

الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية
République Algérienne Démocratique et Populaire
وزارة التعليم العالي والبحث العلمي
Ministère de L'enseignement Supérieur et de la Recherche
Scientifique
Faculté des Sciences et de la Technologie
Département de Biologie



Polycopié

Fonctionnement des Écosystèmes

**Ce cours est destiné aux étudiants de Master 1
Ecologie.**

Réalisée par:
- Dr. BELKHEDIM Leila.

Année universitaire 2021 / 2022

Sommaire

Chapitre 1 l'énergie dans l'écosystème

Introduction	01
1. Notion des Ecosystèmes	01
1.1 Principaux Caractéristiques des Systèmes (Ecosystèmes)	01
2. Flux d'énergie et fonctionnement des écosystèmes	02
2.1 Énergie solaire	02
2.2 Une inégale répartition de l'énergie solaire en fonction de la latitude	02
2.2.1 L'énergie solaire à l'origine des mouvements atmosphériques	03
2.2.2 L'énergie solaire à l'origine des courants Océaniques	04
A- Les mouvements d'eau affectant les masses d'eaux superficielles	04
B- Les mouvements affectant les masses d'eau profondes	04
3. photosynthèse	05
3.1 Spectre d'absorption de la chlorophylle	06
3.2 Energie auxiliaire	08

Chapitre 2 : Dynamique des populations

Introduction	11
1. Comment se structurent les populations et quelles sont leurs relations avec l'environnement ?	11
1.1 Population	11
1.2 Les structures démographiques des populations	12
1.3 Les composantes de l'environnement	14
1.4 Distribution spatiale	14
2. Principaux paramètres propres aux écologies pour l'évaluation des populations	17
A- Le comptage direct	17
B- Méthodes de marquage-recapture	17
3. Croissance qui peut être modélisée par des modèles mathématique	20
3.1 Qu'est ce qu'un modèle ?	20
3.2 A Quoi sert un modèle ?	20
3.3 Un modèle simple de croissance des populations	20
3.4 Le modèle exponentiel [de Malthus] :	21
3.5 le modèle logistique [de Verhulst] :	22
A- Les Variations densité-dépendantes, conséquences de la compétition intraspécifique	24
B- Les Variations non densité-dépendantes, conséquence de la pression exercée par le biotope et les relations interspécifiques	25
C- Effets des relations interspécifiques	26

Chapitre 3 : l'eau dans l'environnement

Introduction	27
1. Composition et structure de la molécule d'eau	27
1.1 Différent état de l'eau	28
2. Les caractéristiques physique et chimique des eaux	29
2.1 Température	29
2.2 Dureté	29
2.3 Turbidité	30
2.4 Conductivité électrique	30
2.5 Potentiel d'hydrogène pH	30
2.6 Nitrate et Nitrites	30
2.7 Phosphate	30
2.8 Matières organiques	31
3. Les réservoirs naturels d'eau	31
4. Les cycles biogéochimiques	32
4.1 Cycle d'eau	33
A- Précipitations	33
B- Ruissellement	33
C- Évapotranspiration	33
D- Infiltration	34
5. Ressources hydriques naturelles	35
5.1 Eaux Superficielles	36
A- Les eaux de surface se caractérisent par	36
5.2 Eaux souterraines	37
5.2.1 Différent types de nappes	37
A. Nappe active (ou nappe libre)	37
B. Nappe captives	38
C. Nappe alluviale	38
D. Nappe phréatique	38
5.2.2 Propriétés physiques et chimiques	39
6. Pollution et utilisation de l'eau	40

Chapitre 4 : Biomasse et production de la biocénose.

introduction	42
1. Chaînes alimentaires dans les écosystèmes	42
• Les producteurs (autotrophes)	42
• Les consommateurs :	42
• Les décomposeurs saprophytes	43
2. Les niveaux trophiques	43
3. Notion de pyramide écologique	44
• La Pyramide des nombres ou Pyramide Estonienne	44
• La Pyramide des biomasses	44

• La Pyramide d'énergie	44
4. Relation entre taille, nombre et abondance des espèces	45
5. Les facteurs qui règlent la diversité spécifiques des biocénoses	45
6. Transport d'énergie et de matière	46
6.1 La production primaire – Autotrophie	47
6.1.1 La Photosynthèse	47
6.1.2 La chimiosynthèse	47
6.2 Efficience énergétique de la photosynthèse	48
7. Productivité	48
7.1 Production brute et production nette	49
8. Production et taux d'utilisation d'énergie dans les écosystèmes	50
Références	52

Chapitre 1 : l'énergie dans l'écosystème

Introduction :

Le Soleil émet des rayonnements qui sont convertis en lumière et en chaleur par l'atmosphère. Trois formes d'énergie interviennent dans le fonctionnement d'un écosystème : rayonnement de courte longueur d'onde (lumière visible), rayonnement de grande longueur d'onde (chaleur) et énergie chimique (molécules organiques) [67].

L'énergie fait l'objet de nombreuses formes de représentations en raison de son importance vitale. Certaines allégories permettent d'identifier la puissance propre à certains êtres vivants au concept même d'énergie.

C'est au cœur de notre étoile vieille de 5 milliards d'années que 4 atomes d'hydrogène fusionnent pour donner 1 atome d'Hélium et une phénoménale quantité d'énergie. [56]. Cette Énergie est transformée en énergie électromagnétique qui émerge du Soleil en direction des l'espace. L'énergie émise par la surface solaire est d'environ $63 \cdot 10^6$ watts par mètre carré [66].

1. Notion d'écosystèmes :

La notion d'écosystème est née de notre esprit cartésien, qui nous conduit à subdiviser tout système complexe, en l'occurrence la planète, en sous ensembles d'apparence homogène. Nous identifions ainsi les systèmes forêt, prairie, lacs, rivières, océans... Pourtant, parmi ceux-ci, beaucoup ne présentent pas le caractère d'homogénéité que nous leur attribuons (rivières et océans par exemple). Le terme présente toutefois un intérêt conceptuel évident, dans la mesure où il nous est impossible, d'un point de vue pratique, d'étudier globalement l'ensemble du globe terrestre [63].

1.1 Principaux caractéristiques des systèmes (Ecosystèmes) :

Un écosystème doit être considéré comme un réseau fonctionnel d'interactions entre ses composantes. En cela, il constitue un système, sujet d'étude de la systémique. Cette discipline s'attache à comprendre en quoi les propriétés d'un ensemble sont très différentes de la somme des propriétés de chacun des éléments qui la composent [85].

L'écosystème est composé de deux éléments biotope et biocénose :

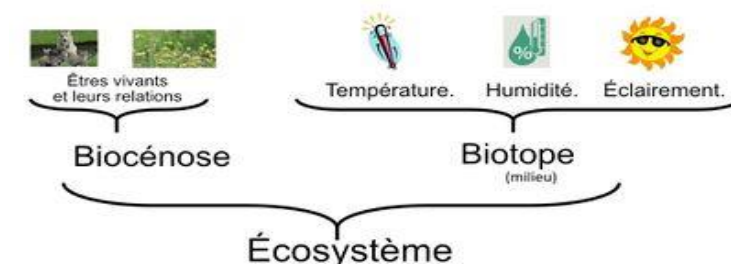


Figure 01 : Schéma représentatif des composants des écosystèmes.

2. Flux d'énergie et fonctionnement des écosystèmes :

De nombreuses formes d'énergie sont indispensables au fonctionnement des écosystèmes et l'on sait depuis fort longtemps que la photosynthèse n'est pas le seul processus métabolique susceptible d'assurer la formation de matière organique à partir d'éléments minéraux. Toutefois, le flux radiatif solaire constitue incontestablement l'essentiel de la source du flux énergétique dans la plupart des écosystèmes [67].

2.1 Énergie solaire :

Les radiations solaires parvenant à la limite supérieure de l'atmosphère ont des longueurs d'onde comprises entre 10^{-4} μm et plusieurs kilomètres. Cependant 99 % de l'énergie est véhiculée par des longueurs d'onde comprises entre 0,2 et 4 μm , 42 % l'étant par la partie visible du spectre lumineux dont les longueurs d'onde sont comprises entre 0,38 et 0,75 μm [71].

2.2 Une inégale répartition de l'énergie solaire en fonction de la latitude :

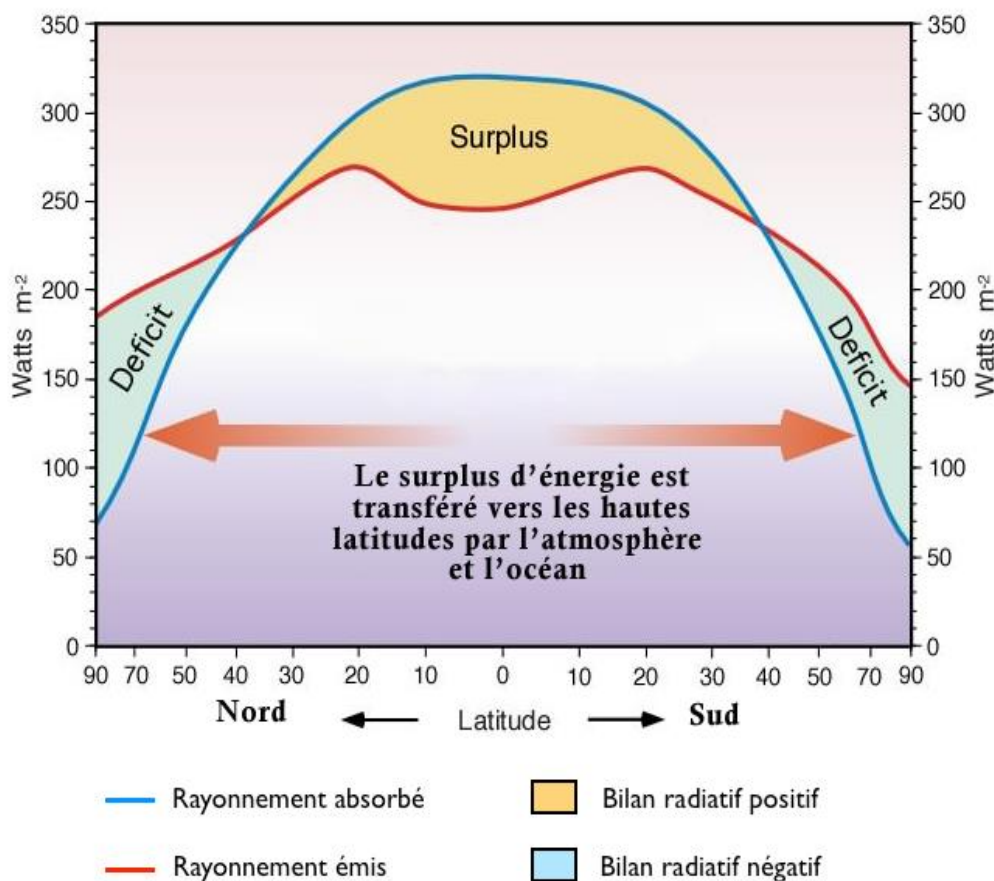


Figure 02 : la courbe représentative d'inégale répartition de l'énergie solaire [67].

- Le bilan énergétique de la Terre est positif entre 0° et 40° c'est-à-dire que ces régions absorbent davantage d'énergie qu'elles n'en perdent [69].
- Il est négatif entre 40° et 90° de latitude, ce qui signifie que ces régions perdent davantage d'énergie qu'elles n'en reçoivent [69].
- Ce bilan énergétique nécessite le transfert de chaleur permanent entre l'équateur et les pôles.

Le bilan énergétique (ou **bilan radiatif**) correspond la différence entre l'énergie absorbée par la Terre et l'énergie qu'elle émet sous la forme d'infrarouge vers l'espace [69].

2.2.1 L'énergie solaire à l'origine des mouvements atmosphériques :

-L'énergie solaire génère des mouvements rapides qui mélangent les gaz et aérosols dans l'atmosphère.

-Dans la troposphère, on observe des mouvements verticaux et horizontaux qui donnent naissance à des cellules de circulation atmosphérique.

Le moteur des mouvements verticaux est constitué par la différence de température et/ou de densité de l'air [93].

-Dans la stratosphère, les mouvements sont essentiellement verticaux.

-La quantité de vapeur d'eau troposphérique, liée à une évaporation des masses d'eau terrestres, est inégalement répartie à la surface du globe. Principalement localisée au Niveau de l'équateur, la quantité de vapeur d'eau diminue lorsque l'on se déplace vers les pôles [93].

-La vapeur d'eau correspond à de l'air chaud et présente une densité plus faible que l'air froid. Cette différence de densité provoque des mouvements ascendants d'air au niveau de l'équateur [93].

-La vapeur d'eau se condense lorsque les conditions du milieu permettent de passer le point de rosée (passage de la forme gazeuse à la forme liquide) de la molécule d'eau

Les déplacements horizontaux et verticaux des masses d'air troposphériques participent à la création de cellules de convections qui vont assurer les transferts d'énergie entre l'équateur et les pôles [93].

cellule de convection atmosphérique

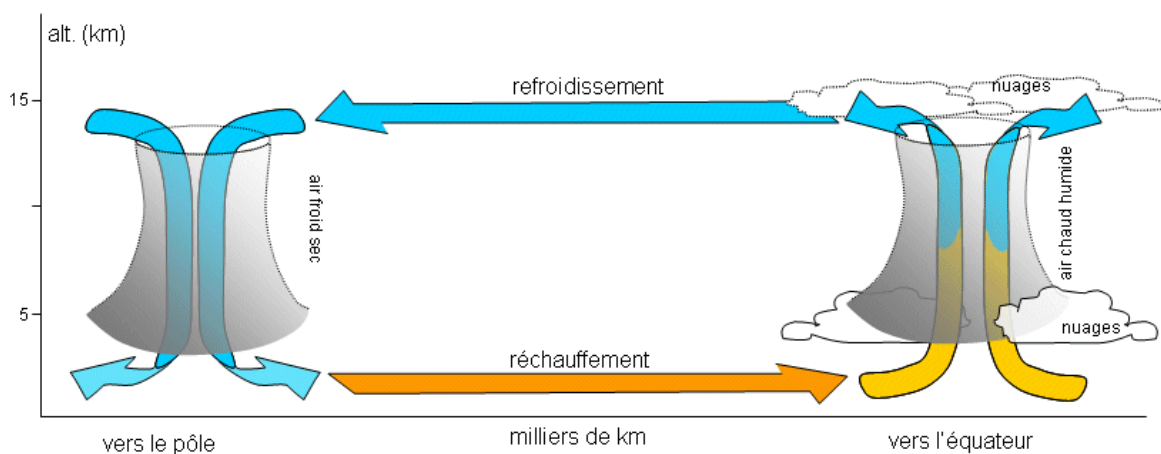


Figure 03 : schéma représentatif du déplacement horizontal et vertical de la masse d'air [90].

2.2.2 L'énergie solaire à l'origine des courants Océaniques :

On distingue deux types de mouvements dans les océans :

A- Les mouvements d'eau affectant les masses d'eaux superficielles :

-Les courants superficiels chauds ou froids, qui entraînent le déplacement assez rapide d'une faible épaisseur d'eau.

-Les eaux océaniques de surface sont mises en mouvements sous l'action des vents : Ces mouvements d'eau dépendent donc indirectement de l'inégale répartition de l'énergie solaire, moteur des mouvements d'air [90].

-À l'échelle du globe, la trajectoire de ces courants de surface est influencée par la force de Coriolis et par la disposition des continents [90].

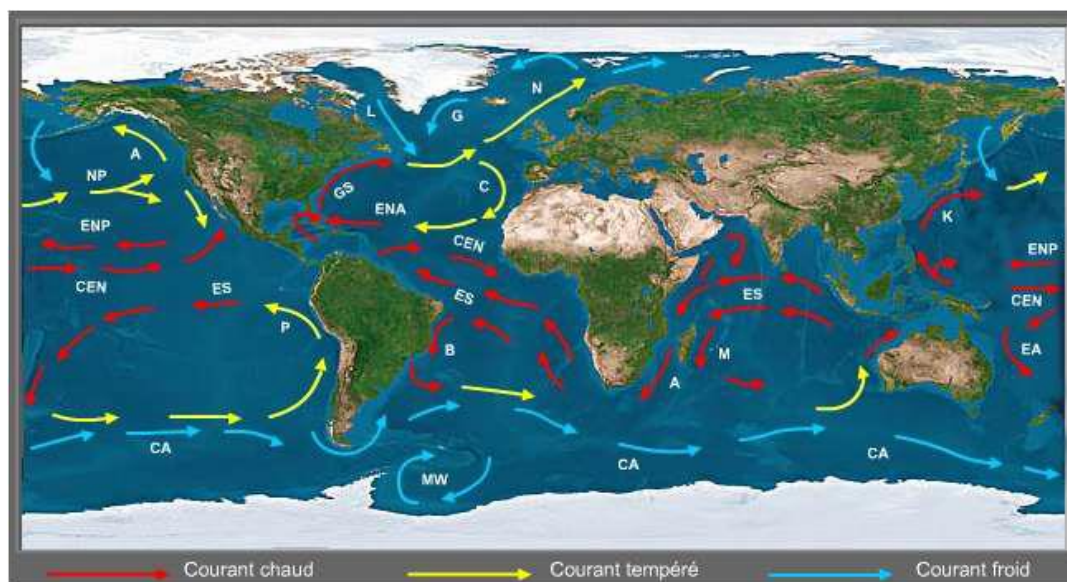


Figure 04 : les courants de surface chauds et froids [90].

B- Les mouvements affectant les masses d'eau profondes :

Les courants profonds froids sont caractérisés par le déplacement lent et massif d'une importante épaisseur d'eau : ces mouvements résultent de différence de densité.

La densité de l'eau dépend essentiellement de deux facteurs :

- La température (plus la température augmente, plus la densité diminue)
- La concentration en sels minéraux dissous ou salinité (plus la salinité augmente, plus la densité augmente) [83].

Au niveau des pôles, une augmentation de la densité des eaux de surface provoque leur enfoncement, ce qui génère des courants profonds.

Ces eaux remontent vers la surface en d'autres lieux du globe, en particulier près des côtes et au niveau de l'équateur.

Ces eaux remontent vers la surface en d'autres lieux du globe, en particulier près des côtes et au niveau de l'équateur [88].

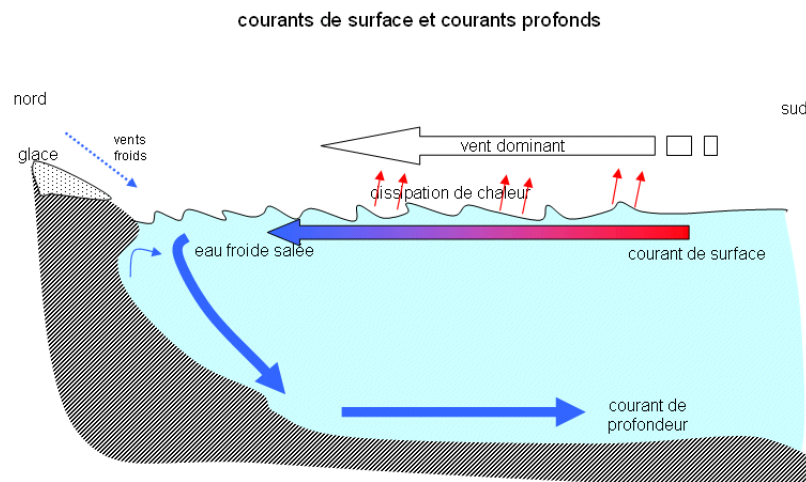


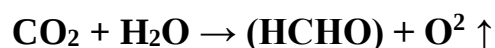
Figure 05 : schéma représentatif des courants de surfaces et profonds [88].

Le Bilan :

L'inégale répartition de l'énergie solaire et **la rotation de la Terre** animent les masses océaniques de deux types de courants : les courants **de surface** et les courants **profonds**. Ces deux types de courants ont des vitesses de déplacements différents. Ces vitesses sont plus faibles que **dans l'atmosphère** [97].

3. Photosynthèse :

Dans la biosphère, la plus grande partie des êtres vivants *autotrophes*, c'est-à-dire capables de synthétiser eux-mêmes leur matière organique à partir d'éléments minéraux et d'un apport énergétique, sont des végétaux. Grâce à leur chlorophylle, ces organismes captent de l'énergie solaire en réalisant une réaction catalytique dont l'équation globale très simplifiée est la suivante :



Le terme (HCHO) représente l'élément de base d'un glucide. Au sens chimique du terme, cette oxydoréduction nécessite l'apport de 468 kJ par mole (12 g) de carbone assimilé (ou 44 g de dioxyde de carbone) et (32 g) de dioxygène dégagé. Nous verrons plus loin comment s'effectue la conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique, momentanément stockée dans la matière vivante. La chlorophylle n'utilise toutefois pas la totalité de l'énergie solaire parvenant à la surface de la planète. Globalement, les radiations utilisables par la photosynthèse ne représentent que 21 % du flux radiatif total parvenant à la surface de la terre [73].

La lumière blanche, visible à nos yeux, émise par une source lumineuse, soleil ou lampe électrique, est composée

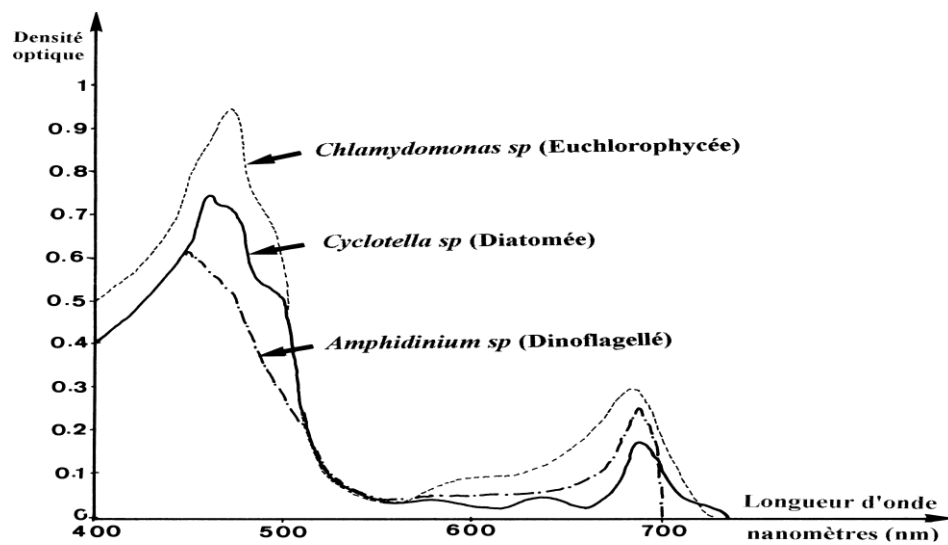
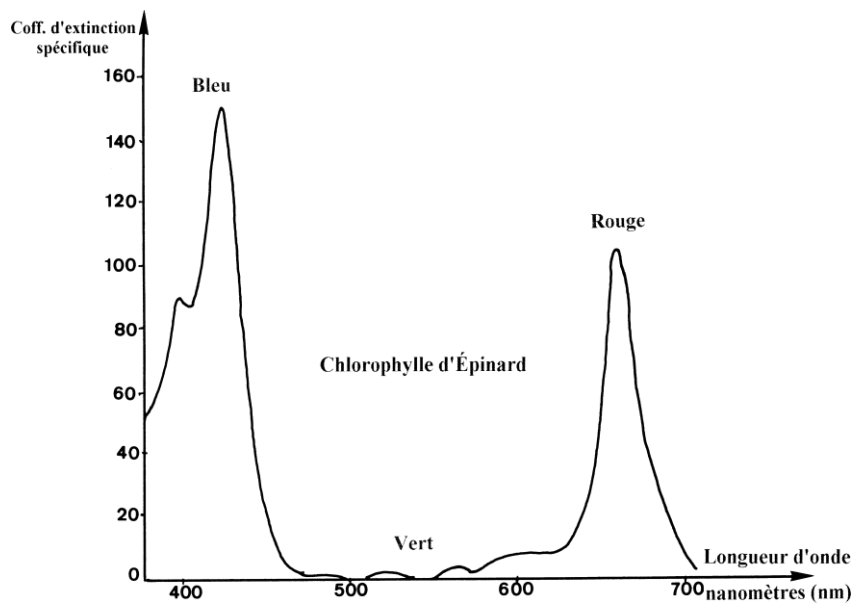
d'un spectre de plusieurs radiations dont les longueurs d'onde varient de 0,38 à 0,75 μm . En interposant un prisme sur un faisceau lumineux, on décompose la lumière blanche en un spectre de radiations qui sont celles observées dans un arc-en-ciel : violet, indigo, bleu, vert, jaune, orangé, rouge. Toutes ces radiations n'ont pas la même efficacité vis-à-vis de la photosynthèse [73].

3.1 Spectre d'absorption de la chlorophylle :

Réalisons un montage expérimental simple. Interposons une petite cuve à faces parallèles contenant une solution de chlorophylle brute sur le faisceau d'une lumière blanche. Plaçons ensuite un prisme sur le trajet du faisceau qui sort de la cuve. Nous constatons alors que le spectre des longueurs d'onde qui ont traversé la cuve n'est pas complet.

L'absorption est essentiellement concentrée dans les parties bleues, de 0,38 à 0,44 μm , avec un maximum à 0,43 μm et dans les parties rouges du spectre, de 0,62 à 0,68 μm avec un maximum pour 0,63 μm . Les longueurs d'onde correspondant au jaune et surtout au vert ne sont donc pratiquement pas absorbées et traversent les feuilles sans être arrêtées par les chloroplastes. C'est pour cette raison que les végétaux apparaissent à notre vue de couleur verte dominante. En fait, si la chlorophylle est bien le seul pigment à réaliser le processus de la photosynthèse, l'absorption de l'énergie lumineuse est favorisée par d'autres pigments [61].

Les cellules végétales, comme nous le montrerons au chapitre en réalisant une chromatographie, contiennent, outre la chlorophylle, des carotènes, des xanthines, des xanthophylles... qui diffèrent suivant le groupe systématique végétal. Ces pigments exercent un rôle de « réflecteur » en transmettant par résonance à la chlorophylle une part de l'énergie qu'ils ont eux-mêmes captée. Cela conduit à des spectres d'absorptions réels, pour certaines cellules végétales, qui diffèrent de celui de la chlorophylle brute de la **(figure 06)**. Ainsi, le spectre d'absorption d'Algues *in vivo* **(figure 07)** montre un accroissement de l'utilisation des rayonnements situés dans le bleu comparativement à celle observée pour la partie rouge du spectre. La plupart des pigments accessoires captent l'énergie associée au rayonnement de courtes longueurs d'onde [61].



3.2 L'énergie auxiliaire :

Lorsque nous avons indiqué que la synthèse d'une mole d'élément de base d'un glucide par voie photosynthétique demandait un apport de 468 k joules, nous ne considérons que la seule énergie nécessaire à cette biosynthèse [55].

Or, si la plante ne recevait que ce seul apport énergétique, elle serait dans l'incapacité totale de synthétiser sa matière organique. En fait, d'autres quantités d'énergie, ne transitant pas par la matière organique sont tout aussi indispensables au fonctionnement des écosystèmes. Nous ne présenterons pas ici toutes les formes d'énergie auxiliaire impliquées dans la bonne marche des systèmes naturels. Nous démontrerons simplement leur rôle essentiel à partir de quelques exemples [55].

L'équation globale de la photosynthèse donnée antérieurement est volontairement extrêmement simplifiée, les végétaux n'étant pas composés que de glucides. Pour qu'une plante se développe, elle doit disposer non seulement de lumière mais aussi d'éléments minéraux : azote, phosphore, potassium, calcium, magnésium...

Pour être utilisés par le végétal, ces éléments doivent être dissous dans l'eau, interstitielle du sol sous forme de solutions salines, puis après absorption racinaire, être véhiculés jusqu'aux feuilles, où ils sont intégrés dans la matière organique par la photosynthèse. Chez les plantes, dont certaines atteignent plusieurs dizaines de mètres de hauteur, il n'y a pas de « cœur » pour pomper la sève brute. La montée de celle-ci dans les vaisseaux du bois s'effectue par une succion de l'eau du sol, suite à la transpiration réalisée au niveau des feuilles (**figure 08**) [55].

La nature et l'importance de l'énergie impliquée dans le processus de succion de la solution saline du sol peuvent être démontrées à partir d'un exemple emprunté à Frontier et Pichod-Viale (1991). Depuis de nombreuses années, les agronomes ont établi la notion de coefficient transpiratoire. Il s'agit de la quantité d'eau qui doit traverser la plante pour qu'elle synthétise une quantité donnée de matière organique. Il est classiquement admis que la production de 20 t de matière fraîche végétale par hectare de prairie nécessite un apport de 2 000 t d'eau [72].

Le coefficient transpiratoire est alors de $2\,000/20 = 100$. Si nous estimons, conformément à l'équation globale de la photosynthèse, que la composition de la matière végétale est (HCHO), le carbone représente environ 40 % du poids sec (poids après dessiccation) d'une Graminée. Comme ces plantes contiennent 80 % d'eau, ce poids sec ne représente que 20 % du poids frais. La teneur en carbone du végétal frais est donc de $0,40 \times 0,20$ (40 % de 20 %) = 0,08, soit 8 %. Une Graminée contient donc 0,08 g de carbone par gramme de poids frais. Le coefficient transpiratoire étant de 100, il faut donc 100 g d'eau transpirée pour permettre l'assimilation de 0,08 g de carbone par la plante. Ceci conduit à calculer que, pour l'incorporation de 1 g de carbone dans la matière végétale, il faut $100/0,08 = 1\,250$ g d'eau. La quantité d'eau transpirée représente donc, en termes de masse, 1 250 fois la quantité de carbone fixé. Toutefois, comme nous le détaillerons ultérieurement, il s'agit d'un calcul très théorique, le carbone considéré ici étant celui retrouvé dans la plante lors de la récolte. En fait, le végétal a fixé environ 2 fois plus de carbone [72]. 50 % ont été perdus dans le milieu

extérieur, durant la vie de la plante, par respiration et excrétion de molécules organiques. L'eau transpirée représente donc $1\,250/2 = 625$ fois la masse de carbone assimilé par voie photosynthétique pendant la même période. D'un point de vue énergétique, nous savons que l'activité photosynthétique demande un apport de 470 joules pour 12 g de carbone assimilé. L'incorporation de 12 g de carbone dans la matière organique végétale s'accompagne donc de l'évaporation de $12 \times 625 = 7\,500$ g d'eau. Sachant que l'évaporation de 1 g d'eau demande un apport de chaleur de 2,26 joules, l'énergie nécessaire à l'évaporation des 7 500 g d'eau sera donc de $7\,500 \times 2,26 = 17$ kilojoules [72].

Il apparaît ainsi que l'incorporation dans la matière végétale de 12 g de carbone nécessite un apport énergétique de :

- 470 joules pour la seule réaction photosynthétique ;
- 17 kilojoules pour l'évaporation de la quantité d'eau indispensable à la montée de la sève brute.

La plante utilise donc 17/0,47, soit environ 36 fois plus d'énergie pour transpirer, donc pour faire parvenir aux feuilles les éléments minéraux indispensables à ses biosynthèses, que pour la réaction photosynthétique proprement dite. Cette énergie, non prise en compte dans le bilan énergétique des réactions métaboliques, est totalement indispensable au fonctionnement du système [72].

L'évaporation de l'eau, au niveau des feuilles, est initiée par l'échauffement local, c'est-à-dire par un processus d'ordre purement physique. Cet échauffement est essentiellement lié à l'absorption préférentielle des rayonnements infrarouges par les gouttelettes d'eau transpirées. Ces longueurs d'onde transmettent 48 % du flux énergétique solaire global, alors que les rayonnements utilisés par la réaction photosynthétique n'en représentent que 21 %. Cela fait un rapport de l'ordre de 2 entre les deux groupes de longueurs d'onde. On voit qu'en fait, le système utilise les infrarouges de manière beaucoup plus efficace que la partie visible du spectre lumineux [74].

Par ailleurs, le processus d'évapotranspiration d'eau par les végétaux, que nous venons d'évoquer, ne pourrait perdurer s'il n'y avait renouvellement de l'air au contact des feuilles. En effet, il apparaîtrait, très rapidement, à l'interface feuille-atmosphère :

- une saturation de l'air en vapeur d'eau bloquant toute évaporation supplémentaire, donc toute montée de sève brute [74];
- une saturation en oxygène provenant de la photosynthèse, ce qui inhiberait la poursuite de ce processus métabolique [6];
- un épuisement du dioxyde de carbone de l'air, source de carbone indispensable à la réalisation des biosynthèses [5].

Le vent arrache les molécules d'eau à la surface des feuilles et permet l'évacuation de l'oxygène produit et un apport de dioxyde de carbone. Il constitue également une énergie auxiliaire indispensable au métabolisme des plantes [13].

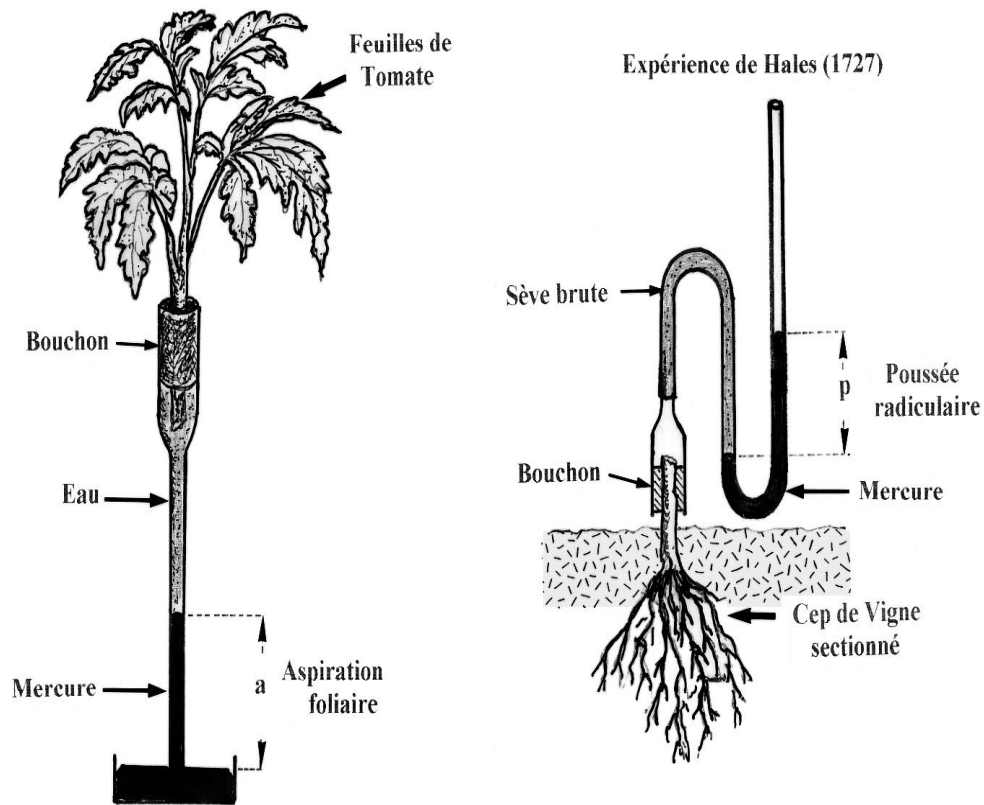


Figure 08 : Expériences simples montrant l'aspiration foliaire et la poussée radulaire [3].

Chapitre 2 : Dynamique des populations

Introduction :

La dynamique des populations en tant que discipline scientifique s'est construite par fusion de diverses approches, empiriques comme théoriques. Elle s'appuie sur la notion centrale de système population- environnement. On considère alors les individus d'une population et les interactions les plus directes avec leur environnement comme un système biologique raisonnablement isolé [8, 20].

Le système population-environnement reste cependant encore un objet biologique complexe, et, pour tenter d'en comprendre les mécanismes, la dynamique des populations moderne recourt de façon permanente à la modélisation. En effet, le caractère multiplicatif des processus de population et leur portée dans le temps font que la dynamique des populations échappe souvent à l'expérience immédiate et à l'intuition [26].

La dynamique des populations apporte donc des contributions de première importance à des recherches de biologie évolutive comme à des problèmes de gestion et de conservation de populations, qui constituent aujourd'hui une part importante des problèmes d'environnement [43, 100].

1. Comment se structurent les populations et quelles sont leurs relations avec l'environnement ?

1.1 Population :

Une **population** désigne l'ensemble des êtres vivants qui vivent dans un lieu donné et appartiennent à la même espèce. Ce sont donc des **individus qui interagissent entre eux (interactions intraspécifique)** mais aussi **avec les autres espèces présentes dans l'écosystème (interactions interspécifiques)** ou encore leur **milieu physico-chimique (biotope)** [48].

Population = Système [106].

Les propriétés d'une population sont :

- L'effectif (la densité),
- Le type de distribution spatiale des individus,
- La structure d'âge,
- La structure génétique,
- L'organisation sociale [44].

1.2 Les structures démographiques des populations :

La **structure démographique** d'une population désigne l'ensemble des paramètres caractérisant les individus de la population d'un point de vue quantitatif, **à l'exception des caractères génétiques** [45].

La variation d'effectif d'une population à dans un laps de temps donné dépend :

- Du nombre d'individus produits par reproduction sexuée ou asexuée (« natalité » n),
- Du nombre d'individus disparus suite au vieillissement ou suite à une cause accidentelle (par exemple : prédation) (mortalité m) [24],
- Du nombre de nouveaux individus arrivés dans le milieu, en provenance d'écosystèmes plus ou moins proches (immigration i) [24],
- Du nombre d'individus partant vers d'autres écosystèmes (émigration e) [24].

On peut résumer cela par l'équation suivante (ΔN : variation de l'effectif dans un laps de temps donné) [29] :

$$\Delta N = n - m + i - e$$

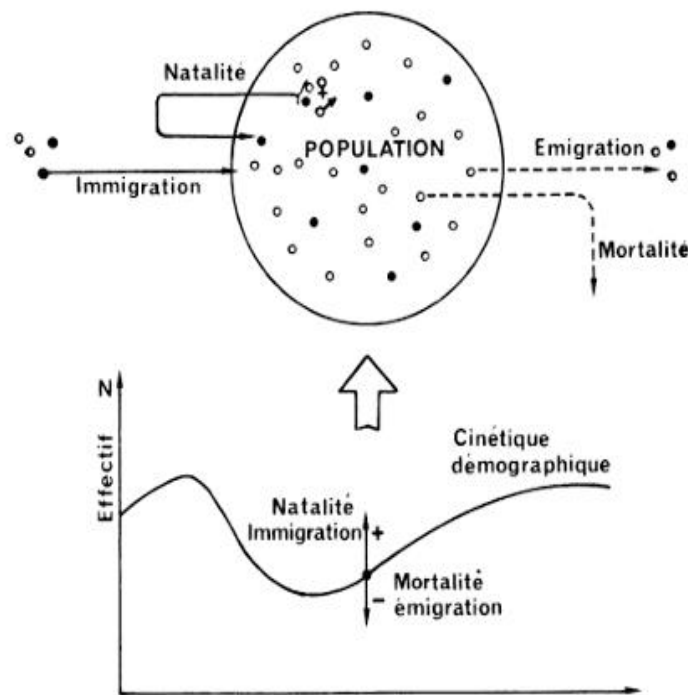


Figure 09 : représentation schématique des processus démographiques de leur action sur la cinétique des populations [21].

1.3 Les composantes de l'environnement :

L'environnement comprend, d'une manière très générale, le cadre climatique et physico-chimique où évolue la population, des sources de nourriture (espèces-proies, éléments minéraux ou matière organique morte selon le cas), des ennemis (prédateurs ou parasites, herbivores dans le cas des plantes) [47], et de nombreuses autres populations qui peuvent interagir avec l'espèce étudiée soit négativement (compétiteurs qui entrent en concurrence avec elle pour l'exploitation de la nourriture ou l'utilisation de l'espace) soit positivement (mutualistes ou symbiontes qui coopèrent avec elle pour assurer ou améliorer telle ou telle fonction). Il faut ajouter à cela toutes les espèces dont l'action sur le milieu modifie celui-ci dans un sens favorable ou défavorable à la population analysée. Enfin, pour chaque individu de celle-ci ses congénères constituent aussi une composante de l'environnement dont les effets doivent être pris en compte. Naturellement, en pratique, il suffit de ne retenir dans chaque cas que les facteurs ou espèces qui ont une action sensible sur la population étudiée et interviennent effectivement dans la dynamique [42].

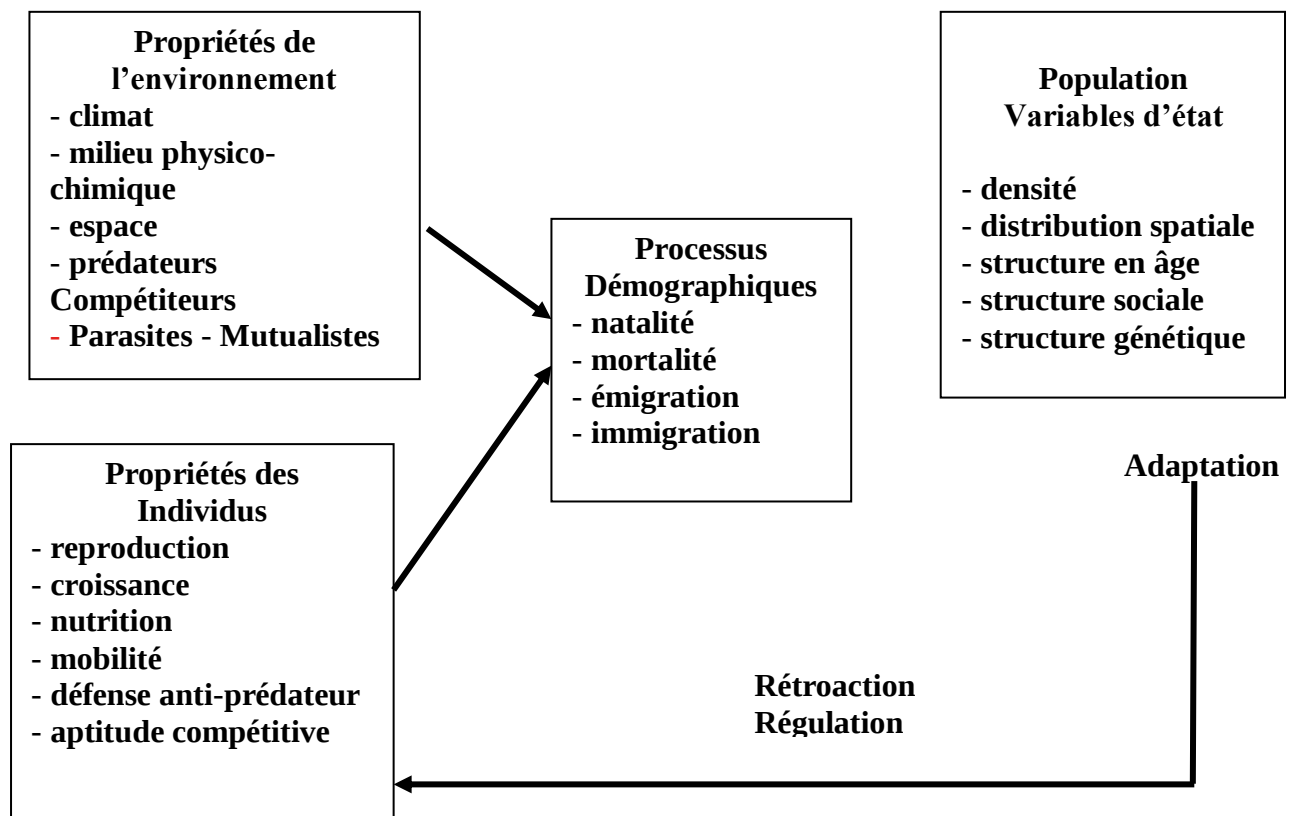


Figure 10 : Système population environnement [14].

Définir et caractériser l'environnement pertinent pour une espèce ou un ensemble d'espèces étudiées n'est pas toujours évident : il est nécessaire, pour cela de bien connaître la biologie de l'organisme en cause – ses capacités sensorielles, ses exigences éco physiologiques son comportement. L'écologiste doit donc approfondir simultanément sa connaissance de la population et celle de son environnement, et non considérer celui-ci comme connu a priori ou comme défini une fois pour toutes [15].

1.4 Distribution spatiale :

Les individus occupent souvent une **localisation donnée dans l'écosystème**, même s'ils peuvent évidemment **s'y déplacer**, voire **changé d'écosystème** (phénomène de **migration**) [31].

Trois grands types de répartition horizontale souvent en lien avec la biologie des organismes et/ou les caractéristiques du milieu : agrégative, uniforme, aléatoire [19, 25].

On peut distinguer :

- La **répartition uniforme** : les organismes sont répartis de manière homogène dans l'écosystème. Ce cas existe par exemple dans le cas d'**individus territoriaux** ayant des territoires de **taille sensiblement identique** (ex. Mésanges) [94].
 - La **répartition aléatoire** : les organismes sont répartis de manière hétérogène dans l'écosystème sans tendance particulière. Cette répartition peut être due par exemple à la **répartition aléatoire d'une ressource nutritive** (cas de certains organismes du sol qui dépendent de la présence ou non d'un débris qu'ils fragmentent) [27].
 - La **répartition agrégative** : les organismes sont répartis en groupe d'individus rapprochés. Ce cas existe dans des cas variés [57] :
 - **Répartition aléatoire d'une ressource nutritive** (comme le cas précédent) mais entraînant cette fois-ci des **agrégats d'individus** autour de la ressource [30].
- **Comportements sociaux** (= formation de sociétés animales : Fourmis, Mammifères variés...) ou **grégaire** (= **tendance naturelle des individus d'une même espèce à se regrouper** [30] ; on peut penser aux bancs de

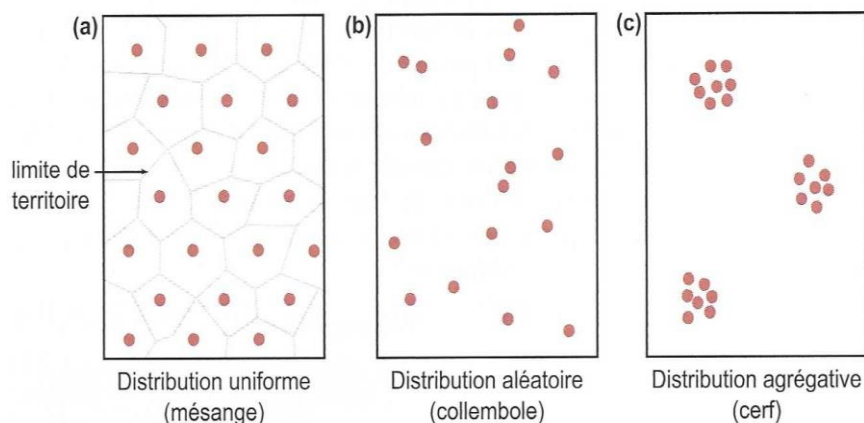


Figure 11 : principaux type de distribution spatiale des individus constituant une population [10].

La notion d'hétérogénéité les milieux naturels ne sont uniformes ni dans l'espace ni dans le temps : ils ont une certaine hétérogénéité ressentie d'ailleurs très différemment par les organismes considérés [123].

Soit un espace composé d'une multitude d'éléments a, b, c, d distribués au hasard. Ces éléments peuvent différer par des caractères physiques (température, éclaircissement, nature du sol...) ou par des caractères biotiques (densité des proies ou de prédateurs...). Certains organismes peuvent éventuellement développer toutes leurs activités, leur vie durant dans la même unité de la mosaïque. D'autres au contraire, utilisent ces diverses unités a, b, c, d à

proportion même de leur fréquence dans le milieu. On oppose ainsi, du point de vue de l'organisme considéré, à des environnements à gros grain (premier cas) à des environnements à grain fin (second cas). Si l'on se place au niveau de la population et non plus de l'individu on distingue trois types extrêmes d'utilisation du milieu [38].

Il est important de souligner ici que l'hétérogénéité et la variabilité des diverses caractéristiques des environnements naturels ne sont utilement définissables que par rapport au un type d'organisme étudié. C'est un problème d'échelle. Pratiquement on peut utiliser comme unité la durée moyenne qui sépare deux générations successives (« temps de génération » T) dans l'espèce considérée et comme unité d'espace la superficie moyenne du domaine vital (espace où s'inscrivent toutes les activités d'un même individu). Sur cette base dans le but d'étayer une théorie générale de l'évolution des stratégies adaptatives étroitement liées aux conditions du milieu [41].

- une utilisation indifférenciée, opportuniste, par l'ensemble des individus de la population (espèce généraliste composée d'individus tous généralistes, cas A) ;
- une utilisation globale indifférenciée de la population, mais avec spécialisation de fait des individus qui n'exploitent durant toute leur vie qu'un seul type d'élément (espèce généraliste composée d'individus spécialisés, cas B) ;
- une utilisation totalement sélective du milieu par l'ensemble de la population (espèce spécialisée vis-à-vis de l'élément a, b, c

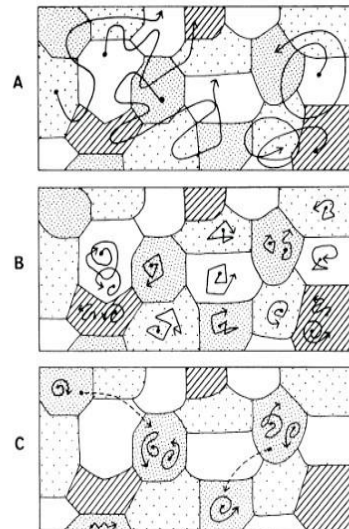


Figure 12 : type schématique d'utilisation d'un milieu hétérogène par une population [35].

2. Principaux paramètres propres aux écologies pour l'évaluation des populations :

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

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 posent de vrais problèmes de décompte des individus d'autant plus que les animaux sont mobiles et petits [52].

A- Le comptage direct : des individus à un instant t. est possible sur les végétaux quand on traite des 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 [50].

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

Plusieurs méthodes adaptées aux populations étudiées peuvent être envisagées. Elles n'impliquent dans un premier temps une stratégie d'échantillonnage. Celle-ci dépend aussi de la population concernée [40].

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 [1, 40].

Les prélèvements d'échantillons sont très largement utilisés pour les individus de petite taille (généralement invertébrés), faune du sol, plancton aquatique, benthos des rivières... Ils consistent à effectuer des prélèvements tous identiques suivant le plan d'échantillonnage adéquat [49].

Le problème reste alors de définir le volume le plus efficace à prélever qui dépend étroitement de la population étudiée et de son milieu. Dans ce cas, on prélève tous les individus de l'échantillon que l'on dénombre en laboratoire puis on essaie d'extrapoler les résultats à la population totale [17, 36].

B- Méthodes de marquage-recapture (= capture-recapture) : capture d'individus marqués (parfois numérotés, badgés...) et relâchage, puis collecte régulière d'individus avec comptage des individus recapturés [23, 33]. Le travail statistique suivant peut ensuite être appliqué (d'après **CAMPBELL & REECE, 2014**):

$$\frac{\text{Nombre d'animaux marqués recapturés}}{\text{Nombre total d'animaux capturés la seconde fois}} = \frac{\text{Nombre d'animaux capturés et marqués la première fois}}{\text{Population totale } N}$$

Par conséquent, s'il n'y a pas eu de naissances, de morts, d'immigration ou d'émigration, l'équation simple qui suit donne une estimation de la taille de la population, N :

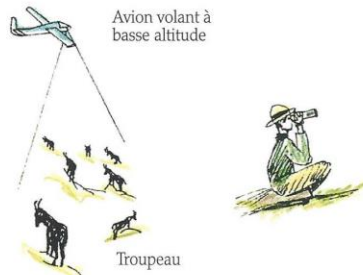
$$N = \frac{\text{Nombre d'animaux capturés et marqués} \times \text{Nombre d'animaux capturés la seconde fois}}{\text{Nombre d'animaux marqués recapturés}}$$

Par exemple, supposons qu'on capture 50 individus chez le Lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*) dans des cages, qu'on leur fixe une étiquette à une oreille et qu'on les libère. Deux semaines plus tard, on capture 100 individus et on vérifie les étiquettes. Si 10 de ces 100 Lièvres d'Amérique portent des étiquettes, on estime que 10 % des membres de la population sont marqués. Comme 50 individus ont été marqués au départ, on estime que la population totale comprend environ 500 Lièvres d'Amérique. Notez que l'on suppose qu'un individu marqué a autant de chances d'être capturé qu'un individu non marqué.

Le comptage direct :

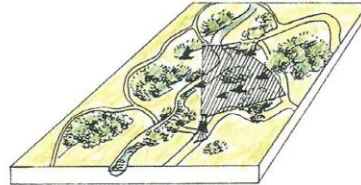
Différentes techniques ne permettent que d'estimer l'abondance relative des différentes espèces

Le comptage à vue



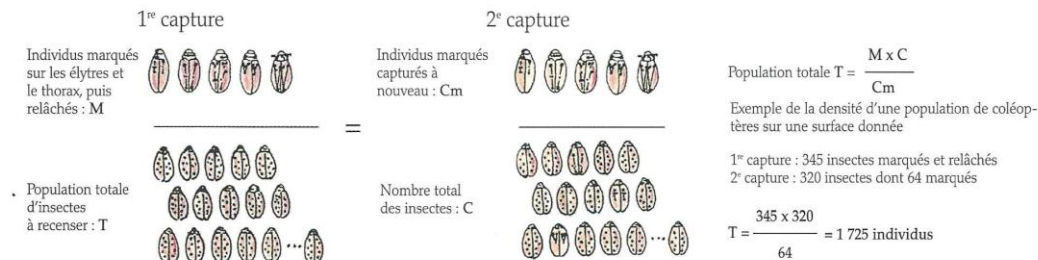
La technique des contacts visuels et sonores

Un observateur parcourt un réseau de sentier, il recherche un contact visuel et sonore avec l'espèce dont il veut évaluer l'abondance relative.



La méthode de capture-recapture (exemple d'une population de coccinelles)

Cette méthode permet d'estimer la densité d'une population. Elle est simple, ne met pas en péril la population, mais reste approximative



L'échantillonnage

Le but de l'échantillonnage est d'obtenir, à partir d'une surface donnée aussi restreinte que possible, une image fidèle de l'ensemble du peuplement. Des méthodes statistiques permettent de tester la représentativité des échantillons prélevés et d'extrapoler les résultats de l'échantillon à l'ensemble de la parcelle.

Un exemple en milieu terrestre : le recensement des insectes

Le carré de ramassage de 1 m²

... ou le biocénomètre



Le filet à papillons

Manche en bambou



Tissu de gaze légère

Cette technique est intéressante pour prélever les insectes peu mobiles ou fixés aux plantes.

Il prélève environ 10 % de la population d'insectes volants.

Un exemple d'échantillonnage sur les arbres de la forêt équatoriale : le radeau des cimes



Chaque échantillon de 1 à 3 kg de branches et de feuilles résultant d'un arbre est accompagné d'une fiche d'identification manuelle et informatique.

Figure 13 : Quelques méthodes de terrain pour recenser les populations [4, 16].

3. Croissance qui peut être modélisée par des modèles mathématique :

3.1 Qu'est ce qu'un modèle ?

Pour un observateur B, un objet A* est un modèle d'un objet A, dans le mesure où B peut être utilisé A* pour répondre à des questions qu'il se pose sur A [22].

Le modèle ne présente que certain propriété du réel il a une fonction sélective des propriétés du réel puisqu'il sépare le pertinent du non pertinent par rapport à la problématique concédée [22, 32].

Un modèle est adapté à une question donc la question précède la construction du modèle pour un même objet et une même question, il peut exister plusieurs modèles [51].

3.2 A Quoi sert un modèle ?

Un modèle peut être construit pour répondre à différent objectif et constituer :

- Un outil de recherche dans une perspective de modélisation il faut chercher les mécanismes qui interviennent de façon essentielle dans la problématique étudiée cela nécessite de formuler un certain nombre d'hypothèse sur les phénomènes à considérer ou non. Et la variabilité de ces hypothèses peut être testée au regard de la fiabilité du modèle à réalité [123].
- Un outil Pédagogique un modèle est une vision simplifiée de la réalité, c'est donc une présentation synthétique de la réalité utile pour faire plus facilement comprendre [37].
- Un outil de prévision un modèle permet de prévoir le comportement du système modélisé dans différentes situations et constitue un outil d'aide à la décision [37].

3.3 Un modèle simple de croissance des populations :

L'effectif des populations varie en fonction de l'équilibre entre le processus de recrutement (natalité + immigration) et les processus de disparition (mortalité + émigration) [44]:

$$N_t = N_{t-1} + (n+i-m-e)$$

$$r = \frac{N_t - N_{t-1}}{N_{t-1}}$$

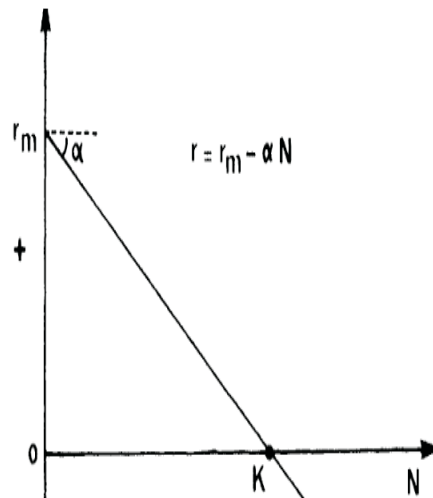


Figure 14 : Variation du taux de croissance par tête r en fonction de la densité de la population N , dans une relation de type linéaire [44].

3.4 Le modèle exponentiel [de Malthus] :

Est utilisé afin de quantifier l'accroissement démographique d'une population donnée dans un environnement idéal, c'est-à-dire où les ressources sont illimitées. [...] Il est vrai qu'une petite population peut croître rapidement durant un certain temps si elle se situe dans un milieu favorable. Par contre, en réalité, les ressources de l'environnement des individus concernés finiront forcément par s'épuiser et il y aura conséquemment [un accroissement] de la mortalité. Ce modèle n'est donc jamais représentatif de l'accroissement démographique réel [26].

Dans un écosystème sans entrave et ressources illimité on peut proposer la courbe exponentiel, on admet qu'il n'y a ni immigration ni émigration.

L'évolution de l'effectif peut être modélisée par une suite géométrique où r est le facteur par lequel l'effectif est multiplié entre deux observations ou taux d'accroissement, soit en temps discret [26].

$$N(t+1) = r \times N(t)$$

En temps continu l'accroissement infini d'une population peut être un modèle comme suit :

$$\frac{dN}{dt} = Nr$$

en obtient un effectif à l'instant t :

$$N_t = N_0 e^{rt}$$

N_t : effectif à l'instant t .

N_0 : effectif initial d'une population.

r : taux d'accroissement de la population ($r = \text{natalité} - \text{mortalité}$).

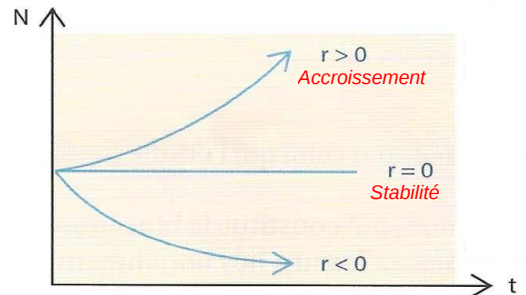
t : temps.

Signification de r

$r > 0$ accroissement de la population

$r = 0$ population stable

$r < 0$ population en déclin.



3.5 Le modèle logistique [de Verhulst] :

Tout comme Malthus, Verhulst créa un second modèle décrivant l'accroissement démographique d'une population donnée. Par contre, la différence majeure de l'invention de ce dernier est qu'il crée un modèle logistique intégrant dans son équation la notion de capacité limite du milieu. Cette dernière est « le nombre maximal d'individus d'une population qui peuvent vivre dans un milieu au cours d'une période donnée, sans dégradation de l'habitat ». Elle est notée **K** et sa valeur change selon l'abondance ou la rareté des ressources présentes dans le milieu en question. En effet, de nombreux facteurs sont limitant dans un habitat, tels que les sites appropriés de nidification, l'eau, la richesse du sol, la quantité de prédateurs, les abris adéquats et la quantité de nourriture [21].

Capacité biotique (= capacité **d'accueil du milieu** = capacité **limite du milieu** = charge biologique maximale) [21].

La **valeur de la capacité biotique K** dépend des **caractéristiques du milieu** dans lequel évolue la population.

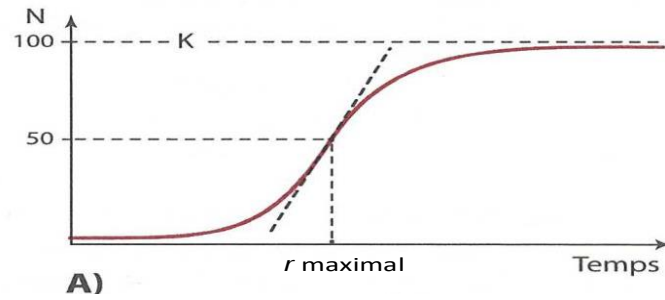


Figure 15 : la valeur de la capacité biotique K.

En temps discret :

$$N_{(t+1)} = (t) + rN_{(t)} - rN_{(t)} / k = (t) + N_{(t)} (1 - N_{(t)} / k)$$

En temps continu :

$$dN/dt = rN_t (1 - H_t/k)$$

On obtient l'effectif à l'instant t :

$$N_t = K (1 / (1 + (K/N_0 - 1)e^{-rt}))$$

N_t : effectif à l'instant t.

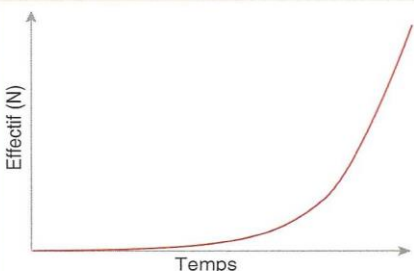
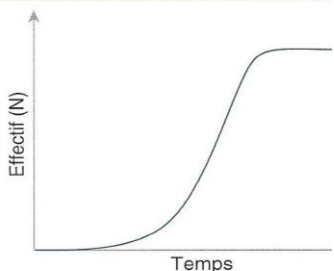
N_0 : effectif initial d'une population.

r : taux d'accroissement de la population (r = natalité - mortalité).

t : temps.

K : capacité biotique du milieu.

Tableau 1 : Bilan comparatif des deux modèles [30].

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

A. Les variations densité-dépendantes, conséquences de la compétition intraspécifique :

- On constate que la mortalité augmente (diminution du nombre d'individus) – ou la fécondité diminue – quand la densité augmente (**figure 15**). Cette observation est généralisable à toutes les espèces [57].
- Cela s'explique par la présence limitée de ressources (espace, ressources nutritives...) dans le milieu : les individus d'une même espèce utilisant les mêmes ressources, il y a nécessairement compétition intraspécifique entre eux [57].
- On peut définir un effectif maximal qui correspond au nombre maximum d'individus d'une espèce qu'un milieu donné peut compter en lien avec la limitation des ressources disponibles : c'est la capacité limite K du milieu (exemple : **figure 16** pour le Capucin des grains) [47].

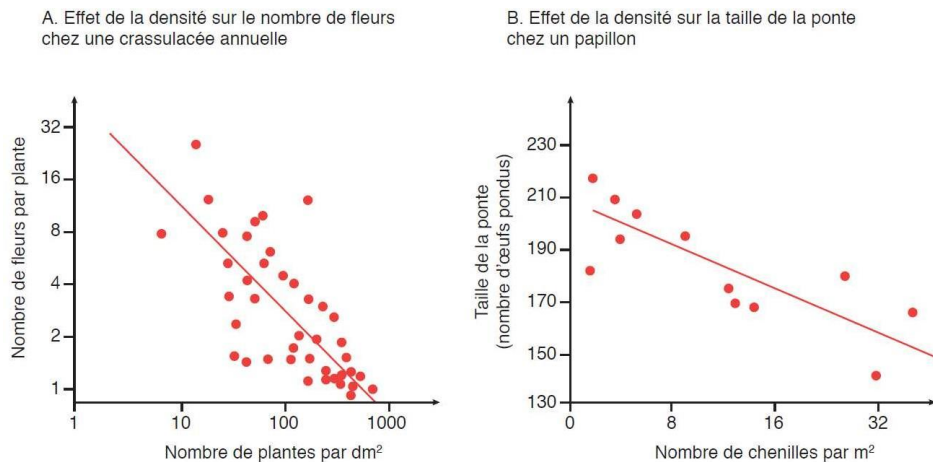


Figure 16 : Effet de la densité sur l'effectif des populations [57].

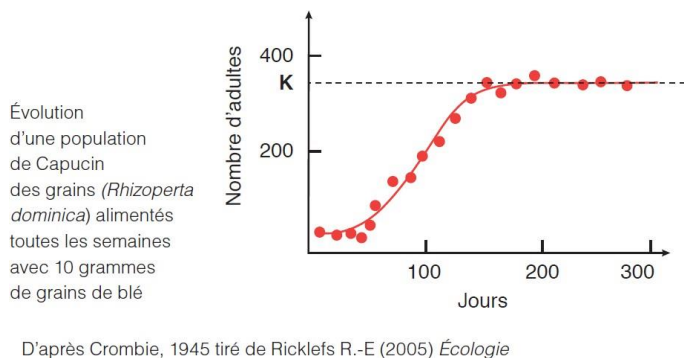
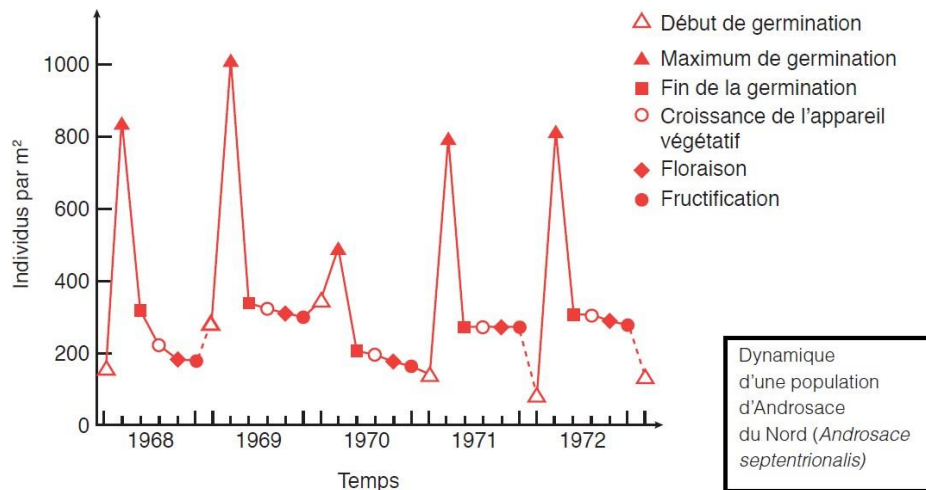


Figure 17 : Capacité limite d'un milieu [47].

B. Les variations non densité-dépendantes, conséquence de la pression exercée par le biotope et les relations interspécifiques :

Effet du biotope (y compris ses variations saisonnières) :

- Les fluctuations du biotope (disponibilité d'une ressource comme la lumière, les ressources nutritives, la présence d'un agent toxique...) peuvent influencer positivement ou négativement les effectifs d'une population [14].
- Des variations saisonnières d'effectifs sont à noter pour beaucoup d'espèces en lien avec les fluctuations saisonnières du milieu (température, lumière, disponibilité en eau ou autres ressources...) (exemple : **Figure 18**) [10].



L'Androsace du Nord est une plante angiosperme annuelle. Les graines produites ne sont pas comptabilisées comme des individus tant qu'elles n'ont pas germé.

D'après Symonides, 1979 tiré de Begon M. et al. (2008) *Essentials of Ecology*

Figure 18 : Des variations saisonnières d'effectifs [10].

C- Effet des relations interspécifiques :

- Les relations interspécifiques sont variées et ont des influences variables sur l'effectif des populations :
- Influence positive pour les relations bénéfiques (symbioses, parasitisme ou prédation pour le parasite/le prédateur...) qui augmentent la survie d'un ou deux protagonistes, et donc l'effectif de sa/leur population [42].
- Influence neutre parfois.
- Influence négative pour les relations néfastes (prédation pour la proie, parasitisme pour l'hôte, compétition pour une ressource...) qui diminuent la survie d'un ou deux protagonistes, et donc l'effectif de sa/leur population [42].

Chapitre 3 : l'eau dans l'environnement.

Introduction :

L'eau et l'environnement apparaissent comme deux grands problèmes étroitement liés à l'évolution de l'humanité. A première vue, l'eau est partout, mais sa disponibilité semble limitée (**3/4 de la surface de la planète**) [9].

Le caractère banal de l'eau qui nous environne, fait parfois oublier que ce liquide qui nous est si familier s'avère en réalité, par ses propriétés si particulières à la fois le fluide le plus indispensable à la vie et celui dont la complexité est la plus remarquable.

La vie est apparue dans l'eau, il y a environ 3 milliards d'années, sous la forme de microorganismes unicellulaires qui furent les lointains ancêtres de tous les êtres vivants actuels. Ainsi, sont apparus les algues, les poissons puis, plus tard, les ancêtres des amphibiens (grenouilles, tritons), qui ont marqué la première adaptation des êtres vivants à l'air libre, hors de l'eau [9].

En dehors de sa fonction biologique, on peut dire que l'histoire du développement industriel s'est construite en partenariat avec l'eau. Depuis toujours l'eau est indissociable de l'activité humaine. La révolution industrielle du 19^{ème} siècle, en valorisant la vapeur d'eau, et à permis le développement de la capacité de production, l'eau est devenue une matière indispensable au fonctionnement des usines.

1. Composition et structure de la molécule d'eau :

Bien que la formule **H₂O** soit relativement simple, il existe de très nombreuses combinaisons possibles des éléments hydrogène et oxygène qui comportent chacun plusieurs isotopes. L'eau pure est donc un mélange de plusieurs molécules, chimiquement identiques, mais ayant des propriétés physiques distinctes. Cependant, l'eau ordinaire est constituée essentiellement de molécules ¹H₂¹⁶O, comme le montre le tableau 1 qui donne la **composition isotopique moyenne de l'eau** [28].

Tableau 2 : Composition isotopique moyenne de l'eau [28].

Molécules	Abondance relative (% en masse)
¹ H ₂ ¹⁶ O	99,70
² H ₂ ¹⁶ O ou D ₂ O	0,000002
³ H ₂ ¹⁶ O ou T ₂ O	Traces
¹ H ₂ ⁸ O	0,20
¹ H ₂ ¹⁷ O	0,04
¹ H ₂ ¹⁶ O ou HDO	0,03

La molécule d'eau est constituée d'un **édifice électronique stable**, qualitativement semblable au néon, qui cependant **ne réalise pas un équilibre électrique parfait**. En effet, à cause de l'électronégativité marquée de l'oxygène, et de sa tendance à accaparer les deux électrons d'hydrogène, il s'ensuit une **déformation de la structure** à l'origine des **caractéristiques géométriques essentielles** de la molécule d'eau, qui est **dissymétrique** et conforme.

Du point de vue électrique, cela se traduit par un **caractère polaire** de la molécule d'eau (**figure 18**), présentant un moment électrique permanent, qui permet d'**expliquer les extraordinaires, pour ne pas dire aberrantes, propriétés de l'eau**, qui font qu'elle n'a pas les caractéristiques d'un liquide parfait [34].

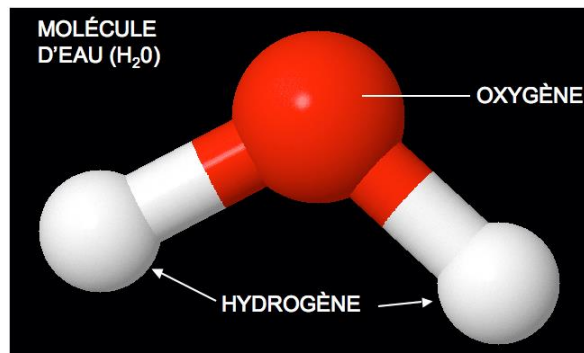


Figure 19 : Représentation schématique de la polarité de l'eau [34].

1.1 Différent état de l'eau :

Comme pour la plupart des corps, l'eau peut se présenter sous trois états ou phases : **solide** (glace), **liquide** (eau proprement dite), et **gazeux** (vapeur d'eau). Ces trois phases coexistent dans la nature, toujours observables deux à deux, et plus ou moins en équilibre : eau-glace, glace vapeur, eau-vapeur, selon les conditions de température et de pression.

Il existe cependant un point, dit **point triple** pour lequel les trois phases sont rigoureusement en équilibre, à la température de 0,01 °C et sous une pression de 4,6 mm Hg (613 Pa) [64].

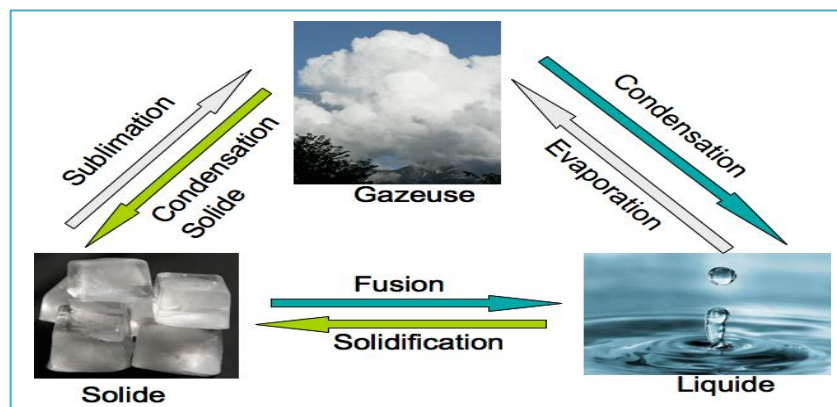


Figure 20 : Les trois états d'eau [64].

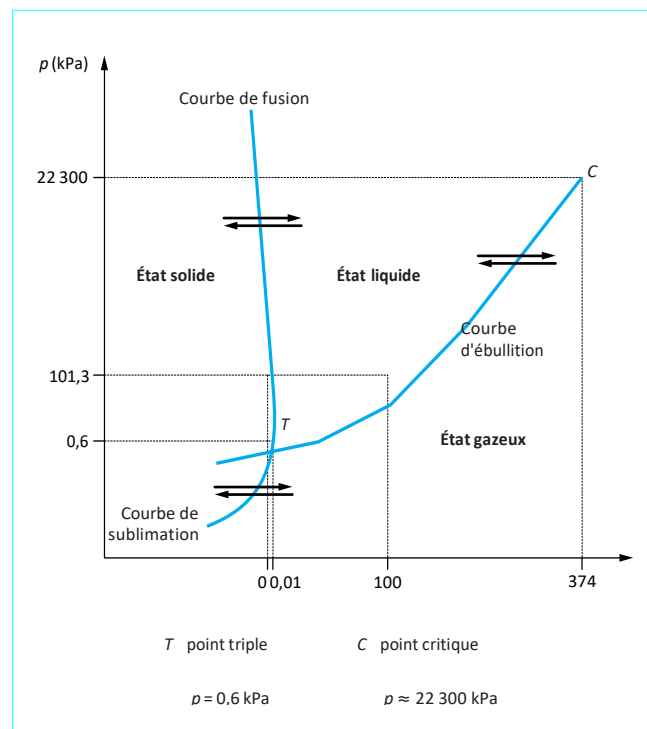


Figure 21 : Diagramme des phases de l'eau [64].

2. Les caractéristiques physique et chimique des eaux :

2.1 Température :

C'est une caractéristique physique importante, elle joue un rôle dans la solubilité des sels et surtout des gaz, dans la détermination du pH pour la connaissance de l'origine de l'eau des mélanges éventuels. Sa mesure est nécessaire pour accéder à la détermination du champ de densité et des courants. D'une façon générale, la température des eaux superficielles est influencée par la température de l'air et ceci d'autant plus que leur origine est moins profond. Selon leurs températures, les eaux naturelles sont classées comme suit; hypothermies, hyperthermies [7].

2.2 Dureté :

La dureté ou titre hydrotimétrique d'une eau est une grandeur reliée à la somme des concentrations en cations métalliques calcium, magnésium, aluminium, fer, strontium etc. présents dans l'eau, les deux premiers cations (Ca^{2+} et Mg^{2+}) étant généralement les plus abondants. Comme le calcium est un des ions les plus abondants, il devient donc un bon

indicateur de la dureté de l'eau. Une eau à titre hydrotimétrie élevée est dit « dure » dans le cas contraire il s'agit d'une « douce » [9].

2.3 Turbidité :

La turbidité de l'eau est liée à sa transparence. Elle donne une idée sur la teneur en matière en suspension. Les eaux troubles sont chargées de substances finement divisées (*grains de silice, matière organique, limons...*), elles forment parfois d'importants dépôts dans les tuyauteries et dans les réservoirs [7].

2.4 Conductivité électrique :

La conductivité électrique d'une eau est la conductance d'une colonne d'eau entre deux électrodes métalliques de 1 cm² et distantes l'une de l'autre de 1 cm. La conductivité est une mesure de la capacité de l'eau à conduire un courant électrique, donc une mesure indirecte de la teneur de l'eau en ions. Ainsi, plus l'eau contient des ions comme le calcium (Ca²⁺), le magnésium (Mg²⁺), le sodium (Na⁺), le potassium (K⁺), le bicarbonate (HCO₃⁻), le sulfate (SO₄²⁻) et le chlorure (Cl⁻), plus elle est capable de conduire un courant électrique et plus la conductivité mesurée est élevée [9].

2.5 Potentiel d'hydrogène pH :

Le pH ou le potentiel d'hydrogène est le logarithme décimal de l'inverse de sa concentration en ions d'hydrogène (H⁺), il est inférieur ou supérieur à 7 suivant que l'eau est acide ou basique. Il n'a pas de la signification hygiénique mais il représente une notion importante de la détermination de l'agressivité de l'eau et la précipitation des éléments dissous.

2.6 Nitrate et Nitrites:

Les nitrates NO₃⁻ présents dans le sol, dans les eaux superficielles et souterraines résultent de la décomposition naturelle, par des microorganismes, de matière organique azotée telle que les protéines végétales, animales et les excréments animaux. L'ion ammonium formé est oxydé en nitrates. La présence de nitrates dans l'environnement est une conséquence naturelle du cycle de l'azote. Les nitrites NO₂⁻ proviennent soit d'une oxydation incomplète de l'ammoniac, soit d'une réduction des nitrates. Une eau renferme une quantité élevée de nitrites (supérieur à 1 mg/l d'eau) [7, 9].

2.7 Phosphate :

Les ions phosphates contenus dans les eaux de surface ou dans les nappes peuvent être d'origine naturelle : décomposition de la matière organique ; lessivage des minéraux, ou due aussi aux rejets industriels (*agroalimentaire...etc.*), domestiques (*poly-phosphate des détergents*), engrais (*pesticides...etc.*). En l'absence d'apport d'oxygène, les phosphates

n'existent qu'à l'état de traces dans les eaux naturelles, leur introduction dans les eaux de surfaces (rivières, lacs) se fait par les eaux usées dont l'épuration est souvent insuffisante [7, 9].

2.8 Matières organiques :

Les matières organiques susceptibles d'être rencontrées dans les eaux sont constituées par des produits de décomposition d'origine animale ou végétale, élaborés sous l'influence des microorganismes. Une eau riche en matière organique doit toujours être suspectée de contamination bactériologique ou chimique [7, 9].

3. Les réservoirs naturels d'eau :

1 milliard 340 millions de km^3 (soit $1,34 \times 10^{18} \text{ m}^3$), un volume impossible à se représenter et pourtant c'est la quantité totale d'eau se trouvant sur notre planète, cela sur une surface de l'ordre de 510 millions de km^2 [103].

Les océans, les mers et lacs salés constituent plus de 97 % de ce volume total d'eau ; cette eau salée s'avère très difficilement utilisable car les dispositifs de dessalement conduisent à des coûts de l'eau très onéreux voir prohibitifs. Il ne reste en définitive sur la terre que de l'ordre de 2,8 % sous forme d'eau douce dont 2,2 % sur les glaciers et calottes polaires (donc pas utilisables) et seulement 0,6 % qui sont répartis entre l'atmosphère et les eaux continentales constituées par les eaux superficielles (rivières, fleuves et lacs) et les eaux souterraines accumulées dans le sol et sous-sol [103].

Le véritable problème qui se pose est en réalité l'accessibilité de ces réserves en eau douce et leur localisation très irrégulièrement répartie, ce qui explique que souvent certaines régions du globe sont très défavorisées.

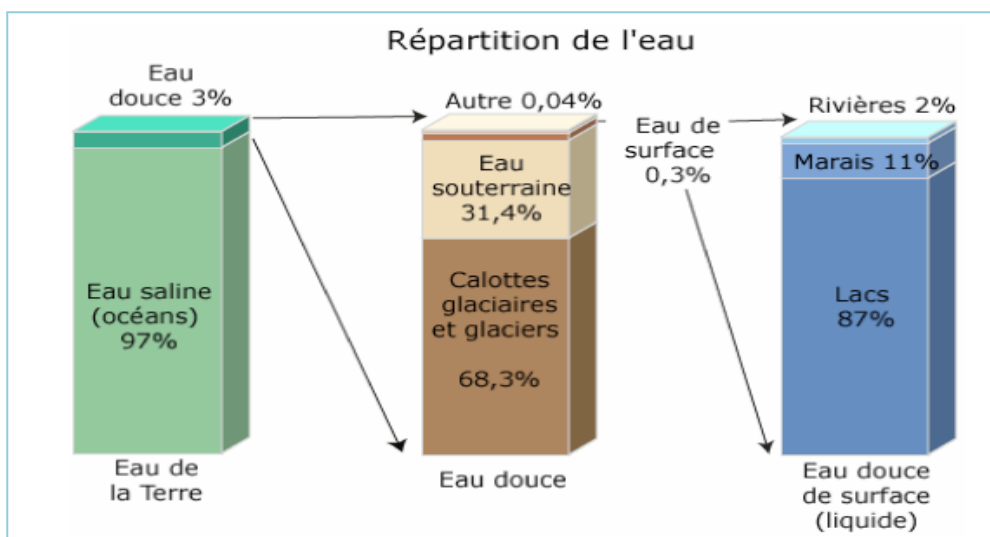


Figure 22 : Répartition de l'eau sur terre [103].

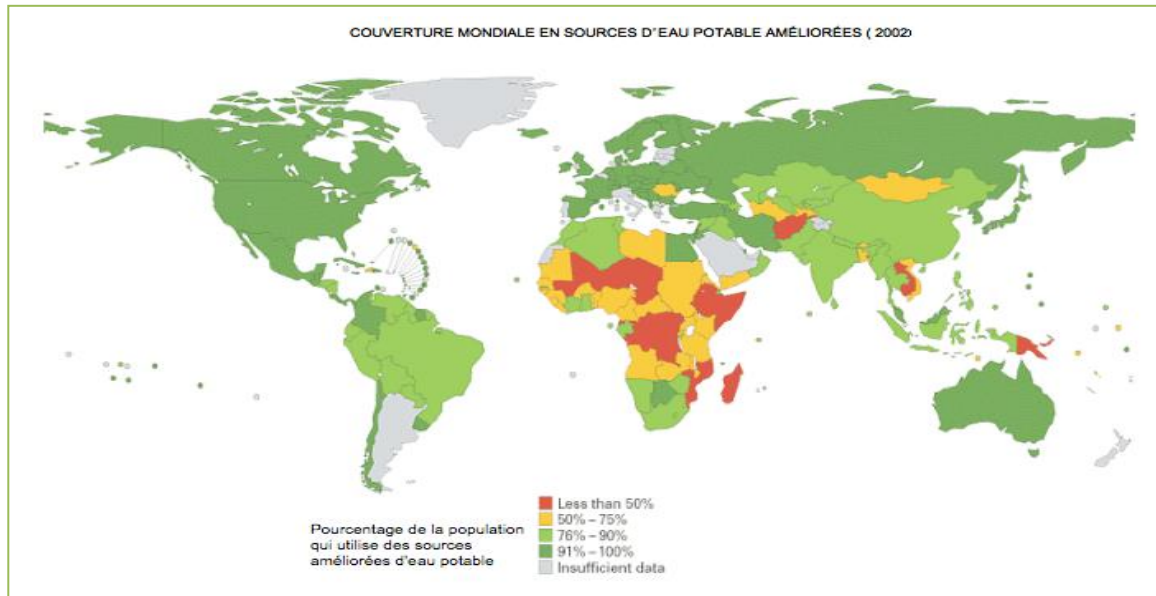


Figure 23 : Répartition inégale et la disponibilité des ressources hydriques [9].

4. Les cycles biogéochimiques :

En principe, un cycle évoque un circuit ferme, l'élément considère devant revenir à l'état initial après avoir suivi un parcours constitué par les différentes étapes de son histoire.

Dans le cas qui nous préoccupe ici, cela a un sens si l'on envisage le fonctionnement global du système terre, donc si l'on s'intéresse au bilan, aux transferts et aux stocks d'éléments à toutes les échelles de temps et d'espace ; c'est ce que l'on désigne alors par le terme cycle *global*. En réalité, des lors que l'on prend en compte de petites échelles de temps et des espaces territoriaux plus restreints, les cycles étudiés sont toujours partiellement ouverts en sorte qu'on ne boucle pratiquement jamais. Il est clair en effet que certains éléments peuvent être sous traits, car stockés à long terme, et échapper de la sorte pendant fort longtemps au cycle complet les caractérisant. Aussi, ce qu'on étudie souvent, ce sont des parties de cycle de nature et de durée variées (sous-cycle; para cycle; phase. . .), plus ou moins autonomes qui, à certains moments de l'évolution, peuvent être reliées entre elles au sein du système géochimique général [7].

Le plus actif des trois est le sous-cycle biologique. En bio géochimie, et notamment en agrochimie, on le désigne aussi quelquefois sous le nom de **cycle Interne**, car il correspond à la circulation en permanence des éléments minéraux (En provenance des sols et des roches) vers les êtres vivants (micro-organismes et végétaux notamment), puis après la mort de ces derniers au sein des matières organiques inertes qui s'accumulent à la surface des sols (litières rhizosphère) avant d'être minéralisées à leur tour (on parle quelquefois de reminéralisations) et de constituer des lors des nutriments pour les êtres vivants. dans ce cas, la notion de **recyclage** prend tout son sens (*turn-over*), celui-ci pouvant se faire – de manière continue ou

discontinue – à des vitesses très variées suivant les milieux, mais qui correspondent généralement à des pas de temps relativement courts, donc se situant à l'échelle humaine [7].

4.1 Cycle d'eau :

L'eau sous ses différents états physiques (gazeux, liquide, solide) suit un vaste cycle dans la nature.

A- Précipitations :

La vapeur d'eau atmosphérique se condense en nuages qui engendrent les précipitations sous forme de pluie, de neige ou de grêle. Ces précipitations constituent actuellement l'origine de presque toutes nos réserves en eau douce. Elles sont très variables d'une région à l'autre suivant le climat et le relief qui sont les facteurs essentiels. La mesure des précipitations s'exprime par la valeur de la lame d'eau moyenne tombée annuellement à un endroit considéré. Cette valeur qui est nulle dans les régions désertiques peut atteindre jusqu'à 14 m/an dans l'Himalaya. Le volume total des précipitations sur les continents est estimé à environ 100 000 km³/an [115].

B- Ruissellement :

Parvenue sur le sol, une partie des précipitations s'écoule à sa surface vers le réseau hydrographique et les étendues d'eau libre (lacs, mers, océans), c'est le ruissellement de surface. Il ne faut pas confondre ce ruissellement avec l'écoulement qui comprend en plus le déversement des nappes souterraines [115].

C- Évapotranspiration :

C'est la somme de toutes les pertes par transformation d'eau en vapeur. On distingue deux composantes :

— **l'évaporation** constituée par le retour direct de l'eau à l'atmosphère et qui est un phénomène purement physique dépendant en particulier du déficit hygrométrique, c'est-à-dire de la différence entre la pression de vapeur saturante à la température considérée et la pression de vapeur réelle. L'évaporation moyenne en France est de l'ordre de 660 à 700 mm d'eau par an [115];

— l'autre composante est constituée par **la transpiration des plantes** qui est égale au volume d'eau transitant par les plantes et nécessaire à leur croissance. On l'estime de 300 à 1 000 L d'eau par kilogramme de matière sèche végétale. La transpiration se produisant par les feuilles, l'eau contenue dans la plante est constamment renouvelée par les racines qui « pompent » l'humidité du sol. La transpiration est loin d'être un phénomène négligeable
Exemple : une forêt de hêtres transpire annuellement 70 à 540 mm d'eau suivant son âge [115].

D- Infiltration :

Une partie des précipitations pénètre dans le sol et dans le sous-sol où elle alimente les eaux souterraines constituant le stock d'eau du sol et les réserves des nappes aquifères. Une partie de ces eaux souterraines retournera naturellement ou artificiellement à la surface du sol d'où elle participera à l'écoulement général ou à l'évapotranspiration [114].

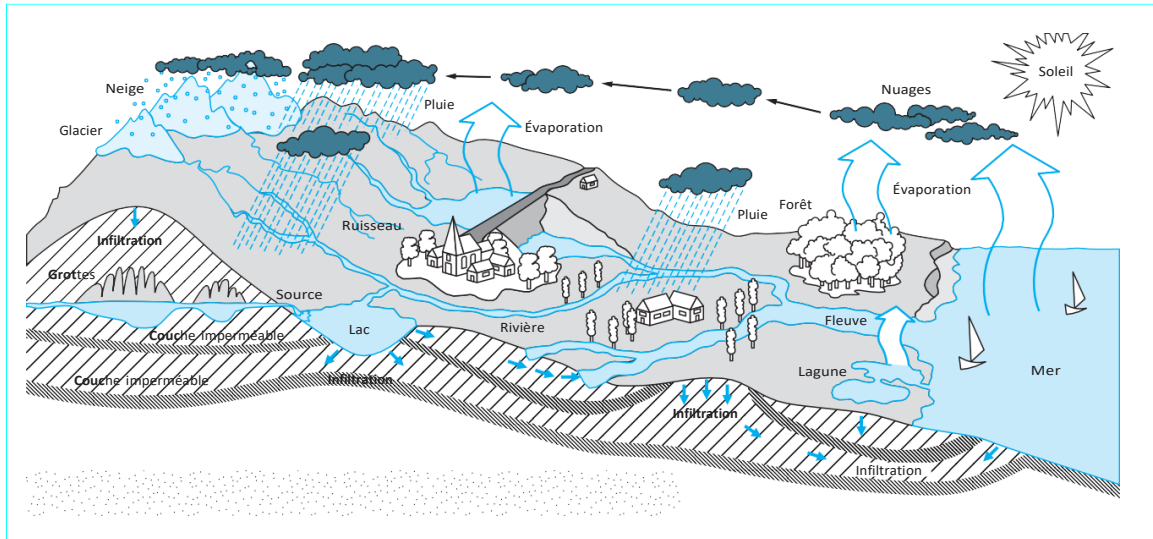


Figure 24 : Cycle de transformation de l'eau dans la nature [114].

En définitive, il existe une circulation de l'eau analogue à celle que provoquerait un gigantesque appareil distillatoire. Le cycle se trouve donc fermé comme le montre le schéma de la **figure 24**, ce qui se traduit par un bilan global exprimant l'égalité des pertes et des gains. Les éléments du bilan hydrologique peuvent être évalués localement dans des installations expérimentales appelées lysimètres qui utilisent le sol lui-même comme appareil de mesure. Sous nos climats et dans une région de sol sédimentaire, les éléments du bilan se décomposent suivant la saison comme indiqué le **tableau 3** [115].

Tableau 3 : Bilan du cycle de l'eau suivant la saison [115].		
Étape	En été	En hiver
Ruissellement.....	15 %	25 %
Évaporation	25 %	10 %
Infiltration	25 %	65 %
Transpiration.....	35 %	

5. Ressources hydriques naturelles

L'homme a recours généralement, pour satisfaire ses propres besoins (production d'eau pour la consommation humaine) et permettre l'usage de l'eau dans ses diverses activités industrielles et agricoles, à deux types de ressources naturelles [112] :

- les eaux superficielles ou de surface (de rivières, fleuves et lacs...);
- les eaux souterraines.

L'eau à l'état naturel, superficielle ou souterraine, n'est jamais « pure »; c'est un milieu vivant qui se charge très rapidement de divers éléments en contact des milieux qu'elle traverse et sur lesquels elle ruisselle.

- Ces éléments peuvent être présents dans l'eau sous les trois états (gaz, solide, liquide), posséder un caractère organique ou minéral et à l'état particulaire avoir des dimensions très variables.
- Une classification très succincte des éléments rencontrés dans l'eau permet d'établir le **tableau 3 [112]**.

Nous procéderons ci-après à une analyse de l'origine et des caractéristiques générales (sur le plan de la qualité) de la ressource.

5.1 Eaux superficielles :

Elles sont constituées par toutes les eaux circulantes ou stockées à la surface des continents.

Elles ont pour origine soit les eaux de ruissellement, soit les nappes profondes dont l'émergence constitue une source de ruisseau puis de rivière.

Ces eaux se rassemblent en cours d'eau, caractérisés par une surface de contact eau-atmosphère toujours en mouvement et une vitesse de circulation appréciable [124].

Elles peuvent se trouver stockées en réserves naturelles (étangs et lacs) ou artificielles (retenues, barrages) caractérisées par une surface d'échange eau-atmosphère quasiment immobile, une profondeur qui peut être importante et un temps de séjour souvent élevé. Il s'agit d'une ressource facilement accessible mais malheureusement fragile et vulnérable, la pollution la rendant souvent impropre à l'utilisation en l'absence d'un traitement préalable [124].

Tableau 4 : Classification des éléments rencontrés dans l'eau

État ou forme des éléments	Nature des éléments
Matières en suspension	Sables, argiles, boues diverses. Roches en débris, matières organiques, minérales et végétales. Débris divers insolubles.
Matières en émulsion	Matières organiques colloïdales. Huiles minérales, goudrons, suies, pétrole, argiles colloïdales.
Matières organiques solubilisées	Tourbes, déchets végétaux, matières azotées. Produits de synthèse organique solubles, etc.
Sels minéraux	carbonates bicarbonates magnésium sulfates sodium chlorures nitrates, etc. } } } } } } calcium de potassium ammonium, etc.
Organismes vivants d'origine végétale, animale, bactérienne et virale	Plancton, algues, champignons, vers, larves d'insectes, larves, bactéries, amibes, virus, etc.
Gaz	Oxygène, azote, dioxyde de carbone, ammoniac.

La composition chimique des eaux de surface dépend de la nature des terrains traversés par l'eau durant son parcours dans l'ensemble des bassins versants. Au cours de son cheminement, l'eau dissout les différents éléments constitutifs des terrains. Par échange à la surface eau-atmosphère, l'eau va se charger en gaz dissous (oxygène, azote, dioxyde de carbone).

A- Les eaux de surface se caractérisent par :

- les variations saisonnières (car climatique) et, à degré moindre, journalières des paramètres physiques : température, turbidité et coloration. Les concentrations en matières solides finement dispersées ou à l'état colloïdal peuvent être importantes tout en étant aléatoires suite à des pluies soudaines, des orages et des pollutions accidentelles [107];
- La présence fréquente de matières organiques d'origine naturelle provenant de la décomposition des organismes animaux et végétaux après leur mort [107];
- Le développement plus ou moins important de phytoplancton (algues) et zooplancton et, dans certaines conditions, d'une vie aquatique intense [107];
- la fragilité de cette ressource très vulnérable à la pollution d'origine urbaine, industrielle et agricole. On y rencontre par suite très souvent une micropollution
- minérale (métaux lourds) ou organique (hydrocarbures, solvants, phénols, pesticides, herbicides, etc.) pouvant avoir un caractère toxique et des substances azotées et phosphorées à l'origine des phénomènes d'eutrophisation [107].

- Sur le plan bactériologique, les eaux sont contaminées plus ou moins par des bactéries (dont certaines pathogènes) et des virus [107].

5.2 Eaux souterraines :

Les eaux qui ne sont ni évaporées, ni retournées à la mer par ruissellement s'infiltrant dans le sol et le sous-sol et s'y accumulent pour constituer les eaux souterraines.

La pénétration et la rétention des eaux dans le sol dépendent des caractéristiques des terrains en cause et notamment de leur structure qui peut permettre la formation de réservoirs aquifères appelés nappes [46].

On appelle **nappe aquifère** une zone de terrain poreux et perméable formant roche-magasin limitée à la partie inférieure par une roche imperméable formant le fond du réservoir.

La surface supérieure de la nappe est appelée **surface piézométrique** [46]. L'altitude de chaque point de cette surface est appelé **niveau piézométrique** qu'il ne faut pas confondre avec le niveau hydrostatique d'une surface d'eau libre. La forme de la surface piézométrique peut être déterminée par des sondages. Cette forme fonctionne à un débit de l'exutoire ainsi que de la perméabilité du terrain.

La pénétration, la circulation, le séjour de l'eau dans les terrains dépendent à la fois de leur nature, de leur structure élémentaire et des dispositions relatives des diverses couches géologiques. Parmi les paramètres de structure, citons : la répartition granulométrique, la porosité, la perméabilité.

5.2.1 Différents types de nappes :

Selon les conditions géologiques, on peut distinguer différents types de nappes.

A. Nappe active (ou nappe libre) :

C'est une nappe due à la succession d'une couche imperméable surmontée d'une roche-magasin (**figure 25**). L'ensemble du dispositif peut être affecté d'une pente plus ou moins forte [103].

La nappe est alimentée directement par l'infiltration des eaux de ruissellement. Le niveau de cette nappe fluctue en fonction de la quantité d'eau retenue.

L'équilibre hydraulique entre pluviométrie et réserve est assuré par le trop-plein qui constitue les sources. Celles-ci apparaissent en des points particuliers dus principalement à la topographie de la couche imperméable. Le niveau supérieur de la nappe piézométrique s'établit uniquement en fonction de la perméabilité du terrain à travers lequel pénètre l'eau d'infiltration [103].

B. Nappe captive :

Ce type de nappe est dû à l'enfoncement d'une roche-magasin par suite de la pente des couches géologiques (**figure 26**). L'eau est enfouie dans le sol depuis des milliers ou des centaines de milliers d'années. Ces nappes sont exploitées par des forages profonds jusque 600 et même 1 000 m [112].

Toutefois, une nappe captive peut être alimentée en certains points là où le terrain aquifère affleure à la surface du sol ou vient se perdre dans une couche perméable.

C. Nappe alluviale :

Les plaines alluvionnaires sont souvent formées de matériaux détritiques, c'est-à-dire de débris, très poreux et gorgés d'eau (**figure 27**). Il y a là une réserve importante à exploiter et qui est presque toujours entretenue par le débit des rivières ainsi que par les précipitations et éventuellement la nappe des coteaux. Au voisinage de la mer, la nappe peut recevoir de l'eau salée [112].

D. Nappe phréatique :

Lorsque le fond imperméable est pratiquement horizontal et peu profond, il existe une nappe dite phréatique dans laquelle on peut creuser des puits (**figure 28**).

Le niveau piézométrique de la nappe phréatique a toujours tendance à suivre régulièrement les variations de la pluviosité. En période de sécheresse, les puits se tarissent [114].

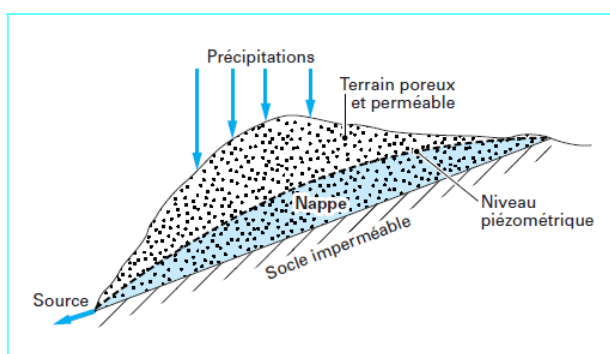


Figure 25 : Nappe active [103].

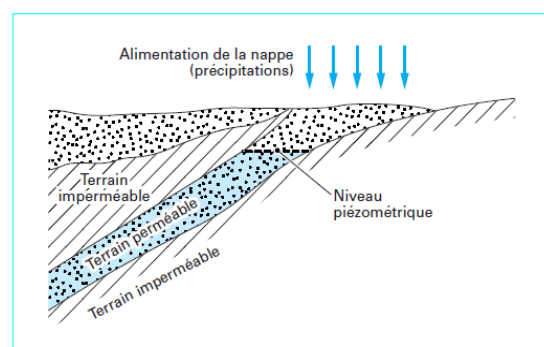


Figure 26 : Nappe captive [112].

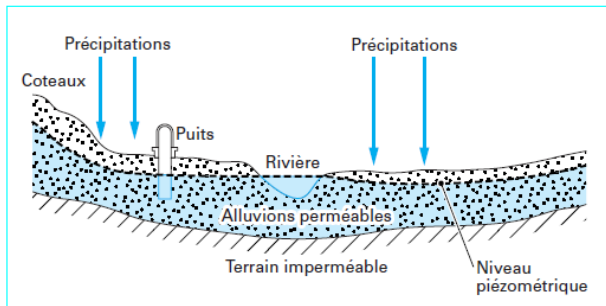


Figure 27 : Nappe alluviale [112].

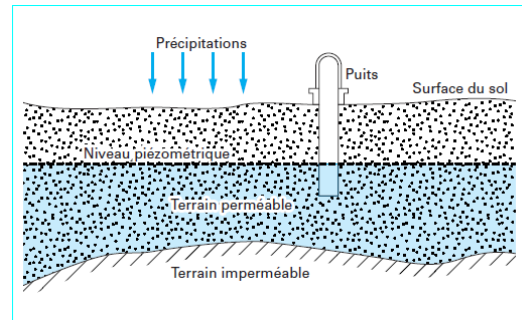


Figure 28 : Nappe phréatique [114].

5.2.2 Propriétés physiques et chimiques :

Les eaux souterraines ont des propriétés étroitement liées à leur origine géologique, c'est-à-dire déterminées par la nature et structure des terrains. À tout instant, l'eau est au contact avec le sol dans lequel elle stagne ou circule, il s'établit un équilibre entre la composition du terrain et celle de l'eau.

Ainsi, les eaux circulant dans un sous-sol sablonneux ou granitique, sont acides et peu minéralisées. Par opposition, les eaux circulant dans les sols calcaires auront une forte minéralisation avec une composition bicarbonatée calcique.

L'**eau des nappes captives** est une eau stagnante qui, de par son long contact avec les roches, est souvent très minéralisée avec la présence de fer et manganèse [34].

L'**eau des nappes alluviales** constituées de matières détritiques n'ayant pas terminées leur évolution géologique, contient très souvent des composés soufrés leur conférant saveur, odeur et goût très désagréables [34].

Parmi les caractéristiques générales des eaux souterraines, il faut retenir une très faible turbidité, une température et une composition chimique sensiblement constante et l'absence presque générale d'oxygène dissous.

Elles sont très souvent, mais pas toujours, d'une très grande pureté bactériologique, c'est le cas lorsque l'eau s'infiltre dans des milieux à très fine granulométrie et de grand pouvoir filtrant (comme les grès triasiques), mais dans des milieux granitiques ou calcaires très fissurés et à grande vitesse de passage, l'eau ne sera pas épurée et peut même être dangereuse [34].

Les **nappes alluviales et phréatiques** sont vulnérables à la pollution domestique, industrielle et agricole ce qui peut expliquer la présence souvent à l'état de traces de micropolluants minéraux et organiques et de produits azotés à l'état ammoniacal (NH_4^+) et de nitrate (NO_3^-) [34].

Il est à noter que **lorsqu'une nappe a été polluée**, il est très difficile de récupérer sa pureté originelle : les **polluants** sont en effet non seulement présents dans l'eau, mais également fixés et absorbés sur les roches et les minéraux du sous-sol [34].

6. Pollution et utilisation ultérieure de l'eau :

L'évolution spectaculaire que connaît l'environnement urbain et industriel pose dans de nombreux pays le problème de l'eau.

L'approvisionnement en eau (par les précipitations notamment) écarte *a priori* tout risque majeur de pénurie de la ressource. On peut considérer que notre pays dispose encore de ressources en eau pour satisfaire nos besoins en **quantité**; même si, en connaît une période de sécheresse en été, les eaux de surface (cours d'eau, lacs, étangs...), encore relativement propres au début du siècle, sont de plus en plus exposés à la pollution et nos nappes aquifères n'échappent pas, en outre, à cette contamination générale [64].

Qui dit pollution, pense irrémédiablement industrie et éventuellement agriculture. Le raccourci est un peu facile toutefois. Il est inexact surtout. Nous sommes tous des pollueurs... chacun à sa mesure certes. Les ressources en eau sont exposées en réalité à plusieurs types de pollution [64].

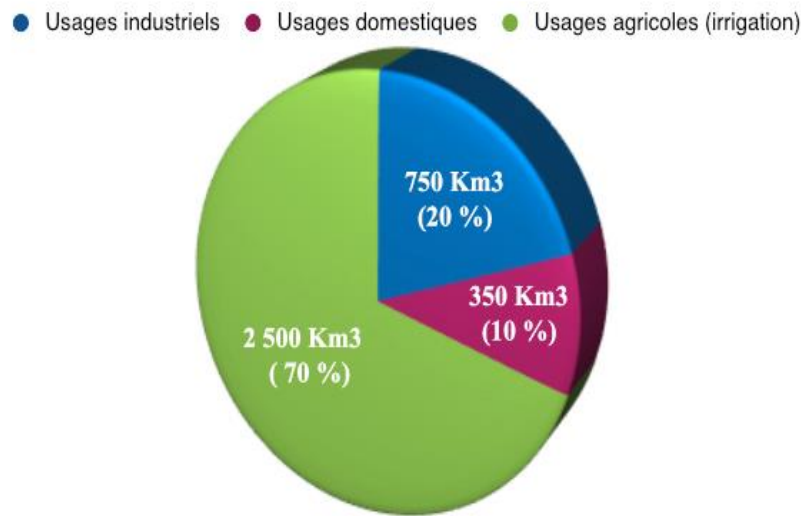
■ L'**industrie**, c'est vrai, rejette bon nombre de substances qui vont polluer nos rivières et nos nappes, parfois même d'une manière d'autant plus pernicieuse que l'on n'en connaît pas les effets à long terme. Les rejets industriels renferment des produits divers sous forme insoluble ou soluble d'origine minérale et/ou organique, à caractère plus ou moins biodégradable et parfois toxique même à très faible concentration (comme par exemple, les métaux lourds, les composés cyanurés ou phénols, les pesticides et hydrocarbures divers...) [124].

■ L'**agriculture** utilise des engrais chimiques azotés et phosphorés, des produits phytosanitaires destinés à protéger les cultures et à faciliter la vie des agriculteurs. Ces produits parfois toxiques lorsqu'ils sont utilisés en excès vont contaminer en période de pluie, les eaux de surface par lessivage et ruissellement et les nappes par infiltration [124].

■ La pollution domestique de nos eaux usée urbaines (mélange d'eaux vannes et d'eaux ménagères) est essentiellement constituées de matières organiques biodégradables certes, mais grandes consommatrices d'oxygène, de germes pathogènes (cause d'épidémies) et de produits chimiques (lessives détergentes riches en phosphates) à l'origine des phénomènes d'eutrophisation [124].

■ Il ne faut pas oublier par ailleurs, la **pollution générée par les eaux pluviales** en particulier en périodes orageuses. L'eau de pluie se charge d'impuretés au contact de l'air (fumées industrielles) puis en ruissellent sur les toits et les chaussées des villes, de

produits divers(huiles de vidange, carburants, métaux lourds, etc.) [124].



Répartition de la consommation mondiale en eau

(les volumes indiqués tiennent compte de la soustraction du volume d'eau perdu par évaporation soit 200 Kilomètres cubes par an)

Figure 28 : l'eau et l'activité humaine [64].

Chapitre 4 : Biomasse et production de la biocénose.

Introduction :

Le cycle de la matière organique est aujourd'hui un concept fondamental de la biologie écologique. Comme dans tous les écosystèmes, les végétaux chlorophylliens représentent le premier maillon puisqu'ils assurent la fixation initiale du carbone minéral. Dans un écosystème il y a transfert de matière des producteurs aux divers consommateurs qui vont se succéder dans les réseaux trophiques. Ainsi, l'abondance de la faune est-elle directement liée à la présence d'une quantité suffisante d'organismes végétaux [59]. L'étude précise de la production primaire est donc indispensable à la compréhension du fonctionnement des écosystèmes. Trois termes essentiels pour la compréhension du transfert de la matière entre les producteurs et les consommateurs, la **biomasse** : la masse de matière vivante présente dans un système à un temps donné; c'est le "standing crop" s'exprime donc en unités de masse par unité de volume (par exemple en mg C m^{-3}). D'autre part, on désigne sous le terme de **production** : l'accroissement de la biomasse en fonction du temps; la production s'exprime donc en unités de masse par unité de volume, par unité de temps, La **productivité** peut se définir, quant à elle, comme le rapport entre la production et la biomasse [59].

1. Chaînes alimentaires dans les écosystèmes :

Une chaîne alimentaire est une suite d'organismes dans laquelle les uns mangent ceux qui les précèdent dans la chaîne avant d'être mangés par ceux qui les suivent. Il existe deux types de chaînes alimentaires. Celles qui commencent par des végétaux vivants qui sont dévorés par des animaux herbivores constituent le système herbivore. Celles qui commencent par de la matière organique morte (animale ou végétale) qui est consommée par des détritivores constituent le système saprophage.

Les être vivants peuvent se répartir en trois catégories selon leurs fonctions écologiques dans la communauté [54].

- **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 [54, 60].

- **Les consommateurs :**

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) [62]. Un type particulier de consommateurs secondaires est constitué par les parasites [65].

- **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 [58, 80]. 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 [77].

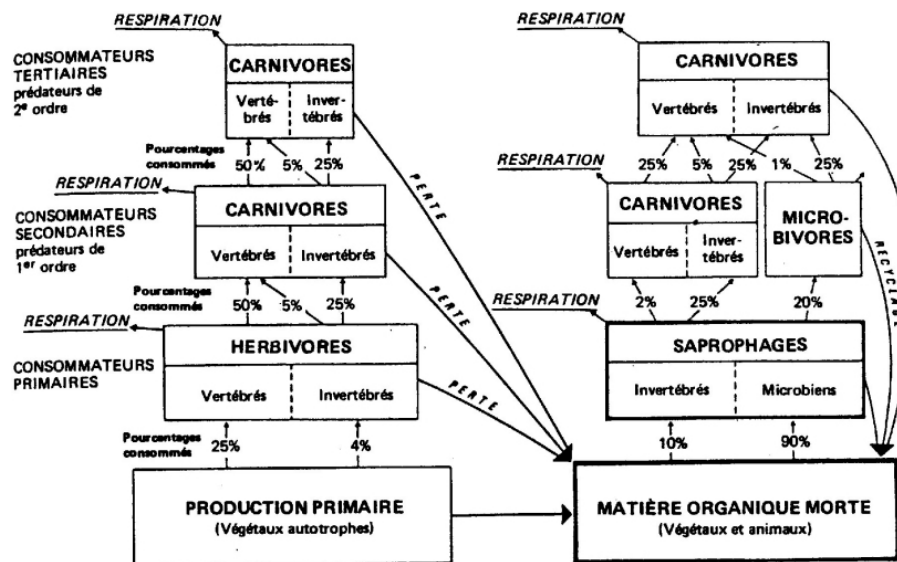


Figure 30 : schéma des réseaux trophiques dans un écosystème [79].

2. Les niveaux trophiques :

Des organismes appartiennent à un même niveau trophique lorsque, dans une chaîne alimentaire, ils sont séparés des végétaux par le même nombre de maillons [91, 92]. Les

végétaux par définition constituent le premier niveau trophique. Il faut cependant garder en mémoire le caractère simplificateur de la notion de niveau trophique. Un même animal peut appartenir à plusieurs niveaux trophiques différents. C'est le cas des espèces omnivores qui consomment à la fois des végétaux et des animaux [96].

3. 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 [99]. 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 [109].

- **La Pyramide des nombres ou Pyramide Estonienne** (D'après Charles Elton) : La pyramide des nombres renseigne seulement sur le nombre d'organismes compris dans un niveau trophique (**Figure 31**) [82, 101].
- **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) (**Figure 31**) [89, 98].
- **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 31**).

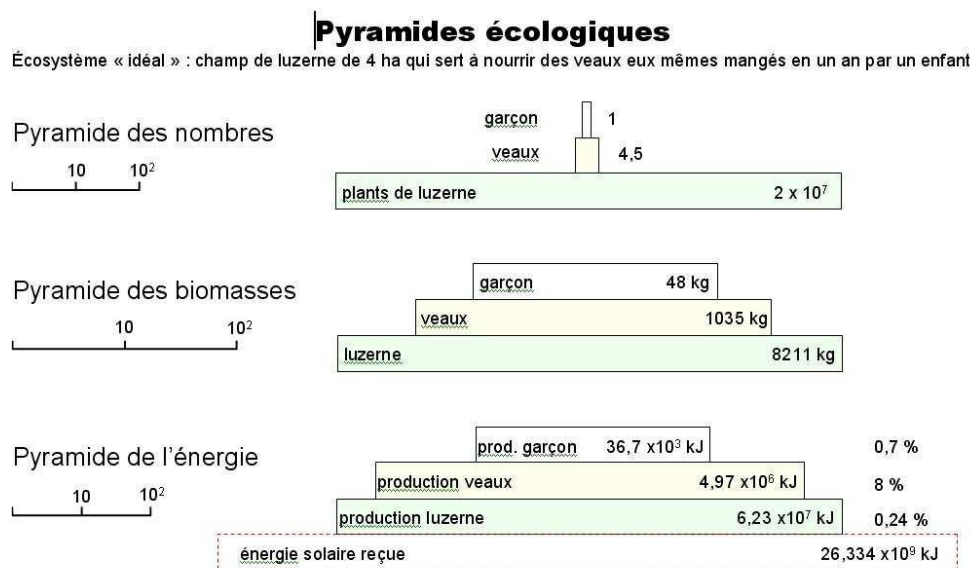


Figure 31 : schéma présentative d'une pyramide écologique [93].

4. Relation entre taille, nombre et abondance des espèces :

La structure des communautés animales peut être décrite en déterminant le nombre total d'espèces ainsi que quatre types de relations :

- Le nombre d'espèce par classe de taille. Il existe plus d'espèce de petite taille que d'espèces de grandes tailles [76, 118].
- L'abondance des espèces en fonction de leur taille. Les espèces de petite taille ont des populations plus nombreuses que celles de grande taille [75, 117].
- Le nombre d'espèces par classe d'abondance. Il-y-a beaucoup d'espèces rares et peu d'espèces abondantes ou très abondantes [70, 116].
- La répartition géographique des espèces en fonction de leur abondance. Les espèces communes ont des aires de répartition plus vastes que les espèces rares [68, 84].

5. Les facteurs qui règlent la diversité spécifiques des biocénoses :

Plusieurs théories essayent d'expliquer les facteurs qui règlent la diversité spécifique des biocénoses, mais aucune de ces théories à elle seul ne semble satisfaisante. Ces différentes théories sont les suivantes :

- Influence de la productivité : Beaucoup de faits d'observation montrent que la diversité spécifique augmente avec la productivité des écosystèmes. Mais d'autres études montrent que la diversité passe par un maximum pour une productivité moyenne et qu'elle diminue ensuite (**Figure 32**) [53, 86].
- Influence de la compétition et de la prédation. Ces deux facteurs contribuent à augmenter la diversité [78, 81].
- Influence du climat. La stabilité climatique des régions tropicales favorise l'apparition de spécialisation et d'adaptation plus poussées chez des espèces qui occupent des niches écologiques de plus en plus étroites [95]. **Mac Arthur (1975)** à montré que la diversité spécifique diminue lorsque les variations des températures moyennes mensuelles augmentent.
- Influence de l'hétérogénéité du milieu. L'hétérogénéité du milieu, en augmentant le nombre de niches écologiques disponibles, permet l'augmentation de la diversité [95].
- Influence de la surface. Les régions tropicales ont une surface bien supérieure à celle des autres régions, elles disposent donc de vastes étendues dans lesquelles elles peuvent subir la spéciation allopathique, développer des populations nombreuses qui pour cette raison, ont des taux d'extinction inférieurs à ceux des espèces des autres

régions. Ainsi d'une manière générale la richesse des peuplements augmente avec l'étendue de la région [101].

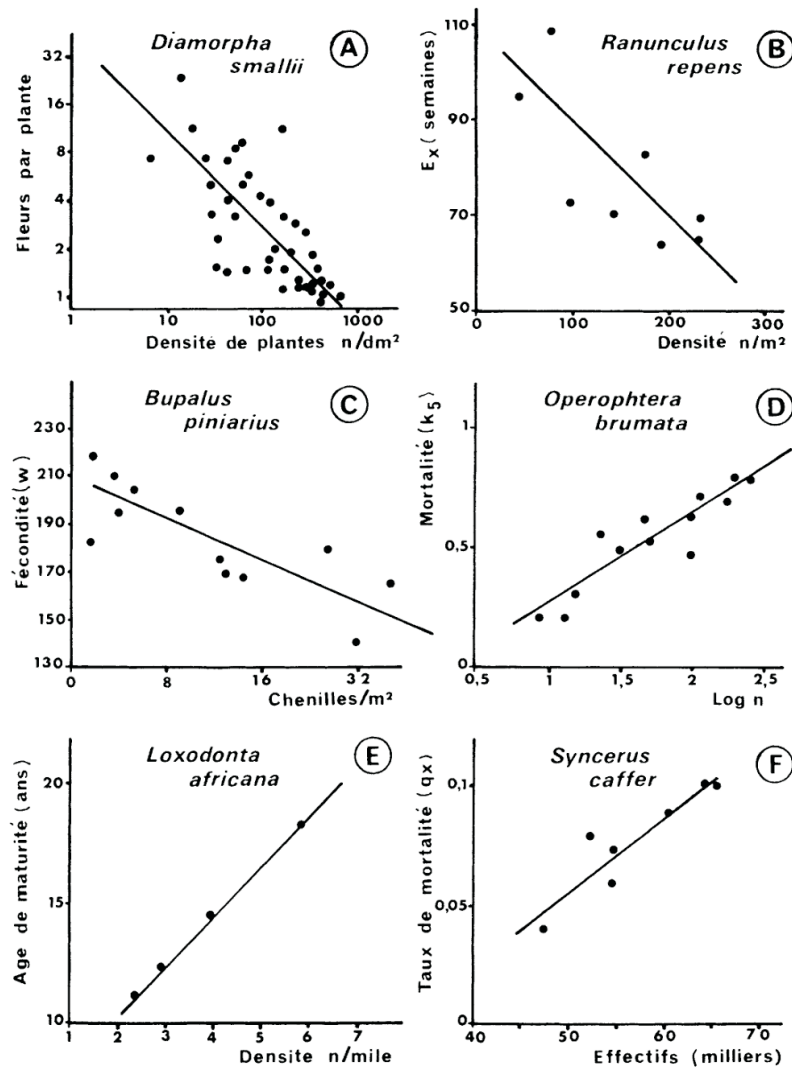


Figure 32 : Exemples de relation entre la richesse en espèces et divers indice de mesure de la productivité du milieu [101].

6. Transport d'énergie et de matière :

Le flux énergétique dû à l'apport du rayonnement solaire à la surface de la planète est à l'origine de deux phénomènes très complémentaires. Il permet d'abord une mise en contact des cellules végétales avec les éléments minéraux dissous dans l'eau des océans, des lacs ou des solutions salines du sol. Cela aboutit logiquement à l'assimilation cellulaire.

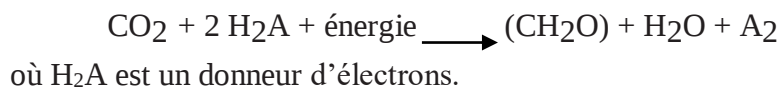
Il assure ensuite un apport d'énergie nécessaire à la chlorophylle pour synthétiser de la matière organique, donc de la matière vivante [102].

6.1 La production primaire – Autotrophie :

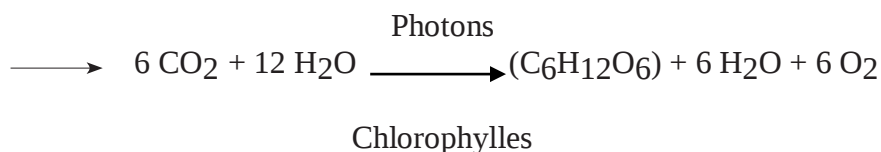
La production primaire traduit la vitesse à laquelle se forme, par unité de temps, une quantité donnée de matière organique, à partir de matière minérale et d'un apport d'énergie. Elle s'exprime en masse de carbone assimilé par unité de temps et a donc, au sens mathématique du terme, la dimension d'un flux. Elle est réalisée par des organismes **autotrophes** ou *producteurs primaires*, qui constituent le premier maillon ou **niveau trophique** de ce qui est communément dénommé la chaîne alimentaire. Nous démontrerons ultérieurement qu'il s'agit en fait d'un réseau très complexe entre les organismes de divers niveaux trophiques, ceci étant défini à partir de la nourriture ingérée. Les autotrophes les plus connus sont les végétaux qui synthétisent leur matière par photosynthèse, donc à partir de photons. Ce sont les phototrophes. Il existe toutefois des micro-organismes autotrophes tirant l'énergie nécessaire à leur synthèse dans des réactions chimiques. Aussi les qualifie-t-on de chimiotrophes [84, 102].

6.1.1 La photosynthèse :

La production primaire de matière organique peut être résumée de manière très simplifiée par l'équation générale suivante [110]:



Pour l'essentiel, les organismes autotrophes étant des végétaux, la production primaire s'effectue par voie photo- synthétique et nous verrons plus loin que A est un déchet, le dioxygène. L'équation générale devient alors [110]:



6.1.2 La chimiosynthèse:

Toutefois, certaines Bactéries sont également des autotrophes. Leur développement s'effectue par *chimiosynthèse*, avec des processus indépendants de l'apport énergétique lumineux. Une grande partie de cette production non photosynthétique est probablement couverte par les Sulfo-bactériales. Ce groupe de Bactéries métabolise en particulier l'anhydride sulfureux présent dans les sources hydrothermales. Dans le cas présent, A est alors le soufre. Si la source d'énergie est ici une oxydation du H_2S , on trouve aussi nombre de réactions chimio-synthétiques faisant appel à des fermentations anaérobies [104].

La découverte récente d'une vie sans lumière, avec d'importantes biocénoses au voisinage

des sources hydro-thermales des fosses abyssales marines apporte de nouveaux exemples de chimiosynthèse. Bien que l'importance relative de ce dernier processus soit encore mal appréciée, il est vraisemblable qu'elle n'excède pas 1/1 000 de la production planétaire de matière organique [104].

Nous considérerons donc, que la photosynthèse constitue la voie métabolique principale de la production autotrophe. Par voie de conséquence, nous assimilerons la production primaire aux organismes chlorophylliens.

6.2 Efficience énergétique de la photosynthèse :

C'est le rapport entre la quantité d'énergie stockée dans la biomasse végétale produite et la quantité d'énergie disponible du rayonnement solaire nécessaire pour la synthèse de cette biomasse.

Tous les photons qui arrivent au contact d'un végétal ne sont pas utilisables. La chlorophylle et les pigments accessoires ne captent qu'une part de l'énergie lumineuse. C'est celle qui est transmise par la partie visible du spectre lumineux (0,38 à 0,75 μm). La fraction utilisable ne représente ainsi qu'environ 20 % du flux radiatif total reçu à la surface de la planète, soit au maximum 35 W/m^2 (en fait de 17,5 à 35) [111].

La production primaire moyenne à la surface de la terre a été estimée à 0,35 g de carbone assimilé/ m^2 /jour. Sachant que la fixation de 12 g de carbone nécessite un apport énergétique de 0,158 W/m^2 , le rendement de la photosynthèse est donc compris entre 0,45 et 0,9. Il s'agit ici d'une valeur moyenne calculée pour l'ensemble de la planète, calottes glaciaires et déserts compris. Cette efficience de l'ordre de 1 % varie selon les plantes et la région du globe. Elle est donc extrêmement faible [111].

Nous voyons qu'au départ, l'énergie ne constitue pas un facteur limitant de la production primaire à la surface du globe puisque plus de 99 % ne sont pas utilisés. Ceci signifie également qu'une part importante de l'énergie reçue par les producteurs primaires est perdue dès la première étape des réseaux trophiques par la conversion photosynthétique. Cette énergie est ici dissipée sous sa forme la plus dégradée, la chaleur [111].

7. Productivité :

La majorité des auteurs la définissent à tort comme étant la quantité de biomasse produite par unité de surface pendant une unité de temps, ce qui équivaut à la production primaire nette annuelle. La productivité est évaluée en réalité par le *rapport entre la production pendant un temps donné et la biomasse présente dans le milieu* [120].

$$\text{Productivité} = P/B$$

Elle s'exprime en une unité qui est l'inverse d'un temps (t^{-1}). Pour le plancton par exemple, dans un milieu aquatique où la production primaire est calculée en milligrammes de carbone assimilés par mètre cube d'eau et par heure, la productivité est [120] :

$$\text{Productivité} = \frac{\text{mg de C/m}^3/\text{h}}{\text{mg de C/m}^3}$$

Son inverse traduit la vitesse de renouvellement de la biomasse ou turn over.

$$\text{Vitesse de renouvellement} = B/P$$

Le plancton est constitué d'êtres en majorité microscopiques. Les Algues unicellulaires du plancton (phytoplancton), dotées de pigments, assurent la plus grande partie de la photosynthèse en milieu aquatique [108, 120].

La productivité du phytoplancton est très élevée. Lorsque les conditions sont favorables les cellules sont susceptibles de se diviser en une journée. Leur taux de renouvellement est donc de 1/jour. Pour les plantes terrestres, ce turn over est bien plus faible et varie selon l'organe et la plante. Il est ainsi de 1,1/an pour les feuilles et de 0,02/an pour le bois [108, 120].

7.1 Production brute et production nette :

Si comme nous l'avons fait jusqu'à présent, nous ne prenons en compte que l'activité photosynthétique, nous en déduisons qu'en présence d'énergie lumineuse et d'éléments minéraux, les végétaux produisent une certaine quantité de matière organique par unité de temps. Celle-ci est dénommée **production brute** [105, 122].

Elle varie évidemment en fonction des conditions environnementales. Pour une plante donnée, les conditions abiotiques ne sont pas toujours optimales. L'énergie lumineuse, par exemple, varie avec les heures de la journée et selon les saisons. Toutes les espèces composant le peuplement végétal ne présentent pas les mêmes exigences vis-à-vis de la température, de l'humidité, de la teneur en éléments nutritifs... Cela conduit à d'importantes variations spécifiques de l'activité photosynthétique.

Si cette production de matière organique correspond bien à une réalité, sa connaissance, en admettant que l'on puisse la mesurer, ne présente toutefois qu'un intérêt limité. En effet, dans l'optique d'une analyse fonctionnelle des biocénoses, la mesure de la biomasse produite ne correspond pas à celle qui est disponible pour les herbivores matière organique est dénommée **production nette**. Elle correspond donc à la *photosynthèse apparente* [121].

$$\text{P nette} = \text{P brute} - \text{pertes métaboliques} \\ (\text{Respiration, excréations...})$$

Au niveau du fonctionnement de l'écosystème, et principalement du développement de la biocénose, cette production nette servira de nourriture potentielle aux herbivores, c'est-à-dire les *consommateurs primaires*, qui constituent le second niveau de la chaîne alimentaire. Cette notion peut être illustrée par la lecture d'une feuille de paye. L'employé reçoit un salaire brut (production brute). Celui-ci est amputé de divers prélèvements, cotisations, taxes, impôts, qui

réduisent sensiblement le montant du salaire. Le solde, ou salaire net (production nette) peut éventuellement se traduire par une augmentation du capital (biomasse), mais il n'en est pas toujours ainsi [113].

Le salarié a des dépenses mensuelles correspondant à l'achat de biens de consommation. Si ces dépenses sont supérieures à ses gains, son compte risque d'être à découvert et son capital (biomasse) sera négatif [95, 113].

En d'autres termes, lorsque les conditions autorisant l'activité photosynthétique sont réunies, la production primaire brute, est toujours positive. En revanche, la production nette peut être soit :

- positive lorsque la synthèse de molécules organiques par la photosynthèse est supérieure à la consommation nocturne et aux pertes métaboliques diverses (respiration, excrétion) ;
- négative dans le cas contraire [95, 113].

L'exemple des systèmes aquatiques est de ce point de vue significatif. L'énergie lumineuse étant très rapidement absorbée par l'eau elle-même, on définit une profondeur, dite niveau de compensation phatique où ne parvient que 1 % de l'énergie lumineuse. À cette profondeur, la consommation d'oxygène par la respiration compense exactement sa production par la photosynthèse. Au-dessus de ce niveau le processus photosynthétique est dominant et la production nette est positive. En dessous de ce niveau elle est négative car la respiration consomme plus de matière organique que la photosynthèse n'en produit.

Pourtant, la production brute est toujours décelable. L'activité photosynthétique s'annule dans les lacs et océans à une profondeur où l'énergie lumineuse est comprise entre 1 % et 0,1 % de l'énergie ayant traversé la surface de l'eau [102].

Dans le cas où la production nette est positive, la bio- masse peut toutefois diminuer en raison d'une consommation, par les herbivores, supérieure à la production. C'est la même chose pour notre salarié lorsqu'on lui vole son argent. Son capital (biomasse) va donc diminuer.

8. 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 [119].

Tableau 5 : l'essentiel de la production a l'échelle planétaire [119].

Écosystèmes	Surface 10 ⁶ ha	Production primaire nette planète 10 ⁹ t/an	Production primaire nette moyenne t/ha/an	Biomasse totale 10 ⁹ t	Biomasse moyenne t/ha	P/B an ⁻¹
Forêts tropicales	2 450	49	19	1 025	400	0,048
Forêts tempérées	1 200	15	12,5	385	325	0,038
Forêts boréales	1 200	9,6	8	240	200	0,040
Arbustes et buissons	850	6	7	51	60	0,117
Savanes	1 500	13,5	9	60	40	0,225
Steppes tempérées	900	5,4	6	14,4	16	0,375
Toundra	800	1,1	1,4	4,8	6	0,233
Semi-déserts buissonnants	1 800	1,6	0,9	12,6	7	0,129
Déserts extrêmes et zones polaires	2 400	0,07	0,03	0,5	0,2	0,150
Agrosystèmes	1 400	9,1	6,5	14	10	0,650
Marécages	200	4	20	30	150	0,133
Lacs et fleuves	200	0,5	2,5	0,04	0,2	12,5
Total des continents	14 900	115	7,74	1 837	121	
Océan (zone pélagique)	33 200	41,5	1,25	1	0,03	41,67
Zones d'upwelling	40	0,2	5	0,008	0,2	25,00
Plateau continental	2 660	9,6	3,6	0,27	0,1	36,00
Récifs coralliens et herbiers d'Algues	60	1,6	25	1,2	20	1,25
Estuaires	140	2,6	15	1,4	10	1,50
Total océanique	36 100	55	1,52	3,9	0,1	
Total général	51 000	170	1,52	1 841	36	

Références

- [1]-ALBON, S.D., STIEN, A., IRVINE, R.J., LANGVATN, R., ROPSTAD, E. & HALVORSEN, O. (2002). The role of parasites in the dynamics of a reindeer population. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 269, 1625–1632.
- [2]-ALBRECHT, M. & GOTELLI, N.J. (2001). Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecologia*, 126, 134–141.
- [3]-ALONSO, A., DALLMEIER, F., GRANEK, E. & RAVEN, P. (2001). Connecting with the Tapestry of Life. Smithsonian Institution/Monitoring and Assessment of Biodiversity Program and President's Committee of Advisors on Science and Technology, Washington, DC.
- [4]-AMINOT, A & KEROUEL, R. (2007). Dosage automatique des nutriments dans les eaux Marine méthode en flux continu. Editions, *Quae*, p 254.
- [5]-ARAIN, M.A., BLACK, T.A., BARR, A.G. (2002). Effects of seasonal and interannual climate variability on net ecosystem productivity of boreal deciduous and conifer forests. *Canadian Journal of Forestry Research*, 32, 878–891.
- [6]-ARAUJO, M.B. & WILLIAMS, P.H. (2001). The bias of complementarity hotspots toward marginal populations. *Conservation Biology*, 15, 1710–1720.
- [7]-BALLAND, P. (1999). Le phosphore. *La Houille Blanche*, (3-4), 121-131.
- [8]-BARBAULT, R. (2000). Écologie générale. Structure et fonctionnement de la biosphère. *Dunod*, Paris, 5e édition (1^e édition 1983).
- [9]-BENNETT, R. (2001). Lecturer's attitudes towards new teaching methods. *The International Journal of Management Education*, 2(1), 42-58.
- [10]-BERTHET, J. (2006). Dictionnaire de Biologie. De Boeck *Université*, Bruxelles (Belgique).
- [12]-BONTOUX, F. (1993). Introduction à l'étude des eaux douces, eaux naturelles, eaux usées. 2^e édition *CEBEDOC*, Diffusion *Lavoisier*, p 170.
- [13]-BRADSHAW, A.D. (2002). Introduction an ecological perspective. In: *The Restoration and Management of Derelict Land: modern approaches* (M.H. Wong & A.D. Bradshaw, eds), pp. 1–6. World Scientific Publishing, Singapore.
- [14]-BREUIL, M. (2007). Biologie 1^{re} année BCPST-véto. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- [15]-BREUIL, M. (2009). Biologie 2^e année BCPST-véto. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- [16]-BREWER, M.J. & ELLIOTT, N.C. (2004). Biological control of cereal aphids in North America and mediating effects of host plant and habitat manipulations. *Annual Review of Entomology*, 49, 219–242.

Références

- [17]-BROKAW, N. & BUSING, R.T. (2000). Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Trends in Ecology and Evolution*, 15, 183–188.
- [18]-BRUNET, A.K. & MEDELLÍN, R.A. (2001). The species–area relationship in bat assemblages of tropical caves. *Journal of Mammalogy*, 82, 1114–1122.
- [19]-BUREL, F. & BAUDRY J. (1999). Écologie du paysage. *Concepts, méthodes et applications*. Tec & Doc – Lavoisier, Paris.
- [20]-CAMPBELL, N.A. & REECE, J.B. (2004). *Biologie*. De Boeck Université, Bruxelles, 2e édition (1e édition 1995).
- [21]-CAMPBELL, N.A., REECE, J.B., URY, L.A., CAIN, M.L., WASSERMAN, S.A., MINORSKY, P.V., JACKSON, R.B. (2012). *Campbell Biologie*. Adaptation française. Pearson, Paris (4e édition).
- [22]-CLARK, C.W. & MANGEL, M. (2000). *Dynamic State Variable Models in Ecology*. Oxford University Press, New York.
- [23]-COCKELL, C.S. & LEE, P. (2002). The biology of impact craters – a review. *Biological Reviews*, 77, 279–310.
- [24]-COMBES, C. (1995). *Interactions durables. Écologie et évolution du parasitisme*. Masson, Paris.
- [25]-COMBES, C. (2001). *L'Art d'être parasite. Les Associations du vivant*. Flammarion, Paris.
- [26]-COUVET, D. & TEYSSÈDRE-COUVET, A. (2010). *Écologie et biodiversité des populations aux socio écosystèmes*. Belin, Paris.
- [27]-DAJOZ, R. (2006). *Précis d'écologie*. Dunod, Paris.
- [28]-DAJOZ, R. (1982). *Précis d'écologie*. 4^e édition, Gauthier Villars, p 525.
- [29]-DANCHIN, É., GIRALDEAU, L. & CÉZILLY, F. (2005). *Écologie comportementale*. Dunod, Paris.
- [30]-DENOEUDE, J., GODINOT, C., GUIPPONI, O., MOREAU, H., PAULHIAC-PISON, M., PONS, M.L. & TEJEDOR, F. (2014). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2e année*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- [31]-DENOEUDE, J., GODINOT, C., GUIPPONI, O., MOREAU, H., PAULHIAC-PISON, M. & TEJEDOR, F. (2013). *Biologie-Géologie BCPST-véto 1e année*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- [32]-DOWNING, A.L. & LEIBOLD, M.A. (2002). Ecosystem consequences of species richness and composition in pond food webs. *Nature*, 416, 837–840.

Références

- [33]-DUGGAN, I.C., GREEN, J.D. & SHIEL, R.J. (2002). Distribution of rotifer assemblages in North Island, New Zealand, lakes: relationshipsto environmental and historical factors. *Freshwater Biology*, 47, 195–206.
- [34]-DUSSART, B (1992). Limnologie. L'étude des eaux continentales. 2^e édition Boubée, p 736.
- [35]-ELLIOTT, J.K. & MARISCAL, R.N. (2001). Coexistence of nine anenomefish species differential host and habitat utilization, size and recruitment. *Marine Biology*, 138, 23–36.
- [36]-ELMES, G.W., AKINO, T., THOMAS, J.A., CLARKE, R.T. & KNAPP, J.J. (2002). Interspecific differences in cuticular hydrocarbon profiles of *Myrmica* ants are sufficiently consistent to explain host specificity by *Maculinea* (large blue) butterflies. *Oecologia*, 130, 525–535.
- [37]-ELMHAGEN, B., TANNERFELDT, M., VERUCCI, P. & ANGERBJORN, A. (2000). the arctic fox (*Alopex lagopus*): an opportunistic specialist. *Journal of Zoology*, 251, 139–149.
- [38]-ELSER, J.J. & URABE, J. (1999). The stoichiometry of consumer-driven nutrient recycling theory, observations, and consequences. *Ecology*, 80, 735–751.
- [39]-ENGELHARDT, K.A. & RITCHIE, M.E. (2002). The effect of aquatic plant species richness on wetland ecosystem processes. *Ecology*, 83, 2911–2924.
- [40]-ERGON, T., LAMBIN, X. & STENSETH, N.C. (2001). Life history traits of voles in a fluctuating population respond to the immediate environment. *Nature*, 411, 1041–1043.
- [41]-ERICSSON, G., WALLIN, K., BALL, J.P. & BROBERG, M. (2001). Age-related reproductive effort and senescence in free-ranging moose, *Alces alces*. *Ecology*, 82, 1613–1620.
- [42]-FAURIE, C., FERRA, C., MÉDORI, P., DÉVAUX, J., HEMPTINNE J.L., (2002). Écologie : approche scientifique et pratique. Tec & Doc – Lavoisier, Paris, 5e édition.
- [43]-FISCHESSER, B. & DUPUIS-TATE, M.F. (2007). Le Guide illustré de l'Écologie. La Martinière, 2e édition (1e édition 1996), Paris.
- [44]-FOGELGESANG, T. & VAN DER REST, C. (2013). *Biologie tout-en-un BCPST 1re année*. Dunod, Paris, 3e édition (1^e édition 2006).
- [45]-FRONTIER, S., PICHOD-VIALE, D., LEPRÊTRE, A., DAVOULT, D. & LUCZAK, C. (2004). Écosystèmes. Structure, fonctionnement, évolution. *Dunod*, Paris, 3e édition (1e édition 1990).

Références

- [46]-GROMAIRE, M.C. (2000). La pollution des eaux pluviales urbaines en réseau d'assainissement unitaire-Caractéristiques et origines. *La Houille Blanche*, (2), 66-70.
- [47]-HEINRICH, D. & HERGT, M. (1993). Atlas de l'écologie. Illustrations R. & R. FAHNERT. Traduit de l'allemand par J.MERCIER. La Pochothèque, *Librairie générale française*, Paris.
- [48]-HENRY, C. (2001). Biologie des populations animales et végétales. *Dunod*, Paris.
- [49]-HILL, W.R., MULHOLLAND, P.J. & MARZOLF, E.R. (2001). Stream ecosystem responses to forest leaf emergence in spring. *Ecology*, 82, 2306–2319.
- [50]-HIRAKAWA, H. (2001). Coprophagy in leporids and other mammalian herbivores. *Mammal Review*, 31, 61–80.
- [51]-HOUGHTON, R.A. (2000). Interannual variability in the global carbon cycle. *Journal of Geophysical Research*, 105, 20121–20130.
- [52]-HU, S., FIRESTONE, M.K. & CHAPIN, F.S. (1999). Soil microbial feedbacks to atmospheric CO₂ enrichment. *Trends in Ecology and Evolution*, 14, 433–437.
- [53]-HUGHEY, K.F.D., CULLEN, R. & MORAN, E. (2002). Integrating economics into priority setting and evaluation in conservation management. *Conservation Biology*, 17, 93–103.
- [54]-INTERLANDI, S.J. & KILHAM, S.S. (2001). Limiting resources and the regulation of diversity in phytoplankton communities. *Ecology*, 82, 1270–1282.
- [55]-KLING, G.W., KIPPHUT, G.W., MILLER, M.M. & O'BRIEN, W.J. (2000). Integration of lakes and streams in a landscape perspective: the importance of material processing on spatial patterns and temporal coherence. *Freshwater Biology*, 43, 477–497.
- [56]-KNAPP, A.K. & SMITH, M.D. (2001). Variation among biomes in temporal dynamics of aboveground primary production. *Science*, 291, 481–484.
- [57]-LÉVÊQUE, C. (2001). Écologie. De l'écosystème à la biosphère. *Dunod*, Paris.
- [58]-LICHTER, J. (2000). Colonization constraints during primary succession on coastal Lake Michigan sand dunes. *Journal of Ecology*, 88, 825–839.
- [59]-LOREAU, M., NAEEM, S., Inchausti, P. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294, 804–808.
- [60]-LOUDA, S.M., PEMBERTON, R.W., JOHNSON, M.T. & FOLLETT, P.A. (2003). Non-target effects – the Achilles' heel of biological control? Retrospective analyses to reduce risk associated with biocontrol introductions. *Annual Review of Entomology*, 48, 365–396.

Références

- [61]-LUI, Y.B., TABASHNIK, B.E., DENNEHY, T.J. (2001). Effects of Bt cotton and Cry1Ac toxin on survival and development of pink bollworm (Lepidoptera : Gelechiidae). *Journal of Economic Entomology*, 94, 1237–1242.
- [62]-MASTER, L.L. & KEITH, D.A. (2002). Limits to the use of threatened species lists. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 503–507.
- [63]-MICHELI, F., PETERSON, C.H., MULLINEAUX, L.S. (2002). Predation structures communities at deep-sea hydrothermal vents. *Ecological Monographs*, 72, 365–382.
- [64]-MORETTE, A. (1964). Précis d'hydrologie. Éditions Masson, p 231.
- [65]-MORRIS, C.E. (2002). Self-thinning lines differ with fertility level. *Ecological Research*, 17, 17–28.
- [66]-MORRIS, D.W. & DAVIDSON, D.L. (2000). Optimally foraging mice match patch use with habitat differences in fitness. *Ecology*, 81, 2061–2066.
- [67]-MORRIS, R.J., LEWIS, O.T. & GODFRAY, C.J. (2004). Experimental evidence for apparent competition in a tropical forest food web. *Nature*, 428, 310–313.
- [68]-MORROW, P.A. & OLFELT, J.P. (2003). Phoenix clones: recovery after longterm defoliation-induced dormancy. *Ecology Letters*, 6, 119 –125.
- [69]-MOSIER, A.R., BLEKEN, M.A., CHAIWANAKUPT, P. (2002). Policy implications of human-accelerated nitrogen cycling. *Biogeochemistry*, 57/58, 477–516.
- [70]-MOSS, R. & WATSON, A. (2001). Population cycles in birds of the grouse family (Tetraonidae). *Advances in Ecological Research*, 32, 53–111.
- [71]-MOTHERSHEAD, K. & MARQUIS, R.J. (2000). Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant-pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. *Ecology*, 81, 30–40.
- [72]-MOUGEOT, F., REDPATH, S.M., LECKIE, F. & HUDSON, P.J. (2003). The effect of aggressiveness on the population dynamics of a territorial bird. *Nature*, 421, 737–739.
- [73]-MOUGEOT, F., REDPATH, S.M., MOSS, R., MATTHIOPOULOS, J. & HUDSON, P.J. (2003). Territorial behaviour and population dynamics in red grouse, *Lagopus lagopus scoticus*. I. Population experiments. *Journal of Animal Ecology*, 72, 1073–1082.
- [74]-MOURITSEN, K.N. & POULIN, R. (2005). Parasite boosts biodiversity and changes animal community structure by trait-mediated indirect effects. *Oikos*, 108, 344–350.

Références

- [75]-MOURITSEN, K.N. & POULIN, R. (2002). Parasitism, community structure and biodiversity in intertidal ecosystems. *Parasitology*, 124, S101–S117.
- [76]-MOURITSEN, K.N. (2002). The parasite-induced surfacing behaviour in the cockle *Austrovenus stutchburyi*: a test of an alternative hypothesis and identification of potential mechanisms. *Parasitology*, 124, 521–528.
- [77]-MYERS, J.H., MITTERMEIER, R.A., MITTERMEIER, C.G., FONSECA, G.A.B. & KENT, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853–858.
- MYERS, R.A. (2001). Stock and recruitment: generalizations about maximum reproductive rate, density dependence, and variability using meta-analytic approaches. *ICES Journal of Marine Science*, 58, 937–951.
- [78]-NALEPA, C.A., BIGNELL, D.E. & BANDI, C. (2001). Detritivory, coprophagy, and the evolution of digestive mutualisms in Dictyoptera. *Insectes Sociaux*, 48, 194–201.
- [79]-NEFF, J.C., HOLLAND, E.A., DENTENER, F.J., MCDOWELL, W.H. & RUSSELL, K.M. (2002). The origin, composition and rates of organic nitrogen deposition: a missing piece of the nitrogen cycle? *Biogeochemistry*, 57/58, 99–136.
- [80]-NEUBERT, M.G. & CASWELL, H. (2000). Demography and dispersal: calculation and sensitivity analysis of invasion speed for structured populations. *Ecology*, 81, 1613–1628.
- [81]-NORMABUENA, H. & PIPER, G.L. (2000). Impact of *Apion ulicis* Forster on *Ulex europaeus* L. seed dispersal. *Biological Control*, 17, 267–271.
- [82]-OKSANEN, T.A., KOSKELA, E. & MAPPES, T. (2002). Hormonal manipulation of offspring number: maternal effort and reproductive costs. *Evolution*, 56, 1530–1537.
- [83]-ORMEROD, S.J. (2002). The uptake of applied ecology. *Journal of Applied Ecology*, 39, 1–7.
- [84]-ORMEROD, S.J. (2003). Restoration in applied ecology: editor's introduction. *Journal of Applied Ecology*, 40, 44–50.
- [85]-OSEM, Y., PEREVOLOTSKY, A. & KIGEL, J. (2002). Grazing effect on diversity of annual plant communities in a semi-arid rangeland: interactions with small-scale spatial and temporal variation in primary productivity. *Journal of Ecology*, 90, 936–946.
- [86]-OSMUNDSON, D.B., RYEL, R.J., LAMARRA, V.L. & PITLICK, J. (2002). Flow–sediment–biota relations: implications for river regulation effects on native fish abundance. *Ecological Applications*, 12, 1719–1739.

Références

- [87]-OSONO, T. & TAKEDA, H. (2001). Organic chemical and nutrient dynamics in decomposing beech leaf litter in relation to fungal ingrowth and succession during 3-year decomposition processes in a cool temperate deciduous forest in Japan. *Ecological Research*, 16, 649–670.
- [88]-OSTFELD, R.S. & KEESING, F. (2000). Biodiversity and disease risk: the case of Lyme disease. *Conservation Biology*, 14, 722–728.
- [89]-OTTERSEN, G., PLANQUE, B., BELGRANO, A., Post, E., Reid, P.C. & Stenseth, N.C. (2001). Ecological effects of the North Atlantic Oscillation. *Oecologia*, 128, 1–14.
- [90]-PAINE, R.T. (2002). Trophic control of production in a rocky intertidal community. *Science*, 296, 736–739.
- [91]-PARMESAN, C. & YOHE, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421, 38–42.
- [92]-PAVIA, H. & TOTH, G.B. (2000). Inducible chemical resistance to herbivory in the brown seaweed *Ascophyllum nodosum*. *Ecology*, 81, 3212–3225.
- [93]-PETREN, K., GRANT, B.R. & GRANT, P.R. (1999). A phylogeny of Darwin's finches based on microsatellite DNA variation. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 266, 321–329.
- [94]-PEYCRU, P., GRANDPERRIN, D., PERRIER, C., AUGÈRE, B., BEAUX, J.F., CARIOU, F., CARRÈRE, P., DARRIBÈRE, T., DUPIN, J.M., ESCUYER, C., FOGELGESANG, J.F., MAURY, S., QUÉINNEC, É., SALGUEIRO, E & VAN DER REST, C., (2014). Biologie tout-en-un BCPST 2e année. Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2007).
- [95]-PICKETT, S. & WHITE, P.S. (1985). The Ecology of Natural Disturbance as Patch Dynamics. Academic Press New York.
- [96]-PIMENTEL, D., LACH, L., ZUNIGA, R. & MORRISON, D. (2000). Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience*, 50, 53–65.
- [97]-POLIS, G.A., SEARS, A.L.W., HUXEL, G.R., STRONG, D.R. & MARON, J. (2000). When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trends in Ecology and Evolution*, 15, 473–475.
- [98]-PONGE, J.-F. (2000). Vertical distribution of Collembola (Hexapoda) and their food resources in organic horizons of beech forests. *Biology and Fertility of Soils* 32, 508–522.
- [99]-POPE, S.E., FAHRIG, L. & MERRIAM, H.G. (2000). Landscape complementation and metapopulation effects on leopard frog populations. *Ecology*, 81, 2498–2508.

Références

- [100]-RAMADE, F. (2003). Éléments d'écologie. Écologie fondamentale. *Dunod*, Paris, 3e édition.
- [101]-RAPPORT, D.J., COSTANZA, R & MCMICHAEL, A.J. (1998). Assessing ecosystem health. *Trends in Ecology and Evolution*, 13, 397–402.
- [102]-RAY, J.C & SUNQUIST, M.E. (2001). Trophic relations in a community of African rainforest carnivores. *Oecologia*, 127, 395–408.
- [103]-REEBURGH, W.S. (1997). Figures summarizing the global cycles of biogeochemically important elements. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 78(4), 260-267.
- [104]-REZNICK, D.N. (1985). Cost of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. *Oikos*, 44, 257–267.
- [105]-REZNICK, D.N., BRYGA, H. & ENDLER, J.A. (1990). Experimentally induced life history evolution in a natural population. *Nature*, 346, 357–359.
- [106]-RICOU, N., TOUZET, T. (2003). Dictionnaire raisonné de Biologie. *Frison-Roche*, Paris.
- [107]-RODIER, J & LEGUBE, B. (2009). L'analyse de l'eau. *Dunod*.
- [108]-ROMBOUGH, P. (2003). Modelling developmental time and temperature. *Nature*, 424, 268–269.
- [109]-ROSENZWEIG, M.L. (2003). How to reject the area hypothesis of latitudinal gradients. In: *Macroecology: concepts and consequences* (T.M. Blackburn & K.J. Gaston, eds), pp. 87–106. Blackwell Publishing, Oxford.
- [110]-ROUGHAN, M. & MIDDLETON, J.H. (2002). A comparison of observed upwelling mechanisms off the east coast of Australia. *Continental Shelf Research*, 22, 2551–2572.
- [111]-RUITERS, C. & MCKENZIE, B. (1994). Seasonal allocation and efficiency patterns of biomass and resources in the perennial geophytes *Sparaxis grandiflora* subspecies *fimbriata* (Iridaceae) in lowland coastal Fynbos, South Africa. *Annals of Botany*, 74, 633–646.
- [112]-SAKAKIBARA, T. (1996). Roof runoff storm water quality. Proceeding of ICUSD '96, 7th International Conference on Urban Storm Drainage, sept 9-13, Hannover. p157- 162.
- [113]-SHEA, K. & CHESSON, P. (2002). Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 170–177.
- SIGG, L & COLL, L. (1992). Chimie des milieux aquatiques. Éditions *Masson*, p 392.

Références

- [114]-**SOCIETE DEGREMONT, (1989)**. Mémento technique de l'eau. 2 volumes, 1^{er} édition Technique et Documentation *Lavoisier*, p 824.
- [115]-**SOCIETE LYONNAISE DES EAUX. (1986)**. Mémento de l'exploitant de l'eau. Technique et Documentation *Lavoisier*, p 543.
- [116]-**SPEED, M. & RUXTON, G.D. (2002)**. Animal behaviour evolution of suicidal signals. *Nature*, 416, 375.
- [117]-**STEARNS, S.C. (2000)**. Life history evolution: successes, limitations, and prospects *Naturwis senschaften*, 87, 476–486.
- [118]-**STEPHENS, P.A. & SUTHERLAND, W.J. (1999)**. Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 14, 401– 405.
- [119]-**SYMS, C. & JONES, G.P. (2000)**. Disturbance, habitat structure, and the dynamics of a coral-reef fish community. *Ecology*, 81, 2714–2729.
- [120]-**TILMAN, D. (1977)**. Resource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach. *Ecology*, 58, 338–348.
- [121]-**TILMAN, D. (1982)**. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- [122]-**TILMAN, D. (1986)**. Resources, competition and the dynamics of plant communities. In: *Plant Ecology* (M.J. Crawley, ed.), pp. 51–74. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- [123]-**TIRARD, C., BARBAULT, R., ABBADIE, L & LOEUILLE, N. (2012)**. Mini manuel d'Écologie. *Dunod*, Paris.
- [124]-**USEPA, W. (1972)**. Water quality criteria. National Academy of Sciences and National Academy of Engineering, United States Environmental Protection Agency, 592.