

TOUT EN FICHES

LE COURS D' ÉCOLOGIE

LICENCE, MASTER, CAPES, AGRÉGATION

2^e
ÉDITION

Claire Tirard

Maîtresse de conférences à Sorbonne Université

Luc Abbadie

Professeur à Sorbonne Université

David Laloi

Maître de conférences à Sorbonne Université

Philippe Koubbi

Professeur à Sorbonne Université

DUNOD

Illustrations intérieures : Bernadette Coléno

Photographies intérieures :

page 48 : © jurra8 – Fotolia.com
page 52 : © Jost Stergarsek – Shutterstock.com
page 77 : © als – Fotolia.com
page 84 : © Lebendkulturen.de – Shutterstock.com
page 140 : © .AGA. – Fotolia.com
page 162 : © i-stock/laurrag
page 166 : © Rural flower – Shutterstock.com
page 171 : © Alex Stemmer – Shutterstock.com
page 379 : © Ethan Daniels – Shutterstock.com
page 437 : © InsectWorld – Shutterstock.com
page 475 : © Lillian Tveit – Shutterstock.com
page 476 : © Black.Horse – Shutterstock.com

Composition : Soft Office

LES + EN



Pour aller plus loin et mettre toutes les chances de votre côté, des ressources complémentaires sont disponibles sur le site www.dunod.com.

Connectez-vous à la page de l'ouvrage (grâce aux menus déroulants, ou en saisissant le titre, l'auteur ou l'ISBN dans le champ de recherche de la page d'accueil).
Sur la page de l'ouvrage, sous la couverture, cliquez sur le lien « LES + EN LIGNE ».

© Dunod, 2016, 2023

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

EAN 978-2-10-088730-9

Table des matières

Avant-propos	IX
Remerciements	X

Partie 1 – Les organismes et leur environnement

Chapitre 1	Facteurs abiotiques-réponses des organismes	1
Fiche 1	Systèmes climatiques et hydroclimatiques	2
Fiche 2	Enveloppe écologique et facteurs de répartition des organismes	7
Fiche 3	Facteurs abiotiques et réponses fonctionnelles des organismes	12
Fiche 4	Rythmes, cycles et mouvements induits	17
Fiche 5	La diversité des échelles spatio-temporelles	21
Fiche 6	Les biomes continentaux et océaniques	26
Fiche 7	Les changements biogéographiques historiques	30
Focus	Les rétroactions vivant-conditions abiotiques	36
Chapitre 2	Environnement et évolution	38
Fiche 8	La sélection naturelle	39
Fiche 9	L'évolution non génétique	44
Fiche 10	La plasticité phénotypique	48
Fiche 11	La coévolution	53
Fiche 12	De l'évolution du sexe à l'évolution des sexes	57
Fiche 13	L'évolution expérimentale	62
Focus	Évolution et transferts horizontaux d'information génétique	66
Chapitre 3	Histoire de vie, compromis, stratégies d'allocation	67
Fiche 14	Les histoires de vie	68
Fiche 15	Stratégies d'allocation entre traits d'histoire de vie	72
Fiche 16	Compromis évolutifs et influence de l'habitat sur les histoires de vie	76
Fiche 17	Évolution des taux de survie et sénescence	81
Fiche 18	Les contraintes allométriques	85
Focus	Exploitation des espèces et évolution des traits d'histoire de vie	89
QCM		91

Partie 2 – Les relations intra et interspécifiques

Chapitre 4	Accéder aux ressources, accéder aux partenaires	93
Fiche 19	Les stratégies de recherche de nourriture	94
Fiche 20	Territorialité et modèles de théorie des jeux	98
Fiche 21	Choix du partenaire et compétition pour la reproduction	102
Fiche 22	Systèmes d'appariement et conflit sexuel	106
Fiche 23	La dispersion: un comportement aux causes multiples	111
Fiche 24	La dispersion: variation interindividuelle et relations avec d'autres traits	115
Focus	Combattre ou se replier?	119

Chapitre 5	Les interactions sociales	120
Fiche 25	La communication intraspécifique	121
Fiche 26	Vivre seul ou en société?	125
Fiche 27	Coopérer entre apparentés	130
Fiche 28	Coopérer entre non apparentés: mutualisme et réciprocité	135
Fiche 29	Coopération et partage des tâches	139
Fiche 30	Communication et décisions collectives	144
Fiche 31	Les conflits sociaux	148
Focus	La coopération chez les humains	152
Chapitre 6	Les relations entre espèces	153
Fiche 32	La compétition interspécifique	154
Fiche 33	Les relations proies-prédateurs et plantes-herbivores	158
Fiche 34	Les relations hôtes-parasites	163
Fiche 35	Le mutualisme	168
Fiche 36	La symbiose, un formidable moteur d'évolution	173
Fiche 37	Mutualisme <i>versus</i> parasitisme	177
Fiche 38	La communication interspécifique	181
Focus	L'immuno-écologie	186
QCM		187

Partie 3 – Structure, dynamique et évolution des populations

Chapitre 7	Structure démographique et dynamique de population	189
Fiche 39	La population, une entité structurée	190
Fiche 40	Dynamique d'une population isolée	194
Fiche 41	Les modèles matriciels de population	199
Fiche 42	Les facteurs de régulation	203
Fiche 43	L'approche métapopulationnelle	208
Focus	Réchauffement climatique, dispersion et avenir d'une métapopulation de Léopard vivipare	212
Chapitre 8	Structure génétique et évolution des populations	213
Fiche 44	La structure génétique d'une population	214
Fiche 45	Sélection et composition génétique des populations	218
Fiche 46	Dispersion, dérive, mutation et génétique des populations	222
Fiche 47	Systèmes de reproduction et génétique des populations	226
Fiche 48	De la divergence des populations à la spéciation	231
Focus	Sélection sexuelle et spéciation	236
Chapitre 9	Dynamique de populations en interaction	237
Fiche 49	De l'interaction à la démographie	238
Fiche 50	Dynamique de populations proies-prédateurs	243
Fiche 51	Dynamique de populations en compétition	247
Fiche 52	Dynamiques de populations mutualistes	251
Fiche 53	Dynamique de populations hôtes-parasites	255
Focus	Les parasitoïdes, ni parasites, ni prédateurs	260
QCM		261

Partie 4 – Écologie des communautés et des écosystèmes

Chapitre 10	Structure et dynamique des communautés	263
Fiche 54	Place des espèces dans les communautés – concept de niche écologique	264
Fiche 55	Architecture des réseaux trophiques	268
Fiche 56	Les forces d'interaction	273
Fiche 57	Les successions écologiques	278
Fiche 58	La biogéographie insulaire	282
Focus	Les îles de l'archipel des Aléoutiennes – un laboratoire naturel	287
Chapitre 11	Diversité et écosystème	288
Fiche 59	Richesse ou diversité spécifique	289
Fiche 60	Facteurs déterminant la richesse des communautés	295
Fiche 61	Les grands gradients environnementaux de richesse spécifique	299
Fiche 62	Biodiversité, perturbation, stabilité	303
Fiche 63	Biodiversité et productivité	307
Focus	États alternatifs stables	311
Chapitre 12	Les transferts d'énergie et de matière	312
Fiche 64	Les sources d'énergie et de matière	313
Fiche 65	Les flux d'énergie et de matière	317
Fiche 66	La production primaire	321
Fiche 67	Décomposition et minéralisation	326
Fiche 68	Les organismes ingénieurs	330
Focus	Le zooplancton et la pompe à carbone océanique	334
Chapitre 13	Les cycles biogéochimiques	335
Fiche 69	Le cycle du carbone	336
Fiche 70	Les écosystèmes terrestres, sources ou puits de carbone?	340
Fiche 71	Le cycle de l'azote	345
Fiche 72	Le cycle de l'eau	349
Fiche 73	La stœchiométrie écologique	353
Focus	Extension des zones d'hypoxie dans les océans	357
Chapitre 14	Les grands écosystèmes ou biomes	358
Fiche 74	Les forêts	359
Fiche 75	Les savanes, steppes et prairies	363
Fiche 76	Les fleuves et rivières	367
Fiche 77	Les lacs et étangs	371
Fiche 78	Les milieux marins littoraux et estuariens	375
Fiche 79	Les milieux océaniques	380
Fiche 80	Les milieux extrêmes	384
Fiche 81	Les agrosystèmes	388
Focus	Les récifs coralliens et les « forêts » de macroalgues, des écosystèmes riches et vulnérables	392
QCM		393

Partie 5 – Écologie globale, concepts émergents et défis

Chapitre 15	Biosphère et changements globaux	395
Fiche 82	Fragmentation et destruction d'habitat	396
Fiche 83	L'écotoxicologie	400
Fiche 84	La crise de l'eau	404
Fiche 85	La crise du sol	408
Fiche 86	La crise climatique	412
Fiche 87	L'acidification des océans	417
Fiche 88	Les changements climatiques et biogéographiques	422
Fiche 89	Espèces introduites, espèces invasives	426
Fiche 90	La crise de la biodiversité	431
Fiche 91	Changements globaux et santé	436
Focus	Perturbateurs d'information : pollutions chimiques et transferts d'information entre les organismes	441
Chapitre 16	Écologie et société	442
Fiche 92	Le concept de biodiversité	443
Fiche 93	Les services écosystémiques	447
Fiche 94	Écologie et conservation	451
Fiche 95	Gestion et conservation des milieux marins	456
Fiche 96	L'ingénierie écologique	461
Fiche 97	L'écologie de la restauration	465
Fiche 98	L'agroécologie	470
Fiche 99	L'approche santé globale ou <i>One Health</i>	474
Fiche 100	Écologie industrielle, écologie urbaine	479
Focus	L'écologie participative	483
QCM		485
Glossaire		487
Bibliographie		501
Index		505

Avant-propos

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

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

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

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

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

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

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

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

Remerciements

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

Claudie Doums, directrice d'études EPHE, Paris

Sébastien Duperron, professeur au Muséum d'Histoire Naturelle, Paris

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

Nicolas Loeuille, professeur à Sorbonne Université, Paris

Mathieu Molet, professeur à Sorbonne Université, Paris

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

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

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

Sébastien Duperron, Muséum d'Histoire Naturelle, Paris

Pierre Fédérici, Centre National de la Recherche Scientifique, Paris

Davide Gaglio, Percy FitzPatrick Institute of African Ornithology

Jacques Gignoux, Centre National de la Recherche Scientifique, Paris

Thibaud Monnin, Centre National de la Recherche Scientifique, Paris

Patrick Mordelet, Université Paul Sabatier, Toulouse

Chapitre 1

Facteurs abiotiques-réponses des organismes

Il existe deux grands types de facteurs écologiques agissant sur les organismes, les facteurs biotiques qui se rapportent aux interactions avec les autres organismes et les facteurs abiotiques qui concernent les variables physico-chimiques du milieu. Parmi les facteurs abiotiques, on trouvera la température, l'eau et ses caractéristiques chimiques, la salinité, l'air et les gaz dissous (oxygène, gaz carbonique, ozone...), la lumière (indispensable pour la photosynthèse et la régulation des cycles chronobiologiques), les nutriments, les conditions édaphiques (le sol) mais aussi les espaces conditionnant, par exemple, l'implantation des plantes ou des organismes fixés sur le fond des océans.

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

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

Systèmes climatiques et hydroclimatiques

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

1. Les enveloppes atmosphérique et hydrosphérique

■ L'atmosphère

L'atmosphère est divisée en plusieurs couches :

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

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

■ L'hydrosphère



Fiche 6

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

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

2. Le rayonnement solaire à l'échelle planétaire

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

Les rayons ultraviolets (UV) sont très énergétiques et peuvent altérer les molécules organiques provoquant des effets délétères sur les organismes. Actuellement, les ultraviolets sont absorbés presque entièrement par la couche d'ozone (O_3) stratosphérique. Mais certains gaz, dont les chlorofluorocarbures (CFC), détruisent l'ozone stratosphérique et provoquent l'apparition d'un trou saisonnier au niveau des régions polaires. Grâce aux accords internationaux dont le Protocole de Montréal (1987) visant à l'élimination progressive des molécules attaquant la couche d'ozone, on note cependant une réduction des trous d'ozone au niveau planétaire.

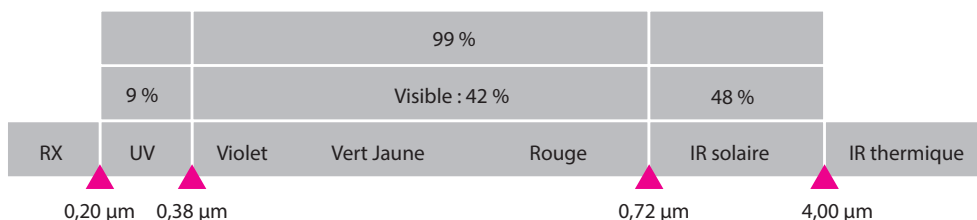


Figure 1.1 Composition du rayonnement solaire au sommet de l'atmosphère

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

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

Le bilan radiatif de la Terre

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

1. toute absorption d'un rayonnement par un corps solide, liquide ou gazeux entraîne l'échauffement de ce corps ;
2. tout corps échauffé émet un rayonnement, dont la nature dépend de la température.

L'absorption de l'énergie rayonnée par le soleil (lumière visible, ultraviolets et infrarouges) par les gaz de l'atmosphère induit un réchauffement général qui induit à son tour l'émission d'infrarouges thermiques par l'atmosphère, l'eau et les sols.

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

Seule une partie de ce rayonnement arrive au sol (environ 168 W/m^2) (figure 1.2). Le reste est réfléchi par l'atmosphère et la surface, et renvoyé immédiatement vers l'espace (environ 107 W/m^2) ou est absorbé par cette même atmosphère (environ 67 W/m^2). La proportion de l'énergie qui est réfléchie par la surface dépend du pouvoir réfléchissant de l'objet : neige (40 à 85 %), désert (31 %), forêts (6 à 20 %), mer (5 à 10 %).

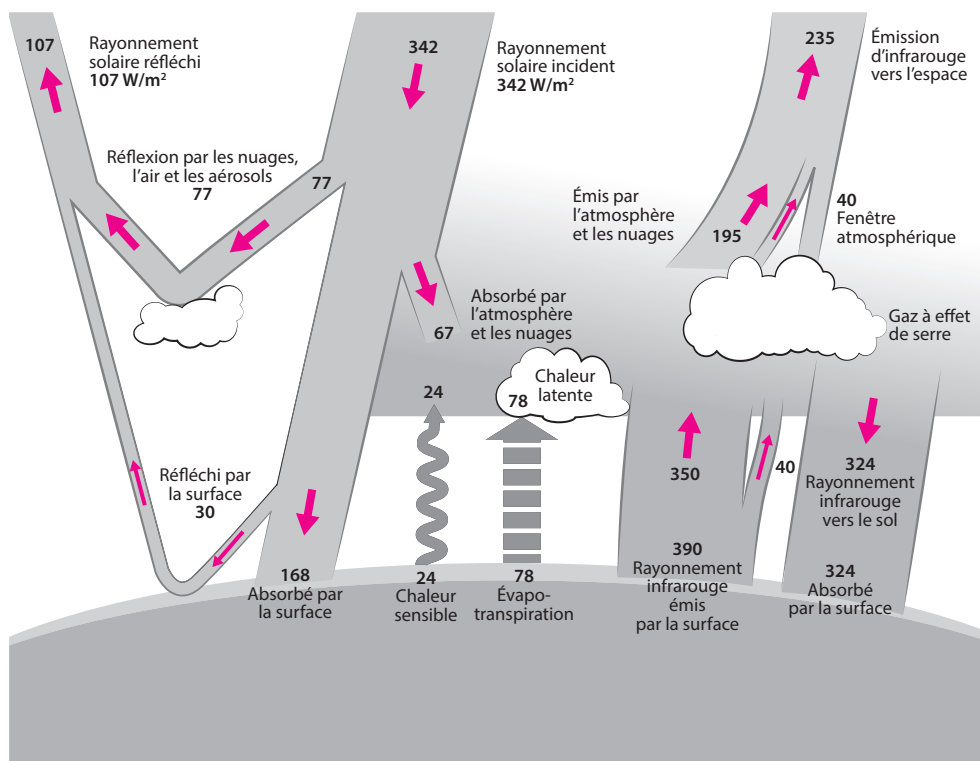


Figure 1.2 Bilan radiatif de la Terre



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

 **Fiche 86**

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

3. Les variations climatiques

■ Sources de variation

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

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

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

■ Redistribution de l'énergie autour du globe

Les masses d'air s'échauffent davantage aux basses qu'aux hautes latitudes créant des différences de densité entre l'Équateur et les pôles qui engendrent des mouvements à l'échelle planétaire. Les mouvements entraînent un transfert massif de chaleur des basses vers les hautes latitudes, et influencent les régimes de précipitations. En première approximation, l'air circule selon trois grandes cellules (figure 1.3).

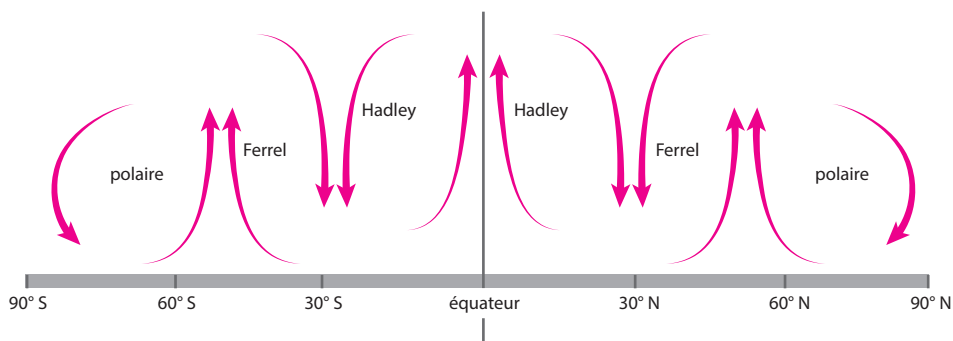


Figure 1.3 Circulation atmosphérique «cellulaire» à la surface de la Terre montrant les principales zones de courants ascendants et descendants

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

La circulation à grande échelle des masses d'eau océaniques est appelée circulation thermohaline car elle est liée aux variations de température et de densité des masses d'eau (figure 1.4). Les eaux refroidies et salées plongent au niveau de l'Arctique et redescendent vers le sud à de grandes profondeurs. Réchauffées au niveau des tropiques, elles remontent en surface où l'évaporation aura pour conséquence une augmentation de la salinité et donc, une augmentation de leur densité. Elles se refroidiront ensuite dans les régions polaires ce qui complétera la grande boucle de circulation. De manière similaire, des eaux de fond, riches en oxygène, se créent autour de l'Antarctique puis se dirigent vers les grandes profondeurs des autres bassins océaniques.



La circulation thermohaline a deux conséquences environnementales majeures

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

Fiche 86

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

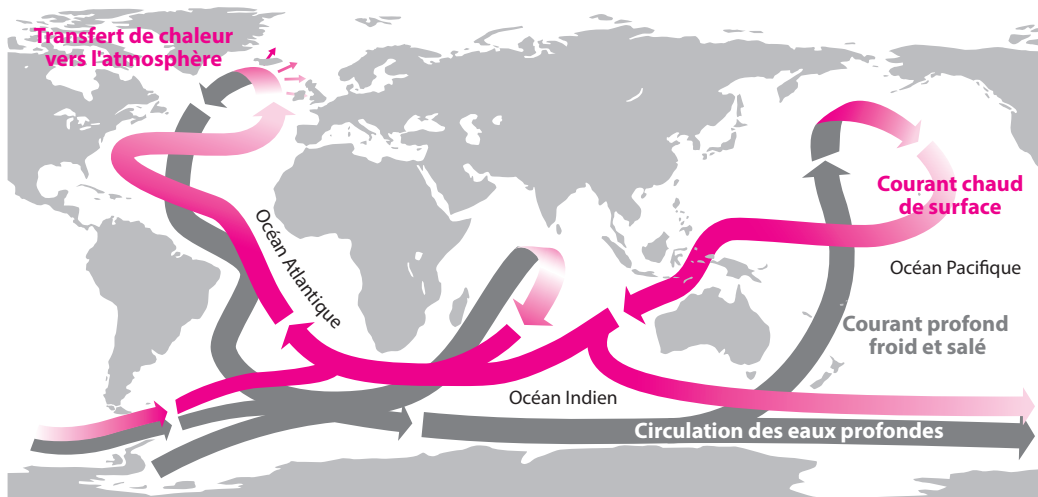


Figure 1.4 Circulation thermohaline

Enveloppe écologique et facteurs de répartition des organismes

fiche
2

Fiche 2

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

Fiches
8 et 10

1. La réponse de l'organisme aux facteurs environnementaux

On peut distinguer deux types de facteurs environnementaux, les facteurs abiotiques qui agissent sur les organismes sans être consommés (les conditions environnementales abiotiques) et les ressources qui sont des facteurs abiotiques ou biotiques qui sont « consommés » (ils peuvent donc être limitants et être sources de compétition entre les organismes). La notion de ressources ne doit pas être limitée aux ressources nutritives, elle inclut, par exemple, l'espace occupé par les organismes.

■ Performance, contraintes et ressources

Pour toute variation à court terme de l'intensité d'un facteur environnemental, les performances de l'organisme fluctuent : elles atteignent leur optimum pour une gamme donnée de chaque facteur ; au-delà et en deçà d'un maximum et d'un minimum pour ce facteur, l'environnement devient incompatible avec la présence de l'organisme. La courbe théorique de réponse des performances à chaque type de facteur environnemental prend la forme d'une cloche. Naturellement, l'amplitude de variation de la gamme du facteur compatible avec la reproduction est inférieure à celle compatible avec la croissance, elle-même inférieure à celle compatible avec la survie (figure 2.1).

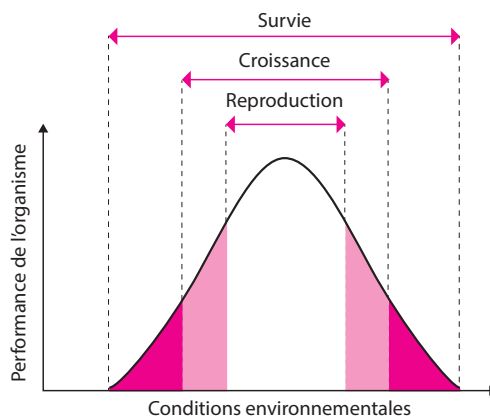


Figure 2.1 Courbe de réponse d'un organisme aux variations d'un facteur de l'environnement

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

Chacun des facteurs abiotiques, lorsqu'il est pris isolément, peut tomber en dessous d'une valeur minimale et ne plus correspondre aux exigences de l'espèce. C'est le cas particulièrement des facteurs de type « ressources » tels que les éléments nutritifs organiques

Fiche 54

Chapitre 1

et inorganiques nécessaires à la croissance des végétaux terrestres et marins. Le facteur qui est le plus proche du minimum critique peut se conduire comme **facteur limitant**, c'est-à-dire conditionner le processus écologique en question dans sa rapidité et son ampleur.



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

Interactions entre les facteurs

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

Exemple

Température, lumière et photosynthèse chez une plante annuelle

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

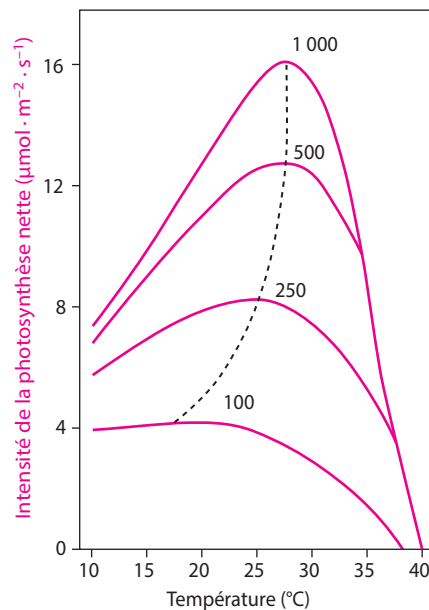


Figure 2.2 Variation de l'intensité de la photosynthèse nette en fonction de la température et de la lumière (100, 250, 500, 1 000 $\mu\text{moles photons/m}^2/\text{s}$) chez l'Arroche étalée *Atriplex patula* (d'après Larcher, 2003)

■ Gammes de tolérance larges ou étroites

Pour chaque facteur abiotique, une espèce ne peut survivre que dans une certaine gamme de variation (figure 2.3). En effet, si la vie se rencontre sur une large gamme de températures, allant de $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ (voire en dessous pour certaines espèces telles que les manchots empereurs en plein hiver) et plus de $110\text{ }^{\circ}\text{C}$, mêmes les espèces les plus tolérantes ne peuvent supporter des variations excédant un intervalle de $40\text{ }^{\circ}\text{C}$.

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

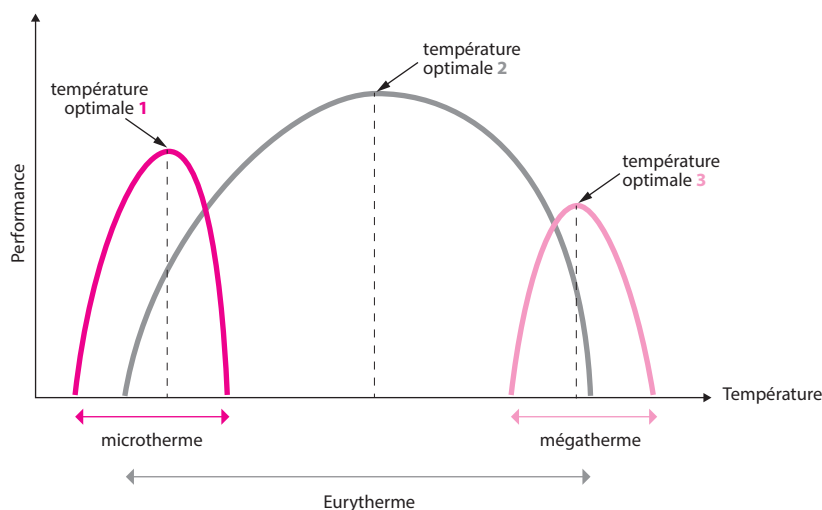


Figure 2.3 Intervalles de tolérance thermique et performances des organismes

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

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

L'environnement perçu et exploité par les organismes est largement généré par les organismes eux-mêmes et par leurs interactions : du fait de leur simple présence, les organismes modifient la quantité et la qualité des ressources disponibles ainsi que l'intensité

des contraintes, ce qui influence de fait leurs propres performances ou celles de leurs voisins immédiats.

Exemple

Modification de l'intensité lumineuse par le couvert forestier

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

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

Exemple

Construction de nids enrichis d'argile par les termites

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

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

Exemple

Concentration des éléments nutritifs sous la plante

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

3. Conditions climatiques et distribution des organismes

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

L'enveloppe environnementale regroupe l'ensemble des gammes de tolérance de l'organisme face aux différents facteurs environnementaux. Par exemple, celle issue de la gamme de tolérance à la température moyenne annuelle et au total des précipitations permet de prévoir la distribution géographique des différentes espèces d'arbres (figure 2.4). Cela explique les distributions biogéographiques latitudinale et altitudinale. Ainsi, dans les Alpes méridionales françaises, cette distribution s'organise en étages de végétation où les principaux arbres se succèdent dans l'espace avec peu de mélange.

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

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

Fiche 86

Fiche 88

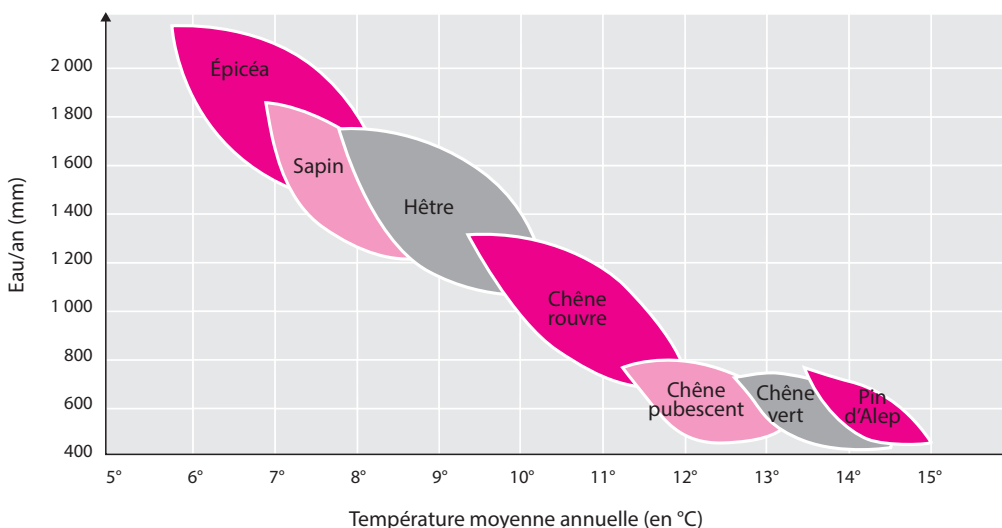


Figure 2.4 Exigences en température et pluviométrie d'arbres d'Europe occidentale (d'après Ramade, 1994)



Fiche 2



Fiche 80



Fiche 4

Les facteurs écologiques abiotiques représentent des contraintes pour les organismes lorsque leurs valeurs s'écartent de l'optimum favorable à l'espèce.

Mais en dépit de conditions environnementales extrêmes les organismes vivants ont colonisé avec succès les régions les plus hostiles, pôles, montagnes, déserts ou grandes profondeurs.

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

1. Eau et température, deux facteurs clés

Dans les écosystèmes continentaux, la température et la disponibilité en eau sont des facteurs primordiaux. En revanche, si la température reste un facteur écologique majeur dans l'espace océanique, la diversité biologique marine est aussi très influencée par des facteurs physico-chimiques en lien avec les gradients horizontaux ou verticaux en fonction de la profondeur (salinité, oxygène, pression, lumière...).

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

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

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

Lorsqu'elle est très basse, elle rend l'eau indisponible et peut engendrer des risques de gel des tissus. Dans ces conditions, il n'est pas étonnant de constater que la distribution de plantes et d'animaux est calquée sur celle de certaines températures moyennes ou extrêmes.

Par exemple, la limite septentrionale de la distribution de la Garance sauvage *Rubia peregrina* en Europe est superposable à l'isotherme 4,5 °C de janvier, celle du Hêtre (*Fagus sylvatica*) à l'isotherme 2 °C de janvier.

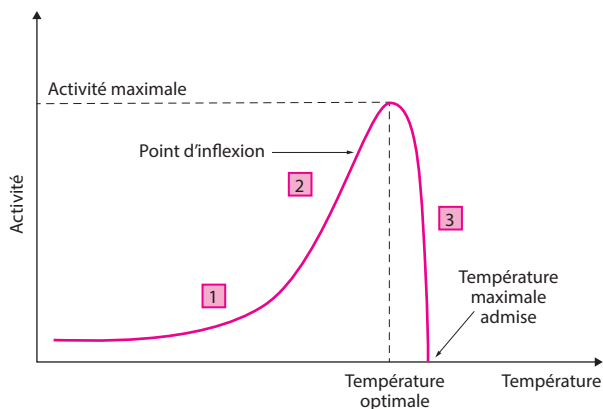


Figure 3.1 Réponse physiologique ou biochimique d'un organisme vis-à-vis de la température

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

■ Importance de la température pour la croissance et la reproduction

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

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

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

 **Fiche 18**

2. Stratégies adaptatives des organismes

■ Évitement ou tolérance

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

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


Fiche 4

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


Fiche 36

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


Fiche 80



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

Homéostasie ou conformité

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

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

La régulation **osmotique** peut être également très importante : les espèces marines doivent prévenir la fuite de l'eau de leur organisme vers le milieu marin dont la pression osmotique est plus élevée. Inversement, les espèces dulçaquicoles (d'eau douce) luttent pour maintenir une certaine concentration osmotique interne. Les espèces euryhalines font face à un milieu extérieur dont l'osmolarité peut être très variable.

Deux stratégies sont adoptées par les espèces ; elles peuvent être **osmoconformes**, c'est-à-dire qu'elles conservent plus ou moins la même osmolarité que le milieu extérieur ou **osmorégulatrices**, en régulant leur osmolarité interne. Une même espèce peut se comporter différemment vis-à-vis de la température et de la salinité ; certains crustacés gardent par exemple une osmolarité interne constante alors qu'ils sont ectothermes.

3. Le facteur trophique

La disponibilité des ressources trophiques et leur accessibilité sont déterminantes pour le maintien et la croissance des organismes de tous types d'écosystèmes.

Stratégies de repos

La plupart des organismes doivent, au cours de leur vie, faire face à des périodes de pénuries alimentaires, revenant de manière régulière ou non. Des températures hivernales peuvent, par exemple, conduire à un arrêt de l'activité et à un jeûne prolongé. Trois stratégies illustrent les voies possibles d'amélioration de la résistance au jeûne. Elles font appel à des adaptations morphologiques, physiologiques ou comportementales (figure 3.2).

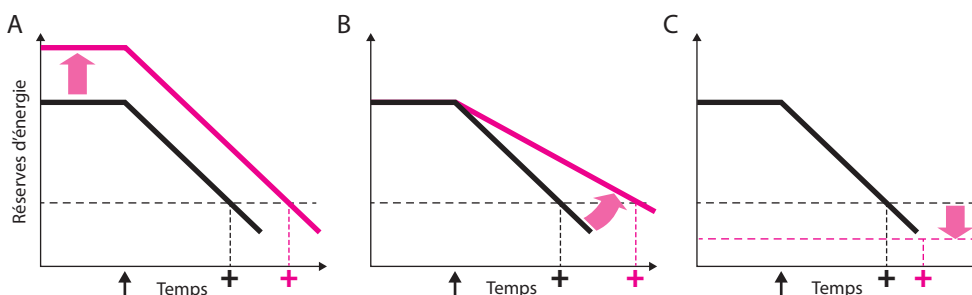


Figure 3.2 Trois stratégies possibles d'optimisation de la résistance au jeûne

La flèche noire symbolise le début du jeûne. L'individu consomme peu à peu ses réserves énergétiques ce qui lui permet de maintenir le métabolisme cellulaire de base (ligne noire). La mort intervient lorsque les réserves atteignent un niveau trop bas pour prévenir des dégâts irréversibles (ligne pointillée, point de non-retour). L'individu peut augmenter sa résistance au jeûne en (A) augmentant la quantité de réserves accumulées avant le jeûne, (B) abaissant le taux de catabolisme de ses réserves lors du jeûne et (C) en réduisant le seuil minimal d'énergie nécessaire à la survie (d'après Rion et Kawecki, 2007).

Stratégies mutualistes

Des zones **oligotrophes** sont colonisées avec succès malgré la faible disponibilité en nutriments. C'est souvent le fait d'organismes symbiotiques additionnant les capacités d'espèces différentes. On peut citer les lichens, ou bien les nombreuses espèces animales marines qui vivent en symbiose avec des algues unicellulaires ou des bactéries chimiosynthétiques.

Exemple

La nutrition endosymbiotique des coraux madrépores

Les coraux madrépores des zones tropicales qui vivent dans des eaux peu profondes, limpides, oligotrophes, se nourrissent essentiellement grâce à une symbiose avec des algues unicellulaires (figure 3.3). La nutrition **endosymbiotique** des coraux engendre un cycle de nutriments particulièrement efficace qui contribue à la forte productivité des récifs coraliens. Les algues favorisent aussi la précipitation de carbonate de calcium et l'édification des récifs qui sont les plus grandes structures édifiées par des organismes vivants.

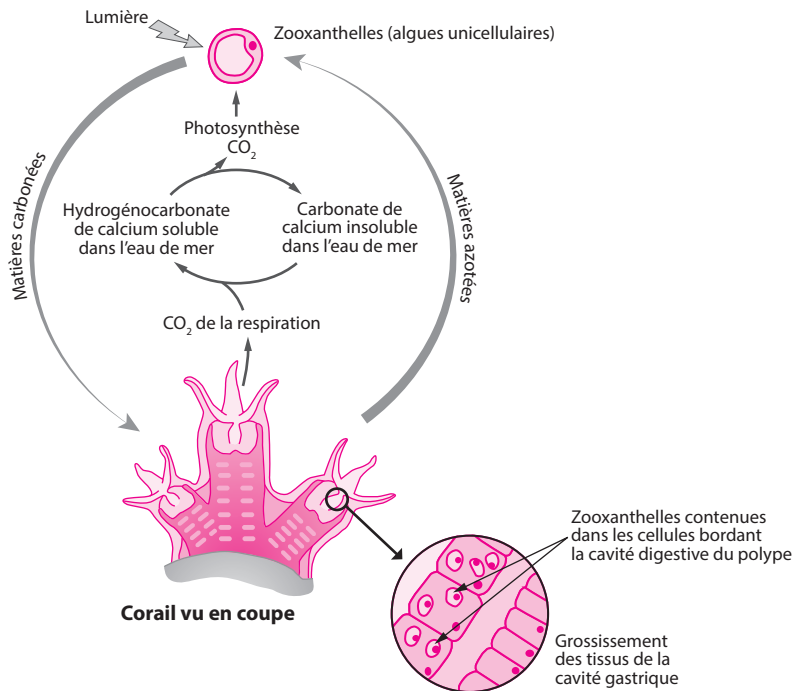


Figure 3.3 Échanges entre des polypes de coraux madrépores et leurs algues symbiotiques (zooxanthelles).

Les algues utilisent le CO_2 du métabolisme du corail, ainsi que des phosphates et des substances azotées. Par la réaction de photosynthèse, elles produisent des sucres, des acides aminés qui sont en partie rejetés dans les cellules de l'hôte, qui les transforme et les incorpore à ses propres structures.

Rythmes, cycles et mouvements induits

fiche
4

Fiche 4

OCM

L'environnement varie parfois aléatoirement mais aussi de manière cyclique à court, moyen ou long terme. Lorsqu'un événement physique apparaît de façon cyclique, la période du cycle peut être régulière comme dans le cas des saisons, irrégulière ou quasi-périodique (à périodicité variable) comme dans le cas du phénomène *El Niño*. En réponse aux contraintes qui apparaissent de façon régulière et prédictible, les organismes vivants ont développé une variété d'adaptations sous la forme de rythmes biologiques. Cependant, les écosystèmes sont soumis à l'heure actuelle à de profonds changements d'origine anthropique qui modifient les cycles naturels des phénomènes physiques et des réponses biologiques associées.

1. Échelles de temps

Les échelles de temps des événements physiques qui induisent des réponses biologiques sont très variables, allant de la minute à la centaine de millénaires (tableau 4.1).

Tableau 4.1 Échelles de temps des événements et réponses biologiques

Échelles de temps	Événements physiques cycliques ou non	Phénomènes biologiques cycliques ou rythmes biologiques
De 10 à 100 millénaires	Grands mouvements tectoniques Cycles glaciaires	Spéciations, extinctions, changements d'aires de répartition
Millénaire	Sécheresses, périodes humides Communication entre bassins	Échanges de faune et de flore entre continents et bassins océaniques
Siècle, décade	Cycle des taches solaires Changement climatique Phénomène <i>El Niño</i>	Propagation de maladies (choléra, maladies à vecteurs), production secondaire marine, recrutement et déplacements de populations océaniques (<i>El Niño</i>)
Année et mois	Cycle des saisons, cycle hydrologique, cycle lunaire (grandes marées d'équinoxe, vives eaux, mortes eaux)	Cycles de reproduction, migrations trophiques ou de reproduction, acclimatation, successions planctoniques
Jour	Cycle nyctéméral, cycle des marées (haute mer, basse mer), événements climatiques (tempêtes)	Migrations journalières, cycles journaliers d'alimentation, rythmes physiologiques
Heure, minute ou seconde	Changements de température, de salinité, de luminosité	Régulations biochimiques ou physiologiques, comportements



Emboîtement des échelles temporelles et réponses biologiques complexes

L'emboîtement de variations physiques (par exemple l'alternance jour/nuit imbriquée dans les cycles saisonniers ou bien les cycles saisonniers intégrés dans les cycles climatiques, etc.) peut conduire à des réponses biologiques complexes, montrant plusieurs niveaux de variation à des échelles spatio-temporelles différentes. Des variations attendues sous l'effet d'un facteur environnemental donné, peuvent alors être remises en cause par l'impact de facteurs agissant à d'autres échelles et interagissant avec le premier.

Chapitre 1

2. Rythmes biologiques

Les rythmes biologiques journaliers sont presque omniprésents dans la nature et les rythmes saisonniers fréquents. Les rythmes de marées en lien avec le cycle lunaire influencent fortement la biologie des organismes marins ; par exemple, les phases de la lune synchronisent la reproduction des coraux ou de certains annélides polychètes.

Facteurs ultimes et mécanismes proximaux

Deux types de facteurs permettent d'expliquer la mise en place des rythmes biologiques :

- les **facteurs ultimes** exercent des pressions de sélection sur les organismes conduisant à des adaptations par modification de la composition génétique des populations. Par exemple, les variations saisonnières dans la disponibilité de la nourriture exercent des contraintes qui conduisent aux rythmes saisonniers de reproduction et de migration de nombreux animaux ;
- les **facteurs proximaux** déclenchent le phénomène biologique et conditionnent sa synchronisation. La modification de la photopériode peut agir par exemple comme facteur proximal pour la saisonnalité de la reproduction, son allongement déclenchant la réactivation des glandes sexuelles par anticipation. L'élévation de température peut aussi agir en tant que facteur proximal, ainsi que la présence de partenaires sexuels ou de matériaux de construction des nids.

Les rythmes biologiques sont donc gouvernés par des **horloges internes** mais ils sont entraînés par des facteurs exogènes (proximaux) qui agissent comme forçages externes et les synchronisent. Ces synchroniseurs sont des variations temporelles régulières de certains facteurs écologiques comme la photopériode, l'intensité lumineuse, la température, les marées, ou bien encore l'alternance entre la glace et l'eau libre dans les milieux polaires.

Exemple

Rythmes internes et photopériode chez les schistosomes

Les schistosomes sont des plathelminthes tropicaux, parasites au stade adulte du système sanguin de divers vertébrés dont les humains. Les larves du parasite se développent et se multiplient dans le corps de gastéropodes d'eau douce, puis sortent du corps de cet hôte, nagent activement et infectent leurs hôtes vertébrés par perforation de la peau. L'émergence des larves hors du gastéropode est indépendante de la présence ou de l'absence de l'hôte vertébré, mais elle ne se fait pas à n'importe quel moment du jour ou de la nuit. En effet, les larves possèdent des rythmes qui sont endogènes et parfaitement reproductibles pour une même espèce de schistosome, même lorsque le système est transposé dans des conditions de laboratoire. Les rythmes sont en revanche différents pour chaque espèce et calés sur le comportement de l'hôte vertébré qui est ciblé dans la nature (homme, rongeur, ongulé...), d'une façon qui facilite la transmission du parasite. Une photopériode artificielle en laboratoire peut cependant provoquer un décalage ou même une inversion de ces rythmes internes de sortie, montrant que l'alternance jour/nuit agit comme forçage externe dans la synchronisation.


Fiche 8


Fiche 34

Des rythmes physiologiques et/ou comportementaux

Les rythmes biologiques peuvent être de deux types :

- **comportementaux** (cycle du sommeil, nutrition, reproduction, hibernation, dormance, migration...);
- **physiologiques** et métaboliques (maturation des gamètes, cycles de sécrétion hormonale, photosynthèse, respiration...).

Exemple

Alternance jour/nuit et photosynthèse de type CAM

La **photosynthèse de type CAM** (*Crassulean Acid Metabolism*) est partagée par plusieurs familles de plantes (Crassulacées, Cactacées...). À la différence des **plantes C₄** qui effectuent une séparation spatiale entre la fixation initiale du CO₂ et son utilisation par le cycle de Calvin, les plantes CAM réalisent une séparation temporelle des deux voies, puisque l'une a lieu la nuit et l'autre le jour :

- 1) la nuit, lorsque les températures sont plus basses et le taux d'humidité plus élevé, la plante incorpore le dioxyde de carbone ; le carbone du CO₂ est fixé sur un acide en C₃ qui devient un acide organique en C₄ ;
- 2) le jour, la plante limite la perte d'eau par évapotranspiration, en fermant totalement ses stomates, il n'y a donc plus d'alimentation en dioxyde de carbone. En revanche, la phase photochimique de la photosynthèse, qui nécessite de l'énergie lumineuse, se met en place. Cette étape fournit l'énergie nécessaire au cycle de Calvin.

La photosynthèse CAM est bien adaptée à la vie en milieux arides et a dû être sélectionnée en réponse à la contrainte hydrique. Elle est toutefois présente chez des plantes submergées, sans lien évident avec les conditions environnementales.

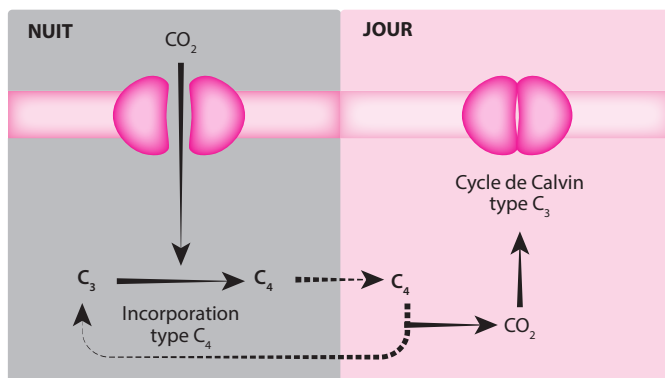


Figure 4.1 Alternance jour-nuit et métabolisme photosynthétique de type CAM