REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET POPULAIRE MINISTERE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

UNIVERSITÉ AHMED ZABANA DE RELIZANE FACULTÉ DES SCIENCES ET DE LA TECHNOLOGIE

Département de Biologie



Polycopié

Biologie des populations et des organismes

Destiné aux étudiants de la 3^{ème} année licence (LMD)

Spécialité écologie

Domaine SNV

Elaboré par

Dr. MOULESSEHOUL Yassine Ilies

Table des matières

Chapitre I : Les concepts en écologie

I-1/ Définition	01
I-2/ Domaine d'intervention	01
I-3/ Notion de système écologique	02
I-4/ Le milieu et ses éléments	
I-4-1/ Notion de niche écologique	
I-4-2/ Notion d'habitat	
I-4-3/ Notion de facteurs du milieu	
I-4-4/ Interaction du milieu et des êtres vivants	
I-4-5/ Facteur limitant	05
Chapitre II : Dynamique des populations	
II-1/ Principaux paramètres écologiques propre aux populations	
II-1-1/ Méthodes d'études des effectifs	07
II-1-1/ Comptage absolu	
II-1-1-2/ Estimation des effectifs	
II-1-1-3/ Méthodes de piégeage	
II-1-1-4/ Méthodes de marquage	08
II-1-1-5/ Méthodes par comptage direct	09
II-2/ Paramètres descriptif d'une population	09
II-2-1/ Loi de croissance des populations et stratégies adaptatives	09
II-2-2/ L'accroissement démographique exponentiel	10
II-2-3/ L'accroissement démographique logistique	11
II-2-4/ Stabilité et régulation des populations	14
II-2-5/ Facteurs dépendants de la densité	14
II-3/ Les stratégies adaptatives	15
III-3-1/ Notion de stratégie adaptative	15
III-3-2/ La notion de la sélection r et K	15
III-3-3/ Facteurs indépendants de la densité	16
III-3-4/ Facteurs dépendants de la densité	17
Chapitre III : Structure trophiques des biocén	oses
III-1/ Chaînes alimentaires dans l'écosystème	19
III-2/ Notion de pyramide écologique	20
III-3/ L'énergie et l'écosystème	21
III-3-1/ L'énergie solaire	21

Cours Biologie des Populations et des organismes

III-3-2/ chaînes et flux d'énergie	22
III-4/ Production et taux d'utilisation de l'énergie	
III-4-1/ Production primaire	
III-4-2/ Production secondaire	
Chapitre IV : Interaction au sein de la composante biotique	
IV-1/ Notion de niche écologique	25
IV-2/ Régulation interspécifique des populations	
IV-2-1/ Compétition interspécifique	
IV-2-2/ Prédation.	
IV-2-3/ Parasitisme	29
IV-2-4/ actions négatives par émission de substance (amensalisme)	30
IV-2-5/ Interactions positives entre espèces	30
Chapitre V : Evolution des écosystèmes	
V-1/ Evolution d'un écosystème sur le long terme	32
V-2/ Dysfonctionnement, stress et perturbation	
V-3/ Les successions écologiques	36

Tableau 01 : Facteurs déterminant la sélection r et la sélection k.

Figure 01 : Limites de tolérance d'une espèce en fonction de l'intensité du facteur écologique étudié. (L'abondance de l'espèce est maximale au voisinage de l'optimum écologique).

Figure 2: Structure trophique liée aux chaines alimentaires.

Figure 3 : Pyramide écologique.

Figure 4 : Rendement adapté pour un niveau de consommateur.

Figure 5 : Le principe d'exclusion chez les deux espèces *Paramecium aurelia* et *Paramecium caudatum*.

Figure 6 : Evolution d'un écosystème forestier.

Figure 7 : Série progressive (les successions primaires).

Figure 8 : Les séries progressives (successions secondaires).

Figure 9 : Blocage évolutif d'une série progressive.

L'étude des relations des organismes avec leur environnement, ou l'étude des interactions qui déterminent la distribution et l'abondance des organismes, ou encore l'étude des écosystèmes, ce sont là les définitions les plus répondues du mot « écologie ».

Comme toute science l'écologie doit être caractérisée par les techniques et les méthodes qu'elle emploie et par les grands types de mécanismes ou de phénomènes auxquels elle donne accès. En simplifiant on peut dire que, au-delà du polymorphisme qui fait sa richesse, l'écologie moderne se structure autour de deux axes, le premier consiste en l'étude de la dynamique et du fonctionnement des populations et des peuplements et le deuxième dans l'étude de la dynamique et du fonctionnement des écosystèmes et des paysages.

Dans ce support de cours destiné aux étudiants de troisième année spécialisés en écologie et environnement, nous avons essayés d'aborder les deux principales questions développées par cette discipline. Les deux premiers chapitres sont réservés à l'écologie des populations, ou on s'est intéressés à la dynamique de ces dernières et à leurs interactions. Taux de mortalités, taux de fécondités, effectifs par unité de surface, régulation dépendante de la densité ou indépendante, les facteurs écologiques biotiques et abiotiques, et aussi aux différentes relations qui peuvent exister au sein d'une population comme la compétition, la prédation, le mutualisme... etc. Les trois autres chapitres sont réservés à l'étude des écosystèmes ou on a abordés des questions comme la délimitation des écosystèmes, la notion de succession écologique et aussi les caractéristiques des grands biomes terrestres.

Chapitre I: Les concepts en écologie

I-1)- Définition :

Le mot écologie a été créé en 1866 par le biologiste allemand *Ernest Haekel* à partir de deux mots grecs ; *oikos* qui veut dire ; maison, habitat et logos qui signifie science. L'écologie apparait donc comme la science de l'habitat, étudiant les conditions d'existence des êtres vivants et les interactions de toute nature qui existent entre ces êtres vivants et leurs milieux. Il s'agit de comprendre les mécanismes qui permettent aux différentes espèces d'organismes de survivre et de coexister en se partageant ou en se disputant les ressources disponibles (espace, temps, énergie, hydrologie, océanographie, la chimie, la géologie, la pédologie, la physiologie, la génétique, éthologie,...etc. Ce qui fait de l'écologie une science pluridisciplinaire.

I-2)- Domaine d'intervention:

Les études écologiques portent conventionnellement sur trois niveaux ; l'individu, la population et la communauté.

Un individu est un spécimen d'une espèce donnée.

Une population est un groupe d'individus de la même espèce occupant un territoire particulier à une période donnée.

Une communauté ou biocénose est l'ensemble des populations d'un même milieu, peuplement animal (zoocénose) et peuplement végétale (phytocénose) qui vivent dans les mêmes conditions de milieu au voisinage les uns des autres. Chacun de ces trois niveaux fait l'objet d'une division de l'écologie

L'individu concerne l'autoécologie ; c'est la science qui étudie les rapports d'une seule espèce avec son milieu. Elle définit les limites de tolérances et les préférences de l'espèce étudiée vis- à-vis des divers facteurs écologie et examine l'action du milieu sur la morphologie, la physiologie et l'éthologie.

La population concerne l'écologie des populations ou la dynamique de populations ; c'est la science qui étudie les caractéristiques qualitatives et quantitatives des populations ; elle analyse les variations d'abondance des diverses espèces pour en rechercher les causes et si possible les prévoir.

La biocénose concerne la synécologie ; c'est la science qui analyse qui les rapports entre les individus qui appartiennent aux diverses espèces d'un même groupement et de ceux-ci avec leurs milieux.

I-3)- Notion de système écologique (Ecosystème) :

Un système écologique ou écosystème fut défini par le botaniste anglais Arthur Tansely en 1935. Un écosystème est par définition un système, c'est-à-dire un ensemble d'éléments indissociables, la biocénose et le biotope.

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

Le biotope (écotope) est le fragment de la biocénose qui fournit à la biocénose le milieu abiotique indispensable. Il se définit également comme étant l'ensemble des facteurs écologiques abiotiques (substrat, sol, climat) qui caractérisent le milieu où vit une biocénose déterminée.

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

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

Suivant l'échelle de l'écosystème nous avons :

- Un micro-écosystème: exemple un arbre
- Méso-écosystème: exemple une forêt
- Un macro écosystème exemple une région

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

- Écosystème continentaux tels que ; les écosystèmes forestiers (forêts), les agroécosystèmes.
- Écosystèmes des eaux continentales pour les écosystèmes lentiques des eaux calmes à renouvellement lent (lacs, marécages, étangs)
- Écosystèmes océaniques (les mers, les océans).

I-4) Le milieu et ses éléments:

I-4-1) Notion de niche écologique:

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

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

Stade	Jeune	Adulte
Environnement	Aquatique	terrestre
Alimentation	Algues+ détritus	insectes

I-4-2) Notion d'habitat:

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

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

Exemple: Une forêt comporte un vaste nombre de niches pour un choix de oiseaux (Sitelles), de plantes (anémones de bois, mousse, lichens).

I-4-3) Notion de facteurs du milieu:

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

Les facteurs écologiques sont de deux types

• Facteurs abiotiques :

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

• Facteurs biotiques :

Ensemble des interactions qui existent entre des individus de la même espèce ou d'espèce différentes ; prédation, parasitisme, compétition, symbiose, commensalisme,....etc.

I-4-4) Interaction du milieu et des êtres vivants :

Les réactions des êtres vivants face aux changements des facteurs physico-chimiques du milieu intéressent la morphologie, la physiologie et le comportement.

Les êtres vivants sont éliminés totalement, ou bien leurs effectifs sont fortement réduits lorsque l'intensité des facteurs écologiques est proche des limites de tolérances ou les dépasse.

A- Loi de tolérance (intervalle de tolérance) :

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

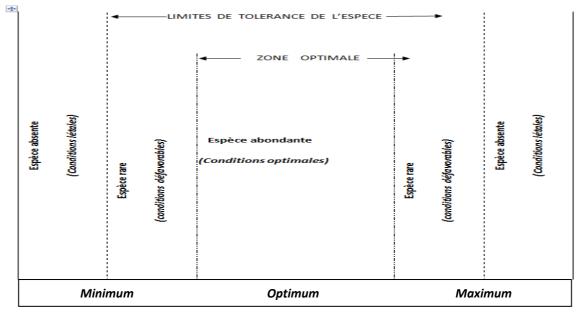


Figure 01 : Limites de tolérance d'une espèce en fonction de l'intensité du facteur écologique étudié. (L'abondance de l'espèce est maximale au voisinage de l'optimum écologique).

- B- La valence écologique d'une espèce représente sa capacité à supporter les variations plus ou moins grandes d'un facteur écologique. Elle représente la capacité à coloniser ou à peupler un biotope donné.
 - Une espèce à forte valence écologique c'est-à-dire capable de peupler des milieux très différents et supporter des variations importantes de l'intensité des facteurs écologiques, est dite Euryèce.
 - Une espèce à faible valence écologique ne pourra supporter que des variations limitées des facteurs écologiques, elle est dite **Sténoèce**.
 - Une espèce à valence écologique moyenne, est dite **Mesoèce**.

C- Loi du minimum:

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

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

I-4-5) Facteur limitant

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

Les facteurs limitants ne sont pas tous limités à la condition de l'espèce. Certains facteurs peuvent être augmentés ou réduits en fonction des circonstances. Un exemple de facteur limitant est la lumière du soleil dans la forêt tropicale, où la croissance est limitée à toutes les plantes dans les cycles circadiens sous plus ou moins de lumière, la photosynthèse étant ainsi affectée. Cela diminue un certain nombre de facteurs susceptibles d'influer sur un processus biologique, mais un seul est en effet à un seul endroit à une certaine heure. Cette

reconnaissance qu'il y a toujours un seul facteur limitant est essentiel dans l'écologie, et le concept offre des parallèles dans de nombreux autres processus.

Le facteur limitant provoque également la concurrence entre les organismes de la même population d'une espèce.

La tolérance des espèces à différentes conditions ou niveaux de ressources varie. C'est-àdire qu'il y a un facteur qui limite la croissance du nombre d'organismes dans une population.
Certaines espèces ont une large tolérance à certains facteurs
environnementaux (eurytopiques), avec une courbe de tolérance ouverte et une large gamme
optimale, et peu de tolérance envers les autres (sténotopique). Les espèces qui sont
eurytopiques contre de nombreux facteurs environnementaux sont appelées
espèces cosmopolites. En outre, la croissance et la reproduction des espèces sont souvent
réglementées par une seule ou quelques conditions ou ressources limitées.

Exemple:

Les plantes ont besoin de lumière, d'éléments nutritifs du sol et d'eau. Dans les climats arides, la croissance des plantes est fortement corrélée aux précipitations; il y a assez de lumière, mais l'eau est le facteur limitant. Non seulement la rareté d'une ressource peut être limitante, mais aussi son excès (comme des inondations répétées ou longues).

Chapitre II: Dynamique des populations

Une population constitue une entité écologique qui possède ses caractéristiques propres. Une des caractéristiques les plus remarquables des populations naturelles tient en leur relative stabilité. Lorsqu'on étudie sur une durée suffisante les principales populations d'une communauté, on constate que leurs effectifs ne présentent pas, en règle générale, de variations spectaculaires. Cette stabilité relative est d'autant plus remarquable que chaque espèce vivante possède un considérable potentiel d'accroissement. Même pour l'Eléphant, qui pourtant se reproduit lentement, un seul couple de ces animaux donnerait 19 millions de descendants en 750 ans si tous les jeunes étaient viables et se reproduisaient. Cet exemple met en évidence la nécessité de mécanismes naturels de régulation qui permettent dans chaque écosystème un ajustement des effectifs des populations de chaque espèce vivante aux potentialités du milieu. Un des objectifs essentiel de la dynamique des populations tient en l'étude des mécanismes qui régulent les effectifs de chaque population d'êtres vivants et contrôlent sa répartition et son abondance.

II-) Principaux paramètres écologiques propres aux populations:

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

II-1) Méthode d'étude des effectifs:

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

II-1-1) Comptage absolu des effectifs:

Cette méthode se fait par comptage direct des individus à un instant t. Elle est possible sur les végétaux quand on traite de petites surfaces. D'autre part les moyens technologiques permettent de l'appliquer à certaines populations animales : radars pour les oiseaux, les mammifères et même les amphibiens ou photographie infrarouge pour les homéothermes.

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

II-1-2) Estimation des effectifs:

Plusieurs méthodes adaptées aux populations étudiées peuvent être envisagées. Elles impliquent dans un premier temps une stratégie d'échantillonnage. Celle-ci dépend aussi de la population concernée : méthode des plots (régulier) ou des quadrats (aléatoire) pour des organismes peu mobiles ou pour des prélèvements d'échantillons, méthode des transects pour les dénombrements à vue. Les prélèvements d'échantillons sont très largement utilisés pour les individus de petite taille (généralement invertébrés) : faune du sol, plancton aquatique, benthos des rivières....etc.

II-1-3) Méthodes de piégeages :

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

Soit C le nombre d'individus capturés, on réalise une première capture au temps T1 : C1 = pN On refait une deuxième capture au temps T2 suffisamment proche de T1 pour que N n'ai pas varié : C2 = pN' où N' = N + C1

On peut alors estimer $N : N = C1^2 / C1-C2$

II-1-4) Méthode des marquages, captures, recaptures :

Cette méthode permet de fournir une estimation de l'effectif de la population. Elle permet aussi de connaître les taux de naissance ou de décès, les déplacements des individus et dans certains cas les dimensions de leur habitat. Ces possibilités très diverses d'utilisations expliquent son emploi fréquent par les biologistes. On peut appliquer le modèle suivant : soit s le nombre d'individus marqués et relâchés n le nombre d'individus capturés r le nombre d'individus capturés et marqués. Alors N / s = n / r D'où N = ns / r. L'estimation obtenue par cette méthode est correcte lorsque le nombre r d'individus marqués capturés une seconde fois est supérieur à 20.

II-1-5) Méthode par comptage direct:

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

II-2) Paramètres descriptifs d'une population :

La connaissance de la densité d'une population constitue un paramètre démo-écologique primordial. La densité s'exprime en nombre d'individus rapporté à l'unité de surface. Cette dernière est choisie en tenant compte de l'abondance de l'espèce. On exprime la densité des arbres en nombre d'individus par hectare, celle des arthropodes de la litière en nombre de sujets par m².

Il est important de distinguer la densité brute et la densité écologique. Densité brute : effectif total de la population / surface totale du biotope étudié. Densité écologique : effectif total de la population / surface d'habitat réellement disponible pour la population étudiée.

La densité d'une population, sa croissance ou son déclin, dépend du nombre d'individus qui lui sont ajoutés (natalité et immigration) et de ceux qui disparaissent (mortalité et émigration). La natalité constitue le principal facteur d'accroissement des populations. On distingue toujours la natalité maximale (physiologique) et la natalité réelle. La première traduit le potentiel biotique de l'espèce. Le taux brut de natalité s'exprime en proportion de la population totale : 50 naissances pour 1000 individus par an. La mortalité constitue le second paramètre d'importance fondamentale. Le taux de mortalité caractérise le nombre de morts survenues dans un intervalle de temps donné, divisé par l'effectif total au début de l'intervalle de temps. Le sex-ratio est le rapport entre le nombre d'individus appartenant au sexe male et au sexe femelle que comporte une population.

II-2-1) Loi de croissance des populations et stratégies adaptatives :

Le plus simple de ces modèles, étudié en premier, prend en compte une population hypothétique composée de quelques individus vivants dans un milieu idéal : c'est le modèle d'accroissement démographique exponentiel. Un modèle plus complexe, prend comme hypothèse que plus la population hypothétique s'accroît, plus les ressources disponibles qui

lui sont nécessaires diminuent. Dans ce cas, on considère qu'il y a une capacité limite du milieu : c'est le modèle logistique.

II-2-2) L'accroissement démographique exponentiel

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

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

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

Mathématiquement, cette hypothèse peut se traduire à l'aide de l'équation différentielle :

$$\frac{dP}{dt} = kP \tag{1}$$

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

$$P(t) = c^{te} e^{kt}$$
(2)

En premier lieu nous déterminerons la valeur de la constante k, à partir de données démographiques pour l'année 1965. À cette époque, il y avait 3 milliards de personnes sur la planète Terre. De plus, à cette époque, la population augmentait de 54 millions par année.

Ainsi, en 1965:

$$\frac{dP}{dt} = 54 \cdot 10^6 = kP = k \cdot 3 \cdot 10^9$$
 (3)

Ce qui nous donne :

$$k = 0.018(4)$$

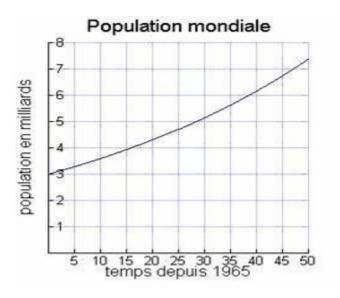
Soit 1.8%. L'équation différentielle est alors :

$$P(t) = c^{te} e^{0.018t}$$
 (5)

Pour déterminer la constant multiplicative, il suffit de poser t = 0 et de la choisir en conséquence (puisqu'elle correspond à la condition initiale). Ainsi, en 1965 nous avions :

$$P(t) = c_{1965}^{te} e^{0.018t} = 3 \cdot 10^9 e^{0.018t}$$
 (6)

Si ce modèle mathématique est conforme à la réalité, la solution trouvée nous permettra d'estimer la population d'humains sur la terre pour des temps ultérieurs à 1965. Voici le graphique de la fonction :



II-2-3) L'accroissement démographique logistique:

Dans ce cas, le milieu n'est plus infini mais possède une capacité limite qui est le nombre maximal d'individus d'une population stable qui peuvent vivre dans un milieu au cours d'une période relativement longue. Cette capacité limite est notée K et varie fortement en fonction du milieu pour une même population. K représente la résistance du milieu. La résistance du milieu sera d'autant plus grande que la densité de la population sera importante.

Nous allons maintenant nous intéresser à un autre type de modèle autre qu'exponentiel (où la population explose) qui à l'avant d'avoir un comportement asymptotique plutôt que divergent.

Ce type de comportement est intéressant car les ressources sont normalement limitées et qu'il y a une compétition entre individus. Le modèle logistique, également appelé "modèle de Verlhust" permet de rendre compte de cela relativement bien.

Soit N(t) la population au temps t. Posons :

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t) \tag{1}$$

où r est le taux d'accroissement qui cette fois-ci ne sera pas constant sera défini comme valant :

$$r = r_0 \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right)$$
 (2)

où K est la capacité maximale du milieu. Nous voyons que si K est infini que nous retombons immédiatement sur le modèle exponentiel et que si N(t) égale K alors r est nul.

Finalement, nous avons:

$$\frac{dN(t)}{dt} = r_0 \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right) N(t)$$
 (3)

Soit:

$$\frac{dN(t)}{dt} - r_0 N(t) + \frac{N^2(t)}{K} = 0$$
(4)

Soit sous forme mathématique :

$$y' = r_0 y - \frac{y^2}{K}$$
 (5)

avec comme condition initiale que $\mathcal{Y}^{(0)} = 0$.

Il s'agit maintenant de résoudre cette équation différentielle

Donc nous avons à résoudre l'équation différentielle :

$$y' = ry\left(1 - \frac{y}{K}\right)$$
 (6)

Nous posons y(x) = 1/f(x) L'équation différentielle devient alors :

$$-\frac{f'}{f^2} = r \frac{1}{f} \left(1 - \frac{1}{Kf} \right)$$
 (7)

Ce qui se simplifie en :

$$f' + rf - \frac{r}{K} = 0$$
 (8)

Cette équation différentielle se résout comme d'habitude. Nous écrivons d'abord l'équation homogène :

$$f' + rf = 0$$
(9)

Une solution particulière immédiate est :

$$f(x) = Ae^{-rx}$$
(10)

où A est une constante. En injectant cette solution dans l'équation différentielle initiale donne :

$$-rA^{-m} + rA^{-m} - \frac{r}{K} = -\frac{r}{K} = 0$$
(11)

Nous voyons donc immédiatement que pour l'égalité soit satisfaite notre solution particulière devient la solution générale si nous l'écrivons sous la forme :

$$f(x) = Ae^{-r \cdot x} + \frac{1}{K}$$
(12)

La solution de l'équation différentielle du début est donc,

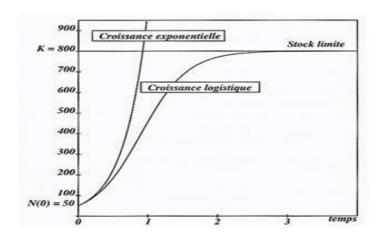
$$y = \frac{1}{f} = \frac{1}{Ae^{-rx} + \frac{1}{K}} = \frac{K}{Ae^{-rx} + 1}$$
(13)

Où nous avons remplacé AK par A qui dépend bien évidemment des conditions initiales.

Donc dans notre cas d'étude, la solution s'écrira :

$$N(t) = \frac{K}{Ae^{-rt} + 1} (14)$$

Qui est donc la relation finale du modèle logistique déterministe. Nous voyons d'ailleurs aisément que si *t* tend vers l'infini alors l'asymptote horizontale est *K*.



II-2-4) Stabilité et régulation des populations

L'une des caractéristiques les plus remarquables d'une population tient à leurs stabilités relatives, même s'ils présentent des fluctuations cycliques (saisonnières, annuelles, ou bien édaphiques d'une façon soudaine). Les effectifs d'une population animale ou végétale subissent rarement des variations de types considérés. On peut repartir les facteurs écologiques de la régulation d'une population en 2 catégories :

II-2-5) Facteurs dépendants de la densité

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

II-3) Les stratégies adaptatives

II-3-1) Notion de stratégie adaptative

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

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

II-3-2) La notion de sélection r et de sélection K :

L'équation logistique est fondée sur l'hypothèse que le taux d'accroissement r varie en sens inverse de N et s'annule lorsque N= K. le taux d'accroissement r est une caractéristique de la population tandis que la capacité limite K dépend de l'ensemble population-milieu. Mac Arthur et Wilson (1967) ont suggéré que la sélection naturelle peut, suivant les cas, favoriser pour une population donnée soit l'accroissement de r soit l'accroissement de K. on peut donc distinguer deux types de populations. Les unes qui ont adopté de sélection r sont en expansion et elles renferment des génotypes productifs et même gaspilleurs qui l'on emporté par le jeu de la sélection ; les autres qui ont adopté la sélection K occupent les milieux saturés et renferment des génotypes efficients, c'est-à-dire capable de convertir avec le meilleur rendement possible la nourriture absorbée en nouveaux individus reproducteurs. Les conditions qui déterminent soit r soit la sélection K ont été énuméré dans le tableau.

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

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

Tableau 01 : Facteurs déterminant la sélection r et la sélection K.

II-3-3) Facteurs indépendants de la densité

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

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

II-3-4) Facteurs dépendants de la densité

Les facteurs dépendants de la densité modifient le taux de croissance des populations en agissant sur le taux de natalité ou, sur le taux de mortalité. D'une façon générale le taux de croissance diminue lorsque la densité augmente. Chez la mésange Parus major le nombre de jeune par nid est en moyenne de 14 pour une densité inférieur à un couple par hectare. et il descend en dessous de 8 lorsque la densité est de 18 couples par hectare. Chez la drosophile la fécondité diminue quand la densité augmente, ce qui est du à la compétition pour la nourriture et les lieux de pontes.

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

Le principe d'Allée peut s'énoncer de la manière suivante: le degré d'agrégation de même que la densité moyenne d'une population présentent une valeur pour laquelle la survie, la croissance, la fécondité sont optimales. Dans le règne végétal, les effets de cette compétition ont été étudiés en détail sur des semis expérimentaux.

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

Chez les animaux, les densités croissantes d'effectifs ne sont pas toujours défavorables : effet de groupe. Au-delà de l'effectif optimal, l'augmentation des densités va provoquer une intensification de la compétition intraspécifique qui se traduit par un accroissement de la

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

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

La compétition intraspécifique chez les animaux peut faire intervenir des combats pour un territoire. Les compétiteurs victorieux (ceux qui ont un territoire), ont accès à une quantité suffisante de nourriture et à assez d'espace pour se reproduire. A l'opposé les individus tenus en échec ne peuvent avoir accès à un territoire, ils seront alors les seules victimes si une ressource devient rare. Néanmoins ce système protège une partie de la population, les variations d'effectifs sont moins importantes : compétition de combat. Il existe enfin une compétition en mêlée qui se traduit par des fluctuations cycliques des effectifs présentant une assez grande régularité et une forte amplitude. C'est le cas de la mouche à viande.

Chapitre III : Structures trophiques des biocénoses

La structure trophique est liée aux chaînes alimentaires. On distingue trois niveaux trophiques : producteurs, consommateurs, décomposeurs (**Figure 2**).

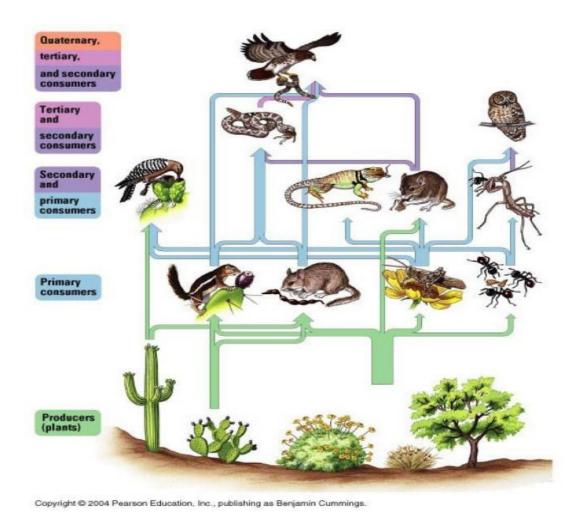


Figure 2: Structure trophique liée aux chaines alimentaires.

III-1) Chaînes alimentaires dans les écosystèmes

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

- ➤ Les producteurs (autotrophes) pour la plupart des végétaux chlorophylliens qui utilisent une fraction du flux solaire pour élaborer des matières biochimiques à partir du gaz carbonique. En ce sens, ils constituent le premier maillon de la chaîne alimentaire.
- Les consommateurs (hétérotrophes) ne peuvent se nourrir qu'à partir de matières organiques complexes (glucides, protides, lipides). Ils dépendent donc entièrement des producteurs qui représentent la seule source d'énergie utilisable par les animaux, soit directement dans le cas des phytophages (consommateurs primaires) soit indirectement dans le cas des carnivores (consommateurs secondaires). Un type particulier de consommateurs secondaires est constitué par les parasites.

Les décomposeurs saprophytes: champignons, bactéries, levures et autres microorganismes hétérotrophes utilisent la matière organique morte (détritus végétaux, excréta et cadavres d'animaux) dont ils assurent une minéralisation progressive et totale. En milieu terrestre, les chaînes trophiques de prédateurs comportent en général trois ou quatre niveaux. En milieu marin, les chaînes trophiques de prédateurs sont toujours plus longues que dans les écosystèmes terrestres. Les chaînes trophiques de parasites procèdent au contraire des précédentes, d'organismes de grande taille vers des organismes de petite taille. Les chaînes saprophytiques jouent un rôle important dans les forêts caducifoliées où la plus grande partie du feuillage n'est pas consommée mais constitue une litière. En réalité, les trois types de chaînes coexistent dans un écosystème et sont interconnectées pour constituer un réseau trophique. Ils sont représentés par les végétaux photosynthétiques. Ces producteurs produisent des substances organiques simples à partir du dioxyde de carbone et de l'eau en dégageant du dioxygène. Les sels minéraux à base d'azote permettent d'obtenir les protides, ceux à base de phosphore permettent d'obtenir les acides nucléiques. L'énergie est stockée sous forme de liaisons chimiques. Ce sont des producteurs primaires. Ils respirent aussi pour fonctionner et se développer et produisent donc du dioxyde de carbone et de l'eau.

III-2) Notion de pyramide écologique

A partir de la chaîne alimentaire il est possible de construire 3 types de pyramides écologiques où chaque niveau trophique est représenté par un rectangle. Tous les rectangles y ont la même hauteur, mais leur longueur est proportionnelle au nombre d'organismes qui les constituent ou à leur biomasse. Étant donné que les organismes de chaque maillon perdent 90% de la matière et de l'énergie du maillon précédent, la longueur des rectangles successifs est de plus en plus réduite.

➤ La Pyramide des nombres ou Pyramide Eltonienne (D'après Charles Elton) : La pyramide des nombres renseigne seulement sur

le nombre d'organismes compris dans un niveau trophique.

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

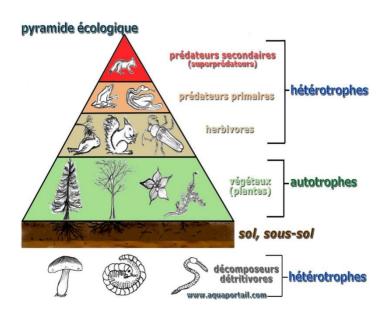


Figure 3 : Pyramide écologique.

III-3) L'énergie et l'écosystème

III-3-1) L'énergie solaire

Toute l'énergie solaire n'arrive pas à la surface de la Terre :

- 30% des radiations solaires sont réfléchies dans l'espace par l'atmosphère.
- 20% des radiations solaires sont absorbées par l'atmosphère.
- 50% des radiations solaires sont absorbées par le sol, l'eau, la végétation et

utilisées sous forme de chaleur.

• 1% des radiations solaires sont utilisés par la photosynthèse. Chaque point de la surface du globe reçoit 6 mois de lumière. La lumière n'est pas répartie de façon homogène en fonction de la latitude. L'énergie totale reçue à l'équateur est égale à 2.5 fois celle reçue aux pôles.

III-3-2) Chaînes alimentaires et flux d'énergie

L'énergie solaire est stockée par les végétaux sous forme d'énergie chimique : production primaire brute. Une partie est utilisée par les végétaux eux-mêmes en respirant. P1B - R1 = P1N (production primaire nette).

La production primaire nette est la quantité disponible pour le niveau supérieur. Les phytophages n'utilisent pas toute la production primaire nette. Ce qui n'est pas consommé rejoint le niveau des décomposeurs.

La partie assimilée produit de l'énergie animale : productivité secondaire brute. Mais une partie de cette énergie animale sera consommé en respiration. **P2B – R2 = P2N**. Prenons l'exemple d'un écosystème qui reçoit 1 000 000 kCal/an/m² (**Figure 4**). Si on calcule les différents rendements, il apparaît qui les chaînes trophiques ont un très faible rendement.

III-3-3) Bilans et rendements énergétiques

Des rendements peuvent être adaptés pour un niveau de consommateur :

- Rendement écologique : production consommateur / Production proie.
- Rendement d'exploitation : énergie ingérée / énergie disponible.
- Rendement d'assimilation : énergie assimilée / énergie ingérée.
- Rendement production nette : énergie liée à la production du consommateur / énergie

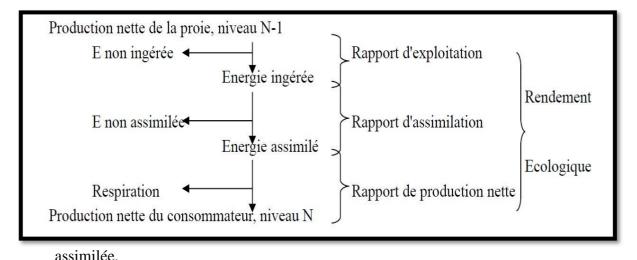


Figure 4 : Rendement adapté pour un niveau de consommateur.

Le rendement d'assimilation dépend de la qualité de la nourriture. Les végétaux sont riches en éléments non digestibles. Les herbivores auront donc un faible rendement d'assimilation (30 à 50%). Les consommateurs ont des rendements plus importants (60 à 90%). Ces rendements varient suivant que l'animal est poïkilotherme (valeur basse) ou homéotherme (valeur haute). Les décomposeurs ont des rendements très faibles car ils se nourrissent des déchets des autres (20 à 30 %).

Le rendement de production nette est variable car de très nombreux paramètres interviennent.

Les homéothermes sont moins efficaces que les poïkilothermes (rapport de rendement de 1 à 10).

III-4) Production et taux d'utilisation d'énergie dans les écosystèmes

Considérons un écosystème, si la quantité d'énergie fixée par photosynthèse est égale à la quantité d'énergie utilisée par respiration à tous les niveaux, le système sera stable. P1B / R = 1 Système stable La stabilité d'un écosystème ne dépend pas de sa productivité mais de l'équilibre entre production et consommation. Les écosystèmes où P/R > 1 sont de types autotrophes. Les écosystèmes où P/R < 1 sont de types hétérotrophes.

III-4-1) Production primaire

Des mesures ont été faites à l'échelle du globe. Suivant les mesures, les valeurs sont variables mais les productions primaires relatives sont concordantes d'un auteur.

Les océans représentent 40% de la production primaire mondiale. La production est plus importante dans les zones d'upwelling où il y a des remontées de sels minéraux et ensuite sur les plateaux continentaux en raison des apports terrigènes. Ailleurs, elle est extrêmement faible en raison de la faible quantité de sels minéraux qui bloquent la croissance du plancton. En milieu continental, les déserts sont très peu productifs car ils ont pour facteur limitant l'eau. En milieu terrestre, ce sont les facteurs température et eau qui conditionnent la production primaire.

Les forêts couvrent une petite partie de la surface du globe, 28% des terres émergées, mais elles produisent un peu moins de la moitié de la production primaire mondiale. Si les forêts ombrophiles sont les écosystèmes les plus productifs, les marécages ont des productions

équivalentes mais sur des surfaces très faibles. Les terres cultivées ont des productions primaires élevées mais l'homme introduit de l'énergie dans le système, le rendement de la photosynthèse restant inchangé. Dans les milieux naturels, les écosystèmes les plus productifs correspondent aux zones humides, estuaires et récifs coralliens.

III-4-2) Production secondaire

La production secondaire correspond à l'accumulation de matière organiques vivantes chez tous les hétérotrophes. Les organismes élaborent de la matière organique à partir de celle des autotrophes.

Si estimer la production primaire est difficile, estimer la production secondaire l'est encore plus. Les chiffres donnés ne sont pas obtenus par des mesures mais grâce à des calculs à partir des mesures de production primaire. Par conséquent, on peut se rendre compte que les zones De fortes productions primaires ont des fortes productions secondaires.

Chapitre IV: Interaction au sein de la composante biotique

IV-1) Notion de niche écologique:

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

IV-2) Régulations interspécifiques des populations:

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

IV-2-1) Compétition interspécifique:

La compétition étudiée au sein d'une population existe aussi entre populations d'espèces différentes. Cela se produit lorsque dans une communauté, deux espèces ou plus font usage des mêmes ressources limitantes. De même que pour la compétition intraspécifique, elle peut être directe (par interférence) ou indirecte (par exploitation). Les effets liés à la densité sont les mêmes qu'au niveau intraspécifique. Dans la compétition interspécifique, plusieurs espèces sont impliquées et l'accroissement d'une espèce peut limiter la croissance d'une espèce compétitrice. Gause en 1934 a élevé dans des cultures in vitro deux espèces de protozoaires ciliés (**Figure.5**): *Paramecium aureliaet Paramecium caudatum*. En culture mixte, la compétition pour la nourriture conduit toujours à l'élimination de la seconde espèce par la première. Cela l'a conduit à énoncer le principe d'exclusion réciproque: les populations de deux espèces ayant les mêmes exigences écologiques ne peuvent coexister, l'une d'elles éliminant l'autre à plus ou moins brève échéance.

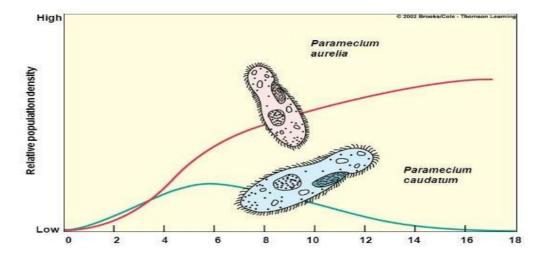


Figure 5 : Le principe d'exclusion chez les deux espèces *Paramecium aurelia* et *Paramecium caudatum*.

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

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

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

D'autre part, dans de nombreux cas, les niches écologiques ne sont pas strictement identiques et en cas de sympatrie, il y a partage des ressources. C'est un phénomène très répandu chez les animaux. Par exemple, trois espèces de Pics colonisent les arbres et

s'attaquent à différentes parties de celui-ci. Dans ce cas, les Pics se partagent les ressources des écorces d'un arbre sans pour autant empiéter sur le territoire d'une autre espèce. Un autre moyen d'éviter la compétition est le déplacement du phénotype. Deux espèces de Pinsons des Galapagos (Pinsons de Darwin), *Geospiza fuliginosa* et *Geospiza fortis*, ont des becs semblables quand les populations sont allopatriques (inverse de sympatrique). Par contre, les populations sympatriques ont des becs de tailles différentes, ce qui leur permet de manger des graines différentes. Les deux dernières situations ne montrent plus de situation de compétition mais sont le résultat de celle-ci à travers les processus de sélection.

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

IV-2-2) Prédation:

C'est la plus manifeste des relations entre les êtres vivants. Le prédateur est un animal carnivore ou herbivore qui mange un être vivant animal ou végétal nommé proie. La prédation au sens large se définit donc par la consommation de nourriture. Ce type de relation conduit à de nombreuses adaptations visant d'une part, à augmenter l'efficacité du prédateur, et d'autre part, à augmenter les défenses de la proie. Le système prédateur – proie possède une dynamique particulière. Les populations d'espèces proies conditionnent le taux de croissance de leurs espèces prédatrices car elles leur fournissent les aliments nécessaires au développement et à la reproduction des individus qui s'en nourrissent. Inversement les populations de prédateurs peuvent réduire par leurs prélèvements le taux de croissance des populations de leurs proies.

Le niveau de l'intensité d'exploitation d'une population par un prédateur n'est pas déterminé, en règle générale, par un comportement prudent de ce dernier dans l'utilisation des stocks de nourriture. Les prédateurs consomment dans la plupart des cas autant d'individus de la proie qu'ils peuvent capturer de sorte qu'ils ont la capacité théorique d'éliminer la population de cette espèce. En définitive, le niveau de prédation est déterminé par l'aptitude du prédateur à capturer sa proie et par la capacité de la proie à éviter la capture. Etudions ce système à l'aide d'expériences de laboratoire mettant en contact deux espèces de protozoaires dont l'un est le prédateur de l'autre. L'existence de fluctuations cycliques des effectifs de prédateurs et de leurs proies, suggère que les prédateurs exercent une influence déterminante

sur les populations des espèces dont ils dépendent.

Le prédateur est *Didinium nasutum* et la proie *Paramecium caudatum*. Dans une première expérience, l'introduction de Didinium dans une culture de Paramecium âgée de 3 jours se traduit par la consommation de toutes les proies, ce qui fait qu'ensuite la population de Didinium meurt de faim et disparaît. Dans une seconde expérience, les Paramecium et les Didinium sont introduits simultanément, des sédiments dans le fond du récipient formant des abris pour les proies. La population de Didinium après une phase de croissance a consommé toutes les proies accessibles et meurt de faim. Dans une troisième expérience, des introductions tous les trois jours produisent des oscillations périodiques des effectifs. Des modèles mathématiques plus ou moins complexes permettent de modéliser ces interactions en fonction des populations concernées. Ils essaient de modéliser les oscillations observées. De manière simple cela peut se résumer de la manière suivante : une la rétroaction de la proie sur le prédateur. Prédateur Action : prédation Proie Rétroaction. Ce type modèle n'est valable que si trois hypothèses sont satisfaites :

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

Si ces trois hypothèses sont vérifiées, les effectifs des populations évolueront autour d'un équilibre. Néanmoins, ces modèles restent théoriques et il n'est pas sûr que les oscillations de ce type, observées en milieu naturel soit directement liées à un système prédateur – proie. La prédation reste un système de densité dépendant dans la mesure où il dépend de l'effectif de la population des proies et de celui de la population des prédateurs.

Cette relation a été utilisée dans le cadre de la lutte biologique. Des cactus du genre Opuntia ont été introduits en Australie en 1839. En 1920, ces espèces couvraient 24 millions d'hectares et s'étendaient au rythme de 400 000 hectares par an. L'introduction d'un papillon *Cactoblastis cactorum*, dont les chenilles dévorent les pousses de cactus en Amérique du sud, permit en quelques années de détruire les Opuntia sur la quasi-totalité des terres qu'ils avaient envahies. La prédation prélève une partie des individus : le prélèvement se fait aux dépens des individus les plus faibles. Cela diminue la compétition intraspécifique au sein de la population de proies et enlève les individus incapables de donner des descendants. Cela n'est donc pas forcément défavorable pour la population de proies.

Par exemple, la limitation de l'effectif de Loutres n'a pas eu de conséquences sur les effectifs des populations de Poissons qui constituent leurs proies : elles ne prélèvent donc pas d'individus actifs au sein de la population. Un autre exemple classique est donné par l'exemple des Cerfs mulets sur un plateau d'Arizona. Ce plateau était peuplé au début du siècle par environ 4000 cerfs mulets. Afin de favoriser l'espèce, les chasseurs ont détruits de façon systématique tous les grands carnivores. La population de Cerfs mulets se mit à croître pour atteindre 100 000 têtes en 1924. En 1924 et 1925, deux hivers vigoureux ont détruits 60 % du troupeau. Le problème est qu'entre temps les Cerfs avaient dégradé la végétation de façon telle qu'elle n'a pas pu se reconstituer. Ceci a eu pour but de diminuer la capacité limite du milieu. Enfin, notons que les animaux étant hétérotrophes (ne produisant pas leur énergie à partir de nutriments minéraux), la majorité d'entre eux sont des prédateurs sauf ceux qui sont détritivores au sens large. La prédation, suivant le type de proies, recouvre des modes alimentaires très variés.

IV-2-3) Parasitisme:

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

Chez les végétaux, la principale cause de mortalité dans les populations naturelles tient en l'existence de champignons phytopathogènes qui se développent généralement en endoparasites. Au siècle dernier, l'importation en Irlande du mildiou de la pomme de terre, *Phytophtora infestans*, ravagea des cultures de cette plante et provoqua la mort de deux millions de personnes et l'exode aux Etats Unis d'une bonne partie de la population irlandaise. Un exemple en Australie a révélé la rapidité de cette coévolution. En 1940, l'Australie étant envahie par les lapins, ses habitants introduisent le virus de la myxomatose. Cette infection, causée par le virus de Sanarelli, provoque en quelques jours la mort des lapins

qui la contracte. La première infestation par le virus tua 99.8 % des lapins, la deuxième 90 % des lapins restants et la troisième n'en tua que 50 %. Aujourd'hui, le virus n'a presque plus d'effet sur les populations de lapins. La sélection a favorisé les lapins capables de résister au virus et les virus les moins virulents. La relation parasite – hôte s'est donc stabilisée. Cependant cette adaptation n'est pas toujours possible, en particulier lorsque le parasite est un virus qui mute très vite ne laissant pas le temps à son hôte de s'adapter : cas de la grippe.

IV-2-4) Actions négatives par émission de substances (amensalisme) :

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

IV-4-5) Interactions positives entre espèces:

En fonction des cas, les interactions peuvent être plus ou moins étroites. Le commensalisme représente le cas le plus simple d'interaction positive et sans doute la première étape évolutive vers le développement de symbiose. Il se rencontre aussi bien en milieu aquatique que terrestre. Il est particulièrement fréquent entre une plante ou un animal fixé d'une part et un animal mobile d'autre part. Il existe aussi entre deux végétaux. Dans le cas du commensalisme, l'hôte ne tire aucun bénéfice de l'organisme étranger auquel il offre en quelque sorte le gîte et le couvert. Le contact entre les deux protagonistes peut être permanent ou uniquement temporaire. Dans le cas d'un contact permanent, on peut citer le cas des lianes des forêts équatoriales qui poussent sur les arbres principaux. Pour les contacts temporaires, prenons l'exemple des crabes qui vivent dans les coquilles de moules et se nourrissent de leurs rejets.

La symbiose est aussi appelée mutualisme. Elle constitue la forme la plus évoluée des associations entre espèces. Elle présente un caractère obligatoire pour les organismes qui la pratiquent et se traduit par un bénéfice réciproque. Les symbioses sont très répandues dans le règne végétal. Des bactéries fixatrices d'azote permettent aux légumineuses de fixer l'azote atmosphérique. Les lichens constituent des associations obligatoires entre une algue (qui fournit la photosynthèse) et un champignon (qui fournit les sels minéraux et une protection contre la déshydratation). Les mycorhizes constituent un autre type d'association symbiotique dont le rôle est très important dans les écosystèmes terrestres car elles se rencontrent chez la plupart des espèces de plantes supérieures, en particulier les arbres. Ces plantes vivent en association plus ou moins étroite avec des champignons. Le feutrage pénétrant dans ces dernières, absorbe les éléments minéraux du sol et les transfère à la plante. A l'opposé les champignons bénéficient des glucides et autres composés biochimiques facilement assimilables présents dans les racines. Cette association est obligatoire dans certaines familles comme les Orchidées. Une des formes les plus remarquables de symbiose entre champignons et animaux est celle qui est observée chez les termites ou les fourmis champignonnistes. Les ouvrières constituent des meules à champignons dans les salles souterraines. Elles sont édifiées en entassant des fragments de feuilles d'arbres qu'elles ensemencent avec le mycélium de ce champignon. Elles alimentent la meule et se nourrissent ellesmêmes avec les filaments mycéliens.

Chapitre V : Evolution des écosystèmes

V-1) Evolution d'un écosystème sur le long terme:

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

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

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

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

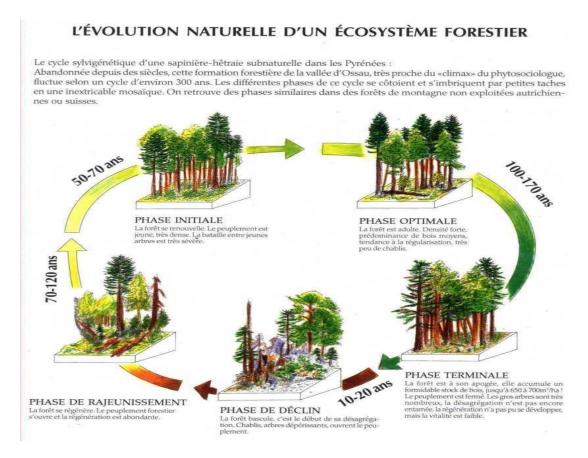


Figure 6 : Evolution d'un écosystème forestier.

V-2) Dysfonctionnement, stress et perturbation:

En théorie, un écosystème présente une certaine stabilité et son évolution a lieu sur des temps

parfois géologiques ; une vie d'homme ne suffit pas à y déceler de grandes variations, sauf si un événement, aussi minime peut-il paraître, vient à le perturber. Plusieurs raisons peuvent amener un écosystème à changer de structure ou de composition et ce, sur un temps très variable.

Une simple pollution de l'eau de mer peut conduire à une modification de l'incidence des rayons lumineux, poussant le fucus (une algue verte commune) à proliférer et à former une sorte de ceinture limitant la pénétration de la lumière. Du coup, les espèces d'algues qui se développent normalement en profondeur se mettent à végéter. Le même problème est créé lors des fréquentes pollutions aux nitrates répandus en trop grande quantité par les agriculteurs (qui nous nourrissent) : prolifération d'une ou de plusieurs espèces, dysfonctionnement de l'écosystème. En général, cela n'a lieu que sporadiquement.

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

L'homme n'est pas seul à modifier son biotope ; en fait, une biocénose influence le plus souvent son habitat. Trois cas de figures se présentent alors : le biotope est modifié ; ou bien il s'édifie grâce aux perturbations, ou encore, celles-ci le détruisent. Ainsi, un sol porteur d'évolution se forme à partir d'une roche nue, grâce aux algues, aux mousses et aux lichens. On dit ces espèces pionnières dans le milieu. De même, pour les décomposeurs qui, s'ils n'étaient pas présents pour transformer la matière organique en matière minérale, ne permettraient pas l'existence d'écosystèmes complexes. En Colombie britannique, les castors ont proliféré au point de bouleverser complètement le réseau hydrographique de toute la région. Si l'on se penche pendant quelques jours sur une bouse de vache, un cadavre ou un arbre mort, on peut alors assister, grâce aux successions d'êtres vivants qui s'y développent, à la transformation radicale et complète de ces *synusies* (micro-écosystèmes) : elles finissent toujours par disparaître.

En demeurant objectif, les perturbations, quelles qu'elles soient, sont nécessaires au bon fonctionnement de la biosphère, elles permettent sa régénération en des cycles plus ou moins longs. Par exemple, un fleuve déplace sans cesse ces méandres, donc son lit ; des îles ainsi que des chenaux se font et se défont, les écosystèmes qui s'y installent le pouvant grâce à ces mouvements périodiques ; mais ces écosystèmes sont précaires, car ils sont également condamnés à la destruction par ces mêmes perturbations naturelles. La Nature n'a pas davantage d'émotions qu'on ne peut lui attribuer de buts. La vie porte la mort, mais la mort permet la vie. Nous devrions nous abstenir parfois de vouloir dompter la Nature que nous portons en usufruit ; ce fleuve vivant, qui régénère ses cellules en quelque sorte, devient mortifère lorsque l'homme cherche à le canaliser en le bridant et en l'endiguant : d'abord, il ne peut plus se renouveler, son rajeunissement s'arrête, comme son évolution ; ensuite, la dynamique de l'ensemble des milieux humides annexes, dont la diversité fait la richesse, est également atteinte. Le milieu s'appauvrit dans sa totalité et finit par ressembler à un désert.

La Nature subit des perturbations le plus souvent mesurées et de durée limitée, on parle alors de stress. Une bonne pluie entraîne des crues plus ou moins prononcées qui épurent le milieu ; la grêle, une tempête, une gelée printanière auront des conséquences non négligeables sur le bon déroulement des cycles annuels. Ce sont autant de stress qui vont provoquer la régression ou la disparition de nombreuses espèces. Une succession de stress répétés aboutira à la sélection des espèces les mieux adaptées et les plus robustes, mais l'écosystème aura, au bout du compte, régressé à un stade antérieur.

La plupart du temps, l'écosystème peut absorber les perturbations de dysfonctionnement ou stressantes, mais il arrive que leur ampleur ou leur intensité soient telles qu'il ne le puisse plus. Ainsi en va-t-il d'un gros astéroïde qui s'écraserait sur la terre, mais aussi d'une éruption volcanique

critique ou d'un méga-incendie ayant lieu à cause d'un réchauffement climatique... Les capacités de l'écosystème à se réguler et à résister aux assauts que la nature s'inflige ou que l'homme rajoute connaissent des limites ; il s'agit d'un fragile équilibre qui menace sans cesse de se rompre, une sorte d'élastique sur lequel il ne s'agirait pas de tirer trop fort. Descartes disait que nous serions, grâce à la science, *comme* les maîtres de la Nature. Malheureusement, c'est ce « *comme* » que nous omettons d'intégrer.

V-3) Les successions écologiques:

Lorsqu'il se produit une ou des perturbations dans le biotope, ce dernier subit une succession de transformations affectant les communautés d'êtres vivants qui s'y rapportent : on les nomme successions écologiques. L'ensemble des successions qui touchent l'écosystème est une série évolutive qui connaît ses propres règles de déroulement : la connaissance de ces règles permet de comprendre, de prévoir et d'intervenir pour diriger ou canaliser le processus. Il arrive parfois qu'une perturbation soit si intense que tous les êtres vivants de l'écosystème soient anéantis (incendie, glaciation...). Mais la nature reprend très vite la main : un biotope mis à nu est à nouveau colonisé par les espèces pionnières (bactéries, algues terrestres, lichens, plantes annuelles et animaux de petite taille) qui transforment à nouveau le biotope pour le rendre viables aux espèces colonisatrices secondaires (plantes pérennes et bisannuelles, animaux carnivores). Beaucoup de temps passera pour retrouver un écosystème complexe en équilibre à peu près stable. Du coup, nous distinguerons les séries évolutives régressives (le biotope se dégrade) et les séries évolutives progressives (le biotope se reconstitue en entité complexe et stable). Lorsqu'un biotope se reforme (cas des séries évolutives progressives seulement) à partir d'un ancien presque entièrement dégradé, on parlera de succession primaire; si le biotope n'était que perturbé, bon an mal an, on parlera de succession secondaire.

Exemples de séries évolutives progressives à successions primaires et secondaires

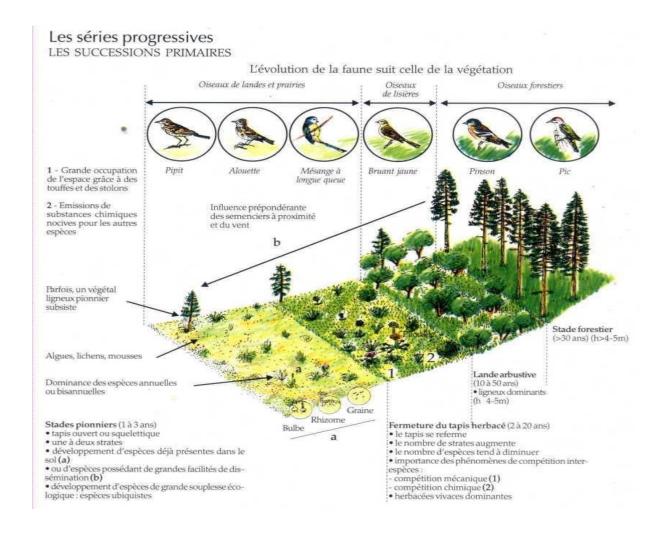


Figure 7 : Série progressive (les successions primaires).

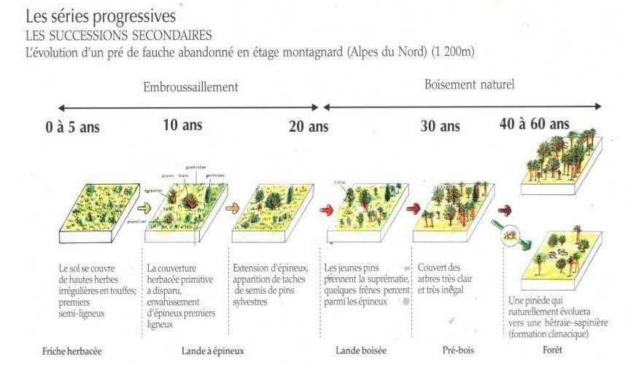


Figure 8 : Les séries progressives (successions secondaires).

Exemple d'une situation de blocage évolutif d'une série progressive :

Il arrive parfois que l'évolution réparatrice d'un milieu n'aille pas jusqu'au stade *climacique*, c'est à dire à l'écosystème forêt (schéma ci-dessous, branche du haut). Ce blocage se produit après l'abandon d'une pratique culturale ; il y a une forte remontée de la biodiversité qui peut durer quelques dizaines d'années puis, par endroit, le phénomène s'arrête, se bloquant alors à un stade intermédiaire entre biotope initial et *climax* potentiel de ce dernier (branche du bas sur le schéma).

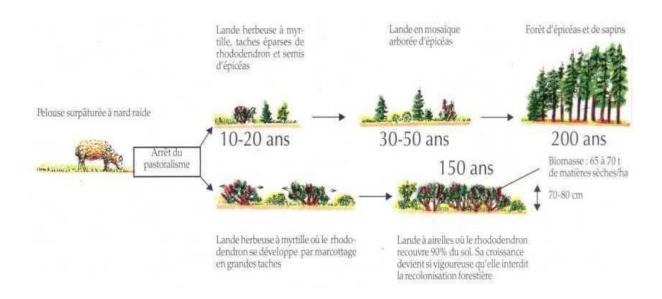


Figure 9 : Blocage évolutif d'une série progressive.

♦ Exemples de séries régressives :

Quand des perturbations multiples affectent un biotope, l'écosystème ne peut plus résister, il se dégrade en perdant peu à peu ce qui fait sa biodiversité, donc sa stabilité; le sol se dénude, un désert peut même s'y installer de manière durable à l'échelle du temps géologique. On peut déplorer que l'homme, par ses activités de consommation des biens que recèle la nature (incendies répétés, coupes excessives, surpâturage, chasse et pêche industrielles...), et cela sévit depuis son apparition en Afrique, déclenche systématiquement des séries régressives. Ainsi, la Bretagne s'est transformée en lande *acidiphile* à genêts et à ajoncs, après que Louis XIV ait fait couper la gigantesque forêt qui couvrait cette région, parce qu'il souhaitait construire une armada de vaisseaux de guerre. De même pour la région méditerranéenne où l'antique forêt de chênes a fondue, à force d'incendies répétés, d'abord en garrigue et en maquis puis, par endroits, ne présente que quelques plaques enherbées d'une pelouse sèche posée à même la roche mère, voire carrément absente.

Si l'homme ne change pas d'attitude vis à vis de la nature, on peut considérer comme chimérique l'espoir de voir un jour ces milieux dégradés reprendre un cycle de régénération biologique. Pour paraphraser André Malraux, je finirai en disant : «le siècle sera écologique ou il ne sera pas».

Références bibliographiques

- 1. Barbault, R., 1981. Ecologie des populations et des peuplements. Masson, Paris: 200p.
- Barbault, R., 1990. Ecologie générale: structure et fonctionnement de la biosphère.
 2eme édition. Masson, Paris, Milon, Barcelone, Mexico: 269p.
- 3. Dash, M.C.D., 1993. Fundamentals of ecology. Tata Mcgnawhill: 373p.
- 4. Duvigneaud, P., 1980. La synthèse écologique. Doin, Paris: 380p.
- 5. Elton, C.S., 1927. Animal ecology. Siwick and Jackson, London.
- Lamotte, M. et Bourliere, F., 1978. Problèmes d'écologie: écosystèmes terrestres, Masson, Paris.
- 7. Lévêque C et Mounolou J-C., 2008. Dynamique biologique et conservation. Dunod, Edition 2. 254p.
- 8. Odum, E.P., 1970. Ecology, second edition. Oxford and IBH publishing co. PVT. New Delhi, Bombay Calcutta: 224p.
- 9. RAMADE F. 2009. Elément d'écologie : Ecologie fondamentale. Edition 4. Dunod. 704 pages.
- 10. Vieria Da Silva, J., 1979. Introduction à la théorie écologique. Masson, Paris. 112p.