



الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية
République Algérienne Démocratique et Populaire
وزارة التعليم العالي والبحث العلمي

Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique

جامعة محمد البشير الإبراهيمي برج بوعريرج

Université Mohamed El Bachir El Ibrahimi B.B.A.

كلية علوم الطبيعة والحياة وعلوم الأرض والكون

Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie et des Sciences de la Terre et de l'Univers

قسم العلوم البيولوجية

Département des Sciences Biologiques



Cours de Biologie des Populations et des Organismes

3^{ème} Année Licence

Ecologie et Environnement

Préparé par

Dr. FELLAH Fahima

PROGRAMME

CHAPITRE I. CONCEPTS EN ECOLOGIE

I.1. HISTOIRE DE L'ECOLOGIE.....	01
I.2. DEFINITION DU TERME ECOLOGIE.....	01
I.3. ECOLOGIE DES ECOSYSTEMES ET/OU ECOLOGIE DES POPULATIONS.....	02
I.4. NOTION DU SYSTEME ECOLOGIQUE.....	03
I.5. DYNAMIQUE DES SYSTEMES ECOLOGIQUES ET EVOLUTION.....	03
I.6. DYNAMIQUE DES ECOSYSTEMES ET EQUILIBRE DE LA BIOSPHERE.....	04

CHAPITRE II. DYNAMIQUE DES POPULATIONS

II.1. INTRODUCTION.....	06
II.2. PRINCIPAUX PARAMETRES ECOLOGIQUES PROPRES AUX POPULATIONS.....	06
II.2.1. Densité et abondance relative.....	06
II.2.2. Natalité et mortalité.....	07
II.2.3. Sex-ratio.....	09
II.2.4. Pyramides des âges.....	09
II.3. LOIS DE CROISSANCE DES POPULATIONS.....	10
II.3.1. Taux intrinsèque d'accroissement naturel et croissance exponentielle.....	10
II.3.2. Loi de croissance des populations en présence de facteurs limitants.....	11
II.4. FLUCTUATION DANS LE TEMPS DES POPULATIONS NATURELLES.....	12
II.4.1. Populations stables.....	13
II.4.2. Populations cycliques.....	13
II.5. DISTRIBUTION SPATIALE DES POPULATIONS.....	14
II.6. REGULATION DES POPULATIONS.....	16
II.6.1. Notion de densité-dépendance.....	16
II.6.2. Facteurs indépendants et dépendants de la densité.....	17
II.6.2.1. Influence des facteurs indépendants de la densité.....	18
II.6.2.2. Influence des facteurs dépendants de la densité.....	19

CHAPITRE III. INTERACTIONS AU SEIN DE LA COMPOSANTE BIOTIQUE DE LA BIOCENOSE

III.1. INTERACTIONS NEGATIVES.....	20
III.1.1. Compétition.....	20
III.1.2. Prédation.....	21
III.1.3. Parasitisme.....	22
III.2. INTERACTIONS POSITIVES ENTRE ESPECES.....	23
III.2.1. Commensalisme.....	23
III.2.2. Mutualisme.....	23

CHAPITRE IV. STRUCTURE ET ORGANISATION DES PEUPLEMENTS ET DES BIOCENOSSES

IV.1. NOTION DE PEUPLEMENT ET DE BIOCENOSE.....	24
IV.2. ORGANISATION DES PEUPLEMENTS.....	25
IV.2.1. Biodiversité.....	25
IV.2.2. Abondance des espèces.....	29
IV.2.3. Dominance.....	30
IV.2.4. Concept de niche écologique.....	30
IV.3. STRUCTURE ET ORGANISATION DE LA BIOCENOSE.....	31
IV.3.1. Structure des biocénoses.....	31
IV.3.1.1. Stratification verticale des phytocénoses.....	31
IV.3.1.2. Structure horizontale des phytocénoses.....	33
IV.3.2. Organisation des biocénoses.....	34

CHAPITRE V. EVOLUTION DES BIOCENOSSES

V. 1. NOTION DE SUCCESSION.....	37
V.1.1. Principaux types de succession.....	38
V.1.2. Successions et gradient spatial des biocénoses : les écoclines.....	39
V.1.3. Caractères généraux des successions.....	39
V.2. STRATEGIES DEMOGRAPHIQUES.....	44

V.2.1. Notion de stratégie adaptative.....	44
V.2.2. Stratégies démographiques.....	45

CHAPITRE VI. PRINCIPALES BIOCENOSES CONTINENTALES DE LA BIOSPHERE

VI. INTRODUCTION.....	48
VI.2. GRANDS BIOMES TERRESTRES.....	48
VI.2.1. Biomes forestiers.....	48
VI.2.2. Biomes non forestiers.....	54
VI.2.3. Formations végétales azonales.....	60
VI.3. CONCLUSION.....	61

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CHAPITRE I. CONCEPTS EN ECOLOGIE

I.1. HISTOIRE DE L'ECOLOGIE

L'écologie est une discipline très polymorphe, constituée principalement à partir du XIX^e siècle autour de plusieurs courants de pensée. Deléage (1991) en a identifié trois principaux, le courant botaniste, le courant géologique et le courant populationnel.

Contrairement aux affirmations de quelques auteurs, il n'y a rien d'« écologique » dans les écrits d'Aristote, de Linné ou même de Buffon. Il faut attendre la géographie végétale du XIX^e siècle pour que se constitue le cadre conceptuel pour l'élaboration de concepts centraux de l'écologie.

On sait que le mot *oekologie* a été créé en 1866 par l'un des plus ardents disciples de Charles Darwin, Ernest Haeckel, auquel il donne le sens suivant :

- « Science de l'économie, du mode de vie, des rapports vitaux externes des organismes » ;
- « Par oekologie nous entendons la totalité de la science des relations de l'organisme avec l'environnement, comprenant, au sens large, toutes les conditions d'existence » ;
- Et, en 1868 « *l'oecologie ou distribution géographique des organismes...* ».

Ainsi, Haeckel forge le mot, définit le champ scientifique...mais ne contribue pas davantage à l'émergence de cette discipline.

I.2. DEFINITION DU TERME ECOLOGIE

« Par *oecologie* nous entendons la science de l'ensemble des rapports des organismes entre eux et avec le monde extérieur ».

On considère l'écologie comme science des relations des êtres vivants avec leur milieu ; les êtres vivants étant étroitement intégrés à leur « environnement », l'écologie est la science des systèmes biologiques fonctionnels complexes appelés « écosystèmes » : elle comporte aussi l'étude des rapports des êtres vivants entre eux ».

« Définie comme l'étude des relations des organismes avec leur environnement, ou bien comme l'étude des interactions qui déterminent la distribution et l'abondance des

organismes , ou encore comme l'étude des écosystèmes, l'écologie ouvre un large champ, de la physiologie à la biogéographie. Sous cet angle, c'est une sorte de biologie générale des organismes, une approche naturaliste du monde vivant ».

« Ecological theory spans a large range of topics, from the physiology and behavior of individuals or groups of organisms, through population dynamics and community ecology, to the ecology of ecosystems and the biochemical cycles of the entire biosphere. Ecology theory also embraces large parts of evolutionary biology, including paleontology and systematics, and the earth sciences, especially oceanography and tectonics ».

« L'écologie est l'étude des interactions entre les organismes vivants et le milieu, et des organismes vivants entre eux dans les conditions naturelles ».

I.3. ECOLOGIE DES ECOSYSTEMES ET/OU ECOLOGIE DES POPULATIONS

L'écologie est souvent considérée comme une branche des sciences de la vie, un diverticule de la botanique et de la zoologie. Cette interprétation n'est pas fausse sur le plan historique dans la mesure où l'écologie tire pour partie son origine de la géographie des plantes du début du XIX^e siècle. Mais cette interprétation est également réductrice, étant donné que dans la définition même du concept d'écosystème, qui est central à l'écologie, ce sont les interactions entre systèmes biologiques et systèmes physiques et chimiques qui sont explicitement visées.

En réalité, on reconnaît généralement l'existence de deux grands domaines en écologie qui se sont développés de manière relativement indépendante, avec chacun ses propres concepts, théories et méthodes : d'une part l'écologie des populations, et d'autre part l'écologie des écosystèmes. On peut parler en réalité de deux grands paradigmes écologiques qui se caractérisent par les mécanismes ou les phénomènes étudiés. Pour schématiser, le paradigme de l'écologie des populations concerne les modes de distribution et la dynamique de l'abondance des espèces dans le temps et dans l'espace, ainsi que les interactions entre ces espèces considérées surtout sous l'angle de la compétition pour les ressources. On met l'accent sur le monde vivant tout en considérant les facteurs abiotiques comme des contraintes externes qui contrôlent la dynamique des populations. Dans le champ de l'écologie systémique en revanche, les objets de recherche ne sont pas exclusivement biologiques. On s'intéresse aux cycles de matière et d'énergie qui structurent les écosystèmes : processus et mécanismes de production et de transfert de la matière organique,

de décomposition et de la minéralisation, etc. Ces cycles biogéochimiques ont pour support des populations microbiennes, végétales, ou animales que l'on regroupe sur la base de leur rôle dans la régulation des flux : producteurs, décomposeurs, fixateurs d'azote,... On se trouve ainsi à l'interface des sciences de la Vie et des sciences de la Planète. L'approche systémique n'est pas souvent bien articulée à l'approche populationnelle. On assimile, le plus souvent, les compartiments biotiques à des boîtes noires par souci de simplification, mais parfois aussi par ignorance.

I.4. NOTION DU SYSTEME ECOLOGIQUE

L'objet immédiatement donné ou accessible au naturalistes est un *individu*. Les individus, que l'on perçoit d'abord comme isolés dans la nature, n'ont de sens, pour l'écologie, qu'au travers du système de relations qui les lient, d'une part à d'autres individus, et d'autre part à leur environnement physico-chimique.

L'unité fondamentale, la pièce élémentaire de ces systèmes écologiques est la *population*, ensemble des individus de même espèce coexistant dans le milieu considéré.

La délimitation concrète des systèmes écologiques dépend de l'objectif de l'étude et de l'état des connaissances dans le domaine. On peut, par exemple, s'intéresser à la dynamique d'une population particulière et définir alors le système à étudier par le réseau des relations, directes ou indirectes, que celle-ci présente avec les autres composantes, biotiques et abiotiques, de son environnement.

I.5. DYNAMIQUE DES SYSTEMES ECOLOGIQUES ET EVOLUTION

Les systèmes écologiques ne sont pas des structures immuables. Ils peuvent changer au cours du temps, se transformer ou disparaître.

Les populations qui constituent la trame biologique des écosystèmes ne sont pas en effet des entités figées, variables seulement dans leurs effectifs ou leurs structures démographiques. Reflets d'une longue histoire, dont leur pool génétique garde la trace, les populations naturelles restent exposées à des pressions sélectives multiples et sont donc soumises à l'évolution. L'écologiste peut ainsi avoir à connaître de la génétique des populations, de même que les spécialistes de cette discipline doivent se préoccuper de la dynamique des systèmes écologiques où se développent les populations qu'ils étudient. La variabilité génétique des populations naturelles apparaît ainsi comme une propriété

fondamentale des systèmes écologiques. Celle-ci doit être prise en compte tant sur le plan des considérations théoriques que sur celui des applications, qu'il s'agisse de conservation, de gestion ou d'exploitation de populations ou d'écosystèmes.

I.6. DYNAMIQUE DES ECOSYSTEMES ET EQUILIBRE DE LA BIOSPHERE

Parmi toutes les espèces apparues à la surface du globe l'une occupe aujourd'hui une position tout à fait particulière, centrale pourrait-on dire : l'espèce humaine. De fait, par la suite de son succès démographique et économique et en raison de ses compétences, elle se trouve confrontée à une responsabilité sans précédent dans l'histoire : gérer la planète Terre, et particulièrement la biosphère dont les équilibres apparaissent menacés. Tel est pour l'homme le grand défi du XIX^e siècle. Certes, avec l'agriculture, la sylviculture, la chasse, la pêche ou l'élevage, l'homme fait cela depuis longtemps. Mais il l'a fait jusque-là à une échelle locale, régionale tandis qu'il s'agit aujourd'hui de passer à l'échelle planétaire. De fait, les changements qui se profilent, climatiques et autres (pollutions, déforestations, déprise rurale), liés à l'explosion démographique et économique de notre population, affectant la biosphère dans son ensemble.

Si l'on veut comprendre cette dynamique complexe, il est nécessaire de prendre en compte deux grands types de processus qui en constituent la trame :

- a) Les processus biodémographiques, qui s'expriment, à travers des fluctuations de nombres d'individus au sein des populations animales ou végétales, par des flux d'espèces (extinction, colonisation, spéciation) ;
- b) Les processus biogéochimiques, qui se traduisent par des cycles d'éléments chimiques (libération ou fixation de gaz, décomposition de la matière organique) et des flux d'énergie.

Ainsi, la dynamique des écosystèmes- pièce élémentaire de la biosphère- apparaît étroitement liée à la dynamique des espèces. Cette approche renouvelle ce qui est devenu aujourd'hui une véritable science, la biologie de conservation et se traduit par la nécessité d'analyser la diversité biologique à travers ses deux composantes, richesse spécifique et variabilité génétique en relation avec la dynamique des systèmes plurispécifiques qui l'organisent (compétition, prédation, parasitisme, « catastrophes »...).

On connaît assez bien la plupart des processus élémentaires évoqués ci-dessus. Le problème est de comprendre comment ils opèrent à l'échelle de systèmes écologiques

hétérogènes dans l'espace, variables dans le temps et hiérarchisés, du microsite à la parcelle, de l'écosystème à la biosphère. Les difficultés sont énormes, car ces processus, plus ou moins interdépendants, peuvent se dérouler à des échelles de temps et d'espace très différentes. Le défi qui nous est posé est donc de développer des approches intégrées qui permettent de modéliser la dynamique d'ensemble avec un bon degré de prévisibilité.

CHAPITRE II. DYNAMIQUE DES POPULATIONS

II.1. INTRODUCTION

La population constitue l'unité fondamentale de toute biocénose. Les communautés animales et végétales propres à chaque écosystème sont en effet toujours l'expression du rassemblement d'un nombre important de populations différentes appartenant à l'un ou l'autre des grands règnes d'êtres vivants, qui interagissent les unes sur les autres.

Une *population* peut se définir de la façon la plus simple comme un groupe d'individus appartenant à la même espèce, occupant le même biotope, et qui échange librement son pool de gènes. En ce sens, il ne faut pas confondre population et *peuplement*. Ce dernier terme désignant un ensemble d'individus appartenant à des espèces différentes d'un même groupe systématique que l'on rencontre dans un écosystème déterminé.

Une population constitue une entité écologique qui possède ses caractéristiques propres. Ces derniers s'expriment de façon optimale par un ensemble de fonctions statistiques, lesquelles concernent strictement le groupe d'organismes concernés et non les individus qui le composent. Ainsi, la natalité, la mortalité, la distribution en classe d'âge, la sex-ratio, la dispersion, etc., représentent autant d'entités spécifiques d'un ensemble d'individus et non d'individus isolés.

II.2. PRINCIPAUX PARAMETRES ECOLOGIQUES PROPRES AUX POPULATIONS

II.2.1. Densité et abondance relative

La connaissance de la densité d'une population constitue un paramètre démoécologique primordial. La densité s'exprime en nombre d'individus rapporté à l'unité de surface, cette dernière étant choisie en tenant compte de la plus ou moins grande abondance et (ou) de la taille de l'espèce étudiée. Ainsi, on exprimera en règle générale la densité des ongulés dans une savane africaine en nombre d'individus par Km^2 . Celle des arbres dans une forêt tempérée en nombre de sujets par hectare. Celle des arthropodes de la litière en nombre d'individus par m^2 . D'autres unités, Comme la biomasse de la population étudiée, peuvent être adoptées pour exprimer cette densité. Ainsi, on parlera d'une densité de 500 kg de poissons par hectare d'étang ou 3.8 t d'antilopes par Km^2 de savane.

Il importe aussi de distinguer *la densité brute*, rapport de l'effectif total de la population (ou de sa biomasse) à la surface totale du biotope considéré et *la densité écologique*, rapport de l'effectif à la surface de l'habitat réellement disponible pour l'espèce considérée.

Il existe pour chaque espèce vivante une densité maximale et minimale de ses populations que l'on peut observer dans la nature et qui peuvent se maintenir en permanence. Ainsi, dans une forêt tempérée, on ne pourra jamais relever des densités aussi fortes que 10 000 cerfs par Km^2 ou à l'opposé aussi faibles que 20 araignées par ha. La limite supérieure des effectifs est déterminée par la valeur du flux de l'énergie dans l'écosystème (quantité de nourriture disponible par unité de surface et de temps pour les animaux par exemple), la limite inférieure, quoique moins nette, est déterminée par la probabilité de rencontres des sexes opposés nécessaire pour assurer la reproduction et donc la pérennité de la population considérée.

II.2.2. Natalité et mortalité

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

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

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

La mortalité constitue le second paramètre démographique d'importance fondamentale. De la même façon que la natalité, la mortalité varie en fonction du groupe d'âge considéré. Elle s'exprime par le taux de mortalité ou par la probabilité de mort.

Le taux de mortalité caractérise le nombre de morts survenues dans un intervalle de temps donné, divisé par l'effectif au début de l'intervalle. La mortalité écologique, ou réelle,

caractérisant la disparition d'individus dans des conditions d'environnement données, n'est pas encore constante, mais varie en fonction de la population considérée et des facteurs du milieu.

- Tables et courbes de survie

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

La génération correspond à l'ensemble des individus nés en même temps ou ; si l'espèce a une longévité importante, à l'ensemble des individus nés la même année. La cohorte est constituée par un groupe d'individus qui n'ont pas nécessairement le même âge mais qui ont vécu un même événement d'origine. Ainsi, dans une forêt, l'ensemble des arbres ayant le même diamètre de tronc à 1.3 m de hauteur constitue cohorte.

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

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

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

Les courbes de survie fournissent de bonne représentation de la mortalité naturelle dans chaque population. La **figure 1** représente, à titre d'exemple, quelques valeurs observées dans le règne animal. Il montre qu'il existe en définitive trois grands types de courbe de survie.

Les divers types
théoriques
de courbes de survie.
Homme
et Drosophile :
type convexe;
la mortalité est
surtout importante
aux stades âgés.
Hydre : la mortalité
est constante pour
chaque classe d'âge;
Huître : type concave;
la mortalité
est importante
aux stades jeunes.

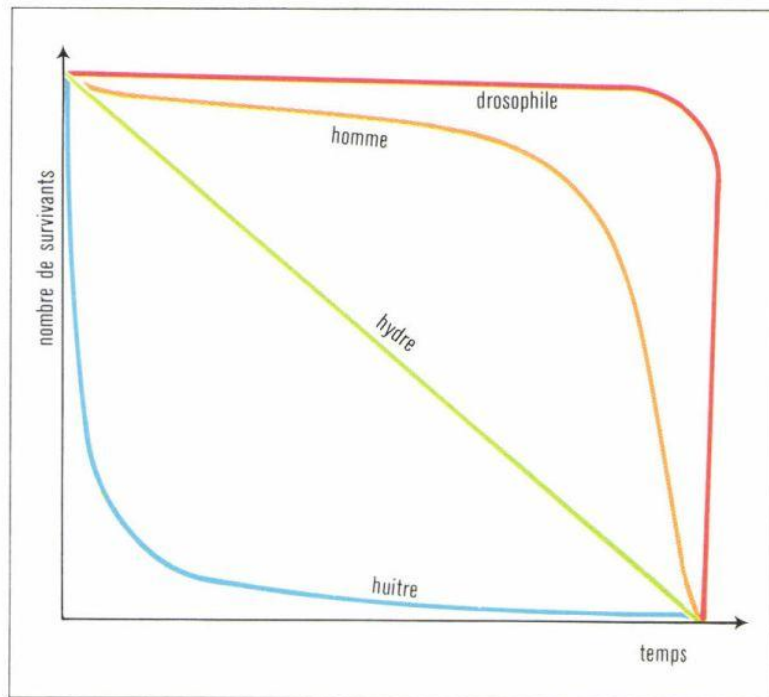


Figure 1. Les trois types de courbes de survie

II.2.3. Sex-ratio

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

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

II.2.4. Pyramides des âges

Elles permettent d'obtenir une représentation intéressante de la structure en classes d'âge d'une population. Celles-ci sont édifiées par superposition de rectangles de largeur constante et de longueur, donc de surface, proportionnelle aux effectifs de chaque classe

d'âge (**Fig. 2**). Les mâles et les femelles sont disposés en deux groupes distincts situés de part et d'autre d'une médiane puisque la mortalité n'affecte pas de façon égale les deux sexes en fonction de l'âge.

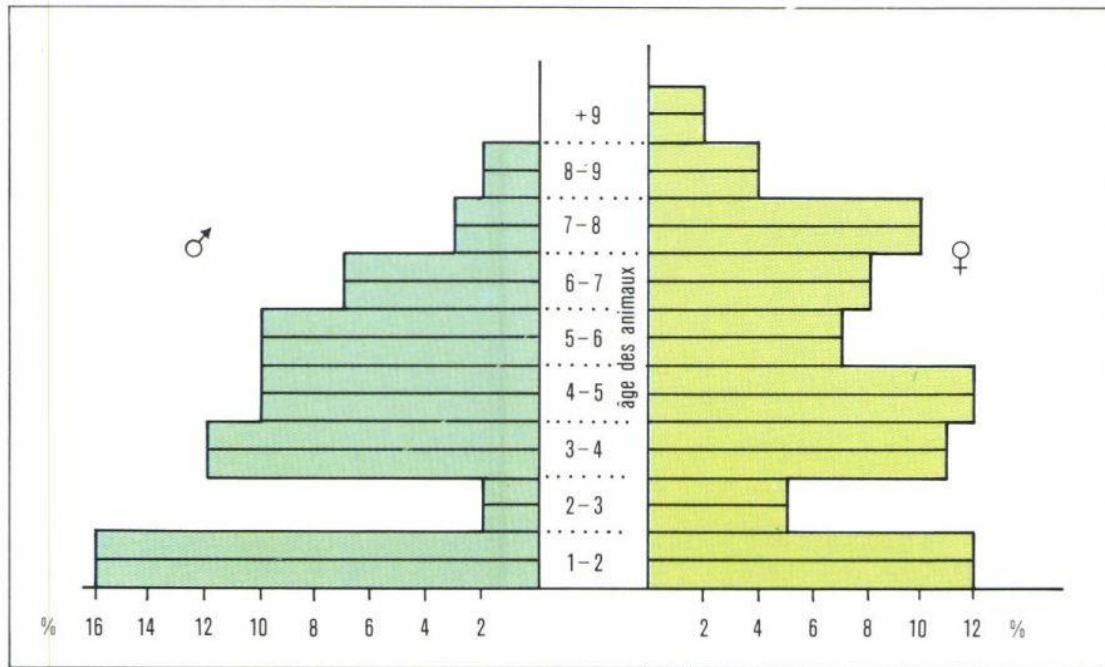


Figure 2. Pyramide des âges de la population des Mouflons de la réserve de Bavella, en Corse. La rareté des animaux de 2 à 3 ans correspond à l'incendie de la forêt, qui entraîna une mortalité élevée.

II.3. LOIS DE CROISSANCE DES POPULATIONS

II.3.1. Taux intrinsèque d'accroissement naturel et croissance exponentielle

Lorsqu'un milieu offre temporairement des ressources naturelles en quantité surabondante les populations qui le peuplent vont pouvoir croître sans que des facteurs limitants ne viennent freiner cet accroissement.

On peut expérimentalement, en laboratoire, placer des levures ou des insectes dans de telles conditions. N'oublions pas non plus que l'espèce humaine, grâce aux progrès de la médecine, de production agricole, etc. a éliminé artificiellement tout facteur limitant et connaît de telles conditions favorables qu'il en est résulté une explosion démographique sans précédent dans l'histoire de la biosphère.

En l'absence de facteurs limitants, on constate que le taux d'accroissement des effectifs par unité de temps reste constant. Soit N_0 l'effectif au temps T_0 , N celui au temps t , ce taux d'accroissement par individu R aura pour expression :

$$R = \frac{(N - N_0)}{N(t - t_0)} = \frac{\Delta N}{N \Delta t} \quad (1)$$

Quand $\Delta t \longrightarrow 0$, $R \longrightarrow r$ et (1) devient :

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

r est dénommé taux intrinsèque d'accroissement naturel, c'est une constante caractéristique de l'espèce considérée. Elle exprime le potentiel biotique de cette espèce, c'est-à-dire la fécondité maximale dont elle peut faire preuve en l'absence de facteurs limitants.

a) Calcul de r :

En règle générale, on connaît le taux d'accroissement R (par unité de temps : jours, mois, années ou par génération), l'accroissement par individu des effectifs consécutif à la reproduction sera après une année (si R est exprimé en proportion d'augmentation annuelle de la population) :

On en déduit :

$$r = \log(1+R)$$

Pour les faibles valeurs de r on peut prendre $r = R$.

Ainsi, pour l'espèce humaine dont le taux d'accroissement annuel R est de l'ordre 1.2% à l'heure actuelle, le calcul donne $r = 0.0119$; valeur peu différente de 0.012.

A l'opposé, on ne peut plus faire cette approximation pour les forts taux d'accroissement. Ainsi, dans le cas d'une espèce ayant un taux de croissance de ses effectifs de 150% par an, soit $R = 1.5$ on trouve $r = 0.405$.

II.3.2. Loi de croissance des populations en présence de facteurs limitants

Dans les populations naturelles, l'effet cumulé des divers facteurs limitants propres aux milieux auxquels elles sont inféodées, va empêcher le potentiel biotique de s'exprimer

en diminuant la natalité b , et en augmentant la mortalité m , l'influence globale de ces facteurs écologiques limitants traduit *la résistance du milieu*, laquelle va s'opposer d'autant plus à l'accroissement des effectifs que la population considérée sera plus nombreuse. Ces facteurs tant *intrinsèques* (c'est-à-dire propre à l'espèce considérée) qu'*extrinsèques* (liée au milieu) combinent leurs effets pour ajuster les effectifs à une valeur donnée, à laquelle ils plafonneront.

En définitive, dans un milieu aux ressources limitées, la croissance d'une population ne peut être pendant longtemps de nature exponentielle, car la résistance qu'il offre à cet accroissement va se manifester de façon d'autant plus intense que les densités atteintes seront plus fortes.

Le mathématicien Verhulst (1938), qui fut le premier à proposer une théorie de la croissance des populations dans un environnement aux capacités limitées, considéra que, dans de telles conditions, le taux de croissance R décroît de façon linéaire en fonction de l'effectif N :

$$R = r \left[1 - \frac{N}{K} \right]$$

Où r est le taux intrinsèque d'accroissement naturel en l'absence de facteurs limitants (expression du potentiel biotique de l'espèce) et K la capacité limite du milieu c'est-à-dire l'effectif maximum que la population est susceptible d'attendre.

II.4. FLUCTUATION DANS LE TEMPS DES POPULATIONS NATURELLES

Dans les populations naturelles, les fluctuations d'effectifs et non leur constance constituent une règle absolue, même si dans de nombreux cas, ces derniers font preuve d'une stabilité relative lorsqu'on les étudie sur une assez longue période.

Dès 1756, le célèbre naturaliste Buffon écrivait dans un de ses ouvrages que toutes les populations végétales et animales, y compris l'espèce humaine, présentaient des fluctuations dues à l'existence de facteurs du milieu qui exerçaient une action négative : maladies, surpeuplement et manque de nourriture, prédation. Il arrivait à la conclusion que les populations fluctuent entre une limite inférieure et supérieure par suite des variations des taux de mortalité et de natalité.

Selon les conditions climatiques, l'alimentation, la compétition interspécifique seront plus ou moins favorables ; le taux de croissance des effectifs R sera positif si ($b > m$), nul ($b = m$), Ou négative ($b < m$), entraînant selon le cas une croissance, un plafonnement ou une diminution des effectifs.

II.4.1. Populations stables

On désigne sous ce terme des populations naturelles qui présentent des oscillations de faible amplitude autour d'une valeur moyenne. Elles caractérisent généralement des espèces de grande taille vivant dans des milieux où les facteurs biotiques sont contraignants (compétition intense par exemple) et exercent donc une action déterminante. Nous citons à titre d'exemple le cas des populations d'arbres dominants dans une forêt primitive dont la densité à l'hectare varie faiblement même sur des périodes supérieures à la décennie.

II.4.2. Populations cycliques

La majorité des espèces animales, mais aussi de nombreuses espèces végétales herbacées (plantes annuelles), ou croissant dans un environnement contraignant (plante des zones sahéliennes par exemple), présentent des variations cycliques, d'amplitude importante et parfois même très considérable, de leurs effectifs.

a) Fluctuations saisonnières

Elles peuvent résulter de l'existence de plusieurs générations annuelles dans l'espèce considérée (au moins deux), de mouvements migratoires, d'une mortalité importante à la fin de la période de reproduction. Dans les populations aviennes migratrices s'observent ainsi deux pics annuels- printanier et automnal- liés aux passages migratoires aller et retour (**Fig. 3**).

b) Fluctuations annuelles

Egalement liées au cycle des saisons, ces fluctuations s'observent dans la majorité des populations animales et chez les plantes annuelles. Ici encore, les migrations peuvent jouer un rôle important chez les espèces ayant une longévité supérieure à l'année.

c) Fluctuations pluriannuelles

Certaines fluctuations cycliques de populations, tout en présentant une assez remarquable régularité, sont d'une période supérieure à l'année. Chez les insectes, un

exemple classique est celui des populations de hannetons (*Melolontha melolontha*) qui surviennent tous les trois ans en Europe.

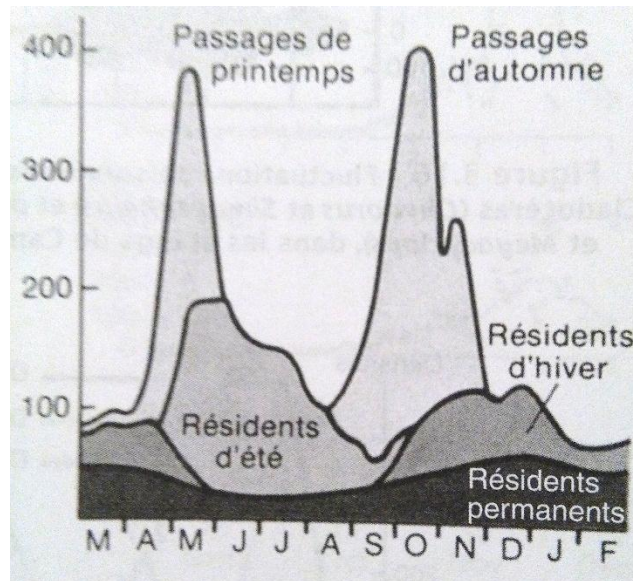


Figure 3. Fluctuations d'abondance des diverses populations d'oiseaux dans une forêt de l'Ohio au cours du cycle annuel

II.5. DISTRIBUTION SPATIALE DES POPULATIONS

Il est rarissime que les individus constituant une population naturelle soient répartis de façon **régulière** à la surface de leur biotope, sauf dans le cas des plantes cultivées. Un exemple remarquable de distribution régulière est constitué par la répartition des larves d'abeilles sur les rayons de la ruche, lesquels sont constitués de cellules hexagonales dont l'arrangement est d'une parfaite régularité.

En règle générale, les espèces végétales sont constituées d'individus répartis **au hasard**, tandis que les populations animales présentent très souvent une distribution en **agrégats** (Fig. 4). Toutefois, ce dernier type de répartition est aussi assez fréquent chez les végétaux de grande taille- arborescents ou arborés- car la distribution des plants et des sujets d'âge moyen est conditionnée par celle des arbres plus âgés dits porte-graine. Les individus qui descendent d'un même porte-graine ont tendance à s'agglomérer au voisinage de ce dernier. Chez les animaux supérieurs, cette agrégation des individus peut résulter d'une attraction sociale (comportement grégaire), du résultat des processus de reproduction, de l'influence quotidienne ou saisonnière des fluctuations climatiques, de la réponse de la population à des différences locales dans la nature du biotope.

Chez les végétaux et les invertébrés aquatiques primitifs, le degré d'agrégation est inversement proportionnel à la mobilité des formes reproductives (spores, graines, propagules, etc.).

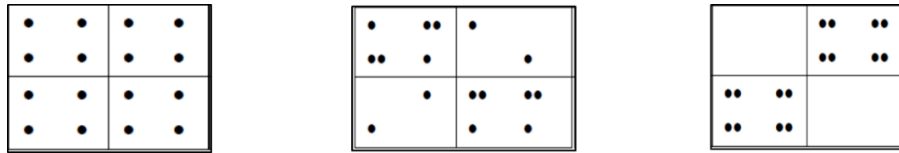


Figure 4. Les trois types de distribution spatiale (Uniforme, au hasard, en agrégat)

- Principe d'Allee

Dans les populations végétales, l'agrégation constitue un facteur très rapidement défavorable pour les individus constituant le groupe, à cause de la concurrence pour la lumière. En conséquence, la réponse écologique (croissance, survie, fécondité, par exemple) décroîtra de façon monotone en fonction de l'effectif du groupe (en généralisant la densité de la population) (**Fig. 5**).

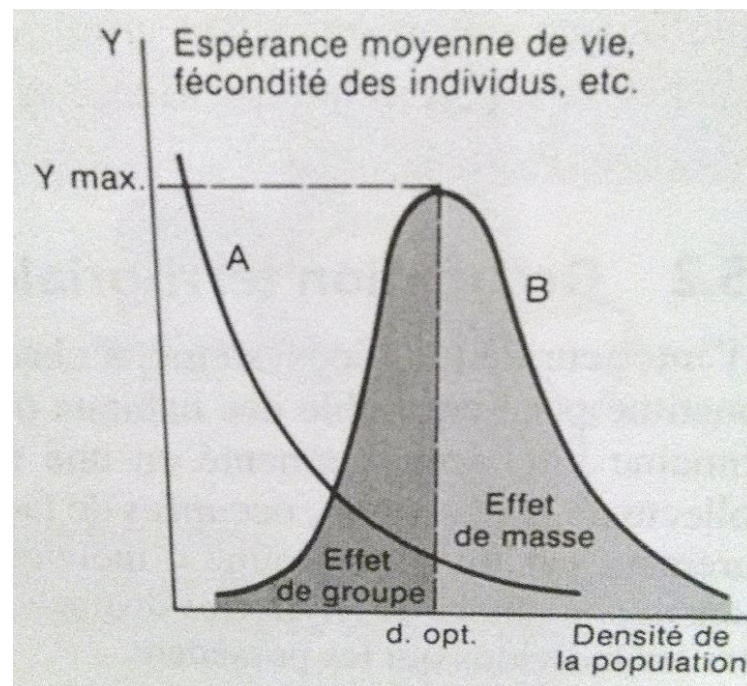


Figure 5. Divers types de réponses biologiques d'une espèce à l'augmentation de densité de ses populations

II.6. REGULATION DES POPULATIONS

II.6.1. Notion de densité-dépendance

Nous avons déjà souligné qu'une des caractéristiques les plus remarquables des populations naturelles tient en leur **relative stabilité**. Même s'ils présentent des fluctuations cycliques ou apériodiques, les effectifs des populations animales ou végétales subissent rarement des variations **d'amplitude considérables**- disons supérieures à un facteur dix- et en tout état de cause oscillent dans la plupart des cas autour d'une valeur moyenne qui est la capacité limite du milieu.

Il existe cependant quelques exceptions à cette constatation. Celles-ci concernent **les espèces introduites** de façon artificielle par l'homme dans les milieux qui leur sont écologiquement favorables, ou à l'opposé les espèces aux populations **déclinantes** (la plupart du temps à cause des perturbations écologiques induites par l'homme ou par suite de son action directe sur les espèces concernées, par la pêche ou la chasse) ; enfin, la population humaine elle-même qui connaît une explosion démographique aux conséquences d'ores et déjà catastrophiques. On en vient donc à se demander par quels mécanismes écologiques est assurée cette stabilité des populations naturelles.

Pour interpréter la cause des variations d'effectifs d'une population au cours du temps, il est nécessaire de comprendre comment les taux de natalité et de mortalité sont affectés en fonction de la densité de la population considérée, mais aussi en fonction des fluctuations de valeur présentées par les facteurs écologiques limitants propres à l'écosystème auquel l'espèce est inféodée.

Il faut donc expliquer comment interviennent les mécanismes qui ralentissent la diminution des effectifs quand les conditions ambiantes deviennent défavorables, ou leur accroissement, lorsque l'environnement est favorable. Comment l'existence de phénomènes de **feedback** négatif tamponne-t-elle dans un sens ou dans l'autre les variations de densité ? C'est bien évidemment le jeu antagoniste des facteurs écologiques limitants qui contrôle ces mécanismes de régulation des effectifs de toute population vivante.

Nous avons déjà fait allusion à l'existence de facteurs intrinsèques et extrinsèques. Les facteurs intrinsèques, dont dépend en premier chef le potentiel biotique (donc la fécondité, la fertilité et la longévité) des espèces considérées, tendent, en règle générale, à favoriser la croissance des populations. À l'opposé, les facteurs extrinsèques propres à

l'environnement de chaque espèce exercent, selon leur intensité, des effets négatifs ou positifs sur les populations concernées. C'est de l'interaction entre ces influences intrinsèques et extrinsèques que dépendent en définitive les densités atteintes et la stabilité des effectifs, les populations n'étant en aucun cas des entités subissant sans réagir l'influence des facteurs extrinsèques.

Dans les systèmes écologiques peu évolués, donc faiblement diversifiés, où les facteurs abiotiques présentent des variations importantes (froid, sécheresse, inondations, pollution, etc), la régulation des effectifs des populations est effectuée par ces facteurs physico-chimiques.

Dans les écosystèmes évolués, hautement différenciés et diversifiés ; où les fluctuations de facteurs physico-chimique sont de faible amplitude, le contrôle des populations est assuré par les facteurs biotiques.

Notons enfin que dans toute biocénose, la tendance de l'évolution naturelle conduit les populations- par le jeu des phénomènes de sélection- à développer un système d'autorégulation car, comme l'avait fait remarquer fort à propos E. P. Odum (1959), la surpopulation n'est dans l'intérêt d'aucune espèce vivante.

II.6.2. Facteurs indépendants et dépendants de la densité

Il est particulièrement intéressant, en démoécologie, d'analyser l'action des facteurs écologiques au travers du concept de densité-dépendance.

Quelle que soit leur nature, il est toujours possible de répartir les facteurs écologiques entre l'une ou l'autre des deux catégories suivantes :

- Les facteurs indépendants de la densité.
- Les facteurs dépendants de la densité.

Les premiers doivent leur nom au fait que leur action sur les êtres vivants est totalement indépendante de la densité des effectifs des populations de toute espèce pour laquelle ils constituent des facteurs limitants. La quasi-totalité des facteurs abiotiques de nature physique ou chimiques, est incluse dans ce groupe. Ainsi, le froid, la sécheresse, ou tout autre facteur climatique défavorable, l'irradiation ou la pulvérisation d'un pesticide provoqueront dans les populations exposées un certain pourcentage de mortalité dont la

valeur dépendra exclusivement de l'intensité du facteur considéré et non de la densité des effectifs qui le subissent.

A l'opposé, les facteurs dépendants de la densité, de nature biotique, exercent une action directement liée aux densités des populations atteintes. La quantité de nourriture disponible pour chaque individu, les risques de propagation d'une épidémie, dépendent bien évidemment des densités atteintes par les populations concernées.

Les facteurs biotiques contrôlent donc la stabilité des effectifs en empêchant la surpopulation (ressources se raréfiant et forte compétition entre individus) ou, au contraire, en favorisant leur croissance lorsque les densités sont basses (ressources abondantes et faible compétition).

II.6.2.1. Influence des facteurs indépendants de la densité

Les facteurs climatiques peuvent jouer un rôle primordial dans les fluctuations d'abondance de nombreuses espèces d'invertébrés terrestres, en particulier. Il en est de même pour divers autres facteurs physico-chimiques propres aux écosystèmes aquatiques.

Il apparaît cependant que les facteurs indépendants de la densité exercent en règle générale une action « catastrophique » sur les populations végétales et animales. Ils interviennent de façon occasionnelle, dans des conditions limites lorsqu'ils atteignent des valeurs extrêmes dont résultent des mortalités considérables. Il ne semble pas en revanche que les facteurs écologiques abiotiques jouent un rôle significatif dans l'ajustement des effectifs de chaque espèce aux capacités limites de milieu ; ce sont en un sens beaucoup plus des facteurs immédiats que des facteurs ultimes dans la compréhension des fluctuations des effectifs des diverses espèces constituant toute communauté vivante.

La venue d'une période de grand froids ou d'une sécheresse prolongée constituent d'excellents exemples des effectifs démoécologiques induits par des facteurs indépendants de la densité. Ces derniers se caractérisent par une brusque diminution d'abondance des espèces qui subissent ces accidents climatiques, soit par suite de l'importance mortalité provoquée dans les populations exposées, soit par suite de l'émigration, chez les oiseaux et autre espèces capables de fuir les conditions défavorables.

En milieu aquatique, les facteurs abiotiques peuvent exercer une influence majeure sur les densités des populations. Les variations de teneur en oxygène dissous jouent un rôle

capital car leur baisse est susceptible d'entraîner des mortalités catastrophiques chez les animaux des eaux continentales et littorales.

II.6.2.2. Influence des facteurs dépendants de la densité

Les facteurs dépendants de la densité jouent un rôle fondamental dans le déterminisme des fluctuations des populations. Les principaux facteurs biotiques, dont l'influence est déterminante sur la dynamique des populations, sont la compétition, la prédation, le parasitisme et les maladies.

CHAPITRE III. INTERACTIONS AU SEIN DE LA COMPOSANTE BIOTIQUE DE LA BIOCENOSE

III.1. INTERACTIONS NEGATIVES

III.1.1. Compétition

Elle constitue un facteur biotique d'importance écologique capitale, quelle que soit l'entité au niveau de laquelle on étudie les conséquences de son action.

Le terme de compétition désigne une situation dans laquelle une ressource n'est pas disponible en quantité suffisante soit pour chaque individu d'une population de la même espèce (il s'agit alors d'une *compétition intraspécifique*) soit pour deux populations d'espèces différentes (*compétition interspécifique*).

L'utilisation de la ressource par individu ou une espèce réduit sa disponibilité pour l'autre individu ou l'autre espèce, lesquels vont être affectés dans leur croissance ou leur survie par la raréfaction de cette ressource.

- **Compétition intraspécifique**

Son intensité dépend de la densité. Elle constitue un processus essentiel de régulation des populations. Lorsqu'une ressource indispensable n'est plus disponible en quantité suffisante, les individus qui constituent la population concernée entrent en concurrence pour se la procurer. L'accès à la lumière ou à l'eau chez les plantes, la recherche de la nourriture ou de l'espace nécessaire pour la nidification chez les animaux constituent des enjeux primordiaux de la compétition intraspécifique.

- **Compétition interspécifique**

Ce type de compétition se manifeste quand deux espèces différentes utilisent une ressource commune dont la disponibilité est limitée (compétition par exploitation) ou si leurs populations se gênent mutuellement pour accéder à la ressource dont elles ont besoin, même si celle-ci existe en quantité surabondante (compétition par interférence).

III.1.2. Prédation

Prise dans sa signification la plus large- la consommation de nourriture- la prédation est le facteur initial du transfert de l'énergie dans les biocénoses, elle définit les liens caractérisant les chaînes et les réseaux trophiques. La prédation constitue donc un processus écologique essentiel qui contrôle aussi les populations constituant les communautés et leur évolution.

- *Impact de la prédation sur les populations de proies*

Les prédateurs consomment dans la plupart des cas autant d'individus de la proie qu'ils peuvent en capturer, de sorte qu'ils ont la capacité théorique d'éliminer la population de cette espèce. En définitive, le niveau de prédation est déterminé par l'aptitude du prédateur à capturer la proie et par la capacité de cette dernière à éviter la capture.

Il existe cependant de grandes variations dans le taux de prédation selon les espèces considérées. Chez les espèces qui n'ont pas la capacité de fuir à un prédateur - c'est par exemple les cas de nombreux invertébrés, en particulier d'insectes phytophages tels les pucerons- le taux de prédateurs peut être élevé. Dans de tels cas, les espèces considérées ont un potentiel biotique élevé qui compense les pertes dues à la prédation.

A l'opposé, chez les espèces animales de grande taille, vertébrées en particulier et de façon plus générale chez tous les animaux capables de se déplacer – et à *fortiori* de fuir rapidement- les taux de prédation, quoique variables selon le cas considéré, sont nettement plus faibles. Et outre, la population de proies n'est pas exposée de façon uniforme aux risques de capture.

- *Rôle de la prédation dans la régulation des effectifs de la proie*

Certaines expériences d'éradication des ravageurs réalisées à vaste échelle prouvent cependant le rôle important que peut jouer la prédation dans la régulation des effectifs de l'espèce proie.

- *Cannibalisme*

Il constitue une forme spéciale de prédation qui survient à l'intérieur d'une même espèce dont les individus s'entre-dévorent. Le cannibalisme représente aussi, à cet égard, une expression extrême de la compétition intraspécifique dont les effets sont autorégulateurs pour les populations qui le pratiquent.

III.1.3. Parasitisme

Il constitue avec les *maladies* un autre type de facteurs dépendants de la densité qui exerce une interaction négative entre espèces.

On distingue usuellement des *ectoparasites* (hématophage en règle générale), qui vivent à la surface du corps de leur hôte, et *endoparasites*, lesquels sont souvent inféodés au tube digestif, au système circulaire ou à d'autres viscères.

Dans ces formes les plus primitives, le parasitisme constitue une variante de la prédation car le parasite, bien qu'il soit toujours de taille plus faible que l'espèce aux dépens de laquelle il se développe, finit toujours par tuer son hôte dont il dévore les organes internes. Dans tels cas, on désigne les animaux pratiquant cette forme de parasitisme sous le terme de *parasitoïde*. Il existe chez les insectes et de nombreuses familles de Diptères et d'hyménoptères entomophages qui se développent en parasitoïdes aux dépens de diverses écophases d'autre insectes et jouent un rôle efficace dans la limitation des effectifs de certaines populations de ravageurs. Ainsi, chez le puceron lanigère du pommier, un Chalcidien- *Aphelinus mali*- arrive à parasiter 98% de l'effectif de son hôte.

- *Adaptation aux parasites*

Les parasites vrais et leur hôte présentent en règle générale une adaptation mutuelle qui fait que les uns et les autres ne seront pas victimes d'une forte mortalité due à l'infestation ou aux réactions de défense. Ainsi, des parasites intestinaux, comme les Cestodes, vivent dans le tube digestif de leur hôte sans être digérés, et inversement, celui-ci supporte souvent le ou les ténias qu'il héberge sans trouble majeur.

L'homme, lui-même ; peut s'adapter à de nombreuses parasitoses. Ainsi, certaines populations africaines présentent une forte résistance au paludisme. Celle-ci résulte de l'apparition d'une forme anormale d'hémoglobine dans ces groupes d'individus, qui s'accompagne de la formation d'hématies falciformes dans lesquelles les *plasmodiums*, protozoaires responsables de cette affection, ne peuvent se développer.

Chez les végétaux, la principale cause de mortalité dans les populations naturelles tient en l'existence de champignons phytopathogènes qui se développent généralement en endoparasites des parties aériennes ou des racines chez les individus atteints. Il existe

d'ailleurs des intermédiaires chez les agents d'affections cryptogamiques entre saprophytes et agents pathogènes stricts.

III.2. INTERACTIONS POSITIVES ENTRE ESPECES

III.2.1. Commensalisme

Il représente le cas le plus simple d'interaction positive et sans doute la première étape évolutive vers le développement de relations mutuellement bénéfiques. Il se rencontre tant en milieu aquatique que dans les biocénoses terrestres. Il est particulièrement fréquent entre une plante et un animal sessile ou encore entre un animal sessile et un autre mobile. Toutefois, il se rencontre aussi entre végétaux. Dans le commensalisme, l'hôte ne tire aucun bénéfice de l'organisme étranger auquel il offre en quelque sorte le gîte et (ou) le couvert.

III.2.2. Mutualisme

- *Coopération entre organisme sans association obligatoire*

De nombreux organismes vivants peuvent s'associer entre eux et en tirer un bénéfice réciproque, même s'ils peuvent se développer indépendamment dans des conditions normales. Ainsi, les phanérogames exercent un effet favorable sur les micro-organismes du sol par libération de molécules minérales et organiques à partir de telles substances et grâce aux exsorptions racinaires des plantes supérieures, il se constitue de la sorte une *rhizosphère*, zone particulière du sol dans laquelle s'exerce l'influence des racines. Ces dernières libèrent des glucides, des acides aminés, des phénols, des vitamines, des enzymes, etc., dont l'action est favorable à la microflore du sol.

- *Symbiose*

Elle constitue la forme la plus évoluée des associations entre espèces. Elle présente un caractère obligatoire pour les organismes qui la pratiquent. Ici, les deux organismes sont associés par des liens à la fois structuraux et fonctionnels, l'association étant si étroite que les organismes symbiotiques ne peuvent généralement pas se développer - ou à tout de moins montrent les plus grandes difficultés à survivre - en l'absence de leur hôte.

CHAPITRE IV. STRUCTURE ET ORGANISATION DES PEUPLEMENTS ET DES BIOCÈNOSES

IV.1. NOTION DE PEUPLEMENT ET DE BIOCÈNOSE

Dans leur habitat naturel, la plupart des populations sont en contact avec un nombre considérable d'autres espèces, en général plusieurs centaines, voire plusieurs milliers, qui constituent une biocénose particulière. Si parmi les multiples interactions s'exerçant entre ces nombreuses espèces, l'immense majorité n'a tout au plus qu'un effet secondaire sur les populations concernées, certaines d'entre elles jouent au contraire un rôle essentiel.

En définitive, c'est l'ensemble de ces interactions qui conditionnera la présence ou l'absence d'une espèce dans un écosystème donné, mais aussi le nombre des individus de chaque population que comporte la biocénose.

Une biocénose est constituée par un grand nombre d'espèces qui présentent divers types de fluctuations de leurs populations respectives et de leurs modalités d'interactions.

La compréhension de la structure et du fonctionnement des écosystèmes implique comme démarche préliminaire une bonne connaissance de l'organisation de leur biocénose respective. L'étude de l'organisation d'une biocénose nécessite de répondre à de nombreuses questions : combien d'espèces différentes comporte-t-elle, que signifie l'abondance relative de l'espèce, quels facteurs déterminent le nombre totale d'espèces présentes dans un biotope donné, comment les différentes populations de ces diverses espèces s'agencent-elles entre elles pour constituer la biocénose toute entière ?

On peut certes subdiviser la biocénose en unités fonctionnelles constituées par les communautés des producteurs, des consommateurs et des décomposeurs. Il s'agit cependant de sous-ensembles encore trop vastes pour être étudiés de façon commode. Aussi distingue-t-on, aujourd'hui, entre ensemble des populations d'une même espèce et biocénose, un échelon intermédiaire dont l'analyse s'est avérée plus aisée et très novatrice, celui du *peuplement*.

Ce terme peut s'entendre à des acceptions fort diverses. On peut l'utiliser pour désigner des sous-ensembles ayant une signification fonctionnelle (au plan écologique) : peuplement des microorganismes fixateurs d'azote d'une forêt tempérée, des animaux

zooplanctonophage de l'océan Glacial antarctique, des invertébrés mycétophages d'une forêt pluvieuse tropicale, etc. le terme de peuplement désigne souvent des unités systématiques : on parlera du peuplement des Diptérocarpacées des forêts ombrophiles de Bornéo, des fourmis des savanes sahéliennes ou des oiseaux laro-limicoles des étangs camarguais.

Les groupements d'espèces voisines appartenant à un même groupe systématique, qui exploitent à l'intérieur d'un écosystème – selon des modalités parfois très subtiles - une même catégorie de ressources, constituent des peuplements « élémentaires » dénommés *guildes*.

IV.2. ORGANISATION DES PEUPLEMENTS

Considérer, d'un point de vue non plus descriptif mais fonctionnel, les peuplements comme des systèmes organisés, c'est admettre qu'ils présentent des structures interprétables en termes de relation entre celles-ci et les autres facteurs de l'environnement considéré. D'une manière générale, on peut dire que les facteurs susceptibles d'intervenir dans l'organisation des peuplements sont les mêmes que ceux évoqués à propos de la détermination de leur diversité spécifique.

IV.2.1. Biodiversité

Le terme de biodiversité est un néologisme apparu vers la fin des années 1970 pour désigner la diversité biologique, c'est-à-dire la diversité de la vie et donc des êtres vivants qui peuplent la biosphère. Il a connu une vaste diffusion, voire une banalisation à la suite de la convention internationale destinée à sauvegarder la diversité biologique qui a été promulguée lors de la conférence des Nations unies, à Rio sur l'environnement et le développement en juin 1992.

« La diversité biologique se rapporte à la variété et à la variabilité parmi les diverses formes de vie et dans les complexes écologiques sans lesquels elles se rencontrent ».

« La diversité biologique englobe l'ensemble des espèces de plantes, d'animaux et de micro-organismes ainsi que les écosystèmes et les processus écologiques dont ils sont un des éléments, c'est un terme général qui désigne le degré de variété naturelle incluant à

la fois le nombre et la fréquence des écosystèmes, des espèces et des gènes dans un ensemble donné ».

« La variété structurale et fonctionnelle des divers formes de vie qui peuplent la biosphère aux niveaux d'organisation et de complexité croissants : génétique, population, espèce, communauté, écosystèmes ».

a. Diverses échelles de la biodiversité

En une première étape on peut distinguer quatre niveaux de complexité croissante dans le concept de biodiversité :

Le niveau élémentaire de la biodiversité est celui qui se rapporte aux différences entre des individus qui composent une même population. Elle désigne les variations morphologiques et physiologiques (= phénotypique) existant entre les organismes à laquelle est associée la plupart du temps une variabilité génétique (= génotypique).

La marche suivante de l'échelle propre à la notion de biodiversité est celle de la métapopulation (population de populations) c'est-à-dire le super-ensemble constitué dans un écosystème donné par les diverses populations sympatriques d'une même espèce, liées entre elles par un flux de gènes via les échanges de propagules entre chaque unité qui compose cette métapopulation.

Un niveau supérieur d'importance majeure, car ce dernier sert de référence usuelle pour la mesure de la biodiversité, est celui de l'espèce. Le nombre d'espèces d'un groupe systématique donné dans un écosystème déterminé revêt en effet une importance majeure en écologie appliquée à la protection de la nature et de ses ressources.

Le niveau ultérieur auquel peut être appréhendée la biodiversité est celui de l'écosystème. Ce dernier se caractérise surtout par les propriétés découlant de l'assemblage des espèces qui constituent sa biocénose prise en tant que telle. En effet, de l'assemblage des espèces, interconnectées les unes aux autres et propres à un écosystème déterminé résultent des particularités qui différencient l'écosystème considéré des autres types analogues.

b. Richesse spécifique

Elle représente en définitive un des paramètres fondamentaux caractéristiques d'un peuplement et représente la mesure la plus fréquemment utilisée de sa biodiversité.

On distingue une richesse totale, S , qui est le nombre total d'espèces que comporte le peuplement considéré dans un écosystème donné, la richesse totale d'une biocénose correspond à la totalité des espèces qui la comporte.

Dans l'étude publiée sur le site de la revue Plos Biology, le modèle repose sur plusieurs paramètres. Les scientifiques se sont appuyés sur les taxons les plus connus (oiseaux, mammifères, etc.) à partir desquels ils ont pu extrapoler un nombre d'espèces par taxon. La fréquence de découverte de nouvelles espèces ces dernières années a également été prise en compte. Ces calculs ont permis aux chercheurs d'établir une nouvelle estimation : il y aurait 8,7 millions d'espèces eucaryotes (et quelques milliers de procaryotes), parmi lesquelles 6,5 millions sont terrestres tandis que les autres - 2,2 millions - sont aquatiques. Une marge d'erreur de plus ou moins 1,3 million a également été établie.

Tableau 2. Effectifs des différents règnes et les estimations effectuées par les scientifiques (ainsi que les marges d'erreur) pour l'ensemble des milieux et pour le milieu marin (Mora et *al.*, 2011)

	Ensemble des milieux			Milieu marin		
	Espèces décrites	Estimation totale	Marge d'erreur	Espèces décrites	Estimation totale	Marge d'erreur
Eucaryotes						
Animaux	953,434	7,770,000	958,000	171,082	2,150,000	145,000
Chromées	13,033	27,500	30,500	4,859	7,400	9,640
Champignons	43,271	611,000	297,000	1,097	5,320	11,100
Plantes	215,644	298,000	8,200	8,600	16,600	9,130
Protozoaires	8,118	36,400	6,690	8,118	36,400	6,690
Total	1,233,500	8,740,000	1,300,000	193,756	2,210,000	182,000
Procaryotes						
Archées	502	455	160	1	1	0
Bactérie	10,358	9,680	3,470	652	1,320	436
Total	10,860	10,100	3,630	653	1,320	436
Total	1,244,360	8,750,000	1,300,000	194,409	2,210,000	182,000

c. Influence des principaux paramètres écologiques sur l'importance de la biodiversité

Il existe des variations considérables dans la richesse totale des peuplements et des biocénoses, de très nombreux facteurs écologiques et autres paramètres de l'environnement pouvant influencer la composition d'une autre communauté.

▪ **Relation avec la latitude**

On constate de façon générale que la richesse spécifique est maximale dans les peuplements équatoriaux, et minimale dans ceux des écosystèmes arctiques. Le **tableau 3** représente la diminution de la richesse spécifique en Amérique du Nord en fonction de la latitude pour quelques peuplements végétaux ou animaux.

Tableau 3. Diminution de la richesse spécifique pour des latitudes croissantes en Amérique du Nord.

	Richesse totale des peuplements			
Localité	Floride	Massachusetts	Labrador	Ile de Baffin
Latitude	26 ° N	42 ° N	55 ° N	66 ° N
Phanérogames	2 500	1 650	390	218
Cryptogames vasculaires	?	75	20	1
Mollusques terrestres	250	100	25	0
Mollusques intertidaux	435	175	60	27
Coléoptères	4 000	2 000	169	90
Reptiles	107	21	6	0
Amphibiens	50	21	17	0
Poissons d'eau douce	250	75	29	0
Poissons littoraux	650	225	75	16

La tendance générale à l'accroissement de la richesse spécifique et de la diversité écologique lorsque l'on passe des biocénoses subpolaires ou orophiles vers celles qui sont situées aux plus basses latitudes ou altitudes, constitue une des données fondamentales de la biogéographie.

En réalité, la latitude n'agit pas directement mais au travers des facteurs climatiques favorables que sont la température et la pluviométrie. Cela explique pourquoi la diminution de richesse spécifique ne suit pas de façon absolue l'augmentation de latitude.

▪ **Relation avec l'altitude**

De façon générale il découle de cette similarité des conditions climatologiques latitudinales et altitudinales une homologie entre les types d'écosystèmes que l'on rencontre dans la biosphère continentale quand on se dirige de l'équateur vers les pôles ou que l'on s'élève en altitude à une latitude donnée.

Que l'on s'éloigne de l'équateur ou que l'on s'élève, on constate une décroissance de la richesse spécifique consécutive à la diminution des températures moyennes et de la longueur de la saison végétative.

▪ **Relation entre biodiversité et productivité**

La relation entre la productivité d'un écosystème et la richesse spécifique d'une communauté est plus complexe qu'il n'apparaît au premier abord. Il est cependant intuitif que cette richesse devrait croître avec la productivité primaire.

Dans les écosystèmes terrestres, la productivité des phytocénoses décroît avec la latitude et l'altitude par suite du déclin de la température et donc de la durée de la saison végétative. Elle décroît aussi quand les précipitations diminuent, en particulier dans les environnements dont l'aridité devient le principal facteur limitant.

Par ailleurs on constate de façon générale que la disponibilité en éléments minéraux nutritifs, en particulier azote et phosphore, augmente la productivité des écosystèmes. Dans les biotopes aquatiques, avant même ces éléments, la lumière constitue le facteur limitant primordial. Il en est de même pour les animaux, qu'ils soient consommateurs ou saprophages, car ils dépendent entièrement au plan trophique des producteurs autotrophes et parce qu'ils présentent en outre une réponse comparable à la plupart des facteurs écologiques.

En principe, un accroissement de productivité conduit à une augmentation des ressources disponibles, ce qui est a priori favorable à un accroissement de richesse spécifique en favorisant la spécialisation des espèces. Cette apparition d'espèces additionnelles dans les peuplements quand la productivité s'accroît est logique dans toute communauté dominée par la compétition interspécifique où une plus grande quantité de ressources disponibles autoriserait une plus stricte spécialisation trophique sans pour autant que les espèces très spécialisées voient leur densité excessivement baisser.

IV.2.2. Abondance des espèces

Elle constitue un autre paramètre important pour la description de la structure d'un peuplement. La densité, c'est-à-dire le nombre d'individus de chaque espèce présents par unité de surface, n'est pas nécessairement la meilleure méthode d'étude lorsqu'il s'agit de comparer des peuplements comportant des espèces de taille très variées. L'utilisation des

biomasses et (ou) des poids secs par unité de surface représentent une estimation plus précise de l'abondance. Les peuplements végétaux peuvent être étudiés en évaluant l'abondance de diverses espèces qu'ils comportent à partir du pourcentage de la surface du sol couvert par les individus de chaque espèce.

IV.2.3. Dominance

Elle représente un autre paramètre important pour décrire la structure d'un peuplement. On constate que dans toute biocénose- et dans toute entité synécologique constituant un sous-ensemble de cette dernière-, certaines espèces sont très abondantes, donc présentent une fréquence relative élevée, tandis que d'autres sont rares ou très rares et ne présentent de ce fait qu'une faible fréquence relative dans la communauté considérée.

IV.2.4. Concept de niche écologique

Le terme niche écologique recouvre une entité théorique qui s'est avéré être un outil extrêmement efficace pour élucider de nombreuses questions relatives à la structure et à l'organisation des peuplements.

- Comment, dans un biotope donné, les espèces appartenant à un même peuplement se partagent –elles les ressources du milieu dont elles dépendent ?
- Quelles sont les limites de ressemblance qui apparaissent entre plusieurs espèces voisines, occupant la même aire de distribution géographique et se rencontrant dans le même biotope ?
- Quels facteurs conditionnent le niveau de spécialisation des espèces ?
- Quels processus déterminent la diversité des niches dans une biocénose ?

▪ Niche et habitat

Elton (1927) désignait sous le terme de niche écologique le rôle et la place de l'organisme dans le fonctionnement de l'écosystème. Il en est résulté pendant longtemps une confusion fâcheuse entre localisation spatiale d'une espèce déterminée, c'est –à-dire son habitat, et sa niche écologique.

▪ Définition de la niche

La niche écologique peut se définir de la façon la plus simple comme la place et la spécialisation fonctionnelle d'une espèce à l'intérieur d'un peuplement. Selon la célèbre

analogie d'Odum (1959), la niche écologique, c'est la « profession » de l'espèce alors que l'habitat est l'« adresse ».

Dans tout écosystème, il est fréquent que de nombreuses espèces puissent se rencontrer dans le même macrohabitat et parfois occupent des microhabitats très voisins sinon identiques. En revanche, une étude détaillée de leur histoire naturelle confirme toujours qu'elles occupent chacune une niche écologique bien distincte.

IV.3. STRUCTURE ET ORGANISATION DE LA BIOCENOSE

Dans les écosystèmes terrestres, la communauté végétale joue un rôle fondamental dans la structuration de la biocénose tout entière dont elle conditionne au premier chef la physionomie. La description de la structure et la compréhension de l'organisation des biocénoses continentales impliquent donc comme démarche préliminaire la caractérisation des formes adaptives des plantes, leur écomorphologie étant conditionnée par leur position spatiale dans le biotope et la nature de leur habitat.

IV.3.1. Structure des biocénoses

La physionomie des biocénoses terrestres est conditionnée de façon primordiale par la composition spécifique et la structure de la communauté végétale (phytocénose) qui lui est propre. Chaque phytocénose peut se caractériser par une structure verticale et horizontale particulière ainsi que par proportion relative des diverses formes végétales qui interviennent dans la composition floristique.

IV.3.1.1. Stratification verticale des phytocénoses

Elle constitue un élément important de leur structure. Celle-ci peut se subdiviser en stratification aérienne et souterraine, laquelle est beaucoup plus difficile à étudier. A l'exception des formations monostrates de lichens qui représentent l'unique peuplement végétal des toundras les plus désolées ou des pelouses rases des steppes croissant dans des conditions extrêmes, tous les écosystèmes possèdent une nette stratification aérienne. Cette stratification est particulièrement bien différenciée dans les biocénoses forestières.

a) Stratification aérienne

Elle comporte en forêt quatre strates principales : arborée, arbustive, herbacée et muscinale (= cryptogamique) (**Fig. 6**). La **strate arborée** est souvent subdivisée en sous-

strates, la sous-strate supérieure, composée des grands arbres constituant la canopée, dont les hauteurs varient beaucoup selon la phytocénose considérée (20 à 30 m dans les forêts caducifoliées, tempérées, 30 à 45 m dans les forêts tropicales, 100 m dans les forêts pluvieuses tempérées de conifères de l'Ouest de l'Amérique du Nord). La sous- strate inférieure, constituée par des arbres de moindre taille, est comprise entre 10 et 20 m. La **strate arbustive**, constituée par des arbustes et des arbrisseaux de taille variant de 1 à 10 m, se subdivise souvent en strate arbustive au sens strict (arbustes de 3 à 10 m) et strate sous-arbustive, constituée par des végétaux ligneux de 1 à 3 m de haut. La **strate herbacée**, de composition mixte, comporte des plantules d'arbres et les plantes herbacées du sous- bois. Enfin, la **strate muscinale**, occupant le premier décimètre de la surface du sol est composée de mousses, lichens et champignons.

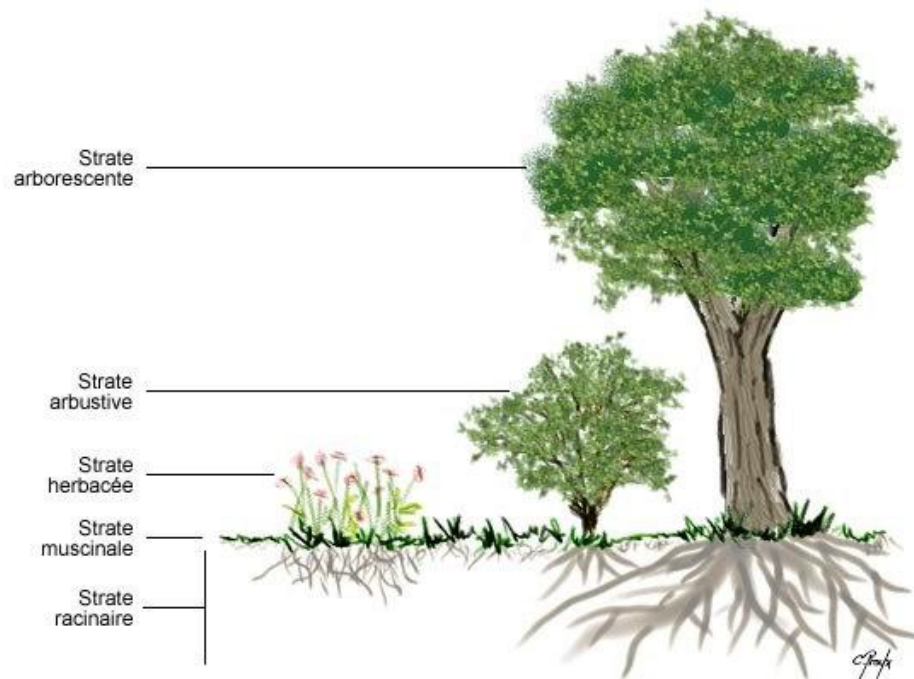


Figure 6. Stratification de la végétation

b) Stratification souterraine

Elle correspond à l'étagement en profondeur du sol de l'appareil racinaire des différents individus constituant un peuplement végétale. Très difficile à étudier, elle correspond en première approximation à l'image inversée de la stratification aérienne. Toutefois, ce fait est moins évident dans les phytocénoses des écosystèmes désertiques ou semi-arides, les végétaux ayant les racines les plus développées en profondeur sont en effet ceux dont la taille est la plus grande. Il existe en réalité d'importantes variations dans la

structure de la stratification souterraine lorsque l'on considère les diverses biocénoses terrestres. Ainsi dans les forêts tropicales, les systèmes racinaires sont confinés dans les couches superficielles du sol, fait d'apparence paradoxale en égard au considérable développement des parties aériennes.

IV.3.1.2. Structure horizontale des phytocénoses

Elle ne doit être confondue avec la nature de leur composition floristique et concerne la distribution des individus à la surface du sol. Celle-ci présente une hétérogénéité d'importance variable mais toujours marquée (sauf dans les cultures), les répartitions de type contagieux prédominant très souvent.

- **Spectres biologiques des phytocénoses**

Ils caractérisent la proportion relative des diverses formes biologiques existant dans ces dernières (**Tableau 4**). L'étude des spectres biologiques permet de distinguer des phytocénoses de type **phanérophytique** (forêt pluvieuse tropicales, subtropicale, tempérées, chaudes), **hémicryptophytique** (forêts tempérés et boréales), **chamaephytique** (toundra), **thérophytique** (déserts).

Tableau 4. Spectre biologique des phytocénoses propre à quelques biomes (les chiffres expriment le pourcentage des espèces que comporte chaque forme biologique par rapport au total).

Biomes	Aérophytes	Champignons	Hémicryptophytes	Géophytes	Thérophytes
Forêts pluvieuses tropicales	96	2		2	
Forêt sèche tropicales	65	17	2	5	10
Forêts caducifoliées tempérées (chênes)	30	23	36	5	6
Taïga	10	17	54	12	71
Toundra (Groenland)	1	21	60	7	7
Forêts sclérophylles méditerranéens	7	13	29	8	42
Déserts		4	17	6	73
Moyenne mondiale	46	9	26	6	13

Le spectre biologique d'une phytocénose peut enfin présenter des modifications au cours du cycle annuel, en corrélation avec les facteurs climatiques.

IV.3.2. Organisation des biocénoses

Les écologues ont essayé de décrire avec une précision sans cesse accrue la composition des biocénoses afin d'en analyser l'organisation. Comme la description de la totalité d'une biocénose représente une tâche considérable, il est apparu que la compréhension de son organisation pouvait être facilitée en limitant son analyse à l'étude de la phytocénose ; les végétaux possèdent en effet l'avantage d'être fixés et donc de se prêter avec aisance aux dénombrements statistiques. En réalité, on peut se limiter à l'analyse du peuplement de phanérogames, lequel est prépondérant dans la plupart des phytocénoses et dont l'étude est la plus facile.

a) Analyse de la végétation

L'analyse de l'organisation et la classification des phytocénoses vasculaires constituent un domaine important de l'écologie végétale dénommé *phytosociologie*. Elle représente la première démarche du phytosociologue. L'étude quantitative de la composition spécifique d'une communauté végétale permet de définir des unités de végétation précises dénommées *groupements végétaux*. L'analyse de la végétation implique tout d'abord un échantillonnage des parcelles de terrain afin de choisir des quadrats sur lesquels le peuplement que l'on veut étudier est homogène, et de déterminer à partir de ces échantillons une courbe aire-espèce (**Fig. 7**). Avec cette courbe est calculé le nombre minimum de prélèvements effectués qui est nécessaire d'effectuer pour obtenir une représentation statistiquement satisfaisante de la composition floristique.

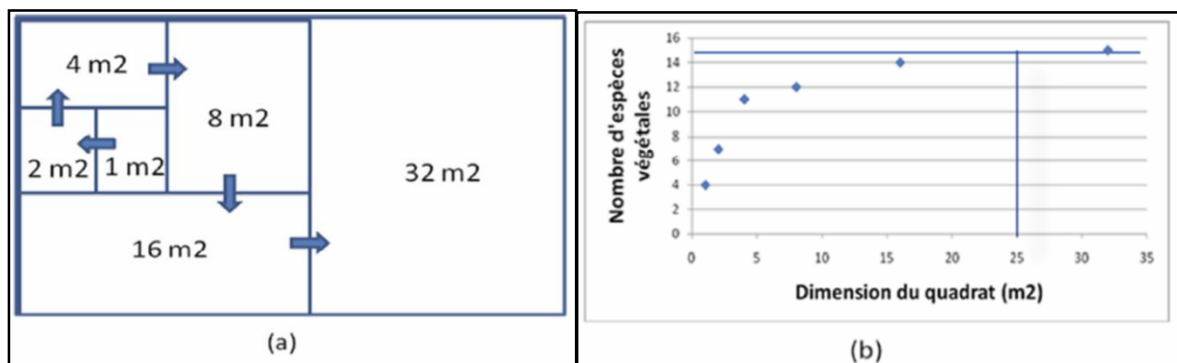


Figure 7. Echantillonnage par quadrat (a) et courbe aire-espèce (b)

- **Inventaire floristique**

Il permet de connaître :

- L'abondance relative de chaque espèce, c'est-à-dire le nombre d'individus propre à chaque espèce végétale présente dans le peuplement ;
- Le degré de couverture (pourcentage de surface couverte par la végétation) et le recouvrement, c'est-à-dire la surface relative de sol couverte par chaque espèce, ce qui permet d'évaluer le degré de dominance.

- **Etude synthétique des relevés**

L'exploitation des relevés floristiques permet de mettre en évidence la ressemblance et les différences existant entre groupements végétaux étudiés – étape préliminaire à la caractérisation d'associations végétales distinctes -, et ensuite de les classer afin d'obtenir une représentation synthétique de l'organisation phytocénotique du territoire géographique concerné.

L'analyse des tableaux floristiques établis à partir des relevés sert à définir un ensemble de paramètres caractéristiques de groupements végétaux : le degré de présence des espèces s'évalue à partir d'un indice de présence. Lorsqu'une espèce est présente dans plus de 80 % des relevés, elle est dite *constante* dans le groupement.

- **Comparaison floristique des communautés**

L'étude des relevés floristiques permet de distinguer dans les communautés végétales étudiées des groupes d'espèces qui coexistent dans certains de ces relevés mais sont absentes des d'autres. En regroupant les données de sorte que soient réunis les relevés ayant ces espèces en commun, on arrive à mettre en évidence deux ou plusieurs groupements caractérisés chacun par leur cortège d'espèces dénommées *différentielles*.

- **Notion de fidélité, espèces caractéristiques d'un groupement**

Il existe plusieurs écoles de phytosociologie. La plus importante, celle de Braun-Blanquet, un botaniste suisse, donne la prédominance à l'analyse de la composition floristique totale.

Braun-blanquet a fait de la fidélité caractère discriminant le plus important dans l'étude des groupements végétaux. Une association végétale est caractérisée par les espèces qui lui sont fidèles c'est-à-dire qui marquent une préférence. Par ordre de fidélité

décroissant à un groupement, on distinguera des espèces ; exclusives, électives, préférantes, indifférentes, accidentelles qui constituent autant de degrés de fidélité.

Braun-blanket dénomme caractéristiques ces espèces fidèles à un groupement. Les espèces dites caractéristiques sont généralement des espèces peu fréquentes ou rares qui révèlent par leur présence la spécificité écologique du biotope considéré. Les espèces non caractéristiques d'un groupement sont désignées sous le terme de compagne.

b) Structure et organisation des zoocénoses

Le terme de zoocénose désigne la composante animale d'une biocénose, c'est-à-dire l'ensemble des populations d'animaux qu'elle renferme. La stratification des peuplements animaux, ainsi que celles des zoocénoses toutes entières, est très marquée en règle générale, plus particulièrement dans les écosystèmes forestiers.

Fort évidence dans le cas de la structure verticale des peuplements d'oiseaux, cette stratification existe pour de nombreux groupes constituant la zoocénose, en particulier chez les mammifères. Elle est associée à l'exploitation des niches tropiques réceptives de diverses guildes et espèces que comportes ces peuplements.

De la sorte ont été reconnus neuf types de groupements animaux benthiques sur les fonds littoraux des côtes danoises et diverses associations mises en évidence dans les communautés nord-américaines du littoral pacifique.

En milieu terrestre, des associations animales ont été identifiées dans les groupements de coléoptères terricoles de l'étage subalpin (pré-bois à mélèze) des Alpes-Maritimes.

L'étude de l'organisation des biocénoses terrestres inféodées à des biotopes étendus a conduit au concept de biome. Les biomes correspondants à des entités caractérisées par les formes biologiques et les espèces dominantes associées aux grands types de formations végétales.

CHAPITRE V. EVOLUTION DES BIOCENOSES

V. 1. NOTION DE SUCCESSION

Malgré leur immuabilité apparente, les écosystèmes sont en perpétuel changement. Le cycle de la matière et le flux de l'énergie les traversent sans interruption ; à l'intérieur des biocénoses, les organismes meurent et naissent sans arrêt. Malgré cette intense activité, l'équilibre dynamique réalisé fait que la physionomie et la structure des communautés ne varient pas sensiblement, même sur une période de temps prolongée. Dans un cycle incessant et auto-entretenu, le hêtre remplace le hêtre, la sittelle remplace la sittelle, le lombric remplace le lombric, etc. Cependant, une perturbation d'origine externe, brutale ou progressive, modification climatique ou action de l'homme par exemple, peut rompre cet équilibre dynamique et la remarquable stabilité de l'écosystème.

Supposons que pour une raison quelconque un lac soit progressivement comblé par un apport de sédiments, qu'une éruption volcanique recouvre de ses laves de vastes étendues de sol, qu'un incendie détruise une forêt ou encore qu'un champ situé dans une zone forestière soit abandonné. Dans chacune de ces circonstances, on va assister à un phénomène dénommé *succession écologique*.

Des espèces pionnières vont apparaître dans ces biotopes modifiés- plantes annelles en générale, lichens sur les laves récente-, puis être progressivement remplacés par d'autres végétaux vivaces, puis ligneux. Cette succession écologique se poursuivra pendant des décennies voire plusieurs siècles jusqu'à ce qu'elle atteigne son stade ultime d'évolution dénommé *climax*.

Le climax désigne une association stable d'espèces qui caractérise qualitativement et quantitativement l'ultime phase de développement d'une biocénose dans une succession.

On dénomme *série* la séquence complète d'une succession ; celle-ci est caractérisée par une séquence rigoureuse de stades dénommés *sères*, comportant chacun une biocénose particulière. Ces communautés transitoires constituent les stades pionniers (= stades de développement) de la succession, par opposition au climax qui en représente l'ultime stade évolutif.

V.1.1. Principaux types de succession

On peut classer les successions selon diverses modalités. Il est usuel de distinguer des successions *autogéniques* et *allogéniques*. Les successions autogéniques proviennent d'un processus biotique s'exerçant à l'intérieur de l'écosystème. Elles résultent du développement d'une communauté sur un biotope initialement perturbé et de son évolution au cours du temps vers un écosystème dont la structure et les peuplements sont de plus en plus complexes (**Fig. 8**). On dénomme de ce fait, *série progressive* l'ensemble des divers stades successifs que comporte la succession. A l'opposé, les successions allogéniques résultent de l'influence de facteurs perturbateurs d'origine extérieure à l'écosystème. Dans les milieux continentaux, ces derniers peuvent être par exemple l'incendie ou l'exploitation des boisements par l'homme ou encore l'apport de sédiments ou de substances polluantes dans un biotope aquatique.

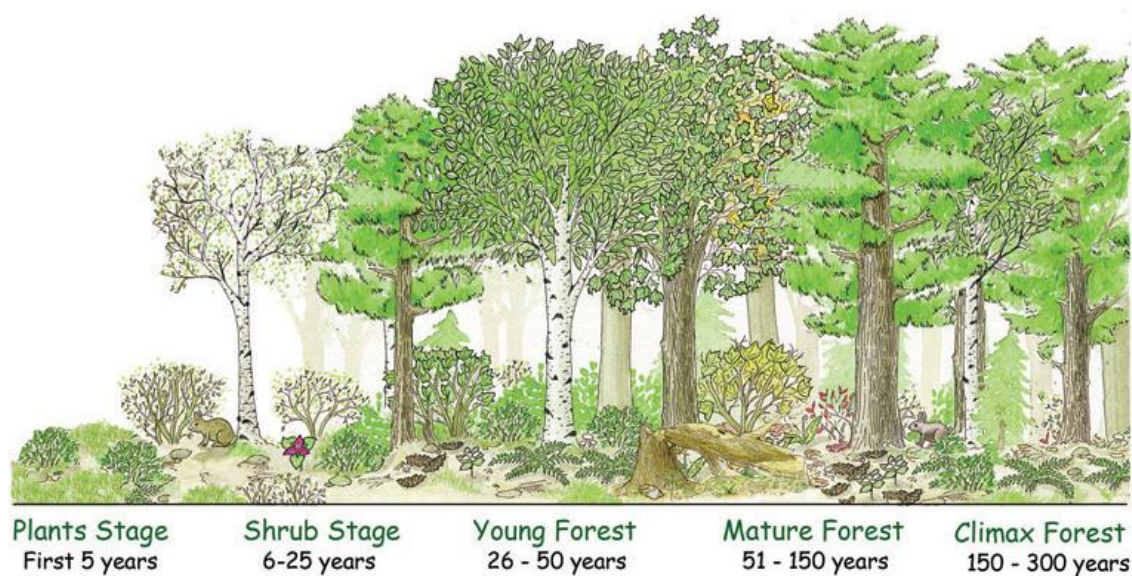


Figure 8. Exemple de succession autogénique progressive

Les successions allogéniques engendrent souvent des biocénoses instables et peuvent même parfois aboutir à la destruction totale de l'écosystème. Le comblement total d'un lac de barrage provoqué par l'érosion des sols du bassin versant par l'action humaine constitue un exemple démonstratif d'une séquence extrême de telles successions.

Les successions allogéniques engendrent généralement des *séries régressives* dont les divers stades évolutifs possèdent des peuplements de plus en plus appauvris. Dans certains cas favorables, leur évolution ne conduit pas à une dégradation totale du couvert végétale mais la constitution d'un *dysclimax*, très différent dans sa composition spécifique

de la phytocénose primitive qui croissait sur le biotope avant que ne s'exerce l'action du facteur allogène perturbateur.

Une autre distinction importante concerne la différence entre successions primaires et secondaires. Les *successions primaires* caractérisent l'établissement d'une biocénose climacique sur un biotope récemment formé : l'eutrophisation d'un lac provenant de la régression d'un glacier, la colonisation par la végétation d'une dune de sable vif ou d'une coulée de lave récente par exemple. Les *successions secondaires* concernent les phénomènes de reconstitution du climax sur un biotope antérieurement perturbé (régénération d'une forêt après l'incendie par exemple).

V.1.2. Successions et gradient spatial des biocénoses : les écoclines

Lorsqu'un facteur écologique présente une variation d'intensité selon un gradient géographique, les changements observés dans la structure et la composition des biocénoses en fonction du facteur considéré constituent une *écocline*.

Il existe une remarquable analogie entre la succession des biocénoses dans le temps au cours d'une série progressive ou régressive et celle observée en fonction de leur localisation géographique dans une écocline.

Si l'on examine les profils schématiques d'écoclines caractérisant des gradients thermiques allant de climats tropicaux à des climats subarctiques ou des gradients pluviométriques allant de climats humides à des climats désertiques, on constate qu'ils présentent de grandes similitudes avec certaines successions.

V.1.3. Caractères généraux des successions

Au cours des successions, la composition de la structure des biocénoses que comportent les étapes des séries progressives (ou régressives) vont se modifier selon une dynamique bien précise. L'étude de ces phénomènes biocénotiques est difficile car, en règle générale il est impossible d'étudier dans l'ordre chronologique et du début à son terme ultime une succession, car le temps qui s'écoule depuis le stade initial jusqu'au climax est souvent d'une durée séculaire.

Cependant, par suite de son analogie avec un écocline, la succession- gradient dans le temps- peut être reconstituée au point de vue biocénotique dans des biotopes disposés selon un gradient climatique. Par ailleurs, l'analyse de successions artificielles réalisées par

exemple en sylviculture pour optimiser l'exploitation des parcelles forestières permet aussi de déduire un ensemble de lois écologiques de portée générale sur les caractères de successions.

a) Dynamique des biocénoses

Au cours des successions, cette dynamique se caractérise par l'apparition et la disparition d'espèces, donc par des changements continus dans la structure des peuplements.

Les groupements végétaux caractéristiques des diverses étapes du sère comportent chacun leur formes adaptatives qui conditionnent le sens et la vitesse de la succession.

Le développement de la communauté végétale exerce une influence profonde sur les caractères du biotope sur le plan édaphique, microclimatique (température, hygrométrie, vent), sur celui de l'éclairement et de la structure spatiale, la stratification devient de plus en plus complexe.

▪ Variation de la richesse spécifique

Dans une succession aboutissant à un climax forestier, on constate qu'après une augmentation du nombre d'espèces constituant le cortège floristique dans les stades pionniers herbacés, puis une décroissance au stade fruticée initial, une nouvelle augmentation de la richesse spécifique apparaît au début du stade forestier (après une cinquantaine d'années) suivie d'une diminution au fur et à mesure que l'on se rapproche du climax (**Fig. 9**).

▪ Variation de la diversité

La tendance à l'accroissement de la richesse, de la densité et de la diversité des peuplements constitue une loi générale pour toutes les successions écologiques. Cependant, on constate souvent dans les phytocénoses correspondant aux stades successifs d'une série progressive, que le maximum de diversité spécifique est atteint aux stades préclimaciques.

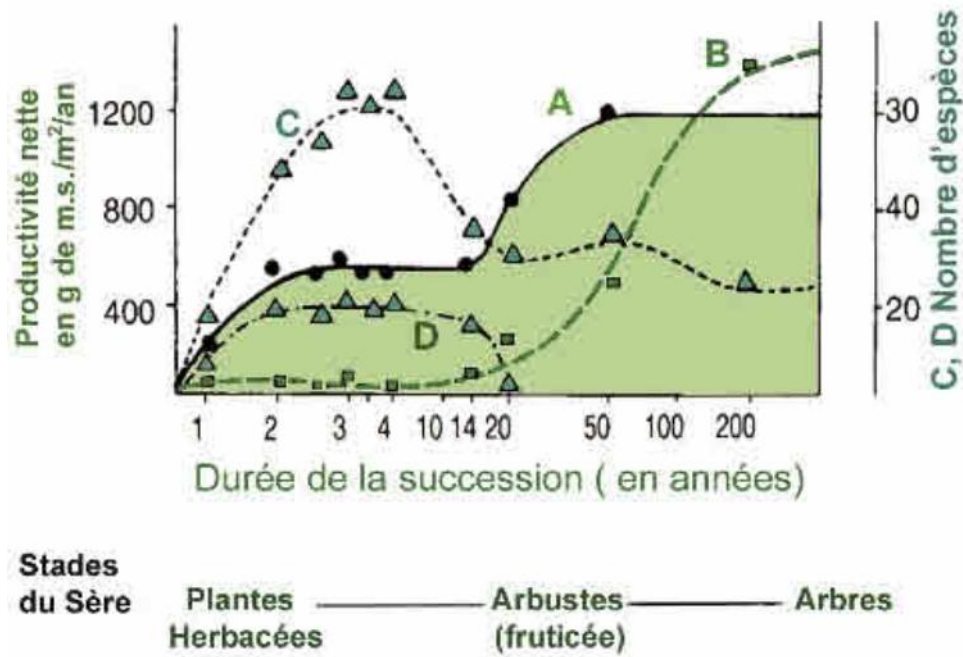


Figure 9. Variation de la productivité primaire (A), de la biomasse (B), de la richesse spécifique totale de la phytocénose (C), ainsi que celle des espèces végétales inféodées aux peuplements pionniers (D), dans une succession conduisant à une forêt climacique de chênes dans l'est des Etats-Unis.

Ce fait résulte en particulier de la coexistence d'espèces d'ombre et d'espèces héliophiles dans les communautés végétales propres aux stades forestiers jeunes (boisements ouverts). Cela leur confère une richesse spécifique supérieure au climax tout en ayant une équirépartition supérieure à celle des stades pionniers où l'abondance des espèces est beaucoup plus inégale, d'où baisse de diversité H_a malgré l'importante richesse spécifique des formations buissonnantes.

Dans les peuplements animaux s'observe une évolution comparable, la diversité H_a atteignant son maximum aux stades préclimaciques.

Cependant, une diminution paradoxale de diversité apparaît souvent au stade climacique. L'exploitation de ce phénomène tient en l'évolution de la nature des organismes qui constituent les biocénoses au cours d'un sère. Les stades pionniers sont en effet caractérisés par des espèces de taille généralement faible, de vie brève et ayant un potentiel biotique (capacité à survivre et à se reproduire) élevé. Une augmentation de la taille moyenne des espèces et un accroissement de leur longévité caractérisent l'évolution observée dans la composition des biocénoses au cours de la succession.

Les espèces inféodées aux biocénoses climaciques possèdent une grande taille, une forte longévité, un cycle vital complexe et un faible potentiel biotique. Selon Odum, ces caractéristiques générales communes aux espèces constituant les peuplements de tout climax expliquent leur moindre richesse spécifique, l'accroissement de la compétition interspécifique liée aux caractères écologiques des espèces appartenant aux biocénoses climaciques, éliminant diverses espèces présentes aux stades préclimaciques du terme ultime de la succession. Il en résulte une dominance plus marquée dans les communautés propres aux climax.

b) Flux de l'énergie et cycle de la matière

Ils subissent de profonds changements dans les biocénoses qui se succèdent dans un sère. Au cours d'une succession caractérisée par une série progressive, la biomasse par unité de surface ou de volume occupée par la biocénose tend à augmenter de façon continue dans la mesure où est assuré l'apport en éléments minéraux nutritifs indispensables.

Au cours de la succession s'observent d'importantes variations de la productivité des communautés concernées. On constate que l'activité photosynthétique spécifique est maximale chez les espèces pionnières, intermédiaires pour celles de la fruticée et des boisements juvéniles, et la plus basse chez les espèces d'arbres climaciques.

- ***Variation de la productivité***

La productivité brute et la productivité nette croissent jusqu'à un stade intermédiaire plus ou moins préclimacique puis diminuent jusqu'au climax où la respiration tend à égaler la productivité brute de sorte que la productivité primaire nette tend vers zéro (**Fig. 10**).

Ainsi, la productivité primaire nette augmente rapidement au début de la succession et culmine après une cinquantaine d'années.

L'accroissement ligneux annuel se réduit au fur et à mesure que l'écosystème se rapproche du stade climacique puisque le peuplement arboré tend vers sa maturité. Dans ces conditions, la production en bois de l'écosystème forestier ne correspond plus qu'un remplacement des arbres âgés morts sur pied lorsque le climax est atteint.

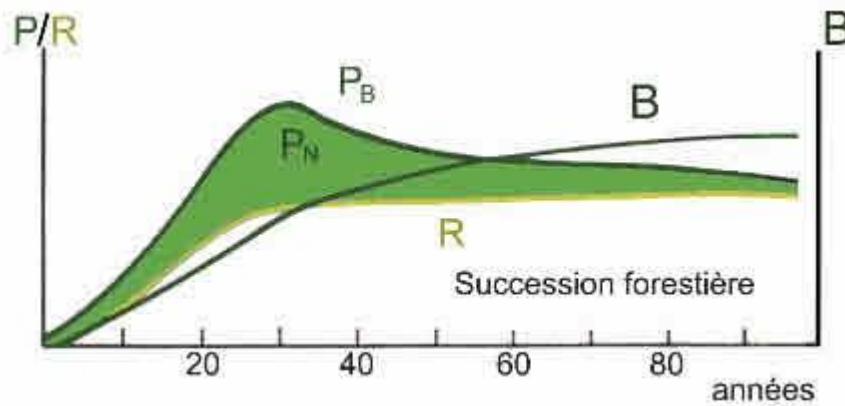


Figure 10. Variation de la productivité, de la respiration (R) et de la biomasse (B) au cours d'une succession. PB = productivité brute, PN = productivité nette.

En définitive, quand le climax est atteint, la productivité globale de l'écosystème est nulle car la biomasse totale ne s'accroît plus et la respiration des hétérotrophes consomme entièrement l'excédent de la production primaire disponible.

c) Notion d'écotone, son rapport avec les successions

Les écosystèmes constituent des entités fermées, caractérisées par une biocénose qui leur est propre. En règle générale, les espèces appartenant à une communauté déterminée sont étroitement associées de sorte que les limites géographiques de leur distribution correspondent à celle de la communauté toute entière.

▪ Définition et exemples d'écotones

On désigne sous le terme d'écotone la zone de contact entre deux écosystèmes différents ou entre deux stades successionnels différents d'une même série. L'écotone se caractérise par un brutal changement dans la composition des peuplements, lié à une discontinuité, donc un brutale remplacement des espèces au long d'un gradient de l'environnement.

Les écotones apparaissent dans deux cas différents : soit quand survient un changement brutal dans la nature du milieu (limite entre biotope terrestres et aquatiques, entre face nord et sud d'une montagne, entre deux types de sols très distincts) (**Fig. 11**), soit lorsqu'une espèce ou une forme de vie est tellement dominante et marque à un tel point l'habitat que la limite de sa zone de distribution coïncide avec celles de la plupart des autres espèces.

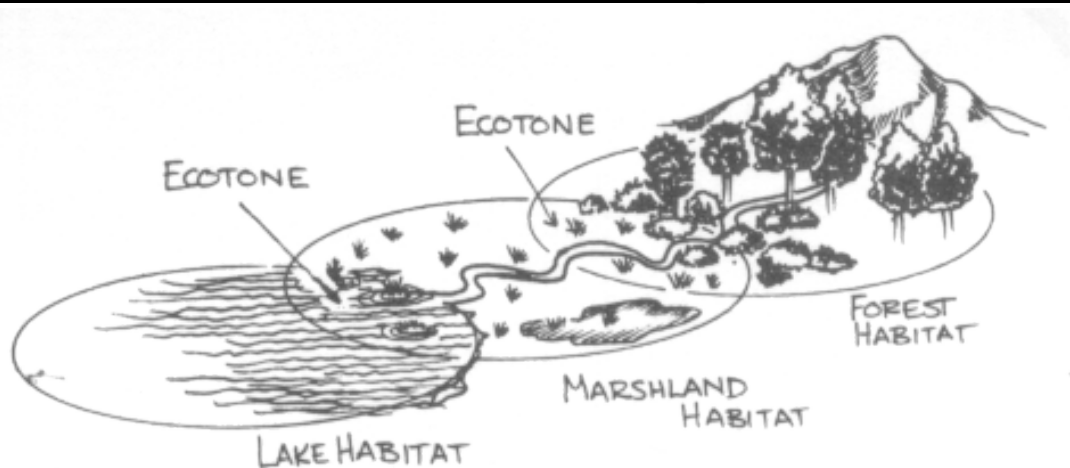


Figure 11. Exemple d'un écotone

▪ Caractéristiques structurales et fonctionnelles des écotones

Au niveau de l'écotone, la biocoenose comporte non seulement des espèces présentes dans chacune des communautés en contact mais encore des espèces qui lui sont propre. La richesse et la diversité spécifique ainsi que la densité des populations sont supérieures à celle propres aux deux écosystèmes frontaliers. Ce phénomène est dénommé « effet de haie », car il est particulièrement patent au niveau de cet écotone particulier, créé par l'homme, qu'est une haie plantée en bordure d'un champ.

V.2. STRATEGIES DEMOGRAPHIQUES

V.2.1. Notion de stratégie adaptative

Au cours des successions, l'évolution des écosystèmes répond à un ensemble de lois de portée très générale sinon universelle :

- Acquisition de mécanismes homéostasiques de plus en plus efficaces destinés à protéger et à pérenniser les biocénoses climaciques ;
- Développement d'une résistance des biocénoses à toute modification de leur structure par opposition à l'immigration d'espèces exogènes et à l'émigration des espèces qui leur sont propres, avec pour corollaire la constitution d'une communauté fermée en fin de succession, cette stabilité spatiale limitant la déperdition des ressources ;
- Modification de la structure et de la composition de la biocénose tout au long du gradient successional, caractérisée par la dominance d'espèces de faible taille, prolifiques, qui présentent d'importantes fluctuations d'abondance dans les stades

pionniers, et aux climax par celle des espèces de grande taille, peu fécondes et dont les populations sont stables.

Un des caractères les plus généraux des successions écologiques tient en ce qu'il advient progressivement au cours de leur évolution une « substitution d'une stratégie de qualité (système hautement organisé et économe en énergie) dans les systèmes développés à une stratégie de quantité (croissance explosive de populations gaspilleuses de propagules, donc énergie) dans les écosystèmes pionniers ».

En ce sens, on peut considérer la biocénose comme une entité adaptative résultant de la somme des adaptations individuelles des diverses espèces qui la composent, mais dont la stabilité et l'efficacité sont accrues par l'ajustement sélectif réciproque qui s'effectue entre les populations propres aux divers peuplements qu'elle comporte.

Dans chaque stade d'une succession, les populations constituant la communauté possèdent leur propre stratégie adaptative dont l'étude constitue un impératif catégorique pour la compréhension des mécanismes régissant l'évolution des écosystèmes.

V.2.2. Stratégies démographiques

Caractères écologiques comparatifs des stratégies r et K

Le tableau 5 résume les principales adaptations et particularités écologiques propres aux stratégies r et K .

- **Stratégies r**

Ils appartiennent à des biocénoses inféodées à des biotopes « instables », soumis à de fortes variations climatiques ou d'autres facteurs écologiques : milieux de toundras ou de désert, mares ou étangs temporaires, stades pionniers d'une succession. Les stratégies r possèdent par définition un potentiel biotique élevé, une croissance rapide, une faible longévité, des populations se renouvelant vite et soumises à de fortes fluctuations.

Chez les animaux, divers zooplactons en milieu aquatique, les insectes dans de fréquents cas ; de nombreuses espèces d'oiseaux, beaucoup de rongeurs (campagnols, lemmings, etc.) constituent des stratégies r .

Tableau 5. Principaux caractères adaptatifs et écologiques des stratégies *r* et des stratégies *k*.

	stratégies <i>r</i>	stratégies <i>k</i>
Biotopes	Hétérogènes variables, imprévisible, contraignants.	Stables (ou) prévisible, peu contraignants
Croissance	Rapide	Lente
Longévité	Faible	Très grande (parfois plusieurs siècle)
Espérance moyenne de vie à la 1^{ère} reproduction	Très faible (inférieure à l'année parfois au mois)	Forte (au-delà du siècle pour beaucoup d'arbres)
Nombre de reproductions	Une seule (semelparité), maturité sexuelle précoce.	Plusieurs (itéroparité), maturité sexuelle tardive.
Densité des populations	Variable, inférieure à la capacité limite.	Proche de <i>K</i> , constante
Renouvellement des populations	Rapide	Lent
Fluctuation des populations	Importante	Très faible
Régulation des populations	Indépendante de la densité	Dépendante de la densité
Compétition	Faible	Théoriquement intense mais limitée dans les faits par ajustement
Communauté	Non saturées, recolonisation chaque année.	Saturées, recolonisation inutile.
Mode de dispersion	Espèces mobiles, vagabondes, variables.	Espèces sédentaires, stabilité spatiale.
Taille des individus	Faible	Forte
Stratégie énergétique	Flux d'énergie consacré en priorité à la reproduction.	Flux d'énergie consacré prioritairement à la biomasse des adultes.
Utilisation de l'énergie	Productivité élevée ; mauvais rendement	Efficiencia et stabilité
Type de sélection	Normalisant, faible polytypisme	Diversifiant, fort polytypisme.

▪ **Stratégies k**

A l'inverse des stratégies r , ils présentent un faible effort de reproduction. Leur stratégie énergétique est opposée à la précédente, injectant la majeure partie du budget énergétique dans la croissance et la maintenance.

On retrouve cette même minimalisation de l'effort de reproduction des animaux stratégies k chez le rorqual bleu (*baleinoptera musculus*) ; seulement 3 % du budget énergétique est consacré à l'effort de reproduction.

Chez les stratégies k , la sélection pour l'amplitude à survie dans les communautés où la compétition est intense s'accompagne donc de la réduction de la fécondité instantanée. Celle-ci est souvent inférieure, chez les animaux, à un jeune produit par femelle et par an. En outre, le potentiel biotique est aussi limité par une acquisition tardive de la maturité sexuelle. Certains arbres des forêts climaciques ne commencent à produire des graines qu'après plusieurs décennies de période pré-reproductive. Divers oiseaux et mammifères ne commencent à se reproduire qu'à l'âge de sept ans ou plus. Ainsi l'albatros royal (*Diomedea epomophora*) atteint à dix ans sa maturité sexuelle. En une cinquantaine d'années, cette espèce ne produira pas plus de jeunes qu'un bec-croisé des sapins (*Loxia curvirostra*) en deux saisons de reproductions !

De façon générale, dans le règne animal, on constate qu'il existe une corrélation négative entre la longévité et la fécondité annuelle, ainsi qu'entre l'âge de la première reproduction et l'espérance moyenne de vie.

CHAPITRE VI. PRINCIPALES BIOCENOSSES CONTINENTALES DE LA BIOSPHERE

VI. INTRODUCTION

Dans les milieux continentaux, la composition spécifique, la structure et l'organisation des grandes communautés d'êtres vivants sont essentiellement conditionnées par les facteurs climatiques et, de façon plus particulière, par le binôme températures-précipitations.

Plusieurs classifications bioclimatiques des biomes ont été proposées. Compte tenu du rôle majeur joué par le couple températures-précipitations dans la distribution des grandes formations végétales de la biosphère, plusieurs auteurs ont proposé une représentation diagrammatique permettant une classification des divers biomes en fonction de ces paramètres. L'une des plus connues est celle de Whittaker.

Cependant, un autre paramètre d'importance capitale intervient dans l'ajustement de la constitution des communautés en un biotope donné : l'importance de l'évapotranspiration. Holdridge (1967), prenant en considération ce dernier paramètre, a proposé une classification des biomes fondée sur une représentation diagrammatique triangulaire des principaux facteurs écologiques qui conditionnent leur développement : températures, précipitations et évapotranspiration potentielle.

Ce dernier facteur joue un rôle essentiel dans la distribution des biocénoses terrestres quand on prend, par exemple, en considération d'une toundra bénéficiant de 25 cm de précipitations annuelles, mais à des températures moyennes proches de zéro, ne présente pas une évapotranspiration proportionnellement supérieure à celle d'une forêt ombrophile tropicale recevant 4 m d'eau par an !

VI.2. GRANDS BIOMES TERRESTRES

VI.2.1. Biomes forestiers

a) Forêts pluvieuses (= ombrophiles) tropicales

Encore dénommées forêts vierges ombrophiles ou forêts hygrophiles sempervirentes, elles atteignent leur maximum d'extension à l'équateur et forment une bande quasi continue au niveau de la zone intertropicale entre l'équateur et une dizaine de degrés de latitude.

Cette bande correspond aux régions de la biosphère qui reçoivent la quantité de chaleur maximale. De plus, le flux solaire les illumine avec une relative constante tout au long de l'année. Les forêts vierges ombrophiles exigent des précipitations abondantes et régulières, supérieures à 1800 mm par an. D'où le terme de forêts ombrophiles, lequel signifie en grec qui aime la pluie.

Les forêts ombrophiles se caractérisent par une diversité spécifique maximale, une stratification complexe et une biomasse sur pied très importante. Cependant, malgré une opinion très répandue, les arbres dominants qui la composent, tout en atteignant à maturité une grande taille de 30 à 40 m de moyenne, ne sont pas d'une hauteur exceptionnelle par rapport à ce que l'on rencontre dans d'autres types d'écosystèmes forestiers.

A la différence des forêts tempérées, les forêts ombrophiles tropicales possèdent une stratification complexe et continue de la végétation caractérisée par son importante densité à tous les niveaux, à l'exception de la strate inférieure herbacée. Cette stratification est généralement masquée par l'abondance des épiphytes qui couvrent les troncs et les branches ainsi que des lianes qui grimpent dans les frondaisons et dont la longueur totale peut excéder 100 m.

La densité de la biomasse aérienne se traduit par des indices foliaires élevés souvent de l'ordre de 12 et pouvant même atteindre 16 dans les cas extrêmes. Ceci explique la pénombre permanente qui y règne au voisinage du sol et la faiblesse de la strate herbacée, souvent discontinue voire même absente.

L'extraordinaire biodiversité des forêts ombrophiles tropicales est telle que leurs peuplements animal et même végétal sont aujourd'hui encore fort mal connus. Ainsi, il existe plus de 600 espèces d'arbres dans les forêts de Côte-d'Ivoire, plus de 2000 en Malaisie. On dénombre jusqu'à 423 arbres appartenant à 87 espèces différentes sur un seul hectare de forêt amazonienne au Brésil, et plus de 200 espèces sur une même surface en Indo-Malaisie.

La biodiversité de la faune, en particulier des entomocénoses des forêts pluvieuses tropicales, est tout à fait extraordinaire, inégalée par aucune autre biocénose terrestre. Non seulement les oiseaux, mais aussi les reptiles, les Mammifères et même les Amphibiens présentent une prédominance de formes arboricoles.

On y rencontre un nombre d'espèces d'arthropodes, en particulier d'insectes, tout à fait colossal, qui occupent les innombrables micro-habitats propres aux différents strates.

La biomasse sur pied des forêts ombrophiles est considérable atteignant en moyenne 450 t. ha⁻¹. On notera toutefois que malgré l'importance de cette biomasse, elle n'est pas cependant pas nettement supérieure et parfois même comparable à celle des forêts primitives tempérées. Le faible développement du système racinaire des arbres des forêts ombrophiles tropicales s'oppose à la luxuriance des parties aériennes.

Ces forêts ombrophiles tropicales croissent en règle générale sur des terrains anciens constitués par des roches plutoniques, caractérisés par leur pauvreté en éléments minéraux nutritifs, en particulier en phosphore et en calcium. Cette extrême pauvreté en éléments nutritifs est accentuée par le fait que les conditions climatiques et pédologiques qui leur sont propres favorisent le lessivage. En conséquence, comme la majorité de la biomasse est épigée, il en résulte que l'essentiel de la minéralomasse est contenu dans les parties aériennes de la végétation.

b) Forêts tropophiles

Lorsqu'on s'éloigne au-delà de ces limites, la pluviométrie se traduit rapidement et à ces biomes succèdent des forêts tropophiles constituées par des forêts de mousson (*Hiemisylvae*) ou par des forêts sèches tropicales (*Spinisylvae*). Elles se rencontrent aux basses latitudes, principalement entre les 10° C et 20° C, là où existe une saison sèche prolongée.

Elles sont constituées essentiellement par des espèces caducifoliées, qui perdent leurs feuilles pendant la saison sèche, en mélange ou non avec des arbres au feuillage sempervirent et sclérophylle et selon la durée de la saison sèche. Le peuplement arboré y est de plus faible taille que dans les forêts ombrophiles. Le nombre d'espèces sempervirentes et la durée de défoliation sont liés à la longueur de la saison aride, la proportion relative d'espèces caducifoliées augmentant avec cette dernière. Fait paradoxal, la floraison a souvent lieu en saison sèche au moment où l'arbre est dépourvu de feuilles. Leur biomasse, moindre que celle des forêts ombrophiles tropicales, est en moyenne de 350 t. ha⁻¹ et leur productivité de l'ordre de 1600 g. ha⁻¹. an⁻¹ de matières sèches.

c) Forêts tempérées

▪ **Forêts caducifoliées tempérées**

Les forêts tempérées d'arbres à feuilles caduques forment un vaste biome transcontinental. Celui-ci se constitue de grandes forêts d'arbres à feuilles caduques, tombant durant la saison hivernale. Il s'observe en Europe, mais également en Amérique du Nord et en Extrême-Orient. Les adaptations des plantes de la forêt tempérée caducifoliée paraissent moins spectaculaires que celles de la forêt tropicale. Cependant aucun arbre ou aucune plante de la forêt tropicale ne sait résister à des températures de -15°C .

Le sol des forêts tempérées s'enrichit progressivement en matière organique et en humus via la décomposition des feuilles, des rameaux et de certains arbres. Il se compose ainsi de plusieurs couches et est structuré et fertile, contrairement aux sols de la forêt dense tropicale.

La biodiversité des forêts feuillues européennes est assez grande. Leur composition floristique, complexe, varie selon la nature du sol. En Amérique du Nord, les forêts caducifoliées comportent un nombre d'espèces arborées nettement plus élevé qu'en Europe. Il en existe plusieurs types : forêts mixtes de hêtres et d'érables à sucre à sa limite septentrionale, de chênes et de châtaigniers à l'est et au sud-est, de chênes et de noyer d'Amérique au sud-ouest et à l'ouest des Appalaches.

La faune des forêts caducifoliées est assez riche malgré la présence d'un hiver rigoureux impliquant un hivernage ou une migration, et une stratification nettement plus faible que dans les forêts tropicales, laquelle jointe au nombre plus restreint d'espèces végétales qui y croissent, réduit d'autant le nombre de niches écologiques disponibles.

L'avifaune y présente une assez forte biodiversité représentée par diverses espèces et même genres inféodés à ces forêts caducifoliées tempérées.

La faune mammalienne, à l'opposé de celle des forêts ombrophiles tropicales, vit surtout au sol. On dénombre jusqu'à 500 rongeurs terricoles par hectare, des insectivores fouisseurs, plusieurs carnivores dont le renard, le blaireau et divers ours. Toutefois, certains mammifères arboricoles s'y rencontrent : lynx, chats sauvages, Mustélidés, divers écureuils. Le peuplement d'insectes phyllophages et de Coléoptères xylophages y est très diversifié.

La forêt caducifoliée tempérée renferme une biomasse fort élevée mais cependant inférieure à celle des biomes tropicaux homologues. Ainsi, la chênaie peut excéder 400 tonnes de matière végétale par hectare alors que la forêt ombrophile tropicales présenterait en moyenne une accumulation de 450 t/ha. La productivité primaire des forêts tempérées caducifoliées est en moyenne de l'ordre de $1200 \text{ g.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$. Sa production animale est assez faible avec une productivité secondaire estimée en moyenne à $60 \text{ kg.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$.

▪ **Forêts pluvieuses (= ombrophiles) tempérées**

Elles ne couvrent à l'heure actuelle qu'une surface assez faible par rapport à celle propre aux autres biomes forestiers. Elles ne se rencontrent, en effet, qu'en quatre régions du globe : la côte nord-ouest des États-Unis et du Canada depuis le nord de la Californie jusqu'à la partie extrême sud de l'Alaska, dans le sud-est de l'Australie, dans la zone littorale de l'île du sud en Nouvelle-Zélande, enfin sur le littoral du Chili dans la partie la plus australe de cet état.

Ces forêts sont constituées d'arbres gigantesques atteignant en moyenne 70 à 80 m de haut et pouvant même dépasser les 100m maturité. Il s'agit dans la plupart des cas de boisements de conifères. Toutefois, ils peuvent aussi comporter des hêtres austraux au Chili et en Nouvelle-Zélande. Quant à la forêt pluvieuse d'Australie méridionale, elle est constituée par une seule espèce d'arbre dominant l'*Eucalyptus regnans*, lequel représente avec le *Sequoia sempervirent* des forêts ombrophiles de Californie et de l'Orégon le plus gigantesque végétal existant à l'heure actuelle (dépassant à maturité 125 m de haut).

La biomasse sur pied y atteint des valeurs inégalées partout ailleurs dans le monde, près de 2000 t/ha dans la forêt vierge ombrophile de la péninsule d'Olympic dans l'Etat de Washington. Ces forêts exigent pour croître la conjonction d'une pluviométrie élevée, supérieure à 2 m/an, et des précipitations réparties de façon régulière tout au long de l'année.

▪ **Forêts mixtes tempérées de conifères et de feuillus**

A la limite septentrionale des forêts caducifoliées tempérées succède un autre biome forestier constitué par une forêt mixte de conifères et de feuillus. Ce biome couvre de vastes surfaces en Eurosibérie ainsi qu'en Amérique du Nord où il constitue ce que l'on dénomme la forêt laurentienne. Cette dernière s'étend vers l'est depuis le versant oriental des Rocheuses jusqu'à la Nouvelle-Ecosse au Canada. Elle se rencontre dans le nord-est des États-Unis, en particulier dans la région des grands lacs et elle est très étendue au Canada,

entre autre au Québec dans les Laurentides. Les essences feuillues sont représentées par des érables et des chênes, les conifères par épicéas et des tsuga. Les peuplements animaux sont intermédiaires, composés pour partie d'espèces propres aux forêts caducifoliées ou à la taïga. On rencontre aussi de vastes surfaces de ces forêts mixtes en Eurasie depuis la péninsule fénno-scandinave jusqu'à la province maritime de Sibérie, dans l'Extrême-Orient russe ainsi que dans le nord de la Mandchourie. Sa productivité est moyenne comprise entre 600 et 1200 g.m⁻².an⁻¹ de matières sèches.

d) Forêts boréales

Les forêts boréales sont des forêts des régions froides de l'hémisphère Nord, dominées par des conifères (Aciculisylvae). Elles sont présentes uniquement dans l'hémisphère nord en raison de l'effilement des continents vers le sud. Ce biome porte différents noms selon les continents, on distingue ainsi la *taïga russe*, la *forêt hudsonienne canadienne* et le *barrskog scandinave*. Il s'agit d'un gigantesque biome qui constitue 1/3 de la forêt mondiale soit 13 millions de km². La forêt boréale constitue une vaste bande circumpolaire de 12000 km presque en continue sous la toundra arctique et d'une largeur de 1000 à 1500km environ. Cette zone recouvre ainsi la majorité des terres du Canada, de l'Alaska, de la Scandinavie et de la Russie septentrionale.

Selon la classification des climatologues, le climat de la forêt boréale est dit « tempéré froid et humide ». Les écosystèmes de la forêt boréale connaissent régulièrement des températures annuelles en dessous de 0°C. Les hivers sont plus courts mais aussi plus rigoureux que dans la zone de la toundra. La température moyenne du mois le plus froid est ainsi comprise entre -10°C et -50° C. Les étés n'excèdent pas 4 mois et la température moyenne est comprise entre 10 et 20°C. Les précipitations sont régulières toute l'année et sont comprises entre 250 et 750 mm. Elles présentent un maximum estival.

Le sol est essentiellement du podzol, c'est à dire un type de sol au Ph très acide. Ce sol acide s'explique par la présence de nombreux résineux qui accentuent l'acidité mais aussi par une géologie dominée par des roches silicieuses. En effet, les sols sont souvent mal drainés et les marais et tourbières sont ainsi colonisées par la végétation. L'alternance gel/dégel est une condition difficile pour la forêt. Il est ainsi possible d'observer des allass, c'est à dire une dépression formée par le dégel d'une lentille pergélisol qui fait basculer les arbres.

La forêt Boréale est une forêt d'installation récente de l'ordre de quelques milliers d'années. D'une manière générale, la forêt boréale est assez uniforme. La biodiversité est peu importante. La végétation de la grande forêt boréale est caractérisée par une large prédominance des essences résineuses (Conifères), souvent sempervirentes, c'est à dire à aiguille persistantes tels les épicéas, Sapins ou Pins. Cette prédominance des résineux s'explique par une saison végétative courte. On y observe également des caducifoliés tels que des Mélèzes mais aussi divers feuillus (Bouleaux, Peupliers, Saulnes...) qui ont un rôle recolonisateur après la destruction des Conifères. Le sous-bois est pauvre et se compose essentiellement d'Ericacées. Ils supportent à la fois la toxicité des aiguilles, l'acidification du sol et l'éclairement limité. Les Cryptogames (mousses et lichens) y sont très abondants. Cependant, la forêt boréale reste une forêt claire. En effet, les arbres y sont petits et espacés à cause des ressources du milieu. La croissance des arbres est très lente même si les espèces sont adaptées au froid. On y observe de fortes disparités à petite échelle. On dénote ainsi la présence d'un gradient Nord/Sud. Entre toundra et taïga, le boisement est de plus en plus important au fur et à mesure de l'adoucissement des conditions du milieu : en taïga on arrive à une biomasse de 50-150 t. ha, et une productivité 2 à 5 t/ha/an.

VI.2.2. Biomes non forestiers

a) Ecosystèmes méditerranéens

Très variés et assez complexes, ils correspondent à des zones tempérées chaudes marquées par une période plus au moins longue de sécheresse estivale. Les précipitations, souvent brutales, atteignent leur maximum aux équinoxes de printemps et surtout d'automne.

Le maximum d'extension des biomes méditerranéens se situe à l'emplacement approximatif de l'ancienne Mésogée. Ils se succèdent sans interruption depuis le Maroc jusqu'aux flancs du Caucase, où ils constituent la province biogéographique euméditerranéenne. Couvrant une surface de 2.34 millions de km², cette dernière, essentiellement constituée par les zones continentales riveraines de la Méditerranée, s'étend depuis le Portugal et le Maroc atlantique jusqu'à ses limites orientales situées aux confins de la province anatolotouranienne. En première approximation, cette province correspond à la distribution géographique de l'olivier.

Les biomes méditerranéens possèdent de nombreuses caractéristiques qui leur sont très spécifiques. Ils étaient originellement constitués par des forêts sclérophylles d'arbres feuillus (chêne essentiellement) et plus localement ainsi qu'en montagne par des forêts de conifères comportant diverses espèces endémiques de la région et parfois localisées à des aires très restreintes à l'heure actuelle. Fortement dégradés depuis le début du néolithique, ils ont été transformés sur de vastes surfaces en formations végétales arbustives dénommées *maquis* sur terrain siliceux et *garrigues* sur terrains calcaires.

On discerne deux grands types d'écosystèmes forestiers climaciques dans ces biomes. Le premier est constitué par des forêts sclérophylles, le second par des forêts sempervirentes de conifères. Ainsi, dans le nord-ouest de la Méditerranée, les forêts primitives étaient constituées de boisements de chênes pubescents sur sol profond et de chênes verts sur sols maigres.

Mais cette végétation a été très modifiée par l'homme. Les civilisations agraires du Néolithique, dès le VIII^{ème} millénaire av. J.-C., ont défriché la forêt pour cultiver des céréales et pour le pâturage. Ils ont utilisé le bois pour construire des maisons et des bateaux. Plus le temps passe, plus les terres sont exploitées, jusqu'à ce que les cultures soient abandonnées. L'usage des terres et leur abandon a modifié le sol, qui n'est plus apte à accueillir une forêt. A l'emplacement de ces dernières croissent de nos jours des boisements dysclimaciques de conifères : pin d'Alep à l'ouest du bassin et *Pinus brutia* son espèce vicariante à l'est. En altitude se rencontrent dans l'ensemble de cette province biogéographique des forêts de conifères propres à l'étage oro-méditerranéen. Les espèces qui lui sont propres sont toutes endémiques avec parfois une très petite aire de distribution relictuelle.

Les écosystèmes euméditerranéens présentent une grande biodiversité et un nombre important d'endémiques. Ils comportent quelques 29 000 espèces de plantes vasculaires.

Les écosystèmes méditerranéens sont aussi très étendus en Australie méridionale, depuis la région de Perth jusqu'à la Nouvelle-Galle du sud à l'ouest, s'étendant sur environ 2 millions de km². Dans le Nouveau Monde, ils occupent de surfaces assez faibles en Californie et au nord-ouest du Mexique, ainsi qu'au Chili. Enfin, en Afrique du Sud existe aussi dans la région du cap une province biogéographique méditerranéenne, dont la communauté végétale est dénommée fynbos.

Celles-ci sont caractérisées par la présence de nombreuses espèces arbustives sempervirentes et xérophiles et d'une strate herbacée clairsemée. Cette dernière est surtout constituée par diverses plantes du groupe des hémicryptophytes et des géophytes qui représentent l'élément dominant du tapis végétal herbacé. On peut rapprocher des garrigues et maquis méditerranéens le « chaparral », formation à végétaux sclérophylles riche en espèces arbustives qui s'étend sur plusieurs millions d'hectares en Californie et dans le nord du Mexique, ou encore le fynbos d'Afrique australe.

La biomasse sur pied des forêts climaciques de chênes méditerranéens était assez élevée, dépassant 250 t par hectare et leur productivité exprimée en matière sèches de l'ordre de $1300 \text{ g.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$; celle des boisements climaciques de conifères méditerranéens respectivement de 200 t par hectare et de $1200 \text{ g.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$.

L'altération des forêts climaciques méditerranéennes s'est traduite par une diminution de leur « potentialités » : leur productivité primaire est bien inférieure dans les communautés subclimaciques et dysclimatiques actuelles à ce qu'elles étaient avant que l'action de l'Homme ne provoque leur régression.

b) Toundra

Elle correspond au biome qui occupe les zones comprises entre la limite naturelle des arbres vers les pôles et les régions parabiosphériques arctiques et antarctiques. En réalité, la toundra est presque entièrement boréale, par suite de rareté des terres émergées dans l'hémisphère austral au-delà du 45° au Sud. Elle occupe surtout des territoires situés au-delà du cercle polaire dans l'Ancien Monde, mais descend au-dessous du 60° Nord en Alaska et au Labrador.

La toundra est constituée par une mosaïque de biocénoses dont la composition botanique est conditionnée par des facteurs climatiques et édaphiques. La brièveté de la saison végétative (60 jours en moyenne) et la faiblesse des températures estivales (toujours inférieures à 10 °C et moins de trois mois sans gelée) constituent les principaux facteurs limitants. Par suite de la longue durée de la période hivernale et de la rigueur des températures, les sols des toundras, dénommés *permafrosts*, sont gelés en profondeur de façon permanente ; seules les couches superficielles sur quelques décimètres à quelques mètres dégèlent pendant l'été. Une telle structure pédologique empêche le drainage des eaux de fonte superficielles et provoque la genèse de formations particulières aux régions arctiques comme les sols polygonaux ou les pelsas, petits tumulus de terre (qui se forment

au milieu de prairies marécageuses), qui se localisent là où les sols mal drainés et l'absence d'écoulement permettent à l'eau de stagner en été.

La composition végétale de biocénoses, peu diversifiée, varie localement selon la latitude, les précipitations, et divers autres facteurs écologiques. La toundra arbustive se localise dans le sud et dans les zones les moins froides. Ailleurs, elle laisse la place à la toundra herbacée, dont les espèces dominantes de la phytocénose sont des plantes buissonnantes, des graminées, des carex et des cryptogames, essentiellement des lichens, qui constituent la nourriture de base des rennes.

La biomasse est faible, à peine comparable à celle des déserts, avec une valeur moyenne de 6 t.ha^{-1} . Le chiffre de 30 t.ha^{-1} avancé par Rodin et Bazilevic constitue un maximum atteint dans des conditions très favorables, voire exceptionnelles. Comme dans les déserts, mais pour des raisons climatiques différentes, la strate hypogée est fort importante.

c) Steppes tempérées

Dans les zones tempérées, là où les précipitations sont trop faibles pour permettre la croissance des arbres, la forêt cède la place à des steppes qui couvrent d'énormes surfaces dans l'hémisphère boréal. La « prairie » nord-américaine constitue un excellent exemple de ce biome caractérisé par la prédominance du tapis graminéen.

Les sols de steppes présentent de grandes différences avec ceux des forêts tempérées établies sous les mêmes latitudes et sur un même substrat géologique. Ils sont beaucoup plus riches en humus que les sols forestiers correspondants ; en effet, par suite de la brièveté de la vie végétative chez les plantes herbacées, il se produit une importante accumulation de matières organiques, de sorte que l'humification prend le pas sur la minéralisation donnant une teinte sombre aux sols. Comme en outre- par suite du climat- l'évaporation est supérieure aux précipitations, ceci se traduit par l'absence de lessivage et conduit au dépôt de sels minéraux nutritifs dans les couches superficielles, en particulier de calcium et de potassium.

Malgré la présence d'une seule strate végétale, la diversité spécifique des steppes est très élevée. On note, en particulier, l'abondance des espèces d'Astéracées et de Fabacées. La biomasse végétale des steppes dépend beaucoup des précipitations moyennes. Elle varie de 7 à 50 t.ha^{-1} de matières sèches avec une valeur moyenne de 20 t.ha^{-1} . La productivité primaire nette moyenne est de $600 \text{ g.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ (entre 1 et $15 \text{ t.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ de m.s).

En définitive les steppes vierges ou peu perturbées par l'action de l'Homme et subsistant donc en un état climacique ont quasiment disparu de la surface du globe. Ainsi, en Russie, la seule zone de steppes encore à l'état primitif est la réserve naturelle des Tsentralny techernozemy, au sud de Koursk, qui couvre à peine 3000 ha. Il faudrait certes ajouter à celle-ci la réserve des Terres noires de la basse Volga, située aux confins de l'Europe tempérée.

d) Savanes tropicales

Les savanes tropicales représentent des écosystèmes de formations herbacées, qui se rencontrent dans toutes les régions intertropicales du monde, dont les communautés végétales sont toujours caractérisées par la présence d'un tapis graminéen dominant. Elles succèdent aux forêts tropophiles décrites au paragraphe précédent ou plus rarement de façon brutale, sans stade intermédiaire, partout où les précipitations deviennent inférieures à 1200-1400 mm/an.

On distingue plusieurs types physiologiques de savanes en fonction de la nature de leur phytocénose, elle-même dépendante de l'abondance des précipitations annuelles. En Afrique occidentales, par exemple, celles-ci se succèdent avec une remarquable régularité du sud vers le nord. On y rencontre dans un gradient de pluviométrie décroissante du sud vers le nord des savanes arborées, dites guinéennes, puis soudaniennes enfin sahéliennes. Les savanes *guinéennes* se rencontrent là où les précipitations annuelles excèdent 1200 mm. Elles sont peuplées par diverses espèces d'arbres : palmiers mais aussi des dicotylédones, qui forment un peuplement arboré dispersé au milieu d'un tapis herbacé continu.

Lorsque les pluies annuelles sont inférieures à cette valeur et jusqu'aux environs de 600 mm, on rencontre des savanes dites *soudaniennes*, dont la couverture arborée est plus rare. Ce type de savane est adapté à une saison sèche dont la durée va s'accroissant quand on s'éloigne de l'équateur, peuplée par d'autres espèces de palmiers et par des acacias.

Enfin, au-dessous de 600 mm croissent les savanes *sahéliennes* dites arbustives, là où les pluies annuelles sont les plus importantes, et qui prennent une physionomie steppique au fur et à mesure que l'on va vers le désert, lequel leur succède de façon progressive. Ces savanes sont nettement plus pauvres en végétaux ligneux que le type soudanien, les épineux étant prédominants dans les espèces arbustives. De façon générale, l'abondance des espèces ligneuses décroît dans les savanes au fur et à mesure que l'on s'éloigne de l'équateur.

De nombreux écosystèmes de savanes considérés comme climaciques sont en réalité le résultat d'une succession régressive résultant de l'action de l'homme. Ainsi, en Afrique, les travaux effectués au Lambo, en Côte-d'Ivoire ont montré que la mise hors feu de la savane guinéenne conduisait à une transition rapide vers le climax forestier. De même, dans le nord de l'Amazonie, comme dans les Llanos du Venezuela, ou dans une partie des caatingas du Brésil, les savanes qui s'étendent à la limite de la forêt sont anthropiques et proviennent de l'incendie répété des formations végétales climaciques par les Indiens puis par les Européens qui ont colonisé ces régions. La déforestation résultant de la défriche pour la mise en culture peut aussi substituer à un climax forestier des savanes secondaires après abandon des cultures.

La biomasse végétale sur pied des savanes tropicales est estimée à une valeur moyenne de 40 t.ha^{-1} avec des valeurs maximales de 200 t.ha^{-1} dans les savanes guinéennes d'Afrique de l'Ouest. Leur productivité primaire est en moyenne de $900 \text{ g.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ de matières sèches et celle s'étage entre $200(2)$ et $2000 \text{ g.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ ($20 \text{ t.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$) selon l'importance de la pluviométrie.

e) Déserts

Les déserts, dont le maximum d'extension se situe au niveau des tropiques, succèdent aux savanes sans transition nette. Ils se caractérisent par des précipitations réduites, inférieures à 200 mm par an, et un degré d'aridité d'autant plus élevé que les pluies y sont plus rares et plus régulières. Le couvert végétal érérophile (= déserticole) y est discontinu, représenté par des plantes vivaces, ligneuses, xérophytes, et des annuelles (thérophytes) à période végétative très brève.

La vie animale déserticole comporte de nombreuses espèces de reptiles et de rongeurs adaptés à l'absence d'eau qui se satisfont de l'apport hydrique lié à la nourriture. Même les grands herbivores propres aux zoocénoses désertiques présentent une grande capacité de résistance au manque d'eau. Les invertébrés déserticoles présentent aussi une remarquable adaptation aux conditions écologiques propres aux déserts.

La biomasse végétale sur pied des déserts est faible et directement corrélée à l'indice d'aridité. Elle s'élève en moyenne à 7 t.ha^{-1} et peut atteindre 40 t.ha^{-1} dans les semi-déserts buissonnants. La biomasse totale dans les déserts vrais est fort réduite, tout au plus égale à 20 t/ha (essentiellement souterraine) et en règle générale nettement inférieure à cette valeur,

tombant même à 0.2 t.ha^{-1} dans certains déserts hyperarides. La productivité primaire est en proportion de ces faibles valeurs avec $90 \text{ g.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ dans les semi-déserts et $3 \text{ g.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ dans les déserts hyperarides. Quant à la production animale elle atteint à peine en moyenne $3.9 \text{ kg.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ dans les semi-déserts et demeure quasi nulle dans les biotopes hyperarides.

VI.2.3. Formations végétales azonales

a) Mangrove

La mangrove est une formation végétale azonale qui se développe dans la zone de balancement des marées appelée « estran » des régions littorales intertropicales. La mangrove colonise des zones alimentées en eau douce et à l'abri des courants marins (estuaires ou systèmes lagunaires), c'est-à-dire des zones calmes et peu profondes. Elle recouvre 14 à 23 millions d'hectares à travers le monde. Au niveau mondial, les mangroves sont réparties sur deux aires biogéographiques distinctes :

- l'aire orientale qui inclue les côtes est-africaines ainsi que celles de l'Asie et de l'Australie.
- l'aire occidentale qui s'étend le long des côtes atlantiques et de la côte pacifique américaine.

On peut distinguer 3 types de mangroves :

- les mangroves côtières, qui ont la particularité d'être mobiles, en fonction des déplacements des bancs de vase qu'elles colonisent ;
- les mangroves estuariennes, fixes, situées à l'embouchure et dans les deltas des fleuves ;
- les mangroves de récifs coralliens.

Les plantes qui se développent dans la mangrove doivent s'adapter à un milieu hostile où les conditions écologiques sont très particulières : la salinité est très variable en fonction des apports en eau douce (précipitations, fleuves...) ; l'eau est pauvre en oxygène (anoxie due à une très importante activité bactérienne) ; le substrat est meuble voire instable ; l'alternance exondation / inondation due au flux et reflux des marées.

L'aire occidentale de répartition des mangroves regroupe quelques espèces arborées : des Avicenniacees (le palétuvier blanc) ; Rhizophoracées (le palétuvier rouge ; le mangle rouge) ; des Combrétacées (le palétuvier gris) ; les arécacées ; les Sonneratiaceae.

b) Tourbières

Dans un contexte d'anaérobiose où l'activité biologique est très réduite, la matière organique se dégrade difficilement et lentement. Elle s'accumule sur des dizaines de mètres et constitue la tourbe. Les tourbières se forment dans des dépressions immergées, que ce soit

en raison de la présence d'une nappe ou d'un sol imperméable. On trouve des tourbières à toutes les latitudes. En zone froide ou tempérée, les températures basses ralentissent la décomposition de la matière organique. En zone équatoriale, les précipitations très abondantes, supérieures à l'évapotranspiration, permettent la mise en place de milieux favorables à la création de tourbe. Un sol acide, qu'il le soit d'origine ou à cause de la végétation qui y pousse (notamment les Sphaignes), ralentit également les processus de dégradation de la matière organique et accentue la création de tourbe.

Les plantes caractéristiques des tourbières sont les Sphaignes. Elles ont une croissance particulière : non munies de racines, elles poussent depuis l'apex en même temps qu'elles meurent par la base et forment la tourbe. Elles sont parfois accompagnées de plantes carnivores telles que les Droseras. Lorsque le milieu est moins acide, ce sont plutôt des Carex qui se développent. Une tourbière est plus ou moins arborée. Des arbustes tels que les Ericacées y poussent plutôt bien. Les arbres sont moins fréquents, notamment dans les régions froides et tempérées à cause de la fraîcheur des tourbières, où seuls des Bouleaux et Saules nains ou rampants se développent. En revanche, dans la zone tropicale, le climat est plus favorable à la croissance des arbres et certaines tourbières accueillent plus de 1 000 arbres et 100 espèces à l'hectare.

VI.3. CONCLUSION

Il apparaît que la végétation a une organisation globalement zonale, même si certaines formations végétales sont liées à des conditions naturelles particulières et azonales. Mais le classement de ces différents biomes est un exercice difficile auquel la carte proposée par Pech et Regnaud ne répond que très partiellement. En intégrant l'ensemble du globe dans un nombre réduit de biomes, elle permet d'avoir une idée générale de l'organisation. Toutefois elle reste floue car elle regroupe sous un même nom des réalités très différentes, telles que la savane et la prairie rassemblées dans un "biome sec". Certains noms restent très évasifs, tels que les "forêts à animaux hibernants". Enfin, un certain nombre de "biomes" n'en sont pas : un biome, par définition, correspond à "une vaste aire bioclimatique", ce que ne sont pas les montagnes (éparpillées à la surface du globe et très hétérogènes entre elles et à l'intérieur d'elles-mêmes), ni les déserts (qui sont également hétérogènes et éparpillés, même s'il faut reconnaître que certains, tels le Sahara, sont vastes et homogènes). Si cette typologie est synthétique et compréhensible, il ne faut toutefois pas s'en contenter.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Barbault R., 2008. Ecologie générale : structure et fonctionnement de la biosphère. 6^{ème} Ed, Dunod, Paris. 390 p.

Carlesso M., Galland C., 2010. Les grands biomes terrestres. Licence 2 Aménagement et Géographie. 39 p.

Dajoz R., 1996. Précis d'écologie. 6^{ème} Ed, Dunod, Paris. 551 p.

Féry B., 2008. Évolution et Diversité du Vivant, Cours 12 (Chapitres 50 et 52), Campbell, 3^{ème} Ed.

La Grande Encyclopédie Larousse. Éd. 1971-1976, page 7962/14819.

Lévêque C., 2001. Ecologie : de l'écosystème à la biosphère. Ed, Dunod, Paris. 502 p.

Mora C., Tittensor D.P., Adl S., Simpson A.G.B., Worm B., 2011. How many species are there on Earth and in the ocean? PLOS Biol. 9, e1001127 (2011). doi: 10.1371/journal.pbio.1001127; pmid: 21886479.

Ramade F., 2009. Eléments d'écologie: Ecologie fondamentale. 4^{ème} Ed, Dunod, Paris. 689 p.

Ramade F., 2008. Dictionnaire encyclopédique des sciences de la nature et de la biodiversité. Ed, Dunod, Paris. 726 p