces de coléoptères sont commensales des terriers de marmotte



Aide mutuelle (coopération)
Colibri fécondant un hibiscus



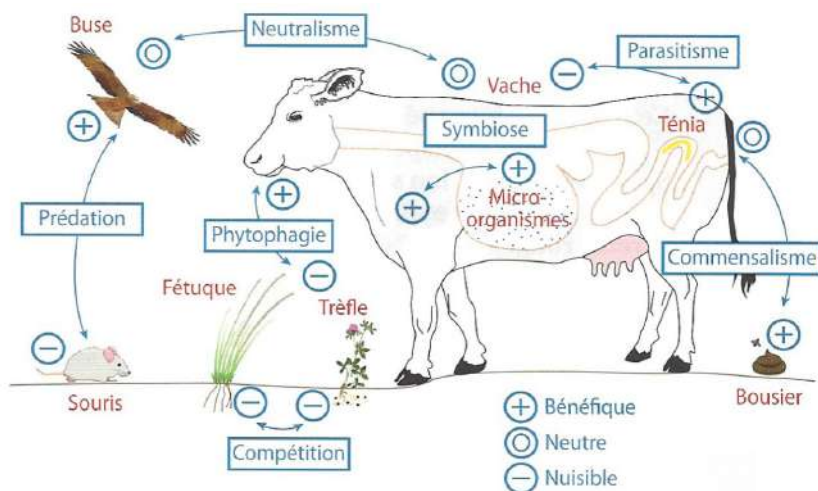
Symbiose
Le lichen : association d'une algue et d'un champignon



▲ **FIGURE 55. Panorama des relations interspécifiques.**
D'après FISCHESSE & DUPUIS-TATE (2007).

▼ TABLEAU VIII. Effets positifs ou négatifs des relations interspécifiques sur les protagonistes.
D'après SELOSSE (2014)

PARTENAIRE A	Partenaire B	Type d'interaction
+	+	mutualisme
+	-	parasitisme (ou prédation, si mort s'ensuit)
+	0	commensalisme
0	-	amensalisme
0	0	neutralisme
-	-	antagonisme (dont compétition)



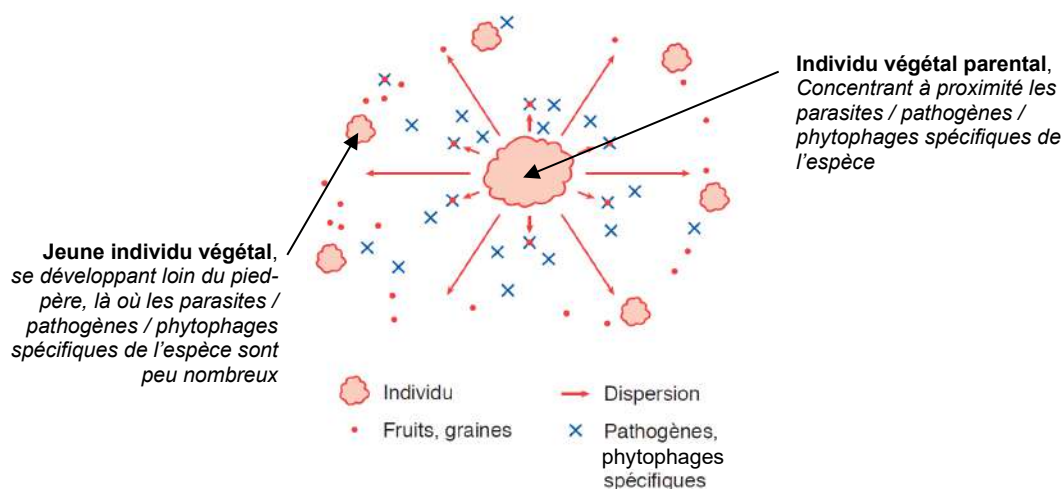
▲ FIGURE 56. Quelques relations interspécifiques dans la prairie.
D'après SAINTPIERRE et al. (2017).

β. Un effet sur la structure des écosystèmes : l'exemple de la dispersion des individus végétaux par les interactions négatives (effet JANZEN-CONNELL)

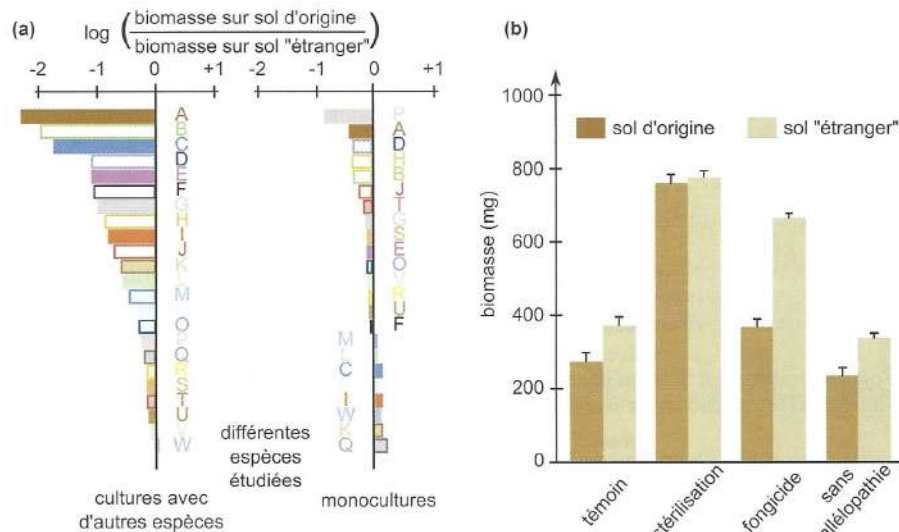
- Nous l'avons vu, la **structuration spatiale des écosystèmes** est notamment dictée par la **végétation** dont la **répartition** semble en partie **contrôlée** par les **interactions interspécifiques**.
- On appelle **effet JANZEN-CONNELL** (ou **hypothèse de JANZEN-CONNELL**) la **neutralisation des semences et/ou la diminution des chances de développement de jeunes individus végétaux à proximité de l'individu parental, à cause de la densité des organismes néfastes spécifiques de cette espèce végétale qui se trouvent concentrés près de l'organisme parental** (figure 57).

Daniel JANZEN et Joseph CONNELL ont réalisé (indépendamment) des travaux, au début des années 1970, qui cherchent à **comprendre l'origine de la diversité des essences tropicales** dans les **communautés végétales d'arbres de la forêt équatoriale** – mais leurs **résultats** sont **transposables** à n'importe quelle **végétation**. En effet, ils ont constaté que les **individus de même espèce** se développaient **généralement à distance les uns des autres** et non en **patches monospécifiques**. Si la **compétition entre espèces** peut être **envisagée** comme première explication, elle ne peut suffire à expliquer ce constat : en effet, **l'espèce la plus compétitive** tendrait à prendre le pas sur toutes les autres progressivement (on n'observerait donc pas ce patchwork d'espèces).

Ils ont donc formulé l'**hypothèse** que les **organismes (Insectes, Bactéries, champignons...)** interagissant **spécifiquement** avec un **arbre donné se concentrent** à cet endroit. Les **jeunes semences** demeurant à **proximité des individus parentaux** se trouvent donc confrontées à une **densité importante d'organismes néfastes (parasites, micro-organismes pathogènes, phytophages...)**, ce qui **empêche le développement d'un jeune individu** à cet endroit. En revanche, à distance, là où ces **organismes néfastes** ne se sont **pas encore regroupés**, le **développement d'un jeune individu** est **davantage favorisé**.



▲ FIGURE 57. L'effet JANZEN-CONNELL expliquant le meilleur développement des semences loin de l'organisme parental par les interactions néfastes. D'après SEGARRA et al. (2015), précisé.



Étude expérimentale de l'effet Janzen - Connell sur les plantes de la prairie. Pour chacune des espèces étudiées (notées A à W), le graphique (a) représente un coefficient égal au logarithme du rapport de la biomasse obtenue dans des cultures sur sol d'origine ou sur « sol étranger », lorsqu'elle est cultivée seule, à droite, ou en situation de compétition avec d'autres espèces, à gauche ; le graphique (b) compare la biomasse moyenne obtenue sur sol d'origine avec celle obtenue sur « sol étranger » après différents traitements du sol ; les barres d'erreur représentent l'erreur standard de la moyenne (D'après Petermann *et al.*).

▲ FIGURE 58. **L'effet JANZEN-CONNELL dans la prairie.** D'après PEYCRU *et al.* (2014), corrigé. Source originale : PETERMANN *et al.* (2008)

- L'effet JANZEN-CONNELL a depuis été mis en évidence par de nombreuses observations et expériences. Les travaux rapportés dans la figure 58 tendent à le mettre en évidence dans la prairie ; on constate ainsi :

Je n'ai pas fait de rédaction type concours ; je liste les grandes idées à tirer du document.

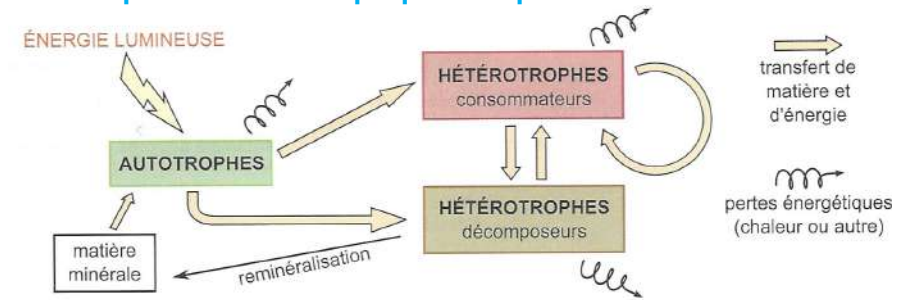
- que des **semences poussent mieux sur des sols différents** que sur leurs **sols d'origine**, cet effet étant encore **plus marqué** lorsqu'on ajoute de la **compétition entre plantes** (fig. 58.a ; fig. 58b témoin).
- que la **stérilisation des sols** – donc l'élimination des **micro-organismes** (surtout **Bactéries**) – conduit à une **meilleure croissance des semences** par rapport aux **conditions témoin** (sans stérilisation) et de même intensité qu'il s'agisse d'un **sol d'origine** ou d'un **sol étranger** où le phénomène s'observe dans les mêmes proportions (tous deux étant **débarrassés des organismes néfastes**). En revanche, il n'y a **pas de différence** entre les deux types de sols après **stérilisation**, donc **pas d'impact** ici de la **spécificité des Bactéries** (fig. 58b. stérilisation + témoin). L'effet JANZEN-CONNELL n'est pas mis en évidence pour les Bactéries dans cet exemple.
- que le **sol étranger débarrassé de ses 'champignons'** (fongicide) est nettement **plus performant** que le **sol d'origine débarrassé de ses 'champignons'**, ce qui permet d'émettre l'hypothèse que les **'champignons' spécifiques** compris dans le **sol d'origine** impactent **négativement le développement** des plantes. C'est l'effet JANZEN-CONNELL (fig. 58b. fongicide + témoin).

- que les **sols d'origine/étranger** ont le **même différentiel de performance** que les **sols témoins**, lorsqu'ils sont **débarrassés de toute substance allélopathique** (= de toute **substance de communication ou défenses entre plantes, y compris de substances défensives**) (grâce à du charbon actif) (fig. 59b. sans allélopathie + témoin). L'effet JANZEN-CONNELL n'est pas mis en évidence pour les plantes de l'association végétale d'origine dans cet exemple.

Bilan de l'étude la figure 59 : dans cet exemple, on n'a mis en évidence l'effet JANZEN-CONNELL (du moins, on a émis l'hypothèse vraisemblable qu'il agissait) uniquement dans le cas des 'champignons'.

Bien entendu, c'est un exemple et l'effet Janzen-Connell peut impliquer d'autres organismes de la biocénose (Bactéries, phytophages)...

c. Le positionnement trophique des espèces



Place des êtres vivants dans un écosystème : la biocénose s'organise en trois ensembles d'espèces qui constituent un réseau de transferts de matière et d'énergie (D'après F. Ramade).

▲ FIGURE 59. **Les trois grands statuts trophiques dans un écosystème typique.** D'après PEYCRU *et al.* (2014)

- On peut parler de « **structure** » trophique (même si cela n'a rien à voir avec une quelconque organisation spatiale) pour désigner l'ensemble des liens trophiques (= alimentaires) entre les espèces d'une biocénose et de ses conséquences sur le fonctionnement de l'écosystème. On distingue trois grands « statuts » trophiques principaux : les **producteurs primaires**, les **consommateurs** et les **décomposeurs** (figure 59) ; nous y reviendrons dans la partie III.
- La **position des organismes** (ce qu'ils mangent, par qui ils sont mangés) dans les **chaînes trophiques** est un facteur écologique.

a. Les producteurs primaires, organismes autotrophes faisant entrer la matière et l'énergie dans la biocénose

- Les **producteurs primaires** sont les **organismes autotrophes** qui permettent l'entrée de la matière et d'énergie dans la biocénose en convertissant la **matière minérale** (et l'énergie environnementale) en **matière organique**.
- Il s'agit notamment des 'plantes' qui réalisent la **photosynthèse** mais aussi de diverses **Bactéries autotrophes**.

β. Les consommateurs (= producteurs secondaires), organismes hétérotrophes faisant circuler la matière et l'énergie dans la biocénose

- Les **producteurs secondaires** ou **consommateurs** sont les **organismes hétérotrophes qui s'alimentent à partir d'organismes pré-existants, soit des producteurs primaires (consommateurs primaires = phytophages), soit d'autres producteurs secondaires (consommateurs secondaires = prédateurs au sens strict – plusieurs niveaux possibles, rarement plus de 5).**
- Ce sont essentiellement des **Animaux pluricellulaires** mais on peut y trouver des **organismes unicellulaires**.
- Notons que les **parasites** y sont souvent placés « techniquement » puisqu'ils font, d'une certaine façon œuvre de micro-prédation.

γ. Les décomposeurs, organismes hétérotrophes qui s'alimentent de déchets organiques produits par d'autres espèces

- Les **décomposeurs** sont les **organismes hétérotrophes qui s'alimentent de déchets de fonctionnement d'autres organismes et/ou d'organismes morts.**
- On y trouve des **Bactéries**, des '**champignons**', de **petits Animaux**...
- Certains auteurs y placent (mais se discute !) des **consommateurs secondaires s'alimentant de décomposeurs**.

d. La présence d'espèces de forte importance écologique : les espèces clef-de-voute et les espèces ingénieurs

- Pour construire mes **définitions**, j'ai utilisé largement la **synthèse** de BARBAULT (1995) dont je présente une outrancière **simplification**. Je me suis aussi inspiré de l'approche de COUVET & TEYSSÈDRE-COUVET (2010).

Soyons clairs : les définitions et les approches des deux mots-clés que j'utilise ici varient grandement selon les auteurs... Même entre les livres de prépa, l'approche diverge vraiment. Vous allez d'ailleurs voir que les notions sont en partie superposables dans les faits.

α. Les espèces clef-de-voute, des espèces dont la présence ou l'absence modifie drastiquement la structure et/ou le fonctionnement de l'écosystème

- C'est un concept proposé par l'écologue américain Robert T. PAINE (1933-2016) en 1966. Il définit une **espèce clef-de-voute** comme une « **espèce déterminant, [par son activité et son abondance], l'intégrité de la biocénose et sa persistance sous une forme inaltérée au cours du temps, c'est-à-dire sa stabilité** ».
- Si une **espèce clef** vient à disparaître d'un lieu, expérimentalement ou de manière naturelle, on peut constater tout ou partie des éléments suivants :
 - une **modification importante** du **nombre** et/ou du **cortège d'espèces présentes** (exemple : **encadré J**) ;
 - la **modification importante** du **fonctionnement** de l'écosystème, par exemple visible dans sa **productivité** ;
 - une **modification importante** de la **physionomie** et de la **structure spatiale** de l'écosystème.

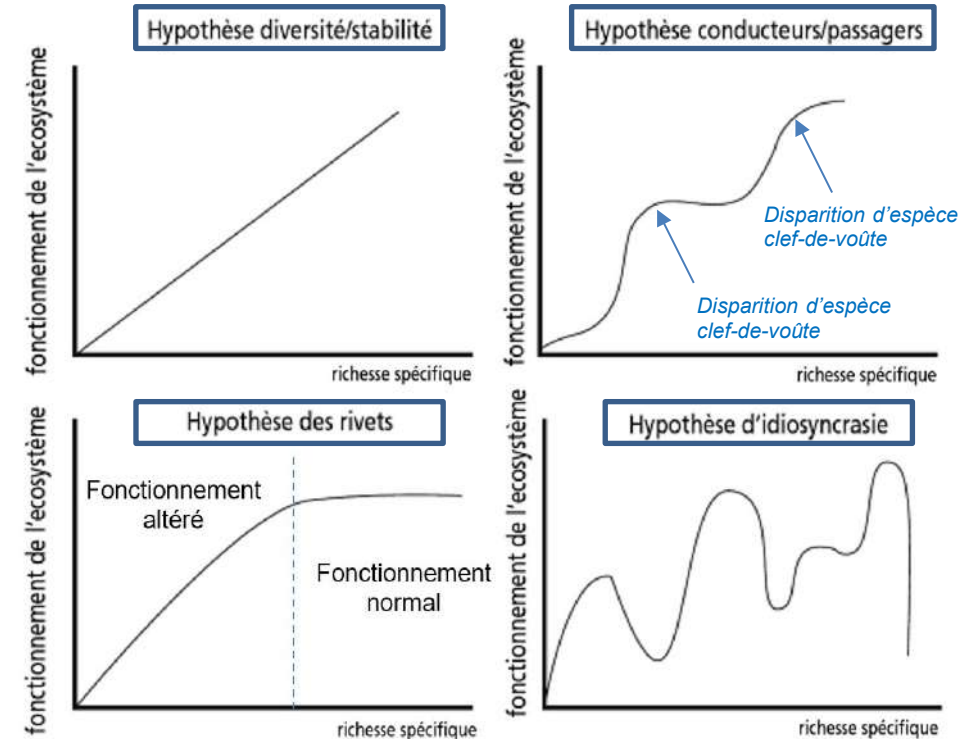
Cette **notion d'espèce clef-de-voute** est avant tout initialement, dans l'esprit de son concepteur, une **notion fonctionnelle** et la **dimension structurale** a été ajoutée plus tard ; mais il est évident que **modifier la structure d'un écosystème modifie forcément le fonctionnement et impacte les espèces présentes**, c'est pourquoi une exclusion des **espèces modifiant l'agencement de l'écosystème (espèces ingénieurs = architectes)** n'a guère de sens.

Encadré J Importance de la diversité spécifique dans le fonctionnement des écosystèmes : quelques modèles

Pour information – extrait de mon cours de Capes

Les espèces sont **interdépendantes** et permettent le **fonctionnement d'un écosystème**. Quelques **hypothèses** permettent de modaliser le **lien entre diversité spécifique et fonctionnement d'un écosystème** (qui peut être estimé par exemple en **productivité** primaire ou secondaire).

La notion de **productivité** sera abordée dans la **partie III**.



▲ **FIGURE a. Graphes productivité-richesse spécifique : quatre modèles théoriques.** D'après LÉVÊQUE & MONOULOU (2008), annoté.

Pour être bien compris, ces graphes doivent être lus de la droite vers la gauche, c'est-à-dire dans le sens d'une **diminution du nombre d'espèces présentes** dans un milieu.

➤ **Hypothèse diversité-stabilité**

Selon cette hypothèse, **plus il y a d'espèces dans l'écosystème, plus la productivité de l'écosystème augmente**. Si une espèce disparaît, sa fonction écologique pourra être assumée par une autre espèce.

➤ **Hypothèse des rivets**

Selon cette hypothèse, les espèces d'un écosystème sont comme les rivets pour un avion : **le nombre d'espèces présentes est supérieur au nombre nécessaire au maintien de l'intégrité de**

l'écosystème grâce à des fonctions écologiques similaires assurées par plusieurs espèces. La disparition de certaines espèces fragilise peu l'écosystème mais, si le nombre d'espèces disparues dépasse un certain **seuil (point de basculement*)**, alors le fonctionnement de l'écosystème est **significativement altéré** (car une ou des fonctions écologiques ne sont plus assurées).

➤ Hypothèse conducteurs-passagers

Selon cette hypothèse, la fonction écologique des différentes espèces d'un écosystème n'est pas équivalente : **certaines espèces sont secondaires (passagers) alors d'autres sont majeures et essentielles (conducteurs) au fonctionnement de l'écosystème** : on appelle ces dernières **espèces-clefs** (ou **espèces clef-de-voute** = **espèces-pivots**). La disparition des espèces-clefs affecte notablement la **productivité des écosystèmes**, ce qui n'est pas le cas des autres espèces.

➤ Hypothèse d'idiosyncrasie

Selon cette hypothèse, il n'y a **pas de relation entre richesse spécifique et fonctionnement de l'écosystème**.

*Dans la nature, les données de terrain collent rarement à un modèle précis.
Des situations intermédiaires sont fréquentes.*

▼ **TABLEAU IX. Grands types d'espèces clef de voute.** D'après BARBAULT (2000)

LES PRINCIPAUX TYPES D'ESPÈCES CLÉ DE VOUTE ET LEURS MODES D'ACTION.

Type	Mode d'action	Exemples
Prédateurs (carnivores ou herbivores)	Favorisent la coexistence d'espèces potentiellement compétitives	Étoiles de mer (Paine, 66, 80) Loutre de mer et oursins (Estes et al., 78) Rongeurs granivores (Brown et Heskies, 90)
Proies	Permettent le développement de prédateurs ou d'herbivores et la survie d'autres espèces que, du fait de leur présence, ceux-ci ne surconsommant pas	Nombreuses plantes (Terborgh, 86)
Mutualistes	Favorisent le maintien des espèces auxquelles ils sont associés — et de toutes celles qui en dépendent	Pollinisateurs et disperseurs de graines (Gilbert, 80 ; Terborgh, 86)
Modificateurs du milieu	Créent des structures ou des paysages qui permettent l'installation et le maintien d'autres espèces	Gros herbivores (Owen - Smith, 87)

Espèces ingénieurs = architectes

- Dans son article, PAINE pense notamment aux grands prédateurs, mais le **spectre d'action des espèces clef-de-voute** est très large (**tableau IX**).
- On notera ainsi que les **espèces clefs-de-voute** sont de **deux grands types (tableau IX)** :
 - Soit elles sont **impliquées dans des relations interspécifiques importantes, ce qui se comprend puisque les espèces en interaction seront nécessairement impactées par leur présence ou leur absence** (l'idée de « pivot » est intéressante en ce sens).

On pourra objecter que **toutes les espèces** présentent des **relations interspécifiques** ; les **espèces clefs** sont en fait **celles dont les multiples interactions impactent fortement de nombreuses autres, y compris dans leur propre survie**, ce qui explique que leur présence soit si essentielle à la **stabilité de la biocénose** présente et à son **fonctionnement**.

- Soit elles sont **impliquées dans l'agencement de l'écosystème, rendant ainsi les ressources du milieu (notamment nutritives) plus ou moins accessibles pour les autres espèces (= espèces ingénieurs)**.

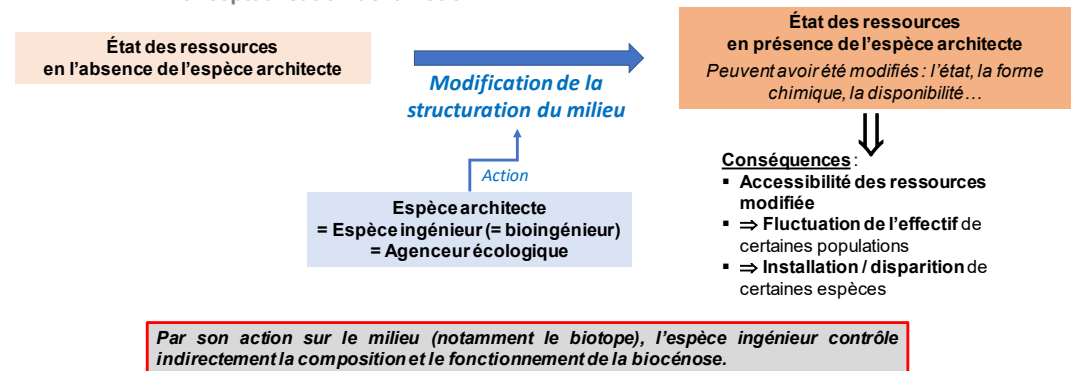
Définition à retenir
(selon moi)

Bilan

Je propose finalement la définition suivante (présente dans mon titre) : une **espèce clef-de-voute** (= **espèce clef** = **espèce pivot**) est une **espèce dont la présence assure la stabilité (structurale et fonctionnelle) d'un écosystème donné et dont l'absence modifie de manière importante la structure et/ou le fonctionnement de l'écosystème**.

β. Les espèces ingénieurs (= espèces architectes), un cas particulier d'espèces clef-de-voute qui contraignent l'organisation spatiale de l'écosystème et la répartition ou l'accessibilité des ressources

i. Conceptualisation de la notion



▲ **FIGURE 60. Une illustration simple du principe d'action d'une espèce ingénieur sur l'écosystème.** Inspiré de SEGARRA et al. (2015) et BARBAULT (1995)

- Une **espèce ingénieur** (parfois seulement appelée **ingénieur** ou **bioingénieur**), que l'on peut aussi nommer **espèce architecte (terme retenu par le programme)** ou encore **agenceur écologique**, est une **espèce dont la présence et l'activité influencent drastiquement l'organisation spatiale de l'écosystème, ce qui**

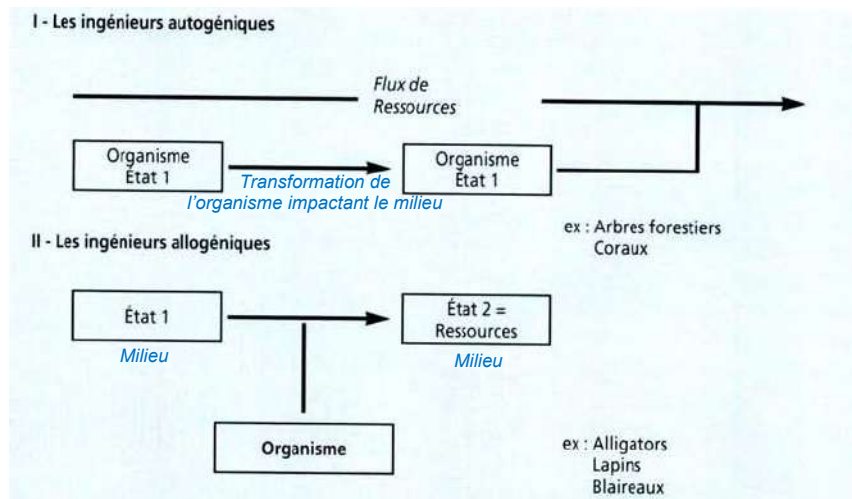
impacte la disponibilité des ressources environnementales pour tout ou partie des autres espèces de la biocénose (figure 60).

Ingénieurs autogéniques vs. allogéniques [pour information ?]

À la suite de JONES *et al.* (1994), on peut distinguer deux types d'espèces ingénieurs (figure 61) :

- Les **ingénieurs autogéniques** (du gr. *autos*, soi-même) **agissent par le biais de leur propre transformation d'un état à un autre (par exemple le développement)**.
Ex. de jeunes arbres qui grandissent dans une **clairière** et aboutissent à une **forêt**, modifiant ainsi les **paramètres du micro-climat** local (lumière, humidité...) et le **sol**.
- Les **ingénieurs allogéniques** (du gr. *allos*, autre) **agissent directement par leur activité physiologique ou comportementale en transformant le milieu extérieur**.
Ex. Castors construisant des barrages, Alligators créant des mares, Lapins/Blaireaux/Fourmis/etc. creusant des terriers...

La dichotomie n'est pas absolue et il est possible de faire partie des deux catégories.



▲ FIGURE 61. **Ingénieurs autogéniques et allogéniques [pour information]**.
D'après BARBAULT (1995) reprenant JONES *et al.* (1994), modifié / simplifié.

ii. Deux exemples en lien avec la prairie (à retenir !) : les Lombrics et les Mammifères brouteurs (ex. Bovins)

- Conformément au programme, il paraît utile de pouvoir donner des **exemples d'architectes** en lien avec la **prairie** ou son **sol**.
[Pour information, les deux exemples retenus sont des **ingénieurs allogéniques**].

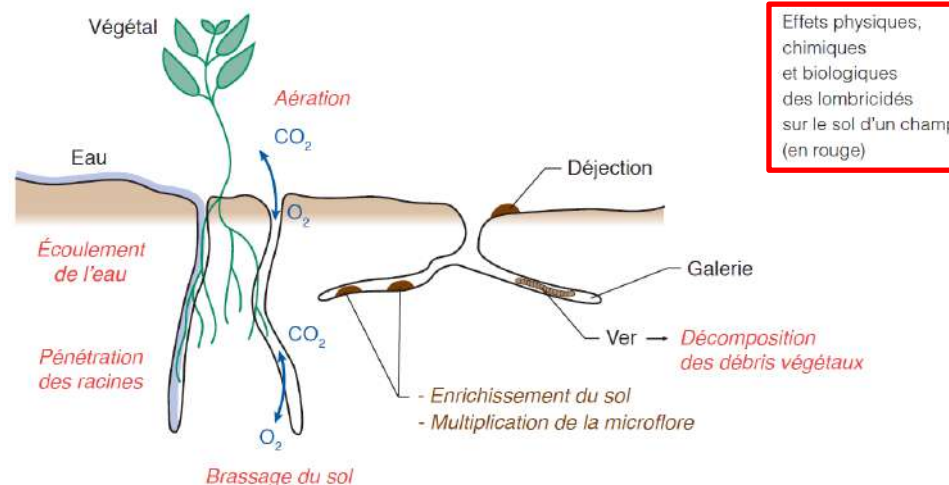
Exemple 1 : les Lombrics et le brassage du sol

Les **Lombrics** (famille des Lombricidés) sont des vers de l'embranchement des Annélides qui vivent dans le **sol** (ils appartiennent donc à la **pédofaune**). Ce sont des **organismes** qui, tout en **se déplaçant** dans le sol en creusant des **galeries**, **ingèrent du sol** au niveau de leur bouche et l'évacuent par leur anus, **prélevant** au passage des **substances organiques variées** dont bon nombre sont rendus **disponibles grâce aux enzymes de micro-organismes symbiotiques** de leur **tube digestif**.

Par leur **activité**, ils **brassent le sol** (figure 62). Les **conséquences** sont nombreuses :

- **Mélange des particules** présentes (minérales, organiques...)
- **Aération** ⇒ **circulation des gaz** (respiratoires notamment) favorisée
⇒ **augmentation de la porosité** ⇒ **circulation de l'eau** favorisée
- Participation, grâce notamment à la **digestion symbiotique**, à l'activité de **décomposition**

Notons que la **disparition des Lombrics d'un sol** (par exemple suite à des **travaux ou traitements agricoles**) entraîne une **modification des sols** qui, en l'absence de **brassage mécanique artificielle (= labour)** compensateur, conduit à un **tassement des sols**. La **biocénose** est alors **fortement modifiée** car l'eau **ruisselle** au lieu de s'infiltrer et la **durété du sol** n'est **pas compatible** avec la biologie de toutes les **espèces végétales**.



▲ FIGURE 62. **Les multiples actions des Lombrics sur le sol**.
D'après SEGARRA *et al.* (2015)

Exemple 2 : les Mammifères brouteurs (ex. Vache) et le blocage de l'écosystème au stade prairie et la restitution d'azote au sol

Comme nous le verrons plus loin lorsque nous traiterons les **successions écologiques** (partie III), une **prairie laissée à l'abandon** et dont les **gros herbivores** (Bovins, Ovins...) sont retirés évoluent naturellement vers un **embroussaillage** (en quelques années) puis un **boisement progressif** (en quelques décennies) (figures 63-63bis).

Par leur présence, les **Mammifères brouteurs** bloquent l'évolution du milieu au **stade prairie** et empêchent l'installation d'espèces ligneuses par les processus suivants :

- **Broutage** qui stimule la croissance des espèces mangées et favorisent les herbacées, notamment les hémicryptophytes.
- **Piétinement** qui nuit au développement des graines volumineuses et des jeunes pousses lignifiées.

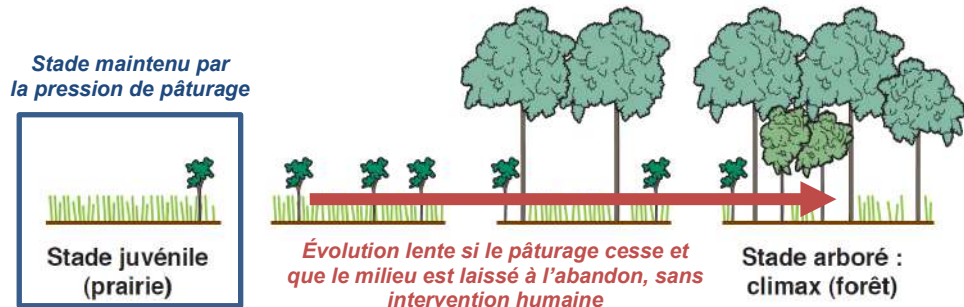
Par ailleurs, on peut noter :

- Une **restitution d'azote** due aux **déjections** participant à la fertilisation du sol, ce qui aboutit localement à une abondance d'espèces végétales **nitrophiles** (= qui vivent sur des milieux à fort taux d'azote).

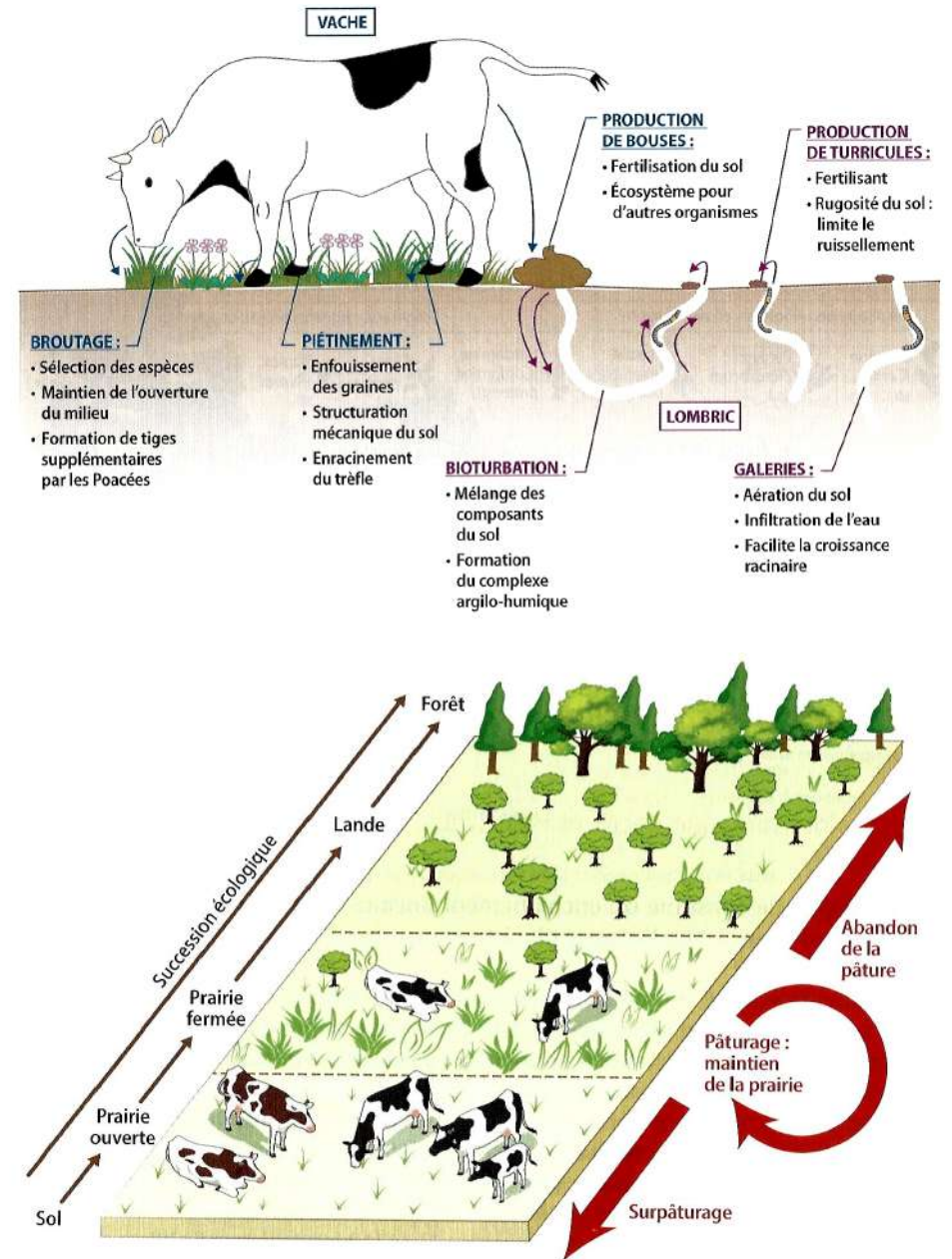
(!) Il est faux de dire que le **pâturage enrichit l'écosystème en azote** (sauf s'il y a localement une grosse **concentration de déjections**) car une **Vache ne « crée » pas d'azote** ; elle ne peut que **restituer une partie de l'azote prélevé lors du broutage** et initialement contenu dans les plantes.

Les organismes qui font rentrer de l'azote « extérieur » dans les écosystèmes sont les **bactéries fixatrices de diazote atmosphérique** comme celles qui font une symbiose avec les **Fabacées** (abondantes dans les prairies pâturées et parfois semées à dessein par l'homme) (voir partie II).

L'homme peut aussi **enrichir artificiellement** le milieu en azote (ex. **engrais**, rejets ménagers...).



▲ FIGURE 63. L'évolution naturelle d'une prairie pâturée si la pâture est arrêtée.
D'après SEGARRA et al. (2015), modifié



▲ FIGURE 63bis. Rôle architecte de la Vache (et des Lombrics).
D'après DAUTEL et al. (2021)

e. L'homme, facteur écologique majeur et atypique

- Avec aujourd'hui plus de **7,5 milliards d'individus sur la planète**, l'homme est une espèce incontournable qui a progressivement **conquis la planète** lors des **derniers millénaires**.

L'adjectif « **anthropique** » (du gr. *anthropos*, homme au sens générique) fait **référence à l'être humain**. De même l'**anthropisation** d'un écosystème fait référence à **sa modification par l'homme**.

α. Une anthropisation variable des écosystèmes : écosystèmes naturels vs. écosystèmes agricoles (agrosystèmes dont les agro-écosystèmes) ou urbanisés

- On peut, schématiquement, **classer les écosystèmes** en fonction de la **pression humaine** exercée sur leur **structure** et leur **fonctionnement**.
- Si l'on considère la **pression agricole**, les auteurs proposent cette classification :
 - Les **écosystèmes « naturels »** : **écosystèmes dont la structure et le fonctionnement sont largement contrôlés par des facteurs naturels, sans intervention humaine** (ex. forêt non gérée).
 - Les **agrosystèmes au sens large** (*le sens large est retenu par le programme*) (du gr. *agros*, champ) : **écosystèmes dont la structure et le fonctionnement sont, dans des proportions variables, conditionnés par l'activité humaine agricole**.
 - Les **agrosystèmes au sens strict** : **écosystème où l'homme pratique des cultures végétales** (ex. champ de Blé).
 - Les **agro-écosystèmes** : **écosystème où l'homme pratique l'élevage et qui permet la pâture des Animaux**. Le degré d'anthropisation est moindre par rapport aux précédents et **variable** selon le lieu, la durée de pâture, l'espèce d'herbivore, l'effectif du bétail... (ex. prairie pâturée **de notre programme**).

Ces aspects sont traités dans la **partie III**.

- Les **écosystèmes urbains** sont l'exemple d'un autre type d'écosystème anthropisé : il s'agit d'**écosystèmes avec une quantité variable de constructions (d'habitation, ou à vocation industrielle ou commerciale) et/ou d'axes de communication humains (routes, voies de chemin de fer...)**.

Leur dynamique diffère de celle des systèmes agricoles mais ce n'est pas au programme.

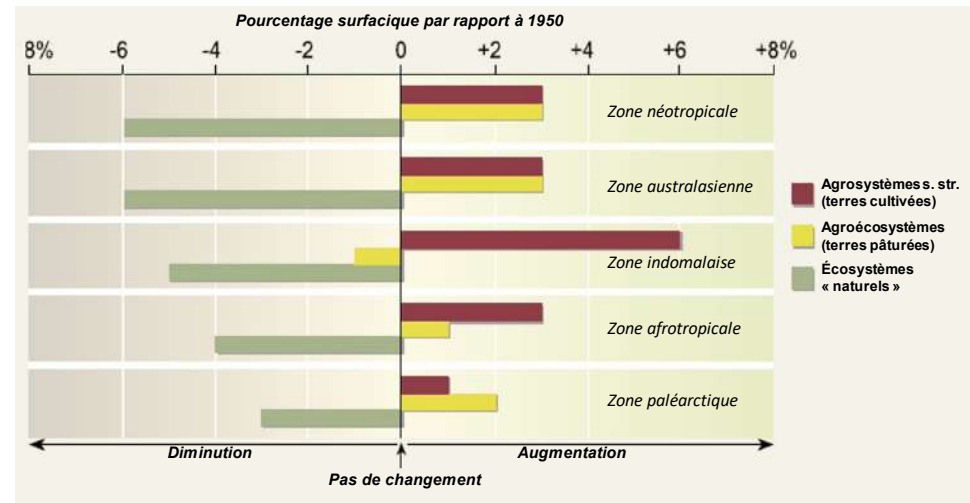
Tous les écosystèmes présentent aujourd'hui une part d'anthropisation !

De nos jours, **aucun écosystème n'est à l'abri d'une influence humaine**, même minime : la **pollution des eaux / des sols / de l'atmosphère**, le **changement climatique**... se font ressentir en **tous points du globe**.

β. La diversité des perturbations d'origine anthropique et l'anthropisation de la biosphère

- Si l'on se base sur la classification retenue par le **MEA** (*Millenium Ecosystem Assessment*, Évaluation des Écosystème pour le Millénaire), **l'influence des hommes sur les écosystèmes**, et donc **l'anthropisation grandissante** des milieux (ainsi que la **baisse de biodiversité** associée), est due à **cinq processus majeurs** (**correspondant à chaque titre du plan : i à v**) (MEA, 2005).

i. Les changements d'habitats dus aux activités humaines



▲ FIGURE 64. **Évolution du pourcentage de terres anthropisées (ici par l'agriculture) et à l'état naturel par rapport à 1950 dans les principales écozones [pour information].**

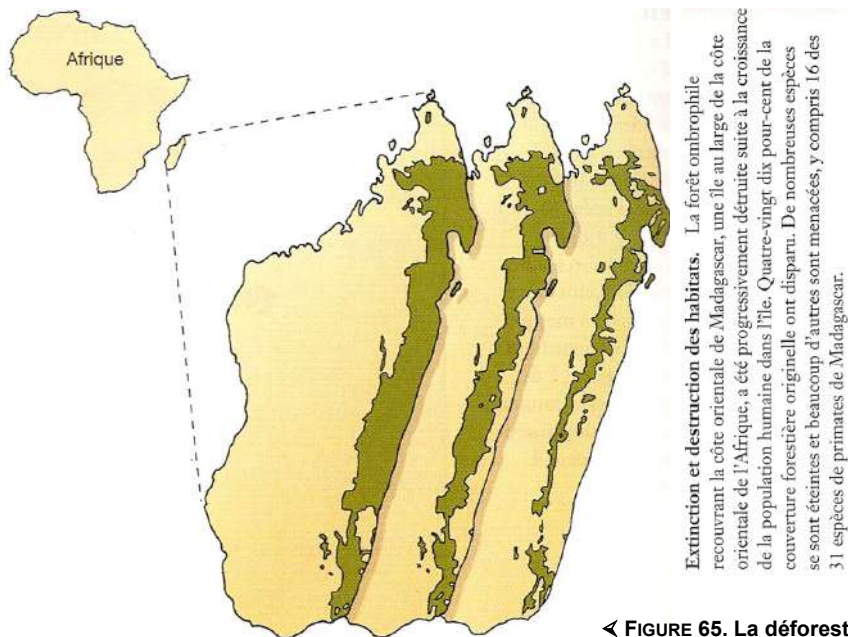
D'après MEA (2005), traduit. Les écozones ont été présentées à la **figure 21 (page 18)**.

- On regroupe derrière cette idée (**figure 64**) :
 - La **destruction** et **perturbation** d'écosystèmes (**urbanisation, activités agricoles et industrielles...**)
 - La **fragmentation de certains écosystèmes** qui en résulte.
 - L'**homogénéisation des paysages** et des cortèges d'espèces (cultures monospécifiques, matrices agricoles dans de vastes paysages...).

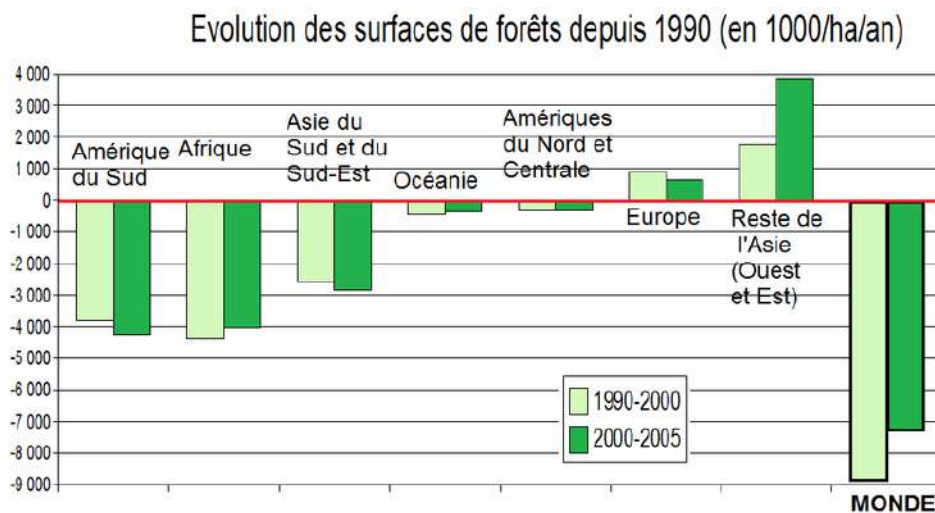
Deux exemples (pour information) :

>> **Déforestation** : **réduction de la surface forestière mondiale**, notamment **tropicale**, à cause du **brûlage des terres forestières** pour **augmenter la surface agricole** dans les **pays tropicaux** (notamment Afrique et Amérique du Sud). Ce phénomène est global et semble même s'accroître, sauf en Europe où la **reboisement** est à l'ordre du jour (**figures 65-66**).

>> **Destruction des récifs coralliens** : L'UICN (Union internationale pour la Conservation de la Nature) estime que **70 % des récifs coralliens présents en 1950 sont menacés ou détruits**.



◀ FIGURE 65. La déforestation tropicale : cas de Madagascar [pour information]. D'après RAVEN *et al.* (2015).



▲ FIGURE 66. Milliers d'hectares de forêts perdus entre 1990 et 2005 [pour information]. D'après Wikipédia, suivant les données du MEA (2005)

Notez qu'en Europe (et au Nord de l'Asie), la tendance est, depuis quelques décennies, à l'augmentation de la surface forestière : les forêts sont gérées et utilisées par l'homme qui essaie en même temps d'y favoriser la diversité des essences d'arbres.

ii. Le changement global (= réchauffement climatique)

- Le réchauffement climatique ou changement global (*Global Change = Global Warming*) est aujourd'hui documenté et démontré (voir le cours de géologie : chapitre 26 sur les variations climatiques).
- Celui-ci fait varier la répartition et/ou la persistance de nombreuses espèces et d'écosystèmes entiers (ce qui est documenté aujourd'hui pour de nombreux exemples !).

iii. Les espèces étrangères qui deviennent invasives

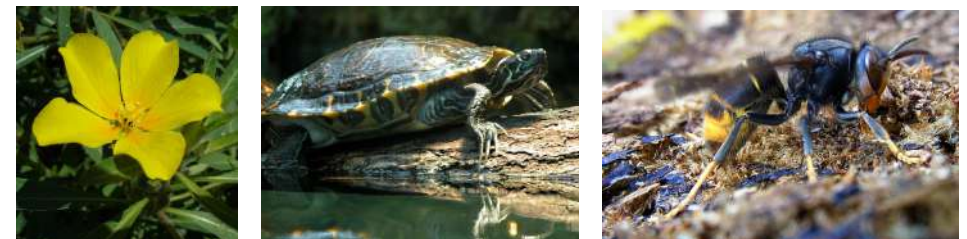
- Une espèce allochtone (étrangère) est une espèce qui n'est pas naturellement présente dans un écosystème et qui y est arrivée récemment (quelques années / décennies siècle).

Si l'homme est l'origine de son arrivée, on parle d'espèce introduite.

- Le contraire s'appelle une espèce autochtone = indigène (espèce naturellement présente dans un écosystème ou une zone du globe).
- Il arrive que certaines espèces allochtones prennent le pas sur les espèces autochtones occupant la même niche écologique et se répandent très rapidement dans les écosystèmes : on parle d'espèces invasives (figure 67).

Trois exemples européens d'espèces invasives (pour information) (figure 67) :

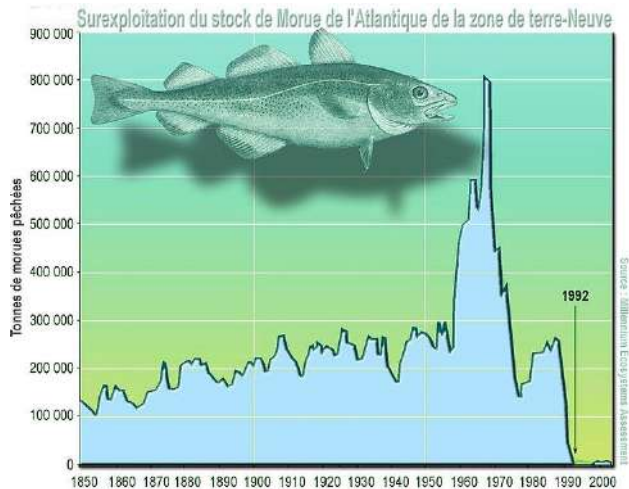
- >> La Jussie (*Ludwigia* sp.) est une Angiosperme répandue en Europe. Des espèces tropicales, probablement introduites depuis plus d'un ou deux siècles, prolifèrent dans les milieux aquatiques européens où elles supplantent alors toutes les autres espèces. La seule solution pour s'en débarrasser est un arrachage manuel complet et systématique sur plusieurs années !
- >> La Tortue de Floride est une espèce s'adaptant très bien aux milieux aquatiques dans lesquelles les êtres humains la relâchent...
- >> Le Frelon asiatique (originnaire d'Extrême Orient) a été introduit dans les années 2000 en Europe et gagne du terrain chaque année. C'est une espèce vorace qui consomme des Insectes variés en quantité importante, y compris des Abeilles domestiques dont les ruchers peuvent être décimés par ce Frelon.



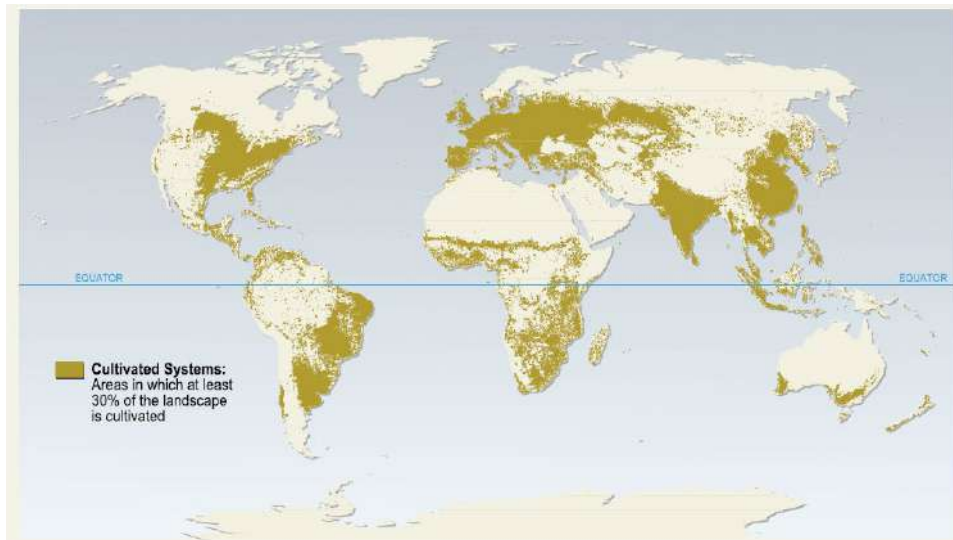
▲ FIGURE 67. Trois espèces invasives : la Jussie (*Ludwigia grandiflora*), la Tortue de Floride (*Trachemys scripta elegans*) et le Frelon asiatique (*Vespa velutina*) [pour information]. D'après Wikipédia

iv. La chasse, la pêche et la surexploitation des ressources biologiques

- La **chasse intensive**, la **surpêche** (figure 68) ou la **surexploitation de certaines ressources** (figure 69) (surpâturage, surlabourage, surexploitation sylvicole...) peut naturellement mener à **réduire tellement les effectifs d'une population** que celle-ci peut en venir à **disparaître**.



< **FIGURE 68. La surpêche des morues de l'Atlantique au large des côtes canadiennes [pour information].**
D'après Wikipédia, données du MEA

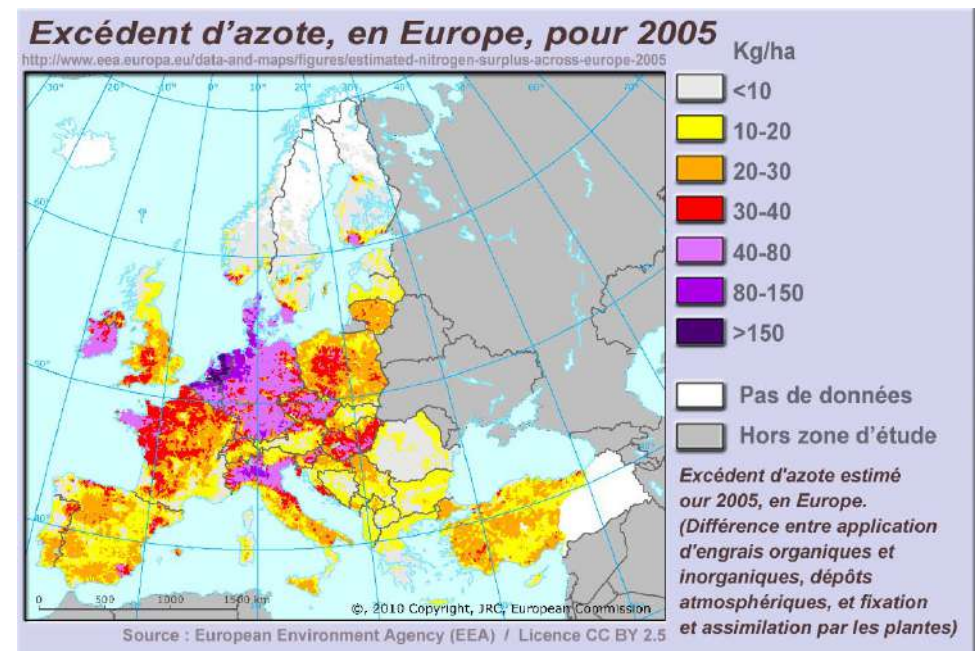


▲ **FIGURE 69. Zones du globe où au moins 30 % des terres sont des terres cultivées (agrosystèmes au sens strict) [pour information].**
D'après MEA (2005).

- Avec une **population humaine** qui ne cesse de s'accroître (7,5 milliards d'individus aujourd'hui et certaines estimations donnent 15 milliards en 2100 !), la **demande en produits agricoles et biens de consommation** est en **constante augmentation** (c'est la fameuse « croissance » des économistes – qui comprend l'offre de services). La **surexploitation** est devenue une **cause majeure du déclin** de la **biodiversité** et des **écosystèmes**.

v. La pollution chimique et ses conséquences

- On appelle **pollution** l'**introduction d'un élément chimique (ou d'une radiation) dans un écosystème ou un ensemble d'écosystèmes qui mène à la perturbation plus ou moins importante de cet (ces) écosystème(s) en impactant la physiologie des organismes présents**.
- On peut citer la **pollution atmosphérique** (gaz d'échappements, rejets industriels...) et la **pollution des sols et des eaux** (déchets, engrais et pesticides, hydrocarbures, eaux usées avec produits domestiques, rejets industriels...) (figure 70).
- La **pollution** induit de nombreux **phénomènes délétères** pour les **écosystèmes**. Citons :
 - les **phénomènes d'empoisonnement** par certaines **toxines**
 - les **phénomènes de surenrichissement des milieux** en nitrates, phosphates...



▲ **FIGURE 70. Excédent d'azote en Europe (2005) [pour information].**
D'après Wikipédia, données de l'Agence européenne de l'Environnement

La dystrophisation, un exemple d'effet de la pollution des eaux (pour information)

L'**eutrophisation** est la **dégradation d'un milieu aquatique par un apport élevé de substances nutritives (en général azotées et/ou phosphatées) qui conduit à une surprolifération de certaines 'algues' qui étouffent alors le milieu.** Les rejets domestiques, industriels et agricoles de nitrates et de phosphates conduisent à une **augmentation artificielle des phénomènes d'eutrophisation** que les écologues appellent **dystrophisation**.

Une illustration du phénomène : **marées vertes** (prolifération d'Ulves dans les zones côtières victimes de rejets excessifs en nitrates)

Encadré K L'agriculture et son impact en termes de pollution

Pour information – d'après COUVET & TEYSSÈDRE-COUVET (2010)

L'agriculture exerce un fort impact sur la nature, ne serait-ce que par l'étendue des terres qu'elle occupe, de 50 à 70 % de la surface des terres en Europe, par exemple. Un objectif de l'écologie de la réconciliation et de la reconnexion est de minimiser les impacts de l'agriculture sur la biodiversité tout en maintenant, voire en augmentant, la production agricole à l'échelle mondiale, afin de faire face à l'expansion attendue de l'humanité.

Scénarios agricoles globaux

L'extension de l'agriculture dans les quarante années à venir devrait être considérable, du fait de l'augmentation attendue de la population humaine et des rations alimentaires dans les pays du Sud. Prolongeant les dynamiques observées à l'échelle de la planète au cours des dernières décennies, qui sont quasi linéaires, Tilman *et al.* (2001b) projettent des effets considérables de l'expansion de l'agriculture de 2000 à 2050 sur les habitats terrestres (tableau 9.3).

Terres cultivées	+ 20 %
Pâturages	+ 15 %
Terres irriguées	+ 80 %
Pesticides	+ 160 %
Engrais azotés	+ 150 %
Phosphates	+ 120 %

Tableau 9.3. Variations attendues de quelques impacts de l'agriculture en 2050. (D'après Tilman *et al.*, 2001b.)

vi. Les écosystèmes et la biodiversité : vers une sixième grande crise biologique ? [pour information]

- Actuellement, les **milieux** sont **modifiés en profondeur** et les **espèces s'éteignent** à une **vitesse fulgurante**. Certains auteurs estiment que **100 espèces disparaissent par jour** notamment parce que leurs **écosystèmes** sont **détruits** par l'**impact anthropique** (encadré L).
- Les **temps géologiques** ont été **traversés** par des moments de **chute brutale** de la **biodiversité** parmi lesquels on reconnaît notamment **cinq crises majeures** de la **biodiversité** (**crises biologiques**). Certains écologues parlent de la **sixième grande crise** aujourd'hui, largement **due à l'homme**.

Encadré L L'extinction des populations et des espèces : comment une population disparaît-elle ?

Pour information – d'après mon cours de Capes

◆ a. Élimination ou diminution de l'effectif des populations

Les **activités humaines** que nous avons citées **détruisent des milieux**

>> **déstruction des populations** associés aux habitats détruits
ou réduction des effectifs de ces populations

◆ b. Isolement des populations

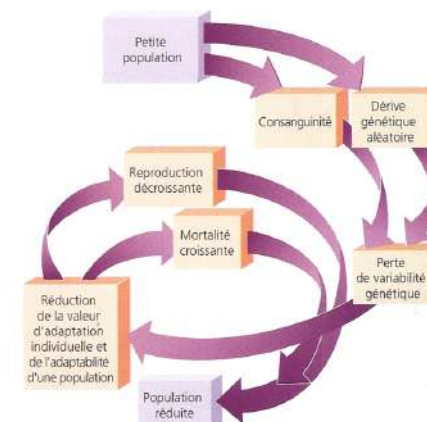
Ces **activités fragmentent les milieux**

>> **isolement des populations**, ce qui implique une **cessation des échanges** entre populations auparavant **connectées** (phénomènes de migrations)

◆ c. Résultat : l'extinction possible

Les **petites populations isolées** ont une **plus forte probabilité d'extinction** que les populations de grande taille et/ou connectées à d'autres populations (cela à cause d'une forte **consanguinité** et d'une **perte de capacité d'adaptation** aux fluctuations du milieu qui en découle).

Notion de **population minimum viable** : **effectif minimal d'une espèce (ou d'un ensemble de populations connectées) permettant d'assurer la survie de l'espèce dans un lieu donné.**



Spirale d'extinction selon l'approche des petites populations. Les petites populations peuvent se retrouver dans une spirale de boucles de rétroaction qui diminue de plus en plus leur taille.

Modèle explicatif simple de l'extinction de certaines petites populations

D'après CAMPBELL & REECE (2004)

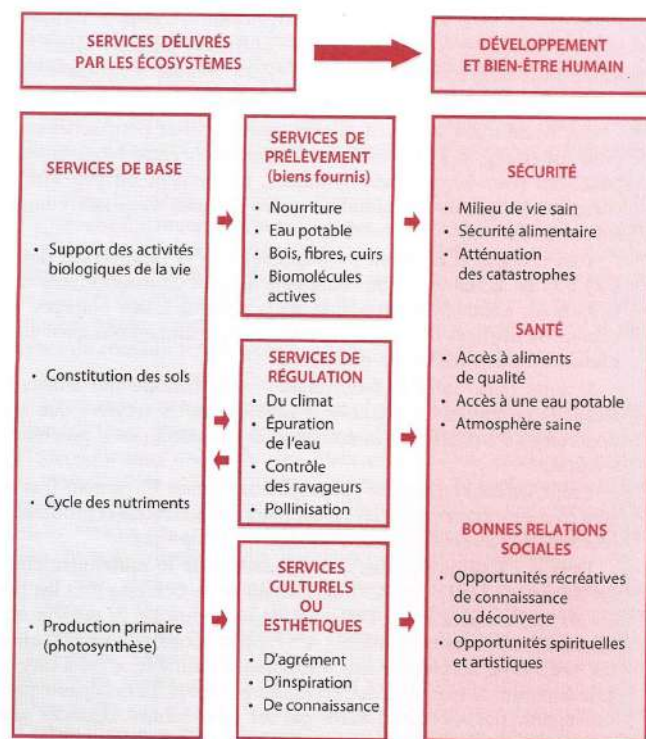
y. Vers un sursaut ? Conservation des écosystèmes et de la biodiversité, et développement durable

- Depuis quelques décennies, un **courant intellectuel** qu'on appelle **écologisme** (« écologie » dans le sens courant) a vu le jour ; il se base notamment sur deux réalités :
 - La prise de conscience de l'**impact anthropique sur les écosystèmes**... mais aussi **sur l'homme lui-même** (sols abîmés, problèmes de santé liés aux activités humaines, réchauffement climatique...).
 - La prise de conscience du **caractère limité des ressources**, notamment **géologiques (pétrole, charbon...)**, qui amène à penser que les **générations futures** pâtiront de leur amenuisement.
 - La prise de conscience qu'un **patrimoine naturel**, fruit de **milliards d'années d'évolution**, **s'éteint** quand les **écosystèmes** ou les **espèces** disparaissent.
 - La prise de conscience de la **dépendance de l'homme vis-à-vis de la biodiversité**. **Les écosystèmes et la biodiversité fournissent des services utilitaires** à l'homme qu'on appelle **services écosystémiques** (tableau X) ; la destruction des écosystèmes impacte la **possibilité de l'homme actuel** comme des **générations futures** à **satisfaire leurs besoins**.

▼ **TABLEAU X. Les services écosystémiques : deux visions.**
D'après COUVET & TEYSSÈDRE-COUVET (2000) et TIRARD *et al.* (2012)

Services d'approvisionnement	Services de régulation et de support des écosystèmes	Services culturels
Nourriture	Production primaire	
Bois et fibres	Formation et entretien de sols fertiles	
Carburants	Cycle des nutriments	Loisirs
	Régulation du climat, locale et globale	Écotourisme
Ressources génétiques	Purification des eaux et de l'air	
Molécules	Régulation des flux hydriques	Éducation à la biodiversité
	Atténuation des perturbations environnementales (crues, cyclones, tsunamis, etc.)	Esthétique
Eau potable	Contrôle de l'érosion	
	Pollinisation	
	Contrôle biologique (ravageurs, etc.)	
	Résistance aux épidémies et invasions biologiques	

Classification des services écosystémiques. (D'après le MEA, 2005.)



Services rendus par les écosystèmes et liens avec le développement humain
(Adapté de MEA 2005).

- Dans le **domaine des écosystèmes** et de la **biodiversité**, on a vu apparaître des **classements de sites nationaux, régionaux, européens...** qui permettent leur **protection** et leur **gestion intelligente** en lien avec le **maintien de l'écosystème** et de sa **biodiversité**. Des **disciplines spécialisées** (biologie de la conservation, écologie de la restauration...) voient le jour.
- Plus globalement, une **nouvelle pensée** se développe intégrant **économie, sociologie et enjeux environnementaux**. La synthèse peut être appelée **développement durable (= soutenable)** (figure 71) : il s'agit de l'idée que *l'homme, pour sa survie comme celle de sa planète, doit pouvoir satisfaire ses besoins sans compromettre la capacité des générations futures à satisfaire leurs propres besoins ni détruire les ressources biologiques et énergétiques de sa planète.*



▲ **FIGURE 71. Le développement durable.**

<https://rse-pro.com/piliers-du-developpement-durable-1066> (consultation avril 2018)

4. L'écosystème, un système ouvert en interaction avec d'autres écosystèmes [limite programme]

- On rappelle qu'en thermodynamique, un **système ouvert** est un **système qui peut échanger de la matière et de l'énergie avec son environnement**.
- Comme nous l'avons vu au cours des **deux années**, les **systèmes biologiques**, quelle que soit l'échelle considérée, sont des **systèmes ouverts**. Les **systèmes écologiques** n'y font pas exception.

a. Une entité inscrite dans un paysage qui échange des éléments de biotope et de biocénose avec les écosystèmes alentour

- On appelle **paysage (encadré M)** un **ensemble d'écosystèmes proches plus ou moins différents mais interconnectés où l'homme exerce une influence variable (de nulle ou négligeable à très forte)**. Ex. le Nord de la Madeleine.

Encadré M Quelques éléments d'écologie du paysage

Limite programme ? – d'après mon cours de Capes

Les paysages, des mosaïques d'écosystèmes interdépendants



Campagne allemande près des Vosges

Forêts, champs cultivés, plan d'eau, haies, ville (maisons et jardins), champs en jachères, chemins, routes... Un paysage est constitué de nombreux écosystèmes proches et différents où l'homme intervient plus ou moins.

<http://club.doctissimo.fr/sola/ciel-vosges-33/photo/campagne-allemande-880.html#photo-874-f57-809044-jpg>

Quelques concepts courants en écologie du paysage

L'**écologie du paysage** est une discipline récente de quelques décennies seulement « qui a pour objectif de comprendre les relations entre les fonctionnements écologiques et la structure et l'organisation des paysages. Elle prend en compte explicitement les relations spatiales entre les éléments du paysage, l'histoire et la gestion actuelle en lien avec les activités humaines » (F. BUREL, en ligne). Elle s'appuie dès lors sur un cadre conceptuel dont nous donnons ici quelques grandes lignes.

Hétérogénéité des paysages (ou **homogénéité**) : estimation de la diversité des habitats (**diversité écologique**) au sein d'un paysage ou d'une aire d'étude quelconque.

Fragmentation : estimation de la dispersion d'un type d'écosystème (par exemple, fragmentations des habitats forestiers au sein d'un paysage).

Les paysages hétérogènes et fragmentés sont qualifiés de **paysages mosaïques**.

Métapopulation : ensemble de populations d'une espèce donnée qui échangent des individus entre écosystèmes séparés spatialement.

Les écosystèmes ne sont pas des entités isolées : ils s'inscrivent dans des ensembles géographiques plus larges qu'on appelle paysages.

Un **paysage**, en écologie, est un **ensemble d'écosystèmes plus ou moins différents mais interconnectés où l'homme exerce une influence variable** (de nulle à très forte).

Les écosystèmes d'un paysage **échantent des individus d'une même espèce** (flux de gènes d'où influence sur la **diversité génétique**) voire des **espèces** (rôle sur la **diversité spécifique**). Ces flux et l'**activité anthropique** contribuent à modifier les écosystèmes (influence sur la **diversité écologique**).

Corridor biologique (= écologique) : élément de connexion entre deux écosystèmes où les individus d'écosystèmes proches peuvent migrer relativement aisément.

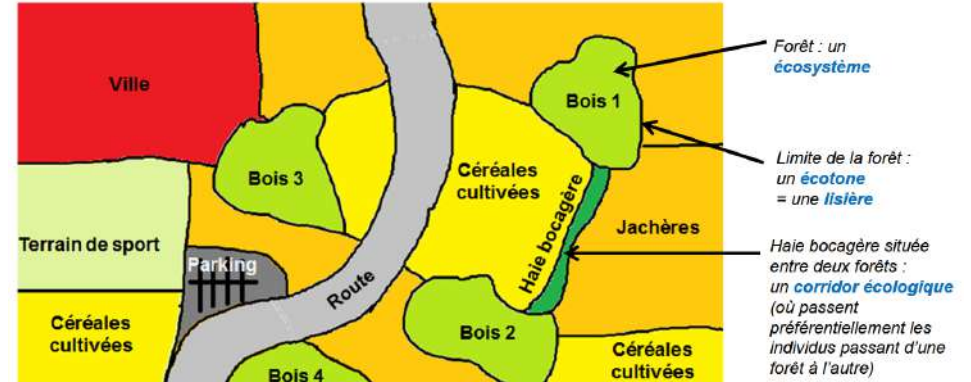
Ils peuvent jouer un rôle d'habitat, de refuge, de conduit ou de barrière. Le corridor biologique facilite le déplacement des individus dans une matrice hostile

Matrice paysagère (= écopaysagère) : trame écologique et paysagère dominante d'un paysage dans lequel les autres écosystèmes s'insèrent. Les écosystèmes parsemés dans la matrice sont souvent appelés **taches** ou **îlots**.

Connectivité entre deux écosystèmes d'un paysage :

- Connectivité spatiale** : importance du contact entre deux écosystèmes adjacents dans l'espace.
- Connectivité fonctionnelle** : capacité qu'ont deux écosystèmes à échanger des individus de telle ou telle espèce (cela n'implique pas que les écosystèmes soient nécessairement connectés spatialement).

Écotone (= lisière) : zone de transition entre deux écosystèmes.



Les bois (îlots, taches) sont ici un **habitat fragmenté**. On les trouve au sein d'une **matrice** relativement **homogène** qui est ici largement constituée de jachères agricoles dans lesquelles des champs de céréales sont insérés. La **connectivité fonctionnelle** entre le bois 1 et le bois 2 (reliés par un corridor où les espèces forestières peuvent aisément trouver refuge et se déplacer) est supérieure à la connectivité entre le bois 1 et le bois 3 (qui sont séparés par des aires à forte pression anthropique réduisant les possibilités d'échanges : route et champ de céréales).

Un paysage semi-rural fragmenté théorique pour comprendre quelques concepts de l'écologie du paysage

- Les **écosystèmes** au sein d'un **paysage** peuvent **échanger** :
 - Des **éléments** de leur **biocénose** (par **déplacements** actifs ou passifs d'individus, de semences...) :
 - Des **individus** entre **populations** du paysage, permettant ainsi l'arrivée de **nouveaux génotypes** ou de **nouveaux allèles** (revoir le chapitre 19) ; on rappelle qu'on appelle **métapopulation** un **ensemble de populations qui, bien que séparées spatialement, échangent de individus (et donc des allèles/génotypes) entre elles**.
 - Des **espèces** parfois qui peuvent ainsi **coloniser de nouveaux milieux**.
 - Des **éléments** de **biotope** (ex. éléments chimiques ruisselant par les **eaux** courantes ou percolant par les **sols**).

b. Des interactions entre écosystèmes qui dépendent de leur connectivité... et contraintes par la fragmentation des habitats

- En écologie des paysages (**encadré M**), pour rendre compte des **échanges biocénotiques** entre écosystèmes, on utilise la notion de **connectivité** qui traduit la **capacité de deux écosystèmes à échanger des individus (connectivité fonctionnelle)** et/ou l'**importance de la zone de contact entre ces écosystèmes, s'ils sont en contact (connectivité spatiale)**.

Notez qu'il peut y avoir **connectivité fonctionnelle sans connectivité spatiale** ! Deux écosystèmes peuvent échanger des individus sans être en contact. Il peut alors exister des **zones préférentielles de migration des individus entre écosystèmes plus ou moins proches ou éloignés** qu'on appelle **corridors biologiques** (ou **écologiques**).

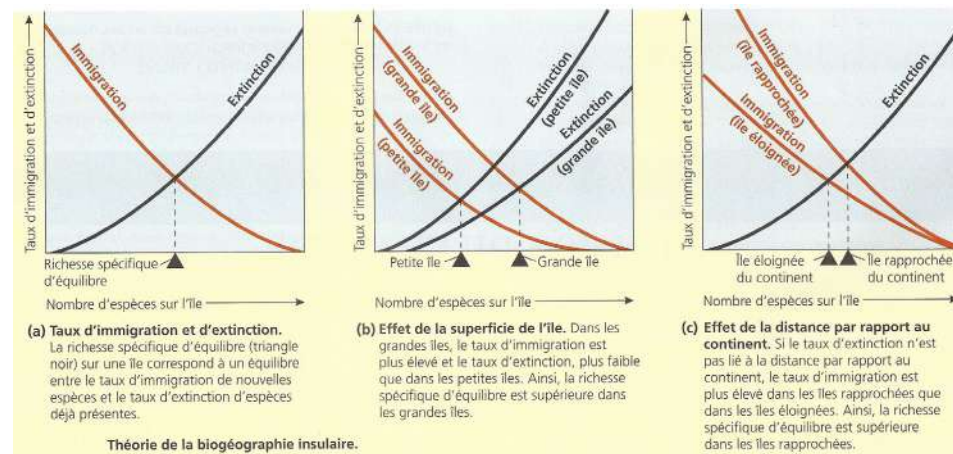
Ex. (**encadré M**) : une **haie bocagère** au reliant deux forêts dans une **matrice agricole**.

- Aujourd'hui, notamment et même quasi-exclusivement à cause de l'activité anthropique, les écosystèmes « naturels » sont de plus en plus fragmentés les uns et éloignés les uns des autres (encadré M). Ils forment alors des îlots dans une trame paysagère dominante souvent agricole ou urbaine (qu'on appelle matrice paysagère).
- Cette insularisation des habitats naturels permet de transposer la connaissance que l'on a de la dynamique de peuplement des écosystèmes insulaires (encadré N).

Encadré N La théorie de biogéographie insulaire

Hors programme (pour information) – d'après mon cours de Capes

- La **théorie de biogéographie des îles** (figure a) est une théorie proposée par MACARTHUR & WILSON (1963, 1967) qui vise à expliquer la richesse spécifique dans les îles par des processus de colonisation et d'extinction essentiellement.
- Cette approche s'applique surtout aux courtes échelles de temps et tend à minimiser la réalité de la spéciation dans les îles où l'on observe pourtant un fort taux d'endémisme (= fait qu'une espèce [ou autre taxon] ne soit présente qu'en une zone géographique précise du globe, par exemple une île). La spéciation s'entend en effet sur des temps plus longs.



▲ FIGURE a. Théorie de la biogéographie insulaire. D'après CAMPBELL & REECE (2004), corrigé.

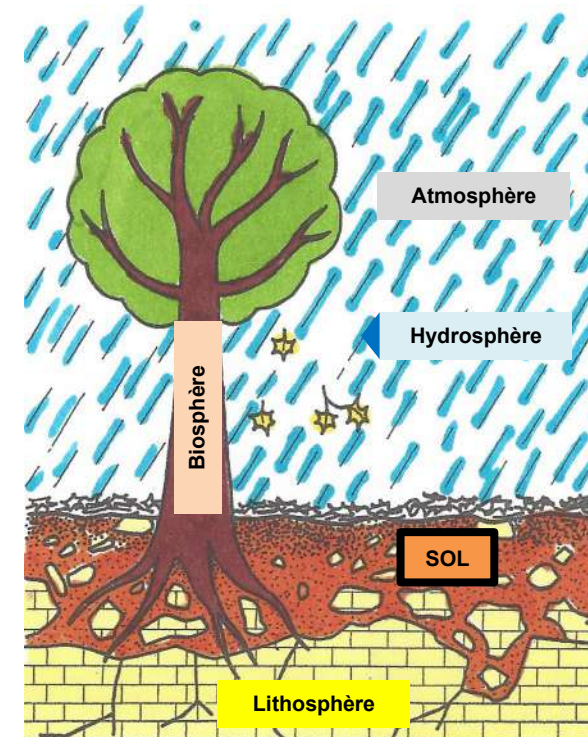
- Avec la fragmentation et l'isolement actuels des écosystèmes naturels, on peut les assimiler « techniquement » à des îles (d'où le concept d'îlot en écologie des paysages) et extrapoler à leur situation les éléments de la biogéographie insulaire.
- L'effet de la distance île-continent (figure a.c.) peut ici être extrapolé à la distance entre un îlot et un écosystème naturel plus grand, sorte de « réservoir » de biocénose, comme l'est le continent pour une île.

C. Les écosystèmes terrestres, des entités dont le substrat est un sol

Voir BCPST2 (sols)

1. Le sol, interface entre géosphère, biosphère, atmosphère et hydrosphère

Il est impératif de faire le lien avec vos notions de géologie (chapitre 23 sur l'altération).



▲ FIGURE 72. Le sol, interface entre vivant et non-vivant. D'après LACOSTE & SALANON (1969), modifié.

- Le sol (figure 72) est une mince formation superficielle des continents terrestres où se mélangent en proportion variable de la matière minérale et de la matière organique, résultant d'une transformation de la roche sous-jacente (= roche-mère) par des processus physiques, chimiques et biologiques.
- Souvent, les roches sont composées de silicates, minéraux riches en silicium ; le produit d'altération est alors des argiles (voir chapitre 23).

Pour rappel (géologie)

La composition minérale du sol peut aussi provenir :

- De l'altération de roches non silicatées, par exemple des **roches carbonatées** qui génèrent des **paysages karstiques** ou **calcifient les sols** ;
- De matériaux emportés par les **fleuves, glaciers...**

- La **composition** et l'**organisation** du sol dépendent donc (figure 72) :

- de la **nature** de la **roche-mère**,
- des **conditions climatiques**

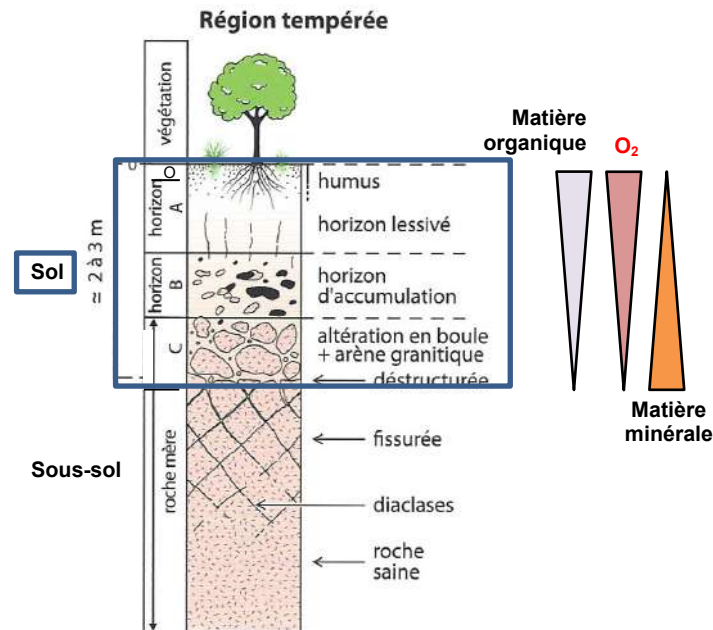
Revoir le diagramme de Pedro revu dans la partie I.B.2.b.

- et de la **diversité biologique** présente en un lieu qui induit des **réactions biochimiques**.
- Il s'agit d'une véritable **interface** entre roches (**géosphère**), eaux pluviales / ruisselantes / souterraines (**hydrosphère**), l'**atmosphère** et les êtres vivants (**biosphère**).

2. La structure spatiale du sol

a. La structuration spatiale du sol : une entité découpée en niveaux superposés, les horizons

- Le **sol** peut être découpé en **différents niveaux superposés** qu'on appelle **horizons** (figure 73) : les horizons les plus **superficiels** sont les plus riches en **matière organique** et en **organismes vivants** alors qu'en profondeur, on atteint la **roche-mère** (**sous-sol**).



▲ FIGURE 73. Un sol typique de région tempérée (brunisol) et son découpage en horizons.

D'après LAGABRIELLE et al. (2013), précisé/modifié. Le sol peut être moins épais.

- On distingue classiquement, dans un **sol brun prairial ou forestier** (= **brunisol**), les **horizons** suivants (dont l'épaisseur peut varier) (figure 73) :

- L'**horizon organique (O)** [parfois incorporé à l'horizon A : A₀] **horizon composé de débris végétaux (+ animaux : crottes, cadavres...) plus ou moins fragmentés**.

- La **partie superficielle où les débris sont encore reconnaissables à l'œil nu** est appelée **litière** ;

- La **partie plus profonde et très sombre où les débris sont non reconnaissables** peut être appelée **humus**. Le mot **humus** désigne aussi les **acides humiques** très présents dans ce niveau.

(!) Certains auteurs incluent la litière dans l'humus : le mot est alors synonyme d'horizon organique.

- L'**horizon de lessivage = mixte = éluvial (A)** : **horizon composé en proportions semblables d'humus et de matière minérale**.

L'eau y percole de manière importante, permettant notamment le **lessivage de la matière organique superficielle** ainsi emportée plus en profondeur.

- L'**horizon d'accumulation = illuvial (B)** : **horizon accumulant des matériaux, transformés (bio)chimiquement et remaniés, riche en éléments fins (argiles, hydroxydes de fer et d'aluminium, composés humiques)**. On y trouve quelque débris grossiers (« cailloux ») provenant de la roche mère.

- L'**horizon d'altération (C)** : **horizon où se déroule la fragmentation et l'altération de la roche-mère**.

- La **roche-mère peu ou pas altérée** (parfois notée **horizon R**), ou **sous-sol**.

- On notera bien l'existence de gradients verticaux (organique, minéral, oxygénique) (figure 73).

b. Des variations latérales de structure ou composition possibles, éventuellement selon des gradients

- Comme dans la **partie aérienne de l'écosystème**, on peut noter des **variations latérales de structure** et de **composition du sol**. Celles-ci peuvent être dues à :

- La **répartition des organismes aériens**, qui produisent localement plus ou moins de matière organique (feuilles mortes, déjections...) en fonction du site où l'on se trouve,

- La **présence** et les **mouvements d'eau** à proximité (présence d'un ruisseau, d'une mare... dont l'eau peut percoler dans le sol des berges),

- La **variation de la roche-mère** sous-jacente,

- L'existence de **micro-climats**,

- Etc. ...

- Là encore, on peut éventuellement observer que **certaines paramètres** se répartissent selon des **gradients** (ex. gradient d'humidité à proximité d'un cours d'eau).

3. La composition organique et minérale du sol : le biotope

Les **paramètres édaphiques** (facteurs abiotiques du sol) ont été **abordés** et **définis** dans la partie I.B.2.b.

- Si l'on ôte les êtres vivants, on trouve dans le sol une **fraction organique** et une **fraction minérale**. Bien entendu, celles-ci sont **mélangées dans le sol**, quoique **deux gradients inverses** (figure 73) puissent s'observer pour chacune des fractions.

a. La fraction organique : molécules biologiques, molécules humiques

- La **fraction organique** du **sol** correspond aux **molécules organiques présentes dans le sol** (en dehors de celles présentes dans les organismes vivants).

Notons que de la **matière organique qui ne se trouve pas** [ex. acide humique] (ou plus) dans un être vivant peut être considérée comme appartenant au **biotope**.

- Au sein de cette fraction, on trouve :
 - Des **molécules biologiques** situées hors des êtres vivants, souvent **provenant d'organismes morts** (cadavres, feuilles mortes, fruits morts, bois mort, mucus, mues...) (lipides, protéides, glucides... y compris les molécules issues des **déjections**, des **cadavres**, des **feuilles mortes**...) ou issues du **fonctionnement des organismes vivants** (déchets tels que l'urée...).
 - Des **particules organiques** qui sont **issues de la décomposition des êtres vivants par les conditions climatiques ainsi que par la pédofaune** (animaux du sol), les **'champignons' décomposeurs et les bactéries du sol**. Ces particules forment l'**humus** et les **molécules qui le composent**, de nature **extrêmement diversifiée**, sont appelées **molécules humiques** – au sein desquelles les **acides humiques** sont dominants.

b. La fraction minérale : éléments de roches/minéraux (dont les argiles), eau, ions, air

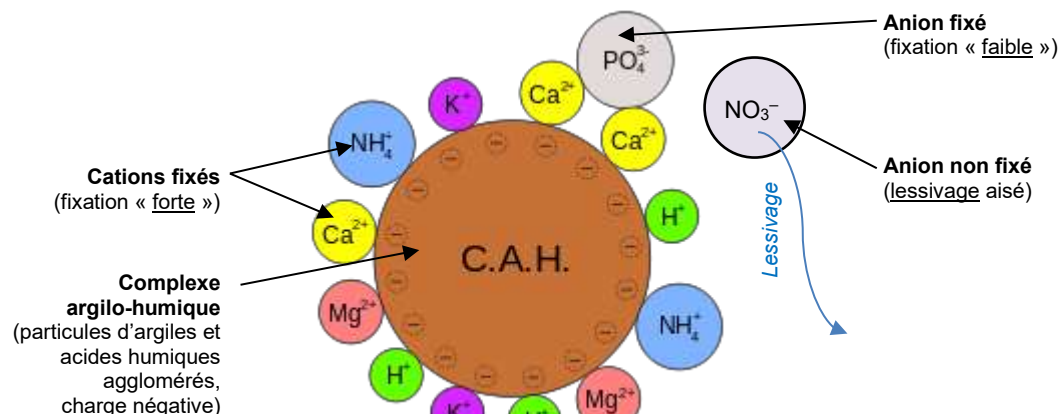
- La **fraction minérale** du sol correspond aux **substances inorganiques du sol**.
- On y trouve des :
 - des **particules résiduelles d'altération** (« sédiments ») [roches, minéraux] issus de la **désagrégation mécanique** et de l'**altération chimique** de la roche-mère : cailloux, **sables**, **limons**... et bien sûr des **argiles** ;

Comme les **particules du sol subissent souvent un déplacement très modérée et essentiellement vertical** – les **soils** sont souvent des **formations résiduelles**, comme on l'a vu en **géologie** (chapitre 23) –, on peut **discuter de la pertinence du terme « sédiment »**.

- de l'**eau** (revoir l'**encadré E**, page 25),
- des **ions** dissous dans l'eau (et parfois des complexes ou précipités),
- de l'**air**.

c. Des fractions qui s'associent et forment notamment un complexe argilo-humique (CAH) retenant les cations

- Les **argiles** et les **acides humiques s'agglomèrent et forment alors des structures colloïdales chargées négativement qui retiennent les cations** : ce sont des **complexes argilo-humiques (CAH)**.
- Ceux-ci attirent et **retiennent les cations** (figure 74).
- Les **anions** sont quant à eux dissous dans l'**eau du sol** (revoir l'**encadré E**, page 25) sans être directement associés aux CAH, quoiqu'ils soient **attirés par les cations portés par le CAH** (exemple du phosphate sur la figure) (figure 74) ; ils sont donc beaucoup **plus facilement lessivés que les cations**.



▲ FIGURE 74. Une représentation du CAH associé aux cations qui le stabilisent.

D'après Wikipédia (consultation janvier 2016), complété.

4. La composition biologique du sol : une biocénose particulière

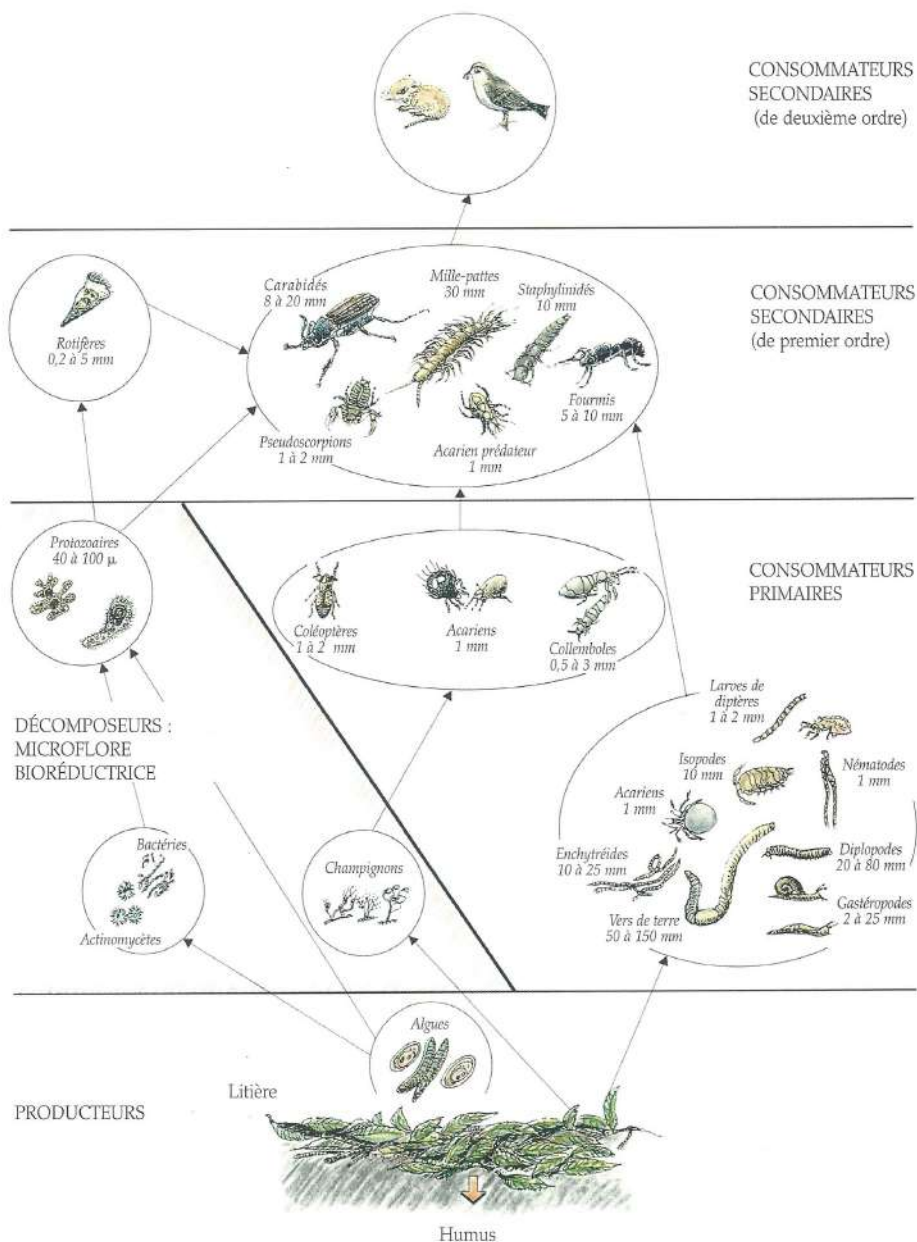
Voir le TP sols (BCPST2)

▼ TABLEAU XI. Quelques organismes du sol représentatifs (avec abondance et localisation).

D'après PEYCRU et al. (2014)

ABONDANCE DES ORGANISMES DU SOL (D'APRÈS FAURIE ET AGROFORESTERIE).

Groupe d'êtres vivants	Densité dans le sol	Localisation
Bactéries	10^{13} à 10^{15} m ⁻² = 150 g.m ⁻²	Localisation variable selon le type trophique
Champignons	350 g.m ⁻²	Mycélium dans tout le sol
Algues	10^6 à 10^9 m ⁻²	Dans la zone superficielle
Eucaryotes unicellulaires	10^7 à 10^9 m ⁻²	Dans l'eau interstitielle
Vers nématodes	5.10^6 m ⁻²	Dans l'eau interstitielle et la matière organique
Acariens	4.10^4 m ⁻²	Litière, bois mort, bouses, cadavres
Insectes	4 500 m ⁻²	Larves et adultes à différentes profondeurs
Lombrics	100 à 180 m ⁻²	Litière et sol
Campagnols	50 à 1 000 ha ⁻¹	Galeries en profondeur de 20 cm à 1 m

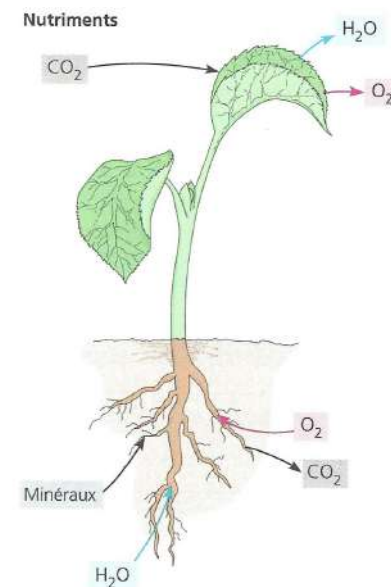


▲ FIGURE 75. Panorama de la diversité des organismes du sol sous forme de réseau trophique. D'après FISCHESSE & DUPUIS-TATE (2007).

a. La présence de l'appareil souterrain des plantes

- Bien entendu, on trouve dans le sol l'**appareil souterrain des Plantes terrestres**, c'est-à-dire notamment leurs **racines** (*même si nous savons que des structures caulinaires ou foliaires peuvent être souterraines*).
- Une **plante adulte** est **fixée** (revoir le **chapitre 2 sur la Fabacée**) et **exploite deux milieux** (figure 76) :
 - L'**atmosphère** : prélèvement (ou rejet) d' O_2 et CO_2 (voire de N_2 dans le cas d'une symbiose fixatrice).
 - Le **sol** : prélèvement d'**eau** et d'**ions minéraux**. Rappelons que des **mycorhizes** permettent le plus souvent d'**augmenter les échanges avec le milieu**.

On peut rappeler que les **racines** réalisent des **échanges gazeux** (mais uniquement respiratoires : il n'y a pas de photosynthèse dans les racines). Dans les **racines secondaires** recouvertes de **liège**, on peut trouver des **lenticelles**.

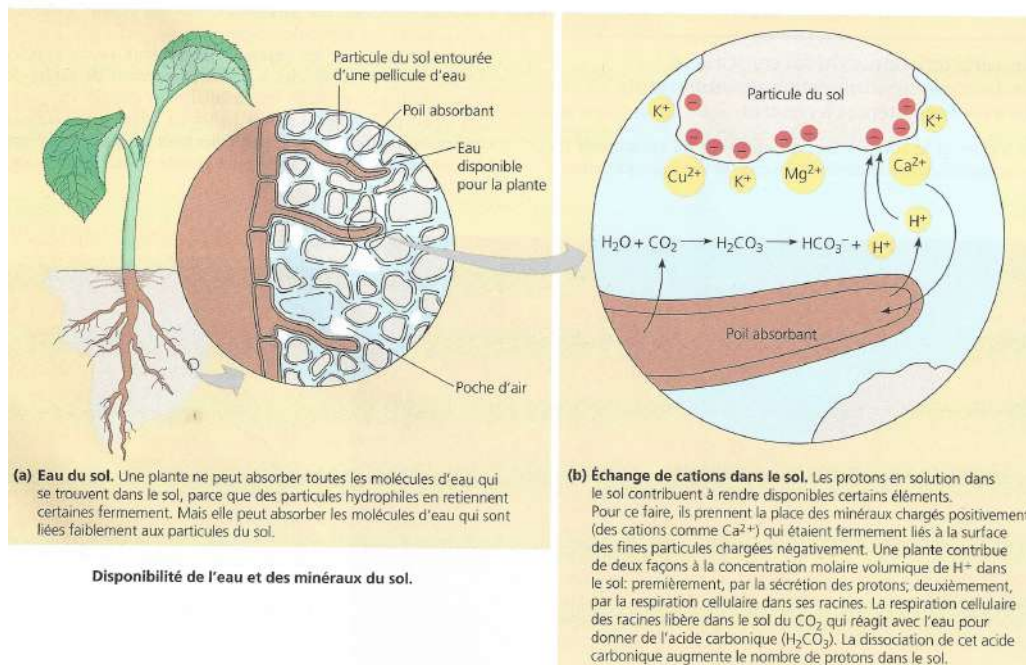


Absorption des nutriments par une plante : vue d'ensemble. Les racines absorbent l'eau et les minéraux du sol grâce aux poils absorbants et aux mycorhizes qui augmentent considérablement la surface d'absorption. Le dioxyde de carbone de l'air, qui fournit le carbone nécessaire à la photosynthèse, diffuse dans les feuilles par les stomates. (Une plante a aussi besoin de dioxygène pour la respiration cellulaire, même si elle en libère.) À partir de ces éléments inorganiques, la plante peut produire toutes les substances organiques dont elle a besoin.

▲ FIGURE 76. Importance du sol et de l'atmosphère dans la nutrition végétale. D'après CAMPBELL & REECE (2004).

Rappel sur l'absorption racinaire (revoir le chapitre 11)

Rappelons que l'absorption racinaire suppose le rejet massif de protons dans la solution du sol. Le rejet de protons au niveau des poils absorbants implique le remplacement progressif des cations présents dans la solution du sol (éventuellement associés au CAH) par des protons, ce qui induit localement à une acidification progressive du sol (figure 77). C'est encore un bel exemple du couplage biotope-biocénose.



Disponibilité de l'eau et des minéraux du sol.

▲ FIGURE 77. L'acidification du sol, une conséquence de l'absorption racinaire.

D'après CAMPBELL & REECE (2004).

b. La présence de mycéliums de 'champignons' variés

▼ TABLEAU XII. Diversité « fonctionnelle » (trophique) des 'champignons' du sol.

D'après MATTHEY et al. (1984)

Classification des Champignons du sol			
Champignons saprophytes obligés du sol			
Champignons infectant les racines	Champignons pathogènes	Parasites non spécialisés (vie possible en saprophytes)	Champignons habitant le sol
	Champignons symbiotiques	Parasites spécialisés	
		Champignons associés à d'autres végétaux	Champignons habitant les racines

- On trouve dans le sol les mycéliums de nombreux 'champignons' avec tous les types trophiques représentés (tableau XII) :
 - Saprophytes (organismes se nourrissant de matière organique morte)
 - Symbiotiques, ex. 'champignons' mycorhiziens
 - Parasites/Pathogènes, notamment de racines de plantes.

Notez que les « fructifications » de nombreux 'champignons' (ex. carpophores) s'observent hors du sol.

c. La présence d'une faune diversifiée et en grande partie détritivore : la pédofaune

Voir le TP sols (BCPST2)

▼ TABLEAU XIII. Aperçu de la pédofaune.

D'après MATTHEY et al. (1984)

Tableau 1. Les animaux du sol

Microfaune (moins de 0,2 mm):	Protozoaires, Nématodes, Rotifères, Tardigrades
Mésafaune (de 0,2 à 4 mm):	Enchytraeidae, Microarthropodes { Insectes Aptérygotes (Protozoaires, Diploures, Collembolles) Acariens, Myriapodes (Paupodes, Symphytes)
Macrofaune (de 4 à 100 mm):	Lumbricidae, Mollusques, Macroarthropodes { Insectes Ptérygotes, Myriapodes (Diplopodes, Chilopodes) Crustacés Isopodes
Mégafaune (plus de 100 mm):	Vertébrés (Rongeurs et Insectivores terricoles)

Tableau 2. Nombre et biomasse des animaux du sol (cas d'un mull forestier, d'après Lebrun, 1977)

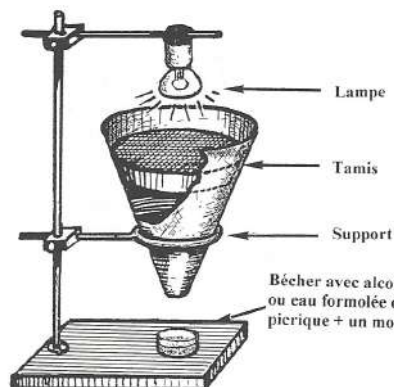
	Nombre d'individus au m^2	Biomasse au m^2
Microfaune	de 200 à 250 millions	de 8 à 15 g
Mésafaune	de 0,5 à 1 million	de 12 à 25 g
Macrofaune	quelques milliers	de 70 à 120 g
Mégafaune	quelques individus	de 100 à 250 g

- L'ensemble des Animaux du sol constitue la **pédofaune**. On peut « classer » sommairement les **Métazoaires** présents en fonction de leur **taille** : **microfaune** / **mésafaune** / **macrofaune** / **mégafaune** (tableau XIII).
- On notera la présence de nombreux organismes 'invertébrés', notamment des **Arthropodes** (Insectes adultes, larves d'Insectes, Acariens, Mille-pattes, Cloportes...) ou encore des 'vers' tels que les **Lombrics** (Annélides).
- Quelques **Vertébrés** y font leur nid (terrier) comme la plupart des **Rongeurs**, les **Lapins** (qui ne sont pas des Rongeurs) ou encore les 'insectivores' (ancien ordre polyphylétique de Mammifères comptant par exemple les Musaraignes – qui ne sont pas des Rongeurs !)...

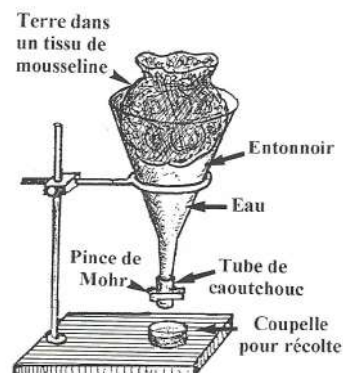
Encadré O L'étude pratique de la pédofaune

➤ Pour échantillonner la microfaune et la mésofaune du sol, on utilise classiquement deux dispositifs courants et simples :

- L'appareil de BERLÈSE qui permet notamment de récupérer des organismes variés et surtout les **micro-Arthropodes du sol**.
- L'appareil de BAERMAN, avec un fond d'eau (que l'on fera couler en fin de processus) qui permet surtout de récupérer les Nématodes.



■ Extracteur de Berlèse.



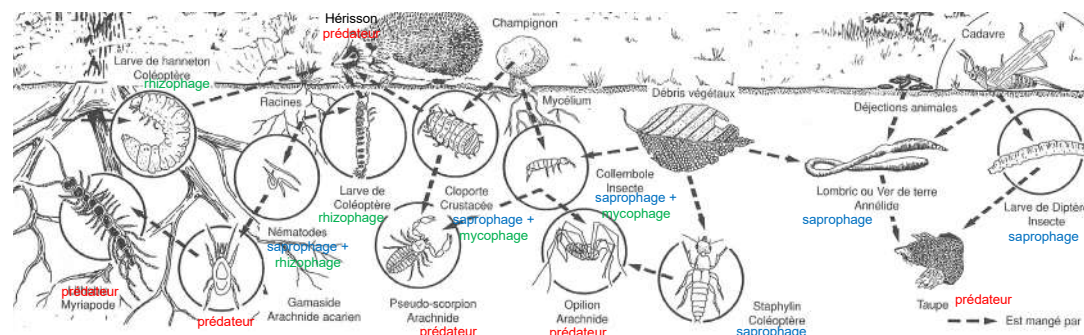
■ Extracteur de Bærmann.

D'après FAURIE et al. (2002)

Ex. larves d'Insectes (Coléoptères, Hyménoptères, Diptères...), Carabes, Araignées, certains Mille-pattes...

- iv. Des organismes **polyphages** ou **omnivores** qui ont un **régime alimentaire varié et fluctuant en fonction des circonstances ou des disponibilités**.

Ex. Blattes, Fourmis...

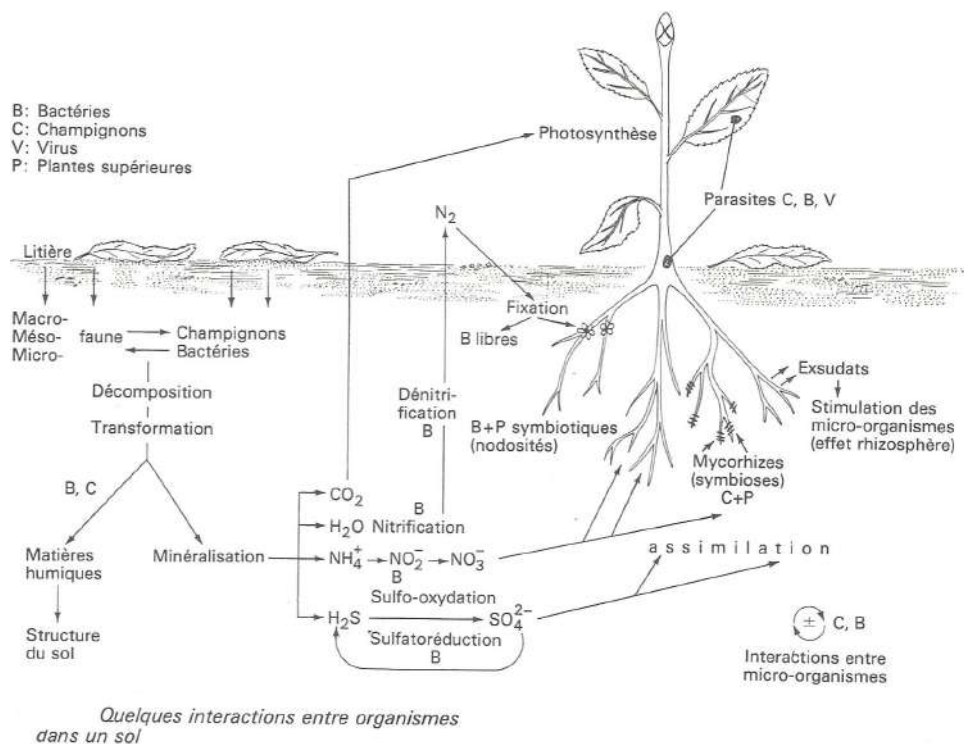


▲ FIGURE 78. Réseau trophique dans le sol illustrant la diversité de types trophiques dans la pédofaune. D'après FAURIE et al. (2002). Le Hérisson est ici hors du sol, mais il peut y faire son nid.

- En termes **trophiques**, on trouve dans cette faune (figure 78 + figure 75 page 54) :
 - i. Des **organismes détritivores** (parfois appelés **saprophages** = **saprotrophes**), c'est-à-dire des **organismes qui s'alimentent de particules de matière biologique morte en décomposition (excréments, cadavres, feuilles mortes...)** qu'ils contribuent généralement eux-mêmes à fragmenter. On y trouve des :
 - **Organismes se nourrissant de bois mort fragmenté ou feuilles mortes (saprophytophages = phytosaprophages)**
Ex. Cloportes, Lombrics, Collemboles, Diploures, Protozoaires, larves variées d'Insectes, certains Mille-pattes...
 - **Organismes se nourrissant spécifiquement de bois mort (saproxylophages = xylosaprophages)**
Ex. larves variées d'Insectes (Diptères, Hyménoptères)...
 - **Organismes se nourrissant de cadavres d'Animaux (nécrophages)**
Ex. larves de Mouches (asticots), Coléoptères Nécrophores...
 - **Organismes se nourrissant de crottes (coprophages)**
Ex. Coléoptères Scarabéidae, larves de Mouches (asticots)...
 - ii. Des **organismes phytophages**, c'est-à-dire **consommateurs de végétaux** comme des **racines (rhizophages)**, du **bois (xylophages)**... voire de '**champignons**' (**mycophages**).
Ex. nombreuses larves d'Insectes, Limaces...
 - iii. Des **organismes carnassiers (prédateurs)**, c'est-à-dire **se nourrissant d'autres Animaux** du sol.

d. La présence d'une flore microbienne aux types trophiques variés et comprenant des organismes minéralisateurs

- Le sol comprend une **multitude de micro-organismes** : 'algues' unicellulaires, 'protozoaires', 'champignons' microscopiques... et surtout **Bactéries**.
- Ces **micro-organismes** et surtout, en leur sein, les **Bactéries** présentent une **multiplicité importante de types trophiques** (exemple de métabolismes : **fermentations, respiration cellulaire, nitrosation et nitrification, dénitrification... diazotrophie** en symbiose avec des Fabacées...) qui leur permettent d'occuper de **multiples niches écologiques** de l'écosystème et d'intervenir, entre autres, dans les **processus de minéralisation** (voir **partie III** et **cours de Biotechnologies**) (**figure 79**).



▲ FIGURE 79. Quelques processus biochimiques du sol (largement dus aux Bactéries) [pour information]. D'après MATTHEY et al. (1984).

Ce schéma n'est pas à apprendre en l'état : ce n'est qu'un panorama qui est pour partie explicité dans la **partie III** et surtout en grande partie explicité par les **cours de Biotechnologies** portant sur les **types trophiques des micro-organismes et les cycles de matière**.

5. La sapromasse ou nécromasse, matière organique morte du sol constituant un stade transitionnel entre monde vivant et état minéral

- Dans le sol, on peut parler de **nécromasse** ou **sapromasse** pour **désigner la masse de l'ensemble des matières organiques mortes en décomposition** ; on y **inclut le plus souvent les déchets de fonctionnement (rejets azotés animaux, etc.)** et parfois, pour selon les **auteurs**, **l'humus (molécules humiques)**.

Il est important de noter que cette **masse d'être vivants morts** ou de **déchets de fonctionnement** constitue une étape avant leur **minéralisation**, c'est-à-dire leur **retour à l'état inorganique** (voir **partie III**). Si les organismes **décomposeurs** et **minéralisateurs** du sol n'existaient pas, les **déchets organiques** s'accumuleraient inexorablement.

Les **organismes autotrophes** peuvent ensuite réutiliser la **matière minérale du sol** : on pressent ici la **notion de cycle de matière**.

Le sol est donc un habitat discret mais pourtant essentiel dans le fonctionnement des écosystèmes.

Bilan (adapté du programme)

- ✓ L'**ensemble des populations** (la **biocénose**) forme avec le **biotope** les éléments de l'écosystème.
- ✓ La **distribution spatiale** de ces éléments détermine en partie la **structure des écosystèmes**.

D. La réponse des populations à l'ensemble des facteurs écologiques de leur environnement et leur position dans l'écosystème

- Dans un écosystème, chaque population est confrontée à un **ensemble de facteurs écologiques** qui déterminent en grande partie la **survie** et l'**abondance** de la **population** dans ce lieu – même si les génotypes interviennent aussi).

Capacité exigible

- ✓ Analyser des situations mettant en évidence la notion de niche écologique potentielle et niche écologique réalisée.

1. Les espèces face aux facteurs écologiques

- Il n'est pas ici question de revenir sur la **diversité des facteurs écologiques** (voir B) mais plutôt d'expliquer comment une **population**, c'est-à-dire **les individus d'une espèce donnée au sein d'un écosystème**, peut se comporter face à un ou plusieurs facteurs donnés.

a. La notion de facteur limitant : loi du minimum (SPRENGEL-LIEBIG) et loi de tolérance (SHELFORD)

La loi de Liebig (loi du minimum)

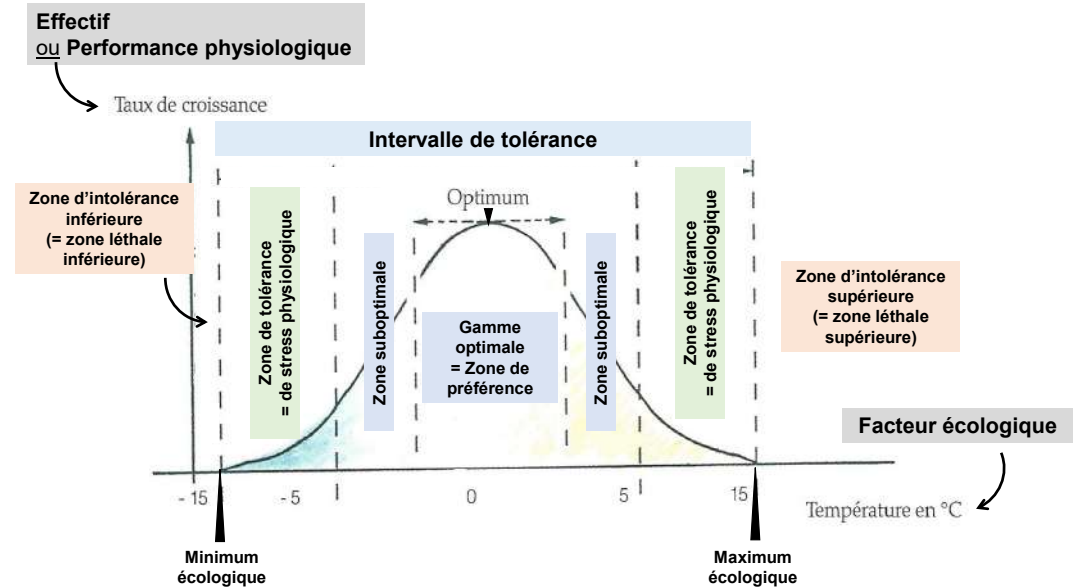
Énoncée par le botaniste allemand Carl SPRENGEL (1787-1859) dès 1828 et popularisée par le chimiste et agronome allemand Justus VON LIEBIG (1803-1873) dans les années 1850, la **loi du minimum** (souvent dite **loi de LIEBIG**), parfois appelée **loi des facteurs limitants**, est initialement développée pour rendre compte des **besoins nutritifs des plantes cultivées** et développer les engrais ; elle stipule que **le rendement d'une culture est limité par celui des éléments fertilisants qui vient à manquer en premier (soit N, ou P, K, Mg, etc.)**, invitant à **compenser le manque** par un apport, sous forme d'engrais minéral, complétant le ou les éléments en quantité insuffisante. Les **éléments venant à manquer** sont alors nommés **facteurs limitants**.

- Plus tard, en 1911, le zoologiste américain Victor E. SHELFORD (1877-1968) propose une **généralisation à l'ensemble des organismes** et énonce la **loi de tolérance** (ou **loi de SHELFORD**) : **un être vivant présente, pour chaque facteur écologique, des limites de tolérance entre lesquelles se situe la zone de tolérance et un optimum écologique**. Il est le premier à proposer des courbes de tolérance (paragraphe suivant, figure 80).
- Un **facteur qui, par son absence ou sa présence, ou par son manque ou son excès, empêche la présence ou le maintien d'une espèce dans un écosystème** est appelé **facteur limitant**.

b. L'existence de préférences physiologiques chez une espèce : courbes de tolérance

- Une **courbe de tolérance** est une courbe **représentant la survie (abondance d'une population) ou une performance physiologique** (ex. **activité métabolique, croissance...**) en fonction des variations d'un paramètre écologique (figure 80).
- La plupart du temps, ces courbes ont une **allure gaussienne** (figure 80), mais il arrive qu'elles soient **dyssymétriques**.
- La **valeur du facteur écologique pour laquelle la performance écologique de l'espèce est maximale** (toutes choses égales par ailleurs) est appelée **optimum physiologique** ou **optimum écologique**.

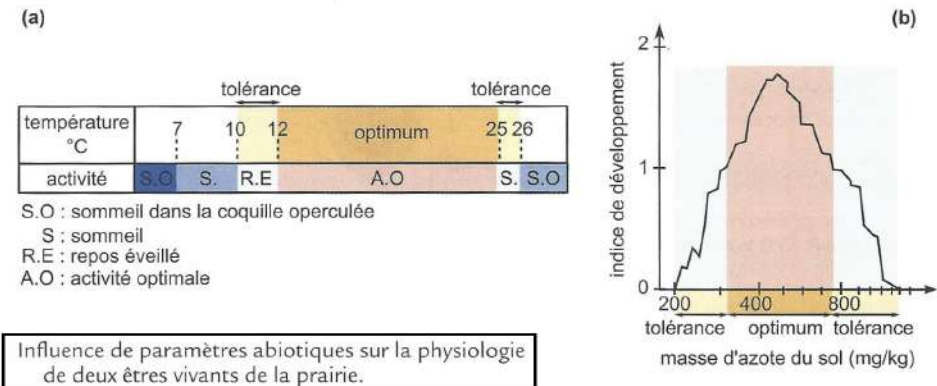
Notez que les **courbes de tolérance** sont surtout utilisées dans l'étude des **facteurs abiotiques** ; l'étude de l'impact des **relations interspécifiques** se fait plutôt à partir de l'étude conjointe de la **dynamique des populations impliquées** (exemple : **modèle de LOTKA-VOLTERRA**, chapitre 19).



▲ FIGURE 80. **Courbe de tolérance**. D'après DUPUIS & FISCHESSE-TATE (2007), modifié.
[Il s'agit ici d'une courbe de tolérance de la température par la Puce des glaciers, un Collembole vivant dans les sols enneigés]

(!) Les **zones d'intolérance** ne sont pas toujours léthales et peuvent parfois être supportées provisoirement par certains organismes.

- La figure 81 propose deux exemples en lien avec la prairie.



(a) Influence de la température sur l'activité de l'escargot ; (b) influence de la teneur en azote du sol sur l'alysson blanc, brassicacée (D'après Tilman).

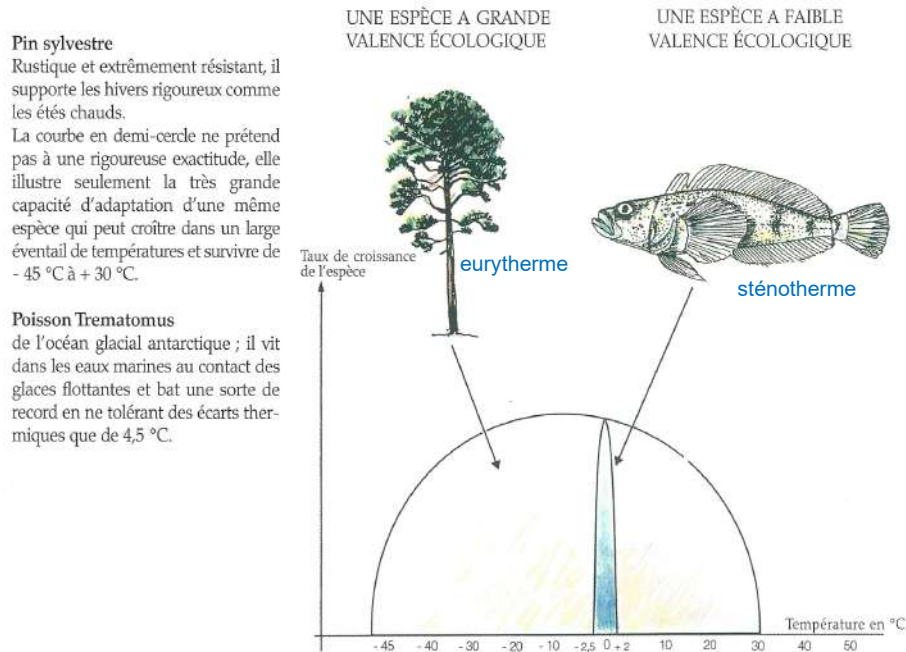
▲ FIGURE 81. **Phénomènes de tolérance dans la prairie**. D'après PEYCRU et al. (2014).

c. Une tolérance face aux variations environnementales qui diffère entre les espèces : valence écologique, euryécie / mésoécie / sténoécie

- On appelle **valence écologique** la **capacité d'une espèce à supporter plus ou moins la variation des facteurs écologiques d'un habitat**.
- On peut distinguer :
 - Les **espèces euryèces** (du gr. *eurus*, large) qui présentent une **forte valence écologique, supportant donc d'importantes variations des facteurs écologiques**. Ce sont souvent des espèces à **forte capacité de colonisation du milieu** (on y trouve, par exemple, les **espèces envahissantes**).
 - Les **espèces mésoèces** (du gr. *mesos*, milieu) qui présentent une **valence écologique moyenne, supportant donc moyennement les variations des facteurs écologiques**.
 - Les **espèces sténoèces** (du gr. *stenos*, étroit) qui présentent une **faible valence écologique, ne survivant que dans des gammes précises et variant faiblement de facteurs écologiques**. Ce sont souvent des espèces à **faible capacité de colonisation du milieu**.

On peut utiliser les préfixes eury- / méso- / sténo- pour n'importe quel facteur écologique donné. Quelques exemples :

- Eurytherme / mésotherme / sténotherme : **température** (figure 82)
- Euryhalin / mésohalin / sténohalin : **salinité**
- Euryphote / mésophote / sténophote : **lumière**
- Etc.



▲ FIGURE 82. **Eurythermie et sténothermie [pour information]**.
D'après FISCHESSE & DUPUIS-TATE (2007).

2. La niche écologique, une notion qui rend compte des atouts et contraintes du milieu vis-à-vis d'une espèce donnée

- Au XXe siècle, s'est progressivement développé un **ensemble de conceptions visant à intégrer l'ensemble des facteurs environnementaux dans l'explication du contrôle de la dynamique et de l'évolution des populations** qu'il est courant d'appeler **théorie(s) de la niche écologique**.

a. Une notion plus ou moins difficile à conceptualiser

a. Quelques définitions historiques qui expliquent les nuances conceptuelles entre auteurs

i. La définition de GRINNEL (1917) : les conditions environnementales et les adaptations de l'espèce (niche d'habitat)

- Premier à véritablement définir le concept en 1917, l'Américain Joseph GRINNEL (1877-1939) propose de définir la **niche écologique** comme **la somme des conditions de l'habitat et des adaptations de l'organisme permettant à une espèce de s'y maintenir et de s'y multiplier** ; ce concept est appelé **niche d'habitat**.

(!) On note dans cette définition la **présence des facteurs écologiques environnementaux** mais aussi des **adaptations de l'espèce à ces facteurs**. Ce second point a été **en partie perdu dans les définitions suivantes**, au moins dans leur formulation explicite.

ii. La définition d'ELTON (1927) : la place ou le rôle de l'espèce dans l'écosystème, notamment la place dans les réseaux trophiques (niche fonctionnelle)

- En 1927, le Britannique Charles S. ELTON (1900-1991) propose de définir la **niche écologique** comme **la place de l'espèce dans l'écosystème et notamment sa relation aux ressources trophiques et aux ennemis** ; ce concept est appelé **niche fonctionnelle**.

(!) On note dans cette définition la **présence des facteurs écologiques surtout biotiques**. La **place d'une espèce dans les réseaux trophiques** est ici primordiale.

iii. La définition de HUTCHINSON (1957) : l'ensemble des conditions dans lesquelles vit et se perpétue une population correspondant à un hypervolume

- En 1957, le Britannique George E. HUTCHINSON (1903-1991) propose de définir la **niche écologique** comme **l'ensemble des conditions dans lesquelles vit et se perpétue la population assimilable à un hypervolume à n dimensions (représentant chacune un paramètre environnemental)**. Ces paramètres environnementaux sont les **ressources et les conditions permettant à une population de persister dans un lieu donné**.
- Ce concept est souvent appelé **niche d'HUTCHINSON**.
- Notez qu'on peut « diviser » cette niche globale pour l'étudier. Chaque paramètre correspond à une niche : on parlera alors de **niche alimentaire**, **niche spatiale**, **niche pluviométrique**...

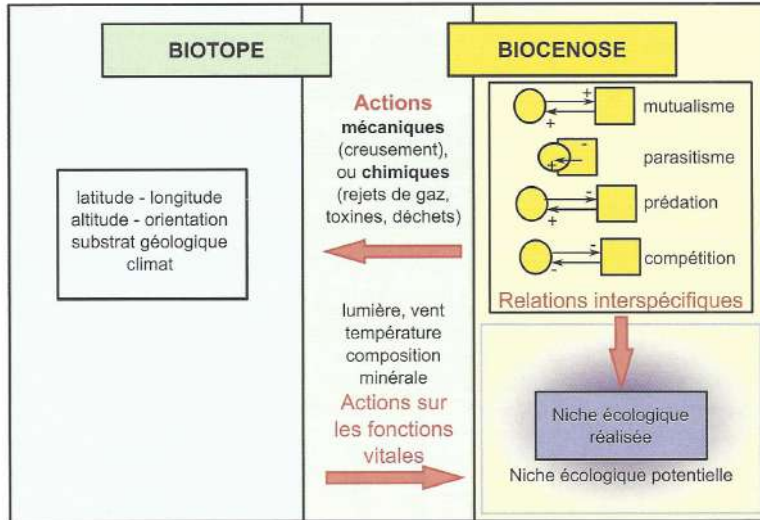
(!) HUTCHINSON propose une **définition synthétique** qui continue largement d'être employée aujourd'hui.

(!) HUTCHINSON ouvre la voie à la **modélisation mathématique** des niches écologiques. Celle-ci sera notamment étoffée par Robert McARTHUR (1930-1972) et Robert LEVINS (1930-2016).

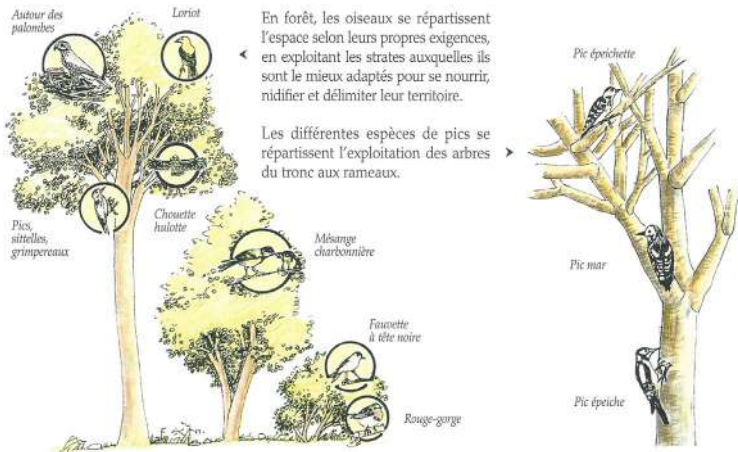
(!!) HUTCHINSON est le premier à introduire les concepts de **niche fondamentale** et **niche réalisée** (voir point c).

β. Proposition d'une synthèse : la somme des conditions abiotiques et biotiques d'une espèce au sein d'un écosystème

- Comme synthèse, nous proposons tout simplement la **définition** suggérée par le **programme**. On appellera **niche écologique** (figures 83-84) d'une **espèce** donnée *l'ensemble des facteurs écologiques (abiotiques et biotiques) d'un écosystème assurant le maintien de l'espèce dans l'écosystème.*



▲ FIGURE 83. La niche écologique et le couplage biotope-biocénose.
D'après PEYCRU *et al.* (2014).



▲ FIGURE 84. Exemples de niches écologiques observées chez des Oiseaux forestiers ou de haies. D'après FISCHESSE & DUPUIS-TATE (2007).

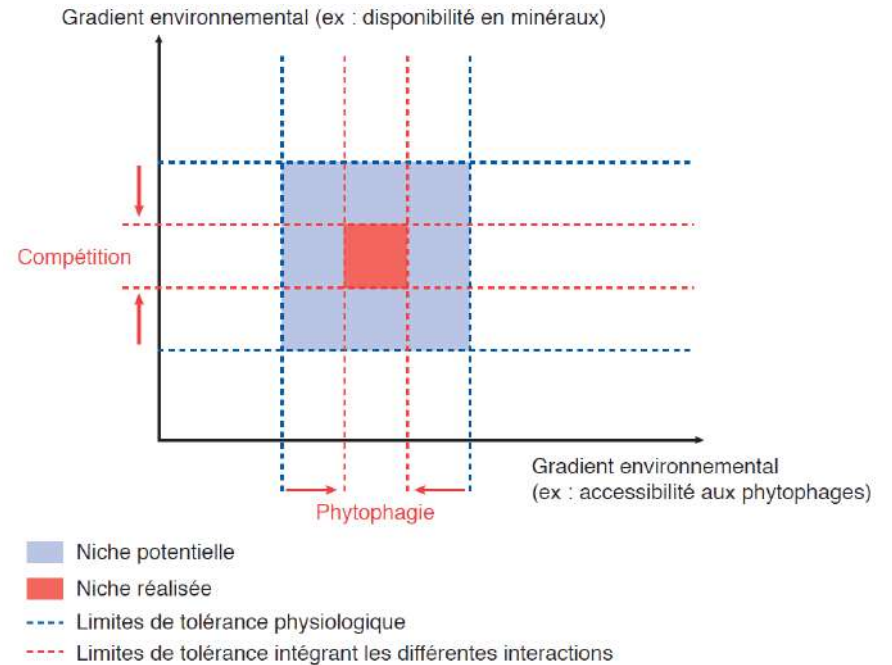
Autre exemple : les **Araignées de la prairie** (figure 8 page 10)

b. La modélisation des niches écologiques, des espaces multidimensionnels (hypervolumes)

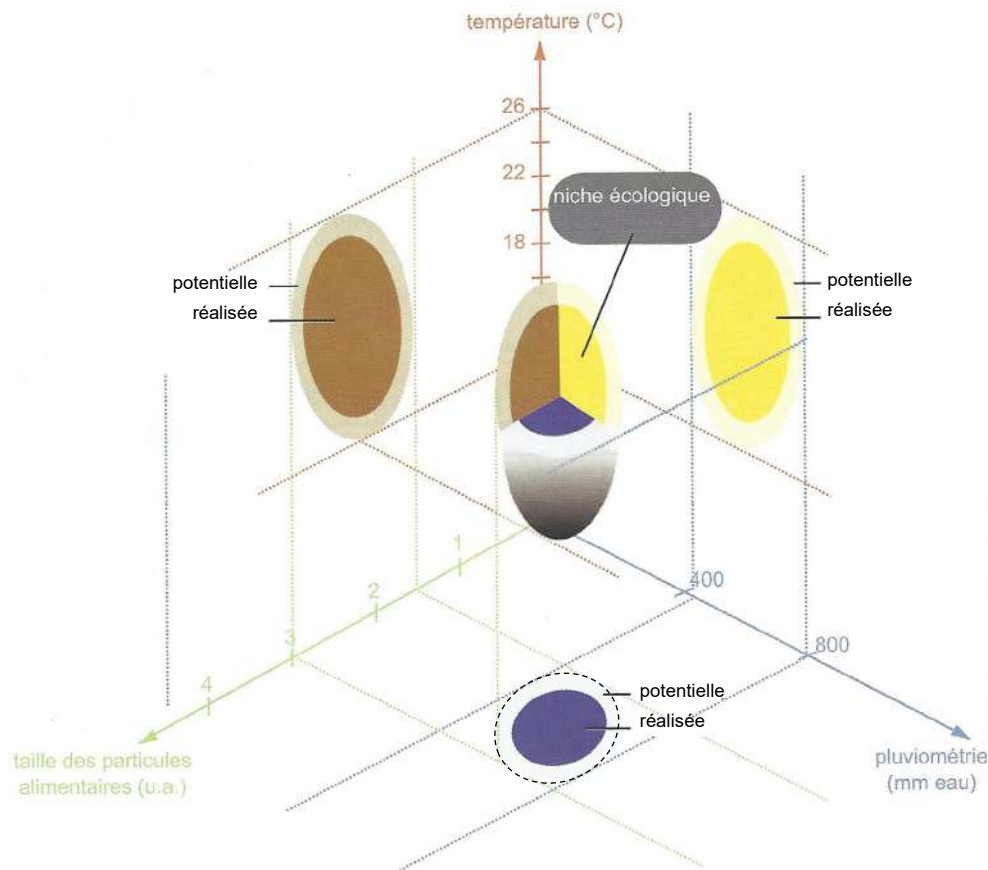
- Les **niches écologiques** comprenant **n paramètres** (possiblement un nombre infini...), elles correspondent à des **espaces multidimensionnels** ou **hypervolumes** (comme le disait HUTCHINSON).

a. Une représentation graphique possible pour un, deux ou trois paramètres

- La **représentation graphique d'une niche écologique** correspond à la **représentation du domaine d'existence de l'espèce en fonction des paramètres écologiques retenus**.
- La **niche écologique** peut être **représentée graphiquement** :
 - Pour **un facteur écologique** ; ce sont les **courbes de tolérance** (figures 80-81-82).
 - Pour **deux facteurs écologiques**, l'un en **abscisse**, l'autre en **ordonnée** (figure 85). Les **climatogrammes** en sont des **exemples** (exemple : figure 22 page 18).
 - Pour **trois facteurs écologiques** dans un **graphique à trois dimensions** (figure 86). [Trois projections sont alors possibles, correspondant chacune à un graphe à deux axes].



▲ **FIGURE 85. Une niche écologique à deux paramètres.** D'après SEGARRA *et al.* (2015).



▲ FIGURE 86. Une niche écologique à trois paramètres. D'après PEYCRU et al. (2014), modifié.

β. La nécessité de la modélisation mathématique et informatique à partir de quatre facteurs écologiques

- Au-delà de trois paramètres étudiés, aucune représentation graphique de la niche n'est possible et son appréhension n'est possible que mathématiquement et informatiquement.

c. Niche écologique potentielle vs. niche écologique réalisée

- Cette distinction a été opérée pour la première fois par HUTCHINSON (1957).

α. Les conditions abiotiques d'existence d'une espèce : la niche écologique potentielle (= fondamentale)

- On appelle **niche écologique fondamentale** ou **potentielle** la *partie abiotique de la niche écologique*, c'est-à-dire l'ensemble des facteurs physico-chimiques permettant l'existence et la survie d'une espèce dans un écosystème.

- Pour déterminer cette **niche fondamentale**, une espèce doit être placée en situation de « solitude », sans espèce concurrente (figure 87.a).

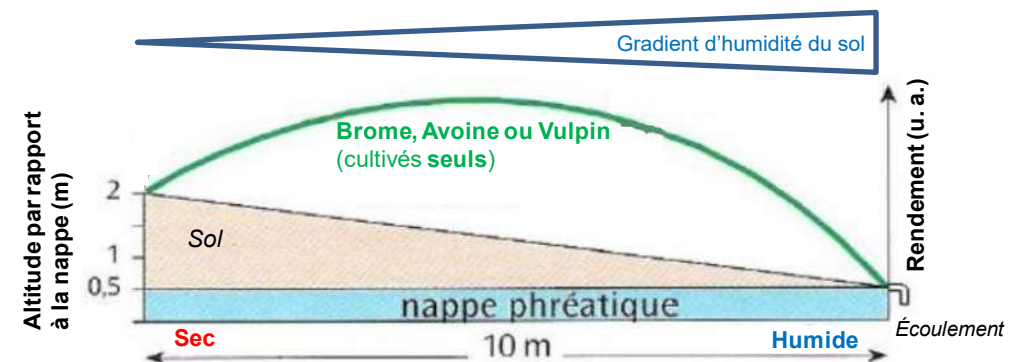
β. Une restriction de la niche écologique par les interactions interspécifiques (notamment négatives) : le déplacement de niche

- La **réduction d'une niche écologique par les interactions interspécifiques notamment compétitives** s'appelle un **déplacement de niche**. On peut alors assister, outre une réduction de la niche, à une **modification ou un déplacement des optimums** (figure 87.b).

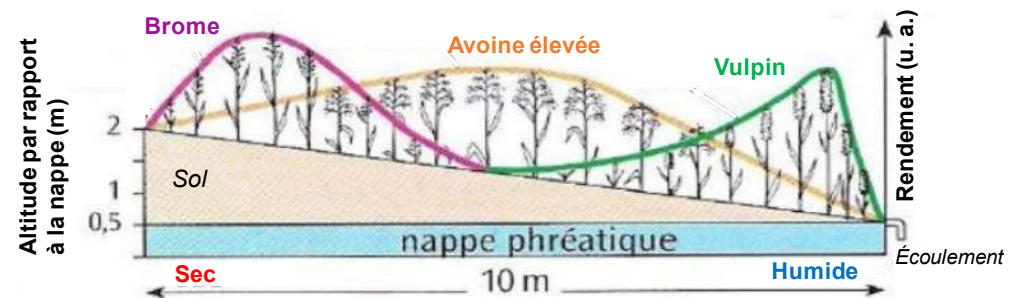
γ. Les conditions écologiques complètes d'existence d'une espèce dans un écosystème : la niche écologique réalisée (= réelle)

- Le **déplacement de niche** aboutit à une **niche écologique réalisée** ou **réelle** (figure 87.b). Il s'agit de la **niche écologique effectivement occupée par une espèce**, c'est-à-dire l'ensemble des facteurs abiotiques et biotiques permettant l'existence et la survie d'une espèce dans un écosystème, intégrant notamment tous les antagonismes interspécifiques (dont notamment la compétition).

HUTCHINSON (1957) ne prenait en compte que la **compétition** mais la **définition actuelle** est élargie à toutes les **interactions interspécifiques antagonistes** (voire parfois toutes les interactions tout court)



(a) Niches potentielles = fondamentales



(b) Niches réalisées

▲ FIGURE 87. Niches écologiques fondamentales vs. réalisées dans la prairie (exemples). Source inconnue, emprunté à Alix HELME-GUIZON (BCPST2, LEGTA Le Fresne, Angers), modifié.

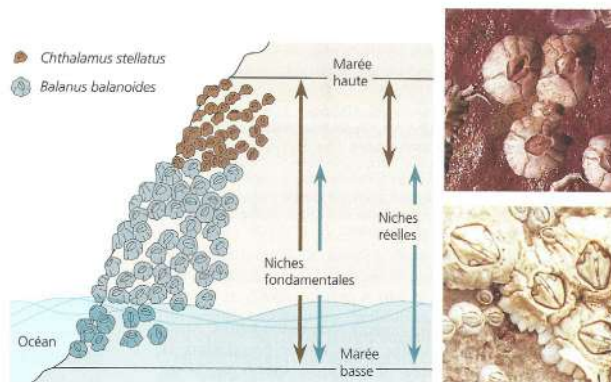
▲ Exemple 1 : Poacées des prairies (Brome, Avoine, Vulpin)

Ces trois espèces présentent la même gaussienne de répartition dans un milieu présentant un gradient d'humidité, avec un optimum situé autour d'une valeur moyenne (niches fondamentales : figure 87.a).

En cas de coexistence des trois espèces, l'Avoine voit sa niche peu modifiée : elle est probablement la plante avec l'aptitude compétitive la plus forte. En revanche, on observe un déplacement de niche des deux autres espèces qui occupent l'espace peu occupé par l'Avoine, chacune en fonction de ses possibilités de tolérance : Brome dans les lieux secs et Vulpin dans les lieux les plus humides (niches écologiques réalisées : figure 87.b).

Vérification sur le terrain d'une hypothèse d'exclusion compétitive.

Balanus balanoides et *Chthamalus stellatus* sont deux espèces de Balanes qui vivent sur les mêmes rochers de la côte écossaise. Ces rochers émergent à marée basse. La distribution des Balanes est stratifiée : *Balanus balanoides* occupe les strates inférieures du rivage, tandis que *Chthamalus stellatus* se trouve sur les strates supérieures. Les larves mobiles des Balanes se fixent au hasard sur les rochers. Mais les formes adultes sessiles de *Balanus balanoides* ne survivent pas sur les strates supérieures. Apparemment, elles ne résistent pas à la dessiccation quand ces zones sont exposées à l'air, pendant plusieurs heures, à marée basse. Par conséquent, la niche fondamentale (potentielle) et la niche réelle de *Balanus balanoides* sont identiques. Bien que *Chthamalus stellatus* se trouve surtout sur les strates supérieures, elle se répand sur les strates inférieures lorsque l'écologiste Joseph Connell élimina la population de *Balanus balanoides* qui était là. Il semble donc que sans la compétition de *Balanus balanoides*, *Chthamalus stellatus* pourrait survivre sur des strates inférieures. Par conséquent, sa niche réelle ne représente qu'une partie de sa niche fondamentale.



▲ FIGURE 88. Niches écologiques dans le cadre d'une compétition entre Balanes écossaises (expérience de Joseph H. CONNELL, 1970). D'après CAMPBELL & REECE (2004).

▲ Exemple 2 : Balanes écossaises [pour information]

Les Balanes sont des 'crustacés' Cirripèdes qui vivent sur l'estran rocheux européen. On constate que, pour les deux espèces étudiées, *Balanus balanoides* exclut compétitivement *Chthamalus stellatus*. La première espèce présente des niches fondamentale et réelle identiques, alors que la seconde présente une niche réalisée réduite au sommet de l'estran, où l'exondation trop longue ne semble pas supportée par *B. balanoides*.

Le principe d'exclusion compétitive

(= exclusion réciproque = principe de GAUSE, ou VOLTERRA-GAUSE)

Ce principe stipule que les populations de deux espèces ayant des exigences écologiques identiques, c'est-à-dire occupant une même niche écologique, ne peuvent coexister indéfiniment dans un écosystème stable, la plus compétitive des deux espèces finissant à plus ou moins long terme par éliminer l'autre.

d. Niche écologique et évolution

- Le concept de niche écologique a des prolongements en biologie évolutive.
Voir BCPST2 (Mécanismes de l'évolution)

α. La libération des niches écologiques suite aux extinctions, facteur favorisant la spéciation et les radiations évolutives

- Si l'on s'intéresse à l'histoire du vivant à l'échelle des temps géologiques, on constate qu'elle est ponctuée de brèves périodes où l'on assiste massivement à des extinctions d'espèces, appelées crises biologiques, qui transigent avec de

longues périodes où les cortèges d'espèces sont relativement stables qu'on peut appeler stases évolutives. On dénombre de très nombreuses crises biologiques qui ont largement permis d'établir l'échelle des temps géologiques ; parmi celles-ci, cinq grandes crises sont considérées comme majeures (tableau XIX).

La crise Crétacé-Tertiaire est la plus connue du grand public puisqu'elle a conduit à la disparition des 'dinosaures' (au sens traditionnel) !

Pour information : pourquoi y a-t-il des crises biologiques ?

Les causes des crises sont multiples et souvent connectées :

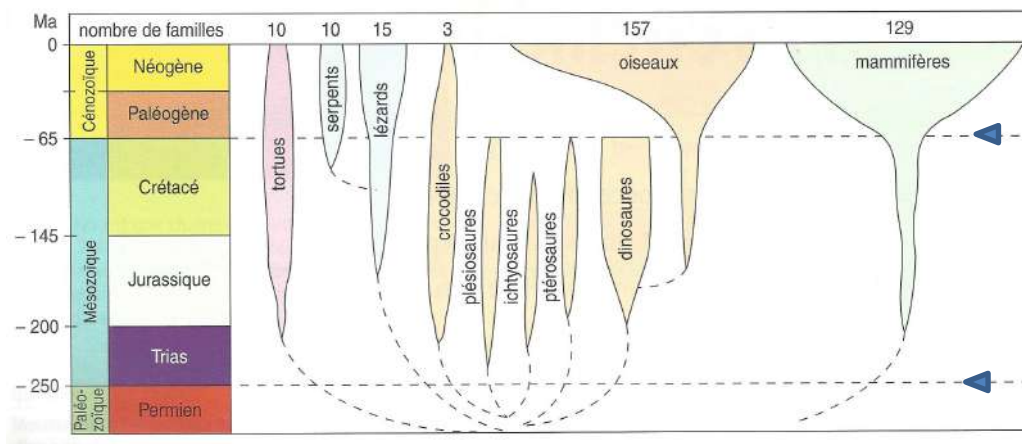
- Activité volcanique exceptionnelle agissant sur la composition de l'atmosphère et donc l'arrivée des rayons solaires (les particules en trop grand nombre nuisant à l'arrivée des rayons solaires, ce qui impacte le climat),
- Impact météoritique majeur,
- Modification du champ magnétique terrestre,
- Variation importante du niveau marin,
- Variations climatiques,
- ...

▼ TABLEAU XIX. Les cinq grandes crises biologiques majeures [pour information].

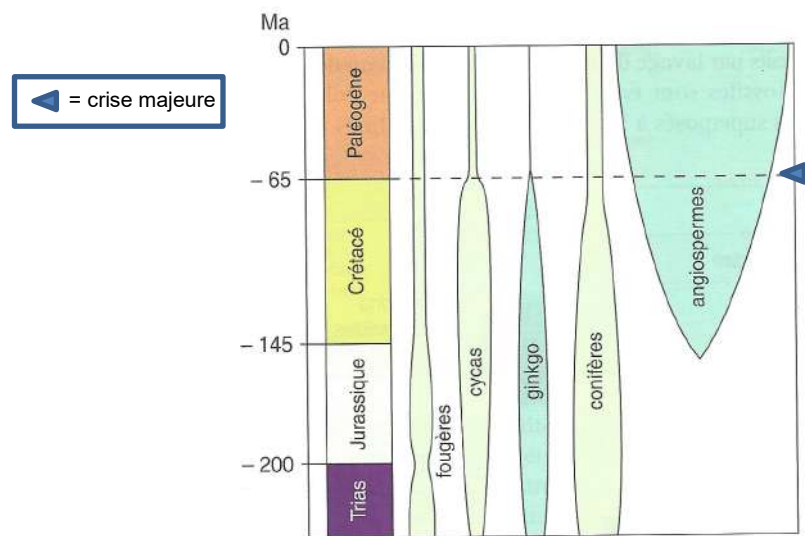
D'après LETHIERS (1998)

Cinq crises biologiques du Phanérozoïque		Ordovicien terminal	Dévonien supérieur	Limite Permien/Trias	Trias supérieur	Limite Crétacé/Tertiaire
CAUSES CONNUES PROBABLES	MÉTÉORITES	?	●	?	● ●	● ●
	VOLCANISME	?	?	● ●	●	● ●
	CHAMP MAGNÉTIQUE		?	●		●
	COLLISION CONTINENTALE			● ●		
	REGRESSION	● ●	● ●	● ●	●	●
	VARIATIONS CLIMATIQUES	● ●	● ●	● ●	?	●
	VARIATIONS DE SALINITE OU ANOXIE	● ●	● ●	● ●	●	
	CHANGEMENTS PALEOGÉOGRAPHIQUES	●	●	●	●	●

- Après une crise biologique qui fait donc diminuer « brusquement » la biodiversité spécifique, on assiste souvent à une diversification importante des espèces (spéciation massive) suite aux crises : ce sont des radiations évolutives (figure 89 ; encadré P).
- Explication généralement avancée (en lien avec la théorie de la niche écologique) : Les groupes survivants se diversifient et occupent les niches écologiques laissées vacantes par les organismes éteints.



(a) Quelques groupes de Vertébrés Amniotes



(b) Quelques groupes de Plantes vasculaires

▲ FIGURE 89. Histoire évolutive de quelques groupes taxonomiques montrant des radiations évolutives après la crise K-T (Oiseaux, Mammifères, Angiospermes).

D'après LIZEAUX, BAUDE et al. (2008).

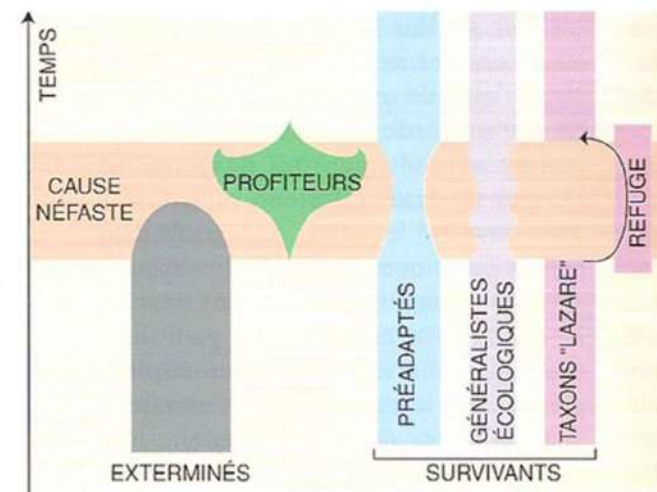
La largeur de chaque « bulle » est proportionnelle à la biodiversité spécifique.

Encadré P Le « comportement » des espèces lors des crises biologiques

Pour information

➤ En fonction de l'effet d'une crise biologique sur les espèces, on peut proposer ces quelques catégories (figure a) :

- Les **exterminés** sont les espèces ou groupes qui disparaissent lors de la crise.
- Les **profiteurs** sont les espèces ou groupes qui prolifèrent, voire apparaissent, lors de la crise puis disparaissent à la fin. Ce sont donc souvent des espèces capables d'occuper des niches écologiques laissées vacantes par les exterminés mais qui ne sont plus compétitives après la crise face aux espèces à venir.
- Les **survivants** sont les espèces ou groupes présents avant et après la crise.



▲ FIGURE a. Typologie du « comportement » des espèces lors d'une crise biologique.

Source exacte inconnue. Inspiré de LETHIERS (1998)

➤ Au sein des **survivants** , trois catégories sont reconnues :

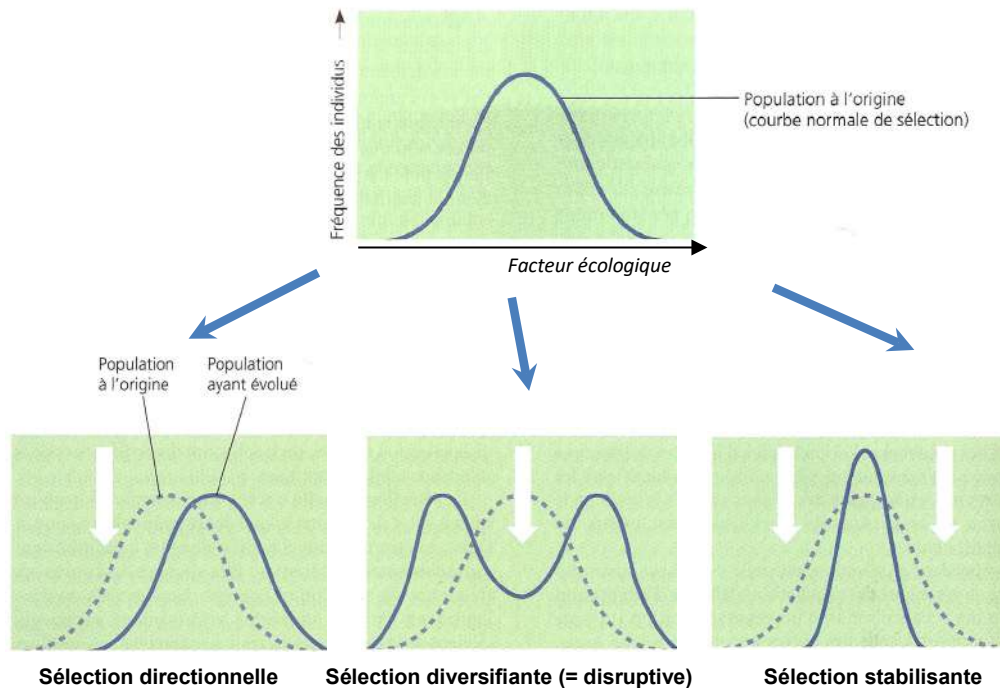
- Les **préadaptés** : ce sont les espèces ou groupes préexistants dont les caractéristiques leur permettent d'occuper les nouvelles niches écologiques générées par la crise.
- Les **généralistes écologiques** : ce sont les espèces ou groupes préexistants aptes à occuper des niches écologiques variées et donc, par nature, peu exigeants.
- Les **taxons Lazare** : ce sont des organismes présents avant et après la crise mais qui disparaissent du registre fossile lors de la crise. L'explication avancée est que leurs populations sont considérablement réduites lors de la crise, cantonnées à des zones refuges de petite taille (ce qui diminue la chance d'être fossilisés), et qu'ils recolonisent les milieux une fois la crise passée.

Ils sont nommés facétieusement en référence au personnage de Lazare ressuscité par Jésus dans le Nouveau Testament

➤ Bien évidemment, les **radiations évolutives** ne peuvent s'opérer qu'à partir de groupes survivants.

β. Les déplacements durables de niche, une modalité d'évolution sur laquelle agit la sélection naturelle

Voir BCPST2 (Mécanismes de l'évolution)



▲ FIGURE 90. Typologies de sélection naturelle appliquées à un paramètre écologique.

D'après CAMPBELL & REECE (2004), modifié.

(!) Bien entendu, si sélection il y a, ce sont in fine des génotypes qui sont conservés.

Pour rappel (ou anticipation sur le chapitre 21), on appelle **sélection naturelle** le **tri par survie différentielle des individus, génotypes et allèles d'une population sous l'effet de la pression du milieu environnant**.

- Quand il y a sélection, **trois modalités** sont possibles (figure 90) :
 - La **sélection directionnelle** modifie la composition des populations en favorisant les phénotypes situés à une seule extrémité de la courbe normale de sélection.
Statistiquement, il y a **déplacement de la moyenne**.
 - La **sélection diversifiante (= disruptive)** modifie la composition des populations en favorisant les phénotypes situés aux deux extrémités de la courbe normale de sélection, ce qui aboutit à une répartition bimodale des phénotypes.
Statistiquement, il y a **augmentation de la variance**.

- La **sélection stabilisante** modifie la composition des populations en favorisant les phénotypes situés autour de la moyenne de la courbe normale de sélection, ce qui aboutit à un resserrement de la courbe autour de la moyenne par élimination des phénotypes extrêmes.

Statistiquement, il y a **diminution de la variance**.

- Ce raisonnement peut tout à fait **s'appliquer à un facteur écologique**, constitutif d'une **niche écologique** si un **déplacement de niche** devient **durable et héritable** par **sélection naturelle**. On pourra alors observer une **sélection des phénotypes** (et **génotypes correspondants**) en lien avec le paramètre écologique considéré (figure 90).

γ. Les convergences évolutives, des scénarios explicables par la théorie de la niche écologique

Niche	Mammifères placentaires	Marsupiaux australiens
Fouisseur	Taupe	Taupe marsupiale
Fourmilier	Tamandua	Numbat
Insectivore nocturne	Souris à sauterelles	Souris marsupiale
Grimpeur	Lémurien	Couscous tacheté
Planeur	Écureuil volant	Phalanger volant
Chasseur à l'approche	Ocelot	Chat marsupial (quoll ou dasyure)
Prédateur chasseur	Loup	« Loup » de Tasmanie

Évolution convergente. Les marsupiaux australiens ressemblent aux mammifères placentaires qui occupent les mêmes niches écologiques dans le reste du monde. Ils ont évolué de manière isolée après la séparation de l'Australie des autres continents.

▲ FIGURE 91. Exemples de convergences évolutives chez les Mammifères [pour information].

D'après RAVEN *et al.* (2007)

- On appelle **convergences évolutives** des **adaptations évolutives acquises indépendamment par plusieurs taxons et assurant la réponse à une même contrainte**.

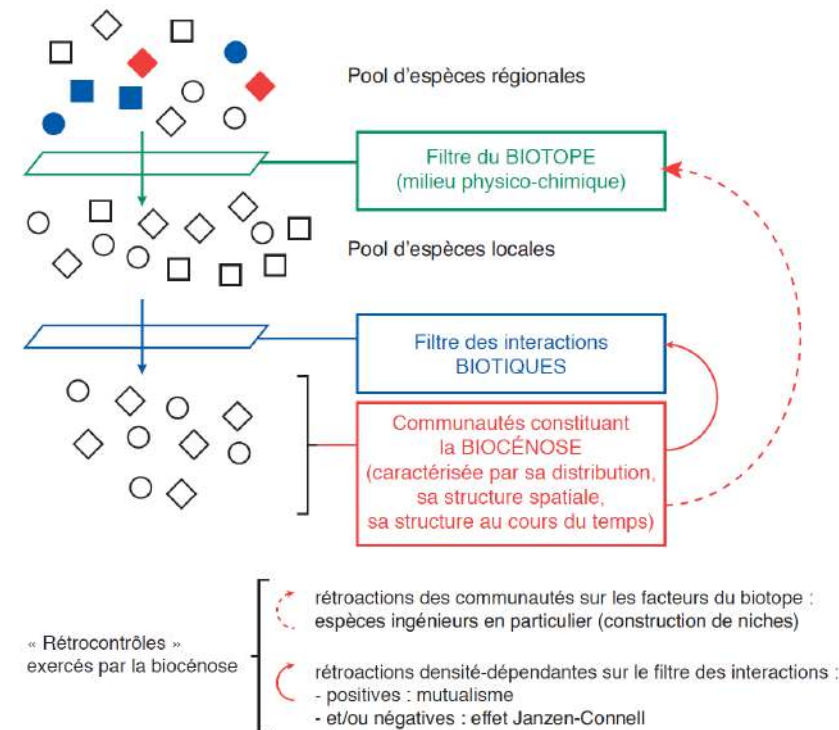
Le **programme** comprend des **exemples variés de convergences évolutives**... **Hors programme** mais **spectaculaire**, la **figure 91** présente des convergences morphologiques étonnantes : là où les **Mammifères Placentaires** ne sont **pas présents** sur le globe (Australie, Madagascar...), on observe que les **niches écologiques** ainsi **laissées vacantes** ont permis l'**apparition des mêmes types d'Animaux chez les Marsupiaux** : Taupes, « Loups », « Souris », « Chats »...

δ. L'espèce, un concept qui peut être envisagé sous l'angle de la niche écologique : l'espèce écologique

- Comme nous l'avons vu ou le verrons dans le **chapitre 21 (Mécanismes de l'évolution)**, l'**espèce** peut être **définie de plusieurs manières** sans qu'aucune définition ne soit pleinement satisfaisante.
- Parmi ces concepts, il existe le **concept écologique de l'espèce** qui définit une espèce comme **un ensemble d'organismes occupant une niche écologique donnée, c'est-à-dire ayant des exigences écologiques données, occupant une place particulière dans l'écosystème et exploitant un ensemble de ressources données**.
- Le problème est la « **niche** » en question est **très variable entre les populations d'une même espèce**... Ce concept est donc **peu opérationnel**.

E. Bilan : l'écosystème comme résultant des actions combinées et interdépendantes du biotope et de la biocénose

- Le **schéma** proposé (**figure 92**) est une forme de bilan très conceptualisé de ce que nous avons mis en évidence dans cette **première partie du cours**.



▲ FIGURE 92. La composition et la structure de l'écosystème, résultante du biotope, de la biocénose et de leurs interactions. D'après SEGARRA *et al.* (2015)

II. Des interactions entre les populations de la biocénose : les relations interspécifiques

- Les **relations interspécifiques** (= **relations hétérotypiques** de certains auteurs) sont les **interactions entre organismes d'espèces différentes**.

Capacités exigibles

- ✓ **Identifier** et **définir** les relations trophiques interspécifiques : mutualisme, parasitisme, prédation, herbivorie.
- ✓ **Prendre en compte** que leur définition s'appuie sur une nécessaire quantification des coûts / bénéfices pour les partenaires de la relation
- ✓ **Identifier** et **définir** des relations de compétitions interspécifiques pour les ressources (spatiales ou trophiques).

- Après un **panorama des relations interspécifiques** qui permet d'en **constater la diversité** et de poser les **définitions** (hélas pas toujours unanimes...), nous étudierons les **interactions explicitement au programme** : **mutualismes, symbioses** et **parasitisme, relations mangeur-mangé** (prédation au sens strict, **herbivorie**), **compétition interspécifique**.

A. La diversité des relations interspécifiques : un panorama

- Les **relations interspécifiques** peuvent être sommairement classées en diverses catégories (**figures 55-56, tableau VIII – remis pages 66-67**).

Je me suis appuyé sur des références multiples et des articles pour proposer des définitions aussi unanimes que possibles, ou bien au contraire rendre compte de la complexité de certaines définitions.

Remarque 1 : une classification largement basée sur les **coûts** et **bénéfices**

On pourra noter d'emblée que la **classification des relations interspécifiques** se base largement sur l'existence de **coûts** et/ou **bénéfices** pour chacune des **deux espèces** protagonistes impliquées.

Remarque 2 : une **dimension trophique** souvent présente

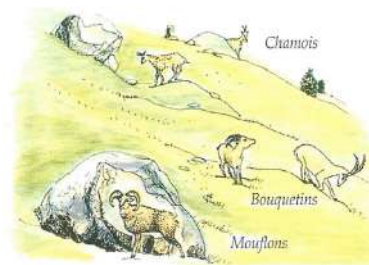
On pourra également noter d'emblée que, à l'**exception** peut-être de quelques interactions comme le **neutralisme** ou de la **compétition pour des ressources non alimentaires**, les **interactions interspécifiques** comprennent dans leur **grande majorité** une **dimension trophique**.

▼ TABLEAU [VIII]. **Effets positifs ou négatifs des relations interspécifiques sur les protagonistes**. D'après SELOSSE (2014)

PARTENAIRE A	PARTENAIRE B	Type d'interaction
+	+	mutualisme
+	-	parasitisme (ou prédation, si mort s'ensuit)
+	0	commensalisme
0	-	amensalisme
0	0	neutralisme
-	-	antagonisme (dont compétition)

L'indifférence

Neutralisme
Cohabitation d'ongulés sauvages au Mercantour

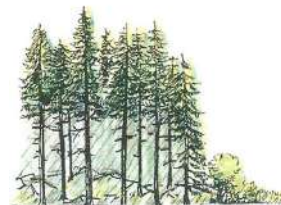


Synécie
Fucus vésiculeux sur moule

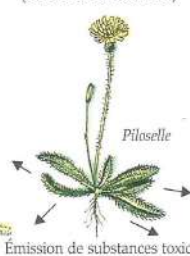


L'antagonisme

Concurrence, compétition
Concurrence pour la lumière en forêt résineuse



Amensalisme (télétoxie/antibiose)



Prédation
Renard capturant un mulot



Parasitisme
Cocou gris parasitant un nid de passereau



Les relations favorables

Commensalisme
110 espèces de coléoptères sont commensales des terriers de marmotte



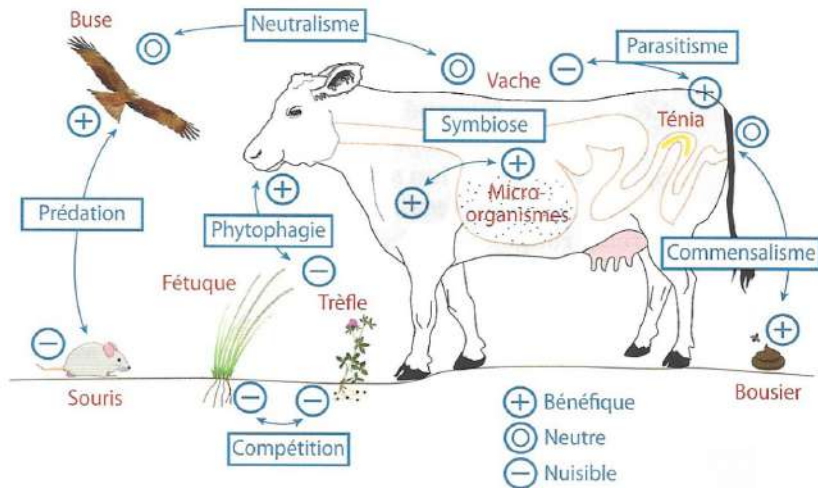
Aide mutuelle (coopération)
Colibri fécondant un hibiscus



Symbiose
Le lichen : association d'une algue et d'un champignon



▲ FIGURE [55]. **Panorama des relations interspécifiques**. D'après FISCHESSE & DUPUIS-TATE (2007).



▲ FIGURE [56]. Quelques relations interspécifiques dans la prairie.
D'après SAINTPIERRE et al. (2017).

1. Les relations indifférentes (neutralisme au sens large), interactions sans bénéfices ni coûts particuliers pour les protagonistes

- On peut appeler **relations indifférentes**, les **interactions interspécifiques sans bénéfices ni coûts particuliers pour les espèces protagonistes** : c'est le **neutralisme au sens large**.

a. Le neutralisme au sens strict ou cohabitation neutre

- Le **neutralisme au sens strict** ou **cohabitation neutre** est la **coexistence de deux espèces dans un même écosystème sans aucune interaction, ou bien sans que ces interactions n'impactent positivement ou négativement l'une des espèces.**
Quelques auteurs considèrent que l'absence d'interaction n'est pas du neutralisme... mais juste une **absence d'interaction** !

Ex. Un Oiseau et une Vache vivant dans la même prairie.

b. La synécie, une association physique durable sans réel impact sur les protagonistes [hors programme]

- La **synécie** est l'**association de deux organismes vivants qui vivent durablement voire définitivement ensemble, sans que cela ne soit bénéfique ou négatif pour l'un ou l'autre.**

Ex. Un Lichen qui croît sur un arbre sans l'affecter (l'arbre vivra aussi bien sans le Lichen, et le Lichen aurait très bien s'implanter sur un autre support... ils vivront pourtant durablement ensemble).

Le mot « **synécie** » peut avoir un autre sens en écologie. Il peut désigner un **stade d'évolution d'un groupement végétal vers une formation particulière** dans le cadre des **successions écologiques** – partie III). Ce mot n'a guère d'importance à notre niveau.

2. Les relations antagonistes, où au moins l'un des partenaires subit un préjudice

a. La compétition interspécifique, opposition dans le cadre de l'utilisation d'une même ressource

- La **compétition** (ou **concurrence**) **interspécifique** est une **interaction où les deux protagonistes luttent pour la même ressource (ou les mêmes ressources)** (lumière, habitat, sol, nourriture...), **ou se combattent directement**.

Ex. **compétition pour la lumière** entre les **espèces de la strate herbacée** : les plus hautes recevront plus de lumière.

Ex. **figure 56** : Trèfle et Fétuque en **compétition** pour les ressources du sol.

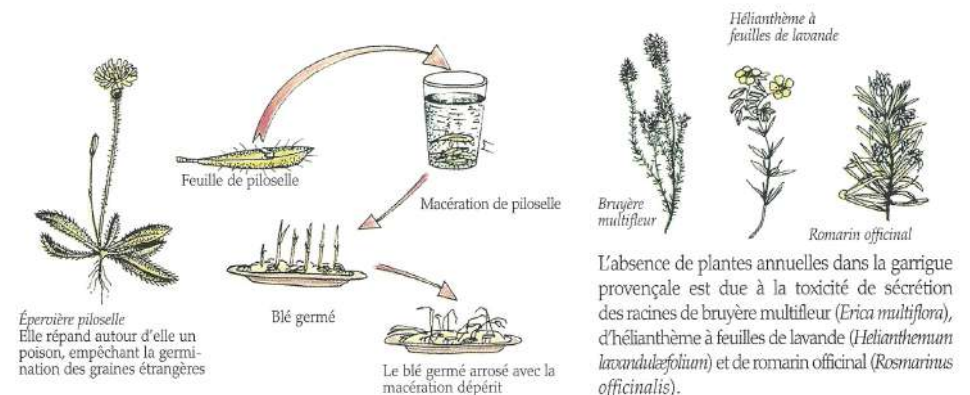
b. L'amensalisme, interaction neutre pour un protagoniste et néfaste pour l'autre

- L'**amensalisme** est une **interaction neutre (sans bénéfice ni coût) pour une espèce mais négative (avec un coût) sur l'autre espèce.**

Ex. **piétinement d'herbacées** par les **Mammifères** (aucun intérêt pour les Mammifères mais la **survie des plantes** est impactée).

L'amensalisme

Certaines plantes utilisent des substances toxiques pour lutter contre leurs rivaux ; voici deux exemples de « **télétoxie** »



▲ FIGURE 92bis. La télétoxie, un cas d'amensalisme.

D'après FISCHESSE & DUPUIS-TATE (2007).

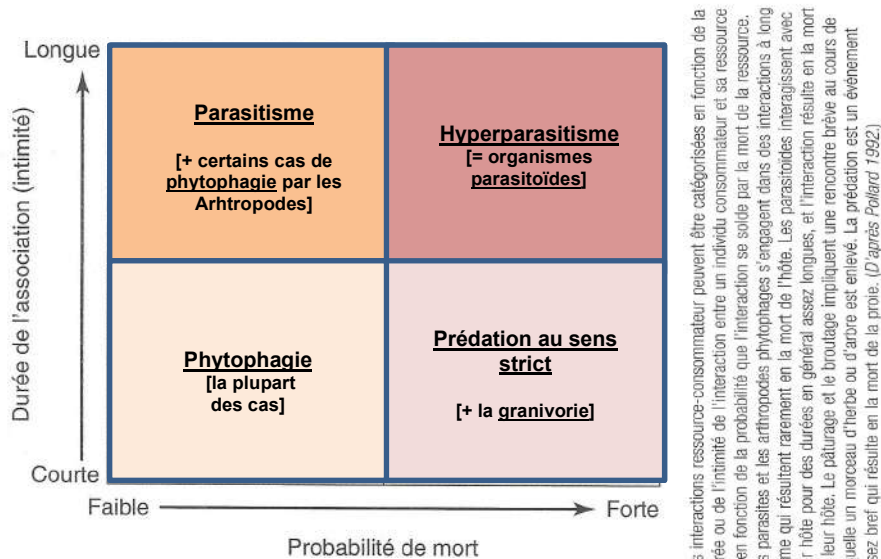
La **figure 92bis** fait référence à un cas d'amensalisme :

- La **télétoxie** : **production dans le sol, par certaines plantes (ex. Chiendent, Piloselle...), de composés toxiques qui inhibent ou limitent le développement d'autres espèces.** On notera toutefois que la plante qui fait cela s'approprie des ressources et donc ce n'est pas complètement « neutre » (mais plutôt bénéfique) pour elle ! On peut alors la considérer comme de **relevante de la compétition par interférence**.
- Cette relation est appelée **antibiose** quand elle concerne des **micro-organismes**.

Connaissez-vous l'allélopathie ?

La **télétoxie** est un cas particulier d'**allélopathie**, particulièrement intéressant en **agriculture durable**. Au sens large, on appelle **allélopathie** l'ensemble des **mécanismes chimiques de communication et/ou de défense des plantes vis-à-vis d'autres espèces de plantes, ayant un impact (positif ou négatif) sur ces dernières**.

c. Les relations mangeur-mangé ou prédation au sens large



▲ FIGURE 93. Diversité des relations de consommation / exploitation en fonction de la durée de l'interaction et de la chance de mort pour l'organisme consommé.

D'après RICKLEFS & MILLER (2004), modifié / simplifié.

- Les **relations mangeur-mangé** ou **prédation au sens large** désignent les interactions où l'un des protagonistes ingère tout ou partie de l'organisme de l'autre espèce, ce qui assure au premier un apport de matière et d'énergie.

a. La phytophagie (ou herbivorie au sens large), consommation d'un autotrophe (producteur primaire) par un hétérotrophe (consommateur primaire)

- La **phytophagie** (ou **herbivorie au sens large**) désigne la situation où le « mangeur » (appelé ici **consommateur primaire**) consomme un **producteur primaire**, c'est-à-dire un organisme végétal.
- Le **végétal** est souvent consommé partiellement et survit généralement à l'interaction.

Ex. Vache broutant des espèces herbacées dans la prairie.

Remarque : la **mycophagie** (consommation de 'champignons') est souvent incluse pragmatiquement dans la phytophagie au sens large, ou du moins en est rapprochée, alors même que les 'champignons' sont hétérotrophes (en tout cas au carbone). En effet, comme dans le cas d'un végétal chlorophyllien, l'organisme mangé est ici un organisme à vie fixé et n'est souvent consommé que partiellement, survivant généralement à l'interaction.

β. La prédation au sens strict, consommation d'un hétérotrophe par un autre hétérotrophe (consommateur secondaire)

- La **prédation au sens strict** désigne la situation où le « mangeur » (appelé ici **consommateur secondaire**, ou encore **prédateur au sens strict**) consomme un autre consommateur (appelée **proie**), c'est-à-dire un organisme animal. La proie est souvent tuée dans le cadre de l'interaction ; des cas litigieux existent* (figure 93).

Ex. Renard/Buse (figure 56) capturant et mangeant un Mulot.

* Les **organismes hématophages** (= qui s'alimentent de sang) ne tuent pas leur « proie ». Si l'interaction est durable (cas des Sangsues), on peut parler de **parasitisme**. Si l'interaction est brève (cas des Moustiques), on peut alors parler de « **microprédation** ».

d. Le parasitisme, interaction durable où un parasite vit et se nourrit aux dépens d'un hôte

a. Proposition d'une définition

- Le **parasitisme** (figure 93) est une **interaction durable** où un organisme (**parasite**) exploite et se nourrit de l'autre partenaire (**hôte**) sans que l'interaction n'entraîne la mort de l'hôte ou, du moins, pas à court terme.
- À plus ou moins long terme, la **mort** peut tout de même parfois intervenir.
- L'interaction est **souvent obligatoire pour le parasite** (même s'il arrive, rarement, qu'elle soit **facultative**).

Ex. 1 Petite Douve du Foie parasitant les Mammifères brouteurs

Ex. 2 figure 56 Ténia parasitant les Mammifères

Ex. 3 Les virus et les micro-organismes pathogènes [même si, dans la pratique, on réserve souvent le terme de « parasite » aux organismes eucaryotes pluricellulaires ; pour un écologue, considérer des Bactéries pathogènes comme parasites n'est toutefois pas choquant : voir § γ].

β. Endoparasites et ectoparasites

- Le plus souvent, le parasite **vit à l'intérieur de l'hôte** (on parlera d'**endoparasitisme**) mais il peut arriver que le parasite **reste à la surface extérieure de l'hôte** (**ectoparasitisme** : cas des Tiques par exemple).

γ. Discussion de la définition : cas des microprédateurs et des parasitoïdes

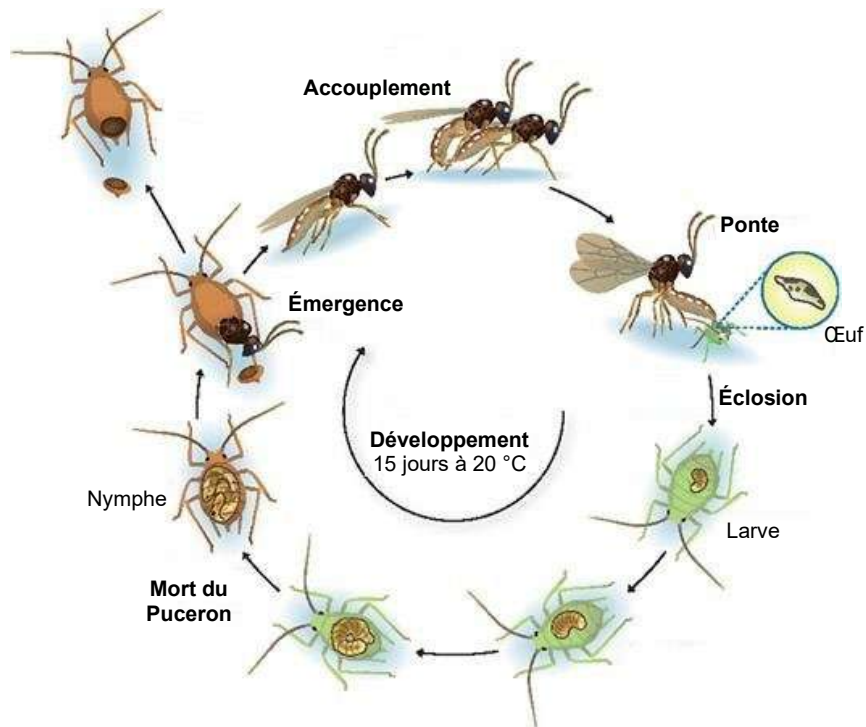
- Le terme de « parasite » est toutefois souvent utilisé dans d'autres sens ne correspondant pas exactement à la définition que nous avons énoncée au § α.

Exemple 1 : les Moustiques sont considérés comme « parasites » des Mammifères alors que l'interaction est transitoire, il s'agirait en réalité plutôt de « **microprédation** ».

Exemple 2 : les Insectes « parasitoïdes » (souvent des Hyménoptères ou des Diptères) (parfois appelés « **hyperparasites** ») (figure 93) pondent leurs œufs dans les larves ou adultes d'autres Insectes qui meurent (parfois lentement) mais de manière certaine.

(!) Certains auteurs ont alors proposé de distinguer les parasites « **biotrophes** » (qui ne tuent pas l'hôte) et les parasites « **nécrotrophes** » (qui tuent l'hôte).

Les organismes parasitoïdes (figure 94) sont de plus en plus utilisés en agronomie dans le cadre de la lutte biologique.



▲ FIGURE 94. Cycle de vie d'un Hyménoptère parasitoïde du Puceron [pour information].
<https://www6.inra.fr/encyclopedie-pucerons/Pucerons-et-agriculture/Luttes/Lutte-biologique>
 (consultation avril 2018), modifié / simplifié

δ. Les organismes pathogènes : souvent parasites du point de vue de l'écologie

- Comme suggéré dans le § α, les **organismes pathogènes**, c'est-à-dire les **organismes qui infectent une autre espèce de manière à s'alimenter et se reproduire et l'affaiblissement physiologiquement (pouvant aller jusqu'à le tuer, souvent de manière progressive), provoquant des manifestations visibles ou non appelées symptômes**, sont des **parasites** pour un écologue, plus précisément, des **endoparasites**.

En effet, vous constaterez que la plupart des **pathogènes**, y compris si ce sont des **Bactéries**, répondent en tous points à la **définition du parasitisme**.

Certains sont toutefois plutôt des **amensaux**, comme certaines souches virulentes d'*E. coli* qui ne gagnent rien à leur virulence (effet neutre) alors que l'**organisme hôte** (Mammifère) est impacté négativement.

3. Les relations favorables, où au moins l'un des protagonistes tire un bénéfice de l'interaction (sans nuire à l'autre)

a. Cas où un seul protagoniste tire un bénéfice de l'interaction (les carposes)

- Terme extrêmement rare donné à titre informatif, on peut appeler **carposes** les **interactions interspécifiques où une seule espèce est bénéficiaire de la relation, sans que l'autre n'en tire ni avantage ni coût**. Ce terme n'est pas à retenir et vous est donné pour information.

Certains auteurs parlent de « **commensalisme** » au sens le plus large pour toutes ces interactions mais le terme a en réalité un sens plus restreint.

α. Le commensalisme, interaction trophique où un protagoniste consomme les restes de repas de l'autre (ou des déchets produits) [inclus syntrophie]

- Le **commensalisme** (étym. « à la même table ») est une **interaction profitable pour l'un des organismes (appelé commensal) qui prélève de la nourriture à l'autre espèce (parfois appelée hôte), mais sans impact notable pour cette seconde espèce**.

Quelque 2 000 espèces animales différentes vivent en commensales ou en parasites dans les fourmilières où elles profitent de l'ambiance favorable, constante et chaude.



▲ FIGURE 95. Quelques commensaux (et parasites) dans les fourmilières [pour information].
 D'après FISCHESSE & DUPUIS-TATE (2007)

Ex. 1 Insectes vivant dans les terriers de Mammifères, ou encore les fourmilières... qui se nourrissent des restes de repas de leur hôte (figure 95).

Ex. 2 certains Bactéries intestinales comme la célèbre *E. coli* (même si certaines souches sont pathogènes).

Ex. 3 les Acariens qui se nourrissent de peaux mortes et de phanères (poils, cheveux...) dans votre lit.

Ex. 4 figure 56 : Coléoptère coprophage (= mangeant des déjections, donc des restes de repas) [ici le Bousier] → syntrophie ??

Quand une Bactérie se nourrit des déchets du métabolisme d'une autre, on parle de **syntrophie**. Certains auteurs étendent la définition à tout organisme vivant des déchets (métaboliques ou non) produites par un autre (on peut alors y inclure les organismes coprophages).

β. L'inquilinisme, interaction où l'abri d'un organisme est utilisé par une autre espèce [pour information ?]

- L'**inquilinisme** [parfois utilisé – à tort – dans le sens de « commensalisme »] est une **interaction profitable pour l'un des organismes (appelé inquilin) qui trouve un**

abri dans l'autre organisme ou dans son lieu de vie, sans que l'organisme fournissant l'abri n'en tire ni bénéfice, ni coût.

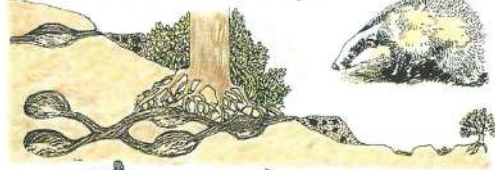
Ce terme est l'un des plus mal définis qui soit, recouvrant des réalités variées selon les auteurs...

- En général, les **inquilins** sont **souvent des commensaux**, mais **pas toujours**.
- Certains **inquilinismes** peuvent toutefois évoluer en **parasitisme**.

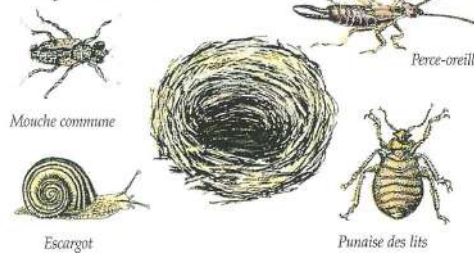
Ex. 1 Poisson-clown vivant dans une **Anémone de mer** qui le protège des prédateurs. Il n'y a pas prélèvement de nourriture de l'hôte.

Ex. 2 Espèces vivant dans les **nids** (figure 96) ou les **fourmilières** (figure 95), dont beaucoup sont aussi **commensales** !

Dans le terrier du blaireau, comme dans celui de la marmotte, s'abritent de nombreuses espèces.

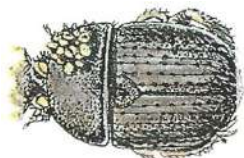


Les nids d'oiseaux servent de domicile à une petite faune d'invertébrés que l'oiseau porte sur lui ou qui arrivent indépendamment.



▲ FIGURE 96. **Quelques commensaux (et parasites) dans les fourmilières [pour information].**
D'après FISCHESSE & DUPUIS-TATE (2007)

γ. La phorésie, interaction où une espèce en transporte une autre [pour information ?]



Géotrupe véhiculant des acariens

Pour se faire véhiculer, le rémora se fixe à des animaux marins à l'aide d'un disque fonctionnant comme une ventouse.

▲ FIGURE 97. **Un exemple de phorésie [pour information].**
D'après FISCHESSE & DUPUIS-TATE (2007)

- La **phorésie** est une **interaction où une espèce (le phoronte) se sert d'une autre (souvent appelée hôte) dans une simple fonction de transport.**

On utilise aussi parfois le mot « phorésie » pour tout transport, même dans le cas d'une interaction parasite...

Ex. 1 Épizoochorie (semences qui s'arrosent sur les Animaux)

Ex. 2 Acariens transportés par des Insectes (figure 97)

b. Cas des interactions réciproquement profitables aux deux partenaires : les mutualismes

- On appelle **mutualismes** les **interactions interspécifiques réciproquement profitables aux deux protagonistes.**

α. La symbiose (au sens français), un mutualisme durable

- La **symbiose** est un **mutualisme durable** entre deux espèces qui généralement **associent et/ou modifient une partie de leur anatomie dans le cadre de l'interaction.**
- L'interaction peut être **obligatoire** (pour l'un ou les deux partenaires) ou **facultative** (pour l'un ou les deux partenaires).

Ex. Lichens, Mycorhizes, (voir TP J2 Écosystèmes), **nodosités racinaires** (voir TP C Cellules).

Discussion de la notion de symbiose

- Pour les **auteurs francophones**, la **symbiose** désigne un **mutualisme (interaction réciproquement profitable entre êtres vivants) durable** entre deux espèces qui généralement **associent et/ou modifient une partie de leur anatomie dans le cadre de l'interaction.** Il y a donc exclusion ici des mutualismes transitoires (ex. pollinisation des Angiospermes par les Insectes). C'est le sens **retenu plutôt dans le programme.**
- Pour les **auteurs anglo-saxons**, le sens est **très différent** : il s'agit plutôt de **toute interaction durable entre deux organismes**, quelle que soit son influence sur les partenaires (**positive, neutre ou négative**).

β. La coopération interspécifique, un mutualisme transitoire

- La **coopération** est un **mutualisme transitoire.**
- Là encore, l'interaction peut être **facultative** ou **obligatoire** pour l'un ou les deux partenaires.

Ex. Entomogamie (= **entomophilie, pollinisation par les Insectes**). L'Insecte récupère de la **nourriture** et la **plante** peut poursuivre sa **reproduction sexuée.**

NB L'interaction est ici mutuellement **obligatoire** (ce qui ne veut pas dire qu'elle est forcément spécifique : nombre de plantes peuvent être pollinisées par nombre d'espèce d'Insectes différentes, et inversement des Insectes peuvent butiner des espèces variées).

B. La coopération interspécifique, ensemble d'interactions interspécifiques brèves à bénéfices réciproques

- La **coopération interspécifique** est une **interaction transitoire entre deux espèces qui en retirent mutuellement un avantage** (figure 98).

1. Principales fonctions possibles des coopérations

- La **coopération** peut **faciliter**, pour l'un ou les deux protagonistes, la **réalisation de fonctions variées** dont voici les principales.

a. Rôle trophique

- Beaucoup de coopérations assurent un **rôle trophique**, c'est-à-dire **facilitent l'alimentation** d'au moins un protagoniste.

Ex. 1 Pollinisation animale (zoogamie : entomogamie, etc.) : fournit de la nourriture à l'Animal (ex. nectar)

Ex. 2 Dispersion des semences par les Animaux (zoochorie) : fournit de la nourriture à l'Animal (pulpe des fruits)

Ex. 3 Fourmis se nourrissant du **miellat, exsudat sucré constituant les excréments des Pucerons** qu'elles protègent.

L'alerte réciproque :
Regroupement de ruminants en Afrique

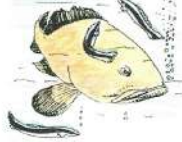


Le nettoyage :

Le vanneau éperonné et le pluvier débarrassent le crocodile du Nil des tiques et des insectes nichés dans les replis de sa peau écaillée.



Le barbillon des tropiques nettoie les poissons des parasites qui vivent sur leur peau. On retrouve ces « poissons nettoyeurs » dans les eaux du Parc National de Port-Cros.



La coopération entre plantes et animaux :
LA POLLINISATION CROISÉE PAR LES INSECTES

Pour attirer l'insecte, la fleur exhale des parfums et comporte des motifs colorés appropriés. Ici, une orchidée Ophrys dont l'un des pétales (labelle) ressemble à l'abdomen d'une abeille.



LA POLLINISATION PAR D'AUTRES ANIMAUX

Des oiseaux, des chauves-souris et de petits marsupiaux grimpeurs assurent des rôles de pollinisateurs. Au Brésil, 20 % des plantes à fleurs sont fécondées par les oiseaux.



LA DISPERSION DES SEMENCES

Le casse-noix moucheté contribue à la dissémination des graines de pin cembro, qu'il entrepose dans des centaines de cachettes au sol.

Casse-noix moucheté et son enclume

Cône de pin cembro



Les grives aident à la propagation de l'if et du gui, dont elles apprécient les baies. Protégée par des mucilages et une enveloppe dure contre les sucs digestifs de l'oiseau, la graine sera rejetée à distance avec les excréments.



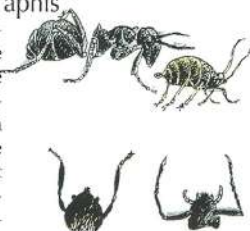
LES ASSOCIATIONS

Les associations de bernard-l'hermite et d'anémone de mer sont variées. Lors de sa mue, changeant de coquille pour y protéger son abdomen mou, ce bernard-l'hermite a soin d'y transplanter l'anémone.



Fourmi et puceron aphid

Prenant l'arrière du puceron pour la tête d'une autre fourmi, l'ouvrière le tapote pour solliciter de la nourriture. Le puceron répond en émettant une goutte de miellat, comme le ferait une fourmi. Sur ce malentendu repose la coopération entre les deux espèces.



b. Rôle de protection ou défense

- Beaucoup de coopérations assurent un **rôle de protection** : habitat fourni par un **protagoniste**, **défense** contre une **espèce antagoniste** (prédateur, parasite...)...

Ex. 1 Pucerons protégés contre leurs **prédateurs** (ex. larves de Coccinelles, ou Coccinelles adultes) par les **Fourmis** qui les élèvent

Ex. 2 'plantes' attirant des **prédateurs de phytophages** en leur offrant **nourriture**, **abri**... → voir **phytophagie (D.1)**.

c. Rôle dans le cycle de reproduction ou développement

- Beaucoup de coopérations assurent un **rôle trophique**, c'est-à-dire **facilitent l'alimentation** d'au moins un protagoniste.

Ex. 1 Zoogamie permettant à la **plante** de **se reproduire**, malgré son caractère fixe

Ex. 2 Zoochorie permettant à la **plante** de **se disperser**, malgré son caractère fixe

2. Caractère spécifique ou non spécifique de la coopération

- La **coopération** peut être **spécifique** (**toujours entre les mêmes espèces**) ou non spécifiques (**entre espèces différentes**).

Ex. avec la pollinisation entomophile

On distingue classiquement **trois types de pollinisateurs** en fonction du **degré de spécificité** de la pollinisation :

- Les **pollinisateurs polylectiques** qui **butinent des fleurs variées** (ex. Abeille mellifère, nombreuses Abeilles sauvages)
- Les **pollinisateurs oligolectiques** qui **butinent un nombre restreint de fleurs (une famille, souvent)** (ex. cas de nombreuses Abeilles sauvages)
- Les **pollinisateurs monolectiques** **ne butinent qu'une espèce (ou un genre) de fleurs** (ex. cas de nombreuses Abeilles sauvages)

(!) Dans ce dernier cas, la plante est elle-même dépendante de la présence de son pollinisateur spécifique.

3. Caractère obligatoire ou facultatif de la coopération

- La **coopération** peut être **obligatoire** (**indispensable à la survie**) ou **facultative** (**non indispensable à la survie**) pour l'une ou les deux espèces.

Ex. de la pollinisation entomophile

- Certains Insectes pollinisateurs** (mais pas tous !) peuvent **consommer autre chose** que du nectar ou du pollen : la **pollinisation** est donc **facultative** pour eux ;
- Les 'plantes' **entomophiles** sont en revanche **dépendantes des Insectes** dans leur **pollinisation** : l'interaction est pour elles **obligatoire**.

▲ **FIGURE 98. La coopération : quelques exemples [pour information].**

D'après FISCHESSE & DUPUIS-TATE (2007)

C. La symbiose et le parasitisme, des interactions interspécifiques durables à bénéfiques respectivement réciproques et unilatéraux

- Ces deux types relations sont ici **traitées conjointement** car ce sont toutes deux des **interactions durables**, au sens où nous l'avons défini **précédemment**.
Au passage, au sens anglo-saxon (non retenu ici), le mot « **symbiose** » est synonyme de **toute interaction durable**.
- En outre, le sujet « **symbiose et parasitisme** » est un **classique des concours** et il est difficile de réaliser cette comparaison sans y avoir réfléchi avant.

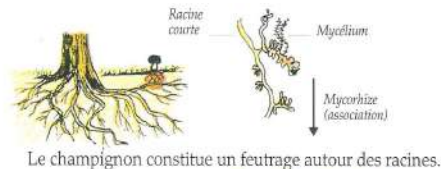
1. Panorama introductif des relations symbiotiques et parasitaires : des relations qui affectent tous les types d'organismes

a. Cas des relations symbiotiques

LES DEUX ASSOCIÉS SONT DISTINCTS
Les associations mycorhiziennes



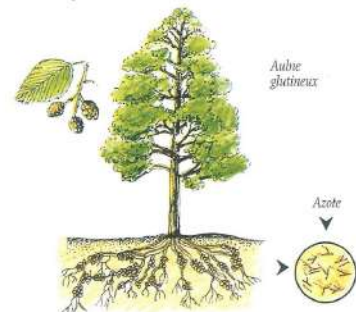
Le champignon forme des pelotes dans les cellules de la racine (mycorhize endotrophe).
Chez les orchidées, le champignon, après avoir aidé à la germination de la graine, envahit le tubercule de fins mycéliums.



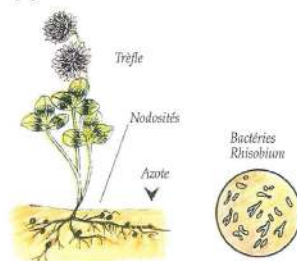
Le champignon constitue un feutrage autour des racines.

Quelques hyphes pénètrent entre les cellules (mycorhize ectotrophe).

La plupart des arbres forestiers vivent en symbiose avec des champignons.

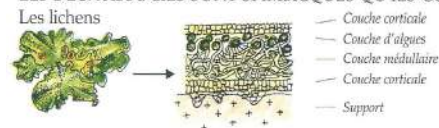


Les nodosités des racines de l'aubépine renferment des actinomycètes fixateurs d'azote.



Les légumineuses, en digérant les bactéries des nodosités de leurs racines, bénéficient de l'azote atmosphérique qu'elles ont fixé.

LES DEUX ASSOCIÉS SONT SI IMBRIQUÉS QU'ILS CONSTITUENT UN ÊTRE NOUVEAU : LES LICHENS



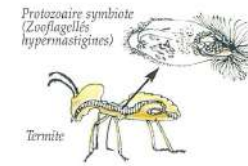
Reproduction par sorédie (algue entourée d'une gaine de mycélium de champignon)



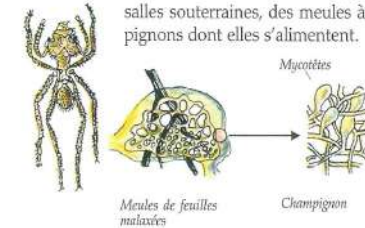
▲ FIGURE 99. **Quelques symbioses chez les 'plantes'**. D'après FISCHESSE & DUPUIS-TATE (2007)

Chez les animaux

Termite et son protozoaire cilié symbiote qui dégrade cellulose et lignine.



Les fourmis Atta constituent, dans des salles souterraines, des meules à champignons dont elles s'alimentent.



+ pensez aux **micro-organismes chez la Vache** !
(chapitre 7)

▲ FIGURE 100. **Quelques symbioses chez les Animaux**.
D'après FISCHESSE & DUPUIS-TATE (2007)

- Il peut exister des **relations symbiotiques** (figures 99-100) :

- Entre **micro-organismes** (entre Bactéries, entre une Bactérie et un 'protozoaire', entre 'algues unicellulaires...') ;
- Entre des **micro-organismes** et des '**plantes**' (cas des **nodosités** et des **Lichens**) ou des 'champignons' ;
- Entre des **micro-organismes** et des **Animaux** (cas des **bactéries symbiotiques du tube digestif** → pensez à celles de la **Vache** !)
- Entre **plantes**, entre '**champignons**', ou entre '**plantes**' et '**champignons**' (cas des **mycorhizes**) ;
- Entre **Animaux** (souvent classées dans la **coopération**, car les deux organismes sont rarement imbriqués) ;
- Et même entre **Animaux** et **organismes 'végétaux'**.

C'est très rare mais il existe par exemple, sur la côte atlantique, un **ver marin qui réalise une symbiose avec des micro-algues** (photosymbiose).

b. Cas des relations parasitaires

- Comme nous l'avons vu plus haut, les **micro-organismes pathogènes** (Bactéries, 'champignons', 'protozoaires...') peuvent être considérés comme des **parasites** par l'écologie.

On peut même citer aussi les **virus** qui sont des **parasites du système d'expression des cellules** (même si leur nature d'être vivant est fort discutée).

- Les **relations parasitaires les plus visibles** ou célèbres affectent des **organismes pluricellulaires** ; on peut les observer :

- Entre **Animaux** : exemple de la **Petite Douve du foie** (qui touche les Moutons potentiellement **tout Mammifère brouteur** dont les **Vaches**) (figure 101)

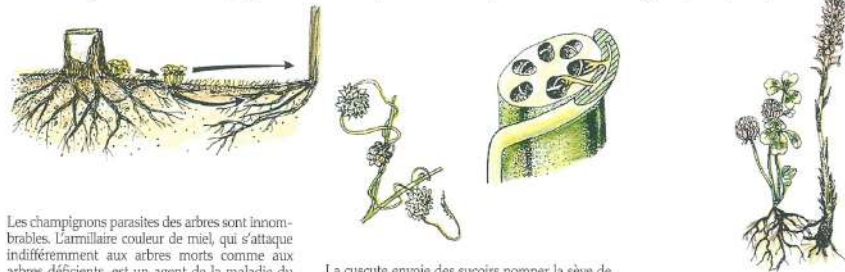
Les **cycles de vie des organismes parasitaires** peuvent **s'effectuer dans un seul hôte** (**cycles monoxènes = homoxènes**) ou **plusieurs hôtes successifs** (**cycles hétéroxènes : cycles dixènes, trixènes, voire tétraxènes**). Dans ce second cas, des **formes libres** (souvent **résistantes**) permettent de **passer d'un hôte à l'autre**.

- Entre **végétaux** : exemples de la **Cuscuta** (figure 101) (encadré)

Chez les plantes

LES PARASITES COMPLETS

Ils sont dépourvus de chlorophylle et donc incapables de fabriquer des matières organiques qu'ils prélèvent chez d'autres.



Les champignons parasites des arbres sont innombrables. L'armillaire couleur de miel, qui s'attaque indifféremment aux arbres morts comme aux arbres défectueux, est un agent de la maladie du rond. En effet, il peut se transmettre par les racines et s'étend de façon concentrique d'un arbre contaminé à ses proches forestiers.

La cuscute envoie des suçoirs pomper la sève de son hôte dont elle a enveloppé les parties aériennes d'un lacs inextricable. Elle perd alors tout contact avec le sol.

Les orobanches implantent leurs suçoirs dans les racines d'un hôte nourricier, ici un trèfle.

LES HÉMI-PARASITES

Bien que pourvues de chlorophylle, certaines plantes supérieures n'hésitent pas à parasiter d'autres espèces.

Mélampyre des bois parasitant une graminée

Le mélampyre des bois applique des suçoirs sur la surface des racines d'une plante hôte.

Chez les animaux

Les parasites animaux sont innombrables. Selon qu'ils vivent sur ou dans leur hôte, on les classe en :

ECTO-PARASITES



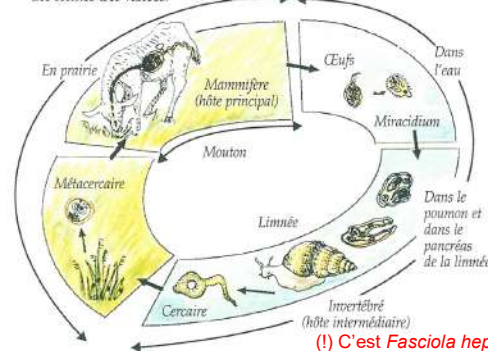
SITUATION INTERMÉDIAIRE

La femelle de chique s'enfonce dans la peau et communique avec l'extérieur par son extrémité postérieure pour expulser les œufs hors de l'hôte.



ENDO-PARASITES

À l'exemple de la douve du foie, ils peuvent avoir des cycles très complexes et utiliser plusieurs hôtes lors de leur développement qui leur fait adopter des formes très variées.



(!) C'est *Fasciola hepatica*, et non *Dicrocoelium dendriticum*

▲ FIGURE 101. Quelques exemples de parasitisme.
D'après FISCHESSE & DUPUIS-TATE (2007)

Les Angiospermes parasites (figure 101) peuvent être divisées en :

- **Hémiparasites** (88 % des cas) : **plantes parasites capables de photosynthèse**. Parmi elles, certains sont des **parasites obligatoires** (elles ne peuvent survivre sans parasiter un hôte) alors que d'autres sont des **parasites facultatifs** (elles peuvent vivre avec ou sans parasitisme).
 - **Holoparasites** (12 % des cas) : **plantes parasites incapables de photosynthèse**. Leur parasitisme est donc nécessairement obligatoire.
- Selon la **localisation du branchement des plantes parasites**, on peut distinguer les **épiphytes** (ancrées sur la tige de l'hôte) et les **épirhizes** (ancrées sur le système racinaire de l'hôte). Les **Angiospermes endoparasites** sont très rares (seules les fleurs sont externes à l'hôte).

- Entre **Animaux et végétaux** : exemples des **Insectes galligènes** (qui produisent des galles, souvent par leurs **larves**).
- Entre 'champignons' et d'autres **organismes** : cas des 'champignons' parasites.

2. Symbiose et parasitisme, des interactions durables qui affectent les fonctions de relation des protagonistes

- On rappelle qu'on appelle **fonctions de relations** l'ensemble des fonctions physiologiques permettant à un organisme de s'intégrer dans son environnement, de le percevoir et de répondre à ses fluctuations : ancrage / mouvement, perception sensorielle, réponses aux fluctuations environnementales...

a. Une fixation et/ou une inclusion fréquente d'un protagoniste sur/dans l'autre (vie fixée)

- La **durabilité** de la relation symbiotique repose souvent sur la **fixation** d'au moins un des partenaires sur l'autre, ou bien son inclusion dans l'autre.

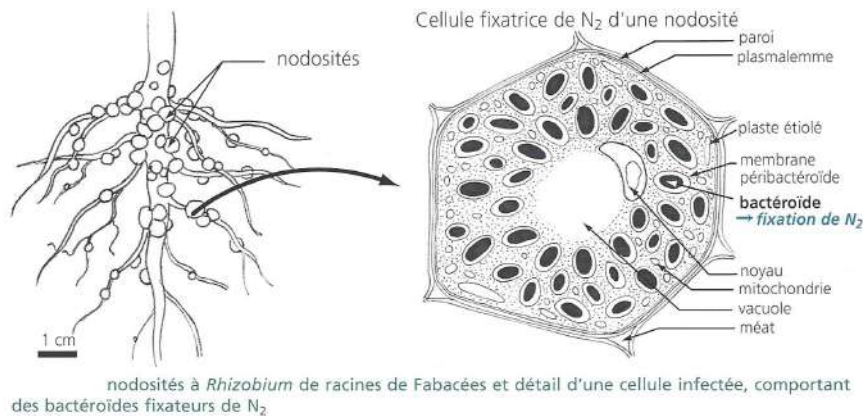
a. Cas de la symbiose : inclusion fréquente d'un protagoniste dans l'autre

- La **plupart des symbioses** supposent une inclusion d'un des partenaires dans l'autre. Exemples (parmi ceux au programme) (figures 102-104) :

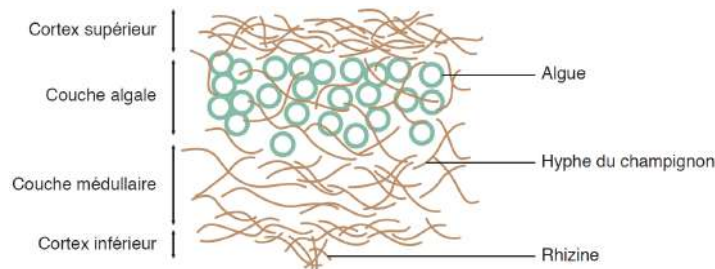
- **Nodosités** : inclusion des *Rhizobium* dans les cellules racinaires de Fabacées (formation de symbiosomes)
- **Mycorhizes** : pénétration des hyphes qui sont soit au niveau du cadre pariétal (réseau de HARTIG) [cas des **ectomycorhizes**], soit « dans » les cellules tout en conservant les deux membranes plasmiques (arbuscules, vésicules...) [cas des **endomycorhizes**]
- **Lichens** : 'algues' (Cyanobactéries ou 'algues' eucaryotes) enchâssées dans les hyphes mycéliens, éventuellement concentrées dans une couche algale. (!) Certains auteurs considèrent que les deux protagonistes sont seulement juxtaposés.
- **Bactéries/Archées symbiotiques (et autres micro-organismes) du rumin** (chapitre 7 sur la Vache) : intégration dans l'organisme animal.

Rappel

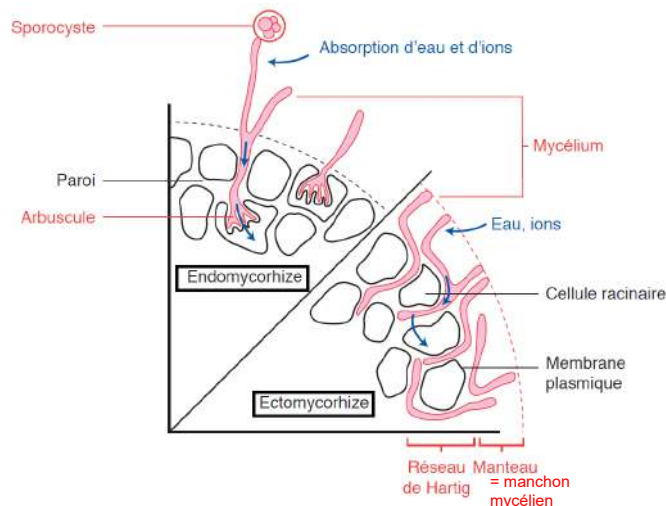
* Il existe deux types histologiques de Lichens: les **Lichens hétéromères** (figure 103) avec une couche algale localisée sous le cortex supérieur, et les **Lichens homéomères** où les 'algues' sont dispersées dans une matrice d'hyphes mycéliennes.



▲ FIGURE 102. Nodosités racinaires. D'après MEYER *et al.* (2008).



▲ FIGURE 103. Organisation histologique d'un Lichen hétéromère. D'après MEYER *et al.* (2008).



▲ FIGURE 104. Organisation des mycorhizes. D'après MEYER *et al.* (2008).

β. Cas du parasitisme : une inclusion complète du parasite dans son hôte (endoparasites) ou l'ancrage sur l'hôte par une structure fixatrice ou nourricière (ectoparasites)

• Cas des endoparasites : inclusion

▪ **Petite Douve (exemple)** : fréquemment dans un organisme, quel que soit le stade ou l'hôte (miracidium, sporocyste, cercaires, métacercas, adulte...).
NB Noter la présence de **structures de fixation** (exemple, chez la Douve, des **ventouses**) (cf. **figure 105**).

• Cas des ectoparasites : structure de fixation assurant l'ancrage du parasite sur l'hôte et sa nutrition

▪ Exemple de la **Tique** et de son **rostre** permettant de piquer les **Mammifères**
▪ Exemple des **sucoirs** (= **haustoria**, sing. **haustorium**) présents chez les 'plantes' et 'champignons' parasites (cf. **pour la Cuscuta**)

b. Des interactions plus ou moins spécifiques impliquant souvent les fonctions de protection ou de défense

a. Une spécificité plus ou moins haute des interactions durables

• La plupart du temps, les **interactions durables** sont :
▪ Soit **modérément** spécifiques, impliquant des **organismes de groupes taxonomiques donnés**.

Ex. [S] certains 'champignons' lichéniques pouvant s'associer avec **plusieurs espèces 'd'algues'**

Ex. [P] Petite Douve devant passer par un **Gastéropode**, une **Fourmi**, un **Mammifère** dans la réalisation d'un cycle complet

▪ Soit **strictement** spécifiques : impliquant **toujours les mêmes espèces**.

Ex. [S] certains 'champignons' lichéniques ne pouvant s'associer qu'avec **une seule espèce 'd'algues'**

Ex. [S] Beaucoup d'espèces de **Bactéries** semblent être **spécifiques** de la **Fabacée** avec laquelle elles s'associent dans le cadre de **nodosités**

Ex. [P] Petite Douve devant passer par un **Gastéropode**, une **Fourmi**, un **Mammifère** dans la réalisation d'un cycle complet

β. Une protection souvent mutuelle entre partenaires de la symbiose

• La plupart du temps, les **interactions symbiotiques** comprennent une **dimension de protection** entre **protagonistes** qui se **protègent mutuellement**.

▪ **Nodosités** : Bactéries protégées dans les **cellules racinaires**, **leghémoglobine** permettant d'éviter la **dénaturation** de la **nitrogénase**

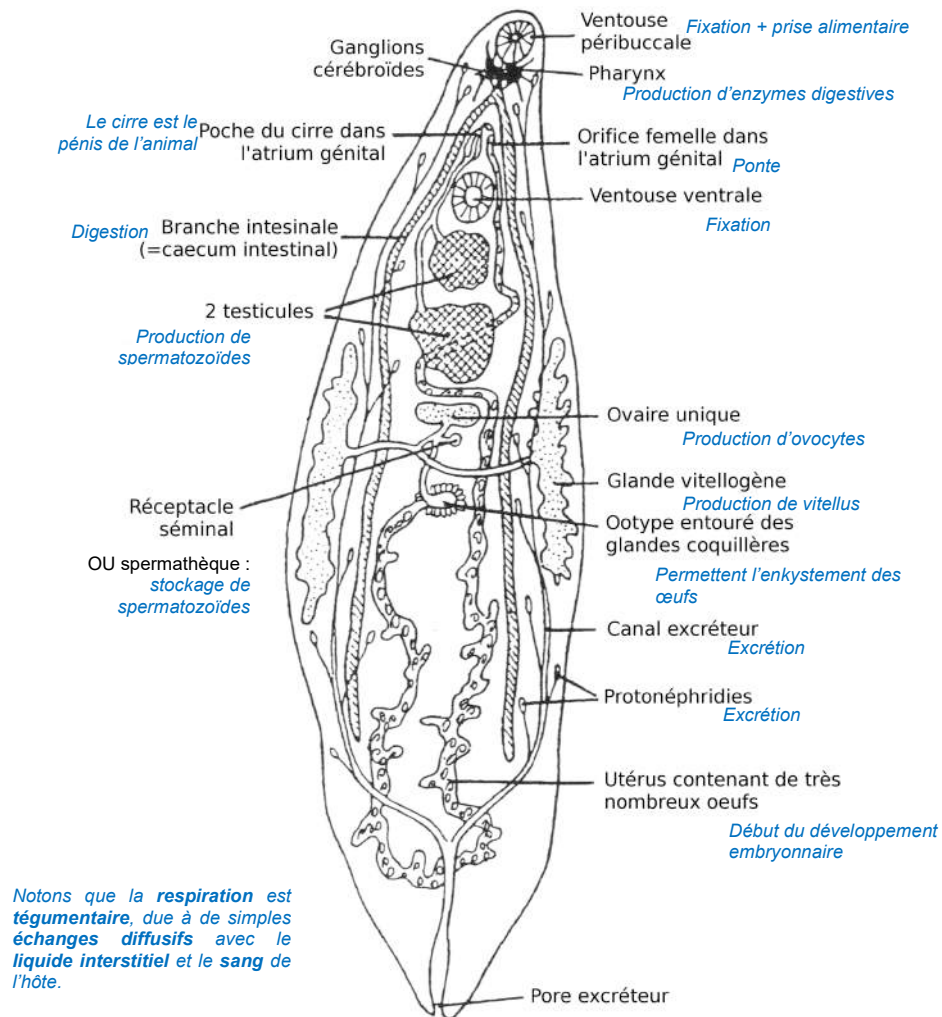
▪ **Mycorhizes** : protection des **racines** par le **manchon mycélien**, protection du **champignon** par les **composés anti-prédateurs** d'origine végétale (**tanins...**)

▪ **Lichens** : **production conjointe** (par l'association des deux organismes) de **composés lichéniques** réduisant la prédation

▪ **Micro-organismes du rumen de Vache** : **protection** dans l'organisme animal.

γ. Une lutte entre hôte et parasite supposant la mise en place de protections contre l'autre protagoniste

• **Protections de l'hôte contre le parasite** : **défenses immunitaires**.



▲ FIGURE 105. Adulte de *Dicrocoelium dentriticum*. Taille : 6-10 mm par 2-3 mm.
Document F. SAURETY (LEGTA Clermont-Ferrand Marmillhat).

- **Protections du parasite** contre les défenses de l'hôte : **tégument résistant** (éventuellement recouvert d'un mucus), **enkystement** de certains formes (exemple des **métacercaries** chez la **Douve**).

c. Une possibilité de vie libre au moins transitoire, quoique l'interaction soit souvent obligatoire pour l'un des protagonistes (ou les deux)

a. Cas de la symbiose : des situations variées

- **Nodosités** : **Fabacées** vivent **libres**, **Bactéries** vivent **libres** (elles sont alors **flagellées**)...
(!) Symbiose **facultative**
(!) Symbiose **suscitée par les plantes** en cas de pénurie d'azote minéral.
- **Mycorhizes** : plante et champignons peuvent **parfois vivre libres**, parfois non...
Plante âgée (arbre...) nécessite (presque) toujours des **mycorhizes**.
(!) Symbiose **facultative** ou **obligatoire** (obligatoire pour les **végétaux de taille importante**)
- **Lichens** : selon les cas, les **protagonistes** peuvent vivre **libres** ou **toujours associés** ; la symbiose peut être **facultative** ou **obligatoire** pour l'un ou l'autre, ou les deux protagonistes.
- **Micro-organismes du rumen** : ils **vivent toujours là** et la **symbiose** est **obligatoire** pour eux comme pour la **Vache**.

β. Cas du parasitisme : une obligation dans presque tous les cas pour le parasite, malgré des stades de vie libre

- **Cas du parasitisme animal**
 - Les **stades de vie libre** permettent d'**infecter un nouvel hôte**, voire de **passer d'un hôte à l'autre**. Toutefois, l'**interaction est généralement obligatoire** à plus ou moins long terme pour le **parasite**, sinon il **meurt**.
 - Les **formes libres** sont souvent des **formes enkystées** (voir **cycle de vie** + **figure 106**)
 - Les **cas de parasitisme animal facultatif** pour le parasite sont **extrêmement rares**.
- **Cas du parasitisme végétal ou fongique**
 - '**Plantes**' **hémiparasites facultatives** ou **obligatoires** ; toutes les '**plantes**' **holoparasites** le sont de manière **obligatoire**.
 - Certains '**champignons**' **parasites** le sont de manière **obligatoire** ; d'autres, souvent **saprophages**, peuvent l'être de manière **facultative**.
 - Dans tous les cas : existence d'une **forme libre de dissémination** (souvent des **semences** chez les **Angiospermes**, des **spores** chez les '**champignons**').



▲ FIGURE 106. Œuf (enkysté) de *Dicrocoelium dentriticum* (MO).
Taille env. 50 µm. http://bioimage.free.fr/par_image/dicrocoelium_animg.htm
(consultation décembre 2015).

3. Symbiose et parasitisme, des interactions durables qui impliquent des adaptations morpho-anatomiques favorisant les échanges trophiques

a. Une structuration morpho-anatomique des protagonistes à localisation particulière et présentant des surfaces d'échanges

α. Des modifications morpho-anatomiques dues à l'interaction

- L'interaction affecte généralement la **morphologie** et/ou l'**anatomie** des protagonistes de manière **localisée** ou **globale**.

Symbiose

- **Nodosité** = localisation **racinaire**, structure qui n'existe que par l'interaction (**excroissance racinaire**, organisation particulière des **tissus conducteurs** : **cordons vasculaires**...); **perte du flagelle** chez la Bactérie...
- **Mycorhize** = localisation **racinaire**, structure particulière n'existant que lors de l'interaction.
- Un **Lichen** dans son ensemble résulte de l'**interaction** entre les deux protagonistes qui, s'ils existent de manière libre, n'ont pas la même organisation.
- Par contre, dans le cas des micro-organismes du rumen, il n'y a pas de modifications liées à l'interaction.

Parasitisme

- **Petite Douve** : altération de l'hôte et de ses **tissus** par la présence du parasite, quel que soit le stade.
À l'échelle de l'organisme : **symptômes** physiologiques.
- '**Plantes**' ou '**champignons**' **parasites** : altération locale des **tissus** de l'hôte au niveau de l'**haustorium**.

β. Localisation et présence de surfaces d'échanges entre les protagonistes de l'interaction

- Les **associations durables** impliquent souvent le développement important de **surfaces d'échanges** sans « mélange » des protagonistes (les organismes ne fusionnent pas).

Symbiose

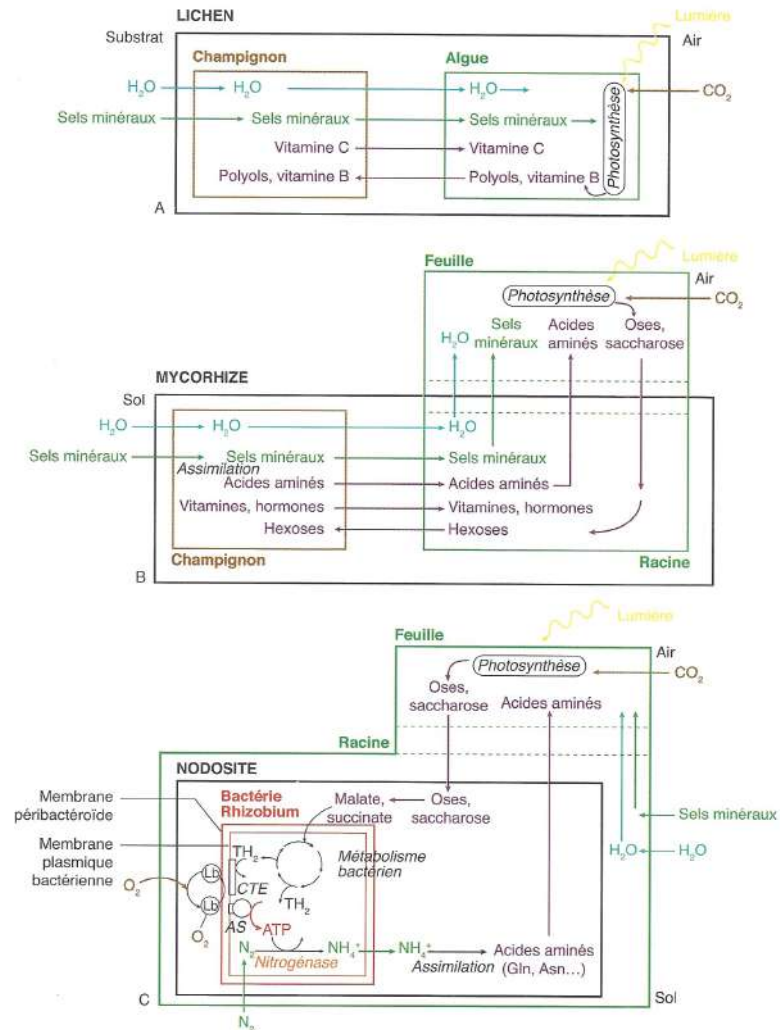
- **Nodosités** : surface d'échange = **membrane pér bactéroïde**
- **Mycorhizes** : surface d'échange = **hyphes** dans **paroi** ou au niveau d'**arbuscules** > **proximité** entre membranes des protagonistes
- **Lichens** : **zone de contact** entre les **hyphes** et les **cellules algales**

Parasitisme

- **Petite Douve** : localisation de l'adulte dans le **foie**, présence d'une **ventouse buccale**
NB Autres **stades** : **localisation** permettant la **nutrition** avec souvent une **ébauche de ventouse buccale**.
- **Virus** : *cas particulier, pénétration intracellulaire.*

b. Des échanges trophiques bi- ou unilatéraux entre protagonistes

α. Cas de la symbiose : des échanges réciproques



A. Cas des lichens impliquant une algue verte et un champignon
B. Cas des ectomycorhizes impliquant une racine de plante et un champignon
C. Cas des nodosités impliquant une racine de plante et une bactérie du genre *Rhizobium*
Le cadre noir montre les limites de la structure originale et durable formée par l'association des deux partenaires.
ATP: adénosine triphosphate; AS: ATP synthase; CTE: chaîne de transfert d'électrons; Lb: légghémoglobine; TH₂: transporteur d'électrons réduit

▲ FIGURE 107. Les échanges trophiques dans trois associations.
D'après SEGARRA *et al.* (2015)

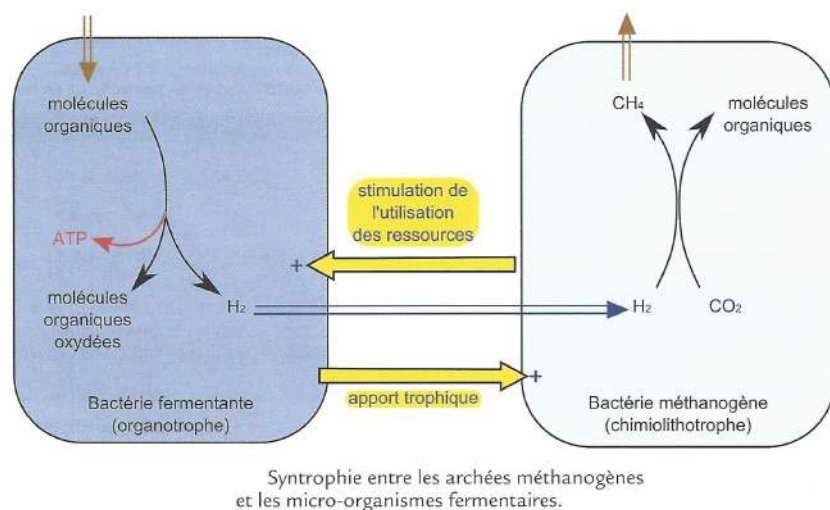
▼ **TABEAU XV. Apports trophiques dans le cadre de la symbiose entre la Vache et les micro-organismes du rumen.** D'après PEYCRU *et al.* (2014)

APPORTS DES PARTENAIRES DE LA SYMBIOSE DE LA PANSE DES RUMINANTS.

Apports du ruminant	Échanges	Apports des micro-organismes
Milieu constant, anoxique et réducteur T = 40 °C pH = 6,5	-----→	
Brassage du contenu de la panse	-----→ ←-----	Microbrassage
Macromolécules glucidiques (amidon, cellulose, hémicellulose, pectine)	-----→	
	AGV ←-----	Digestion de la cellulose, hémicellulose, pectine par les enzymes des micro-organismes ; formation d'acides gras volatils (AGV) par fermentations
Molécules azotées (protéines végétales, urée)	-----→	Digestion libérant NH ₃ ; synthèse de protéines des micro-organismes et de vitamines
NH ₃ , vitamines, protéines	←-----	
Eau	-----→	

En noir : apports du ruminant aux micro-organismes.

En bleu : apports des micro-organismes aux ruminants. Lorsqu'il n'y a pas de molécule(s) indiquée(s) en face d'une flèche c'est que l'action s'accompagne d'une transformation de matière.



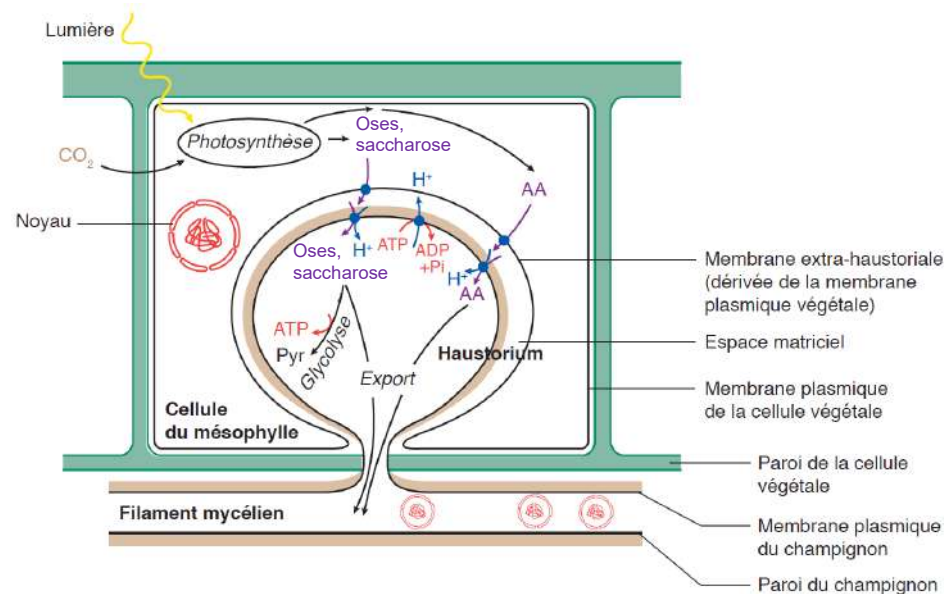
▲ **FIGURE 108. Un exemple de syntrophie entre micro-organismes dans le rumen de la Vache** [pour information ?]. D'après PEYCRU *et al.* (2014)

- Dans le cas d'une **symbiose**, les **deux partenaires** bénéficient chacun d'un **apport trophique** dû à l'autre protagoniste.

- **Nodosités** (figure 107) : **Fabacées** fournissent des **photoassimilats**, **Bactéries** fournissent des **AA** ou du **NH₄⁺**... [Fonctionnement de la nodosité à expliciter, origine de l'azote minéral = fixation de **diazote** par la **nitrogénase** bactérienne]
- **Mycorhizes/Lichen** (figure 107) : 'plante'/ 'algue' fournit des **photoassimilats**, **champignon** augmente l'absorption de la solution hydrominérale du sol (parfois fournit des AA)
- **Rumen de la Vache** (tableau XV) : symbiose entre **Vache** (récupère des **nutriments digérés** : exemple des **acides gras volatils** + digestion ultérieure des **micro-organismes eux-mêmes**) et '**bactéries**' (récupèrent des **aliments végétaux mastiqués**, « **ruminés** »... où elles **prélèvent leur propre matière organique** [revoir le **chapitre sur la Vache**] + **symbioses** entre **micro-organismes**, voire **syntrophie** (**consommation par un micro-organisme des déchets métaboliques de l'autre**) (figure 108).

β. Cas du parasitisme : une consommation de l'hôte ou de ses ressources par le parasite

- Dans le cas du **parasitisme**, il y a une forme de « **micro-prédation** » prolongée : le **parasite consomme** une **partie de l'hôte** ou de ses **ressources**, sans néanmoins le tuer (à court terme en tout cas).
- **Petite Douve** : consommation de **sang, bile, tissus**...
- '**plantes**' / '**champignons**' parasites de '**plantes**' **chlorophylliennes** : **prélèvement de sève élaborée** riche en **photoassimilats** (**saccharose**) et éventuellement **acides aminés** ; ou **prélèvement direct** au niveau des **cellules** (cas de la figure 109).



▲ **FIGURE 109. Prélèvement de matière organique au niveau d'un haustorium (= suçoir) de 'champignon' parasite** [pour information ?]. D'après SEGARRA *et al.* (2015), modifié / simplifié

4. Symbiose et parasitisme, des interactions souvent spécifiques et qui s'inscrivent dans le temps

a. Des interactions dont la spécificité est plus ou moins élevée

- La plupart du temps, les **interactions durables** sont :
 - Soit **modérément** spécifiques, impliquant des **organismes de groupes taxonomiques donnés**.

Ex. [S] certains 'champignons' lichéniques pouvant s'associer avec **plusieurs espèces 'd'algues'**

Ex. [P] Petite Douve devant passer par un **Gastéropode**, une **Fourmi**, un **Mammifère** dans la réalisation d'un cycle complet

- Soit **strictement** spécifiques : impliquant **toujours les mêmes espèces**.

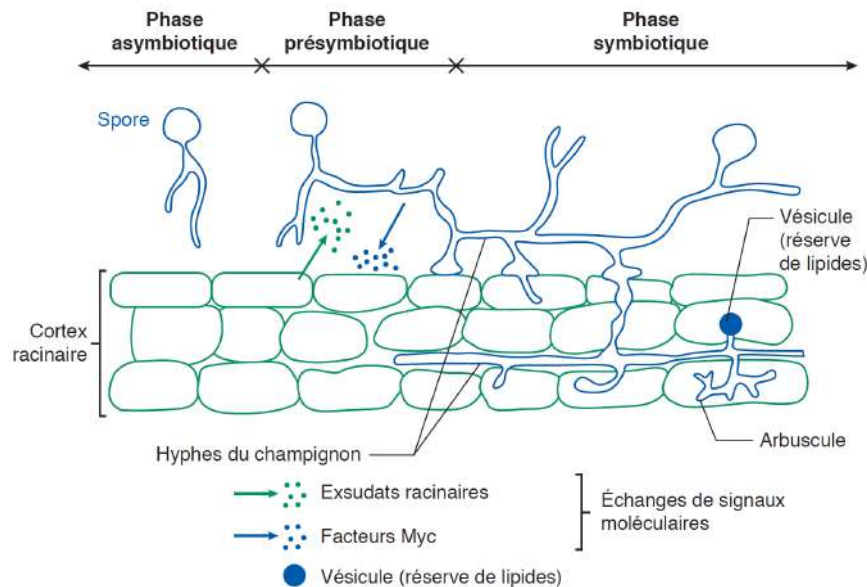
Ex. [S] certains 'champignons' lichéniques ne pouvant s'associer qu'avec **une seule espèce 'd'algues'**

Ex. [S] Beaucoup d'espèces de Bactéries semblent être **spécifiques** de la **Fabacée** avec laquelle elles s'associent dans le cadre de **nodosités**

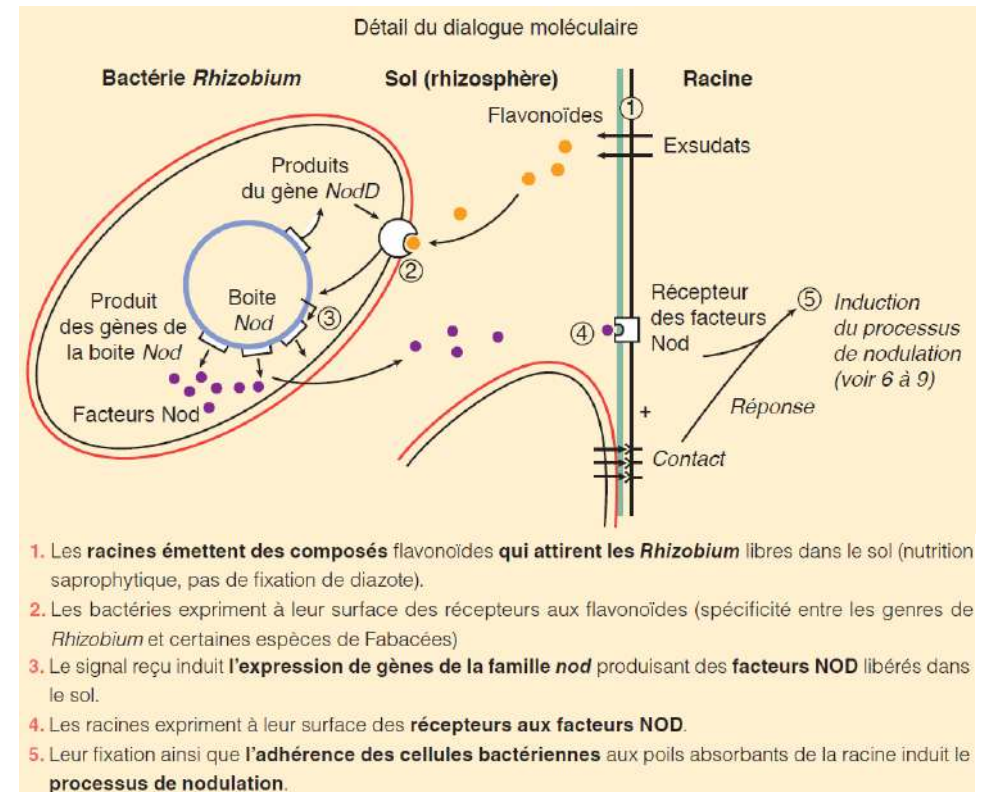
Ex. [P] Petite Douve devant passer par un **Gastéropode**, une **Fourmi**, un **Mammifère** dans la réalisation d'un cycle complet

b. Des interactions supposant le rapprochement des partenaires

a. Cas de la symbiose : un dialogue moléculaire possible entre protagonistes avant la mise en place de la symbiose



▲ FIGURE 110. **Mise en place d'une mycorhize (mycorhization)**. D'après SEGARRA *et al.* (2015).



▲ FIGURE 111. **Dialogue moléculaire en amont de la mise en place d'une mycorhize (nodulation)**. D'après SEGARRA *et al.* (2015).

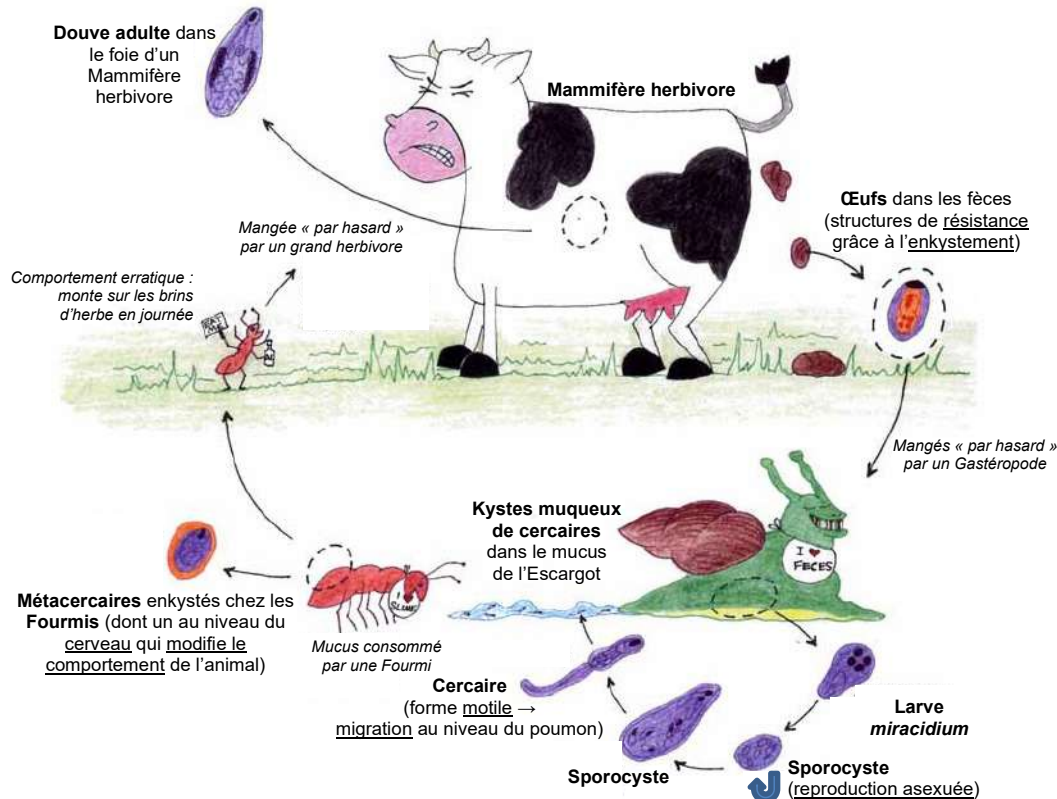
NB Notez que la Bactérie « *Rhizobium* » est initialement **motile** grâce à un **flagelle**, ce qui permet le rapprochement.

- En amont de la mise en place de la symbiose, on peut noter la présence d'un dialogue moléculaire à l'origine de la **détection mutuelle** et du **rapprochement des partenaires**.

La rencontre peut aussi intervenir « **par hasard** » (cela semble être le cas chez les Lichens)

- Nodosités** (figure 111) : production de **composés attractifs** (ex. **flavonoïdes**) par les cellules racinaires et de **facteurs Nod** par les Bactéries.
(!) Le **rapprochement** des protagonistes se fait grâce au **flagelle** des Bactéries.
- Mycorhizes** (figure 110) : production d'**exsudats** de nature variée par les **cellules racinaires** et de **facteurs Myc** par les 'champignons'.
(!) Le **rapprochement** des protagonistes se fait par **croissance orientée des hyphes mycéliennes**.

β. Cas du parasitisme : des parasites présentent des formes libres de résistance et des stratégies favorisant la mise en contact des protagonistes



▲ FIGURE 112. Vision humoristique du cycle parasitaire de la Petite Douve du foie *Dicrocoelium dendriticum*.

<https://wasmuthlab.wordpress.com/teaching/discovery-days/dicrocoelium-dendriticum/>
(consultation avril 2018), modifié / traduit

- Cas de la **Petite Douve** (figure 112) :
 - Des **formes de résistance** : œufs enkystés, cercaires dans les kystes muqueux
 - Des **stratégies de favorisation de rencontre** :
 - **stratégie r** des parasites (œufs très nombreux),
 - **mucus** où se trouvent les cercaires très appréciés des Fourmis,
 - **comportement des Fourmis modifié** par les métacercaires : grimpent sur les brins d'herbe en journée (peuvent ainsi être mangés par inadvertance par un Mammifère) et **retournent à leurs activités** en-dessous d'une **certaine température**, ce qui assure leur **survie** (et la survie des métacercaires !).

- Dans le cas des **parasites végétaux**, on retrouve les **stratégies classiques de dissémination** des semences d'Angiospermes : anémochorie, zoochorie...
- Dans le cas des **parasites mycéliens**, on retrouve des **spores** produites en **très grande quantité** notamment dispersées par le vent.

c. Une mise en place progressive de l'interaction

- L'**interaction durable** résulte généralement d'un processus de **mise en place** qui s'inscrit dans le temps.

a. Cas de la symbiose : une structure chimérique édiflée progressivement

- La **mise en place** de la **symbiose** – qui sont des **structures** que l'on peut qualifier de « **chimériques** » c'est-à-dire **édifiées par l'association étroite de deux espèces différentes** – est souvent **progressive**.

- **Mycorhizes** : mycorhization progressive par **croissance des hyphes mycéliennes** vers puis dans la **racine**, avec **mise en place de différenciations éventuelles** (ex. arbuscules, vésicules) → revoir la **figure 110**.
- **Nodosités** : **nodulation** par étapes (voir la **figure 113**).
- **Lichens** : son **édification** est **mal comprise** car un Lichen peut mettre des années à s'édifier et ne croître que d'1 mm par an !
(!) Les **Lichens** peuvent du reste se reproduire

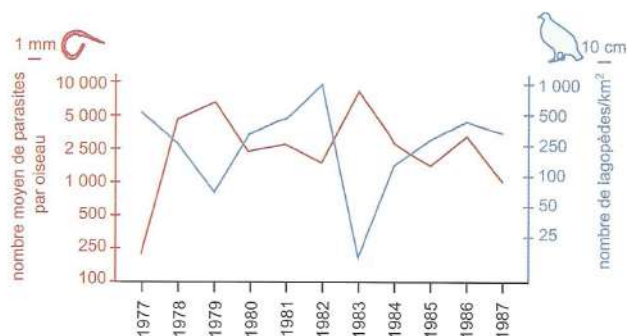
β. Cas du parasitisme : l'intégration dans un cycle parasitaire et un investissement notoire dans la reproduction (stratégie r)

- Exemple de la **Petite Douve** (figure 112) ; notons les processus permettant la **forte multiplication des individus** dans le **cycle** de la Petite Douve (c'est un **stratégie r**) :
 - **Reproduction asexuée possible (sporocystes)**,
 - **Adultes hermaphrodites** et produisant une **grande quantité de gamètes** (**stratégie r**) contrecarrant la **faible probabilité** de **rencontre des partenaires sexuels**
- Dans le cas des **parasites végétaux**, on retrouve les **stratégies classiques de dissémination** des semences d'Angiospermes : anémochorie, zoochorie...
- Dans le cas des **parasites mycéliens**, on retrouve des **spores** produites en **très grande quantité (stratégie r)** notamment dispersées par le vent.

Bilan : on notera que les **organismes parasites** sont notamment caractérisés par une **stratégie r**, ce qui augmente encore les **probabilités de rencontre** des hôtes.

d. Un impact sur la dynamique des populations : l'exemple du parasitisme

- Les **dynamiques des populations** de **parasites** et d'**hôtes** sont évidemment **liées** (figure).
- On se bornera à noter un **lien** entre :
 - Un **faible effectif du parasite** et un **fort effectif de l'hôte** ;
 - Un **fort effectif du parasite** et un **faible effectif de l'hôte** ;
- L'existence d'un **effet retard**, comme dans les **relations proie-prédateur** du **modèle de LOTKA-VOLTERRA**, s'observe parfois.
- **La modélisation de ces relations n'est pas au programme.**



Relation entre la charge parasitaire moyenne et la densité des populations du lagopède d'Ecosse.

▲ FIGURE 113. Un exemple classique de suivi conjoint de populations d'un hôte et son parasite (travaux d'HUDSON & DOBSON, 1990). D'après PEYCRU *et al.* (2014)

Les auteurs ont suivi pendant dix ans des populations de Lagopèdes (Oiseaux proches des Faisans) et un de leur parasite, un 'ver' Nématode.

5. En guise de bilan : panorama des adaptations à la symbiose et au parasitisme au travers de deux exemples

Repris des tableaux bilans du TP 4.1 (Relations trophiques) de TB

a. Cas de la symbiose (exemple des nodosités) : des adaptations à toutes les échelles

▼ TABLEAU XVI. Les adaptations des protagonistes de la nodosité racinaire aux différentes échelles.

Échelle		Fabacée	Bactérie
Macroscopique	Adaptations morpho-anatomiques	Formation d'une proéminence racinaire = nodosité	
	Adaptations histologiques	- Formation d'un méristème nodulaire permettant la mise en place du nodule (<u>dédifférenciation de péricycle</u>) - Mise en place de sclérenchyme limitant les <u>échanges gazeux</u> et <u>protégeant</u> la structure	- Flagelle permettant le <u>déplacement</u> jusqu'à la racine - Puis <u>perte</u> du flagelle - Formation de bactéroïdes
Cellulaire		- Formation d'un cordon d'infection	
Moléculaire		- Facteurs d'attractions : flavonoïdes - Protéines <u>contrôlant</u> la nodulation : nodulines - <u>Protection</u> de la <u>nitrogénase</u> : leghémoglobine	- Facteurs Nod : <u>dialogue moléculaire</u> initiant la nodulation - Nitrogénase : enzyme permettant la diazotrophie

b. Cas de la symbiose (exemple de la Petite Douve) : des adaptations de fonctions variées

▼ TABLEAU XVII. Quelques adaptations de la Petite Douve à la vie parasitaire.

Fonctions de relation		Tégument résistant aux défenses de l'hôte, avec mucus protecteur
		Structures de fixation à l'hôte (chez l'adulte : ventouses >> adaptation à la vie fixée)
Fonctions de nutrition		Fonctions sensorielles réduites (<i>l'animal vit dans un monde sans lumière et presque aucun son</i>)
		Ventouse buccale, système digestif permettant la digestion de bile et de sang chez l'adulte
		Réserves dans les œufs (apportées par les glandes vitellogènes) <i>La Petite Douve est un cas particulier : son appareil digestif est peu développé mais, généralement, le système digestif des parasites est hypertrophié.</i>
Fonctions de reproduction	Liées au cycle de vie	Existence de formes libres : permettent l' infection et le passage entre les hôtes
		Formes libres = formes de résistance (notamment les œufs : enkystement)
	Chez l'adulte	Utilisation et détournement des fonctions des hôtes intermédiaires
		Reproduction asexuée (sporocystes) Hermaphrodisme : contrebalance la faible probabilité de rencontrer un partenaire sexuel <i>(!) Pas d'autofécondation</i> Système reproducteur hypertrophié : - forte production de gamètes (l'animal est « prêt » en cas de rencontre) - forte production d' œufs >> stratégie r

- La plupart des **parasites** (notamment les **endoparasites**) présentent notamment :
 - Une fonction de **reproduction exacerbée**, avec un **hermaphrodisme fréquent** et une **reproduction asexuée possible**, en lien avec la **stratégie r** et la **faible probabilité de rencontre des partenaires sexuels** ;
 - Des **fonctions de perception atrophiée** (pas grand-chose à voir ou à détecter dans le noir au sein d'un organisme...) ;
 - Une **fonction de nutrition hypertrophiée**, même si l'exemple de la Petite Douve n'est pas très parlant à ce niveau ;
 - Des **adaptations à la vie fixée**, mais aussi des **phases de mobilité active** ou **passive** grâce à des **formes libres**, des **formes de résistance**...

D. Les relations mangeur-mangé ou prédation au sens large, des interactions interspécifiques où un organisme en consomme un autre

- Les **relations mangeur-mangé** (= **prédation s. l.**) sont des **interactions** où **l'un des protagonistes ingère tout ou partie de l'organisme de l'autre espèce, ce qui assure au premier un apport de matière et d'énergie.**
Dans une **acception très large**, rien n'interdit a priori d'y inclure le **parasitisme**, même si ce n'est **pas l'usage**.
- Évidemment, la **relation** est **bénéfique pour le consommateur** et **néfaste pour le consommé**.

Notez qu'il peut exister, chez certaines espèces, une **consommation d'individus conspécifiques** : parle de **cannibalisme**. La **prédation** peut être, de manière très **rare**, une **interaction intraspécifique** !

1. Rappel : la diversité des relations d'exploitation (phytophagie, prédation s. str., microprédation, parasitisme, hyperparasitisme ...)

- Ce point a été abordé plus haut, lorsque nous procédions aux **définitions** : revoir le § A.2.c pages 67-68 et la **figure 93** (très parlante !) associée.

2. L'herbivorie (au sens large) ou phytophagie : la consommation d'un végétal par un animal

- La **phytophagie** (ou **herbivorie au sens large**) désigne la **situation où le « mangeur » (appelé ici **consommateur primaire**) consomme un organisme végétal (**producteur primaire**).**

Les **exemples** sont à choisir préférentiellement parmi les **Insectes** et la **Vache** qui fait l'objet du **chapitre 1**.

a. Les modalités de la phytophagie

α. Une interaction de durée variable (souvent prolongée) à laquelle survit généralement le végétal

- Notons d'ores et déjà que l'interaction :
 - Est souvent **assez longue**, les 'plantes' ayant une **faible valeur énergétique**, ce qui suppose que **les phytophages passent du temps à se nourrir**.
- (!) **L'interaction avec un individu végétal peut être brève en revanche : pensez à une Vache qui broute un brin d'herbe, cela dure un instant ! Mais le broutage, lui, dure longtemps.**

Des phytophagies « durables » ?

On peut considérer que des **relations de phytophagie** peuvent être **plus ou moins durables**. Exemples :

- Cas d'une **chenille** qui **effectue tout son cycle de développement** jusqu'à l'adulte sur la **même plante**.
- Cas d'une **population** du **Pucerons** consommant la **sève d'un même pied** pendant toute une saison.

- Implique une **consommation souvent partielle** du végétal : généralement, seule une **partie des organes** (feuilles, racines, fleurs...) ou **tissus** est touchée par l'action de **consommation**.
⇒ le végétal **survit** donc généralement à l'**interaction** et n'est **pas tué** à l'issue (**sauf si l'organisme végétal est vraiment trop lourdement impacté par la consommation et qu'il ne peut plus remplir tout ou partie de ses fonctions**).

La **granivorie** (**consommation de graines**) est un **cas particulier** où l'**organisme végétal** consommé **ne survit pas** à l'interaction.

β. Une interaction recouvrant divers régimes alimentaires : un bref panorama

- On peut citer les **régimes alimentaires suivants** (non exhaustif) :
 - Les **phyllophages** (= **foliovores**) qui **mangent des feuilles** [Ex. **chenilles** = larves de Lépidoptères]
 - Les **herbivores au sens strict** qui **mangent des plantes 'herbacées'** (avec souvent pas mal de Poacées en leur sein) [ex. **Vache**]
 - Les **frugivores** = **carpophages** qui **mangent des fruits** [ex. **Oiseaux divers, Mouche à fruit**]
 - Les **granivores** (= **cléthrophages**) qui **mangent des graines** [ex. **Charançons**]
 - Les **pollinivores** qui **mangent du pollen** [ex. **larves ou adultes d'Abeilles**]
 - Les **nectarivores** qui **mangent du nectar** [ex. **Abeilles, Papillons**]
 - Les **xylophages** (= **lignivores**) qui **mangent du bois** et parfois **vivent même dans le bois** (= **xylocoles**) [ex. **Scolytes** – des Coléoptères]
 - Les **rhizophages** qui **mangent des racines** [ex. **larves de Diptères, 'vers' Nématodes**]
 - Les **consommateurs de sève élaborée** (pas de terme spécifique) [ex. **Pucerons**]

γ. Une interaction supposant des structures morpho-anatomiques permettant la prise alimentaire : exemples chez les Insectes et la Vache

i. Les pièces buccales des Insectes, des structures autorisant des régimes alimentaires phytophages variés

- Parmi les **Insectes** (**figure 114**), on peut essayer de mettre en lien les **types d'appareils buccaux** et les **régimes alimentaires** :
 - Type broyeur** (Criquets, Coléoptères variés, nombreuses larves d'Insectes...) : permettent des **régimes alimentaires variés**, y compris **phytophages** : **granivorie** [ex. **Charançons**], **phyllophagie** [ex. **chenilles**], **xylophagie** [ex. **Termites**]...
 - Type piqueur-suceur** pouvant permettre la consommation de **sève élaborée** [ex. **Pucerons, Punaises, Tipules**] ;
 - Type lécheur-suceur** des **Papillons** permettant la **nectarivorie** ;
 - Type lécheur-suceur** des **Mouches** pouvant permettre la **frugivorie** (liquides suintants) ;
 - Type broyeur-lécheur** des **Hyménoptères** permettant la **nectarivorie** [ex. **nombreuses espèces**], la **frugivorie** (liquides suintants) [ex. **Guêpes**]

Petite discussion de l'idée « d'adaptation » à la phytophagie et de sa pertinence

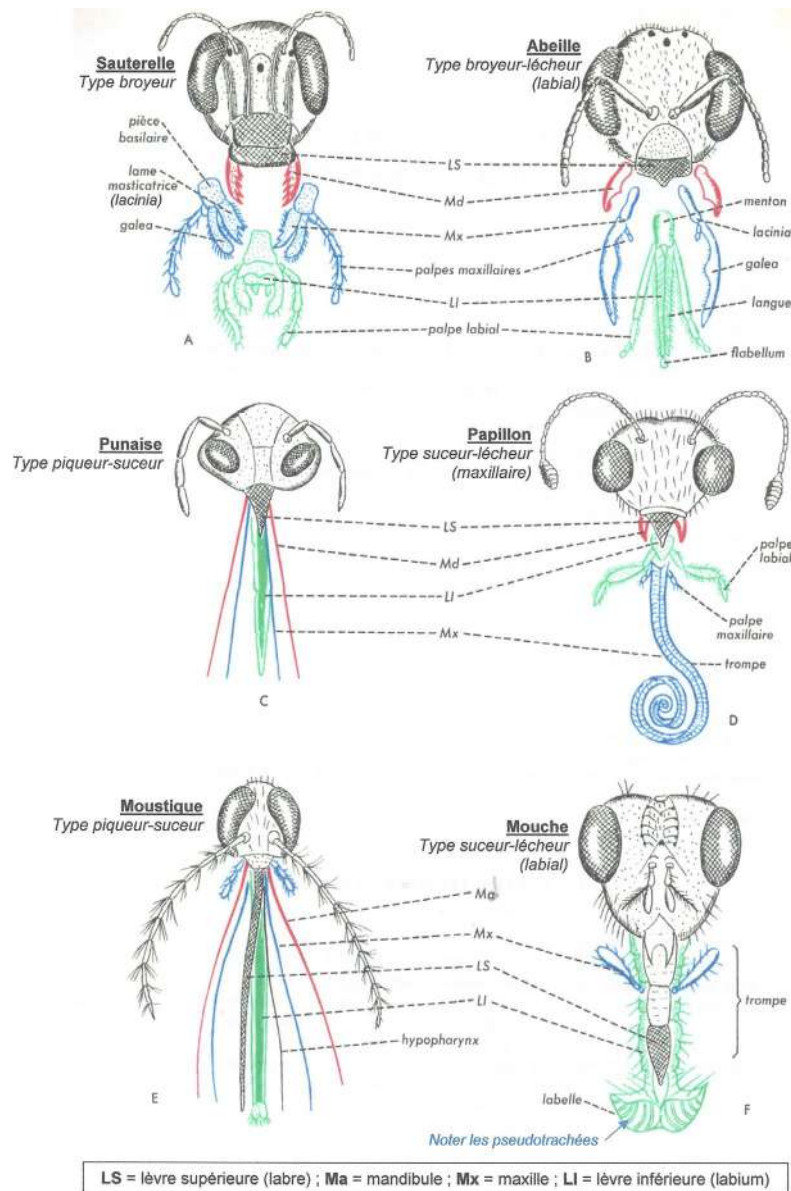
Le terme « **adaptation** » est retenu à **plusieurs reprises** dans le **programme** et il est tentant de parler des **adaptations des pièces buccales** à la **phytophagie**. Rigoureusement, une **adaptation biologique** désigne **une structure ou un mécanisme physiologique qui confère une fonction utile à un organisme et qui a, à cause de cela, été conservé par sélection naturelle** : le gain de **fonction** représenté par la structure [ou le mécanisme] augmente le **succès reproducteur** et/ou la **viabilité** de ses détenteurs et la structure [ou le mécanisme] s'est ainsi **répandu dans les populations**.

- Pour autant, **ce n'est parce qu'une structure remplit une fonction qu'il s'agit d'une adaptation à cette fonction** : il existe de nombreuses **exaptations**, c'est-à-dire des **structures ou mécanismes physiologiques qui remplissent une fonction donnée mais ont été sélectionnées parce qu'ils remplaçaient une fonction différente**.

Un exemple ultra-connu, c'est la **plume chez les Oiseaux** : la plume permet bien de **voler** (elle participe à cette fonction) mais ce n'est **pas une adaptation au vol** car elle a été **sélectionnée parce qu'elle permettait l'homéothermie**, les premiers Oiseaux ne volant pas.

La plume est donc une **adaptation à l'homéothermie** et une **exaptation au vol**.

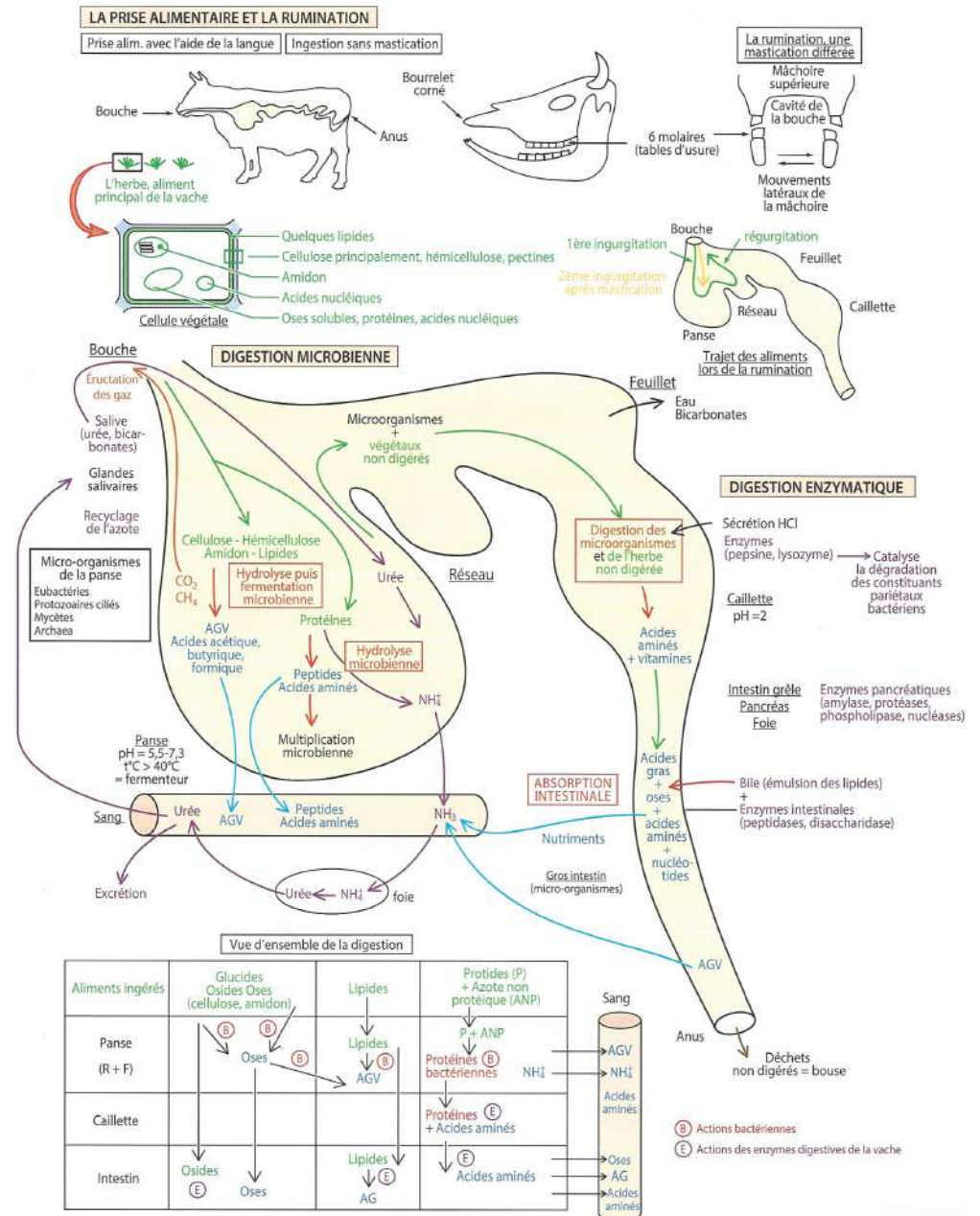
- De la même façon, il convient de noter que **beaucoup d'ordres d'Insectes** sont **omnivores** et il est **difficile d'associer de manière catégorique un type buccal à un type d'alimentation**.



▲ FIGURE 114. Quelques exemples de pièces buccales d'insectes.

Document transmis par G. CODOU-DAVID (LEGTA Olivier de Serres, Quetigny, 21), source inconnue.

(!) Les **Moustiques** ne sont pas des **phytophages** mais les **Tipules** (« Cousins », Diptères s'alimentant de sève) ont des **pièces buccales semblables**. Idem pour les **Sauterelles** (carnassières) dont les pièces buccales sont communes aux **Criquets**, **Coléoptères**, larves d'ordres variées...



▲ FIGURE 115. Synthèse sur la prise alimentaire et la digestion chez la Vache (revoir le chapitre 7). D'après SAINTPIERRE et al. (2017)

- Bref, tout ça pour **relativiser un peu « l'adaptationnisme » excessif** qui peut parfois s'emparer injustement des esprits... Au demeurant, vous êtes bien obligés de suivre quand même l'esprit du programme. Si vous voulez être prudents, je vous invite à **parler de relation structure-fonction plutôt que d'adaptation**, ce qui évite toute maladresse conceptuelle.

ii. L'appareil masticateur de la Vache, une structure assurant la prise alimentaire d'herbes et la rumination

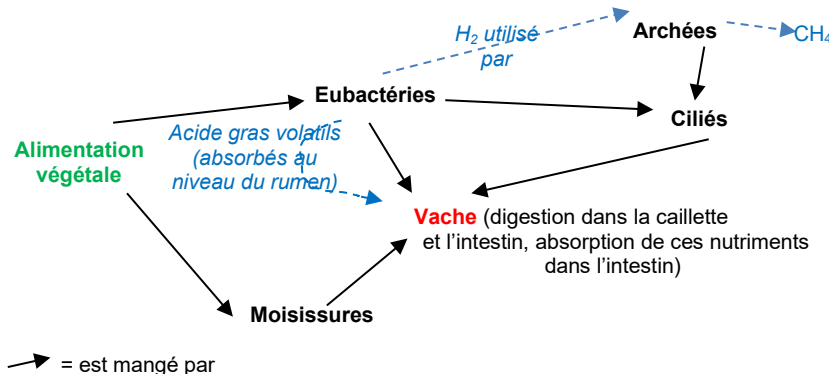
- Il vous faudra revoir le **chapitre 7** consacré à la **Vache** (figure 115).
- Rappelons seulement que la **Vache** présente :
 - **Pas d'incisives ni canines supérieures** mais un **bouurrelet corné**, sur lequel les **incisives inférieures** (et les **canines, incisiformes**) tranchantes viennent **buter**, ce qui permet la **coupe d'herbe** ;
 - Des **pré-molaires** et **molaires** de type **sélénodonte** (avec des **tables d'usure**) permettant, par des **mouvements latéraux**, la **mastication** qui intervient lors de la **rumination**.

Rappel de la formule dentaire de la Vache :

$$\frac{0}{3} I + \frac{0}{1} C + \frac{3}{3} pM + \frac{3}{3} M \text{ ou } \frac{0.0.3.3}{3.1.3.3}$$

6. Une interaction impliquant fréquemment des symbioses avec des micro-organismes digérant la cellulose (voire la lignine) : exemple de la Vache

- Il vous faudra là encore revoir le **chapitre 7** consacré à la **Vache** (figure 115).
- Rappelons notamment que :
 - L'essentiel de l'**apport alimentaire** chez la Vache (environ 70 %) se fait par le biais des **acides gras volatils** qui sont des **déchets de fermentations** opérées par les **micro-organismes** (notamment **Bactéries**) présents dans le **rumen (= panse)**.
 - Le reste est apporté par la **digestion dans la caillette** puis l'intestin, d'une partie des **restes végétaux non digérés précédemment** par les micro-organismes, et par **digestion des micro-organismes eux-mêmes**, avant que les nutriments formés ne soient **absorbés au niveau de l'intestin grêle**.
- On peut noter qu'il y a une **véritable chaîne trophique** présente dans le **rumen** et qui **se termine par la Vache** elle-même **consommant une partie des micro-organismes vivant en symbiose avec elle**.



▲ FIGURE 116. Une chaîne trophique au sein même des Ruminants. Original.

b. Les réponses végétales à la phytophagie

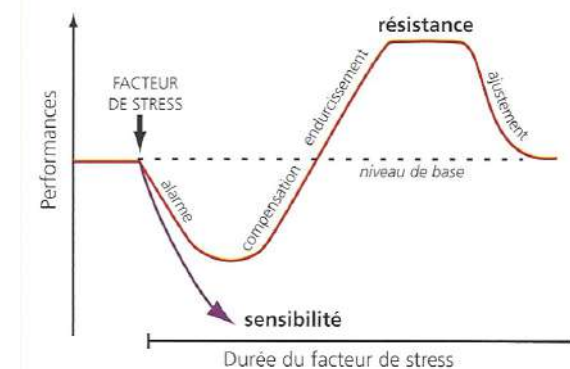
a. La phytophagie, un stress pour les végétaux qui ne peuvent pas fuir (en lien avec la vie fixée)

- Pour un **organisme végétal**, la **phytophagie** est un **stress**.

Au sens biologique, un **stress** (figure 116bis) est un **événement qui provoque une déstabilisation du fonctionnement normal d'un organisme vivant**. Il peut s'agir d'une **perturbation de l'environnement abiotique** (disponibilité en eau, excès d'un ion...) ou **biotique**, comme la **présence de phytophages**.

Un **stress important** et/ou qui **perdure** peut parfois **entraîner la mort** mais, la plupart du temps, il **déclenche une réaction de l'organisme** qui **corrige son fonctionnement**, ce qui lui permet de **s'adapter à la perturbation**.

- Les organismes végétaux sont fondamentalement des **organismes fixés** : ils ne peuvent donc **pas échapper** aux phytophages en **se déplaçant**.



▲ FIGURE 116bis. Les réactions au stress [pour information]. D'après MEYER et al. (2008)

β. Des stratégies de défense : la protection et/ou la lutte contre les phytophages

- Les **mécanismes de défense contre la phytophagie** désignent l'ensemble des stratégies permettant aux 'plantes' de **réduire l'action des phytophages** à leur rencontre.

i. Deux grands types de stratégies de défense qui cohabitent souvent : **défenses directes** (lutte contre les phytophages) et **indirectes** (attraction des prédateurs de phytophages)

- On peut regrouper les principales **stratégies de défenses** en deux grands types :
 - Les **défenses directes** qui **permettent d'éloigner et/ou combattre directement les phytophages**.

Protections anatomiques

Cuticule épaisse, **épines**, **poils** (limitant la progression des Insectes)... (figure 117)

Protections chimiques

Molécules toxiques (tanins, cyanure...).

- Les **défenses indirectes** qui **permettent d'attirer et favoriser les prédateurs (ou les parasitoïdes) de phytophages**.

Fourniture d'une protection ou d'un habitat

ex. tiges creuses abritant des prédateurs, feuilles abritant des prédateurs...

Fourniture de nourriture

ex. exsudation de nectar nourrissant les prédateurs (figure 118)

Attraction chimique

Production de **signaux attracteurs** de prédateurs

- Beaucoup de plantes ont recours conjointement aux **deux types de stratégies**.



(a) Stipules transformés en épines sur le Robinier *Robinia pseudoacacia* (Fabacées).
(b) Pubescence du Piment rocoto *Capsicum pubescens* (Solanacées).

▲ FIGURE 117. **Défenses directes constitutives [pour information]**. D'après Wikipédia



fourmi se nourrissant de nectar
exsudé par les stipules de la vesce des champs
(*Vicia sativa*, Fabacées)

▲ FIGURE 118. **Défense indirecte constitutive : production de nourriture attirant les prédateurs**.
D'après MEYER *et al.* (2008).

ii. Des organismes dont les défenses peuvent être constitutives (toujours exprimées) ou induites (exprimées suites à la phytophagie)

- Qu'elles soient directes ou indirectes, ces **stratégies de défense** peuvent être :
 - Constitutives** (figure 117-118) : ce sont les **dispositifs qui permettent de retarder ou d'éloigner préventivement les phytophages**. Ce type de défense existe avant l'attaque du phytophage.

L'intérêt de posséder des défenses constitutives est que le végétal est **prêt à faire face au phytophage à tout moment**. C'est une **défense par anticipation**.

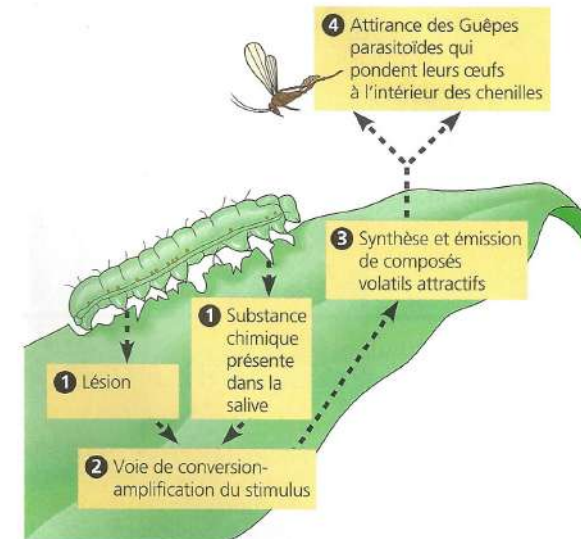
- Induites** (figures 119-120-121) : ce sont les **dispositifs qui permettent de contrer une attaque phytophage en cours et qui se mettent en place suite à l'attaque** (ils sont **induits** par l'attaque).

L'intérêt de posséder des **défenses induites** plutôt que **constitutives** est que l'énergie n'est pas inutilement dilapidée en moyens de défenses si ceux-ci ne sont pas requis, ce qui permet de concentrer la dépense énergétique sur des **fonctions fondamentales** comme la **croissance** ou la **reproduction**. C'est une **défense réactionnelle**.

Les défenses induites sont dues :

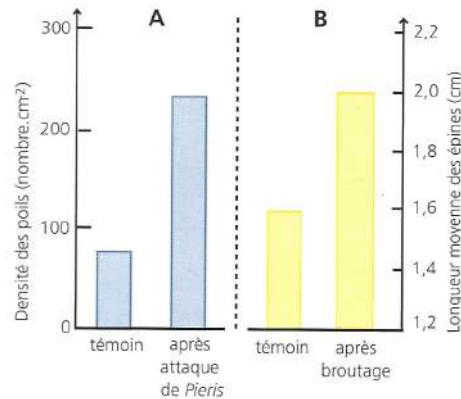
- soit à la **détection par la plante d'une blessure voire d'un contact** (**stress mécanique**),
- soit à la **détection d'une molécule** (**stress chimique**) produite par le **phytophage** qu'on appelle **éliciteur**.*

* On appelle **éliciteur** une **substance produite par un agent phytophage ou pathogène qui stimule les défenses induites d'une plante attaquée**. Exemple : volicitine présente dans la salive des chenilles. Par extension, le terme **éliciteur** désigne **toute substance susceptible de stimuler les défenses végétales** – ce sens étant très courant en **agronomie**, où les **stimulateurs de défenses naturelles (SND)** sont une piste qui commence à être exploitée en **agriculture durable**.



Une feuille de Maïs attire une Guêpe parasitoïde pour se défendre contre un herbivore comme la chenille de la Légionnaire unipunctuée (*Pseudaletia unipunctata*).

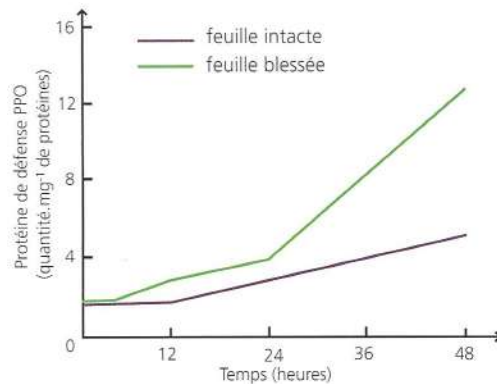
▲ FIGURE 119. **Défense indirecte induite : attraction chimique de prédateurs ou de parasitoïdes [pour information]**. D'après MEYER *et al.* (2008).



effet de l'attaque d'herbivores sur les défenses morpho-anatomiques

A. effets de l'attaque des chenilles de *Pieris* sur la densité de poils de la moutarde noire. Les poils sont plus denses sur les nouvelles feuilles produites. **B.** effets des blessures dues au broutage par des grands Mammifères sur la longueur moyenne des épines d'*Acacia drepanolobium* sur les branches basses accessibles à différentes espèces d'herbivores. Les épines sont plus longues sur les nouvelles feuilles.

◀ **FIGURE 120. Défenses morpho-anatomiques directes induites [pour information].**
D'après MEYER *et al.* (2008).



induction de la polyphénol oxydase (PPO), une protéine de défense, après blessure de feuilles de tomate ou traitement à la systémine

Les feuilles ont été blessées puis mises à la lumière pendant des temps variables avant l'analyse de la PPO (d'après Constabel, *PNAS*, 92, 1995).

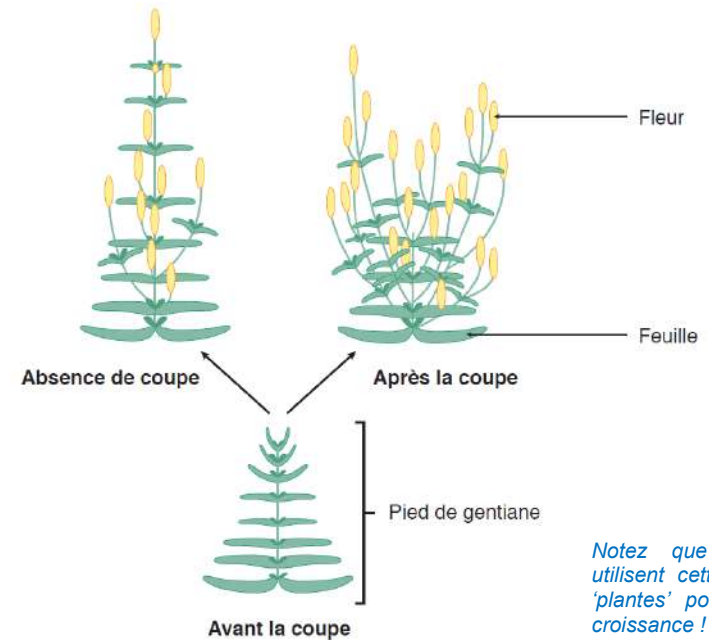
◀ **FIGURE 121. Défense directe chimique induite : un exemple [pour information].**
D'après MEYER *et al.* (2008).
La PPO perturbe lourdement les enzymes digestives des phytophages.

y. Des stratégies de tolérance : une augmentation de la croissance et/ou de la fitness des plantes en présence de phytophages

- On peut appeler **tolérance à la phytophagie** une **augmentation de la croissance et/ou de la fitness en réponse à la phytophagie**.

Cas 1 : augmentation de la croissance

On constate ainsi que de nombreuses 'plantes' soumises à l'action de phytophages produisent **plus** de feuilles, de fleurs, de fruits... qu'en l'absence de phytophages (figure 122).



Notez que les jardiniers utilisent cette propriété des 'plantes' pour stimuler leur croissance !

◀ **FIGURE 122. Tolérance : repousse massive après consommation.**
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

Cas 2 : augmentation de la valeur adaptative (fitness)

- à cause de la modification du développement (**cas 1**) : si la 'plante' produit **plus** de fruits, sa fécondité et donc sa **fitness** augmentent logiquement !
- par sélection naturelle (sur plusieurs générations) : les 'plants' les plus résistants à la phytophagie sont **sélectionnés** (ceux qui survivent le mieux/le plus longtemps) alors que les plus sensibles sont contre-sélectionnés.

5. Des stratégies d'évitement : un échappement aux phytophages

- On appelle enfin **stratégies d'évitements** les **mécanismes qui permettent aux plantes d'échapper à l'interaction phytophage**.
- Un **évitement** peut être :
 - **Morpho-anatomique** : **sélection d'un port ou d'une structure réduisant les chances de la plante d'être consommée**.

Ex. dans la prairie

Les **plantes en rosette** (comme les **Pâquerettes**) sont **moins consommées** par les **grands herbivores** que les **Poacées** plus **grandes**.

- **Temporel** : **croissance ou floraison en dehors des périodes de présence des herbivores**.

Ex. dans la prairie

Les **plantes à floraison précoce** (ex. *Crocus*) peuvent **échapper** au **pâturage** des Bovins.

c. Les conséquences écologiques de la phytophagie

α. Une entrée de la matière et de l'énergie dans les consommateurs primaires

- La **phytophagie** permet à la **matière** et l'**énergie**, initialement présentes dans les 'plantes' et consommée par les **phytophages**, de changer de **palier écologique** et d'entrer dans les **consommateurs primaires**.

β. Une possibilité d'action sur les effectifs végétaux

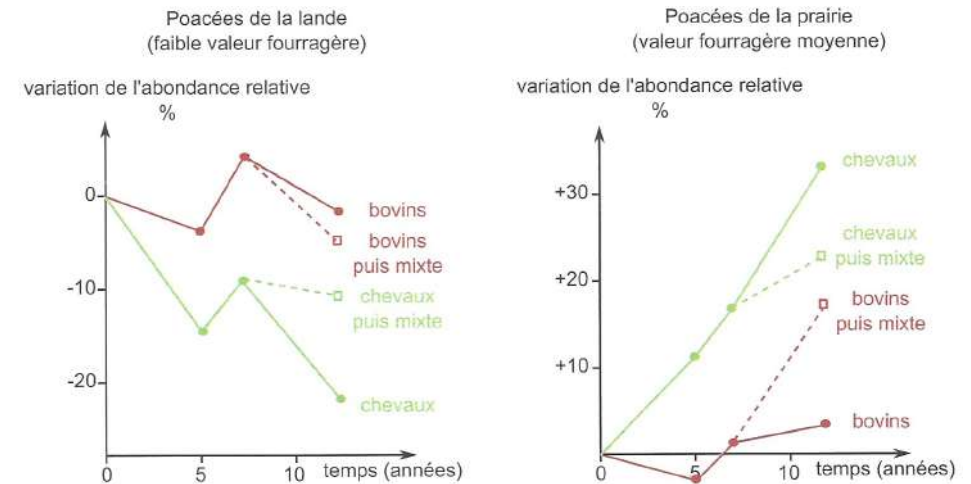
- La **phytophagie** peut :
 - **Diminuer l'effectif de certains végétaux** sur lesquels s'exerce la **pression de consommation** ;
 - **Augmenter l'effectif de certains végétaux** en lien avec des **stratégies de tolérance** ;
 - **Augmenter l'effectif des végétaux non consommés** qui bénéficient alors de **ressources spatiales ou nutritives libérées**.

γ. Une modification de la composition floristique de l'écosystème

- En comparant des **prairies pâturées par des Bovins** ou des **Chevaux**, on observe une variation de la **composition floristique** qui montre que la **phytophagie**, et la nature des **phytophages en présence**, impacte et **modifie** au cours du temps la **composition floristique** (figure 123).

Dans le cas évoqué, les **Chevaux** (qui ne sont **pas des Ruminants**) sont **moins sélectifs** que les **Bovins** sur les **Poacées** qu'ils consomment qui, par exemple, délaissent le **Nard raide**... lequel est **fortement consommé par les Chevaux** ; dans ce cas, la **régression** du Nard raide **libère de l'espace** pour d'autres espèces.

- Notez aussi que les **déjections** et le **piétinement des grands herbivores** tendent à **enrichir le milieu en azote** et favoriser la pousse de **Poacées à forte valeur fourragère**.



Variations de l'abondance relative des poacées de faible ou de moyenne valeur fourragère, au cours de 12 années de pâturage monospécifique ou monospécifique puis mixte (D'après Loiseau *et al.*).

Les résultats correspondant aux périodes de pâturage monospécifique sont représentés en traits pleins ; ceux des périodes de pâturage mixte sont en pointillés.

▲ FIGURE 123. Modification de l'abondance des Poacées par la pâture.

D'après PEYCRU *et al.* (2014).

3. La prédation (au sens strict) : la consommation d'un animal par un autre (consommateur secondaire)

a. Définition et exemples

- La **prédation au sens strict** désigne la situation où le « mangeur » (appelé ici **consommateur secondaire**, ou encore **prédateur au sens strict**) **consomme un autre consommateur (appelée proie)**, c'est-à-dire un organisme animal. La proie est **souvent tuée** dans le cadre de l'interaction ; des **cas litigieux** existent* (voir la figure 93).

Ex. **Renard/Buse** (voir la figure 56) capturant et mangeant un **Mulot**.

* Les **organismes hémaphages** (= **qui s'alimentent de sang**) ne tuent pas leur « proie ». Si l'interaction est **durable** (cas des Sangsues), on peut parler de **parasitisme**. Si l'interaction est **brève** (cas des Moustiques), on peut alors parler de « **microprédation** ».

b. Des adaptations des protagonistes

- Les **proies** ont tout intérêt à **réduire les interactions avec le prédateur** alors qu'au contraire les **prédateurs les recherchent**.
- Notez que des **organismes** peuvent être **prédatrices de certaines espèces et proies d'autres prédateurs** !

On peut appeler **superprédateur** un **prédateur d'une espèce déjà prédatrice d'autres espèces**.

α. Les proies : plutôt des stratégies r, aux comportements d'évitement (ou sociaux / grégaires), avec une perception des prédateurs

- Sans qu'il soit possible de faire de généralités tant la **diversité des situations** est **grande**, on peut retenir de manière **très schématique** que les **proies** :
 - Sont plutôt des **stratégies r**, le nombre compensant les pertes par prédation ;
 - Présentent souvent des **systèmes sensoriels de perception des prédateurs** (photoréception, chémoréception, ouïe...) ;
 - Présentent fréquemment des **stratégies d'évitement des prédateurs** de nature **comportementale** (sorties nocturnes, fuite, vie dans un terrier, gréganisme, vie en société favorisant la défense à plusieurs ou la fuite...).

β. Les prédateurs : plutôt des stratégies K, aux comportements de recherche, avec une perception des proies, et des adaptations morpho-anatomiques et/ou physiologiques à la prédation

- Là encore sans qu'il soit possible de faire de généralités tant la **diversité des situations** est **grande**, on peut retenir de manière **très schématique** que les **prédateurs** (notamment les **superprédateurs**) :
 - Sont plutôt des **stratégies K** à plus **faible effectif** que les proies ;

Notons, en anticipation sur le **point III**, qu'un **niveau trophique supérieur** a forcément une **biomasse moindre** que le **niveau trophique inférieur** qui l'alimente ;

- Présentent souvent des **systèmes sensoriels de perception des proies** (photoréception, chémoréception, ouïe...) ;
- Présentent fréquemment des **stratégies de recherche des proies** de nature **comportementale** (camouflage, attaque...) ;
- Présentent généralement des **adaptations morpho-anatomiques** (ex. chez les Mammifères Carnivores : **griffes, crocs acérés**... ex. chez les Carabes : fortes mandibules) ou **physiologiques** (ex. **enzymes** digérant la viande).

c. Le « choix » des proies par les prédateurs

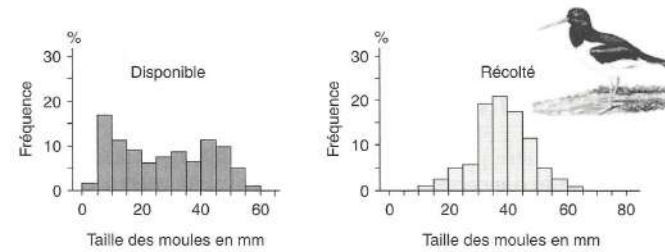
- La **sélection** – pas forcément consciente ! – des **proies** par les **prédateurs** ne se fait souvent **pas par hasard**, surtout en présence d'un **nombre de proies important**.

α. Le choix des organismes les moins résistants : individus chétifs, malades, jeunes ou âgés...

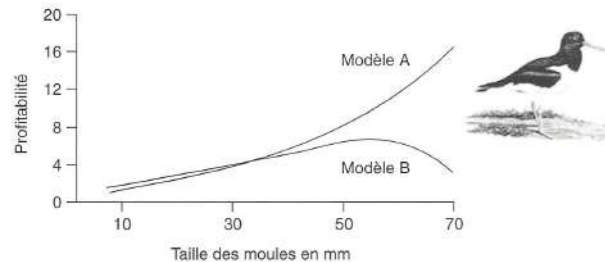
- Les **organismes les moins résistants** (les moins rapides dans la fuite, les moins aptes à détecter les prédateurs...) sont souvent ceux qui sont **prédatisés en priorité** ; ce sont les **individus chétifs, malades, jeunes, âgés**...

β. Une tendance à la fourniture d'un effort minimal de prédation pour un rendement énergétique maximal : l'*optimal foraging*

- Un certain nombre d'études suggèrent que les **prédateurs tendent à dépenser un minimum d'énergie dans l'obtention de proies leur fournissant un maximum de matière et d'énergie** : c'est la **théorie de l'optimal foraging** (« théorie de recherche optimale de nourriture ») (**figure 124**).
- Ce type de comportement est sélectionné par **sélection naturelle**, augmentant la **fitness** des individus ayant des **comportements alimentaires optimaux**.



Comparaison de la fréquence des moules disponibles (à gauche) et des moules consommées par l'huîtrier-pie *Haematopus ostralegus* (à droite) en fonction de leur taille. D'après Meire et Ervynk (1986).



Deux modèles d'optimalité de la sélection des moules par l'huîtrier-pie *Haematopus ostralegus*. A : modèle fondé sur la maximisation énergétique, la profitabilité augmentant avec la taille des moules. B : modèle prenant en compte la difficulté d'ouverture des moules les plus grosses. D'après Meire et Ervynk (1986).

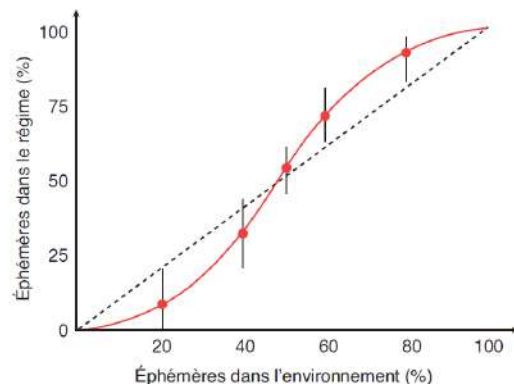
▲ **FIGURE 124. *Optimal foraging* chez l'Huîtrier-Pie (espèce littorale d'Oiseau consommant notamment des moules).**
D'après CAMPAN & SCAPINI (2002).

Exemple de l'Huîtrier-Pie

On constate que l'Huîtrier consomme **préférentiellement des Moules de taille intermédiaire** sans lien avec leur disponibilité réelle, ce qui implique une **sélection** de sa part. La raison est que les **plus petites Moules** le **nourrissent peu** rapport à l'**énergie dépensée** dans leur ouverture, alors que les **plus grosses** sont trop **difficiles à ouvrir** et **consommant beaucoup d'énergie** : le **compromis** se trouve donc dans les **Moules de taille intermédiaire**, **préférentiellement consommées**.

γ. Une réponse des prédateurs à la diversité et l'abondance des proies

- Lorsqu'un **prédateur** dispose de **plusieurs proies**, on constate qu'il consomme **préférentiellement la proie la plus abondante** et donc la **plus disponible** (exemple de la part des Éphémères dans le régime alimentaire des Notonectes : **figure 125**).



Les notonectes sont des insectes aquatiques prédateurs. Les éphémères sont des insectes à vie larvaire aquatique. L'autre proie proposée est l'aselle, un crustacé isopode aquatique. La droite représente les résultats théoriques attendus s'il n'y a pas de préférence. La courbe est une projection reliant les moyennes des résultats expérimentaux (points noirs avec barre d'erreur).

D'après Ricklefs R.-E. (2005) *Écologie*

▲ FIGURE 125. Évolution du régime alimentaire des Notonectes (part des Éphémères dans l'alimentation) en fonction de l'abondance d'une ressource (part des Éphémères dans les proies proposées). D'après SEGARRA *et al.* (2015).

d. Un impact mutuel des proies et prédateurs sur leurs dynamiques respectives de population (modèle de LOTKA-VOLTERRA)

Rappels du chapitre 19 (Populations)

α. Aspects mathématiques et graphiques du modèle

- On s'intéresse à l'évolution de deux populations en situation de prédation où **N est l'effectif des proies** et **P l'effectif des prédateurs**. Le modèle permet de prévoir l'évolution des populations l'une par rapport à l'autre. On considère là encore un écosystème isolé sans migrations.
- Voici les aspects mathématiques (**équations différentielles**) :
Effectif des proies N_t (variation infinitésimale au cours du temps) :

$$\frac{dN}{dt} = r N_t - a N_t P_t$$

Effectif des prédateurs P_t (variation infinitésimale au cours du temps) :

$$\frac{dP}{dt} = q P_t N_t - b P_t$$

r : taux d'accroissement des proies (natalité – mortalité, hors mortalité due à la prédation)

a : taux de proies prélevées par les prédateurs (nombre de proies tuées par unité de temps)

– **$a \times N_t \times P_t$ correspond au taux de prédation.**

q : facteur de conversion de proies en jeunes prédateurs = nombre de descendants qu'un prédateur peut avoir après l'ingestion d'une proie (nombre évidemment inférieur à 1) ; c'est un taux d'accroissement dépendant des proies ingérées.

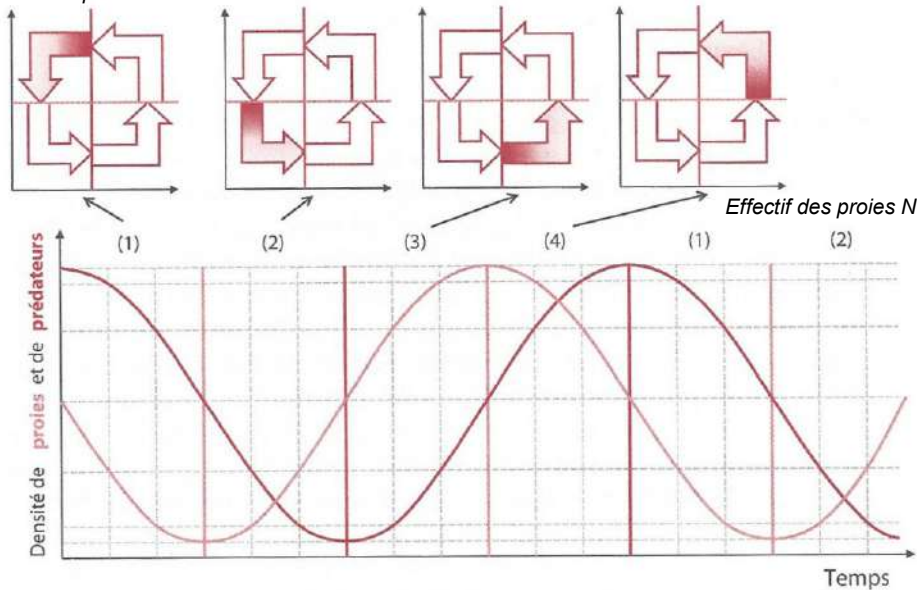
b : taux de mortalité intrinsèque des prédateurs non dépendant du nombre de proies.

$q \times P_t \times N_t$ correspond au taux de natalité des prédateurs par individu et par unité de temps. Il dépend des proies disponibles.

- L'intégration, reposant sur des **variables multiples**, est éminemment **complexe** et souvent obtenue par des **méthodes calculatoires itératives** (comme la méthode d'EULER) mais ces aspects me semblent sortir du cadre d'un tel cours.
- Du reste, la **conversion en suites** est assez **complexe** également.

- Dans un **système idéal (à l'équilibre)**, le modèle prévoit une **oscillation des effectifs** avec un **rythme régulier**, le **pic d'effectif des proies précédant celui des prédateurs**.
- Le modèle est illustré **graphiquement** et expliqué à la **figure 126**.

Effectif des prédateurs P



Décomposition de la dynamique cyclique Lotka-Volterra.

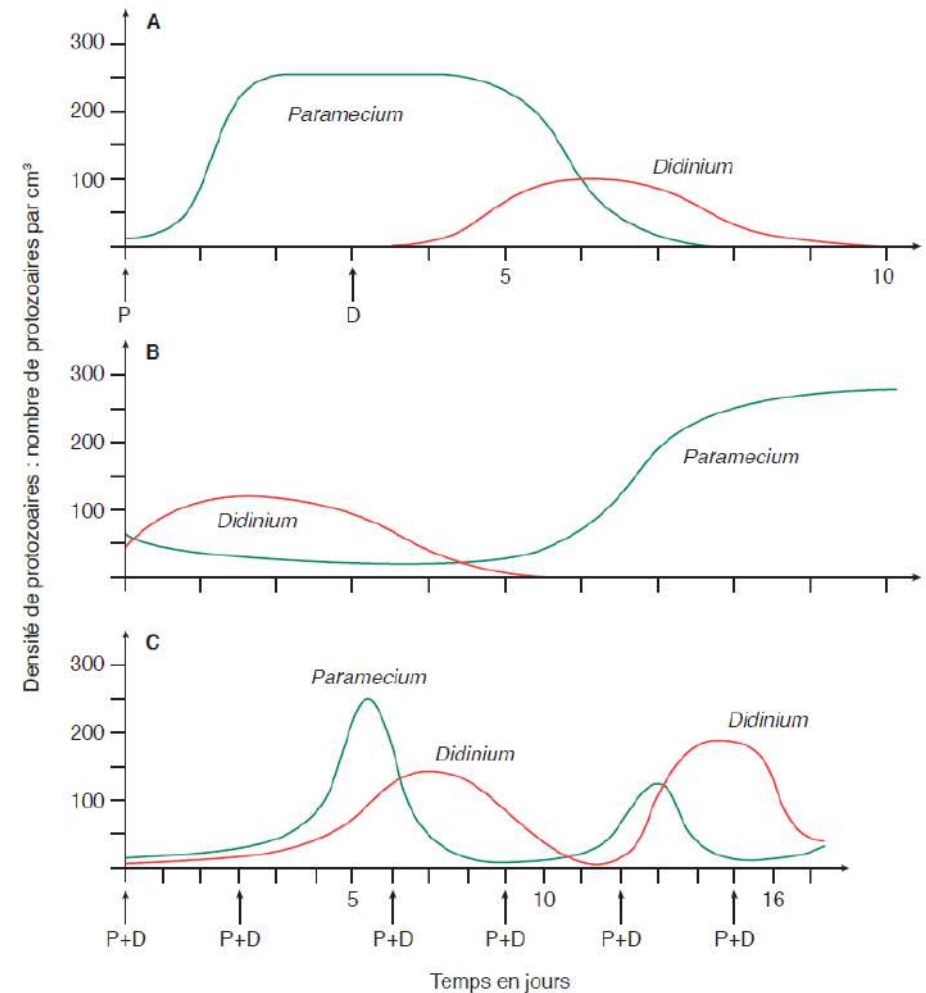
Le graphe montre la dynamique des deux populations proie et prédateur au cours du temps. La population de proies est figurée en clair, celle des prédateurs en foncé. Pour la description des quatre phases du cycle, voir le texte.

- 1) La population de prédateurs est forte, elle maintient la population de proies à un faible niveau. Mais, comme il n'y a pas beaucoup de proies, la population de prédateurs a une faible reproduction et diminue. Elle est cependant toujours importante et la population de proies continue de diminuer.
- 2) La population de prédateurs est maintenant faible. La population de proies se met à augmenter parce que la prédation est faible. Par contre, la population de proies est encore à un bas niveau et elle est insuffisante pour la population de prédateurs qui continue de baisser.
- 3) La disponibilité en proies est devenue satisfaisante et la population de prédateurs se remet à augmenter. Par contre, comme elle est encore faible, la prédation reste négligeable et la population de proies continue d'augmenter.
- 4) La population de prédateurs est maintenant forte et la population de proies commence à diminuer sous l'effet de la prédation. Comme la disponibilité en proies reste suffisante, la population de prédateurs continue d'augmenter. Puis retour à (1)...

▲ FIGURE 126. Le modèle de LOTKA-VOLTERRA. D'après TIRARD *et al.* (2012).

β. Une difficile applicabilité dans les conditions expérimentales (cas des expériences de GAUSE, 1934) ou naturelles

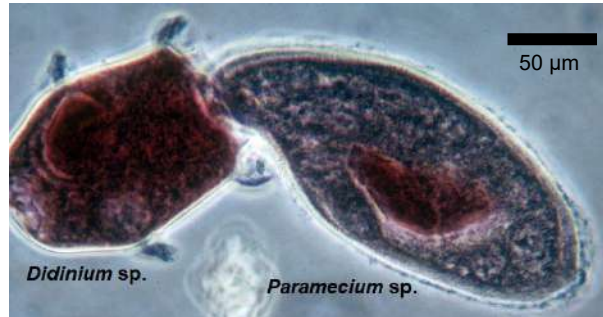
Expériences de GAUSE (1934)



- A. Introduction de *Didinium* (marque D) dans une culture de *Paramecium* où la population est stabilisée.
 B. Coculture simultanée de *Paramecium* et *Didinium* dans un milieu proposant des zones refuge pour les proies.
 C. *Paramecium* et *Didinium* sont introduits simultanément et régulièrement dans le milieu.
 D'après Gause, 1934 tiré de Ramade F. (2009) *Éléments d'écologie – écologie fondamentale*

▲ FIGURE 127. Expériences de GAUSE. D'après SEGARRA *et al.* (2015).

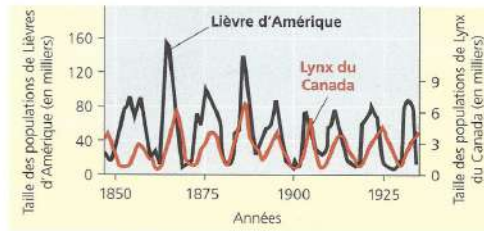
- Le scientifique a cherché à **démontrer expérimentalement** le modèle. Pour cela, il a étudié des **organismes unicellulaires** (de type « protozoaires ») : les **Paramécies** et un de leurs **prédateurs**, les **Didinium** (figure 128). Il les a élevés en milieu liquide en essayant de créer également des **zones refuges** pour simuler un milieu naturel.
- Hélas, selon qu'il introduit les **proies** ou les **prédateurs** en premier ou en **second**, le scientifique obtient une **extinction des premières** ou des **secondes** (figure 127).
>> Seul l'ajout régulier d'**épisodes d'immigration de proies** et prédateurs permet de **recréer artificiellement** les variations attendues du **modèle de LOTKA-VOLTERRA** (figure 127).



▲ FIGURE 128. **Didinium mangeant une Paramécie (MO)**. Cliché E. V. GRAVES (2013).
<https://fineartamerica.com/featured/2-didinium-nasutum-ingesting-paramecium-eric-v-grave.html>
(consultation décembre 2017)

Cas des populations naturelles

- Dans le cas des **populations naturelles**, les résultats sont souvent **décevants** également mais **certains travaux** ont réussi à publier des **oscillations satisfaisantes et proches du modèle** (exemple classique : figure 129).



Cycles démographiques chez le Lièvre d'Amérique et le Lynx du Canada. Les effectifs de la population se fondent sur le nombre de peaux vendues par les trappeurs à la Compagnie de la Baie d'Hudson. Les fluctuations cycliques du

Lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*), source alimentaire importante pour le Lynx du Canada (*Felis canadensis*), sont probablement à l'origine des cycles de ce dernier. L'explication du cycle démographique des proies est un sujet de recherche

difficile. En effet, la plupart des modalités de la dynamique des populations sont vraisemblablement dues à une multitude de facteurs qui interagissent et sont difficiles à distinguer sans expérimentation directe.

▲ FIGURE 129. **L'exemple classique des Lièvres d'Amérique et des Lynx du Canada en Alaska.**
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

y. Des difficultés qui s'expliquent par la faible complexité du modèle et ses limites

- Si le modèle présente l'intérêt de **proposer une possible quantification des effets de la prédation** sur la **dynamique des populations**, sa **simplicité** et la **négligence de nombreux paramètres** en font un **modèle trop grossier** pour assurer pleinement son rôle prédictif.
- Les **limites principales** que l'on peut relever sont par exemple :
 - Une **proie** possède **rarement** dans la nature **un seul prédateur**
 - Un **prédateur** possède **rarement** dans la nature **une seule proie**
 - Dans le **modèle**, le **taux d'attaque** est une **constante** alors que **beaucoup de facteurs fonctionnels** (faim, sommeil, période de la journée ou de l'année, disponibilité en autres ressources...) peuvent **faire varier la réponse du prédateur** à la présence d'une proie.
 - Les **variations de la population de proies** en lien avec leurs **propres ressources nutritives** n'est pas envisagé.

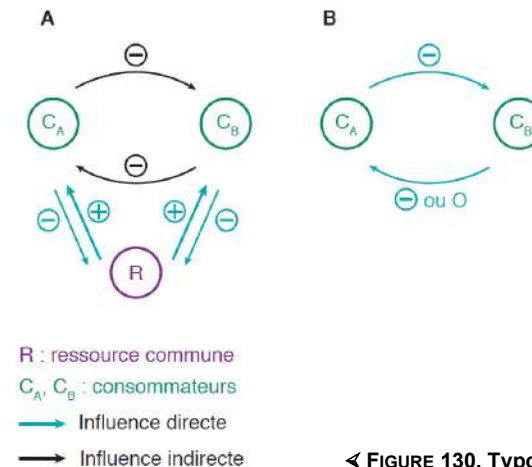
E. La compétition interspécifique : une lutte entre deux espèces dans l'accès à une même ressource

- La **compétition** (ou **concurrence**) **interspécifique** est une **interaction où les deux protagonistes luttent pour la même ressource (ou les mêmes ressources)** (lumière, habitat, sol, nourriture...) **ou se combattent directement**.

Ex. **compétition pour la lumière** entre les **espèces de la strate herbacée** : les plus hautes reçoivent plus de lumière.

Ex. **figure 56** : **Trèfle et Fétuque** en **compétition pour les ressources du sol**.

1. Deux grands types de compétition



◀ FIGURE 130. **Typologie de la compétition interspécifique : exploitation vs. interférence.**
D'après SEGARRA et al. (2015).

A. Compétition par exploitation

B. Compétition par interférence

+ : utilisation de la ressource valorisée par les consommateurs C_A et C_B pour leur croissance et/ou leur reproduction

- : interaction négative, diminution de la valeur sélective

Adapté de Begon M. et al. (2008) *Essentials of Ecology*

a. La compétition indirecte dans le cadre de l'exploitation de ressources communes : la compétition par exploitation

- Dans la **compétition par exploitation** (figure 130), les **deux protagonistes se disputent la même (ou les mêmes) ressource(s) (habitat, nourriture, lumière...)** de l'environnement.

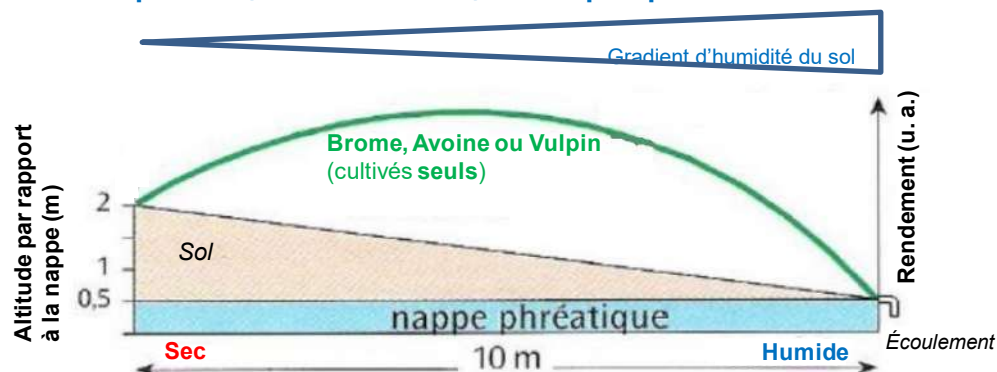
Ex. **compétition pour la lumière** entre les **espèces de la strate herbacée** : les plus hautes recevront plus de lumière.

b. La compétition directe par inhibition de la croissance entre protagonistes : la compétition par interférence

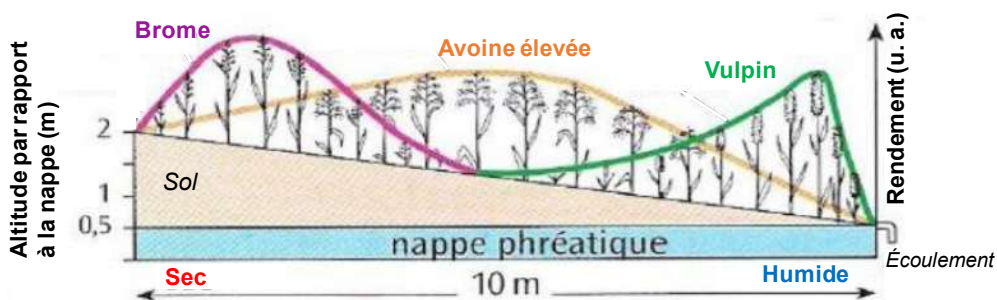
- Dans la **compétition par interférence** (figure 130), les **deux protagonistes (ou l'un d'entre eux) sont à l'origine de mécanismes ayant pour conséquence directe d'éliminer ou limiter la croissance de l'autre espèce.**

Ex. **télétoxie** abordée **plus haut**.

2. Une conséquence fréquente : l'exclusion compétitive, restriction de la répartition (ou de l'abondance) d'une espèce par l'autre



(a) **Niches potentielles = fondamentales**



(b) **Niches réalisées**

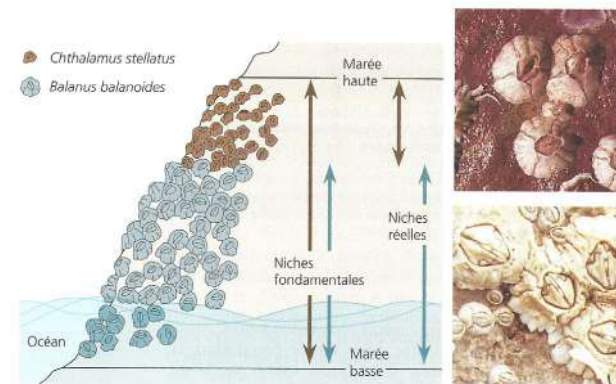
▲ FIGURE [87]. **Niches écologiques fondamentales vs. réalisées dans la prairie (exemples).**
Source inconnue, emprunté à Alix HELME-GUIZON (BCPST2, LEGTA Le Fresne, Angers), modifié

▲ Exemple 1 : Poacées des prairies (Brome, Avoine, Vulpin)

Ces trois espèces présentent la **même gaussienne de répartition** dans un milieu présentant un **gradient d'humidité**, avec un **optimum** situé autour d'une **valeur moyenne (niches fondamentales : figure 87.a)**.

En cas de **coexistence des trois espèces**, l'Avoine voit sa **niche peu modifiée** : elle est probablement la **plante avec l'aptitude compétitive la plus forte**. En revanche, on observe un **déplacement de niche des deux autres espèces** qui occupent l'espace **peu occupé** par l'Avoine, chacune en fonction de ses **possibilités de tolérance** : Brome dans les lieux secs et Vulpin dans les lieux les plus humides (**niches écologiques réalisées : figure 87.b**).

Vérification sur le terrain d'une hypothèse d'exclusion compétitive. *Balanus balanoides* et *Chthamalus stellatus* sont deux espèces de Balanes qui vivent sur les mêmes rochers de la côte écossaise. Ces rochers émergent à marée basse. La distribution des Balanes est stratifiée : *Balanus balanoides* occupe les strates inférieures du rivage, tandis que *Chthamalus stellatus* se trouve sur les strates supérieures. Les larves mobiles des Balanes se fixent au hasard sur les rochers. Mais les formes adultes sessiles de *Balanus balanoides* ne survivent pas sur les strates supérieures. Apparemment, elles ne résistent pas à la dessiccation quand ces zones sont exposées à l'air, pendant plusieurs heures, à marée basse. Par conséquent, la niche fondamentale (potentielle) et la niche réelle de *Balanus balanoides* sont identiques. Bien que *Chthamalus stellatus* se trouve surtout sur les strates supérieures, elle se répandit sur les strates inférieures lorsque l'écologiste Joseph Connell élimina la population de *Balanus balanoides* qui était là. Il semble donc que sans la compétition de *Balanus balanoides*, *Chthamalus stellatus* pourrait survivre sur des strates inférieures. Par conséquent, sa niche réelle ne représente qu'une partie de sa niche fondamentale.



▲ FIGURE [88]. **Niches écologiques dans le cadre d'une compétition entre Balanes écossaises (expérience de Joseph H. CONNELL, 1970).** D'après CAMPBELL & REECE (2004).

▲ Exemple 2 : Balanes écossaises [pour information]

Les Balanes sont des 'crustacés' Cirripèdes qui vivent sur l'estran rocheux européen. On constate que, pour les deux espèces étudiées, *Balanus balanoides* exclut compétitivement *Chthamalus stellatus*. La **première espèce** présente des niches fondamentale et réelle identiques, alors que la **seconde** présente une niche réalisée réduite au sommet de l'estran, où l'exondation trop longue ne semble pas supportée par *B. balanoides*.

- Ces aspects sont à rapprocher de ce que nous avons déjà abordé au sujet de la **niche écologique plus haut**. Les figures 87-88 sont à nouveau proposées pour rappel.

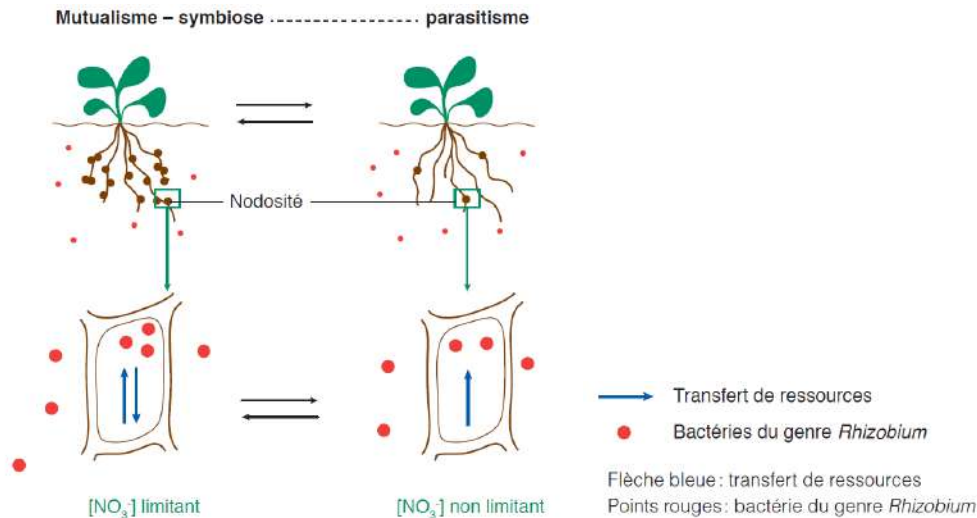
Le principe d'exclusion compétitive

(= **exclusion réciproque** = **principe de GAUSE, ou VOLTERRA-GAUSE**)

Ce principe stipule que les populations de **deux espèces ayant des exigences écologiques identiques, c'est-à-dire occupant une même niche écologique, ne peuvent coexister indéfiniment dans un écosystème stable, la plus compétitive des deux espèces finissant à plus ou moins long terme par éliminer l'autre.**

F. Une classification des relations interspécifiques qui ne peut gommer des cas intermédiaires : la plasticité des relations interspécifiques

- Un certain nombre de **relations interspécifiques** ne peuvent être classées dans une **catégorie bien définie**, notamment dans le cas des **relations réciproquement profitables** où des **tricheurs** se font jour.
- Citons quelques exemples :
 - Les **Bourillons**, normalement impliqués dans une **coopération** dans de la **pollinisation** des fleurs **entomogames**, **perforent** parfois **base de certaines fleurs tubuleuses** et atteignent ainsi les **nectaires** sans **polliniser les fleurs**.
→ La relation devient une forme de **phytophagie**.
 - Dans le cas des **nodosités**, on peut montrer qu'en **présence d'azote abondant** dans le sol, les **Fabacées** peuvent alors **délivrer « gratuitement »** des **photoassimilats** aux Bactéries.
→ La relation devient une forme de **parasitisme** (figure 131).
Certaines **Fabacées** peuvent alors **bloquer l'apport de dioxygène** (en augmentant notamment la quantité de **leghémoglobine** dans les cellules corticales) aux **Bactéries**, bloquant ainsi leur métabolisme.
→ La relation devient une forme de **compétition par interférence**.



▲ FIGURE 131. Transition symbiose-parasitisme dans le cas d'une nodosité.
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

G. Les conséquences écologiques et évolutives des relations interspécifiques

- Il paraît utile de rappeler et préciser, avec une **approche synthétique et transversale**, les **conséquences écologiques et évolutives** des **relations interspécifiques**.

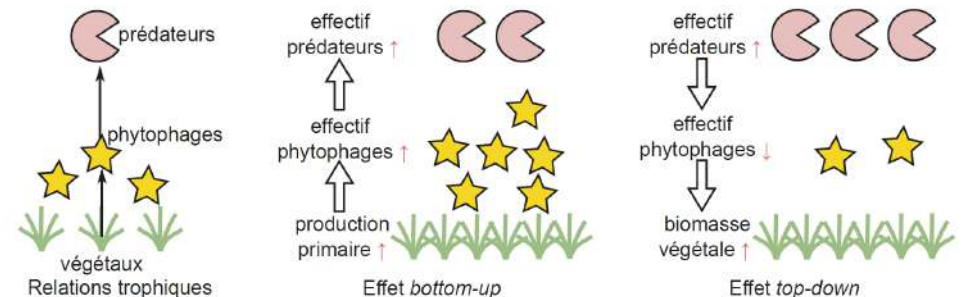
1. Les relations interspécifiques, des interactions aux conséquences sur la structuration et le fonctionnement de l'écosystème

a. Une dimension trophique fréquente qui assure la circulation de matière et d'énergie dans l'écosystème

- Les **relations interspécifiques** possèdent, pour la plupart (prédation, phytophagie, symbiose, parasitisme...) une **dimension trophique**, c'est-à-dire qu'elles permettent aux **organismes d'acquérir de la matière organique** ou minérale.
- Les **relations interspécifiques** assurent ainsi la **circulation de matière et d'énergie** au sein des **chaînes trophiques** (voir III).

b. Un contrôle entre niveaux trophiques : les régulations descendante (top-down) et ascendantes (bottom-up)

- Dans un écosystème, les **effectifs des niveaux trophiques supérieurs ou inférieurs** sont **interdépendants** par le biais de **régulations directionnelles** entre **organismes trophiquement connectés** comme on a déjà pu le voir avec la relation de LOTKA-VOLTERRA :
 - On parle de **régulation descendante** ou **effet top-down** lorsque la **prédation détermine l'effectif de phytophages** qui contrôle à son tour l'**accumulation de biomasse végétale**.
 - On parle de **régulation ascendante** ou **effet bottom-up** lorsque la **production végétale contrôle les effectifs des phytophages** qui à leur tour contrôlent les **effectifs des prédateurs**.



Contrôle des effectifs ascendants (bottom-up) ou descendants (top-down).

La variation à l'origine du contrôle peut être une augmentation (comme sur la figure) ou une diminution.

▲ FIGURE 131bis. Transition symbiose-parasitisme dans le cas d'une nodosité.
D'après PERRIER, BEAUX *et al.* (2021).

c. Des relations qui définissent des espèces clefs-de-voûte au rôle fonctionnel majeur

- Nous avons défini **plus haut** la notion d'**espèce clef-de-voûte**.
- Rappelons qu'une **espèce clef-de-voûte** (= **espèce clef** = **espèce pivot**) est une **espèce dont la présence assure la stabilité (structurale et fonctionnelle) d'un écosystème donné et dont l'absence modifie de manière importante la structure et/ou le fonctionnement de l'écosystème**.
- Les organismes impliqués dans des **relations interspécifiques** ont évidemment un **rôle majeur dans la structure et le fonctionnement d'un écosystème**.

Ex. dans la prairie

Les **Bovins**, par la **phytophagie**, sont responsable du **maintien à l'état prairial** de l'écosystème.

d. Des relations qui impactent la dynamique des populations impliquées (exemple de la prédation et du modèle de LOTKA-VOLTERRA)

- Évidemment, les **relations interspécifiques**, par leur **caractère favorable / défavorable** ou **neutre**, impactent la **dynamique des populations** des protagonistes.
- L'exemple qui a été **modélisé** est celui de la **relation proie-prédateur** au travers du **modèle de LOTKA-VOLTERRA**.

2. Les relations interspécifiques, des interactions comportant une dimension évolutive

Voir BCPST2 sur les mécanismes de l'évolution

a. Des relations qui impactent les individus : *fitness* individuelle des individus impliqués vs. *fitness* des individus non impliqués

- Rappelons qu'on peut appeler ***fitness*** (= **valeur sélective** = **valeur adaptative**) **individuelle** la **capacité d'un individu à produire des descendants mâtures, viables et fertiles, relativement aux autres individus de la même population et au même moment**.

$$\text{Fitness} = \text{Survie} \times \text{Fécondité}$$

Survie : nombre de descendants survivants après un temps donné

Fécondité : nombre de descendants par unité de temps

- Il paraît évident qu'en fonction de la **nature de l'interaction** et de son **caractère favorable / neutre** ou **défavorable** pour un **protagoniste**, la **survie** et donc la ***fitness*** des individus est **impactée** par rapport à des individus non impliqués dans l'interaction.

Ex. dans le cas de la **prédation**, la ***fitness*** du **prédateur** est **augmentée** par l'interaction et celle de la **proie** est **diminuée**.

▼ TABLEAU XVIII. **Effet des principales interactions sur la *fitness* individuelle des individus impliqués dans l'interaction par rapport à des individus de la même espèce non impliqués.**

D'après PEYCRU *et al.* (2014)

Conséquences pour chaque espèce		Nom de l'interaction
Espèce A	Espèce B	
+	+	Mutualisme (symbiose, coopération)
+	-	Parasitisme Prédation
+	0	Commensalisme
0	-	Amensalisme
0	0	Neutralisme
-	-	Compétition

+: augmentation de la valeur sélective de l'espèce ; - : diminution de la valeur sélective de l'espèce.

b. Des relations qui impactent différemment la *fitness* des individus impliqués dans les interactions et des génotypes, tendant à la sélection d'adaptations à l'interaction

- Toutefois, attention à ne pas tomber dans un raisonnement caricatural et faux : le **vrai intérêt évolutif** de l'interaction est entre le **différentiel de survie entre individus soumis à l'interaction**.

Exemple : quelle est la ***fitness*** comparée de deux individus soumis à un parasite donné ? Celui qui **résiste mieux** aura donc une ***fitness*** **plus élevée** que l'autre et **transmettra sa résistance** à sa descendance.

- In fine*, ce sont les **génotypes** et les **allèles** qui sont **sélectionnés** au fil des **générations** par le biais des **individus** qui les portent.

Rappels du chapitre 21

- La ***fitness*** d'un **génotype** est la **contribution de ce génotype à la génération suivante, relativement aux autres génotypes** (tableau XIX).
Il y a deux types de ***fitness*** génotypique :

- ***Fitness absolue*** : **rapport entre la fréquence du génotype entre une génération et la fréquence de ce génotype à la génération suivante**.

Notée w ou ω .

$$\text{Fitness absolue } w = \text{fréquence (génération 1)} / \text{fréquence (génération 2)}$$

- ***Fitness relative*** : **rapport entre la *fitness* absolue w du génotype et la plus forte valeur de *fitness* absolue ($w_{\max}$) observée dans la population**.

Notée w ou ω . Cette valeur est donc comprise entre 0 et 1.

$$\text{Fitness relative } W = \text{fitness absolue } w / \text{fitness maximale } w_{\max}$$

▼ TABLEAU XIX. Modification des fréquences de la génération n+1 dans le cas d'un gène existant sous deux allèles par les fitness absolues.

D'après PEYCRU *et al.* (2014)

Génotypes	AA	Aa	aa
Fréquences génotypiques sans sélection	p^2	$2pq$	q^2
Fitness	ω_1	ω_2	ω_3
Fréquences génotypiques avec sélection	$p^2 \omega_1$	$2pq \omega_2$	$q^2 \omega_3$

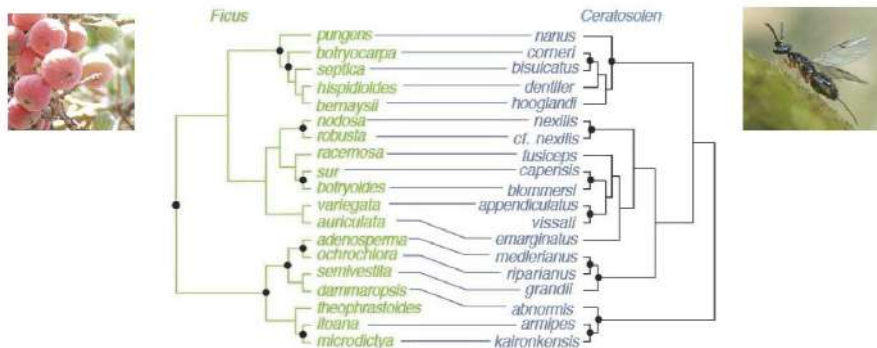
c. Les relations interspécifiques et la coévolution

- Les **relations interspécifiques**, et notamment les **relations durables** à haute spécificité (symbioses ou parasitismes) peuvent engendrer une **sélection mutuelle** des protagonistes qui correspond à la **co-évolution**.

α. Mise en évidence de cospéciations par les phylogénies en miroir (= cophylogénies)

- Les phylogénies peuvent permettre de montrer une **spéciation parallèle** ou **cospéciation** d'organismes impliqués dans des **relations interspécifiques étroites** (prédation, parasitisme, mutualisme...), **particulièrement les interactions durables** (parasitisme et symbiose essentiellement). On produit pour cela des **phylogénies en miroir** ou **cophylogénies** qui montrent la **cospéciation** (**évolution en parallèle d'organismes impliqués dans des relations interspécifiques**).

Les interactions interspécifiques étroites, durables et spécialisées que sont la plupart des symbioses ou des parasitismes sont des cas privilégiés d'observation de la cospéciation (figure 132) et de la coévolution.



Phylogénie en miroir montrant la cospéciation entre les Figuiers (genre *Ficus*) et les Insectes Hyménoptères les pollinisant (genre *Ceratosolen*).

▲ FIGURE 132. Phylogénie en miroir dans le cadre d'une symbiose.

D'après SEGARRA *et al.* (2015)

β. La coévolution, résultat d'une pression de sélection mutuelle entre organismes en interaction

- La **coévolution** ou **coadaptation** (**cospéciation** où l'on peut démontrer que les espèces en question ont exercé une pression de sélection mutuelle qui est à l'origine de la spéciation) est souvent **plus difficile à prouver**, nécessitant de rechercher des **gènes** et/ou des **adaptations** particulières.

γ. Course aux armements et théorie de la Reine rouge

- Les **interactions** des organismes avec l'**environnement abiotique** ou avec les **congénères de la même espèce** (sélection sexuelle, compétition pour les ressources...) ont longtemps été présentées comme les **principaux moteurs de sélection naturelle** et donc d'évolution. Dans un article de 1973 (pour lequel l'auteur dut créer une nouvelle revue scientifique car aucune autre n'accepta son papier), **Leigh VAN VALEN** rappelle et montre que **les relations interspécifiques aussi sont un moteur important de sélection**.

VAN VALEN constate que **les taux d'extinction d'espèces sont constants dans l'évolution**, ce qui laisse à penser que **les nouveautés produites par l'évolution ne sont pas tellement plus efficaces dans la survie que les anciens attributs**. L'auteur l'explique par une **course aux armements**, c'est-à-dire une **course aux innovations, une course aux adaptations entre les espèces**. Ainsi, si la **sélection naturelle** favorise les **prédateurs les plus rapides**, elle favorise aussi les **proies les plus rapides**, ce qui a pour résultat un **rapport de forces inchangé** entre les espèces. **La course aux armements** permet juste de « rester dans la course » et de survivre. Cela se vérifie particulièrement dans les **interactions durables** (symbioses, parasitisme...) où **la spécificité de l'interaction favorise la coévolution**.

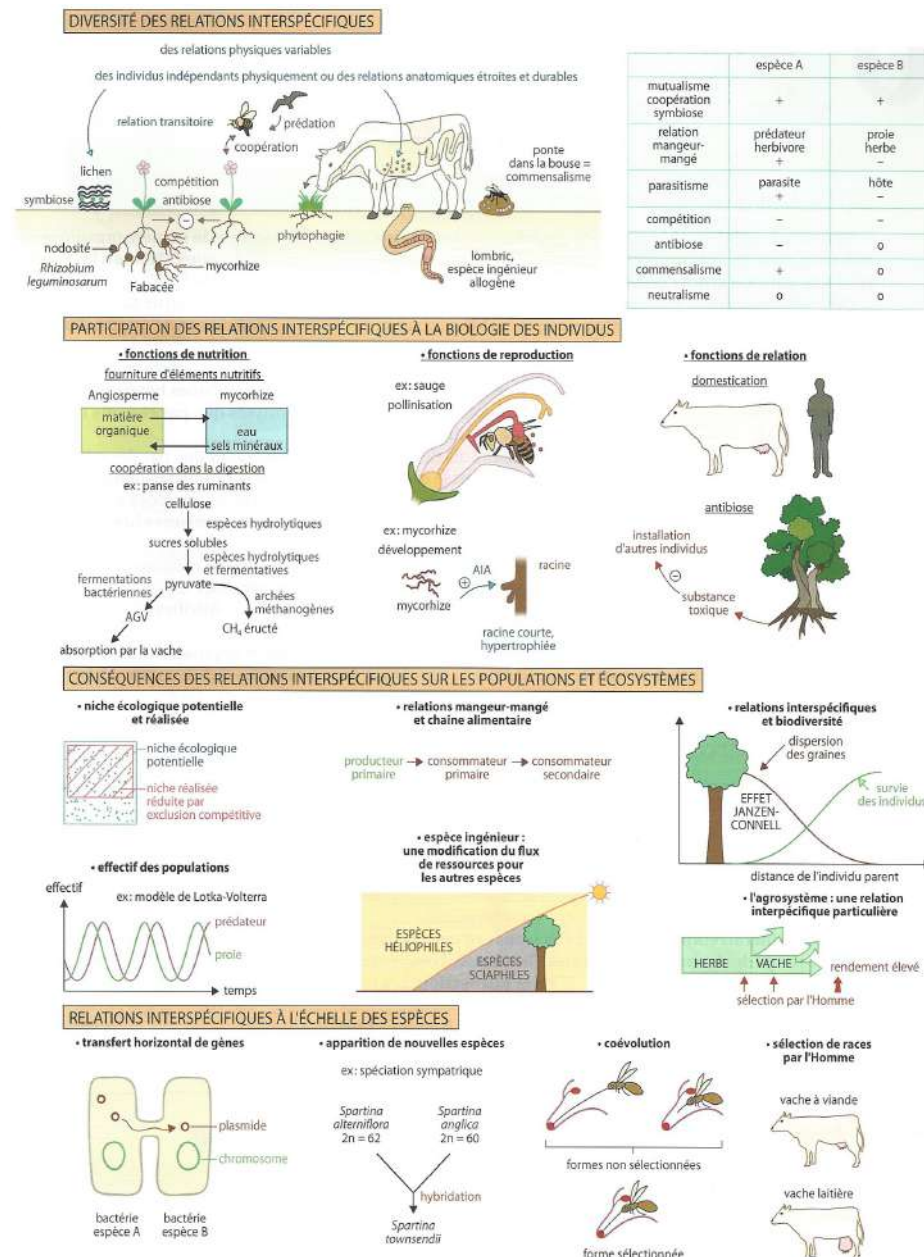
- De tempérament joueur, VAN VALEN baptise son hypothèse « **la Reine rouge** » (figure 133), en référence au **personnage de Lewis Carroll** dans *De l'Autre côté du Miroir* (suite d'*Alice au Pays des Merveilles*). Dans un chapitre du livre, **Alice et la Reine rouge se retrouvent à courir rapidement mais sans avancer** (car le monde tourne autour d'elles), simplement **pour rester à la même place**, un peu comme **les organismes vivants qui s'adaptent en permanence de manière à rester dans la course et à survivre face aux espèces avec lesquelles ils interagissent**.
- La **théorie de la Reine rouge** peut ainsi être énoncée comme suit : **les organismes impliqués dans une relation interspécifique étroite subissent une sélection naturelle due à l'interaction qui sélectionne à chaque génération les organismes les mieux adaptés**. (ex. pour le **parasitisme** : les parasites les plus efficaces, les hôtes les plus résistants).



1. LEIGH VAN VALEN (à gauche) a proposé, dans un article paru en 1973, d'expliquer la complexification du vivant par une « course » entre les êtres vivants, où chaque espèce reste en deça de son optimum adaptatif en raison des innovations continues de ses compétiteurs. Un tel mouvement auto-entretenu ne rend pas les espèces « meilleures », ce qui explique que la probabilité d'extinction ne varie pas en fonction de l'âge de la lignée évolutive. Leigh Van Valen a baptisé son hypothèse du nom de la Reine Rouge, le person-

nage de Lewis Carroll qui entraîne Alice, passée De l'autre côté du miroir, dans une course immobile; Alice s'étonne : « Dans notre pays, si l'on courait très vite pendant longtemps, comme nous venons de le faire, on arrivait généralement quelque part, ailleurs. » « Un pays bien lent ! », répond la Reine. « Tandis qu'ici, il faut courir de toute la vitesse de ses jambes pour simplement rester là où l'on est. Si l'on veut aller quelque part, ailleurs, il faut courir au moins deux fois plus vite que ça ! »

▲ FIGURE 133. **L. VAN VALEN (1935-2010) et la Reine rouge.**
D'après COMBES in LE GUYADER (1998).



▲ FIGURE 134. **Bilan sur les relations interspécifiques.**
D'après SAINTPIERRE *et al.* (2017).

III. Les écosystèmes, des entités dynamiques où l'homme exerce une influence variable : le fonctionnement des écosystèmes

- Dans cette dernière partie, on s'intéresse à l'**écologie fonctionnelle**, c'est-à-dire *la partie de l'écologie qui étudie le fonctionnement des écosystèmes, notamment dans en envisageant les processus qui s'y déroulent dans le temps*.

A. Les écosystèmes, des entités traversées par des flux de matière et d'énergie

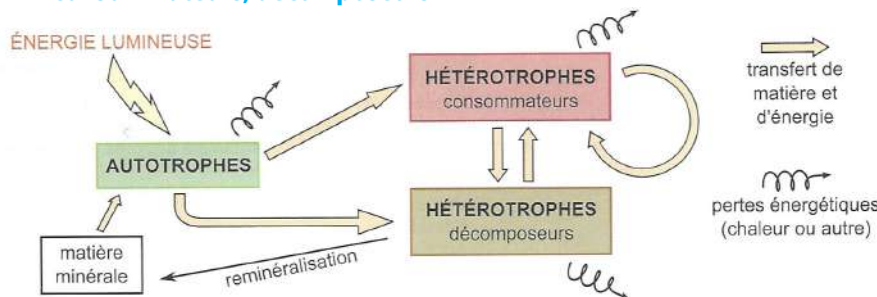
- Les **écosystèmes** sont le siège de **transferts de matière** par le biais de **relations de consommation** qui assurent aussi les **transferts d'énergie** entre **niveaux trophiques**.

Capacités exigibles

- ✓ **Construire** un réseau trophique en identifiant les niveaux trophique (notion discutée autour d'exemple d'espèces polyphages).
- ✓ **Montrer** que chaque espèce prélève dans son environnement des substances (de nature différente selon s'il s'agit de producteurs, consommateurs ou décomposeurs) et en rejette d'autres (notion de flux), et crée de la biomasse (notion de production et de productivité), en se limitant à un végétal et un animal (la vache).
- ✓ **Mettre en évidence** les pertes énergétiques d'un niveau trophique à l'autre au travers de la construction d'une pyramide de productivité.
- ✓ **Expliquer** la nature de ces pertes (notamment la notion de minéralisation au travers des réactions du catabolisme).

1. La structure trophique des écosystèmes

a. Trois grands types d'organismes : producteurs primaires, consommateurs, décomposeurs



Place des êtres vivants dans un écosystème : la biocénose s'organise en trois ensembles d'espèces qui constituent un réseau de transferts de matière et d'énergie (D'après F. Ramade).

▲ FIGURE [59]. **Les trois grands statuts trophiques dans un écosystème typique.**
D'après PEYCRU et al. (2014)

- On peut parler de « **structure** » trophique (même si cela n'a rien à voir avec une quelconque organisation spatiale) pour désigner **l'ensemble des liens trophiques (= alimentaires) entre les espèces d'une biocénose et de ses conséquences sur le fonctionnement de l'écosystème**. On distingue trois grands « statuts » trophiques principaux : les **producteurs primaires**, les **consommateurs** et les **décomposeurs** (figure 59).
- La **position des organismes** (ce qu'ils mangent, par qui ils sont mangés) dans les **chaînes trophiques** est un facteur écologique.

a. Les producteurs primaires, organismes autotrophes faisant entrer la matière et l'énergie dans la biocénose

- Les **producteurs primaires** sont les **organismes autotrophes qui permettent l'entrée de la matière et d'énergie dans la biocénose en convertissant la matière minérale et l'énergie environnementale en matière organique**.

On notera ici que l'entrée de matière et l'entrée d'énergie sont séparées.

- Il s'agit notamment des '**plantes**' qui réalisent la **photosynthèse** mais aussi de diverses **Bactéries autotrophes**.

β. Les consommateurs (= producteurs secondaires), organismes hétérotrophes faisant circuler la matière et l'énergie dans la biocénose

- Les **producteurs secondaires** ou **consommateurs** sont les **organismes hétérotrophes qui s'alimentent à partir d'organismes pré-existants, soit des producteurs primaires (consommateurs primaires = phytophages), soit d'autres producteurs secondaires (consommateurs secondaires = prédateurs au sens strict – plusieurs niveaux possibles, rarement plus de 5)**.

On notera ici que l'entrée de matière et l'entrée d'énergie dans ces organismes sont conjointes.

- Ce sont essentiellement des **Animaux pluricellulaires** mais on peut y trouver des **organismes unicellulaires**.
- Notons que les **parasites** y sont souvent placés « techniquement » puisqu'ils font, d'une certaine façon œuvre de **micro-prédation**.

γ. Les décomposeurs, organismes hétérotrophes qui s'alimentent de déchets organiques produits par d'autres espèces

- Les **décomposeurs** sont les **organismes hétérotrophes qui s'alimentent de déchets de fonctionnement d'autres organismes et/ou d'organismes morts**.
- On y trouve des **Bactéries**, des '**champignons**', de **petits Animaux**...
- Certains auteurs y placent (mais se discute !) des **consommateurs secondaires s'alimentant de décomposeurs**.

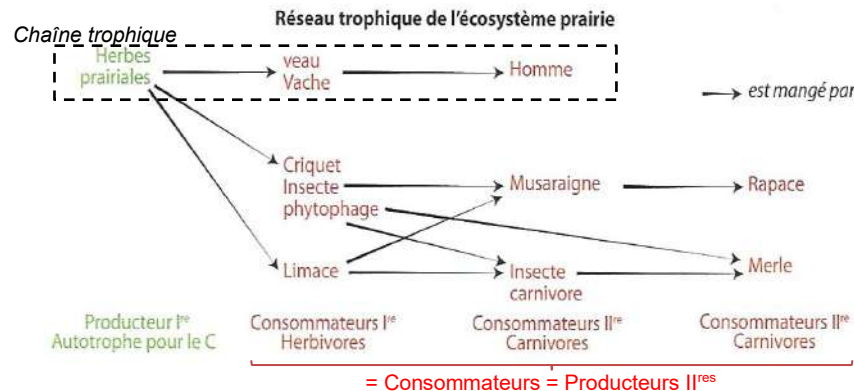
b. Des organismes connectés par des chaînes et des réseaux trophiques

a. Une chaîne trophique, une suite d'organismes se consommant les uns à la suite des autres

- On appelle **chaîne trophique** une **suite linéaire d'organismes liés par des relations de consommation** (figure 135).

β. Des chaînes trophiques interconnectées par le biais d'espèces polyphages : les réseaux trophiques

- On appelle **réseau trophique** un **ensemble de chaînes trophiques présentes dans un écosystème ou une partie d'écosystème**. Les chaînes trophiques s'y croisent et sont **interconnectées**, notamment grâce aux **espèces polyphages** (= **qui consomment de multiples autres espèces et pouvant être situées à des niveaux divers de plusieurs chaînes trophiques**) (figure 135).



Niveau trophique (producteur de rang...)	1	2	3	4
Consommateur de rang...		1	2	3

(!) Quel que soit son niveau trophique (2, 3, 4...), un **consommateur** est toujours un **producteur secondaire** (il n'existe pas de producteur « tertiaire » ou « quaternaire » malgré les erreurs de certains manuels). On distinguera ensuite les **consommateurs de rang 1** (**consommateurs primaires** = **phytophages**) et les **consommateurs de rang supérieur** (2, 3, 4...) (**consommateurs secondaires** = **carnivores**) (pas de « consommateur tertiaire/quaternaire », on parlera de « consommateur de rang n : d'ordre n »).

▲ FIGURE 135. **Quelques relations interspécifiques dans la prairie.**
D'après SAINTPIERRE et al. (2017), modifié / corrigé.

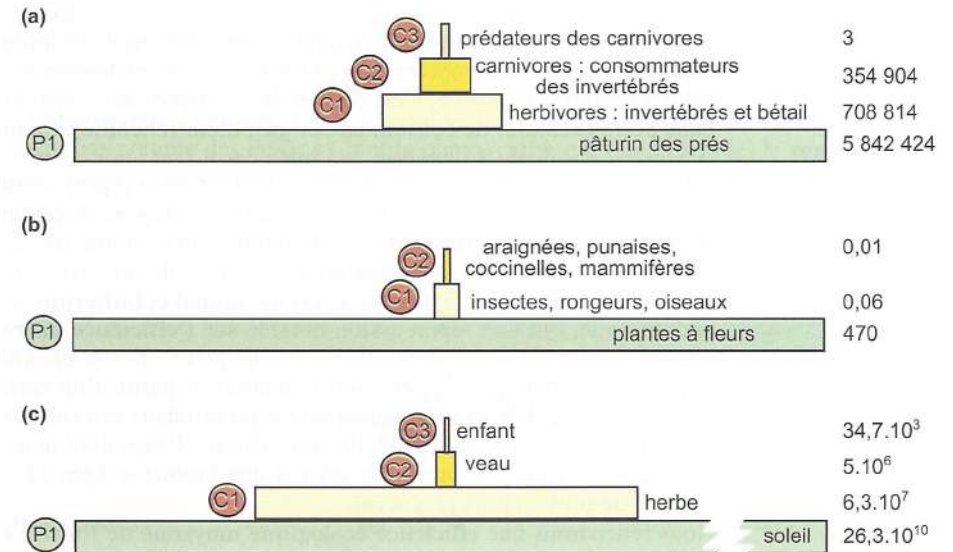
γ. Des rangs dans les chaînes alimentaires : les niveaux trophiques

- On appelle **niveau trophique** le **rang qu'occupe une espèce dans une chaîne trophique** (figure 135).

δ. Des représentations pyramidales de l'effectif, de la biomasse ou de l'énergie contenus dans chaque niveau trophique : les pyramides trophiques

- On appelle **pyramide trophique** (= **pyramide écologique**) une **représentation pyramidale et proportionnelle de l'effectif** (**pyramide des nombres** = **d'effectifs**), **de la biomasse** (= **pyramide de biomasses**) ou **des énergies** (**pyramide des énergies**) contenus dans chaque niveau trophique d'une chaîne alimentaire (figure 136).

On notera que, **sauf en cas de renouvellement extrêmement rapide d'un niveau trophique** (exemple du plancton), **les pyramides montrent une réduction au fur et à mesure que le rang trophique augmente : il ne peut y avoir plus d'énergie ou de matière dans un niveau qui dépend de l'apport du précédent.**



Exemples de pyramides écologiques (D'après Odum 1976 et 1971).

(a) Pyramide des nombres dans une prairie nord-américaine à *Poa pratensis* (le nombre de producteurs correspond à celui de pieds de pâturin) ; (b) pyramides des biomasses dans un champ abandonné de Géorgie (en g.m⁻².an⁻¹) ; (c) pyramides des énergies « herbe-veau-enfant » en kJ.an⁻¹ et pour une surface de 10 acres américains (soit 40 470 m²).

▲ FIGURE 136. **Pyramides écologiques.** D'après PEYCRU et al. (2014).

2. Les flux (= transferts) et les pertes (= la dissipation) d'énergie dans les réseaux trophiques

a. Notions de flux trophique, de perte d'énergie, de biomasse et d'assimilation

- Le **passage de matière et d'énergie (par consommation) d'un niveau trophique à un autre** s'appelle un **flux trophique** ou **transfert trophique**. L'unité est souvent le **kJ** (parfois le kcal).

L'équivalence matière / énergie en écologie

On notera que, dès lors qu'il y a **consommation**, les **transferts de matière** et les **transferts d'énergie** se **superposent** puisque l'énergie transférée l'est par le biais de la **matière organique consommée**.

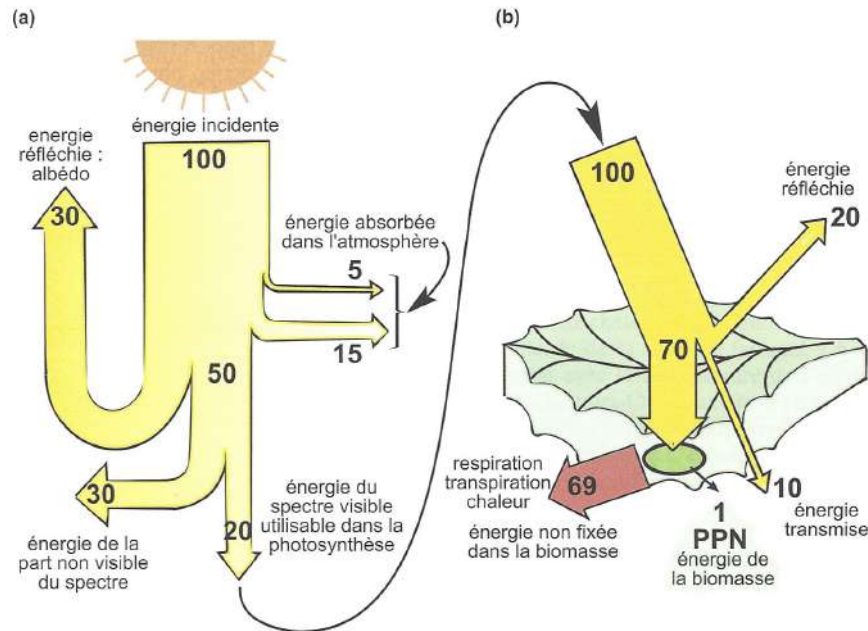
- L'énergie présente dans un niveau trophique inférieur non transférée au niveau supérieur** sera considérée comme une **perte d'énergie**.
- On appelle **biomasse** la **masse (généralement exprimée en poids sec) d'une espèce vivante ou d'un ensemble d'espaces dans un écosystème**.

La **biomasse** est **souvent exprimée en unité de masse par unité de surface** (exemple : masse de Fougère par ha de forêt), ce qui est **en réalité** rigoureusement une **densité de biomasse**.

- On parlera d'**assimilation** pour désigner **la matière et l'énergie effectivement transformées en biomasse lors du franchissement d'un niveau trophique**.

b. Entrées et pertes de matière et d'énergie chez les producteurs primaires

- Même s'il existe des **types trophiques variés** (voir cours de **Biotechnologies**), on s'intéresse ici surtout aux **photo-autotrophes**, c'est-à-dire aux **espèces végétales chlorophylliennes** (figure 136).



De l'énergie solaire à la biomasse des producteurs primaires.

(a) Modifié d'après Barbault ; (b) inspiré de Faurie.

A FIGURE 136bis. Entrée et pertes d'énergie au niveau des producteurs primaires.

Les données sont exprimées en indice (référence : indice 100).

D'après PEYCRU *et al.* (2014).

a. Des entrées (dissociées) de matière et d'énergie d'origine abiotique : lumière et matière minérale

- Les **producteurs primaires** sont caractérisés par les **entrées suivantes** (figure 136bis) :
 - Entrée d'énergie** dans l'organisme : **origine abiotique (lumière solaire)**
 - Entrée de matière** dans l'organisme : **origine abiotique (matière minérale)**

On notera, pour ce **seul premier niveau trophique**, une **dissociation** entre **source de matière** et **source d'énergie**.

Qu'est-ce que la **production** ?

En écologie, la **production** est **l'accumulation de biomasse ou d'énergie dans un écosystème ou dans un ensemble d'organismes**.

On l'**exprime** généralement en **unité de masse (ou d'énergie) par une unité de surface par unité de temps** (exemples : kg par ha par an ou kJ par ha par an)

Qu'est-ce que la **productivité** ?

Le mot peut avoir deux sens :

- Synonyme de production** (même si beaucoup d'auteurs bricolent des définitions semblant différentes, concrètement les deux termes désignent la même chose dans la majeure partie des utilisations).
- Rapport production annuelle / biomasse** ; c'est alors un **rendement** qui s'exprime dans une **unité qui est l'inverse du temps**, le plus souvent en **an⁻¹**.

L'**inverse de la productivité (sens 2)** (**vitesse de renouvellement de biomasse** ou **turn-over** : **biomasse/productivité**) désigne **le temps que met un réservoir de biomasse à se renouveler** ; ce temps sera d'autant plus faible que la **productivité** est élevée.

Qu'est-ce que la **production primaire** ?

Il s'agit de **l'assimilation de biomasse ou d'énergie dans les écosystèmes par les organismes autotrophes (ou une partie des autotrophes de l'écosystème)**

- Soit complète (production primaire brute PPB)**
- Soit considérée après les pertes par respiration (production primaire nette PPN = PPB - R).**

$$PPN = PPB - R$$

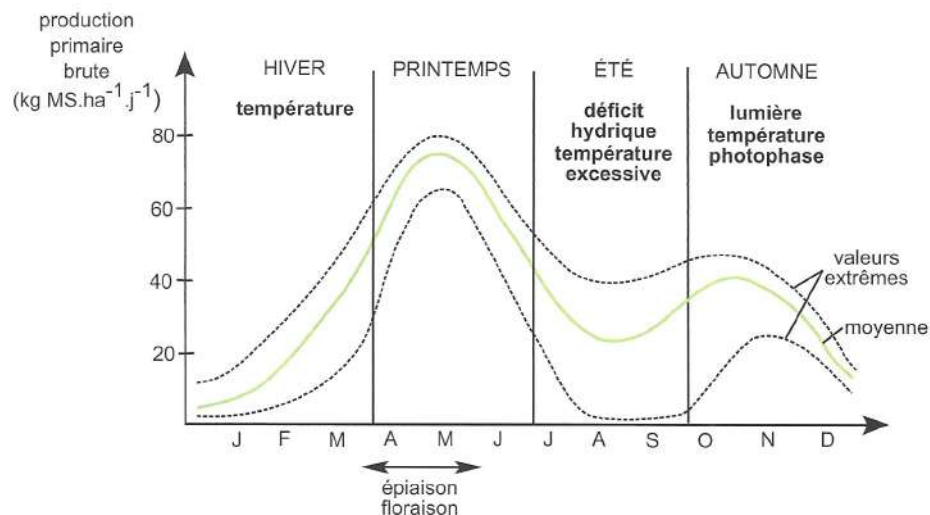
PPN (production primaire nette) = PPB (Production primaire brute = énergie assimilée par photosynthèse) - R (énergie perdue par métabolisme notamment respiration)

β. Des pertes de matière et d'énergie (plutôt conjointes) par chaleur, transpiration et respiration

- Les **producteurs primaires** sont caractérisés par les **pertes suivantes** :
 - Pertes de matière + d'énergie non fixées dans la biomasse = non assimilées** :
 - chaleur,
 - transpiration,
 - Pertes de matière + d'énergie préalablement assimilées** (figure 136) :
 - CO₂ respiratoire** (et autres voies métaboliques dissipatives)

γ. Une influence déterminante des rythmes saisonniers (contrôlant notamment l'apport de lumière) et de l'intervention humaine (pouvant augmenter l'apport de matière par fertilisation)

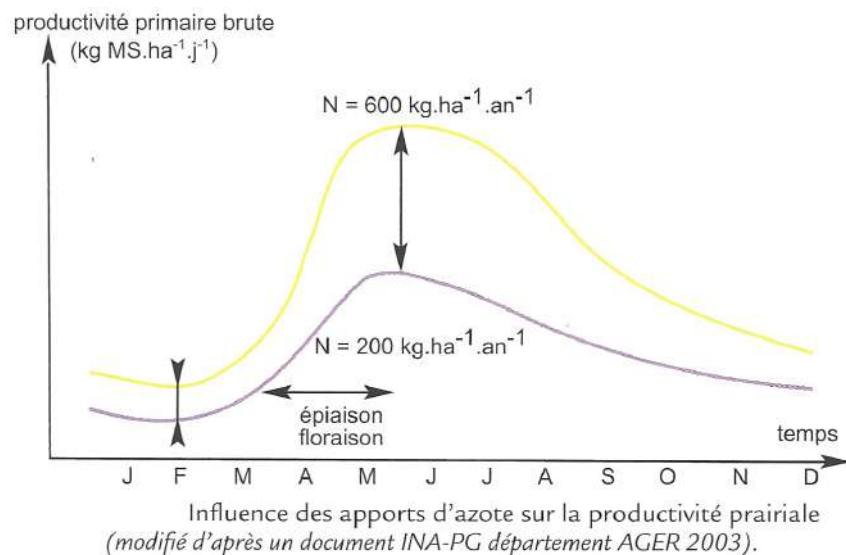
- Citons **deux paramètres d'importance** dans le **contrôle** de la **production primaire** :
 - Les **variations saisonnières** (figure 137) montrant clairement un **lien positif entre ensoleillement / température et production** ;
 - Les **apports artificiels d'engrais** par l'homme qui **majorent la production** (figure 138).



Productivité primaire brute d'une prairie au cours d'une année
(modifié d'après un document INA-PG département AGER 2003).

MS : matière sèche ; épiation : moment où l'inflorescence se dégage de la gaine de la dernière feuille ; floraison : mise en place de fleurs fonctionnelles.

▲ FIGURE 137. Variation saisonnière de la production primaire brute d'une prairie.
D'après PEYCRU et al. (2014).

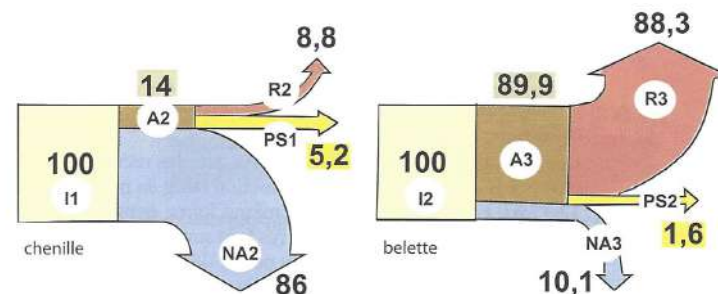


Influence des apports d'azote sur la productivité prairiale
(modifié d'après un document INA-PG département AGER 2003).

▲ FIGURE 138. Impact de la fertilisation azotée sur la production primaire brute d'une prairie.
D'après PEYCRU et al. (2014).

c. Entrées et pertes de matière et d'énergie chez les producteurs secondaires (= consommateurs)

- Les organismes ici concernés sont fondamentalement **hétérotrophes** (figure 139).



Rendements écologiques d'une belette (carnivore endotherme) et d'une chenille (herbivore ectotherme) (D'après Barbault).

Les valeurs encadrées en marron et en jaune représentent respectivement les rendements d'assimilation et écologique. Les indices affectant les abréviations prennent en compte les niveaux trophiques, C1 pour la chenille et C2 choisi par exemple pour la belette.

I = énergie ingérée / A = énergie assimilée / NA = énergie non assimilée (= fèces)
R = énergie perdue par métabolisme (respiration, urines)
PS = production secondaire

▲ FIGURE 139. Transferts et pertes d'énergie dans un consommateur.
D'après PEYCRU et al. (2014).

Les données sont exprimées en indice (référence : indice 100).

a. Des entrées (conjointes) de matière et d'énergie d'origine biologique

- Les **producteurs secondaires** sont caractérisés par les **entrées suivantes** (figure 139) :
 - **Entrée d'énergie + de matière (en même temps !)** dans l'organisme : **origine biologique** (matière vivante)

β. Des pertes (plutôt conjointes) de matière et d'énergie par chaleur, transpiration, respiration et excrétion azotée

- Les **producteurs secondaires** sont caractérisés par les **pertes suivantes** (figure 139) :
 - **Pertes de matière + d'énergie (non fixé dans la biomasse = non assimilé) :**
 - Chaleur (dissipation importante chez un homéotherme),
 - transpiration,
 - **Pertes de matière + d'énergie préalablement assimilées :**
 - CO₂ respiratoire
 - Déchets azotés et ioniques (dans les urines)

d. Une efficacité des flux dont il est possible de rendre compte en calculant des rendements

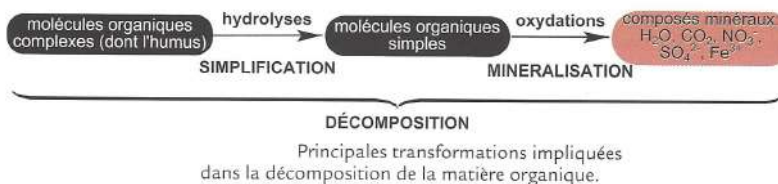
- Divers **rendements** (figure 140) permettent de rendre compte de l'efficacité des transferts de matière et d'énergie.

$$\begin{aligned} \text{Rendement d'exploitation} &= \frac{\text{Ingestion de nourriture}}{\text{Production de proies}} \\ \text{Rendement d'assimilation} &= \frac{\text{Assimilation}}{\text{Ingestion}} \\ \text{Rendement de production nette} &= \frac{\text{Production (croissance et reproduction)}}{\text{Assimilation}} \\ \text{Rendement de production brute} &= \text{Rendement d'assimilation} \times \text{Rendement de production nette} \\ &= \frac{\text{Production}}{\text{Ingestion}} \\ \text{Rendement écologique} &= \text{Rendement d'exploitation} \times \text{Rendement d'assimilation} \times \text{Rendement de production nette} \\ &= \frac{\text{Production de consommateurs}}{\text{Production de proies}} \end{aligned}$$

▲ FIGURE 140. Quelques rendements énergétiques (pour information ?).
D'après RICKLEFS & MILLER (2005).

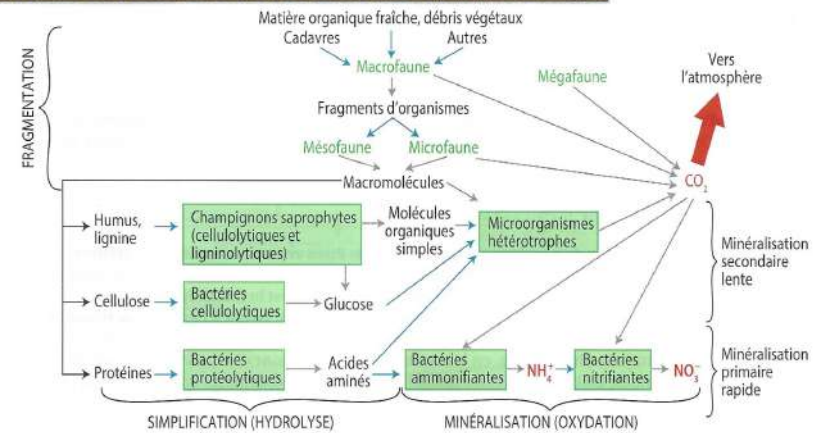
3. Le rôle des décomposeurs et minéralisateurs (essentiellement dans le sol)

- La **décomposition au sens large** désigne la **transformation (largement biologique) des molécules organiques issues des débris biologiques ou des cadavres en molécules organiques plus simples puis en composés minéraux** (figures 141-142).

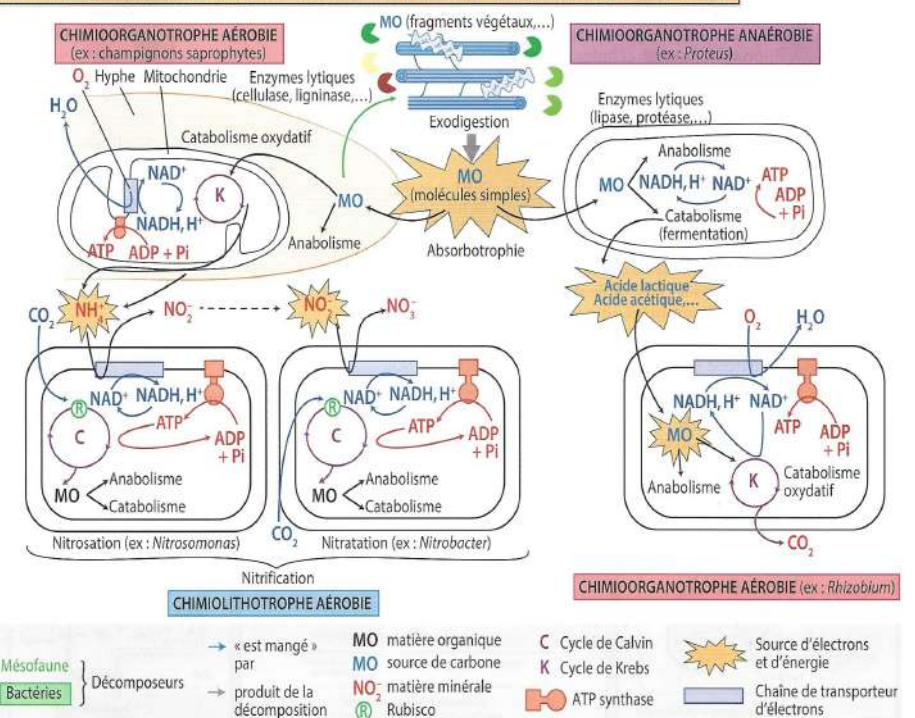


▲ FIGURE 141. La décomposition (au sens large) de la matière organique.
D'après PEYCRU *et al.* (2014).

LE RÔLE CENTRAL DES DÉCOMPOSEURS DANS L'OXYDATION DE LA MATIÈRE ORGANIQUE



UNE MINÉRALISATION POSSIBLE PAR UNE DIVERSITÉ DES TYPES TROPHIQUES DES MICROORGANISMES



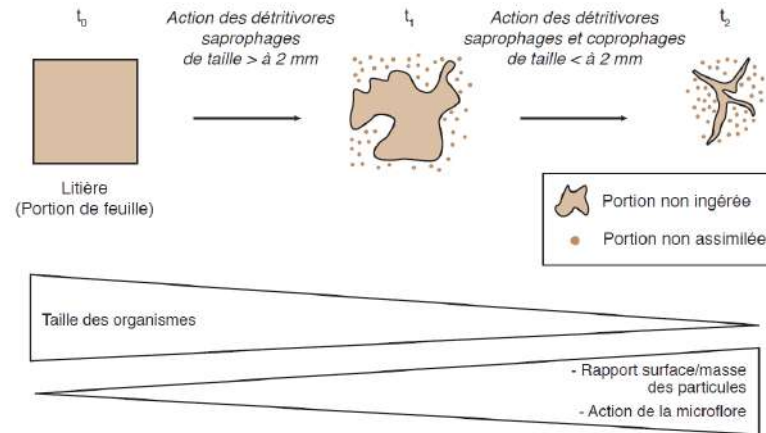
▲ FIGURE 142. La décomposition (au sens large) de la matière organique : une vision plus complète. D'après PEYCRU *et al.* (2014).
Revoir les types trophiques vus en Biotechnologies.

a. La décomposition au sens strict : la fragmentation et la simplification moléculaire de la matière organique morte (débris, déchets, cadavres)

- On peut appeler **décomposition au sens strict** la **fragmentation et la simplification moléculaire de la matière organique morte (débris, déchets, cadavres)**.
- Elle implique des organismes variés : Animaux, 'mycètes', Bactéries, Archées...

α. La fragmentation, une activité surtout permise par la pédofaune

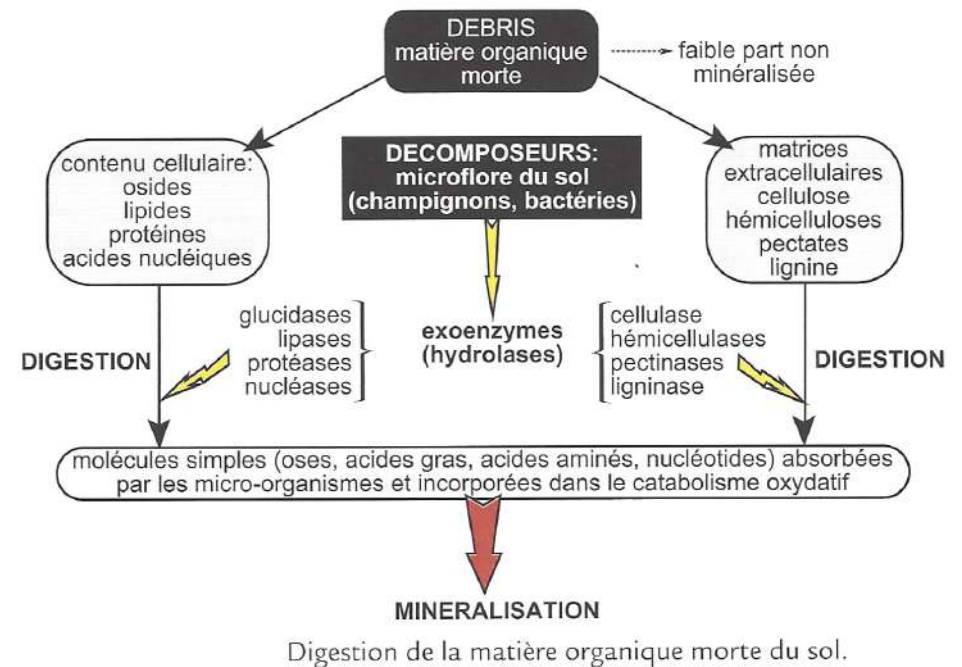
- La **fragmentation** est surtout due à la **pédofaune** (= **Animaux du sol**) : nombreux **détritivores** (= **organismes se nourrissant de débris morts d'origine biologique**) (figure 143).



▲ FIGURE 143. **La fragmentation de la nécromasse dans le sol.**
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

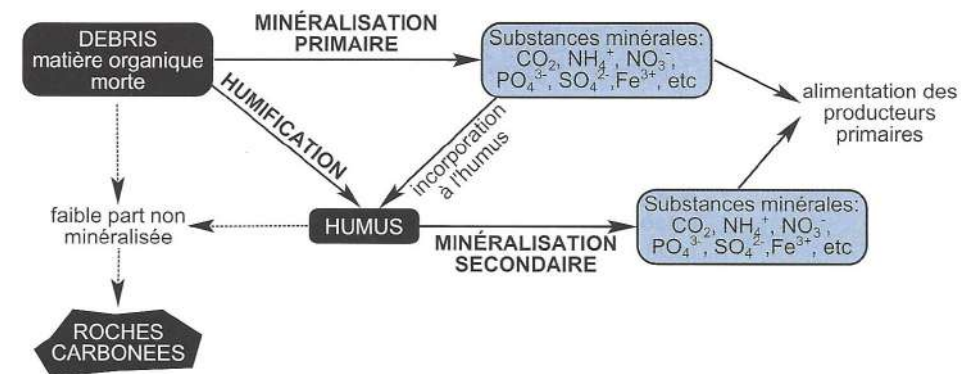
β. Une exodigestion des polymères notamment due aux 'mycètes' et Bactéries

- La **digestion des polymères** sous forme de **molécules organiques plus simples** se fait essentiellement par des **exo-enzymes** de 'mycètes' ou Bactéries (voire d'Archées) (figure 144).



▲ FIGURE 144. **Les exodigestions par la microflore du sol (Bactéries, 'mycètes').**
D'après PEYCRU *et al.* (2014).

b. La minéralisation : la production d'humus (humification) et d'ions minéraux ou gaz inorganiques (minéralisation au sens strict)



▲ FIGURE 145. **Les minéralisations dans le sol.** D'après PEYCRU *et al.* (2014).

- La **minéralisation du carbone** contenu dans la **matière organique** passe par les processus suivants :
 - Dans tout l'écosystème** : production de CO_2 par **respiration cellulaire** (minéralisation **rapide**).
 - Dans le sol** (action des **Bactéries** et **Archées**) (figure 145) :
 - Humification** : **transformation des molécules organiques en molécules humiques** (notamment **acides humiques**, **acides fulviques**, **humines**).
 - Minéralisation primaire** : **production de composés minéraux variés à partir de molécules organiques**.
 - Minéralisation secondaire** : **production de composés minéraux variés à partir de molécules humiques (très très lent : plusieurs centaines d'années)**.
- La production de **roches carbonées** est à envisager à l'échelle de **temps géologiques**.

4. L'importance dans ces processus de l'énergie auxiliaire, énergie environnementale abiotique facilitant l'activité biologique

- Une partie de l'énergie nécessaire au fonctionnement des **organismes** et des **écosystèmes** est de nature **environnementale** et ne transite **pas** par les **chaînes trophiques** : il s'agit de l'énergie **auxiliaire**.
- On appelle **énergie auxiliaire** l'énergie **utile – voire indispensable – à la réalisation des fonctions biologiques et donc au fonctionnement des écosystèmes mais qui ne transite pas par la matière véhiculée dans l'écosystème, permettant notamment la mise en contact des éléments de l'écosystème**.

Exemples : **vent** permettant la pollinisation, **chaleur solaire** réchauffant les organismes, **courant d'eau** permettant de véhiculer des ions minéraux...

5. La présence de cycles de matière dans l'écosystème

a. Les cycles biogéochimiques et le vocabulaire associé (formes d'un élément chimique, réservoir, flux = transfert, temps de résidence)

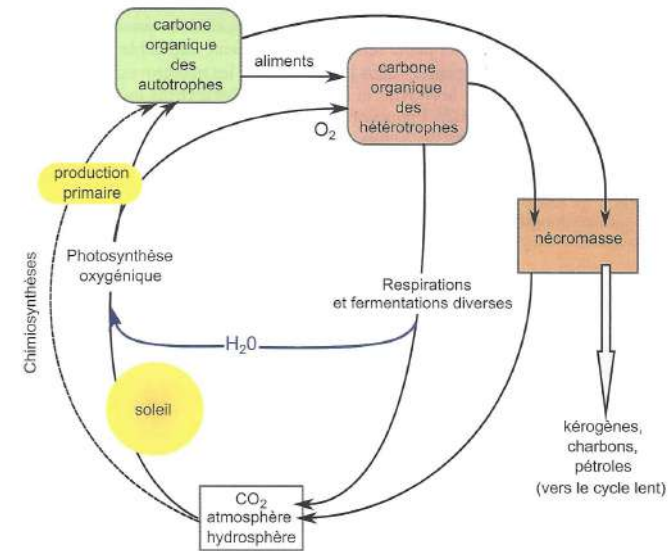
- On appelle **cycle biogéochimique** (= **cycle de la matière**) l'**ensemble cyclique des déplacements de matière dans un écosystème (ou à l'échelle de la planète) impliquant un élément chimique sous des états (physiques et chimiques) souvent variés transitant entre des compartiments différents**. Existe pour l'eau, le carbone, l'oxygène, l'azote, le soufre, le fer...

L'élément chimique existe, dans un cycle, sous **différentes formes physiques et chimiques**.

- On appelle **réservoir** un **compartiment biologique ou abiotique où séjourne l'élément chimique étudié pendant un certain temps (nommé temps de résidence)**.
- On appelle **flux** (= **transfert**) le **déplacement de l'élément chimique d'un réservoir à un autre**.

b. L'exemple du cycle du carbone (cycle court)

Voir BCPST2



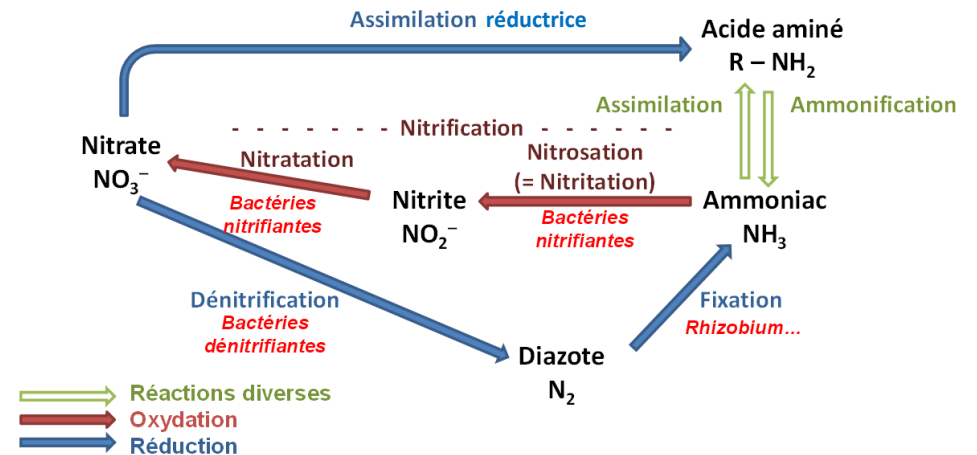
Le cycle court du carbone.

Régi par le couple « photosynthèse-respiration » il est relié aux cycles de O_2 et de H_2O .

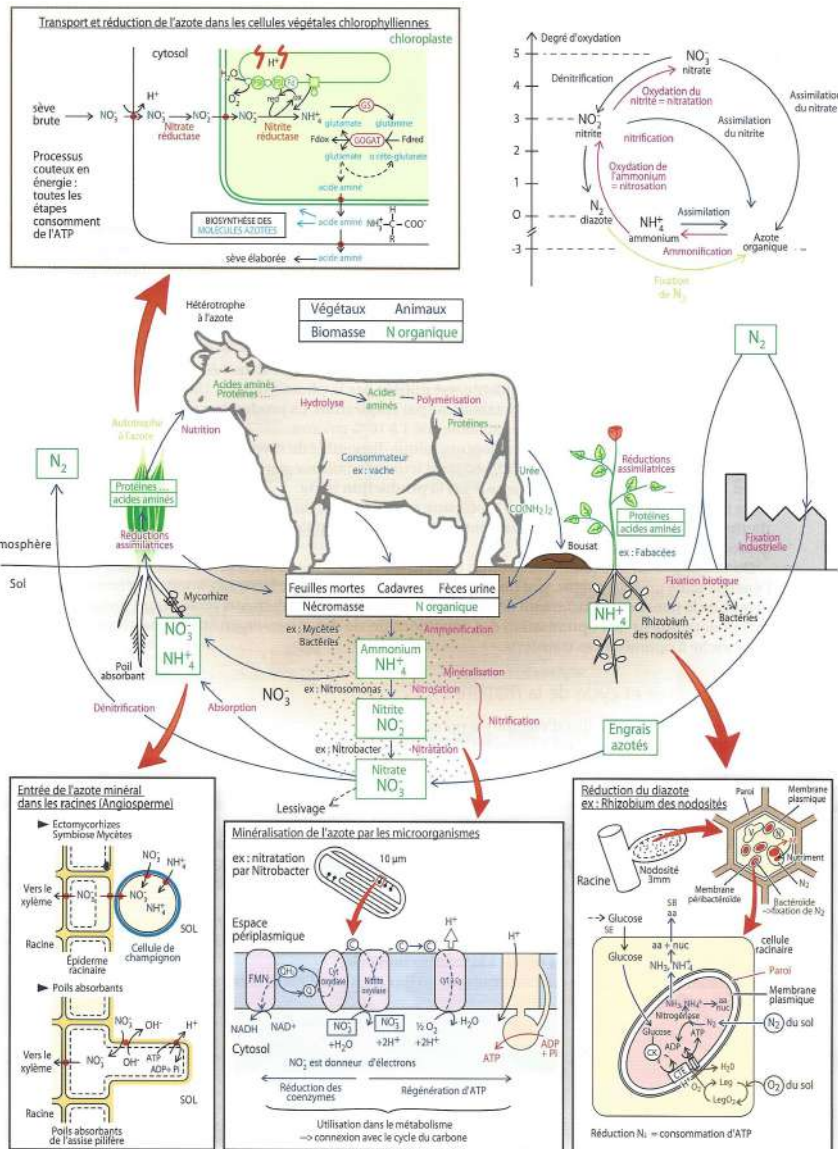
▲ FIGURE 146. **Le cycle court du carbone**. D'après PEYCRU et al. (2014).

c. L'exemple du cycle de l'azote (simplifié)

Voir BCPST2



▲ FIGURE 147. **Le cycle de l'azote très simplifié**.



▲ FIGURE 148. Le cycle de l'azote. D'après SAINTPIERRE et al. (2018).

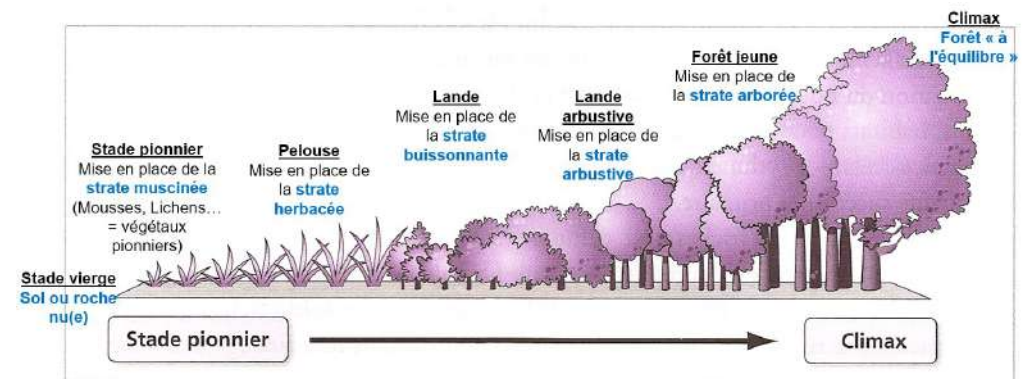
B. Les écosystèmes, entités dynamiques qui peuvent se transformer au cours du temps

Capacités exigibles

- ✓ Analyser l'évolution d'un écosystème après une perturbation et montrer qu'il tend à évoluer vers un état stable (caractérisé notamment pas une forte proportion de populations présentant des stratégies démographiques de type K).
- ✓ Identifier des perturbations d'origine naturelle et anthropique et discuter de leur caractère réversible (prise en compte la durée des phénomènes).

1. Les successions écologiques, des séquences de stades biocénotiques se succédant naturellement au cours du temps et tendant vers un climax

- On appelle **succession écologique** l'ensemble des modifications successives affectant naturellement une communauté (suite à la perturbation d'un écosystème ou la colonisation d'un milieu vierge) aboutissant généralement à l'établissement d'un **stade stable relatif d'équilibre biocénotique** (= où la biodiversité spécifique est élevée et ne change quasiment plus) qu'on nomme **climax**.



Représentation schématique d'une succession, caractérisée par les formations végétales se succédant, de la gauche vers la droite.

▲ FIGURE 149. Une succession écologique complète (série progressive). D'après PEYCRU et al. (2014).

On notera que, si tous les cortèges d'espèces évoluent (Animaux, Bactéries, 'champignons'...), les stades sont surtout définis par la mise en place successive des **strates végétales**.

2. Des séries généralement progressives où la biodiversité, la biomasse, la production et la proportion de stratégies K tendent à augmenter

- On appelle **série progressive** (figures 149-150) une **succession écologique** qui va d'un état vierge ou perturbé vers un état d'équilibre plus « mûr » (c'est-à-dire plus riche en espèces).

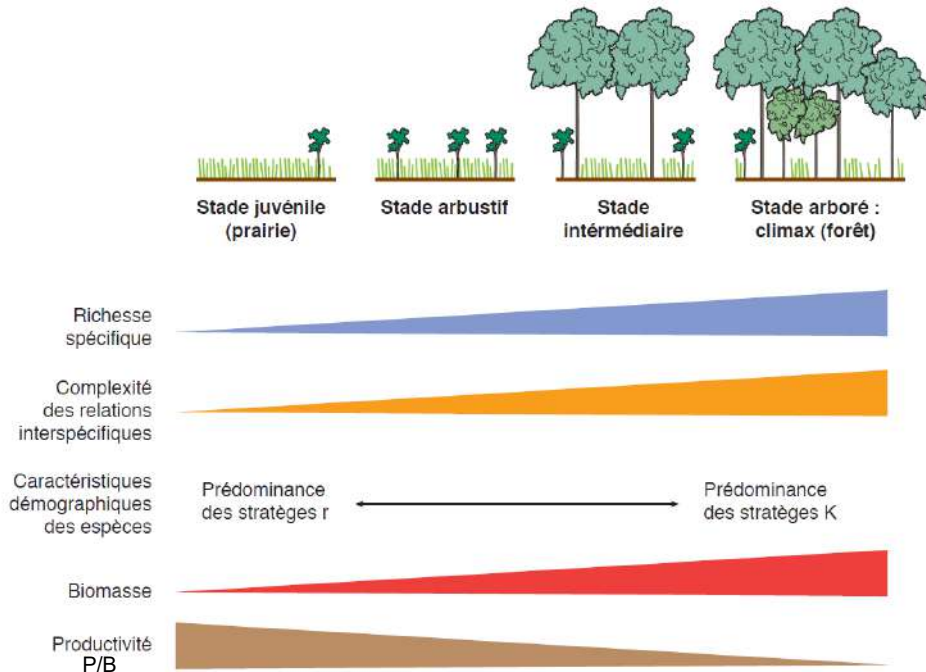
On parlera de :

- **Succession primaire** dans le cas de la **conquête progressive d'un milieu depuis un stade vierge** (où s'installe des **organismes pionniers**) jusqu'à un **stade mûr, généralement climacique**.

Exemple : conquête d'un **sol nu**

- **Succession secondaire** dans le cas de la **(ré)installation d'un écosystème mûr à partir d'un écosystème perturbé**.

Exemple : **régénération** naturelle d'une **forêt** après un **incendie** ou une **trouée**, évolution naturelle d'une ancienne parcelle cultivée...

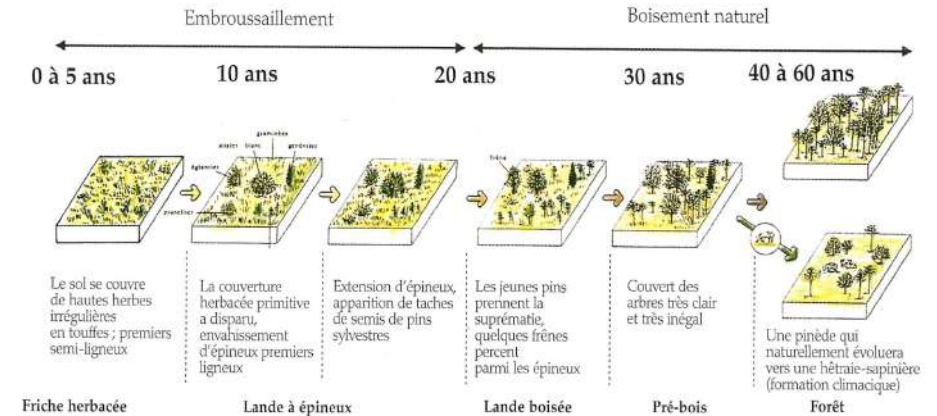


▲ FIGURE 150. Caractérisation de l'évolution d'une série progressive.

D'après SEGARRA *et al.* (2015).

- On notera qu'une **série progressive** se caractérise par (figure 150) :
 - Une **hausse** de la **biodiversité spécifique** ;
 - Une **complexification** des **relations interspécifiques** ;
 - Une **commutation** entre prédominance des **stratégies r** et des **stratégies K** ;
 - Une **hausse** de la **biomasse** et de la **production** (mais pas de la « productivité au sens P/B » qui, elle, diminue en raison d'une hausse des pertes respiratoires).
- Remarque : la **figure 151** donne une idée de la durée des processus.

L'évolution d'un pré de fauche abandonné en étage montagnard (Alpes du Nord) (1 200 m)



▲ FIGURE 151. Caractérisation de l'évolution d'une série progressive.

D'après PEYCRU *et al.* (2014).

3. Un climax pas toujours atteint : la possibilité d'un blocage (exemple de la prairie pâturée)

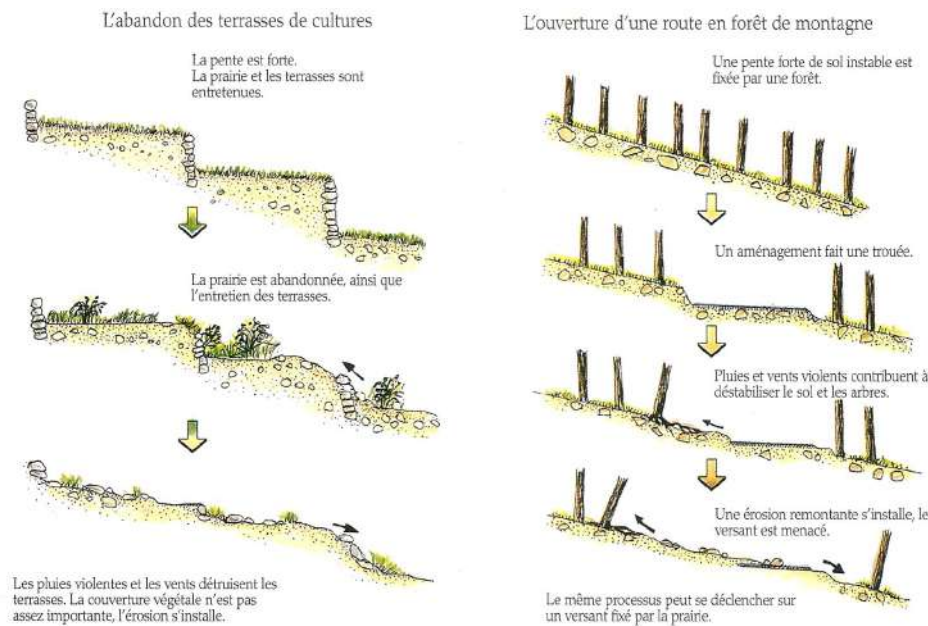
- Une **succession écologique** à **évolution progressive** n'évolue **pas nécessairement toujours vers son climax** : il peut arriver que des **stades non climaciques perdurent** : on les appelle **stades de blocage**.

Quand un **stade de blocage** semble demeurer **quasi-définitif**, on l'appelle **paraclimax**. C'est le cas par exemple des **landes sur la côte bretonne** (le vent, notamment, empêche la forêt de se développer).

- Le **pâturage** dû aux **grands herbivores** constitue typiquement une action qui **induit un stade de blocage au stade prairial**.

4. L'existence de séries régressives

- On appelle **série régressive** une **succession écologique qui va d'un état mûr vers un état appauvri en biodiversité, généralement suite à des perturbations successives** (figure 152).
- La **biodiversité s'appauvrit** de plus en plus suite à des **perturbations répétées**, d'origine **anthropique** (coupes intensives, surpâturage...) ou d'origine **naturelle** (par exemple lessivage fréquent de sols par les précipitations empêchant toute fixation de végétation).



▲ FIGURE 152. Deux exemples de séries régressives.
D'après PEYCRU *et al.* (2014).

5. La possibilité d'une absorption des perturbations d'origine naturelle ou anthropique et du retour à l'état antérieur : la résilience

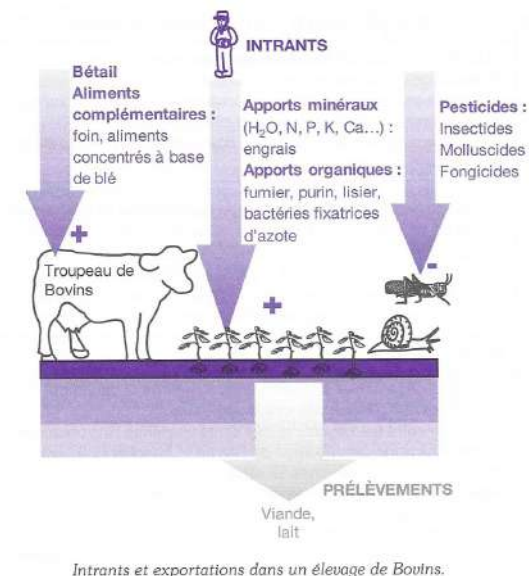
- Suite à une **perturbation**, qu'elle soit d'origine **naturelle** ou **anthropique**, les **écosystèmes** peuvent souvent retrouver un **état proche de l'état originel** d'avant perturbation : c'est la **résilience**.
- Le terme « **résilience** » peut avoir **trois sens en écologie** (qui sont tous liés) :
 - 1. Capacité d'un écosystème à absorber une perturbation et à en effacer les traces.** [Aptitude]
 - 2. Retour d'un écosystème, après une perturbation, à son état antérieur de fonctionnement.** [Processus]
 - 3. Temps que met l'écosystème pour revenir à cet état.** [Durée du processus de la déf. 2]

C. Les écosystèmes, entités impactées par les activités anthropiques : l'exemple de l'activité agricole

1. Notions d'écosystème « naturel », d'agrosystème et d'agro-écosystème

- Si l'on considère la **pression agricole**, les auteurs proposent cette classification :
 - Les **écosystèmes « naturels »** : **écosystèmes dont la structure et le fonctionnement sont largement contrôlés par des facteurs naturels, sans intervention humaine** (ex. forêt non gérée).
 - Les **agrosystèmes au sens large** (**le sens large est retenu par le programme**) (du gr. agros, champ) : **écosystèmes dont la structure et le fonctionnement sont, dans des proportions variables, conditionnés par l'activité humaine agricole.** (!) **Présence d'apports et d'exportes de matière vivante et non vivante dus à l'homme.**
 - Les **agrosystèmes au sens strict** : **écosystème où l'homme pratique des cultures végétales** (ex. champ de Blé).
 - Les **agro-écosystèmes** : **écosystème où l'homme pratique l'élevage et qui permet la pâture des Animaux.** Le **degré d'anthropisation** est **moindre** par rapport aux précédents et **variable** selon le lieu, la durée de pâturage, l'espèce d'herbivore, l'effectif du bétail... (ex. prairie pâturée de notre programme).

2. Les agrosystèmes, des écosystèmes simplifiés par l'homme où des intrants sont ajoutés et des prélèvements opérés



▲ FIGURE 152. Importations et exportations dans les agrosystèmes.
D'après DENEUD *et al.* (2014).

- Alors qu'un **écosystème naturel** est globalement à l'**équilibre**, un agrosystème est caractérisé par (figure 152) :
 - Un **prélèvement épisodique** de **matière** depuis l'**agrosystème** ;

- Cas d'un **champ cultivé** : récoltes ;
- Cas d'une **prairie pâturée** : lait, viande ; herbes fauchées ;

- Un **apport de matière** qui **compense** la **matière exportée**, incluant des **substances destinées à favoriser les cultures (engrais)** et d'autres **substances destinées à les protéger des ravageurs (produits phytosanitaires = pesticides)**.

On appelle **intrants** l'ensemble des produits apportés par l'homme aux terres et aux cultures agricoles.

3. Les agrosystèmes, des écosystèmes à forte productivité dont la biodiversité est réduite et contrôlée par l'homme

- Par rapport aux **écosystèmes naturels**, les **agrosystèmes** :
 - Présentent une **productivité élevée**, l'homme agissant en ce sens ;
 - Présentent une **biodiversité réduite** par l'homme, notamment dans le cas des **champs cultivés** où l'homme choisit les **espèces** qui poussent.

4. Les agrosystèmes, des écosystèmes dont les pratiques peuvent impacter négativement l'environnement

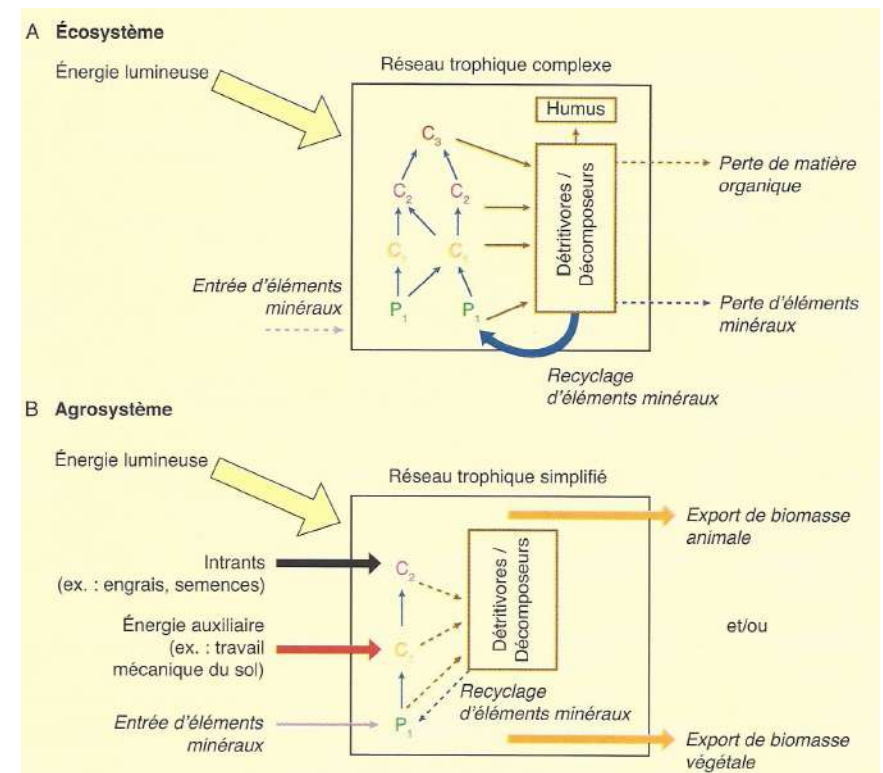
▼ TABLEAU XX. **Élevage intensif vs. extensif.**
D'après DENŒUD et al. (2014)

Type d'élevage	Intensif	Extensif
Alimentation du bétail	Utilisation des tourteaux de soja à faible coût et croissance rapide des animaux	Prairies
Production de viande par unité de surface	Forte (races sélectionnées pour leur production, productivité accrue) ⇒ viande peu chère	Faible (races sélectionnées pour leur résistance aux conditions extérieures)
Coût	Élevé (machines, locaux, divers produits)	Économique (peu voire pas d'infrastructures, peu de temps et d'énergie) et source de revenus importante pour les habitants
Risques sanitaires	Augmentées par la proximité des animaux (contamination rapide...)	Faibles
Utilisation d'engrais et de pesticides	Oui	Non : entretien des milieux naturels
Risques écologiques	Élevés Au niveau du sol : ruissellement accru sur les zones cultivées, érosion, salinisation, tassement, forte concentration de déjections, de métaux lourds ⇒ pollution Au niveau de la biodiversité : appauvrissement de la richesse spécifique, réduction de la diversité génétique (sélection des espèces), réduction de l'activité biologique, sensibilité accrue aux maladies, ravageurs et aux aléas climatiques	Faible : entretien des milieux naturels

- Parmi les **pratiques agricoles et d'élevage**, on distingue (tableau XX) :
 - Les **pratiques intensives** où **la recherche d'une productivité maximale est la priorité de l'agriculteur, les intrants et les exportations étant nombreux**.
 - Les **pratiques extensives** où **la productivité est conciliée avec la préservation de l'environnement, les intrants et les exportations étant peu nombreux**.
- Le **tableau XX** propose divers **impacts** de ces activités.

5. Caractéristiques comparées d'un écosystème naturel et d'un agrosystème

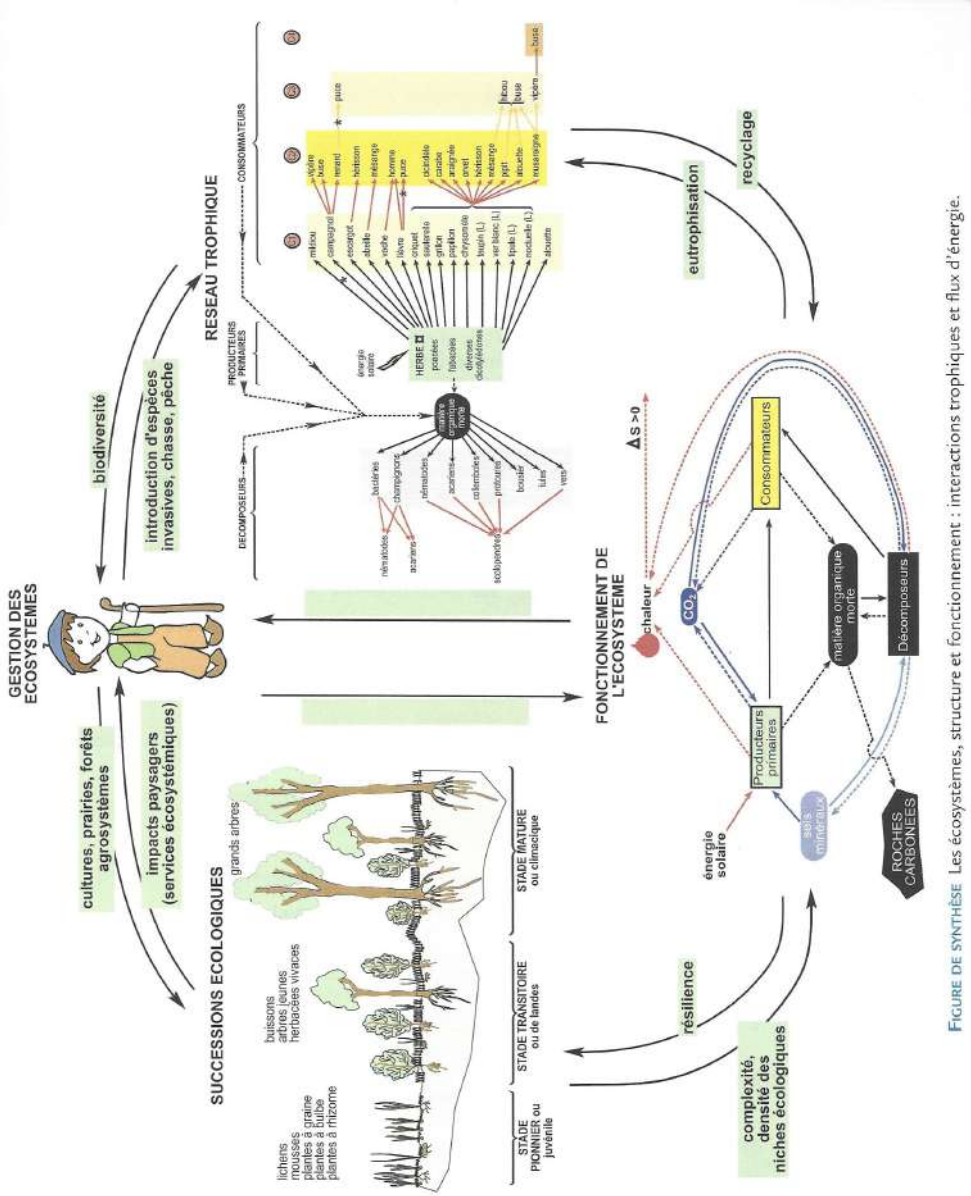
- Voir **figure 153** et **tableau XXI**.



▲ FIGURE 153. **Comparaison écosystème naturel (forêt) / agrosystème (champ cultivée) : deux systèmes ouverts.** D'après SEGARRA et al. (2015).

▼ **TABLEAU XXI. Comparaison écosystème naturel (forêt) / agrosystème (champ cultivée).**
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

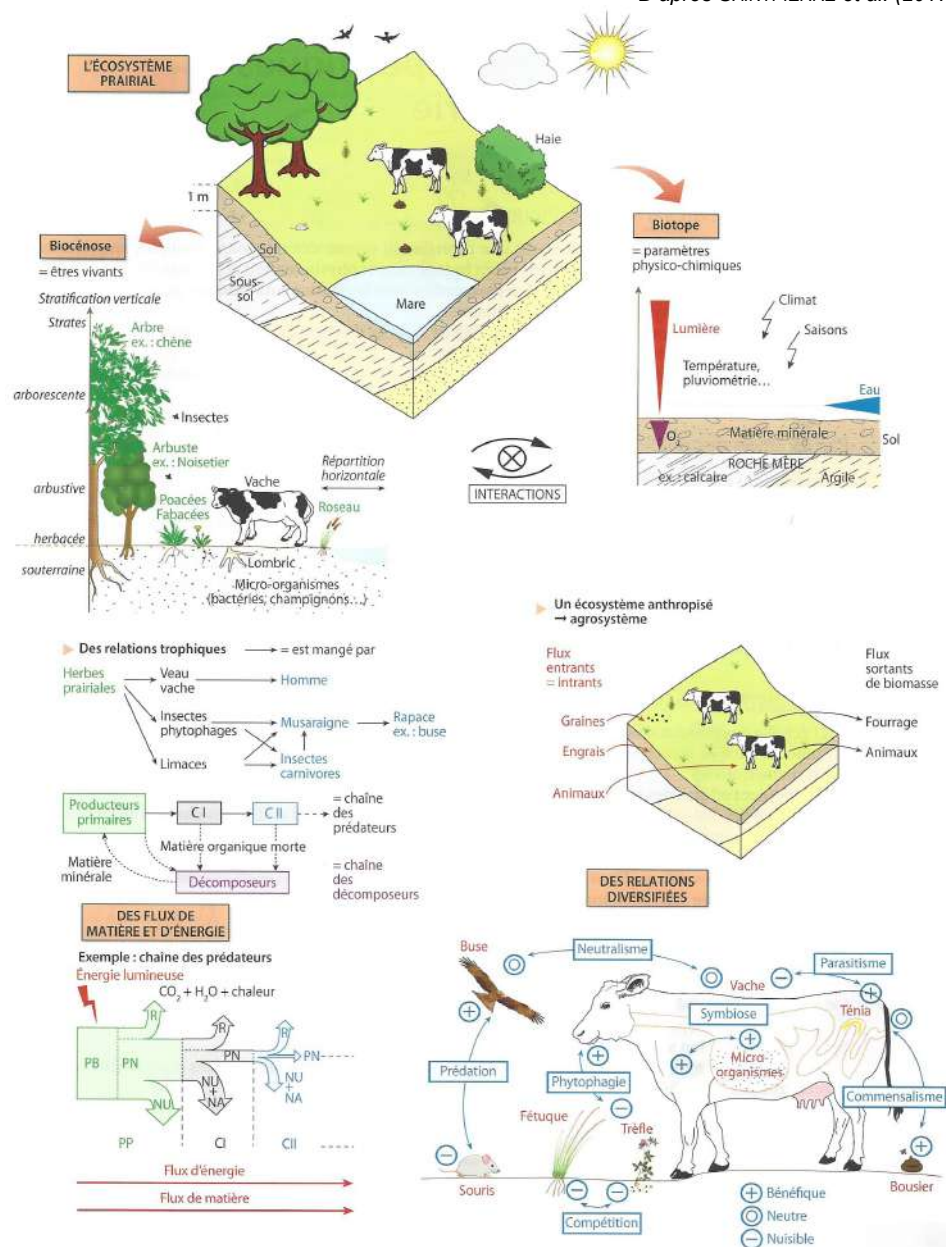
	Paramètres étudiés	Écosystème (ex. : forêt)	Agrosystème (ex. : champ cultivé)
Biocénose	diversité spécifique et génétique	importante	faible
	âge des individus	très hétérogène	homogène, population jeune ou rajeunie pour exploiter au mieux le potentiel de croissance
	réseaux trophiques	complexes	simplifiés
	pyramides écologiques	régulières/ à plusieurs niveaux	tronquées, absence de prédateurs qui peut conduire à des pullulations de ravageurs ou de parasites
	occupation de l'espace	hétérogène, en mosaïque	homogène ou organisée, densité contrôlée
	biomasse	importante, hétérogène et stable	moyenne, homogène
	production et productivité (P/B)	faible, P/B = faible	forte, P/B tend vers 1
Sols	organisation verticale	horizons différenciés : litière s'accumulant en surface et mélangée par la pédofaune	horizons superficiels travaillé et homogénéisé (sauf pour la prairie) mais discontinuité structurale avec les couches plus profondes
	activité biologique	importante, entretenue par les débris organiques	pédofaune +/- appauvrie en fonction de l'utilisation de pesticides et de l'export de matière organique
	origine de la fertilisation du sol	décompositions des matières organiques	pratiques culturales
Climat		régulé par la végétation (espèces endémiques) multiplicité de microclimats	modifié par ouverture du milieu et simplification des peuplements perturbation de la niche écologique des espèces endémiques climat parfois contrôlé
Interactions entre les différentes composantes des systèmes vivants		niches écologiques diversifiées et nombreuses compétitions interspécifiques réduites	simplification des peuplements interactions contrôlées voire réprimées (compétition, parasitisme, prédation) excepté dans les cas de lutte biologique



▲ **FIGURE 154. Bilan sur l'écologie fonctionnelle.** D'après PEYCRU *et al.* (2014).

Bilan : une vue d'ensemble de l'écosystème prairial

D'après SAINTPIERRE et al. (2017)



Pour faire une fiche de révision : quelques pistes

Il est conseillé de maîtriser les **grandes lignes du plan**

Le **plan** ne doit pas être perçu comme un carcan figé, ou comme un modèle de plan de dissertation à ré-utiliser en devoir, mais bien comme un **outil d'apprentissage et de structuration des concepts importants**. Vous pouvez en recopier les grandes lignes ou annexer le plan du polycopié directement.

Il est conseillé de réaliser un **lexique des principales définitions**.

Il est conseillé de reproduire les **schémas (et tableaux) majeurs** :

Liste indicative.

- **Organisation**

° Écosystème prairie

° **Zonation horizontale** de la prairie (gradients !)

° **Zonation verticale / strates** végétales

° Représentants d'une **prairie pâturée** (figure 54)

° **Effet JANZEN-CONNEL**

° **Espèce ingénier**

° Cas des **Lombrics** et de leurs actions sur le sol

[° **Services écosystémiques**]

° **Développement durable**

° Schéma d'un **sol** avec **horizons** et **gradients**

° **CAH**, diagramme de Pedro, **pédogenèse**... revoir la **géologie** !

[° **Chaîne trophique** du sol ? → avoir une idée de la **diversité** des **organismes** et des **régimes alimentaires**]

° Courbe de **tolérance**

° **Niche écologique**

° **Niches fondamentale / réalisée** : exemple agricole

° **Crise K/T** et **niche écologique**

° Bilan : **écosystème**, résultat de l'action du **biotope** et de la **biocénose**

- **Relations interspécifiques**

° **Tableau**

° Schéma de la **diversité de ces relations**

° Diversité des **relations de consommation** (durée / mort)

° **Petite Douve**

° **Lichen** : structure

° **Mycorhize** : structure

° **Nodosité** : structure

° **Échanges trophiques** lors des symbioses

° **Syntrophie** chez la **Vache**

[° Cycle de la **Petite Douve**]

° Tableaux des **adaptations d'un parasite** et de **symbiotes**

° **Pièces buccales** d'insectes

° Appareil digestif de la **Vache** et son fonctionnement

° **Réseau trophique** chez la **Vache**

° Modèle de **LOTKA-VOLTERRA**

° **Compétition interspécifique** : exploitation / interférence

- **Fonctionnement**

° **Structure trophique** des **écosystèmes**

° **Réseau trophique** prairial

- ° **Pyramides écologiques**
- ° **Entrées et pertes d'énergie chez les producteurs primaires**
- ° **Transferts et pertes d'énergie chez les consommateurs**
- ° **Décomposition** : schémas utiles
- ° **Cycles** (carbone, azote) → **2^e année**
- ° **Succession écologique** et les modifications associées
- ° **Importations et exportations dans un agrosystème**
- ° **Agrosystème / Écosystème naturel** : **figure** et **tableau**

Références

- ALBERTS, B., A. JOHNSON, J. LEWIS, M. RAFF, K. ROBERTS & P. WALTER (2004). *Biologie moléculaire de la cellule. Quatrième édition*. Traduction de la quatrième édition américaine (2002) par F. Le SUEUR-ALMONI. Flammarion, Paris. Première édition américaine 1983 (1986 1^{re} édition française).
- BARBAULT, R. (1995). Le concept d'espèce clé de voûte en écologie de la restauration : clé ou impasse ? In J. Lecomte (dir.). *Recréer la nature. Nature-Sciences-Société, hors-série* : 19-28.
- BARBAULT, R. (2000). *Écologie générale. Structure et fonctionnement de la biosphère*. Dunod, Paris, 5^e édition (1^{re} édition 1983).
- BERTHET, J. (2006). *Dictionnaire de Biologie*. De Boeck Université, Bruxelles (Belgique).
- BOUJARD, D. (dir.). B. ANSELME, C. CULLIN & CÉLINE RAGUÉNÈS-NICOL (2015). *Biologie cellulaire et moléculaire. Tout le cours en fiches. Licence. PACES. CAPES*. 2^e édition (1^{re} édition 2012), Dunod, Paris.
- BREUIL, M. (2007). *Biologie 1^{re} année BCPST-véto*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- BREUIL, M. (2009). *Biologie 2^e année BCPST-véto*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- BUREL, F. & J. BAUDRY (1999). *Écologie du paysage. Concepts, méthodes et applications*. Tec & Doc – Lavoisier, Paris.
- CalLEN, J.-C. (2005). *Biologie cellulaire. Des molécules aux organismes*. Dunod, Paris, 2^e édition (1^{re} édition 1999).
- CAMPAN, R. & F. SCAPINI (2002). *Éthologie. Approche systémique du comportement*. De Boeck, Bruxelles (B).
- CAMPBELL, N. A. & J. B. REECE (2004). *Biologie*. De Boeck Université, Bruxelles, 2^e édition (1^{re} édition 1995).
- [CAMPBELL, N. A.], J. B. REECE, L. A. URY, M. L. CAIN, S. A. WASSERMAN, P. V. MINORSKY, R. B. JACKSON (2012). *Campbell Biologie*. Adaptation française J. FAUCHER & R. LACHAÎNE. Pearson, Paris (4e édition).
- COMBES, C. (1995). *Interactions durables. Écologie et évolution du parasitisme*. Masson, Paris.
- COMBES, C. (2001). *L'Art d'être parasite. Les Associations du vivant*. Flammarion, Paris.
- COUVET, D. & A. TEYSSÈDRE-COUVET (2010). *Écologie et biodiversité. Des populations aux socioécosystèmes*. Belin, Paris.
- DAJOZ, R. (2006). *Précis d'écologie*. Dunod, Paris.
- DANCHIN, É., L.-A. GIRALDEAU & F. CÉZILLY (dir.) (2005). *Écologie comportementale*. Dunod, Paris.
- DAUTEL, O. (dir.). A. PROUST, M. ALGRAIN, C. BORDI, A. HELME-GUIZON, F. SAINTPIERRE, M. VABRE & C. BOGGIO (2017). *Biologie Géologie BCPST 1^{re} année*. Vuibert, Paris.
- DAUTEL, O. (dir.). C. BORDI, F. SAINTPIERRE, M. ALGRAIN-PITAVY, M. QUERTINIEZ, A. PROUST, M. VABRE A. HELME-GUIZON & B. MOLLIER (2019). *Biologie Géologie BCPST 2^e année*. Vuibert, Paris.
- DAUTEL, O. (dir.). M. ALGRAIN-PITAVY, C. BORDI, A. HELME-GUIZON, B. MOLLIER, A. PROUST, M. QUERTINIEZ, F. SAINTPIERRE & M. VABRE (2021). *Prépas scientifiques BCPST 1^{re} année. Biologie Géologie. Tout-en-un*. Vuibert, Paris.
- DAUTEL, O. (dir.). M. ALGRAIN-PITAVY, C. BORDI, A. HELME-GUIZON, B. MOLLIER, A. PROUST, F. SAINTPIERRE & M. VABRE (2022). *Prépas scientifiques BCPST 2^e année. Biologie Géologie. Tout-en-un*. Vuibert, Paris.
- DENÉUD, J., T. FERROIR, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2011). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2^e année*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- DENÉUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2013). *Biologie-Géologie BCPST-véto 1^{re} année*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- DENÉUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2014). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2^e année*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- DUCHAUFOR, P. (2001). *Introduction à la science du sol. Sol, végétation, environnement*. Dunod, Paris, 6 édition (1^{re} édition 1984, *Abrégé de pédologie*).
- FAURIE, C., C. FERRA, P. MÉDORI, J. DÉVAUX, J.-L. HEMPTINNE (2002). *Écologie : approche scientifique et pratique*. Tec & Doc – Lavoisier, Paris, 5^e édition.
- FRONTIER, S., D. PICHOD-VIALE, A. LEPRÊTRE, D. DAVOULT & C. LUCZAK (2004). *Écosystèmes. Structure, fonctionnement, évolution*. Dunod, Paris, 3^e édition (1^{re} édition 1990).
- FISCHESSE, B. & M.-F. DUPUIS-TATE (2007). *Le Guide illustré de l'Écologie*. La Martinière, 2^e édition (1^{re} édition 1996), Paris.
- GASTON, K. J. & J. I. SPICER (2004). *Biodiversity. An Introduction*. Blackwell, Malden (USA).
- GODINOT, C., H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2010). *Biologie-Géologie 1^{re} année BCPST-véto*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- HEINRICH, D. & M. HERGT (1993). *Atlas de l'écologie*. Illustrations R. & R. FAHNERT. Traduit de l'allemand par J. MERCIER. La Pochothèque, Librairie générale française, Paris.
- JONES, C. G., J. H. LAWTON & M. SCHACHAK (1994). Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, **69**: 373-386.
- LACOSTE, A. & R. SALANON (1969). *Éléments de biogéographie et d'écologie*. Nathan, Paris.
- LAFON, C. (2003). *La Biologie autrement. 100 questions de synthèse*. Ellipses, Paris.

- LAGABRIELLE, Y., R. MAURY & M. RENARD (2013). *Mémo visuel de Géologie. L'essentiel en fiches. Licence. Prépas. CAPES*. Dunod, Paris.
- LATRUFFE, N. (dir.), F. BLEICHER-BARDETTI, B. DUCLOS & J. VAMECOQ (2014). *Biochimie. Tout le cours en fiches. Licence. PACES-UE1*. CAPES. Dunod, Paris.
- LE GUYADER, H. (dir.) (1998). *L'Évolution*. Belin-Pour la Science, Paris.
- LEGUÉDOIS, S., J.-P. PARTY, J.-L. DUPOUEY, T. GAUQUELIN, J.-C. GÉGOUT, C. LECAREUX, V. BADEAU & A. PROBST (2011). La carte de végétation du CNRS à l'ère du numérique : la base de données géographique de la végétation de la France. Couverture vectorielle harmonisée à 1/1 000 000 et scan géoréférencé à 1/200 000. *Cybergeographie : Revue européenne de Géographie / European Journal of Geography*, **2011** (559) : 1-36.
<http://journals.openedition.org/cybergeographie/24688> (consultation mars 2018)
- LETHIERS, F. (1998). *Évolution de la biosphère et événements géologiques*. Overseas Publishers Association, Amsterdam (NL). Diffusion Gordon and Breach (Archives contemporaines), Paris.
- LÉVÊQUE, C. (2001). *Écologie. De l'écosystème à la biosphère*. Dunod, Paris.
- LÉVÊQUE, C. & J.-C. MOUËLOU (2008). *Biodiversité. Dynamique biologique et conservation*. Dunod, Paris, 2^e édition (1^{re} édition 2001).
- LIZEAUX, C., D. BAUDE (dir.), V. AUDEBERT, C. BRUNET, G. GUTJAHN, Y. JUSSERAND, A. MATHEVET, P. PILLOT, S. RABOUIN & A. VAREILLE (2008). *SVT Sciences de la Vie et de la Terre Terminale S. Enseignement obligatoire*. Bordas, Paris.
- MARCON, É. (2013). *Mesures de la biodiversité*. UMR Écologie des Forêts de Guyane, Cayenne.
- MATTHEY, W., E. DELLA SANTA & C. WANNENMACHER (1984). *Manuel pratique d'écologie*. Payot, Lausanne.
- MEA (Millennium Ecosystem Assessment), 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis*. World Resources Institute, Washington, DC.
<http://www.millenniumassessment.org/documents/document.354.aspx.pdf> (consultation avril 2016)
- MEYER, S., C. REES & R. BOSDEVEIX (2008). *Botanique. Biologie et physiologie végétales*. Maloine, Paris, 2^e édition (1^{re} édition 2004).
- MORÈRE, J.-L., R. PUJOL (coord.), J.-C. CALLEN, L. CHESNOY, J.-P. DUPONT, A.-M. GIBERT-TANGAPREGASSOM, G. RICOU, N. TOUZET (dir.) et collaborateurs (2003). *Dictionnaire raisonné de Biologie*. Frison-Roche, Paris.
- PETERMANN, J. S., A. J. F. GERGUS, L. A. TURNBULL & B. SCHMID (2008). JANZEN-CONNELL effects are widespread and strong enough to maintain diversity in grasslands. *Ecology*, **89** (9): 2399-2406.
- PERRIER, C. & J.-F. BEAUX (dir.), A. BOUFFIER, L. BOUGEOIS, P. CARRÈRE, T. DARRIBÈRE, J. DÉMARET-NICOLAS, A. EMOND, S. MAURY, O. MONNIER, T. SOUBAYA, A. VERGNAUD & A. WOHRLE (2021). *Biologie-Géologie BCPST 1. Tout-en-un*. Dunod, Paris.
- PERRIER, C. & J.-F. BEAUX (dir.), A. BOUFFIER, S. COCO, T. DARRIBÈRE, E. DOUZERY, S. HURTREZ-BOUSSÈS, S. MAURY, O. MONNIER & T. SOUBAYA (2022). *Biologie-Géologie BCPST 2. Tout-en-un*. Dunod, Paris.
- PEYCRU, P. (dir.), J.-F. FOGELGESANG, D. GRANDPERRIN, B. AUGÈRE, J.-C. BAEHR, C. PERRIER, J.-M. DUPIN & C. VAN DER REST (2010a). *Biologie tout-en-un BCPST 1^{re} année*. Dunod, Paris, 2^e édition (2009), réimpression corrigée (2010) (1^{re} édition 2006).
- PEYCRU, P. (dir.), J.-C. BAEHR, F. CARIU, D. GRANDPERRIN, C. PERRIER, J.-F. FOGELGESANG & J.-M. DUPIN (2010b). *Biologie tout-en-un BCPST 2^e année*. Dunod, Paris, 2^e édition (1^{re} édition 2007).
- PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER J.-F. FOGELGESANG, & C. VAN DER REST (2013). *Biologie tout-en-un BCPST 1^{re} année*. Dunod, Paris, 3^e édition (1^{re} édition 2006).
- PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, J.-F. BEAUX, F. CARIU, P. CARRÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER, J.-F. FOGELGESANG, S. MAURY, É. QUÉINNEC, E. SALGUEIRO & C. VAN DER REST (2014). *Biologie tout-en-un BCPST 2^e année*. Dunod, Paris, 3^e édition (1^{re} édition 2007).
- POMEROL, C., Y. LAGABRIELLE, M. RENARD & S. GUILLOT (2011). *Éléments de géologie*. Dunod, Paris, 14^e édition (1^{re} édition 1965).
- RAMADE, F. (2003). *Éléments d'écologie. Écologie fondamentale*. Dunod, Paris, 3^e édition.
- RAVEN, P. H., G. B. JOHNSON, J. B. LOSOS, S. S. SINGER (2007). *Biologie*. De Boeck, Bruxelles.
- RICHARD, D. (dir.), P. CHEVALET, S. FOURNEL, N. GIRAUD, F. GROS, P. LAURENTI, F. PRADÈRE & T. SOUBAYA (2012). *Biologie. Tout le cours en fiches. Licence. CAPES. Prépas*. Dunod, Paris, 2^e édition (1^{re} édition 2010).
- RICKLEFS, R. E. & G. L. MILLER (2005). *Écologie*. De Boeck, Bruxelles (B).
- SAINTPIERRE, F., C. BORDI (dir.), M. ALGRAIN, Y. KRAUSS, I. MOLLIERE & H. CLAUCE (2017). *Mémento Biologie BCPST 1^{re} et 2^e années*. Vuibert, Paris.
- SAINTPIERRE, F., C. BORDI (dir.), M. ALGRAIN-PITAVY, A. DENIS, L. GERAY & I. MOLLIERE (2021). *Mémento Biologie BCPST 1^{re} et 2^e années*. Vuibert, Paris, 2^e édition (1^{re} édition 2017).
- SEGARRA, J. (dir.), É. CHAUVET, C. COLSON-PROCH, M. HUILLE, M. LABROUSSE, F. LOUET, F. METZ & E. PIÈTRE (2014). *Biologie BCPST 1^{re} année*. Ellipses, Paris.
- SEGARRA, J., E. PIÈTRE (dir.), G. BAILLY, O. CHASSAING, D. FAVRE, T. JEAN, F. METZ & C. MEUNIER (2015). *Biologie BCPST 2^e année*. Ellipses, Paris.
- SEGARRA, J., E. PIÈTRE (dir.), C. AHYERRE, G. BAILLY, É. CHAUVET, D. FAVRE, M. HUILLE, T. JEAN, F. METZ, C. PROCH & F. SONTONNAX (2023). *BCPST 1^{re} année Biologie, 2^e édition*. Ellipses, Paris.
- SELOSSE, M.-A. (2000). *La symbiose. Structures et fonctions, rôle écologique et évolutif*. Vuibert, Paris.
- THÉRON, A. & J. VALLIN (1972). *Sciences naturelles. Classe de 1^{re} D. Tome I. Écologie*. Bordas, Paris.
- THOMAS, F., T. LEFÈVRE & M. RAYMOND (dir.) (2010). *Biologie évolutive*. De Boeck, Bruxelles.
- TIRARD, C., R. BARBAULT, L. ABBADIE & N. LOEUILLE, 2012. *Mini manuel d'Écologie*. Dunod, Paris.
- VIGNAIS, P. (2001). *La Biologie des origines à nos jours. Une Histoire des idées et des hommes*. « Grenoble Sciences », EDP Sciences, Les Ulis.
- VIGNAIS, P. (2006). *Science expérimentale et connaissance du Vivant. La Méthode et les concepts*. « Grenoble Sciences », EDP Sciences, Les Ulis.

Plan complet du chapitre

Objectifs : extraits du programme	1
Introduction	2
I. Les écosystèmes, des entités structurées comprenant une biocénose et un biotope en interaction	5
A. Les écosystèmes, objets naturels ou conceptuels ?	5
1. Définitions	5
a. Notion de biocénose (ou communauté) : les êtres vivants d'un lieu	5
b. Notion de biotope : les caractéristiques physico-chimiques d'un lieu	5
c. Notion d'écosystème : le biotope, la biocénose, et les relations entre tous leurs éléments constitutifs	5
2. Une délimitation qui dépend du scientifique : la relativité de la notion d'écosystème et la diversité des échelles envisageables	6
3. L'existence d'un couplage biotope-biocénose	6
B. Les écosystèmes, des entités organisées résultant de l'action de facteurs écologiques variés : la structure des écosystèmes	6
1. La zonation (structuration spatiale) des écosystèmes : une répartition des composants dans l'espace (éventuellement sous le contrôle de gradients)	6
a. La zonation horizontale : une répartition plus ou moins hétérogène des organismes due à la variation latérale des caractéristiques du milieu	6
b. La zonation verticale : la répartition en hauteur des organismes au sein de l'écosystème	9
α. Dans les écosystèmes terrestres typiques : une distribution des organismes largement contrôlée par les strates végétales	9
i. Les différentes strates	9
ii. Une action importante sur le biotope, notamment les facteurs climatiques, entre les strates comme au sein des strates : notion de microclimat	10
➤ La stratification végétale, facteur à l'origine de microclimats	10
➤ Des modifications microclimatiques au sein même d'une strate : l'exemple de la strate herbacée d'une prairie	10
➤ Des modifications microclimatiques entre les strates : l'exemple de l'écosystème forestier	11
➤ Des modifications microclimatiques possibles à l'échelle d'un organisme	12
β. Dans les écosystèmes aquatiques : un étagement possible contrôlé par des facteurs variés (lumière, température, oxygénation...) [limite programme]	12
2. Les facteurs écologiques abiotiques : l'impact du biotope sur l'écosystème	16
a. Les facteurs climatiques (le climat) : les caractéristiques atmosphériques	16
α. La notion de climat et ses échelles spatiales de variation (macroclimat, mésoclimat, microclimat)	16
β. La diversité des paramètres climatiques terrestres (précipitations, éclaircissement, température, humidité, vents...)	16
γ. Un outil d'estimation des conditions écologiques climatiques d'un lieu donné : les diagrammes ombrothermiques	17
δ. Les grandes zones climatiques du globe, des zones caractérisées par des biomes	17
i. Les grandes ensembles climatiques mondiaux	17
ii. Une superposition à des grands types écosystémiques : les biomes terrestres	18
δ. Les paramètres de contrôle du climat régional et mondial	19
i. La quantité d'énergie solaire reçue en fonction de la latitude : le contrôle latitudinal du climat (avec saisonnalité)	19
ii. Le relief : le contrôle altitudinal et géomorphologique du climat et ses conséquences écosystémiques	20
➤ Action climatique du relief et principales conséquences écologiques	20

➤ Des adaptations au froid (exemple des organismes végétaux herbacés de prairies alpines)	21
➤ Conséquences sur la structure des écosystèmes : l'étagement de la biocénose (notamment des formations végétales)	22
iii. L'influence des vents d'origine océanique : le contrôle océanique du climat	23
b. Les facteurs édaphiques : les caractéristiques abiotiques du sol	24
α. La diversité des facteurs édaphiques : un panorama	24
i. La composition en fractions granulométriques (limons, argiles, sables...) : la texture du sol	24
ii. Les éléments constitutifs du sol et leur concentration : la composition chimique du sol (liée à la roche-mère, à l'activité biologique, au lessivage...) + le pH	25
iii. L'agencement des éléments constitutifs d'un sol : la structure du sol	25
iv. La porosité du sol et l'eau dans le sol	25
β. Des facteurs édaphiques qui dépendent eux-mêmes des facteurs climatiques (rappels de géologie : diagramme de Pedro)	26
γ. Des facteurs édaphiques qui impactent la présence, l'abondance et la répartition des êtres vivants : rôle des facteurs édaphiques sur la biocénose	26
δ. Une rétroaction de la biocénose sur les caractéristiques abiotiques du sol : le couplage biotope-biocénose dans le sol	26
c. La combinaison des facteurs climatiques et édaphiques, facteur majeur de contrôle des écosystèmes et de leur structuration	28
d. Les facteurs hydriques : l'importance de l'eau dans les écosystèmes	29
α. L'eau dans les écosystèmes terrestres	29
i. La disponibilité et l'abondance de l'eau dans les écosystèmes terrestres, facteur écologique majeur dépendant des paramètres climatiques et édaphiques (concept de zones de vie d'HOLDRIDGE)	29
ii. Le cas particulier des Animaux : la possibilité de déplacements jusqu'aux points d'eau	30
β. L'eau dans les écosystèmes aquatiques	31
i. La diversité des écosystèmes aquatiques	31
ii. Un milieu zoné surtout par la profondeur et les paramètres physico-chimiques associés	31
➤ Cas du milieu marin et du milieu littoral	31
➤ Cas des milieux d'eaux douces : l'exemple d'un lac (stratification photique, stratification thermique et oxygénique)	31
γ. L'importance de la composition de l'eau	33
e. L'existence de variations temporelles des facteurs abiotiques impactant les biocénoses, leur physiologie et leur cycle de vie	33
α. Les variations circadiennes (= journalières) du biotope	33
β. Les variations annuelles (= saisonnières) du biotope	34
i. La diversité des variations saisonnières	34
ii. Quelques réponses à ces variations	34
iii. Des variations également présentes dans le milieu aquatique	37
γ. Les variations ponctuelles ou « accidentelles » du biotope	37
3. Les facteurs écologiques biotiques : l'impact de la biocénose sur l'écosystème	37
a. La diversité des populations présentes (la biodiversité spécifique) et leurs caractéristiques structurales et fonctionnelles	37
α. La notion de biodiversité (génétique, spécifique, écosystémique)	37
β. La possibilité d'estimer et quantifier la biodiversité spécifique	38
i. L'inventaire des espèces et l'emploi d'indices de diversité spécifique	38
ii. Diversité locale, diversité régionale	39
iii. Relation aire-espèces : loi d'ARRHENIUS (1921)	40
γ. Importance des espèces présentes : exemple de la biodiversité spécifique d'une prairie pâturée (un panorama)	40

δ. Importance des caractéristiques des populations présentes	41	c. Des fractions qui s'associent et forment notamment un complexe argilo-humique (CAH) retenant les cations	56
i. Les relations intraspécifiques	41	4. La composition biologique du sol : une biocénose particulière	56
ii. Les paramètres démographiques et génétiques	41	a. La présence de l'appareil souterrain des plantes	57
b. Les relations interspécifiques	41	b. La présence de mycéliums de 'champignons' variés	58
α. La diversité des relations interspécifiques	41	c. La présence d'une faune diversifiée et en grande partie détritivore : la pédofaune	58
β. Un effet sur la structure des écosystèmes : l'exemple de la dispersion des individus végétaux par les interactions négatives (effet JANZEN-CONNELL)	42	d. La présence d'une flore microbienne aux types trophiques variés et comprenant des organismes minéralisateurs	60
c. Le positionnement trophique des espèces	43	5. La sapromasse ou nécromasse, matière organique morte du sol constituant un stade transitionnel entre monde vivant et état minéral	60
α. Les producteurs primaires, organismes autotrophes faisant entrer la matière et l'énergie dans la biocénose	43	D. La réponse des populations à l'ensemble des facteurs écologiques de leur environnement et leur position dans l'écosystème	61
β. Les consommateurs (= producteurs secondaires), organismes hétérotrophes faisant circuler la matière et l'énergie dans la biocénose	44	1. Les espèces face aux facteurs écologiques	61
γ. Les décomposeurs, organismes hétérotrophes qui s'alimentent de déchets organiques produits par d'autres espèces	44	a. La notion de facteur limitant : loi du minimum (SPRENGEL-LIEBIG) et loi de tolérance (SHELFORD)	61
d. La présence d'espèces de forte importance écologique : les espèces clef-de-voûte et les espèces ingénieurs	44	b. L'existence de préférences physiologiques chez une espèce : courbes de tolérance	61
α. Les espèces clef-de-voûte, des espèces dont la présence ou l'absence modifie drastiquement la structure et/ou le fonctionnement de l'écosystème	44	c. Une tolérance face aux variations environnementales qui diffère entre les espèces : valence écologique, euryécie / mésoécie / sténoécie	62
β. Les espèces ingénieurs (= espèces architectes), un cas particulier d'espèces clef-de-voûte qui contraignent l'organisation spatiale de l'écosystème et la répartition ou l'accessibilité des ressources	45	2. La niche écologique, une notion qui rend compte des atouts et contraintes du milieu vis-à-vis d'une espèce donnée	62
i. Conceptualisation de la notion	45	a. Une notion plus ou moins difficile à conceptualiser	62
ii. Deux exemples en lien avec la prairie (à retenir !) : les Lombrics et les Mammifères brouteurs (ex. Bovins)	46	α. Quelques définitions historiques qui expliquent les nuances conceptuelles entre auteurs	62
e. L'homme, facteur écologique majeur et atypique	48	i. La définition de GRINNEL (1917) : les conditions environnementales et les adaptations de l'espèce (niche d'habitat)	62
α. Une anthropisation variable des écosystèmes : écosystèmes naturels vs. écosystèmes agricoles (agrosystèmes dont les agro-écosystèmes) ou urbanisés	48	ii. La définition d'ELTON (1927) : la place ou le rôle de l'espèce dans l'écosystème, notamment la place dans les réseaux trophiques (niche fonctionnelle)	62
β. La diversité des perturbations d'origine anthropique et l'anthropisation de la biosphère	48	iii. La définition de HUTCHINSON (1957) : l'ensemble des conditions dans lesquelles vit et se perpétue une population correspondant à un hypervolume	62
i. Les changements d'habitats dus aux activités humaines	48	β. Proposition d'une synthèse : la somme des conditions abiotiques et biotiques d'une espèce au sein d'un écosystème	63
ii. Le changement global (= réchauffement climatique)	49	b. La modélisation des niches écologiques, des espaces multi-dimensionnels (hypervolumes)	63
iii. Les espèces étrangères qui deviennent invasives	49	α. Une représentation graphique possible pour un, deux ou trois paramètres	63
iv. La chasse, la pêche et la surexploitation des ressources biologiques	50	β. La nécessité de la modélisation mathématique et informatique à partir de quatre facteurs écologiques	64
v. La pollution chimique et ses conséquences	50	c. Niche écologique potentielle vs. niche écologique réalisée	64
vi. Les écosystèmes et la biodiversité : vers une sixième grande crise biologique ? [pour information]	51	α. Les conditions abiotiques d'existence d'une espèce : la niche écologique potentielle (= fondamentale)	64
γ. Vers un sursaut ? Conservation des écosystèmes et de la biodiversité, et développement durable	51	β. Une restriction de la niche écologique par les interactions interspécifiques (notamment négatives) : le déplacement de niche	64
4. L'écosystème, un système ouvert en interaction avec d'autres écosystèmes [limite programme]	52	γ. Les conditions écologiques complètes d'existence d'une espèce dans un écosystème : la niche écologique réalisée (= réelle)	64
a. Une entité inscrite dans un paysage qui échange des éléments de biotope et de biocénose avec les écosystèmes alentour	52	d. Niche écologique et évolution	65
b. Des interactions entre écosystèmes qui dépendent de leur connectivité... et restreintes par la fragmentation des habitats	53	α. La libération des niches écologiques suite aux extinctions, facteur favorisant la spéciation et les radiations évolutives	65
C. Les écosystèmes terrestres, des entités dont le substrat est un sol	54	β. Les déplacements durables de niche, une modalité d'évolution sur laquelle agit la sélection naturelle	67
1. Le sol, interface entre géosphère, biosphère, atmosphère et hydrosphère provenant de l'altération physique, chimique et biologique d'une roche	54	γ. Les convergences évolutives, des scénarios explicables par la théorie de la niche écologique	67
2. La structure spatiale du sol	55	δ. L'espèce, un concept qui peut être envisagé sous l'angle de la niche écologique : l'espèce écologique	68
a. La structuration spatiale du sol : une entité découpée en niveaux superposés, les horizons	55	E. Bilan : l'écosystème comme résultant des actions combinées et interdépendantes du biotope et de la biocénose	68
b. Des variations latérales de structure ou composition possibles, éventuellement selon des gradients	55		
3. La composition organique et minérale du sol : le biotope	56		
a. La fraction organique : molécules biologiques, molécules humiques	56		
b. La fraction minérale : éléments de roches/minéraux (dont les argiles), eau, ions, air	56		

II. Des interactions entre les populations de la biocénose : les relations interspécifiques	69
A. La diversité des relations interspécifiques : un panorama	69
1. Les relations indifférentes (neutralisme au sens large), interactions sans bénéfices ni coûts particuliers pour les protagonistes	70
a. Le neutralisme au sens strict ou cohabitation neutre	70
b. La synécie, une association physique durable sans réel impact sur les protagonistes [hors programme]	70
2. Les relations antagonistes, où au moins l'un des partenaires subit un préjudice	70
a. La compétition interspécifique, opposition dans le cadre de l'utilisation d'une même ressource	70
b. L'amensalisme, interaction neutre pour un protagoniste et néfaste pour l'autre	70
c. Les relations mangeur-mangé ou prédation au sens large	71
α. La phytophagie (ou herbivorie au sens large), consommation d'un autotrophe (producteur primaire) par un hétérotrophe (consommateur primaire)	71
β. La prédation au sens strict, consommation d'un hétérotrophe par un autre hétérotrophe (consommateur secondaire)	71
d. Le parasitisme, interaction durable où un parasite vit et se nourrit aux dépens d'un hôte	71
α. Proposition d'une définition	71
β. Endoparasites et ectoparasites	71
γ. Discussion de la définition : cas des microprédateurs et des parasitoïdes	71
δ. Les organismes pathogènes : souvent parasites du point de vue de l'écologie	72
3. Les relations favorables, où au moins l'un des protagonistes tire un bénéfice de l'interaction (sans nuire à l'autre)	72
a. Cas où un seul protagoniste tire un bénéfice de l'interaction (les carposes)	72
α. Le commensalisme, interaction trophique où un protagoniste consomme les restes de repas de l'autre (ou des déchets produits) [inclus syntrophie]	72
β. L'inquilinisme, interaction où l'abri d'un organisme est utilisé par une autre espèce [pour information ?]	72
γ. La phorésie, interaction où une espèce en transporte une autre [pour information ?]	73
b. Cas des interactions réciproquement profitables aux deux partenaires : les mutualismes	73
α. La symbiose (au sens français), un mutualisme durable	73
β. La coopération interspécifique, un mutualisme transitoire	73
B. La coopération interspécifique, ensemble d'interactions interspécifiques brèves à bénéfices réciproques	73
1. Principales fonctions possibles des coopérations	73
a. Rôle trophique	73
b. Rôle de protection ou défense	74
c. Rôle dans le cycle de reproduction ou développement	74
2. Caractère spécifique ou non spécifique de la coopération	74
3. Caractère obligatoire ou facultatif de la coopération	74
C. La symbiose et le parasitisme, des interactions interspécifiques durables à bénéfices respectivement réciproques et unilatéraux	75
1. Panorama introductif des relations symbiotiques et parasitaires : des relations qui affectent tous les types d'organismes	75
a. Cas des relations symbiotiques	75
b. Cas des relations parasitaires	75
2. Symbiose et parasitisme, des interactions durables qui affectent les fonctions de relation des protagonistes	76
a. Une fixation et/ou une inclusion fréquente d'un protagoniste sur/dans l'autre (vie fixée)	76
α. Cas de la symbiose : inclusion fréquente d'un protagoniste dans l'autre	76
β. Cas du parasitisme : une inclusion complète du parasite dans son hôte (endoparasites) ou l'ancrage sur l'hôte par une structure fixatrice ou nourricière (ectoparasites)	77
b. Des interactions plus ou moins spécifiques impliquant souvent les fonctions de protection ou de défense	77
α. Une spécificité plus ou moins haute des interactions durables	77
β. Une protection souvent mutuelle entre partenaires de la symbiose	77
γ. Une lutte entre hôte et parasite supposant la mise en place de protections contre l'autre protagoniste	77
c. Une possibilité de vie libre au moins transitoire, quoique l'interaction soit souvent obligatoire pour l'un des protagonistes (ou les deux)	78
α. Cas de la symbiose : des situations variées	78
β. Cas du parasitisme : une obligation dans presque tous les cas pour le parasite, malgré des stades de vie libre	78
3. Symbiose et parasitisme, des interactions durables qui impliquent des adaptations morpho-anatomiques favorisant les échanges trophiques	79
a. Une structuration morpho-anatomique des protagonistes à localisation particulière et présentant des surfaces d'échanges	79
α. Des modifications morpho-anatomiques dues à l'interaction	79
β. Localisation et présence de surfaces d'échanges entre les protagonistes de l'interaction	79
b. Des échanges trophiques bi- ou unilatéraux entre protagonistes	79
α. Cas de la symbiose : des échanges réciproques	79
β. Cas du parasitisme : une consommation de l'hôte ou de ses ressources par le parasite	80
4. Symbiose et parasitisme, des interactions souvent spécifiques et qui s'inscrivent dans le temps	81
a. Des interactions dont la spécificité est plus ou moins élevée	81
b. Des interactions supposant le rapprochement des partenaires	81
α. Cas de la symbiose : un dialogue moléculaire possible entre protagonistes avant la mise en place de la symbiose	81
β. Cas du parasitisme : des parasites présentent des formes libres de résistance et des stratégies favorisant la mise en contact des protagonistes	82
c. Une mise en place progressive de l'interaction	82
α. Cas de la symbiose : une structure chimérique édifiée progressivement	82
β. Cas du parasitisme : l'intégration dans un cycle parasitaire et un investissement notoire dans la reproduction (stratégie r)	82
d. Un impact sur la dynamique des populations : l'exemple du parasitisme	82
5. En guise de bilan : panorama des adaptations à la symbiose et au parasitisme au travers de deux exemples	83
a. Cas de la symbiose (exemple des nodosités) : des adaptations à toutes les échelles	83
b. Cas de la symbiose (exemple de la Petite Douve) : des adaptations de fonctions variées	83
D. Les relations mangeur-mangé ou prédation au sens large, des interactions interspécifiques où un organisme en consomme un autre	84
1. Rappel : la diversité des relations d'exploitation (phytophagie, prédation s. str., microprédation, parasitisme, hyperparasitisme ...)	84
2. L'herbivorie (au sens large) ou phytophagie : la consommation d'un végétal par un animal	84
a. Les modalités de la phytophagie	84
α. Une interaction de durée variable (souvent prolongée) à laquelle survit généralement le végétal	84
β. Une interaction recouvrant divers régimes alimentaires : un bref panorama	84
γ. Une interaction supposant des structures morpho-anatomiques permettant la prise alimentaire : exemples chez les Insectes et la Vache	84
i. Les pièces buccales des Insectes, des structures autorisant des régimes alimentaires phytophages variés	84
ii. L'appareil masticateur de la Vache, une structure assurant la prise alimentaire d'herbes et la rumination	86
δ. Une interaction impliquant fréquemment des symbioses avec des micro-organismes digérant la cellulose (voire la lignine) : exemple de la Vache	86
b. Les réponses végétales à la phytophagie	86

α. La phytophagie, un stress pour les végétaux qui ne peuvent pas fuir (en lien avec la vie fixée)	86	d. Des relations qui impactent la dynamique des populations impliquées (exemple de la prédation et du modèle de LOTKA-VOLTERRA)	96
β. Des stratégies de défense : la protection et/ou la lutte contre les phytophages	86	2. Les relations interspécifiques, des interactions comportant une dimension évolutive	96
i. Deux grands types de stratégies de défense qui cohabitent souvent : défenses directes (lutte contre les phytophages) et indirectes (attraction des prédateurs de phytophages)	86	a. Des relations qui impactent les individus : <i>fitness</i> individuelle des individus impliqués vs. <i>fitness</i> des individus non impliqués	96
ii. Des organismes dont les défenses peuvent être constitutives (toujours exprimées) ou induites (exprimées suites à la phytophagie)	87	b. Des relations qui impactent différenciellement la <i>fitness</i> des individus impliqués dans les interactions et des génotypes, tendant à la sélection d'adaptations à l'interaction	96
γ. Des stratégies de tolérance : une augmentation de la croissance et/ou de la <i>fitness</i> des plantes en présence de phytophages	88	c. Les relations interspécifiques et la coévolution	97
δ. Des stratégies d'évitement : un échappement aux phytophages	88	α. Mise en évidence de cospéciations par les phylogénies en miroir (= cophylogénies)	97
c. Les conséquences écologiques de la phytophagie	89	β. La coévolution, résultat d'une pression de sélection mutuelle entre organismes en interaction	97
α. Une entrée de la matière et de l'énergie dans les consommateurs primaires	89	γ. Course aux armements et théorie de la Reine rouge	97
β. Une possibilité d'action sur les effectifs végétaux	89		
γ. Une modification de la composition floristique de l'écosystème	89		
3. La prédation (au sens strict) : la consommation d'un animal par un autre (consommateur secondaire)	89	III. Les écosystèmes, des entités dynamiques où l'homme exerce une influence variable : le fonctionnement des écosystèmes	99
a. Définition et exemples	89	A. Les écosystèmes, des entités traversées par des flux de matière et d'énergie	99
b. Des adaptations des protagonistes	89	1. La structure trophique des écosystèmes	99
α. Les proies : plutôt des stratégies r, aux comportements d'évitement (ou sociaux / grégaires), avec une perception des prédateurs	90	a. Trois grands types d'organismes : producteurs primaires, consommateurs, décomposeurs	99
β. Les prédateurs : plutôt des stratégies K, aux comportements de recherche, avec une perception des proies, et des adaptations morpho-anatomiques et/ou physiologiques à la prédation	90	α. Les producteurs primaires, organismes autotrophes faisant entrer la matière et l'énergie dans la biocénose	99
c. Le « choix » des proies par les prédateurs	90	β. Les consommateurs (= producteurs secondaires), organismes hétérotrophes faisant circuler la matière et l'énergie dans la biocénose	99
α. Le choix des organismes les moins résistants : individus chétifs, malades, jeunes ou âgés...	90	γ. Les décomposeurs, organismes hétérotrophes qui s'alimentent de déchets organiques produits par d'autres espèces	99
β. Une tendance à la fourniture d'un effort minimal de prédation pour un rendement énergétique maximal : l' <i>optimal foraging</i>	90	b. Des organismes connectés par des chaînes et des réseaux trophiques	99
γ. Une réponse des prédateurs à la diversité et l'abondance des proies	90	α. Une chaîne trophique, une suite d'organismes se consommant les uns à la suite des autres	99
d. Un impact mutuel des proies et prédateurs sur leurs dynamiques respectives de population (modèle de LOTKA-VOLTERRA)	91	β. Des chaînes trophiques interconnectées par le biais d'espèces polyphages : les réseaux trophiques	100
α. Aspects mathématiques et graphiques du modèle	91	γ. Des rangs dans les chaînes alimentaires : les niveaux trophiques	100
β. Une difficile applicabilité dans les conditions expérimentales (cas des expériences de GAUSE, 1934) ou naturelles	92	δ. Des représentations pyramidales de l'effectif, de la biomasse ou de l'énergie contenus dans chaque niveau trophique : les pyramides trophiques	100
γ. Des difficultés qui s'expliquent par la faible complexité du modèle et ses limites	93	2. Les flux (= transferts) et les pertes (= la dissipation) d'énergie dans les réseaux trophiques	100
E. La compétition interspécifique : une lutte entre deux espèces dans l'accès à une même ressource	93	a. Notions de flux trophique, de perte d'énergie, de biomasse et d'assimilation	100
1. Deux grands types de compétition	93	b. Entrées et pertes de matière et d'énergie chez les producteurs primaires	101
a. La compétition indirecte dans le cadre de l'exploitation de ressources communes : la compétition par exploitation	94	α. Des entrées (dissociées) de matière et d'énergie d'origine abiotique : lumière et matière minérale	101
b. La compétition directe par inhibition de la croissance entre protagonistes : la compétition par interférence	94	β. Des pertes de matière et d'énergie (plutôt conjointes) par chaleur, transpiration et respiration	101
2. Une conséquence fréquente : l'exclusion compétitive, restriction de la répartition (ou de l'abondance) d'une espèce par l'autre	94	γ. Une influence déterminante des rythmes saisonniers (contrôlant notamment l'apport de lumière) et de l'intervention humaine (pouvant augmenter l'apport de matière par fertilisation)	101
F. Une classification des relations interspécifiques qui ne peut gommer des cas intermédiaires : la plasticité des relations interspécifiques	95	c. Entrées et pertes de matière et d'énergie chez les producteurs secondaires (= consommateurs)	102
G. Les conséquences écologiques et évolutives des relations interspécifiques	95	α. Des entrées (conjointes) de matière et d'énergie d'origine biologique	102
1. Les relations interspécifiques, des interactions aux conséquences sur la structuration et le fonctionnement de l'écosystème	95	β. Des pertes (plutôt conjointes) de matière et d'énergie par chaleur, transpiration, respiration et excrétion azotée	102
a. Une dimension trophique fréquente qui assure la circulation de matière et d'énergie dans l'écosystème	95	d. Une efficacité des flux dont il est possible de rendre compte en calculant des rendements	103
b. Un contrôle entre niveaux trophiques : les régulations descendante (<i>top-down</i>) et ascendantes (<i>bottom-up</i>)	95	3. Le rôle des décomposeurs et minéralisateurs (essentiellement dans le sol)	103
c. Des relations qui définissent des espèces clefs-de-voûte au rôle fonctionnel majeur	96	a. La décomposition au sens strict : la fragmentation et la simplification moléculaire de la matière organique morte (débris, déchets, cadavres)	104

α. La fragmentation, une activité surtout permise par la pédofaune	104
β. Une exodigestion des polymères notamment due aux 'mycètes' et Bactéries	104
b. La minéralisation : la production d'humus (humification) et d'ions minéraux ou gaz inorganiques (minéralisation au sens strict)	104
4. L'importance dans ces processus de l'énergie auxiliaire, énergie environnementale abiotique facilitant l'activité biologique	105
5. La présence de cycles de matière dans l'écosystème	105
a. Les cycles biogéochimiques et le vocabulaire associé (formes d'un élément chimique, réservoir, flux = transfert, temps de résidence)	105
b. L'exemple du cycle du carbone (cycle court)	105
c. L'exemple du cycle de l'azote (simplifié)	105
B. Les écosystèmes, entités dynamiques qui peuvent se transformer au cours du temps	106
1. Les successions écologiques, des séquences de stades biocénétiques se succédant naturellement au cours du temps et tendant vers un climax	106
2. Des séries généralement progressives où la biodiversité, la biomasse, la production et la proportion de stratégies K tendent à augmenter	106
3. Un climax pas toujours atteint : la possibilité d'un blocage (exemple de la prairie pâturée)	107
4. L'existence de séries régressives	107
5. La possibilité d'une absorption des perturbations d'origine naturelle ou anthropique et du retour à l'état antérieur : la résilience	108
C. Les écosystèmes, entités impactées par les activités anthropiques : l'exemple de l'activité agricole	108
1. Notions d'écosystème « naturel », d'agrosystème et d'agro-écosystème	108
2. Les agrosystèmes, des écosystèmes simplifiés par l'homme où des intrants sont ajoutés et des prélèvements opérés	108
3. Les agrosystèmes, des écosystèmes à forte productivité dont la biodiversité est réduite et contrôlée par l'homme	109
4. Les agrosystèmes, des écosystèmes dont les pratiques peuvent impacter négativement l'environnement	109
5. Caractéristiques comparées d'un écosystème naturel et d'un agrosystème	109
Bilan : une vue d'ensemble de l'écosystème prairial	111
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes	111
Références	112
Plan complet du chapitre	113
Plan modérément simplifié (4 niveaux)	117
Plan simplifié (3 niveaux)	120
Plan très simplifié (2 niveaux)	121

Plan modérément simplifié (4 niveaux)

Objectifs : extraits du programme	1
Introduction	2
I. Les écosystèmes, des entités structurées comprenant une biocénose et un biotope en interaction	5
A. Les écosystèmes, objets naturels ou conceptuels ?	5
1. Définitions	5
a. Notion de biocénose (ou communauté) : les êtres vivants d'un lieu	5
b. Notion de biotope : les caractéristiques physico-chimiques d'un lieu	5
c. Notion d'écosystème : le biotope, la biocénose, et les relations entre tous leurs éléments constitutifs	5
2. Une délimitation qui dépend du scientifique : la relativité de la notion d'écosystème et la diversité des échelles envisageables	6
3. L'existence d'un couplage biotope-biocénose	6
B. Les écosystèmes, des entités organisées résultant de l'action de facteurs écologiques variés : la structure des écosystèmes	6
1. La zonation (structuration spatiale) des écosystèmes : une répartition des composants dans l'espace (éventuellement sous le contrôle de gradients)	6
a. La zonation horizontale : une répartition plus ou moins hétérogène des organismes due à la variation latérale des caractéristiques du milieu	6
b. La zonation verticale : la répartition en hauteur des organismes au sein de l'écosystème	9
2. Les facteurs écologiques abiotiques : l'impact du biotope sur l'écosystème	16
a. Les facteurs climatiques (le climat) : les caractéristiques atmosphériques	16
b. Les facteurs édaphiques : les caractéristiques abiotiques du sol	24
c. La combinaison des facteurs climatiques et édaphiques, facteur majeur de contrôle des écosystèmes et de leur structuration	28
d. Les facteurs hydriques : l'importance de l'eau dans les écosystèmes	29
e. L'existence de variations temporelles des facteurs abiotiques impactant les biocénoses, leur physiologie et leur cycle de vie	33
3. Les facteurs écologiques biotiques : l'impact de la biocénose sur l'écosystème	37
a. La diversité des populations présentes (la biodiversité spécifique) et leurs caractéristiques structurales et fonctionnelles	37
b. Les relations interspécifiques	41
c. Le positionnement trophique des espèces	43
d. La présence d'espèces de forte importance écologique : les espèces clef-de-voûte et les espèces ingénieurs	44
e. L'homme, facteur écologique majeur et atypique	48
4. L'écosystème, un système ouvert en interaction avec d'autres écosystèmes [limite programme]	52
a. Une entité inscrite dans un paysage qui échange des éléments de biotope et de biocénose avec les écosystèmes alentour	52
b. Des interactions entre écosystèmes qui dépendent de leur connectivité... et restreintes par la fragmentation des habitats	53
C. Les écosystèmes terrestres, des entités dont le substrat est un sol	54
1. Le sol, interface entre géosphère, biosphère, atmosphère et hydrosphère provenant de l'altération physique, chimique et biologique d'une roche	54
2. La structure spatiale du sol	55
a. La structuration spatiale du sol : une entité découpée en niveaux superposés, les horizons	55
b. Des variations latérales de structure ou composition possibles, éventuellement selon des gradients	55

3. La composition organique et minérale du sol : le biotope	56	2. Caractère spécifique ou non spécifique de la coopération	74
a. La fraction organique : molécules biologiques, molécules humiques	56	3. Caractère obligatoire ou facultatif de la coopération	74
b. La fraction minérale : éléments de roches/minéraux (dont les argiles), eau, ions, air	56	C. La symbiose et le parasitisme, des interactions interspécifiques durables à bénéfices respectivement réciproques et unilatéraux	75
c. Des fractions qui s'associent et forment notamment un complexe argilo-humique (CAH) retenant les cations	56	1. Panorama introductif des relations symbiotiques et parasitaires : des relations qui affectent tous les types d'organismes	75
4. La composition biologique du sol : une biocénose particulière	56	a. Cas des relations symbiotiques	75
a. La présence de l'appareil souterrain des plantes	57	b. Cas des relations parasitaires	75
b. La présence de mycéliums de 'champignons' variés	58	2. Symbiose et parasitisme, des interactions durables qui affectent les fonctions de relation des protagonistes	76
c. La présence d'une faune diversifiée et en grande partie détritivore : la pédofaune	58	a. Une fixation et/ou une inclusion fréquente d'un protagoniste sur/dans l'autre (vie fixée)	76
d. La présence d'une flore microbienne aux types trophiques variés et comprenant des organismes minéralisateurs	60	b. Des interactions plus ou moins spécifiques impliquant souvent les fonctions de protection ou de défense	77
5. La sapromasse ou nécromasse, matière organique morte du sol constituant un stade transitionnel entre monde vivant et état minéral	60	c. Une possibilité de vie libre au moins transitoire, quoique l'interaction soit souvent obligatoire pour l'un des protagonistes (ou les deux)	78
D. La réponse des populations à l'ensemble des facteurs écologiques de leur environnement et leur position dans l'écosystème	61	3. Symbiose et parasitisme, des interactions durables qui impliquent des adaptations morpho-anatomiques favorisant les échanges trophiques	79
1. Les espèces face aux facteurs écologiques	61	a. Une structuration morpho-anatomique des protagonistes à localisation particulière et présentant des surfaces d'échanges	79
a. La notion de facteur limitant : loi du minimum (SPRENGEL-LIEBIG) et loi de tolérance (SHELFORD)	61	b. Des échanges trophiques bi- ou unilatéraux entre protagonistes	79
b. L'existence de préférences physiologiques chez une espèce : courbes de tolérance	61	4. Symbiose et parasitisme, des interactions souvent spécifiques et qui s'inscrivent dans le temps	81
c. Une tolérance face aux variations environnementales qui diffère entre les espèces : valence écologique, euryécie / mésoécie / sténoécie	62	a. Des interactions dont la spécificité est plus ou moins élevée	81
2. La niche écologique, une notion qui rend compte des atouts et contraintes du milieu vis-à-vis d'une espèce donnée	62	b. Des interactions supposant le rapprochement des partenaires	81
a. Une notion plus ou moins difficile à conceptualiser	62	c. Une mise en place progressive de l'interaction	82
b. La modélisation des niches écologiques, des espaces multi-dimensionnels (hypervolumes)	63	d. Un impact sur la dynamique des populations : l'exemple du parasitisme	82
c. Niche écologique potentielle vs. niche écologique réalisée	64	5. En guise de bilan : panorama des adaptations à la symbiose et au parasitisme au travers de deux exemples	83
d. Niche écologique et évolution	65	a. Cas de la symbiose (exemple des nodosités) : des adaptations à toutes les échelles	83
E. Bilan : l'écosystème comme résultant des actions combinées et interdépendantes du biotope et de la biocénose	68	b. Cas de la symbiose (exemple de la Petite Douve) : des adaptations de fonctions variées	83
II. Des interactions entre les populations de la biocénose : les relations interspécifiques	69	D. Les relations mangeur-mangé ou prédation au sens large, des interactions interspécifiques où un organisme en consomme un autre	84
A. La diversité des relations interspécifiques : un panorama	69	1. Rappel : la diversité des relations d'exploitation (phytophagie, prédation s. str., microprédation, parasitisme, hyperparasitisme ...)	84
1. Les relations indifférentes (neutralisme au sens large), interactions sans bénéfices ni coûts particuliers pour les protagonistes	70	2. L'herbivorie (au sens large) ou phytophagie : la consommation d'un végétal par un animal	84
a. Le neutralisme au sens strict ou cohabitation neutre	70	a. Les modalités de la phytophagie	84
b. La synécie, une association physique durable sans réel impact sur les protagonistes [<i>hors programme</i>]	70	b. Les réponses végétales à la phytophagie	86
2. Les relations antagonistes, où au moins l'un des partenaires subit un préjudice	70	c. Les conséquences écologiques de la phytophagie	89
a. La compétition interspécifique, opposition dans le cadre de l'utilisation d'une même ressource	70	3. La prédation (au sens strict) : la consommation d'un animal par un autre (consommateur secondaire)	89
b. L'amensalisme, interaction neutre pour un protagoniste et néfaste pour l'autre	70	a. Définition et exemples	89
c. Les relations mangeur-mangé ou prédation au sens large	71	b. Des adaptations des protagonistes	89
d. Le parasitisme, interaction durable où un parasite vit et se nourrit aux dépens d'un hôte	71	c. Le « choix » des proies par les prédateurs	90
3. Les relations favorables, où au moins l'un des protagonistes tire un bénéfice de l'interaction (sans nuire à l'autre)	72	d. Un impact mutuel des proies et prédateurs sur leurs dynamiques respectives de population (modèle de LOTKA-VOLTERRA)	91
a. Cas où un seul protagoniste tire un bénéfice de l'interaction (les carposes)	72	E. La compétition interspécifique : une lutte entre deux espèces dans l'accès à une même ressource	93
b. Cas des interactions réciproquement profitables aux deux partenaires : les mutualismes	73	1. Deux grands types de compétition	93
B. La coopération interspécifique, ensemble d'interactions interspécifiques brèves à bénéfices réciproques	73	a. La compétition indirecte dans le cadre de l'exploitation de ressources communes : la compétition par exploitation	94
1. Principales fonctions possibles des coopérations	73	b. La compétition directe par inhibition de la croissance entre protagonistes : la compétition par interférence	94
a. Rôle trophique	73	2. Une conséquence fréquente : l'exclusion compétitive, restriction de la répartition (ou de l'abondance) d'une espèce par l'autre	94
b. Rôle de protection ou défense	74		
c. Rôle dans le cycle de reproduction ou développement	74		

F. Une classification des relations interspécifiques qui ne peut gommer des cas intermédiaires : la plasticité des relations interspécifiques	95
G. Les conséquences écologiques et évolutives des relations interspécifiques	95
1. Les relations interspécifiques, des interactions aux conséquences sur la structuration et le fonctionnement de l'écosystème	95
a. Une dimension trophique fréquente qui assure la circulation de matière et d'énergie dans l'écosystème	95
b. Un contrôle entre niveaux trophiques : les régulations descendante (<i>top-down</i>) et ascendantes (<i>bottom-up</i>)	95
c. Des relations qui définissent des espèces clefs-de-voûte au rôle fonctionnel majeur	96
d. Des relations qui impactent la dynamique des populations impliquées (exemple de la prédation et du modèle de LOTKA-VOLTERRA)	96
2. Les relations interspécifiques, des interactions comportant une dimension évolutive	96
a. Des relations qui impactent les individus : <i>fitness</i> individuelle des individus impliqués vs. <i>fitness</i> des individus non impliqués	96
b. Des relations qui impactent différemment la <i>fitness</i> des individus impliqués dans les interactions et des génotypes, tendant à la sélection d'adaptations à l'interaction	96
c. Les relations interspécifiques et la coévolution	97
III. Les écosystèmes, des entités dynamiques où l'homme exerce une influence variable : le fonctionnement des écosystèmes	99
A. Les écosystèmes, des entités traversées par des flux de matière et d'énergie	99
1. La structure trophique des écosystèmes	99
a. Trois grands types d'organismes : producteurs primaires, consommateurs, décomposeurs	99
b. Des organismes connectés par des chaînes et des réseaux trophiques	99
2. Les flux (= transferts) et les pertes (= la dissipation) d'énergie dans les réseaux trophiques	100
a. Notions de flux trophique, de perte d'énergie, de biomasse et d'assimilation	100
b. Entrées et pertes de matière et d'énergie chez les producteurs primaires	101
c. Entrées et pertes de matière et d'énergie chez les producteurs secondaires (= consommateurs)	102
d. Une efficacité des flux dont il est possible de rendre compte en calculant des rendements	103
3. Le rôle des décomposeurs et minéralisateurs (essentiellement dans le sol)	103
a. La décomposition au sens strict : la fragmentation et la simplification moléculaire de la matière organique morte (débris, déchets, cadavres)	104
b. La minéralisation : la production d'humus (humification) et d'ions minéraux ou gaz inorganiques (minéralisation au sens strict)	104
4. L'importance dans ces processus de l'énergie auxiliaire, énergie environnementale abiotique facilitant l'activité biologique	105
5. La présence de cycles de matière dans l'écosystème	105
a. Les cycles biogéochimiques et le vocabulaire associé (formes d'un élément chimique, réservoir, flux = transfert, temps de résidence)	105
b. L'exemple du cycle du carbone (cycle court)	105
c. L'exemple du cycle de l'azote (simplifié)	105
B. Les écosystèmes, entités dynamiques qui peuvent se transformer au cours du temps	106
1. Les successions écologiques, des séquences de stades biocénétiques se succédant naturellement au cours du temps et tendant vers un climax	106
2. Des séries généralement progressives où la biodiversité, la biomasse, la production et la proportion de stratégies K tendent à augmenter	106
3. Un climax pas toujours atteint : la possibilité d'un blocage (exemple de la prairie pâturée)	107
4. L'existence de séries régressives	107
5. La possibilité d'une absorption des perturbations d'origine naturelle ou anthropique et du retour à l'état antérieur : la résilience	108
C. Les écosystèmes, entités impactées par les activités anthropiques : l'exemple de l'activité agricole	108
1. Notions d'écosystème « naturel », d'agrosystème et d'agro-écosystème	108
2. Les agrosystèmes, des écosystèmes simplifiés par l'homme où des intrants sont ajoutés et des prélèvements opérés	108
3. Les agrosystèmes, des écosystèmes à forte productivité dont la biodiversité est réduite et contrôlée par l'homme	109
4. Les agrosystèmes, des écosystèmes dont les pratiques peuvent impacter négativement l'environnement	109
5. Caractéristiques comparées d'un écosystème naturel et d'un agrosystème	109
Bilan : une vue d'ensemble de l'écosystème prairial	111
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes	111
Références	112
Plan complet du chapitre	113
Plan modérément simplifié (4 niveaux)	117
Plan simplifié (3 niveaux)	120
Plan très simplifié (2 niveaux)	121

Plan simplifié (3 niveaux)

Objectifs : extraits du programme	1
Introduction	2
I. Les écosystèmes, des entités structurées comprenant une biocénose et un biotope en interaction	5
A. Les écosystèmes, objets naturels ou conceptuels ?	5
1. Définitions	5
2. Une délimitation qui dépend du scientifique : la relativité de la notion d'écosystème et la diversité des échelles envisageables	6
3. L'existence d'un couplage biotope-biocénose	6
B. Les écosystèmes, des entités organisées résultant de l'action de facteurs écologiques variés : la structure des écosystèmes	6
1. La zonation (structuration spatiale) des écosystèmes : une répartition des composants dans l'espace (éventuellement sous le contrôle de gradients)	6
2. Les facteurs écologiques abiotiques : l'impact du biotope sur l'écosystème	16
3. Les facteurs écologiques biotiques : l'impact de la biocénose sur l'écosystème	37
4. L'écosystème, un système ouvert en interaction avec d'autres écosystèmes [limite programme]	52
C. Les écosystèmes terrestres, des entités dont le substrat est un sol	54
1. Le sol, interface entre géosphère, biosphère, atmosphère et hydrosphère provenant de l'altération physique, chimique et biologique d'une roche	54
2. La structure spatiale du sol	55
3. La composition organique et minérale du sol : le biotope	56
4. La composition biologique du sol : une biocénose particulière	56
5. La sapromasse ou nécromasse, matière organique morte du sol constituant un stade transitionnel entre monde vivant et état minéral	60
D. La réponse des populations à l'ensemble des facteurs écologiques de leur environnement et leur position dans l'écosystème	61
1. Les espèces face aux facteurs écologiques	61
2. La niche écologique, une notion qui rend compte des atouts et contraintes du milieu vis-à-vis d'une espèce donnée	62
E. Bilan : l'écosystème comme résultant des actions combinées et interdépendantes du biotope et de la biocénose	68
II. Des interactions entre les populations de la biocénose : les relations interspécifiques	69
A. La diversité des relations interspécifiques : un panorama	69
1. Les relations indifférentes (neutralisme au sens large), interactions sans bénéfices ni coûts particuliers pour les protagonistes	70
2. Les relations antagonistes, où au moins l'un des partenaires subit un préjudice	70
3. Les relations favorables, où au moins l'un des protagonistes tire un bénéfice de l'interaction (sans nuire à l'autre)	72
B. La coopération interspécifique, ensemble d'interactions interspécifiques brèves à bénéfices réciproques	73
1. Principales fonctions possibles des coopérations	73
2. Caractère spécifique ou non spécifique de la coopération	74
3. Caractère obligatoire ou facultatif de la coopération	74
C. La symbiose et le parasitisme, des interactions interspécifiques durables à bénéfices respectivement réciproques et unilatéraux	75
1. Panorama introductif des relations symbiotiques et parasitaires : des relations qui affectent tous les types d'organismes	75

2. Symbiose et parasitisme, des interactions durables qui affectent les fonctions de relation des protagonistes	76
3. Symbiose et parasitisme, des interactions durables qui impliquent des adaptations morpho-anatomiques favorisant les échanges trophiques	79
4. Symbiose et parasitisme, des interactions souvent spécifiques et qui s'inscrivent dans le temps	81
5. En guise de bilan : panorama des adaptations à la symbiose et au parasitisme au travers de deux exemples	83
D. Les relations mangeur-mangé ou prédation au sens large, des interactions interspécifiques où un organisme en consomme un autre	84
1. Rappel : la diversité des relations d'exploitation (phytophagie, prédation s. str., microprédation, parasitisme, hyperparasitisme ...)	84
2. L'herbivorie (au sens large) ou phytophagie : la consommation d'un végétal par un animal	84
3. La prédation (au sens strict) : la consommation d'un animal par un autre (consommateur secondaire)	89
E. La compétition interspécifique : une lutte entre deux espèces dans l'accès à une même ressource	93
1. Deux grands types de compétition	93
2. Une conséquence fréquente : l'exclusion compétitive, restriction de la répartition (ou de l'abondance) d'une espèce par l'autre	94
F. Une classification des relations interspécifiques qui ne peut gommer des cas intermédiaires : la plasticité des relations interspécifiques	95
G. Les conséquences écologiques et évolutives des relations interspécifiques	95
1. Les relations interspécifiques, des interactions aux conséquences sur la structuration et le fonctionnement de l'écosystème	95
2. Les relations interspécifiques, des interactions comportant une dimension évolutive	96
III. Les écosystèmes, des entités dynamiques où l'homme exerce une influence variable : le fonctionnement des écosystèmes	99
A. Les écosystèmes, des entités traversées par des flux de matière et d'énergie	99
1. La structure trophique des écosystèmes	99
2. Les flux (= transferts) et les pertes (= la dissipation) d'énergie dans les réseaux trophiques	100
3. Le rôle des décomposeurs et minéralisateurs (essentiellement dans le sol)	103
4. L'importance dans ces processus de l'énergie auxiliaire, énergie environnementale abiotique facilitant l'activité biologique	105
5. La présence de cycles de matière dans l'écosystème	105
B. Les écosystèmes, entités dynamiques qui peuvent se transformer au cours du temps	106
1. Les successions écologiques, des séquences de stades biocénotiques se succédant naturellement au cours du temps et tendant vers un climax	106
2. Des séries généralement progressives où la biodiversité, la biomasse, la production et la proportion de stratégies K tendent à augmenter	106
3. Un climax pas toujours atteint : la possibilité d'un blocage (exemple de la prairie pâturée)	107
4. L'existence de séries régressives	107
5. La possibilité d'une absorption des perturbations d'origine naturelle ou anthropique et du retour à l'état antérieur : la résilience	108
C. Les écosystèmes, entités impactées par les activités anthropiques : l'exemple de l'activité agricole	108
1. Notions d'écosystème « naturel », d'agrosystème et d'agro-écosystème	108
2. Les agrosystèmes, des écosystèmes simplifiés par l'homme où des intrants sont ajoutés et des prélèvements opérés	108
3. Les agrosystèmes, des écosystèmes à forte productivité dont la biodiversité est réduite et contrôlée par l'homme	109

4. Les agrosystèmes, des écosystèmes dont les pratiques peuvent impacter négativement l'environnement	109
5. Caractéristiques comparées d'un écosystème naturel et d'un agrosystème	109
Bilan : une vue d'ensemble de l'écosystème prairial	111
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes	111
Références	112
Plan complet du chapitre	113
Plan modérément simplifié (4 niveaux)	117
Plan simplifié (3 niveaux)	120
Plan très simplifié (2 niveaux)	121

Bilan : une vue d'ensemble de l'écosystème prairial	111
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes	111
Références	112
Plan complet du chapitre	113
Plan modérément simplifié (4 niveaux)	117
Plan simplifié (3 niveaux)	120
Plan très simplifié (2 niveaux)	121

Plan très simplifié (2 niveaux)

Objectifs : extraits du programme	1
Introduction	2
I. Les écosystèmes, des entités structurées comprenant une biocénose et un biotope en interaction	5
A. Les écosystèmes, objets naturels ou conceptuels ?	5
B. Les écosystèmes, des entités organisées résultant de l'action de facteurs écologiques variés : la structure des écosystèmes	6
C. Les écosystèmes terrestres, des entités dont le substrat est un sol	54
D. La réponse des populations à l'ensemble des facteurs écologiques de leur environnement et leur position dans l'écosystème	61
E. Bilan : l'écosystème comme résultant des actions combinées et interdépendantes du biotope et de la biocénose	68
II. Des interactions entre les populations de la biocénose : les relations interspécifiques	69
A. La diversité des relations interspécifiques : un panorama	69
B. La coopération interspécifique, ensemble d'interactions interspécifiques brèves à bénéfices réciproques	73
C. La symbiose et le parasitisme, des interactions interspécifiques durables à bénéfices respectivement réciproques et unilatéraux	75
D. Les relations mangeur-mangé ou prédation au sens large, des interactions interspécifiques où un organisme en consomme un autre	84
E. La compétition interspécifique : une lutte entre deux espèces dans l'accès à une même ressource	93
F. Une classification des relations interspécifiques qui ne peut gommer des cas intermédiaires : la plasticité des relations interspécifiques	95
G. Les conséquences écologiques et évolutives des relations interspécifiques	95
III. Les écosystèmes, des entités dynamiques où l'homme exerce une influence variable : le fonctionnement des écosystèmes	99
A. Les écosystèmes, des entités traversées par des flux de matière et d'énergie	99
B. Les écosystèmes, entités dynamiques qui peuvent se transformer au cours du temps	106
C. Les écosystèmes, entités impactées par les activités anthropiques : l'exemple de l'activité agricole	108

© Tanguy JEAN. Les textes et les figures originales sont la propriété de l'auteur. Les figures extraites d'autres sources restent évidemment la propriété des auteurs ou éditeurs originaux.
Remerciements : Frédéric SAURETY (LEGTA Louis Pasteur, Lempdes),
Geneviève CODOU-DAVID (LEGTA Olivier de Serres, Quetigny).
Document terminé en avril 2019 (prépa TB). Dernière révision : juin 2026.
Contact : Tanguy.Jean4@gmail.com
Adresse de téléchargement : <https://www.svt-tanguy-jean.com/>



Ces données sont placées sous licence *Creative Commons Attribution – Pas d'Utilisation commerciale 4.0 CC BY NC* qui autorise la reproduction et la diffusion du document, à condition d'en citer explicitement la source et de ne pas en faire d'utilisation commerciale.