

Ecole polytechnique fédérale de Lausanne  
Département de Génie Rural  
Institut du Génie de l'Environnement

# Introduction à l'écologie

**La biosphère  
Dynamique des populations**

**Prof. Joseph Tarradellas**

Prof. Bernard Frochot  
Maud Nicollet  
Christian Pécoud

Juin 1996

# TABLE DES MATIERES

## La biosphère

	Page
<b>1. LES DOMAINES DE L'ÉCOLOGIE</b>	<b>1</b>
<b>1.1. Etymologie et bref historique</b>	<b>1</b>
<b>1.2. Définitions générales</b>	<b>2</b>
1.2.1. Les sphères	2
1.2.2. Les milieux de vie particuliers	2
<b>1.3. Les grandes divisions de l'écologie</b>	<b>3</b>
<b>1.4. Ecologie et sciences de l'ingénieur</b>	<b>5</b>
<b>2. LA VIE SUR LA TERRE</b>	<b>7</b>
<b>2.1. Etat des lieux</b>	<b>7</b>
<b>2.2. Formation de la biosphère terre</b>	<b>11</b>
<b>2.3. Formation de l'atmosphère terrestre</b>	<b>13</b>
2.3.1. L'atmosphère primordiale	13
2.3.2. L'atmosphère primitive	14
2.3.3. L'atmosphère actuelle.	14
<b>2.4. Apparition de la vie</b>	<b>15</b>
2.4.1. Les structures autorépliquables	15
2.4.2. Les premières cellules	16
2.4.3. La photosynthèse	17
<b>2.5. Evolution de la vie</b>	<b>24</b>
<b>3. ETAT DU BIOTOPE TERRE</b>	<b>27</b>
<b>3.1. Masse et densité des constituants de l'écosystème terre</b>	<b>27</b>
<b>3.2. La lithosphère: abondance relative des éléments dans la croûte terrestre</b>	<b>27</b>
<b>3.3. L'atmosphère: bilan de l'oxygène.</b>	<b>28</b>

## Introduction à l'écologie

<b>3.4. Structure de l'atmosphère</b>	<b>29</b>
3.4.1. Limite supérieure de l'atmosphère	29
3.4.2. Structure verticale de l'atmosphère	30
3.4.3. Emission et absorption des rayonnements solaires et terrestres	31
3.4.4. Réactions chimiques de l'atmosphère	33
3.4.5. Réactions nucléaires de l'atmosphère	36
3.4.6. Effet de serre	38
<b>4. L'ATMOSPHERE ET LES CLIMATS</b>	<b>45</b>
4.1. Flux d'énergie dans la biosphère	45
4.2. Les climats	48
4.3. Répartition des pluies dans la biosphère	51
<b>5. LES BIOMES</b>	<b>53</b>
5.1. Généralités	53
5.2. Description des grands biomes	54
5.2.1. La toundra	55
5.2.2. La forêt boréale de conifères	55
5.2.3. La forêt subboréale	55
5.2.4. La forêt tempérée	57
5.2.5. La steppe	62
5.2.6. Le désert	62
5.2.7. La forêt xérophile	63
5.2.8. Le semi-désert	63
5.2.9. Savane et forêt claire tropicale	63
5.2.10. La forêt ombrophile tropicale	64
5.2.11. L'écosystème montagnard	66
5.3. Les biomes aquatiques	68
5.4. Exploitation et anthropisation des écosystèmes	69

## Table des matières

# Dynamique des populations

<b>6.</b>	<b>LES CYCLES BIO-GEOCHIMIQUES</b>	<b>71</b>
6.1.	Les éléments biogènes	71
6.2.	Les catégories trophiques	71
6.3.	Cycles	73
<b>7.</b>	<b>LE FLUX D'ENERGIE</b>	<b>75</b>
7.1.	Généralités	75
7.2.	Le flux d'énergie dans l'écosystème	77
7.3.	Production, rendements	78
7.4.	Energie stockée	80
7.5.	Exportations, importations	82
<b>8.</b>	<b>POPULATION ET PEUPLEMENT</b>	<b>83</b>
8.1.	Les caractères d'une population	83
8.1.1.	L'abondance	83
8.1.2.	Distribution dans l'espace	84
8.1.3.	Distribution selon l'âge	85
8.1.4.	La structure	87
8.2.	La mesure de l'abondance	87
8.2.1.	Méthodes d'échantillonnage des effectifs des populations mobiles	88
8.2.2.	Méthodes "absolues"	88
8.2.3.	Méthodes absolues indirectes	89
8.2.4.	Méthodes relatives	91
8.2.5.	Choix d'une méthode	91
8.3.	Biocénose et peuplements	92
8.3.1.	Définitions	92
8.3.2.	Les caractères d'un peuplement	92
8.3.3.	Leur mesure	93
<b>9.</b>	<b>LES FACTEURS DE REGULATION DES POPULATIONS</b>	<b>97</b>
9.1.	Généralités	97

## Introduction à l'écologie

<b>9.2. Les facteurs indépendants et dépendants de la densité</b>	<b>98</b>
<b>9.3. Les facteurs indépendants de la densité</b>	<b>99</b>
9.3.1. Les facteurs climatiques	99
9.3.2. Facteurs physiques	99
9.3.3. Facteurs chimiques	99
9.3.4. Facteurs géo-morphologiques	99
<b>9.4. Les facteurs dépendants de la densité: les co-actions entre populations</b>	<b>100</b>
9.4.1. Parasitisme et prédation, co-action (+ -)	101
9.4.2. Les co-actions négatives	109
9.4.3. Les co-actions positives	112
9.4.4. La lutte biologique	113
9.4.5. Les co-actions dans l'écosystème	114
<b>10. EVOLUTION DES POPULATIONS</b>	<b>115</b>
<b>10.1. La natalité</b>	<b>115</b>
10.1.1. La fécondité individuelle	116
10.1.2. Les facteurs du milieu extérieur	116
10.1.3. La densité de la population	117
<b>10.2. La mortalité</b>	<b>118</b>
10.2.1. Milieu intérieur et milieu extérieur	118
10.2.2. Influence de la densité	119
<b>10.3. Taux d'accroissement intrinsèque des populations</b>	<b>119</b>
10.3.1. Définitions	119
10.3.2. Calcul du taux intrinsèque d'accroissement naturel ( $r$ )	120
10.3.3. Temps de doublement	121
10.3.4. Loi de croissance en présence de facteurs limitants	121
10.3.5. Taux intrinsèque: natalité et mortalité	122
<b>10.4. Equilibre démographique</b>	<b>125</b>
<b>10.5. Fluctuations démographiques</b>	<b>126</b>
10.5.1. Fluctuation dans le temps des populations naturelles	127
<b>11. BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE</b>	<b>139</b>

## 1. LES DOMAINES DE L'ÉCOLOGIE

---

### 1.1. Étymologie et bref historique

Le terme écologie est constitué des deux racines grecques: "oikos", qui signifie maison, lieu de vie, et "logos", c'est à dire la science. La définition qu'en donne le Petit Robert en son édition de 1979 est la suivante:

*Écologie: Étude des milieux où vivent et se reproduisent les êtres vivants ainsi que des rapports de ces êtres avec leur milieu.*

Le mot "écologie" fut employé pour la première fois en 1866 par le biologiste allemand Ernst Haeckel. Dans son esprit, il s'agissait de "la science qui étudie l'être vivant et le milieu où il se trouve".

Cependant, il faut noter que des concepts propres à l'écologie ont été découverts bien avant Haeckel. Ainsi, chez les grecs, les écrits d'Hypocrate et d'Aristote contiennent des approches écologiques. Dès le début du XVIII<sup>ème</sup> siècle, Anton von Leeuwehoek avait décrit les phénomènes de chaîne alimentaire et de régulation des populations.

L'écologie a été reconnue comme une discipline propre au début du XX<sup>ème</sup> siècle. De fait, c'est durant la révolution industrielle que, dans les pays du nord, l'écologie est apparue comme une nécessité historique pour comprendre et contrôler les effets des activités humaines sur les ressources naturelles, dans un premier temps, puis sur la nature en général.

Le concept d'écologie s'est répandu dans le grand public vers la fin des années 60. Il s'en est trouvé par là perverti du fait de la confusion créée par les médias entre écologie et écologisme. Il ne faut pas confondre:

- l'**écologie** qui est une science pratiquée par des **écologues**,
- l'**écologisme** qui est une doctrine défendue par les **écologistes**.

### 1.2. Définitions générales

#### 1.2.1. Les sphères

Le concept de biosphère a été énoncé en 1926 par Vernsky:

**La biosphère est la région de la planète qui renferme des êtres vivants et dans laquelle la vie est possible en permanence.**

Toute la surface du globe n'a pas la même capacité d'accueil pour la vie. Ainsi dans les calottes glaciaires ou en haute montagne on ne trouvera que de rares spores de bactéries ou de champignons. Les vertébrés supérieurs peuvent seulement y faire des incursions brèves ou saisonnières. Ce sont les zones dites **parabiosphériques**.

La biosphère proprement dite peut se diviser en trois compartiments:

- la **lithosphère** qui est limitée aux couches superficielles de l'écorce terrestre, constituée par les continents émergés,
- l'**hydrosphère**, principalement l'océan mondial, milieu liquide représentant près de 70% de la superficie de la terre,
- l'**atmosphère**, couche gazeuse qui enveloppe les deux précédents milieux.

Les deux caractères principaux de la biosphère sont:

- l'**apport d'énergie** qui se fait par la lumière du **soleil**, toutes les autres formes d'énergie nécessaires à la vie en dérivent,
- l'**eau** qui s'y rencontre en permanence à l'état liquide.

#### 1.2.2. Les milieux de vie particuliers

Le milieu d'un organisme comprend à la fois des éléments non vivants (air, roches, chaleur, etc.) et des éléments vivants, soit de la même espèce que l'organisme considéré (d'où des relations **intraspécifiques**, ex: supérieur hiérarchique), soit d'autres espèces (d'où relations **interspécifiques**, ex: dompteur-tigre).

Considéré globalement, l'ensemble des éléments vivants et non vivants géographiquement défini est appelé **écosystème** ou système écologique. Sa partie non vivante est le **biotope** et sa partie vivante la **biocénose** (ensemble des plantes, bactéries, animaux, etc., habitant un même biotope).

## I. Les domaines de l'écologie

L'écosystème est une unité **fonctionnelle**, celle qu'étudie l'écologue. Son étude passe par une description des constituants pour se consacrer ensuite à mettre en évidence et quantifier les relations qu'ils entretiennent et, plus particulièrement, les échanges d'énergie. L'écosystème peut être petit (une flaque d'eau) ou grand (un océan). Ses limites peuvent être naturelles (un bassin versant, une île) ou bien tracées arbitrairement (un secteur de forêt dont la forme est délimitée à des fins d'échantillonnage). Dans tous les cas, l'étude devra tenir compte des échanges (d'énergie, de matière, d'êtres vivants) avec les écosystèmes périphériques.

On appelle **facteur**, l'action d'un élément de l'écosystème sur un organisme ou un ensemble d'organismes. On distingue:

- les facteurs **abiotiques** qui désignent l'action des éléments du biotope (froid, sel, eau, lumière...),
- les facteurs **biotiques** qui sont l'action des éléments de la biocénose (prédation, symbiose...).

### 1.3. Les grandes divisions de l'écologie

De façon académique on distingue deux divisions dans l'écologie: l'**autoécologie** et la **synécologie**.

L'autoécologie désigne la partie de l'écologie qui s'occupe de l'influence des facteurs extérieurs sur l'animal ou la plante et plus précisément sur les représentants d'une espèce déterminée. Un bon exemple est fourni par l'étude des pattes du lagopède (perdrix des neiges) dont la morphologie change en fonction des conditions climatiques (figure 1.1.).

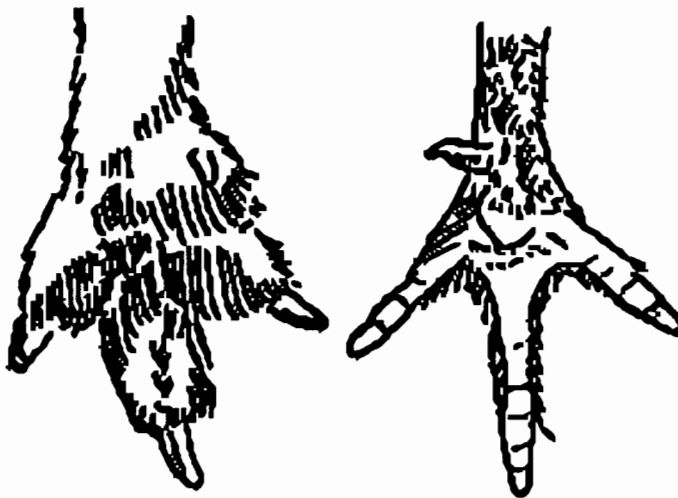
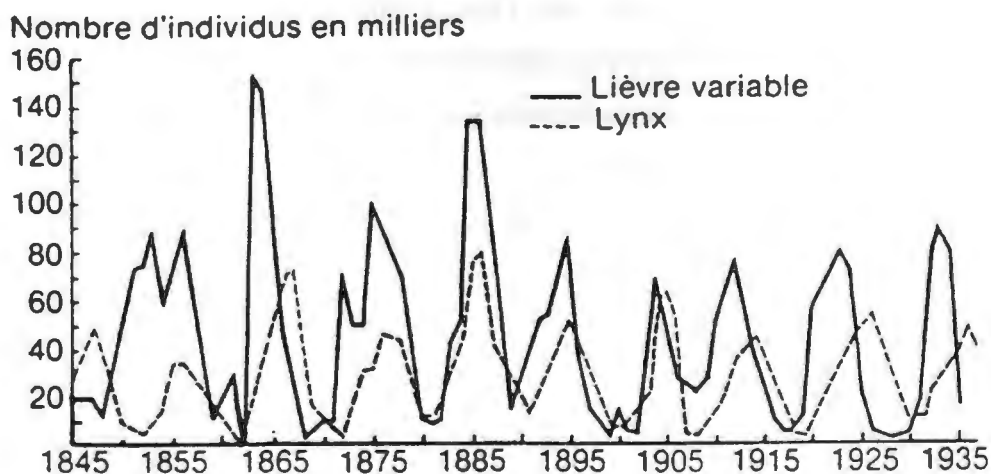


Figure 1.1.: Patte de lagopède, à gauche, en hiver et, à droite, en été (M. Cuisin: *Qu'est-ce que l'écologie*, p.38, Bordas ed., 1971)

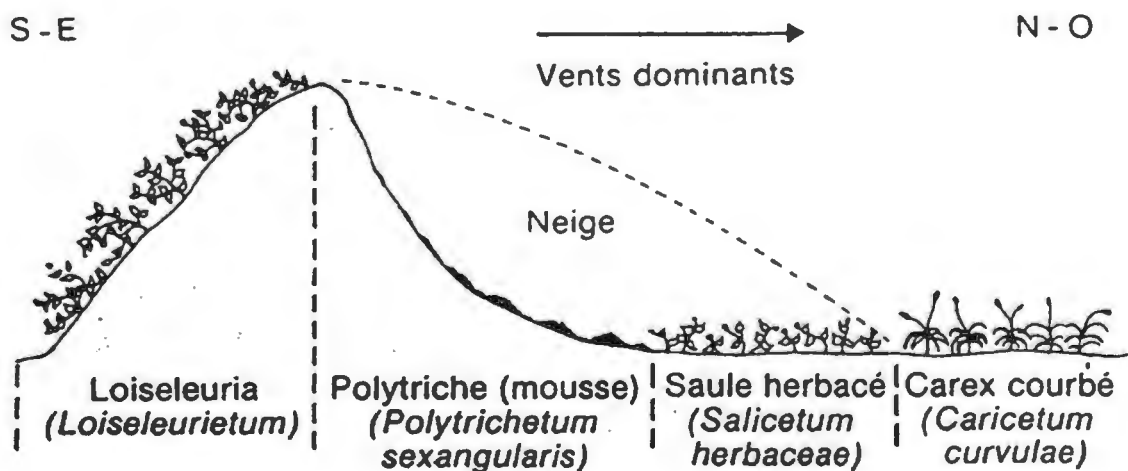


## La biosphère

La synécologie s'occupe de la vie d'un groupe d'individus ou d'espèces dans un même écosystème. On distingue également la **démécologie** qui est l'étude de la croissance (figure 1.2.), des variations de densité et du déclin des populations animales et la **biocénologie** qui ne s'applique plus seulement aux animaux mais à l'ensemble de la biocénose (figure 1.3.).



**Figure 1.2.:** *Synécologie, exemple de démécologie: variations d'abondance des populations de lièvre variable et de lynx dans le grand nord canadien (F. Ramade: Ecologie Fondamentale, p.136, Mc Graw-Hill ed., 1987)*



**Figure 1.3.:** *Synécologie, exemple de biocénologie; Adaptation d'associations végétales à des conditions climatiques extrêmes dans les Alpes centrales vers 2500m d'altitude (Loiseleuria: azalée) (F. Ramade: Ecologie fondamentale, p.76, Mc Graw-Hill ed., 1984)*

### 1.4. Ecologie et sciences de l'ingénieur

La connaissance de l'écologie est désormais indispensable à l'ingénieur qui doit réaliser des produits, des objets, des ouvrages et des aménagements afin que ceux-ci répondent à leur vocation en respectant les équilibres et les richesses naturels dont l'humanité est dépositaire et dont elle doit se porter garant pour les générations futures.

Dans un domaine comme l'agriculture, le maintien de l'équilibre écologique des milieux naturels est très directement lié à la préservation du potentiel agronomique et donc économique qui en fait son intérêt.

Dans son travail quotidien, l'ingénieur n'a pas à se substituer à l'écologue mais il doit connaître les phénomènes qui régulent les milieux naturels et en comprendre les lois pour que la prise en compte des impératifs écologiques soit un enrichissement qualitatif du produit de son travail.

L'ingénieur doit également savoir que la préoccupation de l'écologie est maintenant une obligation légale. En Suisse, trois grandes lois sont à la base du système légal de protection de l'environnement:

- la loi fédérale sur la **protection de la nature et du paysage**, du 1<sup>er</sup> juillet 1966 (voir ci-après),
- la loi fédérale sur la **protection des eaux contre la pollution**, du 8 octobre 1971 (voir le cours Qualité des eaux),
- la loi fédérale sur la **protection de l'environnement**, du 7 octobre 1983 (voir cours d'Ecotoxicologie).

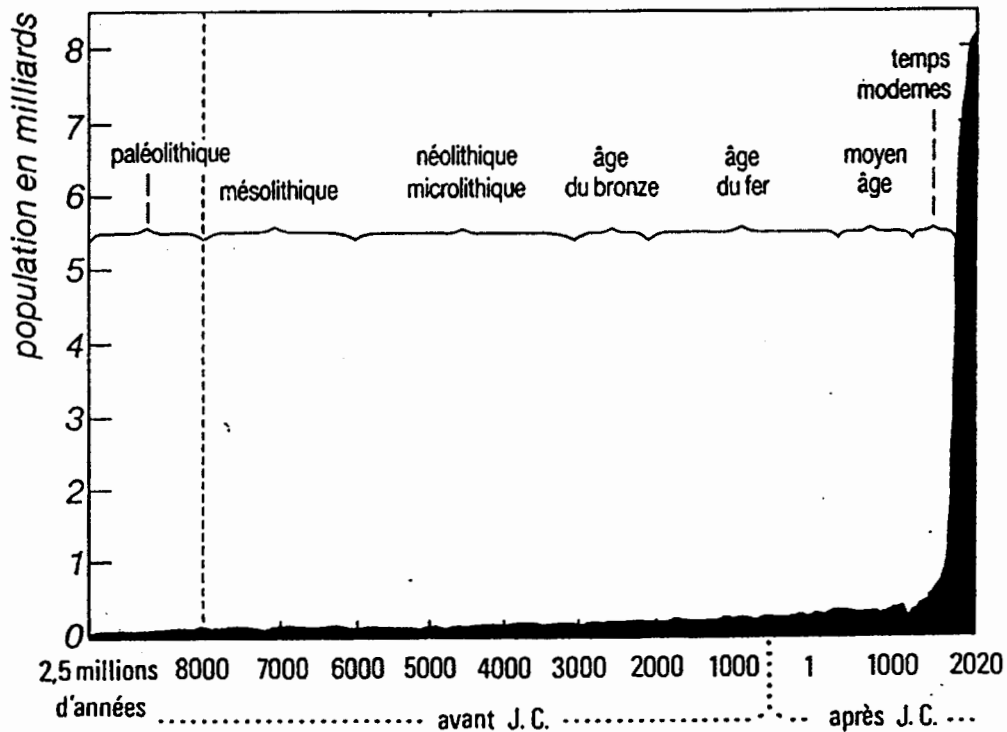
Ces lois sont explicitées par un grand nombre d'ordonnances qui en permettent l'application pratique. L'Office Fédéral de l'Environnement, des Forêts et du Paysage (OFEFP en français, BUWAL en allemand) et les offices cantonaux correspondants sont chargés de l'application de cet appareil légal.

---

## 2. LA VIE SUR LA TERRE

### 2.1. Etat des lieux

On rappellera que la biosphère est l'ensemble des régions de la planète qui renferment des êtres vivants et dans lesquelles la vie est possible en permanence. La biosphère terre est malade. Une des causes principales des déséquilibres écologiques actuels est l'explosion de la population humaine sur la terre depuis l'ère industrielle (figure 2.1. et photo 2.1.).



**Figure 2.1.:** Croissance des effectifs de l'espèce humaine depuis le néolithique  
(F. Ramade, *Les catastrophes écologiques*, p.23, Mc Graw-Hill ed., 1987).

L'augmentation de la densité de population se traduit par une augmentation proportionnelle des atteintes polluatives provenant des activités humaines. Les atteintes régionales à l'environnement dépendent de deux facteurs principaux: la densité de population et le revenu de celle-ci, voir figure 2.2..

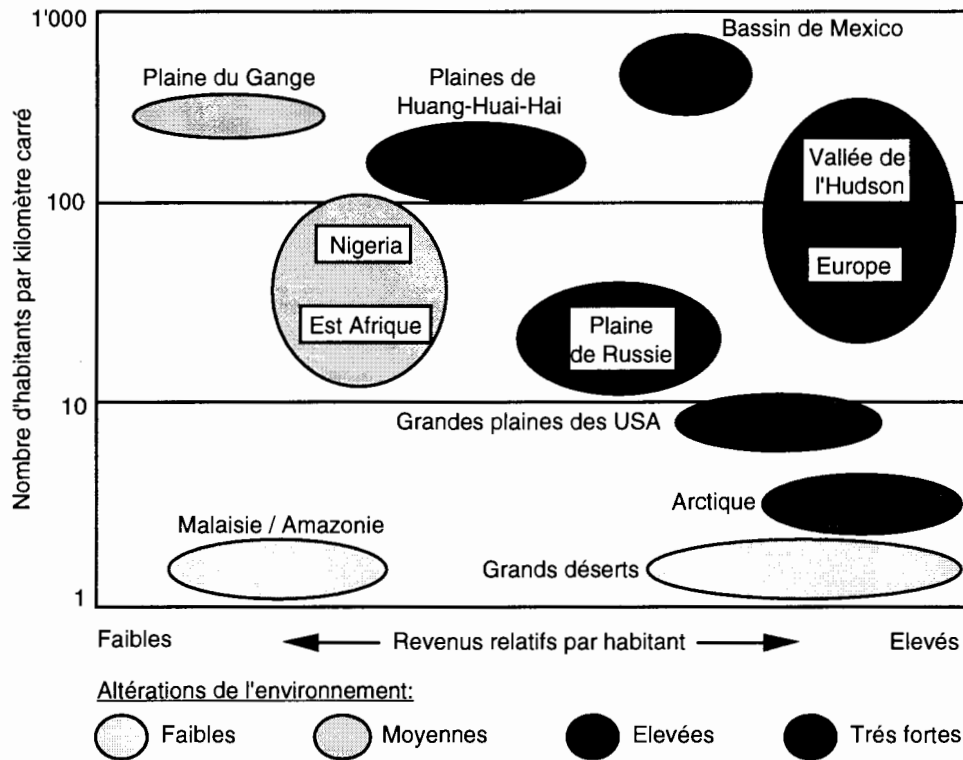


*Photo 2.1.: Surpopulation urbaine en zone désertique (Nouakchott, Mauritanie)*



*Photo 2.2.: Construction de digues (Bengladesh)*

## II. La vie sur la terre



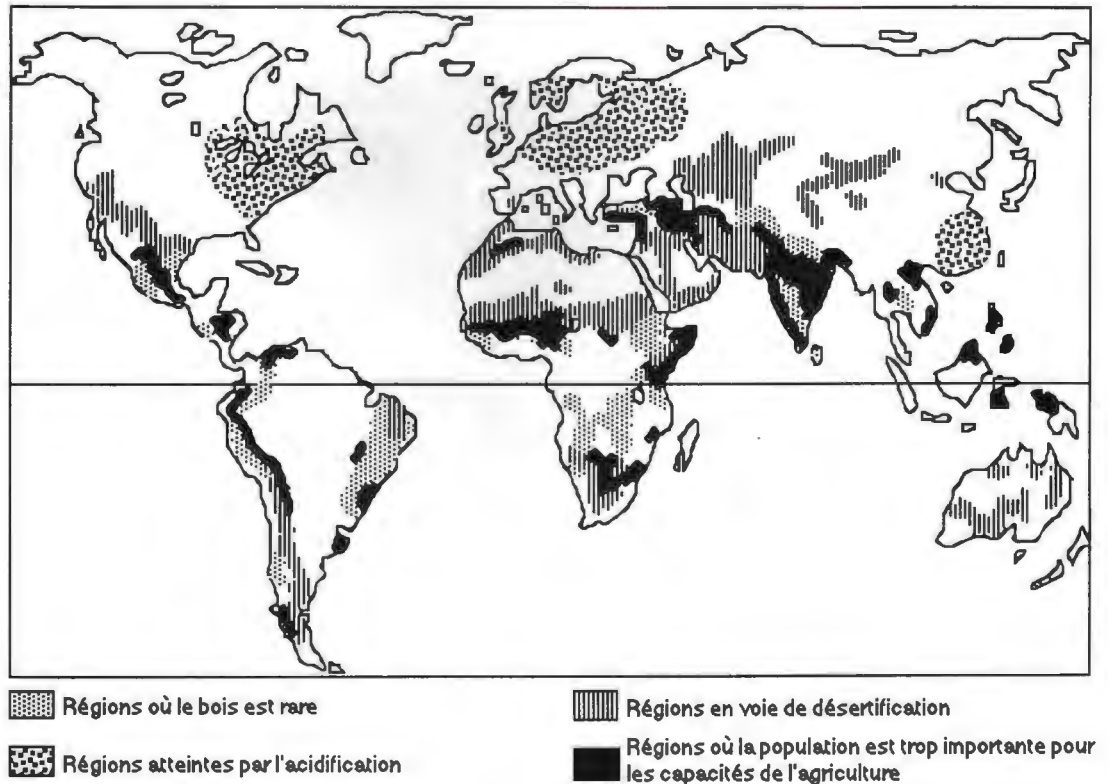
**Figure 2.2.:** *Altérations régionales de l'environnement (non compris la déforestation) en fonction de la population et de ses revenus (Pour la Science, 145, p.34, 1989)*

Dans les régions peu peuplées et peu industrialisées, il subsiste des domaines encore vierges où le développement agricole n'a commencé que récemment. Au contraire, les régions peu peuplées où les investissements ont été importants, sont des environnements hostiles exploités par les industries minières et pétrolières.

Dans les régions très peuplées mais pauvres, l'agriculture est de vieille tradition et ses revenus ne sauraient être augmentés sans appauvrissement des terres, dont la dégradation au niveau planétaire est déjà très avancée à cause des activités humaines, comme le montre la figure 2.3., ci-après.

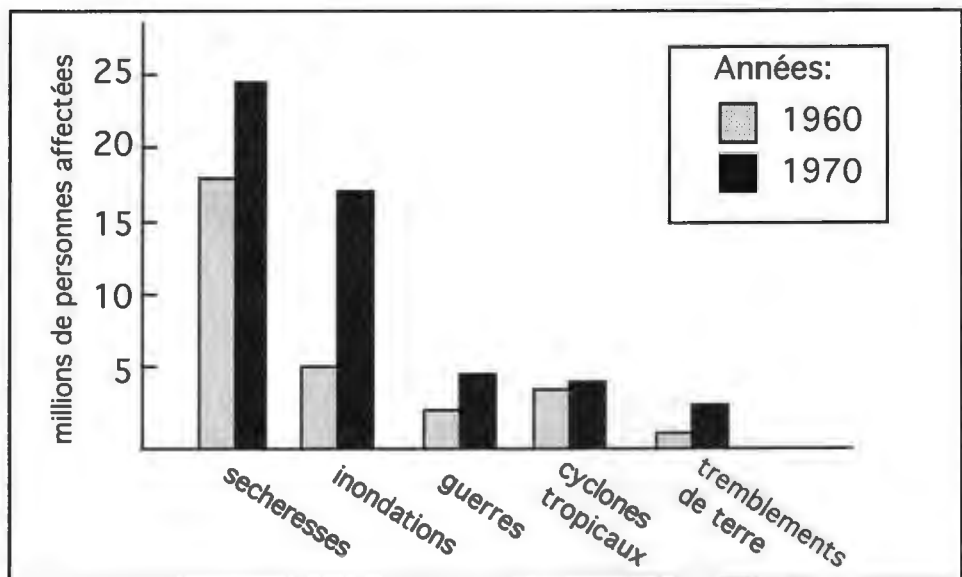
Les régions riches et peuplées ont la responsabilité et les moyens de concevoir des modèles de développement qui préservent les ressources naturelles du reste de la planète, car elles sont à l'origine de la plupart des problèmes environnementaux.

## La biosphère



**Figure 2.3.:** *Dégradation des terres à la fin des années 1980 (Pour la Science, 145, p31, 1989)*

L'augmentation de population se traduit également par une augmentation apparente de la vulnérabilité de la population terrestre aux catastrophes diverses, en particulier naturelles, comme le montre la figure 2.4., ci-dessous.



**Figure 2.4.:** *Nombre moyen de personnes annuellement affectées par des catastrophes au cours des années 60 et 70 (F. Ramade, Les catastrophes écol. p.9, Mc Graw-Hill, 1987)*

### 2.2. Formation de la biosphère terre

La théorie du “big bang” est maintenant communément admise. Rappelons que cet événement primordial de notre Univers est estimé avoir eu lieu entre 17 et 20 milliards d’années et que depuis notre univers est en expansion continue (théorie de Hubble).

#### **Le concept de big-bang implique des notions difficiles à comprendre**

Contrairement à l’idée généralement admise, au moment du big-bang l’univers n’était pas concentré en un seul point. Le big-bang n’a pas été une explosion “locale” qui a entraîné une expansion de la matière dans l’espace. Selon les astro-physiciens, il faut imaginer un espace déjà infini mais avec une densité infinie; l’explosion a eu lieu simultanément partout.

Le concept de temps est encore plus difficile à imaginer. La question qui se pose d’emblée est: qu’y avait-il avant? Trois théories s’affrontent. La première consiste à dire que le big-bang est un épisode particulier de l’histoire de l’univers, un moment de densité infinie faisant suite à une phase de contraction. On imagine des cycles de contraction et d’expansion, ce que le physicien J.-M. Lévy-Leblond appelle une “cosmologie de l’éternel retour”. Certaines difficultés théoriques rendent cette explication peu plausible. La seconde théorie suppose que la singularité du big-bang n’est qu’une conséquence du manque de puissance des équations dont nous disposons actuellement pour décrire ce phénomène. Enfin, la troisième théorie est basée sur la relativité du temps: le temps zéro ne saurait exister. On peut imaginer de tendre vers ce moment zéro mais sans jamais pouvoir l’atteindre, comme dans le cas du zéro absolu en température.

Il n’y a qu’à peu près 4.7 milliards d’années que se situe la formation de notre système solaire. Le noyau et le manteau terrestre se sont différenciés il y a 4 milliards d’années. Cet événement a été une conséquence d’une augmentation de la température interne du globe provoquée par la contraction gravitationnelle de celui-ci et sa désintégration radioactive.

Les premiers organismes vivants sont apparus il y a environ 3.7 milliards d’années. Il faudra attendre alors plus de 3 milliards d’années pour que la vie aboutisse à l’apparition des mammifères, enfin, il faudra encore attendre presque 200 millions d’années pour qu’apparaissent les premiers hominiens.

#### **La découverte des premières formes de vie**

Les premières structures nucléoprotéiques autorépliquables (protobiontes) datant de 3.75 milliards d’années ont été mises en évidence dans des micro-quartzites trouvées au Mont Isa au Groenland. Le plus ancien organisme connu est une bactérie dénommée *Eobacterium* découverte en Afrique du sud.

## La biosphère

Le tableau 2.1., ci-dessous, montre l'évolution chronologique de la biosphère et de ses principales subdivisions.

Evolution chronologique de la biosphère et de ses principales subdivisions.

Années	Epoque stratigraphique	Biosphère	Lithosphère	Hydrosphère	Atmosphère	
4,7 x 10 <sup>9</sup>	AZOIQUE		Formation du système solaire			
4,5 x 10 <sup>9</sup>			Plus anciennes roches connues			
4 x 10 <sup>9</sup>						Pas d'oxygène libre, atmosphère réductrice
3,8 x 10 <sup>9</sup>				Plus anciens sédiments	Condensation des océans	
3,4 x 10 <sup>9</sup>			Premier procaryote connu	Dépôts stratifiés de fer		
2,7 x 10 <sup>9</sup>	ARCHEEN	Premiers organismes photosynthétiques	Glaçiations Stromatolites	Début de la formation d'oxygène avec oxydation des sédiments marins ferreux en oxyde ferrique		
2 x 10 <sup>9</sup>	HUDSONIEN	Premiers eucaryotes			Oxygène dans l'atmosphère ↑ O <sub>2</sub> ↓ CO <sub>2</sub>	
1,6 x 10 <sup>9</sup>	PRECAMBRIEN PROTEROZOIQUE		Volcanisme important			
			Glaçiations antécambriennes	Vie du phytoplancton possible dans les couches superficielles des eaux	Oxygène à 1 % du taux actuel dans l'atmosphère Ecran d'ozone formé	
		Accroissement rapide du phytoplancton				
8 x 10 <sup>8</sup>	EOCAMBRIEN VENDIEN	Apparition des métazoaires			Oxygène de 2 à 10 % du taux actuel	
5,7 x 10 <sup>8</sup>	CAMBRIEN					
6 x 10 <sup>8</sup>	ORDOVICIEN					
4,4 x 10 <sup>8</sup>	PALÉOZOIQUE (I)	Apparition des plantes vasculaires et des insectes	Glaçiation ordovicienne du Sahara			
4 x 10 <sup>8</sup>		SILURIEN				
3,4 x 10 <sup>8</sup>	ERE PRIMAIR (II)					
		DEVONIEN				
		CARBONIFERE		Formation du charbon Glaçiation carbonifère Dislocation du Pangée		
2,6 x 10 <sup>8</sup>	PERMIEN			Les océans continuent d'augmenter de volume		
2,26 x 10 <sup>8</sup>						
1,9 x 10 <sup>8</sup>	ERE SECONDAIRE (MESOZOIQUE)	Apparition des mammifères	Volcanisme important		Accroissement de l'oxygène atmosphérique à un taux fluctuant	
		JURASSIQUE				
1,3 x 10 <sup>8</sup>		CRETACE	Apparition des angiospermes (plantes à fleurs)			
6,5 x 10 <sup>7</sup>			Dépôt de la craie et du gypse dans les sédiments			
	EOCENE		Formation des lignites			
5 x 10 <sup>7</sup>	OLIGOCENE	Apparition des graminées	Volcanisme important			
2 x 10 <sup>7</sup>	MIOCENE	Diversification des mammifères			Oxygène à un taux proche de sa concentration actuelle dans l'atmosphère	
10 <sup>7</sup>	ERE TERTIAIRE (CENOZOIQUE)					
		PLIOCENE	<i>Eopithecus</i> , premier primate de la lignée Anthropoïdienne			
		<i>Homo habilis</i> (premier hominien connu)				
10 <sup>6</sup>	QUATERNAIRE	Paléanthropiens	Glaçiations	Niveau des mers à - 120 m au-dessous du niveau actuel	Oxygène au taux actuel	

Tableau 2.1.: Evolution chronologique de la biosphère (F. Ramade, *Ecologie Fondamentale*, p.10-11, Mc Graw-Hill ed., 1984)



## II. La vie sur la terre

### 2.3. Formation de l'atmosphère terrestre

Lors de sa formation, la terre devait comporter une atmosphère dérivée de la nébuleuse solaire qui a dû être soufflée à la fin de la phase de condensation par le "vent" et le rayonnement solaires émis pendant la montée en activité du soleil. Suite à cet événement une nouvelle atmosphère terrestre s'est reconstituée, sa composition a ensuite considérablement changé jusqu'à celle que nous connaissons maintenant.

	<i>Gaz principaux</i>	<i>Gaz mineurs</i>	<i>Traces d'autres gaz</i>
Atmosphère primordiale (= pneumatosphère) <math>- 4,6 \times 10^9</math> ans	Hydrogène Azote Vapeur d'eau Oxyde de carbone Hydrogène sulfuré	Gaz carbonique Soufre gazeux	Méthane Anhydride sulfureux
Atmosphère primitive (= Secondaire) <math>< - 4 \times 10^9</math> ans	Vapeur d'eau (océans) Azote Gaz carbonique Anhydride sulfureux	Méthane Ammoniac Oxyde de carbone Soufre gazeux Argon	Hydrogène sulfuré Hydrogène
Atmosphère actuelle (= Tertiaire) <math>< - 2 \times 10^9</math> ans	Azote Oxygène	Gaz carbonique Vapeur d'eau Argon	Ozone Oxyde nitreux Ammoniac

*Tableau 2.2.: Composition des atmosphères successives de la terre (F. Ramade, Ecologie fondamentale, p.5, Mc Graw-Hill ed., 1984)*

#### 2.3.1. L'atmosphère primordiale

Cette atmosphère réductrice provenait du volcanisme qui régnait sur la terre au début de sa formation alors que ses structures internes n'étaient pas différenciées. L'atmosphère primordiale était chargée de cendres volcaniques et l'absence d'oxygène et d'ozone la rendait perméable aux rayonnements ultraviolets durs. Durant cette période, la terre était également l'objet d'un bombardement météorique intense.

## La biosphère

### 2.3.2. L'atmosphère primitive

Elle est la conséquence de la différenciation du noyau et du manteau terrestres, il y a 4 milliards d'années. Alors est apparu un nouveau type de volcanisme dit "hawaïen" qui par ses dégagements gazeux changea la composition de l'atmosphère. En effet les émissions de ce type de volcanisme renferment 100 fois plus de vapeur d'eau que d'hydrogène et 40 fois plus de dioxyde que de monoxyde de carbone. Il s'en suivit que l'atmosphère primitive était formée principalement de dioxyde de carbone et, surtout, de vapeur d'eau dont la condensation engendra les océans. C'est sous la période de l'atmosphère primitive que sont apparues les premières cellules procaryotes.

### 2.3.3. L'atmosphère actuelle.

Elle a commencé à se former il y a 2 milliards d'années avec l'apparition des organismes photosynthétiques et n'a cessé d'évoluer depuis. C'est une atmosphère oxydante dans laquelle le taux d'oxygène a continuellement augmenté pour atteindre la pression partielle actuelle.

Date	Pression partielle d'oxygène
$-1 \cdot 10^9$ ans	0,002 atm
$-5 \cdot 10^8$ ans	0,006 atm
$-1 \cdot 10^8$ ans	0.1 atm
$-1 \cdot 10^7$ ans	0,2 atm
actuellement	0,21 atm

*Tableau 2.3.: Evolution de la pression partielle en oxygène de l'atmosphère terrestre*

### 2.4. Apparition de la vie

#### 2.4.1. Les structures autorépliquables

Une grande variété de molécules organiques simples sont apparues sur terre depuis la formation de celle-ci. Deux sources principales: par bombardement spatial et par formation endogène due à des réactions activées par des énergies photochimiques ou électriques.

Ces molécules organiques simples étaient, par exemple,:

- l'acide cyanhydrique, HCN,
- l'acide formique, HCOOH,
- l'acide acétique, CH<sub>3</sub>COOH.

#### L'origine des molécules organiques

Depuis l'expérience de S.L. Miller et de H. Urey en 1953, qui obtinrent la synthèse d'acides aminés par une décharge électrique dans un gaz dont la composition chimique était semblable à celle de l'atmosphère primitive, l'origine de la vie sur terre était généralement expliquée par l'apparition endogène de molécules organiques.

On connaissait pourtant depuis 1864 (météorite d'Orgueil, France) la présence de fortes quantités de carbone dans des objets célestes. En 1963, les méthodes analytiques modernes permirent d'identifier plusieurs acides aminés dans la masse carbonée de cette météorite. Il fallait cependant pouvoir démontrer que ces acides aminés étaient bien d'origine extraterrestre et n'étaient pas une conséquence du séjour de la météorite sur terre.

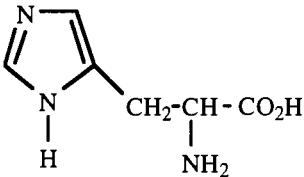
S'il s'était agi d'acides aminés provenant d'une contamination terrestre ceux-ci auraient eu une propriété spécifique aux acides aminés fabriqués par la matière vivante: ils sont tous lévogyres (polarisant la lumière sur la gauche). Or ceux de la météorite d'Orgueil sont moitié lévogyres et moitié dextrogyres, ils respectent donc les proportions attendues des réactions abiotiques. L'origine extraterrestre de certaines molécules organiques était ainsi prouvée. Par étude du rapport entre le deutérium et l'hydrogène (D/H) et des rapports  $^{17}\text{O}/^{16}\text{O}$  et  $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$  de ces acides aminés, il a pu être montré par la suite que ces constituants organiques sont hérités de composés organiques simples synthétisés au moment de la formation du système solaire.

Par la suite, se sont formés des composés plus complexes tels que les acides aminés, puis des polymères biogéniques à haut poids moléculaire, enfin, et c'est à ce moment qu'apparaît la vie, des structures nucléoprotéiques autorépliquables. Les premiers protobiontes mis en évidence (au Groenland) remontent à 3.75 milliards d'années.

## La biosphère

### Les acides aminés

Les acides aminés sont des composés organiques dans lesquels se trouvent réunies une fonction amine et une fonction acide carboxylique. Les principaux sont les suivants:

Acides aminés "neutres":	Glycine	$\text{H}_2\text{N}-\text{CH}_2-\text{CO}_2\text{H}$
	Alanine	$\begin{array}{c} \text{CH}_2-\text{CH}-\text{CO}_2\text{H} \\   \\ \text{NH}_2 \end{array}$
	Serine	$\begin{array}{c} \text{HOCH}_2-\text{CH}-\text{CO}_2\text{H} \\   \\ \text{NH}_2 \end{array}$
	Cysteine	$\begin{array}{c} \text{HS}-\text{CH}_2-\text{CH}-\text{CO}_2\text{H} \\   \\ \text{NH}_2 \end{array}$
Acides aminés "acides":	Acide aspartique	$\begin{array}{c} \text{HO}_2\text{C}-\text{CH}_2-\text{CH}-\text{CO}_2\text{H} \\   \\ \text{NH}_2 \end{array}$
	Acide glutamique	$\begin{array}{c} \text{HO}_2\text{C}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}-\text{CO}_2\text{H} \\   \\ \text{NH}_2 \end{array}$
Acides aminés "basiques":	Lysine	$\text{H}_2\text{N}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}-\text{CO}_2\text{H}$   $\text{NH}_2$
	Arginine	$\begin{array}{c} \text{H}_2\text{N}-\text{CH}-\text{NH}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}-\text{CO}_2\text{H} \\   \qquad \qquad \qquad   \\ \text{NH}_2 \qquad \qquad \qquad \text{NH}_2 \end{array}$
	Histidine	

### 2.4.2. Les premières cellules

Les premières cellules procaryotes remontent à 3.4 milliards d'années, tandis que les premiers eucaryotes sont apparus vers 2 milliards d'années, c'est à dire après l'apparition des premiers organismes photosynthétiques.

## II. La vie sur la terre

	<b>Procaryotes</b>	<b>Eucaryotes</b>
Diamètre	1 mm	10 mm
Membrane nucléaire	non	oui
Chromosome	un	plus d'un
ADN	circulaire	linéaire
Histones	non	oui
Reproduction sexuée	rare	fréquente
Site de la phosphorylation oxydative	membrane cellulaire	mitochondrie
Site de la photosynt.	membrane cellulaire	chloroplaste

*Tableau 2.4.: Caractéristiques principales des cellules procaryotes et eucaryotes*

Il y a un milliard d'années, la teneur en oxygène de l'atmosphère engendra l'apparition de l'ozone dans la haute atmosphère en quantité suffisante pour diminuer l'intensité des rayons ultraviolets arrivant sur la surface terrestre. Il s'en suivit une augmentation de l'activité photosynthétique.

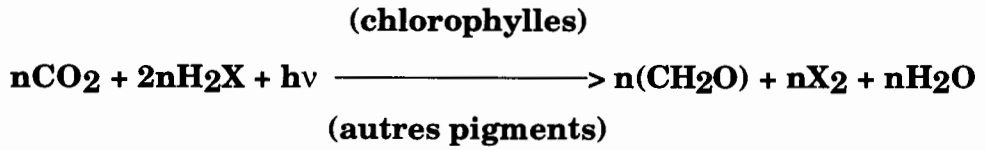
Au début de l'ère primaire (vers -500 millions d'années) commença la colonisation des continents émergés par les êtres vivants; ce fut, en premier lieu le fait de végétaux autotrophes. Vers -400 millions d'années apparurent les plantes vasculaires puis les gymnospermes, il y a 350 millions d'années, et les plantes à fleurs (angiospermes), il y a 100 millions d'années. Cette expansion des végétaux à la surface des terres émergées s'accompagna de l'accroissement de la teneur en oxygène de l'atmosphère.

### **2.4.3. La photosynthèse**

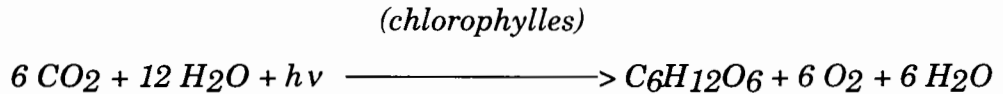
La photosynthèse est une réaction dans laquelle les organismes sont capables d'utiliser une source d'énergie exogène (l'énergie lumineuse) pour synthétiser à partir du gaz carbonique et d'un composé hydrogéné (principalement l'eau) l'ensemble des substances organiques nécessaires à la vie. En fait il s'agit de la conversion de l'énergie lumineuse en énergie biochimique.

## La biosphère

La réaction globale de la photosynthèse est:



Dans le cas des plantes vertes, cette réaction s'écrit:



Telle qu'écrite ci-dessus, la réaction de photosynthèse aurait une enthalpie libre positive ( $\Delta G = + 677 \text{ Kcal}$ ). C'est à dire qu'elle serait thermodynamiquement impossible. La réaction de photosynthèse nécessite des réactions de couplage; ce rôle est joué, par exemple, par l'oxydation des atomes de fer pendant la phase lumineuse. On trouvera sur la figure 2.5. le tableau général des réactions de photosynthèse en phase lumineuse et obscure (cycle de Calvin).

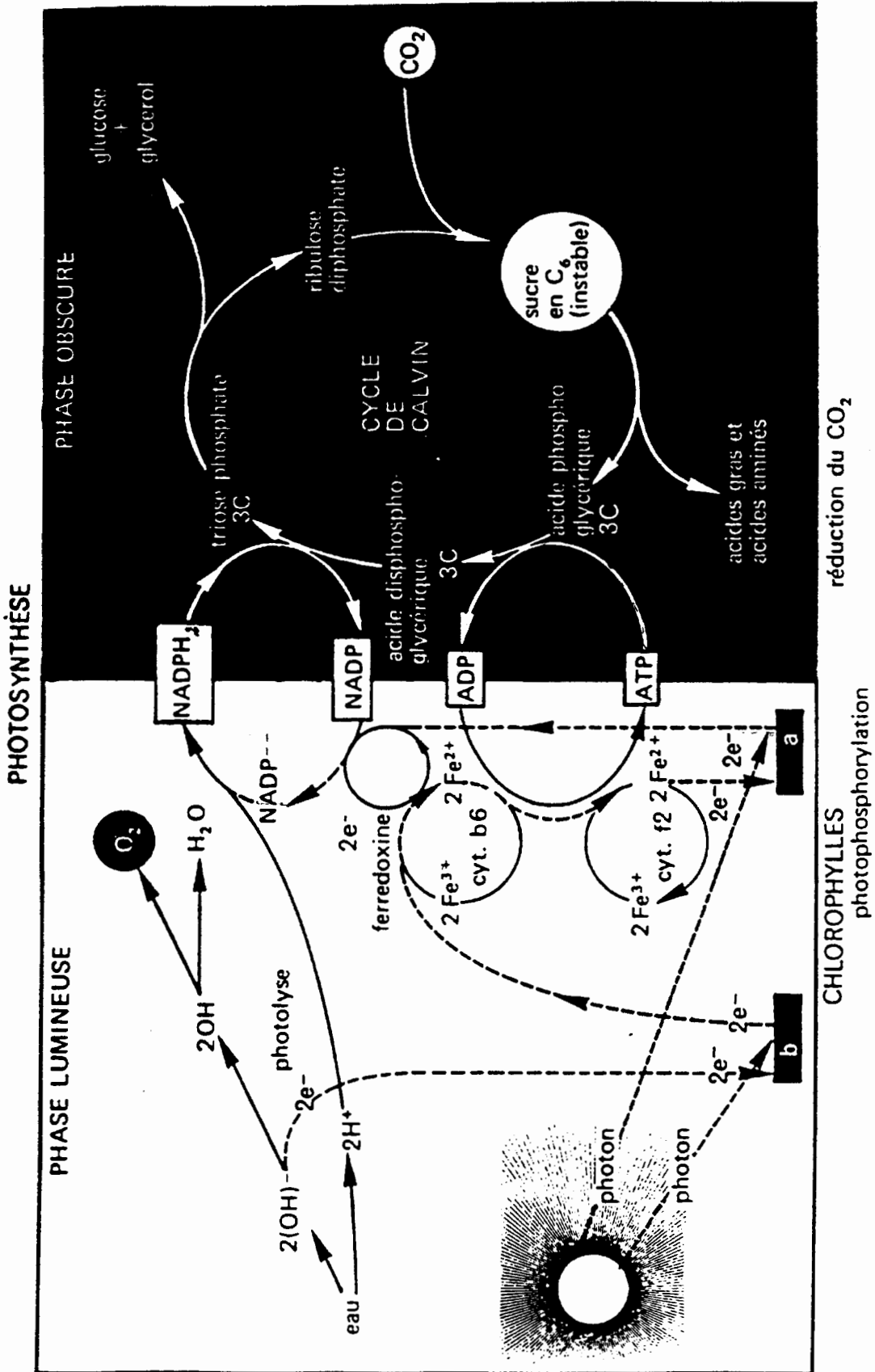
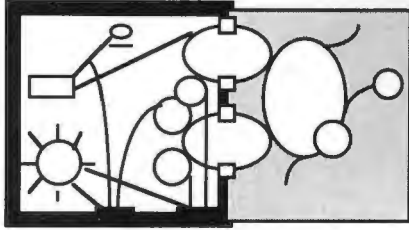


Figure 2.5.: Schéma général de la photosynthèse chez les plantes (F. Ramade: Ecologie fondamentale, p.13, Mc Graw-Hill ed., 1984)

2.4.3.1. La phase lumineuse



Au cours de la phase lumineuse, il y a formation d'un co-enzyme réducteur (NADPH) par transfert des électrons perdus par la chlorophylle et des protons provenant de la photolyse de l'eau sur le co-enzyme NADP (Nicotinamide Adénine Dinucléotide Phosphate).

Le processus mis en jeu dans la phase lumineuse est caractéristique des organismes photosynthétiques (plantes vertes, algues, certaines bactéries); ces processus ont lieu dans des chloroplastes qui contiennent les chlorophylles. Les chlorophylles a et b sont deux pigments qui diffèrent très peu: la chlorophylle b a un groupement formyle sur le carbone  $\beta$  d'un des noyaux pyrroliques, là où la chlorophylle a possède un groupement méthyle. On trouvera sur la figure 2.6. la formule chimique des chlorophylles a et b.

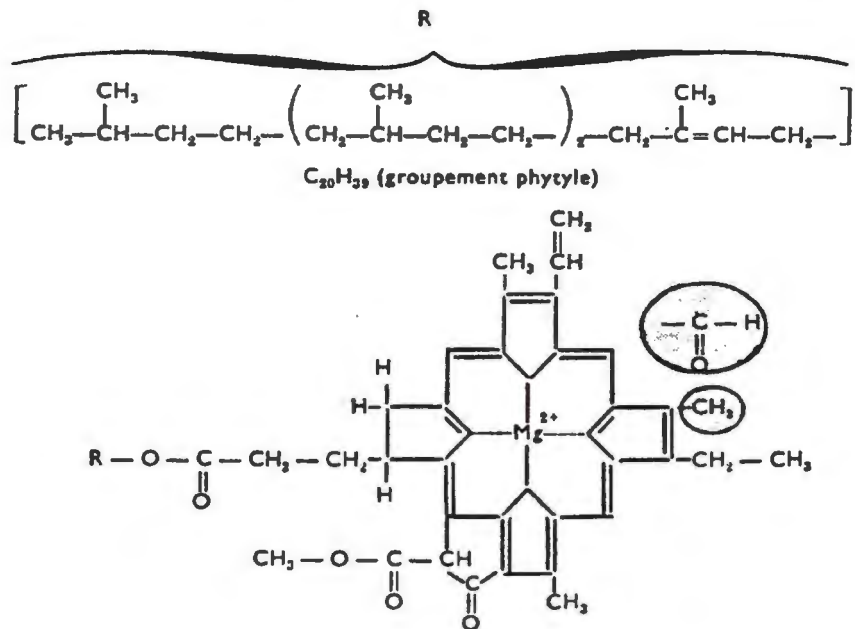


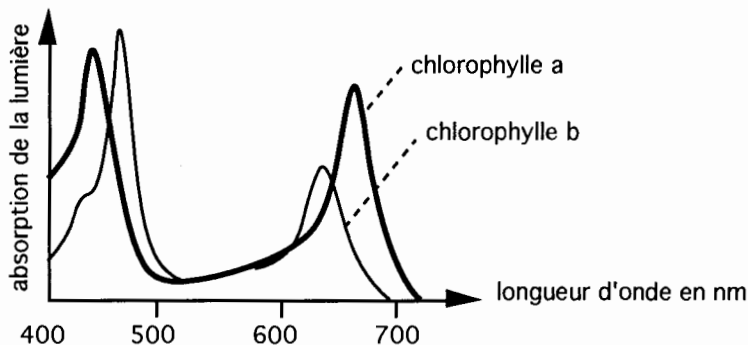
Figure 2.6.: Structure de la chlorophylle a (dans la chlorophylle b un méthyle est remplacé par un formyle)



## II. La vie sur la terre

### Absorption de la lumière par les chlorophylles

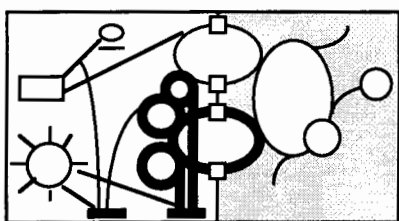
Le spectre d'absorption des chlorophylle a et b présente 2 pics vers 430 et 680 nm et 460 et 640, respectivement. C'est à dire, pour la chlorophylle a, dans les régions bleu-violet et rouge, comme le montre la figure ci-dessous:



Ce qui, dans la lumière blanche, n'est pas absorbé par la chlorophylle a est réémis et perçu par l'oeil humain comme étant vert. La propriété d'absorbance des chlorophylles est fréquemment utilisée pour suivre la production végétale par image aérienne ou par satellite. Outre les chlorophylles, d'autres pigments dans la nature participent à la captation des photons. On citera les carotènes précurseurs de la vitamine A laquelle est un co-facteur dans le processus de la vision chez les animaux.

Les électrons arrachés aux molécules de chlorophylle par l'énergie lumineuse se dirigent vers une chaîne de transport d'électrons qui comporte deux cytochromes (b et f) particuliers aux cellules photosynthétiques. Ces électrons participent alors à deux processus:

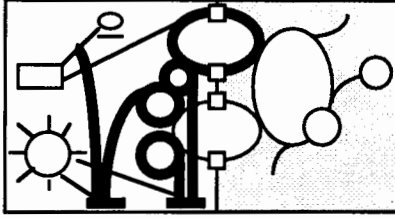
- La photophosphorylation cyclique.



Dans ce processus, les électrons, après passage dans la chaîne des transporteurs, peuvent rejoindre la chlorophylle a<sup>+</sup> ce qui permet à celle-ci de revenir à son état fondamental et donc d'être régénérée. Le retour des électrons se fait à travers le cycle de photophosphorylation (transformation de l'ADP en ATP) ce qui permet d'emmagasiner une partie de l'énergie sous forme d'ATP. cette formation d'ATP ne consomme ni substrat, ni oxygène et ne dépend donc que de la lumière absorbée. Pour chaque paire d'électron faisant le tour du cycle deux molécules d'ATP sont formées.

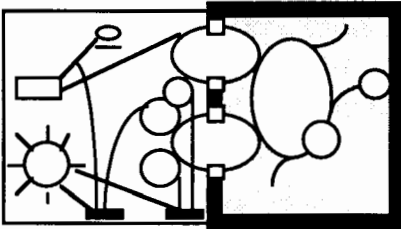
## La biosphère

- La photophosphorylation non cyclique.



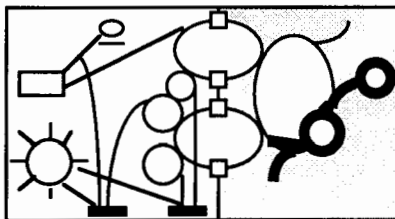
Les électrons arrachés à la chlorophylle a peuvent aussi permettre la réduction de NADP. Dans ce cas ces électrons ne peuvent retourner à la chlorophylle a. La régénération de celle-ci va se faire par les électrons arrachés par la lumière à la chlorophylle b. Quant aux électrons nécessaires à la régénération de la chlorophylle b, ils vont être fournis par la décomposition de l'eau.

### 2.4.3.2. La phase obscure

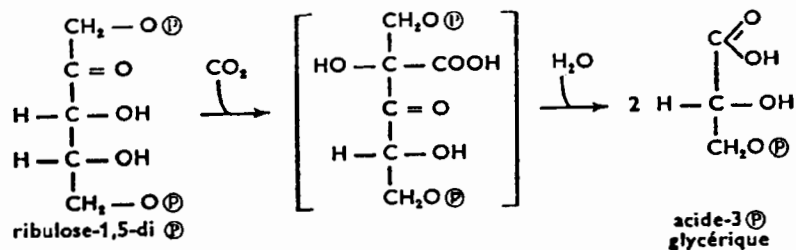


Dans la phase obscure l'ATP et le NADPH formés dans la phase lumineuse vont permettre de synthétiser les substances organiques (glucides) dont la plante a besoin, c'est le cycle de Calvin. Il se déroule en plusieurs étapes à partir de la fixation du CO<sub>2</sub>.

- Formation d'un acide phosphoglycérique en C3.

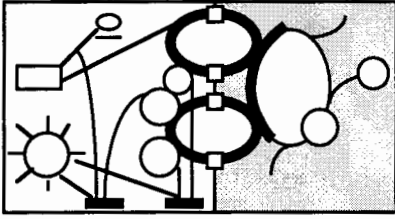


Le CO<sub>2</sub> se fixe sur le ribulose-1,5-diphosphate pour former un cétoacide intermédiaire à 6 atomes de carbone (sucre en C6 instable) qui est ensuite hydrolysé en deux molécules d'acide phosphoglycérique en C3, ou acide 3-phosphoglycérique, selon la réaction ci-après:



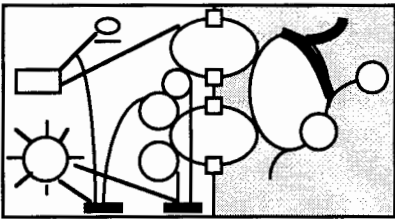
## II. La vie sur la terre

- Formation de glyceraldéhyde 3-phosphate (triose phosphate 3C).



L'acide 3-phosphoglycérique est transformé en acide 1,3-diphosphoglycérique en présence d'ATP, puis en glyceraldéhyde 3-phosphate en présence de NADPH<sub>2</sub>. C'est à partir de la glyceraldéhyde 3-phosphate que seront synthétisés les glucides et que le cycle pourra être bouclé.

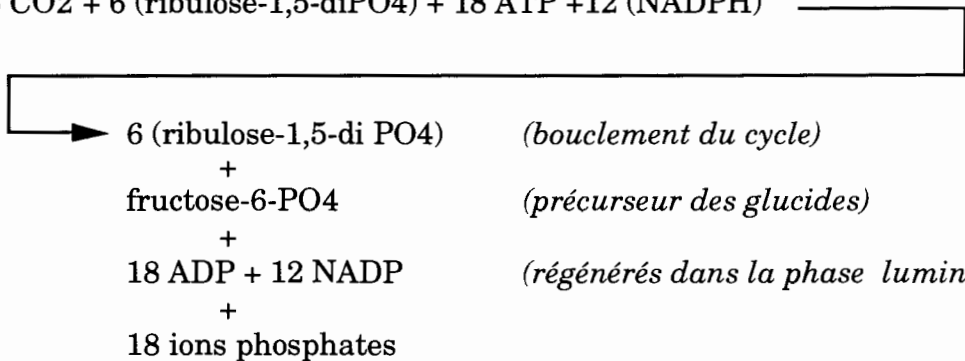
- Synthèse des glucides et bouclement du cycle de Calvin.



Douze molécules de glyceraldéhyde 3-phosphate donneront ensuite six molécules de fructose-6-phosphate.

Cinq de ses fructose-6-phosphates se transforment ensuite en six molécules de ribulose-5-phosphate qui, enfin, seront transformées en six molécules de ribulose-1,5-diphosphate capables de fixer de nouveau du CO<sub>2</sub>. La molécule de fructose-6-phosphate excédentaire sera transformée en glucose-6-phosphate et amidon.

Le cycle de Calvin peut donc se résumer ainsi:



### 2.4.3.3. Influence de l'éclairement

Pendant le jour, grâce à l'énergie lumineuse, il y aura production d'ATP et de NADPH en concentrations élevées, il y aura réduction du CO<sub>2</sub> et production d'oxygène.

La nuit, au contraire, les concentrations en ATP et NADPH vont très vite diminuer du fait qu'il n'y a plus d'énergie lumineuse pour assurer leur synthèse mais que leur utilisation se poursuit pour permettre les réactions métaboliques nécessitant de l'énergie. Les cellules végétales vont alors cataboliser (comme les cellules animales) le glucose en CO<sub>2</sub>, ainsi on dit qu'à l'obscurité les plantes "respirent".

## 2.5. Evolution de la vie

L'évolution de la vie sur terre n'a pas été un phénomène linéaire. L'étude de l'évolution de la diversité des espèces montre que celle-ci a subi de nombreux accidents, comme le montre la figure 2.7. de la page ci-après.

De façon globale, après l'explosion des premiers animaux pluricellulaires qui s'est poursuivie jusqu'à la fin de l'ordovicien (il y a environ 430 millions d'années), il est apparu une stagnation dans le nombre d'espèces qui s'est maintenue pendant 200 millions d'années, c'est à dire jusqu'à la fin du permien. Après, on assiste à une progression lente du nombre des espèces jusqu'à ce que les activités humaines la fassent diminuer de nouveau depuis quelques siècles.

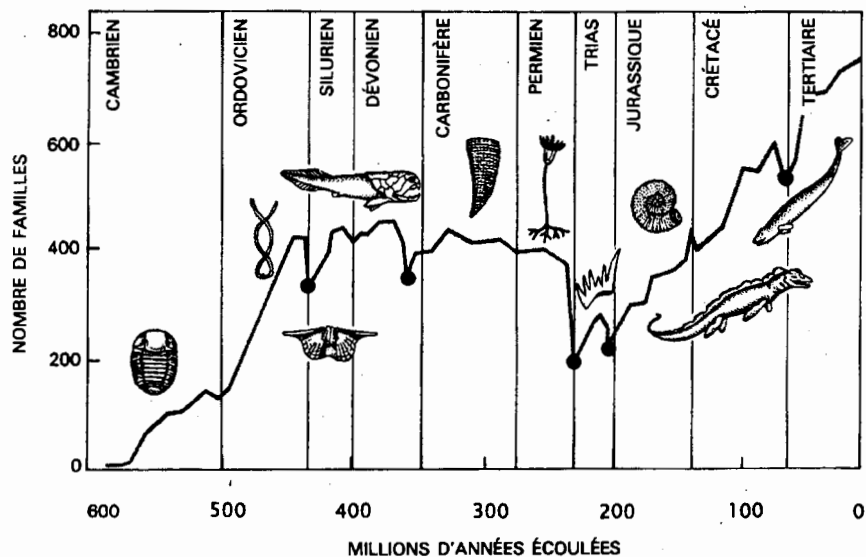


Figure 2.7.: Evolution de la diversité écologique (Pour la science, 145, p. 69, 1989)

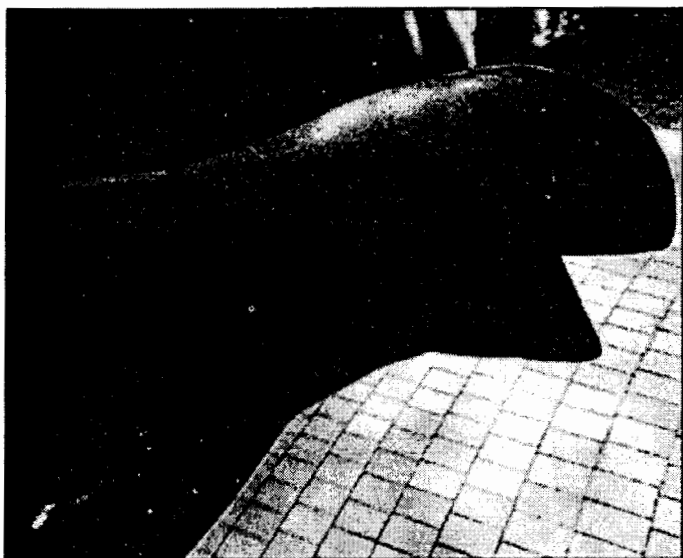
## II. La vie sur la terre

Le développement de la vie a été retardé par cinq épisodes d'extinctions massives. Le dernier qui eut lieu à la fin du crétacé est le plus connu car il mit fin à l'âge des dinosaures et établit l'hégémonie des mammifères. Cependant c'est l'extinction qui eut lieu à la fin du permien qui fut la plus catastrophique: elle vit la disparition de 77 à 96 pour cent des espèces animales marines.

Ces épisodes d'extinctions nous apprennent qu'avec le temps la diversité peut réapparaître et que même certaines espèces nouvelles peuvent ensuite apparaître rapidement par multiplication des chromosomes soit dans un même organisme soit par l'hybridation de deux espèces distinctes. De 10 à 100 générations suffisent pour que la spéciation géographique engendre des populations génétiquement différentes selon que les barrières naturelles (détroit, désert, montagnes) sont plus ou moins importantes.

### On continue à découvrir de nouvelles espèces d'animaux supérieurs

Il y a encore quelques années, il était admis que tous les gros mammifères avaient été répertoriés. Cette certitude a été démentie ces dernières années. Ainsi, en 1987, il a été découvert, dans l'île de Bornéo, l'espèce des dauphins d'eau douce qui se différencie des dauphins marins par une tête ronde et une mâchoire sans dents, comme le montre la photographie ci-dessous.

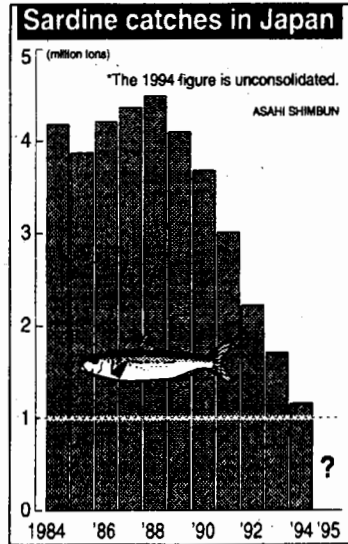


Plus récemment, en 1990, c'est sur une petite île de la côte brésilienne qu'a été découverte une nouvelle espèce de singe à tête de lion, le *Leontopithecus caissara* dont il ne reste plus qu'une cinquantaine d'individus.

Dans l'époque contemporaine, même si la chasse a été et reste une cause non négligeable de disparition de certaines espèces animales supérieures, la principale cause d'appauvrissement dans la diversité biologique réside dans le défrichement, l'incendie des forêts tropicales humides et, dans le système océanique, la surpêche.

## La biosphère

Ainsi la figure 2.8. montre l'appauvrissement des prises de sardines en mer du Japon depuis 1988 du fait de la surpêche. Outre la perte irrémédiable de richesses génétiques que cela représente, la diminution de la diversité des espèces entraîne également une diminution de la sélection sans laquelle les organismes ne peuvent s'adapter aux modifications de leur environnement. Or, il s'agit là d'une capacité qui est primordiale pour faire face aux changements dont le biotope terre est l'objet.

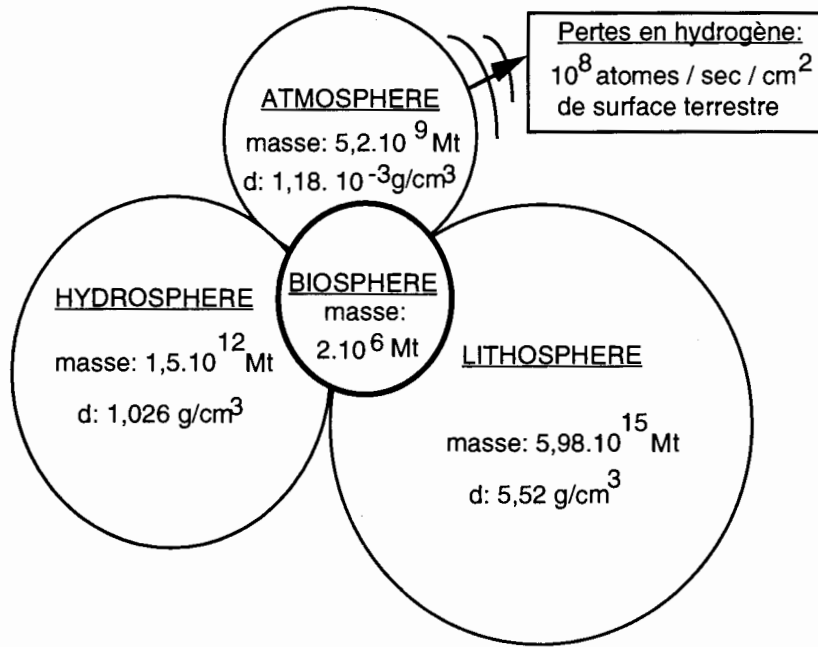


**Figure 2.8.:** Appauvrissement des prises de sardines en mer du Japon depuis 1988  
( Masakazu Honda, Bangkok Post, octobre 1995)

### III. Etat du biotope terre

## 3. ETAT DU BIOTOPE TERRE

### 3.1. Masse et densité des constituants de l'écosystème terre



**Figure 3.1.:** Masse et densité des constituants de l'écosystème terre (W. Haerdi, Cours de chimie de l'environnement, Université de Genève, 1985)

### 3.2. La lithosphère: abondance relative des éléments dans la croûte terrestre

Lithosphère en masses	Hydrosphère en masses	Atmosphère en masses	Moyenne	
			en masses	en atomes
%	%	%	%	%
O 47,3	O 85,8	N 75,5	O 49,6	O 55,1
Si 27,7	H 10,7	O 23,2	Si 26,0	Si 16,3
Al 7,8	Cl 2,1	Ar 1,3	Al 7,4	Al 5,0
	Na 1,1			H 15,4
		H ~ 0,02	Fe 4,4	Na 2,0
Fe 4,5	Mg ~ 0,11	C ~ 0,01	Ca 3,3	Fe 1,5
Ca 3,5	Ca ~ 0,05		Na 2,5	Ca 1,5
Na 2,5	S ~ 0,05		K 2,4	Mg 1,4
K 2,5	K ~ 0,04		Mg 1,9	K 1,1
Mg 2,2	N ~ 0,02		H 0,9	
	Br ~ 0,01			Ti ~ 0,2
Ti ~ 0,5	C ~ 0,01		Ti ~ 0,6	C ~ 0,2
H ~ 0,2	I ~ 0,008		Cl ~ 0,2	Cl ~ 0,1
C ~ 0,2	Fe ~ 0,002		C ~ 0,2	P ~ 0,05
P ~ 0,12			P ~ 0,1	
S ~ 0,12				
Mn ~ 0,08				
Ba ~ 0,08				
F ~ 0,07				
Cl ~ 0,06				
N ~ 0,02				
Sr ~ 0,02				
Reste : 0,5 env.	Reste : 0,002 env.	Reste : 0,02 env.	99,5	99,85

**Tableau 3.1.:** Abondance relative des éléments dans la croûte terrestre. Les chiffres sont arrondis à la première décimale.

### 3.3. L'ATMOSPHERE: bilan de l'oxygène.

1. Photosynthèse des terres émergées	4600
2. Photosynthèse des océans	3790
3. Photolyse de N <sub>2</sub> O	0,36
4. Pertes en hydrogène dans l'espace	0,007

Tableau 3.2.: Principaux gains annuels en oxygène de l'atmosphère terrestre  
(unité 10<sup>12</sup> moles O<sub>2</sub>/an)

1. Respiration aérobie	6730
2. Nitrification microbienne de NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	1200
3. Combustion de carburants fossiles	350
4. Oxydation microbienne du méthane	226
5. Oxydation photochimique du méthane	113
6. Oxydation photochimique des terpènes	45,5
7. Réactions de surface de l'ozone	24

Tableau 3.3.: Principales pertes annuelles en oxygène de l'atmosphère terrestre  
(unité 10<sup>12</sup> moles O<sub>2</sub>/an)

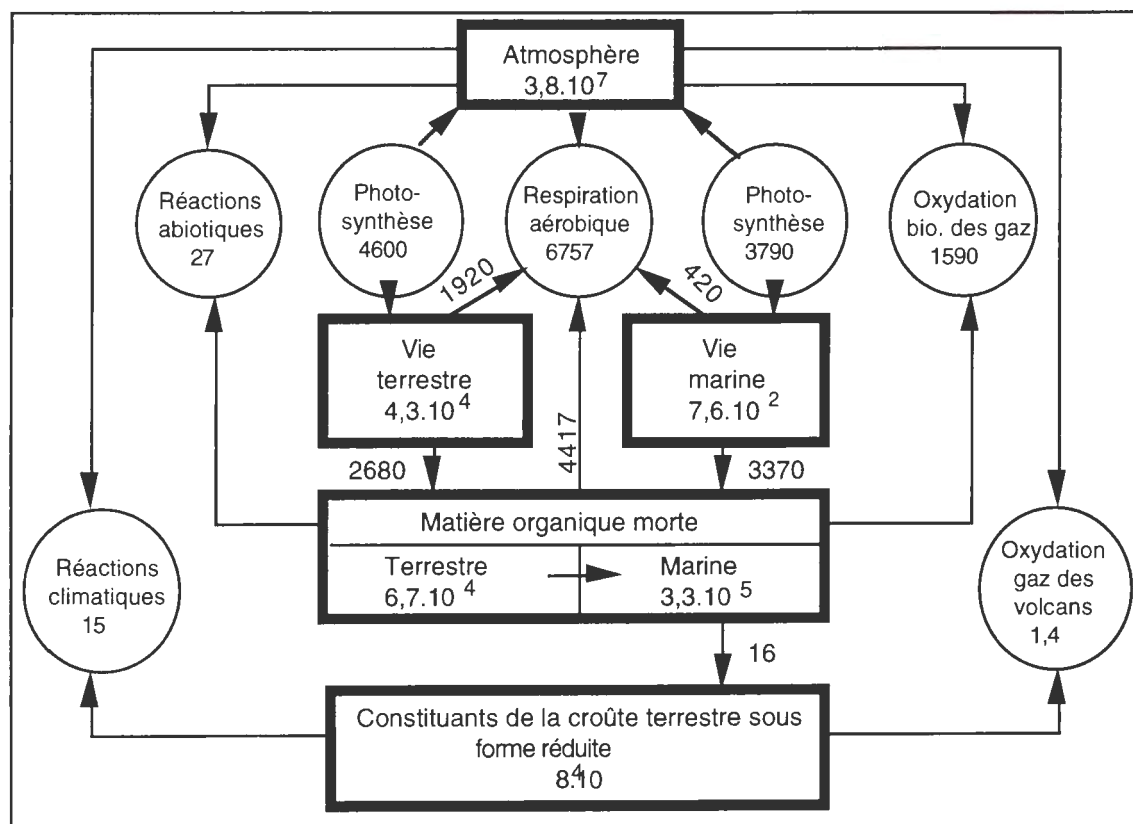


Figure 3.2.: Cycle biogéochimique de l'oxygène / Unités: • flux: 10<sup>12</sup> moles O<sub>2</sub>/an  
• stocks: 10<sup>12</sup> moles O<sub>2</sub>



## 3.4. Structure de l'atmosphère

### 3.4.1. Limite supérieure de l'atmosphère

Il n'y a pas de limite stricte à l'atmosphère qui est un ensemble de couches gazeuses dont la densité décroît avec l'altitude. En fait on peut définir des limites qui résultent de phénomènes physiques entre le flux solaire ou des particules cosmiques avec les plus hautes couches de l'atmosphère.

Le crépuscule atmosphérique (soleil à  $18^\circ$  au dessus de l'horizon) éclaire des couches atmosphériques situées vers 80 km d'altitude. Les particules cosmiques deviennent incandescentes (étoiles filantes) vers 150 km d'altitude, ce qui montre qu'il y a suffisamment d'air raréfié à cette altitude pour déclencher leur combustion. Enfin, les aurores polaires qui sont provoquées par l'interaction des orages magnétiques solaires avec les gaz ionisés de l'ionosphère donnent leurs derniers rayons visibles vers 800 km d'altitude. Au delà de cette limite s'étendent les zones où se trouvent les particules piégées par le champ magnétique terrestre, les ceintures de van Allen.

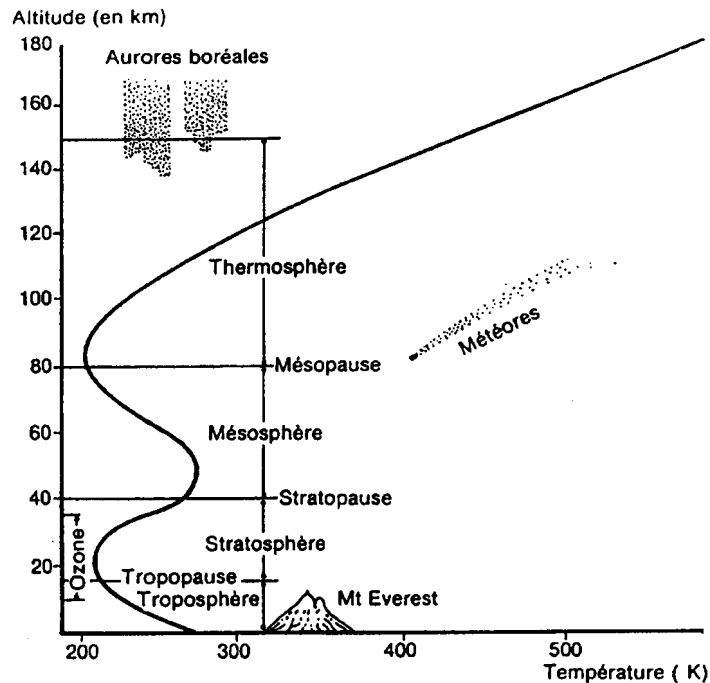
#### **Les aurores polaires**

Les aurores polaires sont appelées aurores boréales dans l'hémisphère nord et aurores australes dans l'hémisphère sud. En fait on peut les observer dans des latitudes moins extrêmes mais avec moins de fréquence (2 fois par an à Paris et plus de 100 par an au nord de la Scandinavie).

La couronne solaire émet en permanence un flux de particules électrisées (ions et électrons), c'est le "vent solaire". Ce vent solaire atteint la terre après quatre jours. Ce vent solaire est dévié par le champ magnétique terrestre, la magnétosphère se trouve en conséquence comprimée sur la face ensoleillée et étirée du côté opposé formant une longue queue semblable à celle des comètes. Cette protection de la magnétosphère est moins efficace aux pôles où certaines particules du vent solaire peuvent alors s'accumuler dans la queue de la magnétosphère. Lors des orages magnétiques une partie de ces particules ainsi accumulées est chassée vers l'espace tandis qu'une autre partie est précipitée dans la thermosphère où elles émettent de la lumière par choc avec les atomes d'oxygène et d'azote, ce sont les aurores polaires. Les couleurs varient en fonction de l'altitude et de la vitesse d'impact.

## 3.4.2. Structure verticale de l'atmosphère

La région la plus basse, la **troposphère**, s'étend de la surface de la terre à environ 12 km d'altitude. C'est la zone la plus dense puisque la moitié de la masse totale de l'atmosphère est située en dessous de 5 km d'altitude. La limite supérieure de la troposphère est la tropopause.



**Figure 3.3.:** Structure verticale de l'atmosphère et variation de la température en fonction de l'altitude

De façon générale, la température dans la troposphère décroît avec l'altitude, mais des phénomènes d'inversion peuvent se produire dans les couches les plus basses ce qui est à l'origine de phénomènes climatiques. Les températures les plus basses de la troposphère se situent à la tropopause elle sont d'ailleurs plus élevées aux pôles ( $-50^{\circ}\text{C}$ ) qu'à l'équateur ( $-80^{\circ}\text{C}$ ). C'est dans la troposphère qu'a lieu la plus grande partie des phénomènes climatiques qui se traduisent par d'importants mouvements horizontaux et verticaux des masses d'air. La troposphère contient la plus grande partie de l'eau atmosphérique.

Dans la **stratosphère** les couches d'air présentent une stratification régulière. Les échanges verticaux y sont très lents ce qui a pour conséquence de bloquer à ce niveau les polluants qui parviennent dans cette zone (gaz polluants, particules radioactives). La limite supérieure de la stratosphère, la stratopause, se situe vers 45 km d'altitude.

### III. Etat du biotope terre

Au delà de la stratopause et jusqu'à 80 km d'altitude se rencontre la **mésosphère** ou les températures décroissent jusqu'à la mésopause ou elles atteignent  $-90^{\circ}\text{C}$ .

Après la mésopause commence la **thermosphère** dans laquelle les températures croissent jusqu'à environ  $1400^{\circ}\text{C}$  vers 1000 km d'altitude. La mésopause est divisée en deux régions. La plus basse, entre 80 km et 600 km est l'**ionosphère**, c'est la zone dans laquelle pénètre un flux important de radiations ionisantes et de rayons UV solaires. La plus haute s'appelle la **magnétosphère**.

#### 3.4.3. Emission et absorption des rayonnements solaires et terrestres

Le soleil est pratiquement la seule source d'énergie à l'origine du fonctionnement de la biosphère. Une partie (30%) du rayonnement solaire est réfléchi par la terre, c'est l'albédo. Le reste qui constitue son apport énergétique est évalué à  $5 \cdot 10^{20}$  Kcal/an. Cet apport énergétique se fait sous forme de rayons dont la longueur d'onde peut s'expliquer par la théorie des corps noirs.

##### Autres sources naturelles d'énergie de la biosphère

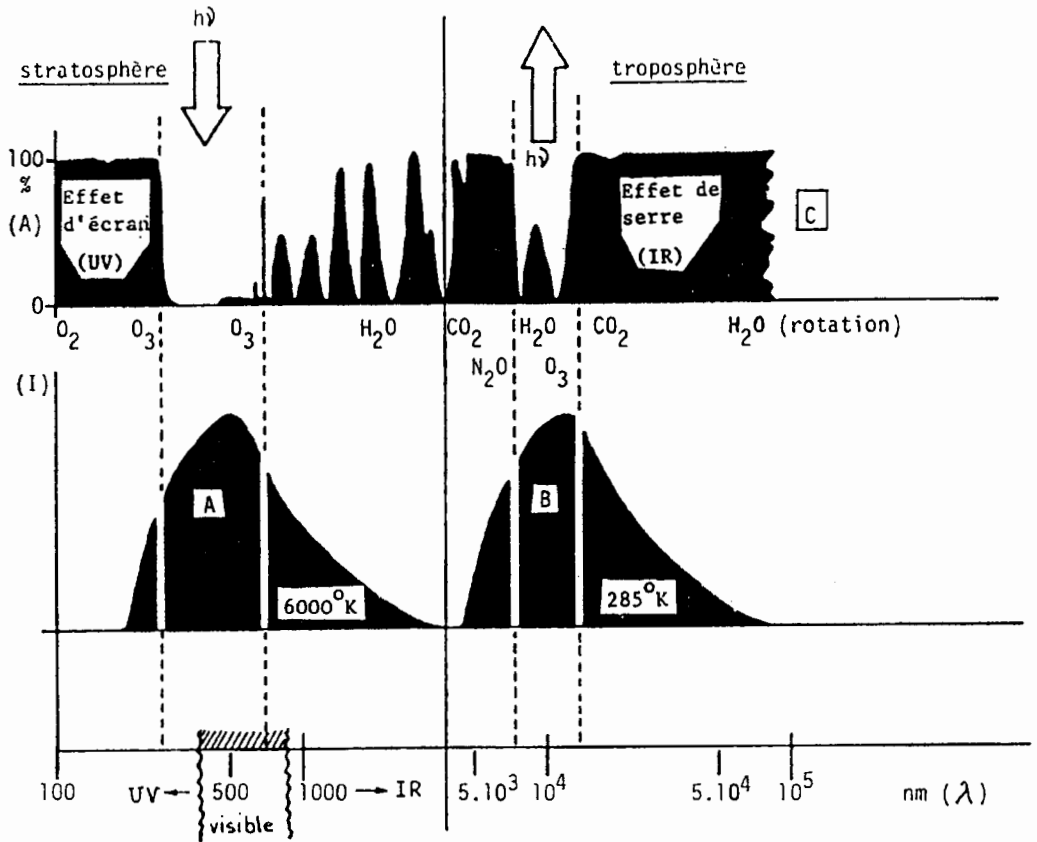
En plus du soleil on peut distinguer deux autres sources naturelles d'énergie possibles pour la biosphère. Il s'agit de l'effet thermique dû à la radioactivité naturelle et l'apport d'énergie par conductivité géothermique de l'activité du noyau terrestre. Néanmoins ces deux autres sources d'énergie ne représentent que  $2 \cdot 10^{17}$  Kcal/an, soit 0.1 % seulement de l'énergie reçue par la biosphère.

Au zénith, le soleil se comporte comme une source rayonnante dont la température est de l'ordre de  $6000^{\circ}\text{K}$ , ce qui correspond à une émission dont la longueur d'onde d'intensité maximum se situe vers 500 nm.

La terre, elle, se comporte comme un radiateur dont la température est de l'ordre de  $285^{\circ}\text{K}$ , ce qui correspond à une émission dont la longueur d'onde maximum se situe vers  $1.5 \cdot 10^4$  nm.

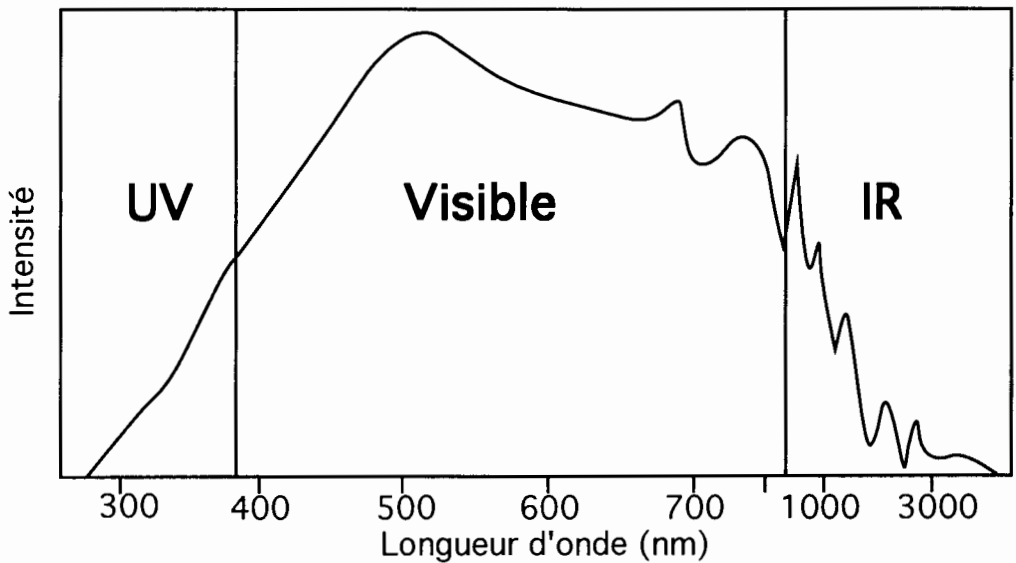
Si l'on compare ce fait aux longueurs d'onde absorbées par les gaz qui constituent l'atmosphère terrestre (figure 3.4.), on constate que le rayonnement solaire est, dans la stratosphère, arrêté dans les UV par la présence d'ozone, tandis que la dissipation du rayonnement terrestre dépend de la teneur en  $\text{CO}_2$  de la troposphère.

## La biosphère



**Figure 3.4.:** *Emission et absorption des rayonnements solaires et terrestres (W. Haerdi, Cours de Chimie de l'environnement, Université de Genève, 1985)*

La résultante de ces deux phénomènes fait que la terre est en équilibre thermique. La figure 3.5. montre l'intensité lumineuse qui atteint la surface de la terre. On note que celle-ci est maximum dans la région du visible.

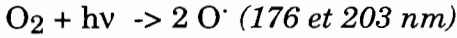


**Figure 3.5.:** *Intensité lumineuse en fonction de la longueur d'onde à la surface terrestre*

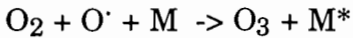
### III. Etat du biotope terre

#### 3.4.4. Réactions chimiques de l'atmosphère

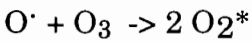
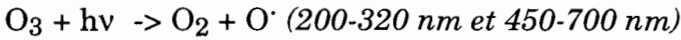
Parmi les principales réactions chimiques de l'atmosphère on distinguera celles qui conduisent à la formation de l'ozone par dissociation de l'oxygène. Celles-ci sont déclenchées par l'énergie lumineuse ( $h\nu$ ) dès la thermosphère selon la réaction:



En présence d'un catalyseur M ( $\text{O}_2$ ,  $\text{N}_2$ ,  $\text{NO}_x$ ) l'oxygène moléculaire ainsi formé peut réagir sur l'oxygène moléculaire pour donner l'ozone:



La destruction d'ozone procède des réactions suivantes:

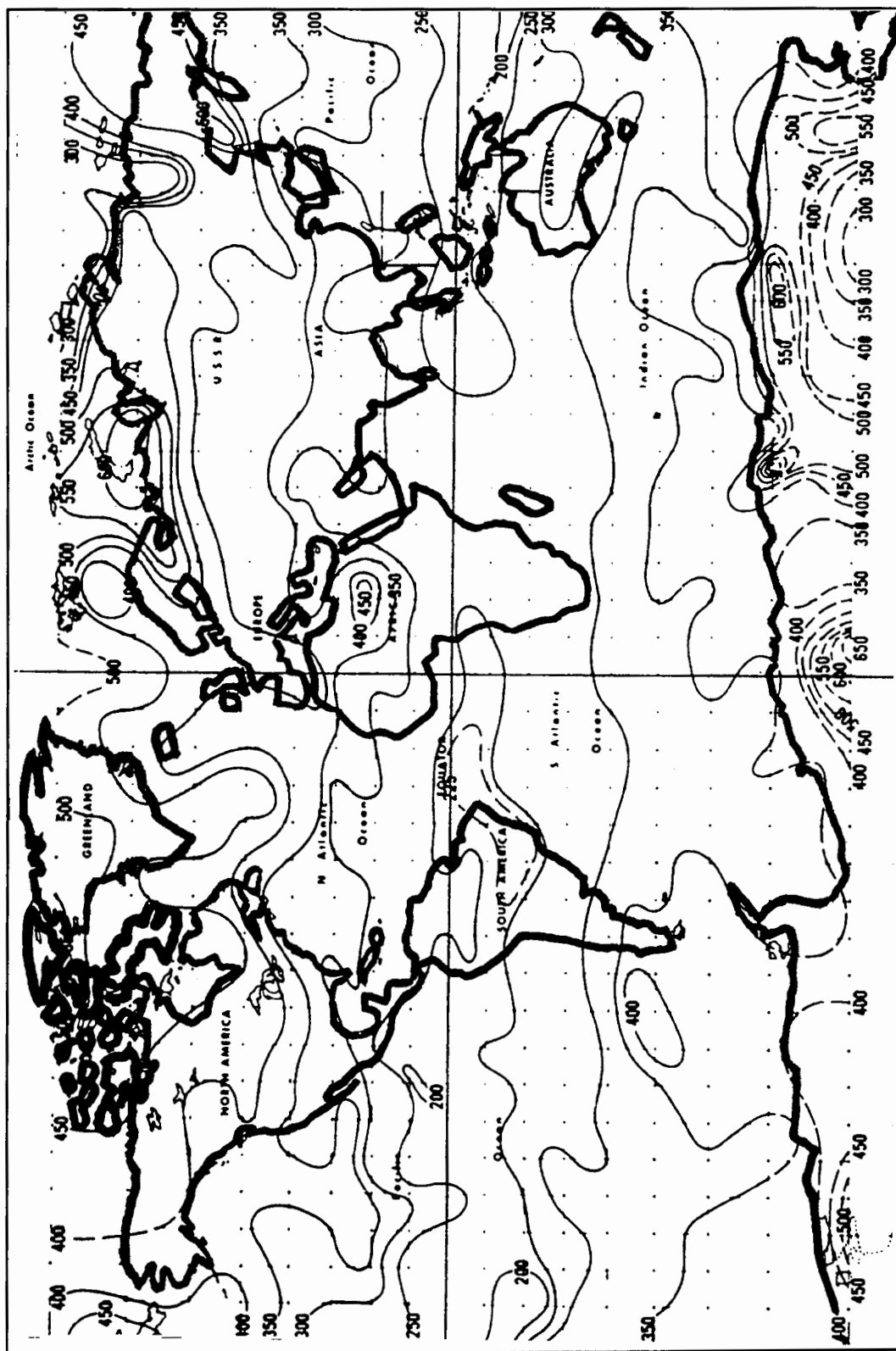


La distribution naturelle de l'ozone stratosphérique n'est pas uniforme sur la terre, comme le montre la figure 3.6., ci-après. On constate que la concentration en ozone atmosphérique est plus importante dans les zones polaires.

Cette destruction naturelle de l'ozone qui équilibre naturellement sa formation peut être accentuée par des molécules d'origine anthropogénique tels que les chlorofluorocarbones (CFC) principalement utilisés comme gaz propulseurs dans les aérosols ou comme expanseurs d'isolants.

Les deux principaux CFC utilisés sont:

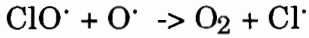
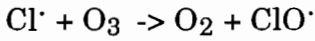
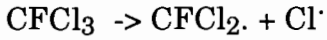
- le CFC 11:  $\text{CFCl}_3$
- le CFC 12:  $\text{CF}_2\text{Cl}_2$



**Figure 3.6.:** *Distribution de l'ozone stratosphérique (en  $10^{-3}$  cm STP), le 28 avril 1969. (R.A. Horne: The chemistry of our environment, J. Wiley ed., p. 149, 1978)*

### III. Etat du biotope terre

Les réactions de destruction de l'ozone sont des réactions en chaîne dans lesquelles une molécule de CFC engendre un chlore atomique qui peut servir à détruire un nombre très élevé de molécules d'ozone.



Au dessus des pôles, les oxydes d'azote forment des particules de glace (les nuages stratosphériques polaires), il n'y a alors plus de compétition entre l'action catalytique des oxydes d'azote (formation de  $\text{O}_3$ ) et celle du chlore (destruction de l'ozone) qui devient alors dévastatrice. De plus les particules d'oxyde d'azote favorisent la libération du chlore de l'acide chlorhydrique ( $\text{HCl}$ ) et du nitrate de chlore ( $\text{NO}_3\text{Cl}$ ) qui va également participer à la destruction de l'ozone. Ce phénomène explique la formation d'un trou d'ozone qui a été mis en évidence dans les années 80, principalement dans l'antarctique.



Pôle Sud, octobre 1979  
Diminution d'ozone (en gris et noir)



Pôle Sud, octobre 1989  
Trou d'ozone (en blanc au centre)

**Figure 3.7.:** Apparition du "trou d'ozone" au pôle sud

La présence d'ozone dans la stratosphère empêche l'arrivée sur la surface terrestre des rayons UV les plus durs. L'amincissement ou la disparition de cette couche d'ozone aurait pour conséquence une augmentation de ces rayonnements UV arrivant sur la surface terrestre. Il s'en suivrait, en premier lieu, une augmentation des cas de cataracte et de cancer de la peau pour l'homme ainsi que des dommages sensibles sur les cultures et une destruction du phytoplancton.

## La biosphère

### 3.4.5. Réactions nucléaires de l'atmosphère

Les réactions nucléaires qui se produisent principalement dans la stratosphère sont une conséquence du rayonnement cosmique. On distingue, dans ce domaine, le rayonnement primaire et secondaire. Le rayonnement primaire cosmique est constitué de:

- protons,  ${}^1_1\text{H}^+$
- mésons, particules neutres ou chargées de masse 200 à 1500 supérieure à celle de l'électron
- particules alpha,  ${}^4_2\text{He}^{2+}$
- de noyaux lourds ( C, N, O, Ne, Mg, Fe,...)

La proportion: *protons / part.  $\alpha$  / noyaux lourds* est de 1000 / 85 / 6.

Leur énergie cinétique très élevée vaut  $10^{11}$  MeV (1 MeV =  $1,6 \cdot 10^{-13}$  J).

Ce rayonnement primaire engendre des réactions nucléaires avec les constituants de l'atmosphère. Il s'en suit un rayonnement secondaire formé de protons, de mésons, de neutrons et de noyaux légers. Les principaux radio-isotopes légers produits dans l'atmosphère sont:

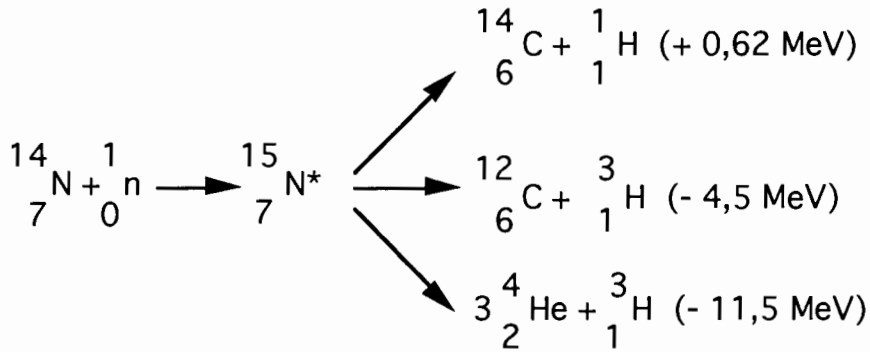
Isotope	Production (atomes/cm <sup>2</sup> . an)	Période
${}^{14}_6\text{C}$	$6,3 \cdot 10^7$	5'700 ans
${}^3_1\text{H}$ (tritium)	$7,9 \cdot 10^6$	12,5 ans
${}^{10}_4\text{Be}$	$2,6 \cdot 10^6$	2'700'000 ans
${}^7_4\text{Be}$	$2,4 \cdot 10^6$	0,14 an

*Tableau 3.4.: Principaux radio-isotopes formés dans l'atmosphère terrestre*



### III. Etat du biotope terre

Les deux plus importants radio-isotopes formés dans l'atmosphère terrestre, le tritium et le carbone-14 sont formés par réaction des neutrons du rayonnement secondaire avec l'azote stratosphérique selon les réactions suivantes:



La réaction de formation du carbone-14 étant exothermique, c'est ce radio-isotope dont la production sera la plus importante. Le carbone-14 ainsi formé va se retrouver essentiellement sous forme de CO<sub>2</sub> puis dans les plantes, par la photosynthèse, et les animaux par assimilation trophique. C'est l'élément de datation par excellence en géologie et archéologie.

Il est à noter que la troposphère est également un réservoir d'accumulation des radio-isotopes produits artificiellement, par exemple lors des essais nucléaires.

#### Unités de mesure des radiations ionisantes

**Activité:** Nombre de désintégration par seconde.  
 Unité SI: 1 Becquerel (Bq) = 1/s  
 Ancienne unité: 1 Curie (Ci) = 3,7.10<sup>10</sup>/s  
 Conversion: 1 Bq = 27.10<sup>-12</sup> Ci

**Période:** Le temps au bout duquel l'activité diminue de moitié.

#### Dose d'énergie:

L'énergie déposée par une radiation ionisante dans un matériel en fonction du poids de ce matériel.

Unité SI: 1 Gray (Gy) = 1 Joule par Kg  
 Ancienne Unité: 1 rad (rad) = 100 erg par g  
 Conversion: 1 Gy = 100 rad

#### Dose équivalente:

La dose équivalente dans un tissu ou un organe irradié s'obtient à partir de la dose d'énergie multipliée par un facteur de qualité (Q) dépendant du rayonnement. Q=20 pour le rayonnement alpha et Q=1 pour les rayonnement bêta et alpha.

Unité SI: 1 Sievert (Sv) = 1 Joule par kg  
 Ancienne unité: 1 rem (rem) = 100 erg par g  
 Conversion: 1 Sv = 100 rem

#### Dose-ris:

La dose maximale tolérée par une personne a été fixée internationale à 5 mSv par an.

Après l'accident de Tchernobyl (26 avril 1986), le gouvernement d'URSS a fixé la dose maximale pour la population à 350 mSv cumulés sur les 70 prochaines années. La dose moyenne d'irradiation due à l'exposition au rayonnement naturel (cosmique terrestre et corporel) s'élève en Suisse à 1,33 mSv. Cette dose n'inclue pas l'irradiation due au radon (2,2 mSv), à la médecine (1,0 mSv) et aux petites sources diverses utilisées en recherche et dans l'industrie (0,2 mSv).

(Bulletin de l'Office fédéral de la santé publique, 36, p. 546,1990)

### 3.4.6. Effet de serre

La présence de dioxyde de carbone dans la troposphère constitue un filtre au dégagement du rayonnement infra-rouge émis par la terre. Plus la concentration de CO<sub>2</sub>, en particulier, est élevée plus ce rayonnement IR est retenu dans la troposphère où il est dégradé en énergie thermique. Cette dégradation du rayonnement IR en énergie thermique permet la stabilité thermique de la terre, s'il n'existait pas, la température moyenne à la surface de notre planète serait de l'ordre de 33°C plus basse qu'elle n'est actuellement. Ce phénomène est appelé "effet de serre". Mieux les rayonnements IR sont retenus, plus l'effet de serre devient important. La figure 3.8., ci-après schématise ce phénomène.

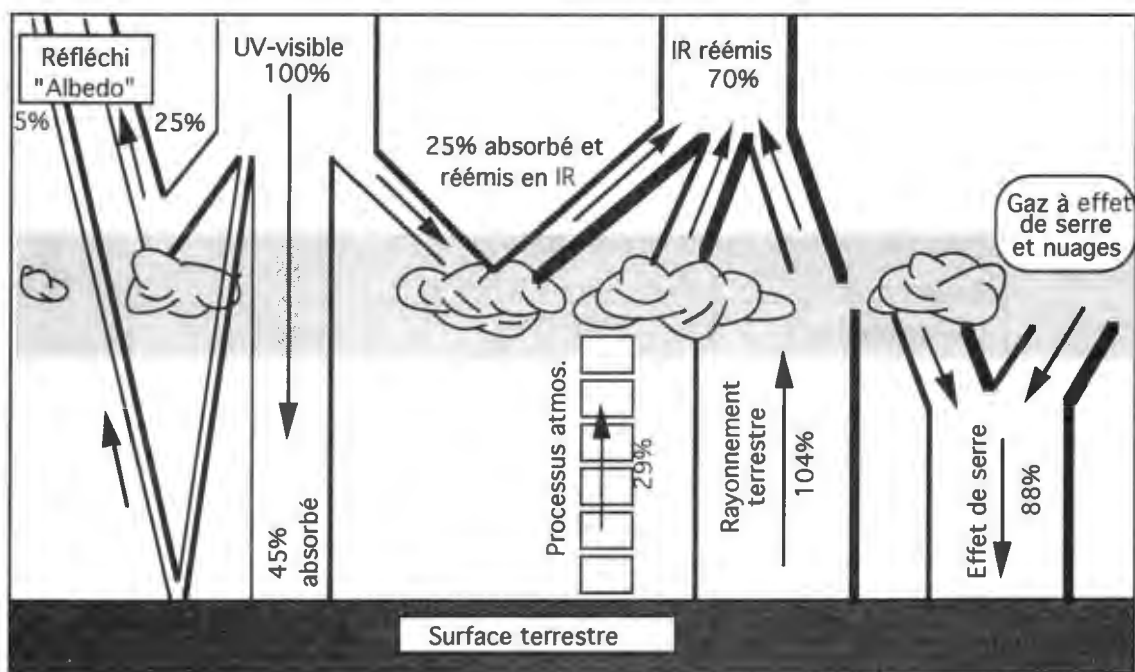
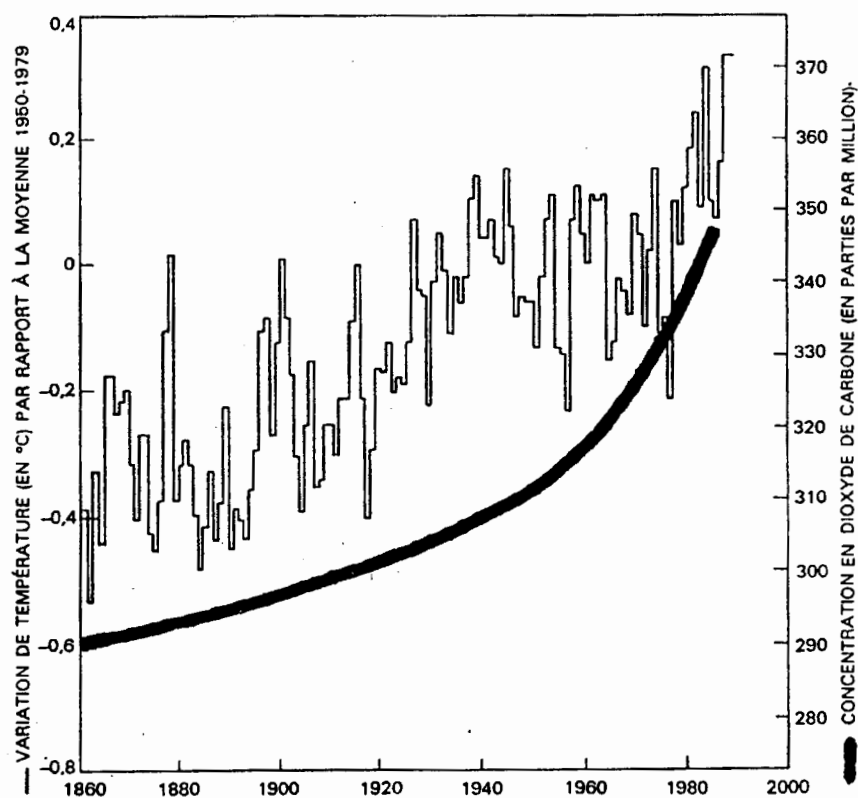
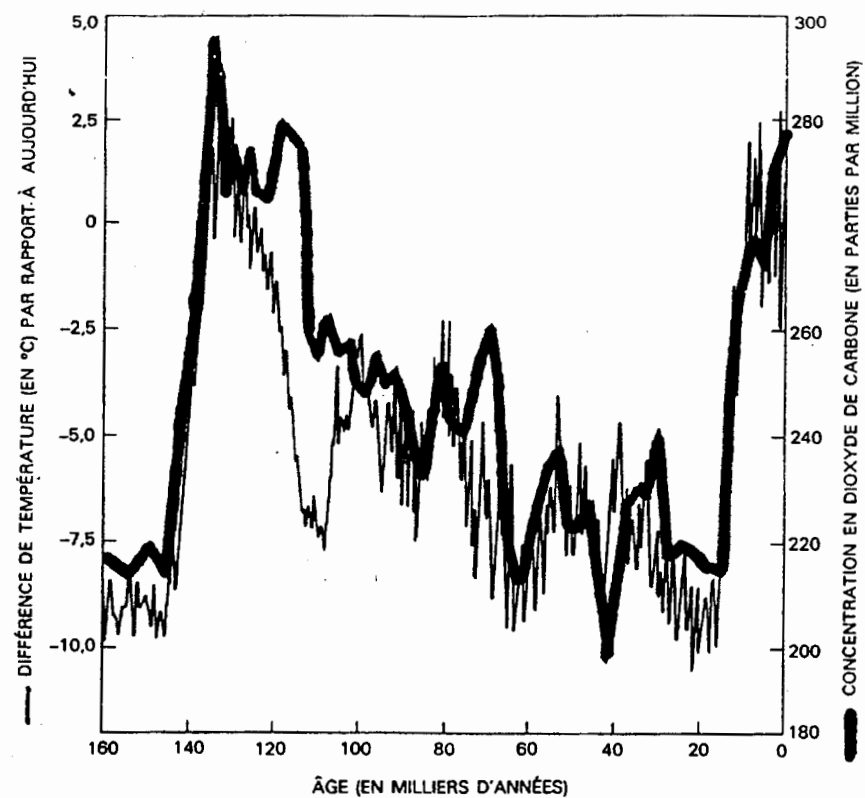


Figure 3.8.: Transmission des rayonnements solaires et terrestres entre la surface et l'atmosphère (Pour la Science, 145, p.48,1989)

### III. Etat du biotope terre

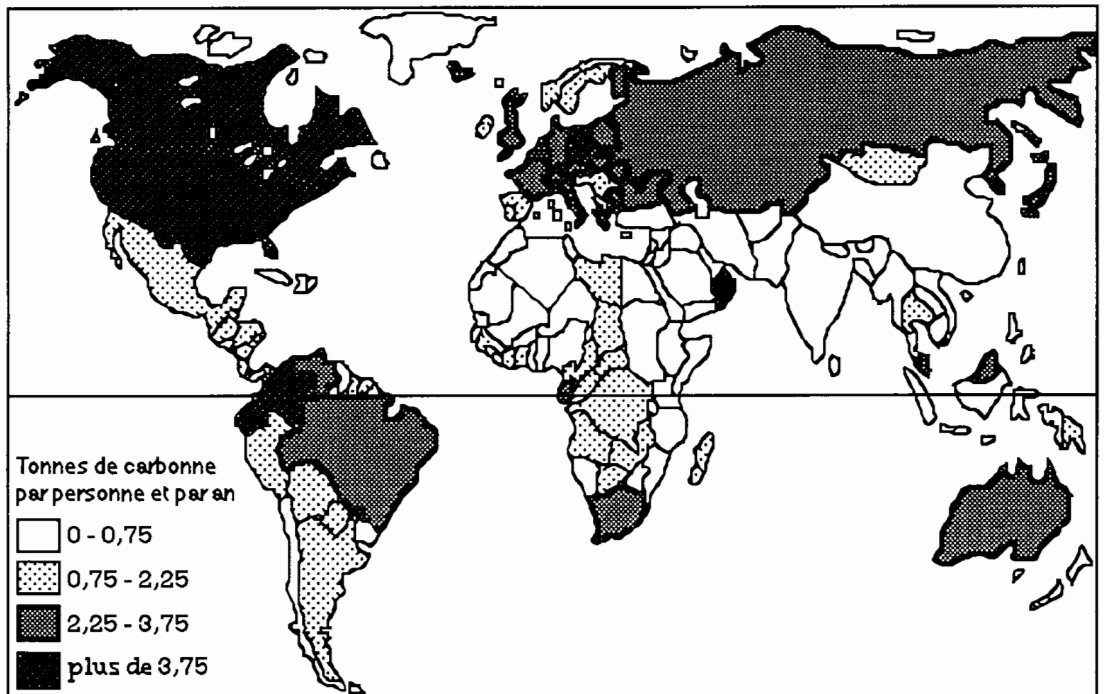


**Figure 3.9.:** Evolution comparée de la concentration en CO<sub>2</sub> et de la température, depuis 160 000 ans (graphique du haut) et depuis 1860 (graphique du bas) (Pour la Science, 145, p. 50, 1989).

## La biosphère

La concordance entre la température et la concentration en  $\text{CO}_2$  a été bien établie par l'étude de ces paramètres pour, respectivement, les derniers 160'000 ans (étude des carottes glaciaires) et les 130 dernières années (relevés météorologiques et analyses de l'air), comme le montre la figure 3.9., de la page précédente. On constate qu'un réchauffement de l'ordre de  $0.5^\circ\text{C}$  a eu lieu durant les 100 dernières années.

La carte des émissions actuelles de  $\text{CO}_2$ , figure 3.10., ci-dessous, montre clairement que les sources principales en sont les pays industrialisés et la déforestation dans les zones tropicales humides.



*Figure 3.10.: Emissions de  $\text{CO}_2$  dans le monde (Pour la science, 145, p.30, 1989)*

Si la correspondance  $\text{CO}_2$ -effet de serre est bien établie, les prévisions quantitatives d'évolution de la température de la planète sont, elles, plus discutées. En effet, le climat de la terre dépend de plusieurs paramètres dont les modèles mathématiques actuellement à disposition ne peuvent tenir compte: turbulences atmosphériques, précipitations, formation de nuages minces et de brumes, action des océans etc..

Pour caler les modèles utilisés, on utilise les mesures météorologiques des 100 dernières années. Un modèle est d'autant plus correct qu'il prévoira le réchauffement réel de  $0.5^\circ\text{C}$  qui a eu lieu. La plupart des modèles sont plus proches de  $1^\circ\text{C}$  que de  $0.5^\circ\text{C}$ .

### III. Etat du biotope terre

Le CO<sub>2</sub> n'est pas le seul gaz responsable de l'effet de serre, on trouvera dans le tableau 3.5., ci-après, les caractéristiques des principaux gaz à l'origine de l'effet de serre.

Gaz	Sources anthropiques	Emissions anthrop. / natur. millions t./an	Temps de séjour dans atmosphère	Concentration en ppm		
				en 1890	en 1990	en 2030
CO <sub>2</sub>	Combustibles fossiles, déforestation	5500 / 5500	100 ans	290'000	350'000	500'000
CH <sub>4</sub>	Rizières, élevages, marais, comb. fossiles	300 à 400 / 550	10 ans	900	1'700	2'400
N <sub>2</sub> O Protoxyde d'azote	Engrais azotés, déforestation, biomasse	6 / 25	170 ans	285	310	340
CFC	Aérosols, réfrigérants, mousses	1 / -	60 à 100 ans	0	3 (en atomes de chlore)	2,4 à 6

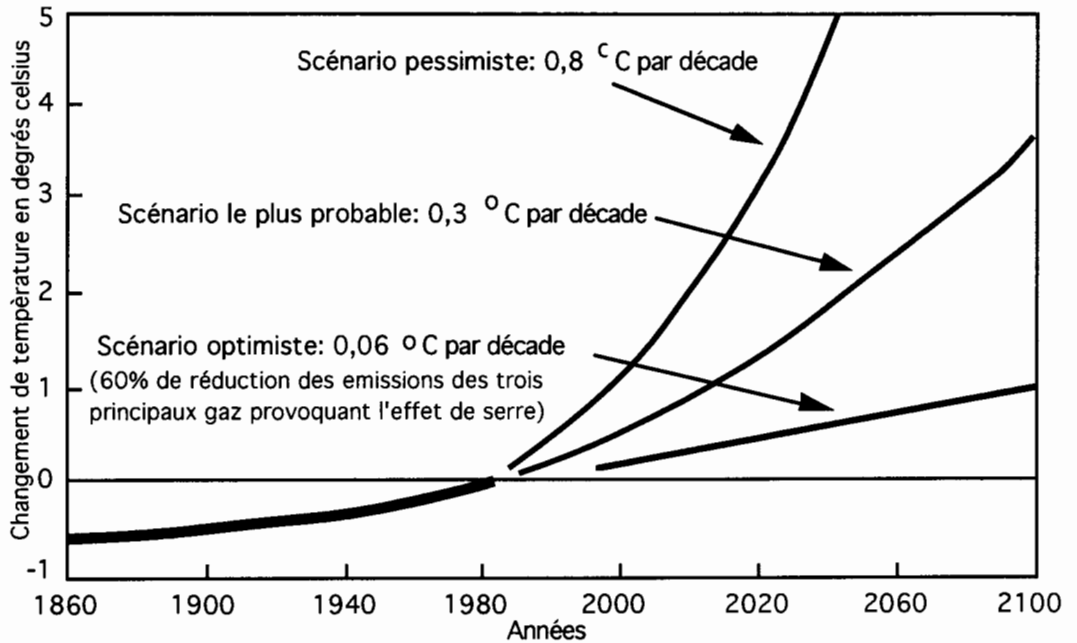
**Tableau 3.5.:** Caractéristiques des gaz provoquant l'effet de serre

Deux des agences des Nations Unies, l'Organisation météorologique mondiale et le Programme pour l'environnement, ont mandaté en mars 1990 un groupe d'experts intergouvernementaux dont le premier rapport scientifique, paru en juillet 1990, décrit comment les activités humaines accroissent de façon considérable la concentration dans l'atmosphère des gaz qui contribuent à l'effet de serre: CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub>, les chlorofluorocarbones et les oxydes d'azote. Selon ce rapport, il faudrait réduire immédiatement de plus de 60% les émissions des trois premiers de ces gaz pour que leur concentration dans l'atmosphère se stabilise au niveau actuel.

Si rien n'est fait dans ce sens, la concentration en CO<sub>2</sub> pourrait doubler d'ici les années 2025 ou 2050, provoquant une augmentation de la température moyenne de 0.3°C tous les dix ans au cours du XXI<sup>ème</sup> siècle.

La figure 3.11., ci-dessous, montre les deux scénarios extrêmes (0.06°C par décade dans le cas le plus optimiste et 0.8°C par décade dans le cas le plus pessimiste) et le scénario le plus probable (0.3°C par décade).

## La biosphère



*Figure 3.11.: Les différents scénarios d'augmentation globale de la température sur terre due à l'effet de serre (Envir. Sci. Technol. 24, 4, p.433,1990).*

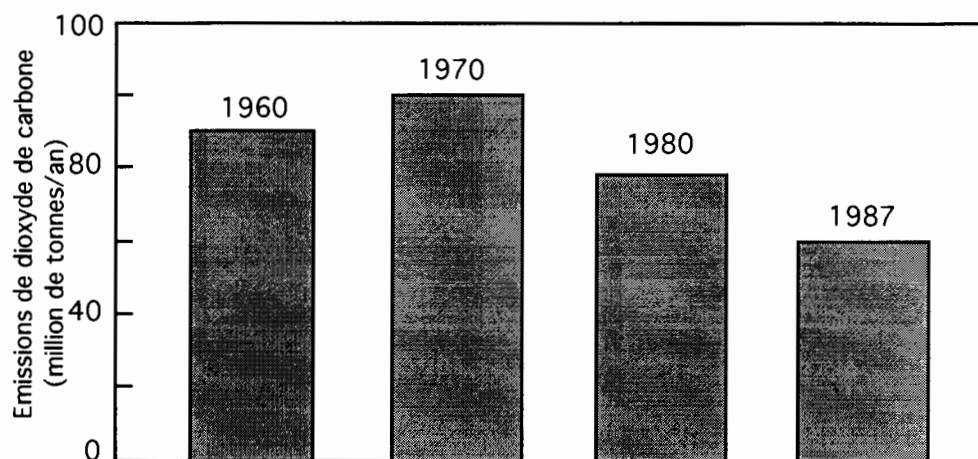
En Europe du sud et en Amérique du nord l'élévation de température pourrait être plus importante qu'ailleurs, provoquant des phénomènes importants de sécheresses estivales.

Selon les scénarios, une élévation du niveau des mers, évaluée entre 0,2 et 1,5 mètres, est également à prévoir, obligeant au déplacement de plusieurs dizaines de millions de personnes.

En ce qui concerne l'évolution probable de la concentration des trois principaux gaz responsables de l'effet de serre, il est à noter qu'une prise de conscience importante s'est faite jour depuis 1980 au sujet des CFC. Les produits de remplacement sont connus et leur généralisation n'est désormais plus qu'un problème de compensation économique (offrir aux pays en développement l'utilisation des substituants sans la grever de droits de brevet) que la volonté politique des grandes nations devrait pouvoir résoudre.

Le problème des émissions de méthane et de CO<sub>2</sub> est particulièrement complexe. Le contrôle des émissions provenant des pays industrialisés peut être raisonnablement envisagé. Les possibilités techniques existent et leur application a donné des résultats sensibles depuis vingt ans, comme le montre la figure 3.12., ci-après, dans le cas du CO<sub>2</sub>.

### III. Etat du biotope terre



**Figure 3.12.:** Evolution des émissions de CO<sub>2</sub> aux USA depuis 1960  
(Environ. Sci. Technol., 24, p.443, 1990)

Il n'en est pas de même dans les pays en voie de développement pour lesquels le modèle de développement le plus fréquent entraîne une augmentation très importante des émissions de CH<sub>4</sub> et de CO<sub>2</sub>.

Ces émissions proviennent de deux sources: l'utilisation de combustibles fossiles et la déforestation. Le tableau 3.6., ci-après, montre les émissions annuelles des différentes sources de CO<sub>2</sub> et de méthane et leur contribution estimée à l'effet de serre durant la décade des années 1980.

Sources	Emissions annuelles en millions de tonnes de carbone	Pourcentage du total des émissions	Contribution à l'effet de serre (en %)
<b>CO<sub>2</sub></b>			
Industrie/énergie	5600	54	27
Naturelles	2400 *	23	11,5
Déforestation	2400 *	23	11,5
<b>CH<sub>4</sub></b>			
Industrie/énergie	75 *	8,5	1,5
Naturelles	550 *	63	13
Déforestation	250 *	28,5	5,5

Note: l'émission de méthane n'est pas due directement à la déforestation, elle a été estimée à partir des émissions de ce gaz provenant du bétail et des rizières qui remplacent les forêts tropicales abattues.

(\*: chiffres moyens)

**Tableau 3.6.:** Emissions globales de CO<sub>2</sub> et de méthane durant la décade des années 1980  
(Environ. Sci. Technol., 24, 4, p.422, 1990).

On notera que la déforestation représente à elle seule près du quart des émissions de CO<sub>2</sub> et (par voie de conséquence) de méthane. On estime de même que la déforestation a ainsi contribué à 17% de l'effet de serre durant cette même décade.

## 4. L'ATMOSPHERE ET LES CLIMATS

### 4.1. Flux d'énergie dans la biosphère

À la limite supérieure de l'atmosphère, sur une surface perpendiculaire aux rayons, l'intensité du flux solaire est de  $1.36 \text{ kW}\cdot\text{m}^{-2}$  (avec une fluctuation de 2% provenant de la variation de la distance terre-soleil au cours de l'année). Au niveau de la surface terrestre ce flux varie en fonction de la latitude et de la saison, cette variation est à l'origine des climats.

La variation de flux solaire superficiel due à la latitude et aux saisons est une conséquence de la variation de l'angle d'incidence des rayons du soleil par rapport à la surface terrestre. La différence d'angle d'incidence selon les latitudes se comprend facilement. L'existence des saisons est la conséquence du fait que l'axe de rotation de la terre n'est pas perpendiculaire au plan de l'orbite de notre planète autour du soleil (ou plan de l'écliptique), comme le montre la figure 4.1. ci-dessous.

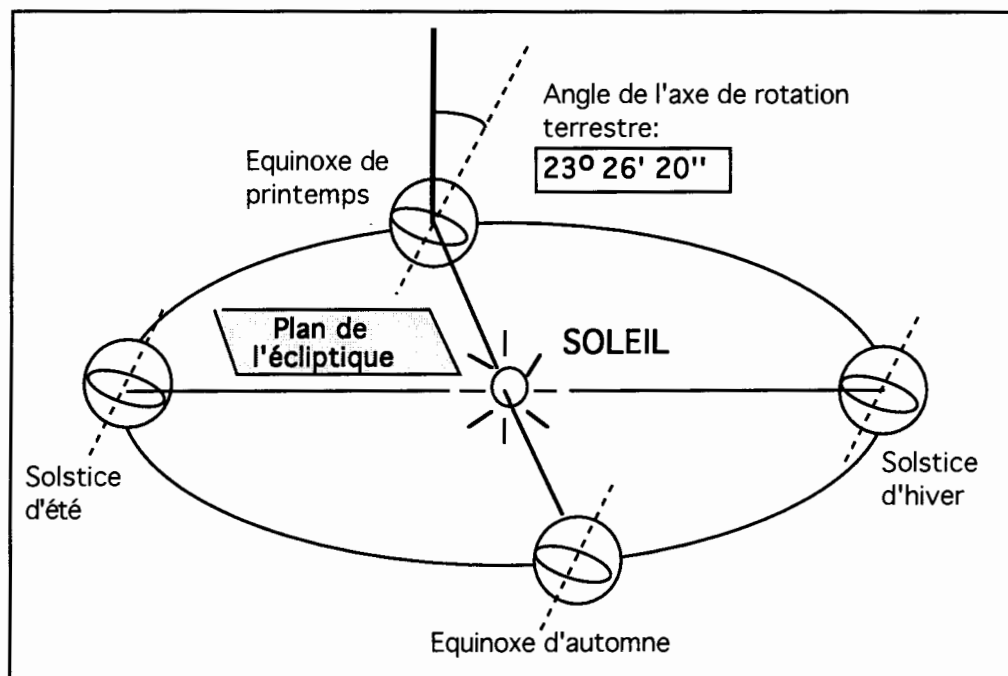


Figure 4.1.: Révolution de la terre autour du soleil et rythme des saisons dans l'hémisphère boréal



## La biosphère

Dans l'hémisphère nord, la hauteur du soleil au méridien (H) est maximum (Hmax) lors du solstice d'été et minimum lors du solstice d'hiver (Hmin), et inversement pour l'hémisphère boréal. Ces deux hauteurs peuvent se calculer selon les deux formules suivantes:

$$H_{max} = 90^{\circ} - L + 23^{\circ} 23'$$

$$H_{min} = 90^{\circ} - L - 23^{\circ} 23'$$

Calculées par ces formules, les hauteurs du soleil à midi aux solstices d'été et d'hiver sont, respectivement, pour les villes suivantes:

	Hmax	Hmin
• Oslo (latitude: 60°00' N)	53°26'	6°34'
• Lausanne (latitude: 46°30' N)	66°56'	20°04'
• Le Caire (latitude: 30°00' N)	83°26'	36°34'
• Tegucigalpa (latitude: 14°00' N)	99°26'	52°34'
• Melbourne (latitude: 37°00' S)	76°26'	29°34'

L'intensité du flux solaire au niveau de la surface terrestre ( $\Phi_s$ ) est calculée par la formule:

$$\Phi_s = I \sin H + D$$

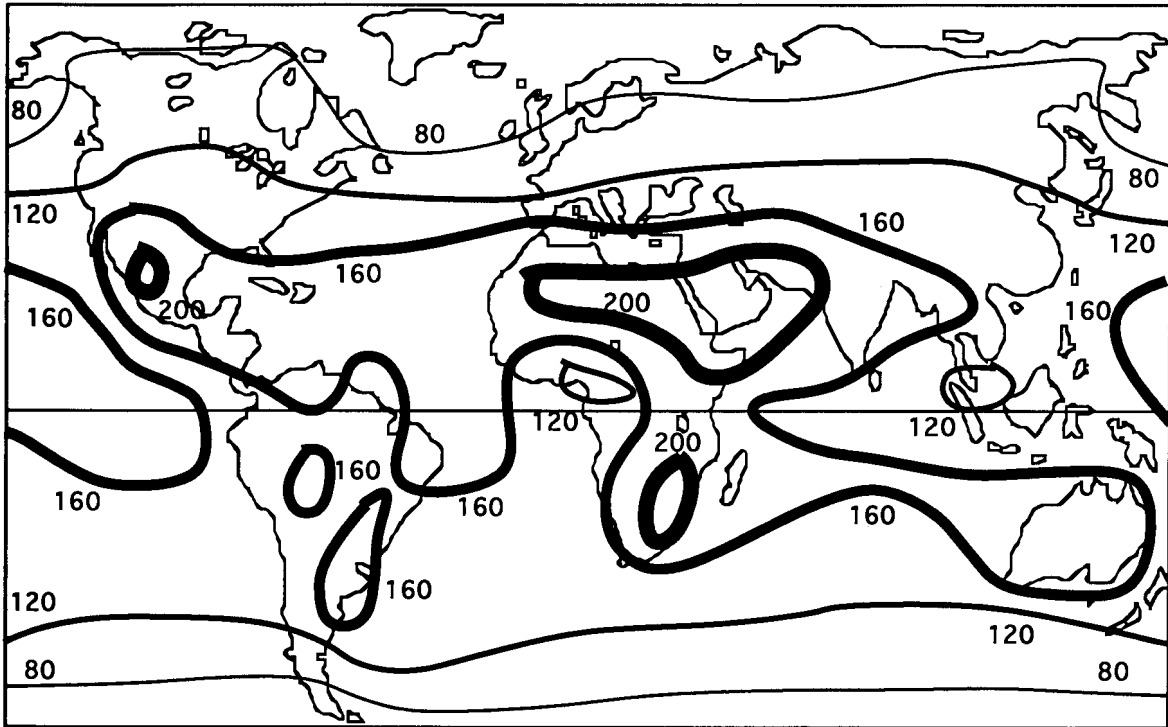
avec: I, intensité du rayonnement direct  
H, hauteur du soleil  
D, intensité du rayonnement diffus

Pour une intensité de rayonnement diffus égale, le flux solaire est maximum lorsque la hauteur du soleil est de 90°. Ceci ne peut se produire que dans la bande limitée par le tropique du Cancer dans l'hémisphère boréal et du Capricorne dans l'hémisphère austral.

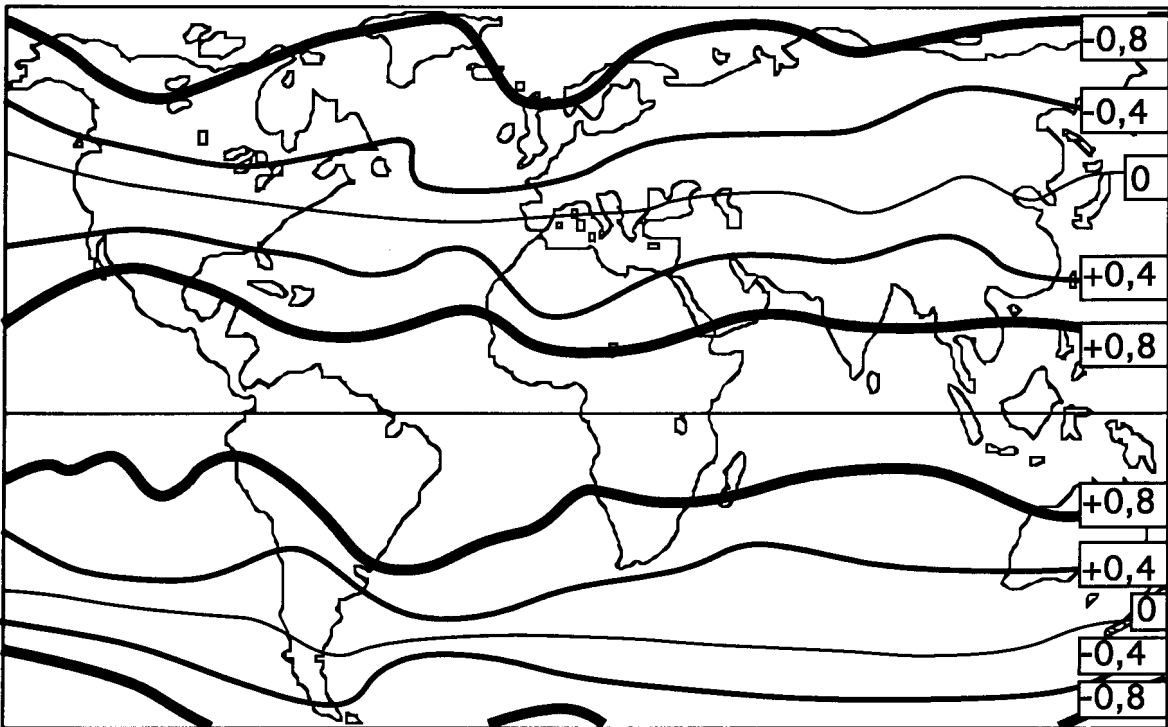
La figure 4.2. de la page suivante montre bien que la valeur moyenne du flux solaire à la surface de la terre est maximale dans la bande comprise entre les deux tropiques.

La figure 4.3. montre que le bilan radiatif global est négatif pour les latitudes proches des pôles. Ceci provient du fait que la durée estivale des jours dans ces latitudes n'est pas suffisante pour compenser le faible angle d'incidence des rayons solaires et la longueur des nuits hivernales. Le bilan est équilibré dans les régions tempérées et positif près de l'équateur.

#### IV. L'atmosphère et les climats



**Figure 4.2.:** Valeur moyenne du flux solaire à la surface terrestre ( $Kcal.cm^{-2}.an^{-1}$ ) (d'après, W.D. Sellers: *Physical climatology*, University of Chicago Press ed., 1965)



**Figure 4.3:** Bilan radiatif à la surface terrestre (énergie reçue - énergie réémise dans l'espace) (d'après D.M. Gates: *The flow of energy in the biosphere*, *Scient. Amer.*; 224, 3, pp. 88-100, 1971)

## 4.2. Les climats

Les climats sont réglés par le déplacement des masses d'air sur le globe. Les déplacements planétaires des masses d'air peuvent se réduire à trois grands types de courants que l'on retrouve symétriquement à l'équateur dans les deux hémisphères. Ce sont les "cellules" polaires, de Ferrel et de Hadley.

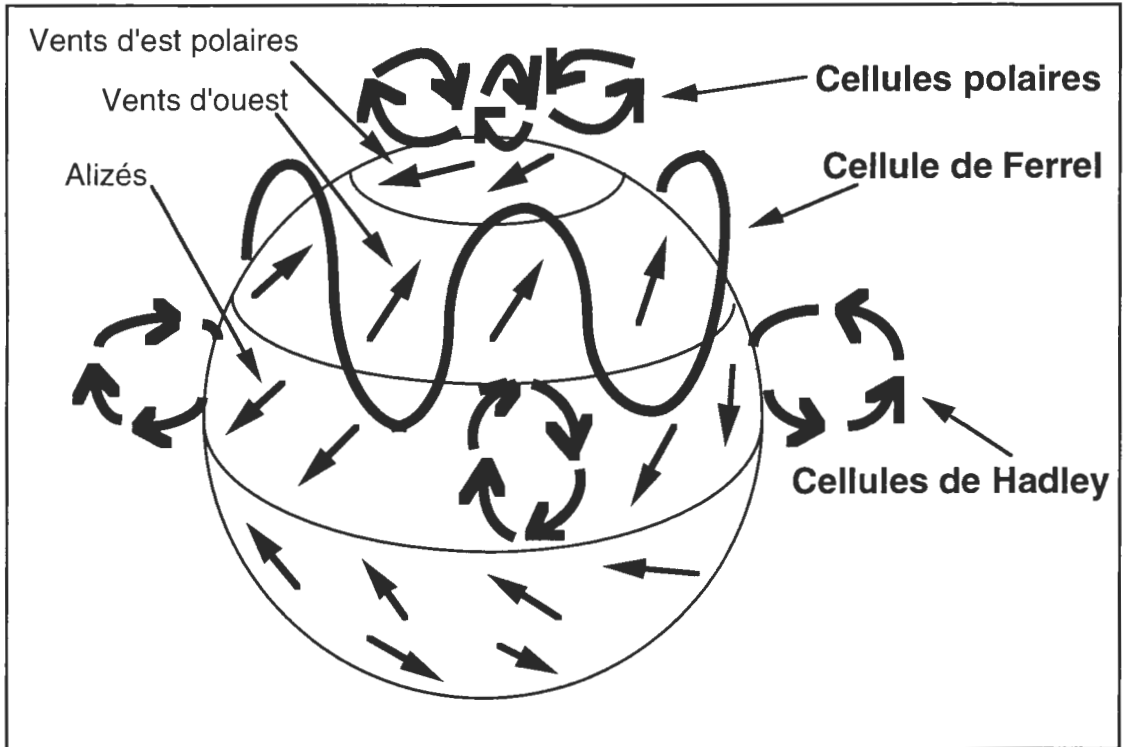


Figure 4.4.: Mouvement des masses d'air sur le globe

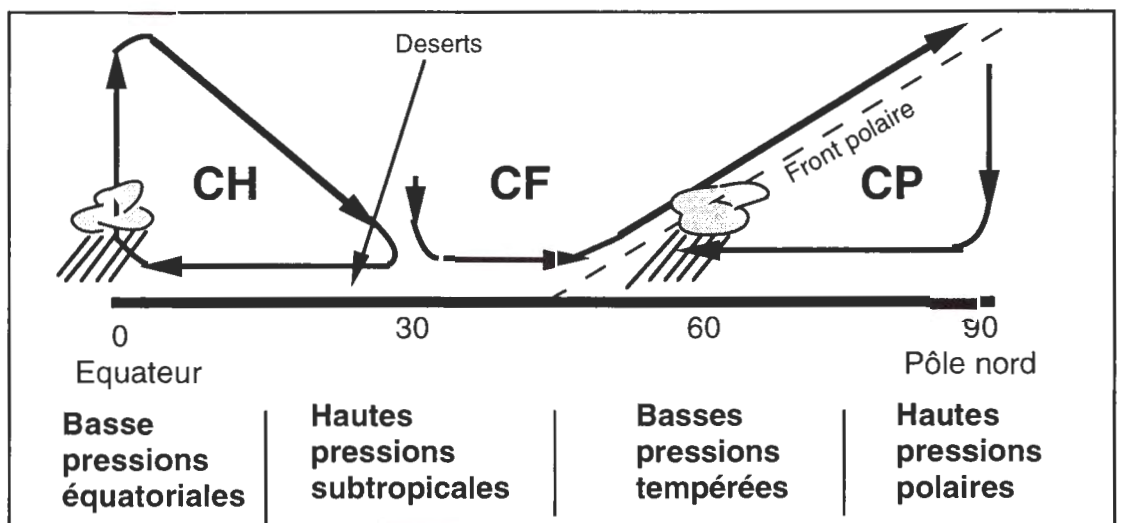


Figure 4.5.: Influence de la circulation atmosphérique sur les climats

#### IV. L'atmosphère et les climats

Lorsque les masses d'air froid et sec des cellules polaires se dirigent sous le front polaire vers les cellules de Ferrel, elles entraînent, aux latitudes moyennes, la condensation des masses d'air tempérées et humides.

En ce qui concerne les cellules de Hadley, l'air s'élève dans la zone équatoriale en se condensant, il s'en suit que son humidité diminue ce qui est à l'origine des fortes précipitations équatoriales et subéquatoriales. Lors de la redescente de ces masses d'air au niveau des 30 degrés de latitude nord et sud, elles entraînent une forte évaporation d'où l'extension de zones arides dans ces parties du globe.

La distribution des isothermes moyennes annuelles à la surface du globe (figure 4.6.) permet de comprendre certaines particularités climatiques. On note, en particulier, que les zones les plus chaudes se trouvent sous les latitudes tropicales et non sous l'équateur.

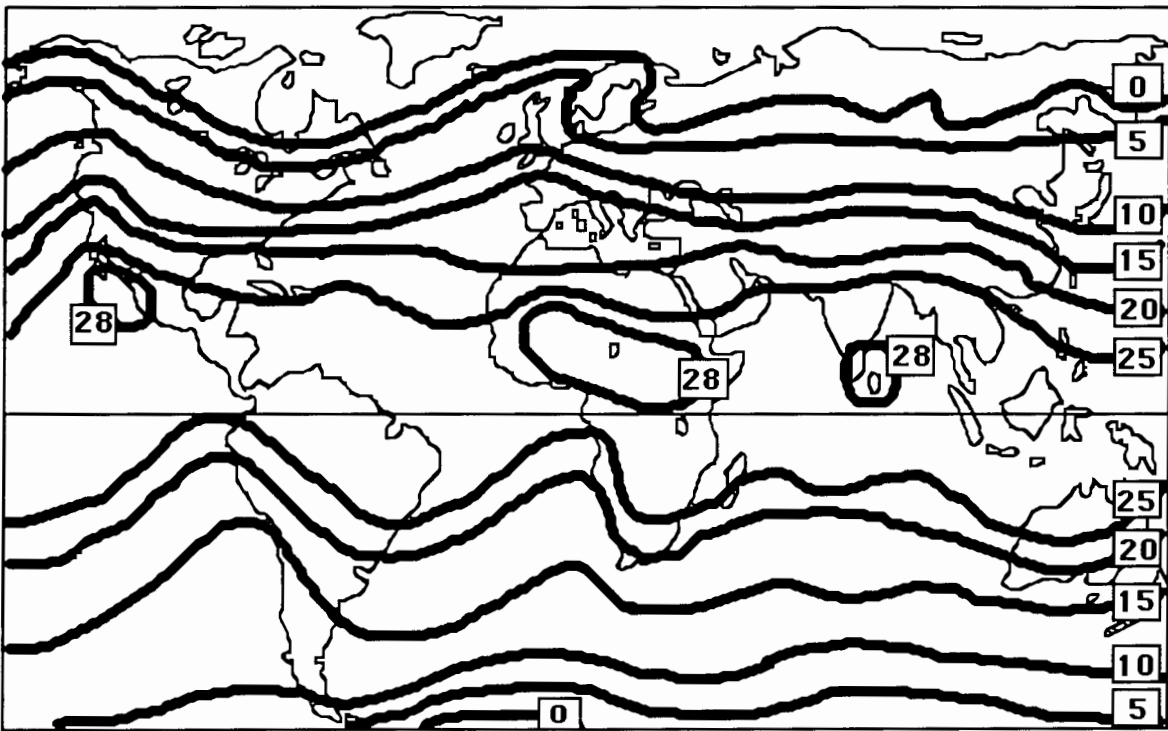
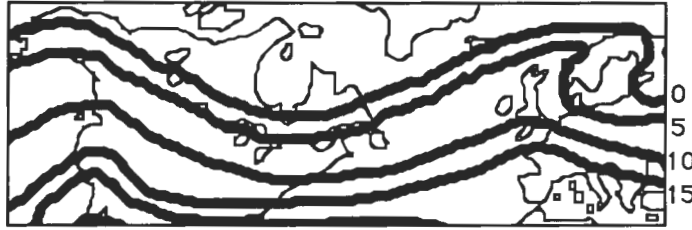


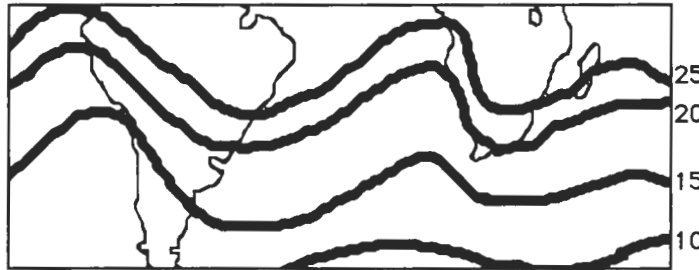
Figure 4.6.: Isothermes moyennes annuelles à la surface de la terre

## La biosphère

Par ailleurs, il faut remarquer que, dans l'hémisphère boréal, les façades occidentales des continents sont plus chaudes, à latitude égale que les façades orientales:



C'est le contraire qui se produit dans l'hémisphère austral où les côtes orientales sont plus chaudes que les côtes occidentales:

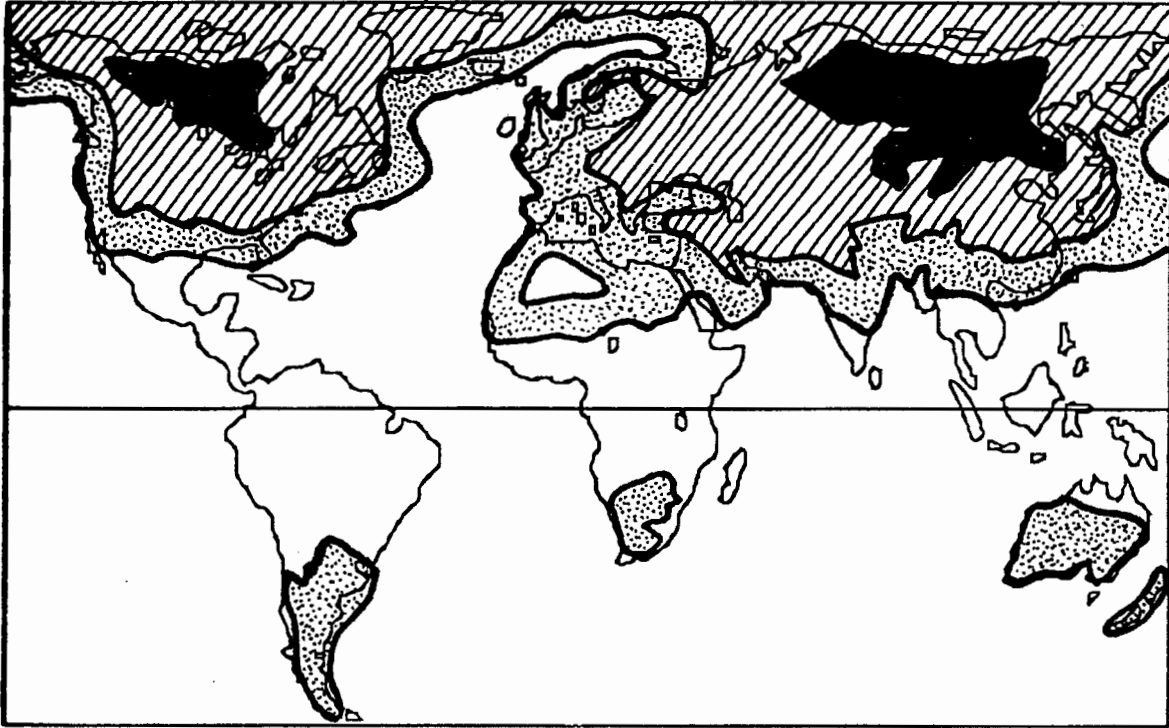


Ces différences sont la conséquence de la circulation des grands courants océaniques: le Gulf-stream dans l'Atlantique nord, le courant du Brésil dans l'Atlantique sud, le Kuroshivo dans le Pacifique nord, le courant est-australien dans le Pacifique sud et le courant des aiguilles dans l'océan indien.

Une différence importante entre l'hémisphère boréal et austral apparaît également si l'on examine les écarts des températures entre les mois les plus chauds et les plus froids (figure 4.7.). Ces écarts thermiques sont supérieurs dans l'hémisphère boréal car, dans l'hémisphère austral, la plus grande masse océanique atténue les différences de température.

De même, les fluctuations de température sont beaucoup plus marquées au cours du cycle annuel à l'intérieur des terres que dans les zones littorales. Ainsi on note un écart de l'ordre de 10°C entre les moyennes des mois le plus chaud et le plus froid en Islande, mais cet écart dépasse 27°C à Strasbourg, 35°C en Russie et jusqu'à plus de 50°C en Sibérie centrale.

#### IV. L'atmosphère et les climats



**Figure 4.7.:** *Écarts de température entre la moyenne des mois le plus chaud et le plus froid*

■ : 50°C

▨ : 40°C

▩ : 20°C

A l'inverse on observe des écarts très faibles dans les zones tropicales et équatoriales.

### 4.3. Répartition des pluies dans la biosphère

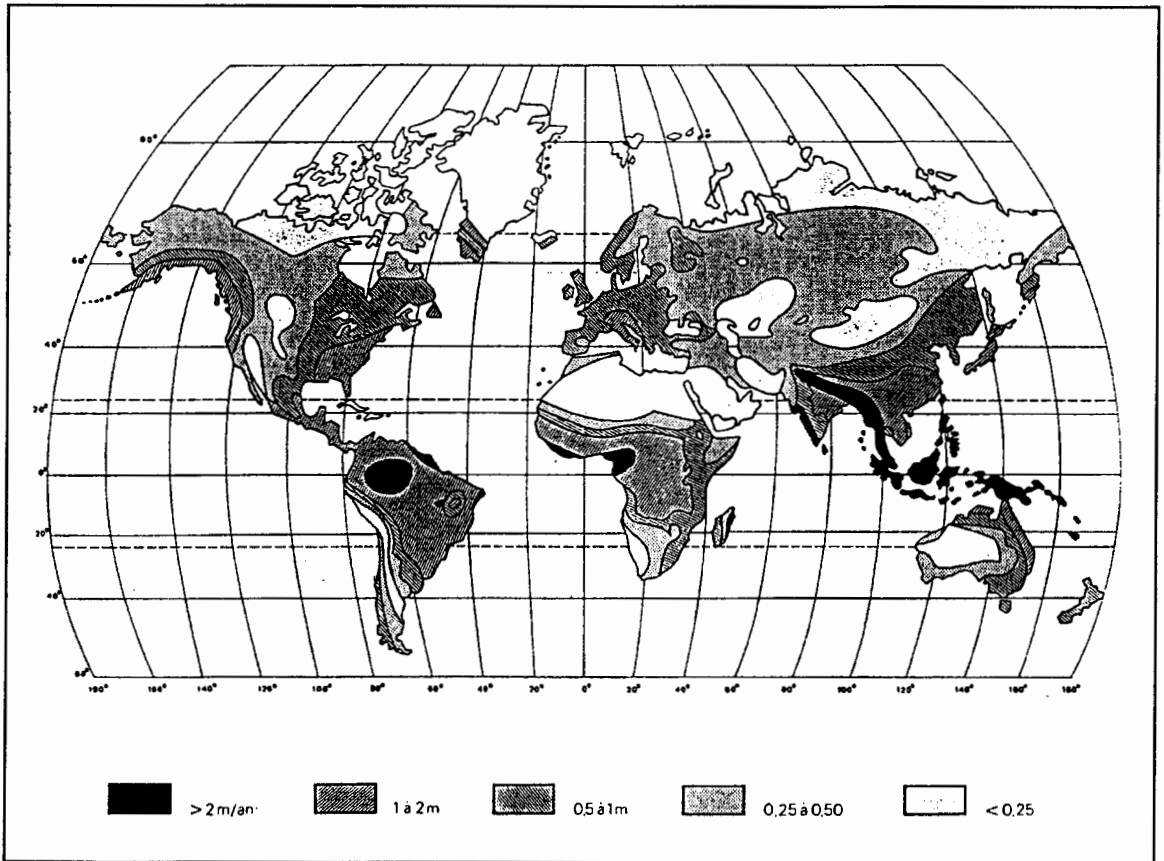
Les précipitations présentent également de fortes variations dans leur répartition à la surface des continents (figure 4.8.).

De façon générale on constate que les précipitations annuelles sont plus élevées dans les zones équatoriales et subéquatoriales et dans les régions montagneuses.

L'effet du relief est extrêmement important sur la pluviométrie puisque les masses d'air océaniques vont s'élever en condensant leur humidité si elles rencontrent des chaînes montagneuses perpendiculaires à leur déplacement lorsqu'elles abordent les continents.

## La biosphère

C'est le cas des côtes pacifiques de l'Amérique du nord et du sud où les chaînes de montagne (sierras californiennes, cordillère des Andes) vont arrêter les dépressions océaniques en provenance de l'ouest, provoquant de fortes précipitations (3 à 4 m par an) sur les versants ouest et des zones désertiques sur les versants est proches (désert de Mojave en Californie) ou lointains (Alberta et Saskatchewan au Canada) et les hauts plateaux (Andes). Il en est de même pour la chaîne himalayenne qui arrête les dépressions venant de l'océan indien provoquant au sud les précipitations très importantes de la "mousson" (plus de 10 m par an) tandis qu'au nord on trouve les plateaux arides du Tibet et le désert de Gobi.



*Figure 4.8.* Distribution des précipitations annuelles à la surface du globe  
(Ramade: *Ecologie fondamentale*, p. 29, Mc Graw-Hill, 1987)

La distribution des précipitations selon les latitudes présente trois zones de fortes pluies. La première comprise entre les deux tropiques, la seconde dans la zone tempérée boréale entre 50 et 60°N et la troisième dans la zone tempérée australe entre 40 et 50°S.

A l'opposé on notes deux zones de très faible pluviosité. La première correspond aux régions se trouvant au niveau des 30° de latitude nord et sud, avec la présence des grands déserts (Sahara et Arabie dans l'hémisphère nord, Kalahari australien dans l'hémisphère sud). La seconde est constituée des étendues arctiques et antarctiques.

## 5. LES BIOMES

---

### 5.1. Généralités

Les divers écosystèmes terrestres peuvent se subdiviser en deux grands groupes:

- les écosystèmes terrestres, associés aux terres émergées,
- les écosystèmes aquatiques, eux mêmes divisés en trois groupes,
  - les écosystèmes marins,
  - les écosystèmes littoraux (lagunes, estuaires, mangroves),
  - les écosystèmes limniques (fleuves et lacs).

Les grands écosystèmes présentent une zonation relativement régulière en fonction de la latitude et de l'altitude. Chaque grand écosystème se caractérise par des communautés particulières d'êtres vivants, ce sont les biomes.

La spécificité des grands biomes est conditionnée par

- la nature des groupements végétaux qui les constituent, en premier lieu,
- l'ensemble des autres organismes, en second lieu.

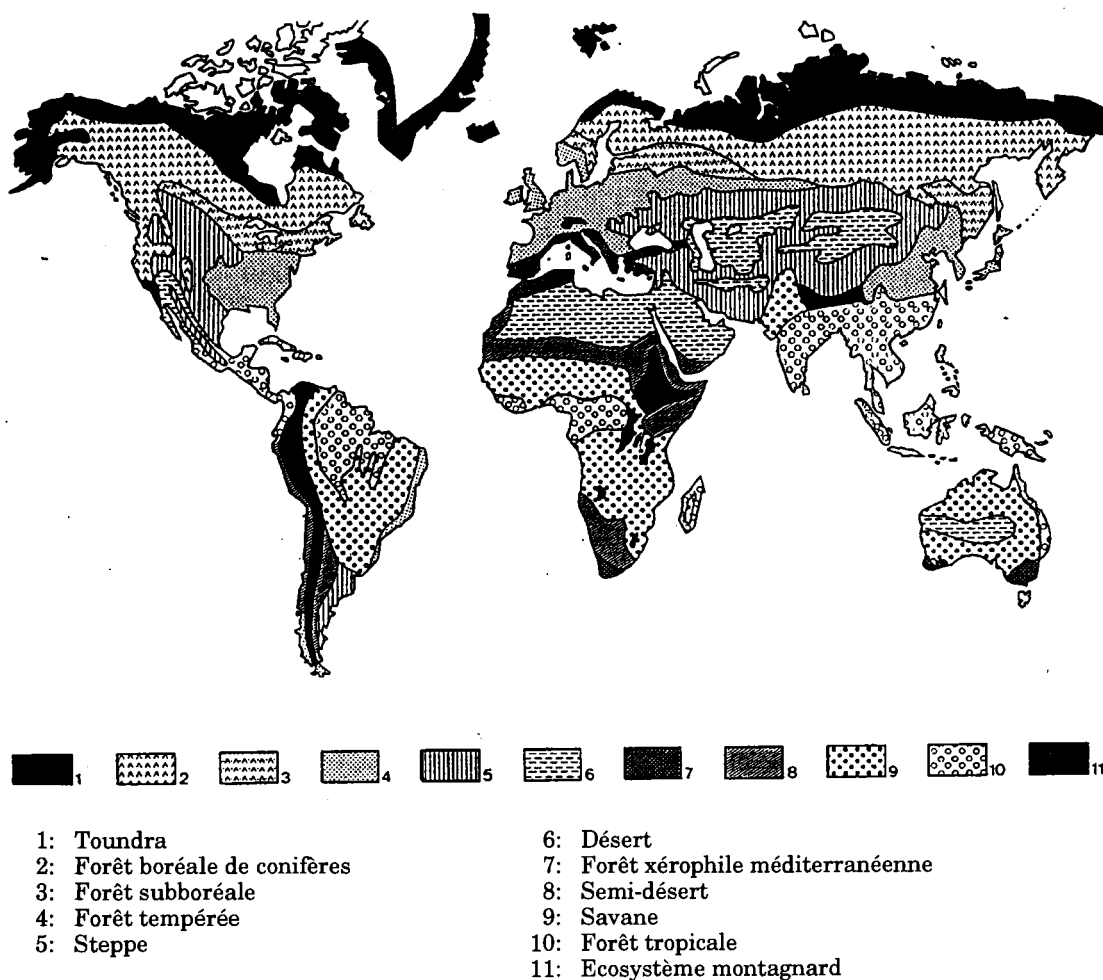
La zonation des grands biomes ressort, avant tout, de facteurs abiotiques, essentiellement dépendants des climats.

La zonation géographique des biomes continentaux est plus régulière et plus logique que celle des biomes aquatiques. En effet, ces derniers subissent l'influence des effets homogénéisateurs des courants marins et ne souffrent pas de barrières naturelles comme dans le cas des biomes continentaux (déserts, montagnes). Seuls les récifs coralliens échappent à cette remarque.



## 5.2. Description des grands biomes

On distingue ( figure 5.1.) dix grands biomes avec caractéristiques bien définies plus les écosystèmes montagnards aux caractéristiques et à la zonation complexes.



*Figure 5.1.: Répartition des grands biomes (F. Ramade, Ecologie fondamentale, p. 38, Mc Graw-Hill, 1987)*

## V. Les biomes

### 5.2.1. La toundra

La toundra (photo 5.1.) se caractérise par une végétation réduite par le gel permanent du sol et le froid extérieur. Pratiquement inexistante dans l'hémisphère sud, la toundra est caractéristique des grands nord sibériens et canadiens. Les hivers sont longs et froids (6 à 7 mois) et les étés se limitent à 2 ou 3 mois. La température maximum dépasse rarement 10°C et les précipitations sont rares. La couverture nivale est mince et la croissance végétale peut reprendre très vite après les mois d'hiver, fournissant ainsi une nourriture substantielle aux animaux herbivores et par voie de conséquence aux carnivores et détritivores.

La flore est peu diversifiée avec quelques arbrisseaux, des saules et des bouleaux à la limite sud. Quelques graminées et des *Carex* forment des touffes espacées au milieu de mousses et beaucoup de lichens. Le sol est en partie dénudé.

Il y a peu d'espèces sédentaires parmi la faune. Pas de reptiles ni de batraciens, essentiellement des mammifères (caribous, rennes, boeufs musqués), des oiseaux et des moustiques qui pullulent en été.

### 5.2.2. La forêt boréale de conifères

Ce biome (photo 5.2.) est absent de l'hémisphère austral. On le désigne aussi par le mot russe de *taïga*. Il est surtout formé d'arbres sempervirents; on ne trouve des mélèzes (feuilles caduques) qu'en Sibérie orientale. La période de végétation est courte (4 à 5 mois). L'eau est gelée pendant une grande partie de l'année ce qui engendre des conditions de sécheresse physiologique.

La faune présente une certaine pauvreté spécifique: de très rares reptiles, des oiseaux non sédentaires, de nombreuses mouches et moustiques. Les mammifères sont assez nombreux: écureuils, porcs-épics, ours, loups, lynx, renards, par exemple. L'hiver, la forêt boréale paraît déserte à cause des migrations ou des hibernations.

### 5.2.3. La forêt subboréale

Egalement absente de l'hémisphère austral, elle mélange conifères et feuillus. Les sous-bois présentent une plus grande diversité végétale. Reptiles et batraciens y sont plus nombreux et les mammifères plus sédentaires. La forêt subboréale (photo 5.5.) est en régression à cause de la pollution atmosphérique (Ontario, Québec) et du défrichage à des fins agricoles ou d'urbanisation.



*Photo 5.1.: Tundra; Original en Alaska*



*Photo 5.2.: Forêt boréale de conifères  
Baie d'Hudson, Canada)*



*Photo 5.3.: Steppe; Grande prairie du Nord Dakota  
(USA)*

## V. Les biomes

### 5.2.4. La forêt tempérée

C'est, par excellence, le biome primitif des plaines et plateaux de Suisse et du nord et du centre de la France (photo 5.7.).

Elle est peu abondante dans l'hémisphère austral et a pratiquement disparu dans l'hémisphère boréal. Elle mélange feuillus et conifères. Le sol y est riche d'humus provenant de la décomposition de la litière. La végétation basse est très diversifiée et constituée de plantes annuelles, de plantes vivaces, de mousses et de champignons.

La faune est constituée d'insectes xylophages, de nombreux oiseaux et mammifères dont les ours, les cerfs, les sangliers, les loups et les renards. La plupart des forêts tempérées ont été défrichées dès le néolithique à des fins pastorales et culturelles. Beaucoup d'essences sont exploitées (parfois surexploitées) comme bois de construction ou d'ébénisterie. La forêt tempérée d'Europe centrale et du sud canadien dépérit du fait de la pollution atmosphérique. Rares sont les sites de forêt tempérée qui sont restés en l'état primitif; ils sont généralement protégés.

#### **Transformation de la forêt tempérée suisse en prairie cultivée**

La Suisse se trouve au centre même de la zone de forêt tempérée. La forêt tempérée suisse "naturelle" est formée de plusieurs essences de feuillus et de conifères (voir figure 5.2.). Mais ce biome a pratiquement été entièrement substitué par le système prairial. La prairie sèche d'abord (milieu "naturel" de substitution de la forêt tempérée) puis les cultures intensives ou la prairie grasse depuis 100 ans.

La transformation de la forêt commença il a 5000 ans. Les paysans néolithiques faisaient paître leurs animaux à la lisière de la forêt. En broutant, les animaux dégageaient des clairières que le paysan élargissait ensuite en abattant les arbres les plus proches. Des plantes auparavant confinées sur les rochers et celles des sous bois se réunirent en une nouvelle association végétale des sols perméables à l'eau: les pâturages maigres séchards.

Les prés maigres remplacèrent peu à peu la forêt tempérée jusqu'au XIX<sup>ème</sup> siècle. En effet le fumier rare ne permettait pas l'amendement des grandes surfaces de prairie gagnées sur la forêt et était réservé aux champs et jardins proches des fermes. Puis, à partir de la moitié du siècle dernier, les progrès de l'agronomie et la mécanisation agricole permirent de transformer les prairies sèches en cultures intensives ou en prairies grasses qui constituent le paysage actuel de ce qui fut la forêt tempérée primitive suisse (voir figure 5.3.).

La réduction de la surface de forêt tempérée naturelle de plaine en Suisse a été freinée grâce à la loi forestière de 1902 et par la mise en place d'une politique d'afforestation subventionnée par la Confédération. Cependant les politiques de plantations massives d'espèces à fort rendement, tel l'épicéa (25% d'épicéa dans les forêts suisses en 1950, 70% en 1975 !) ont considérablement appauvri la richesse spécifique des forêts suisses.

La biosphère

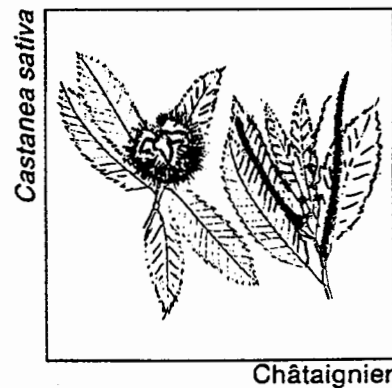
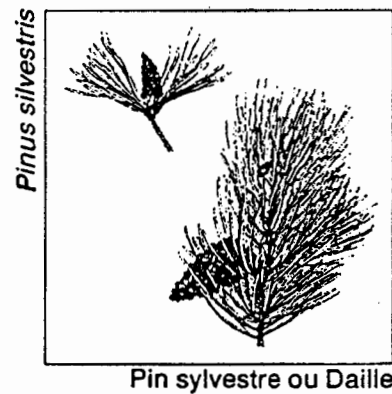
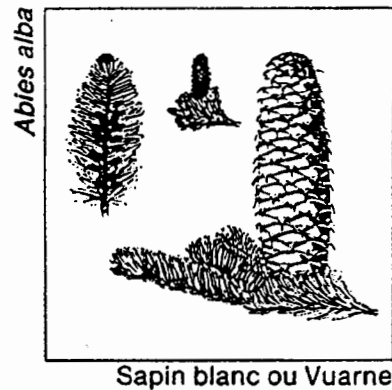
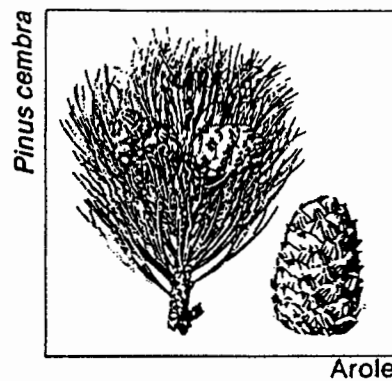
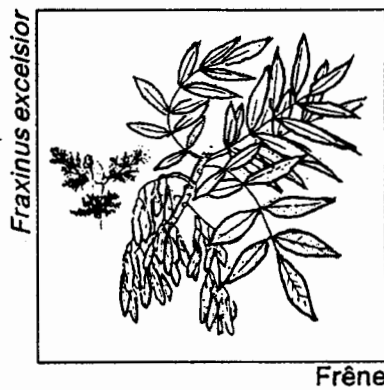
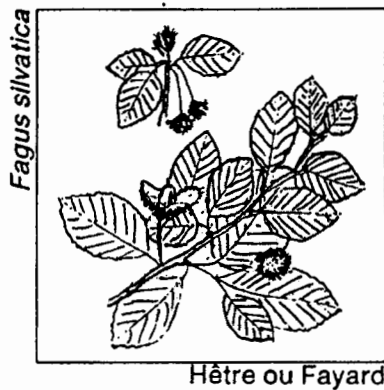
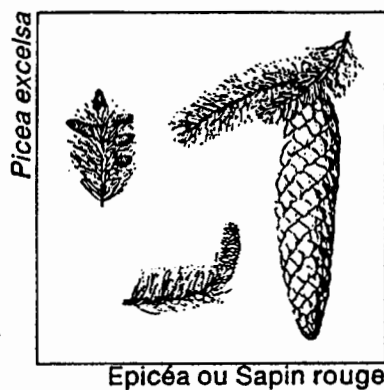
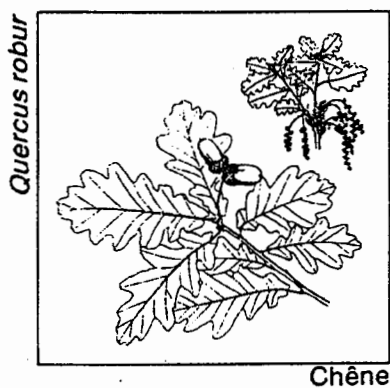
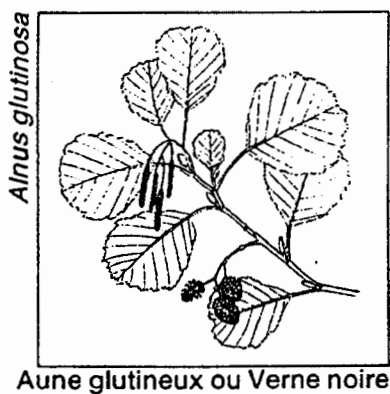
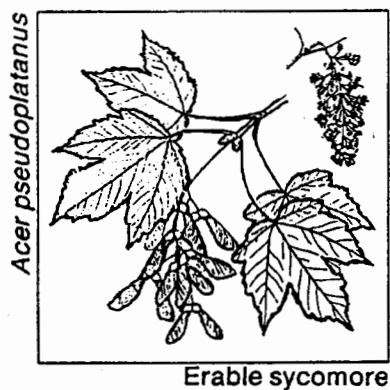
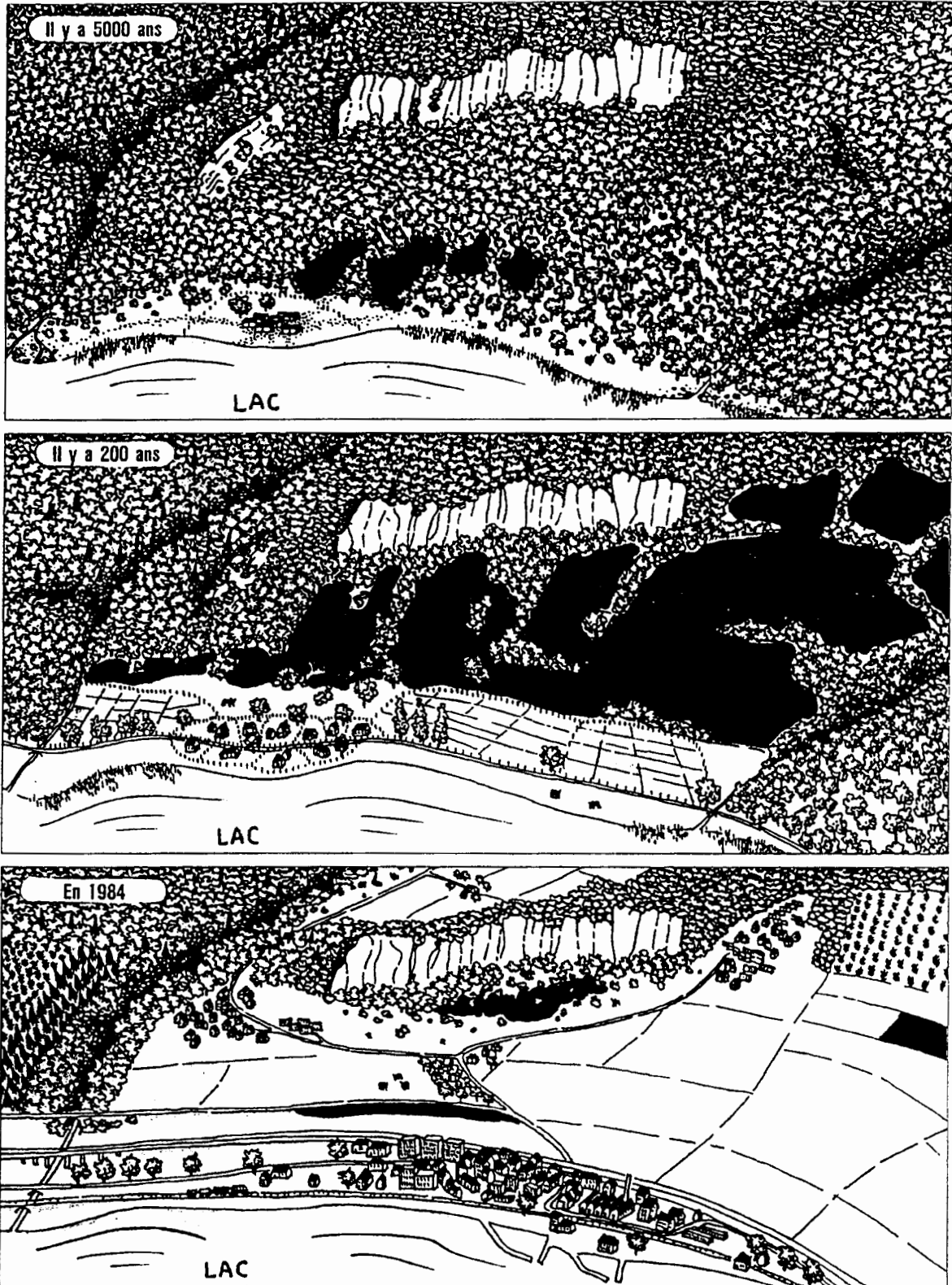


Figure 5.2.: Les principales essences de la forêt tempérée suisse (L.S.P.N., Protection de la nature, No 6, 1986)

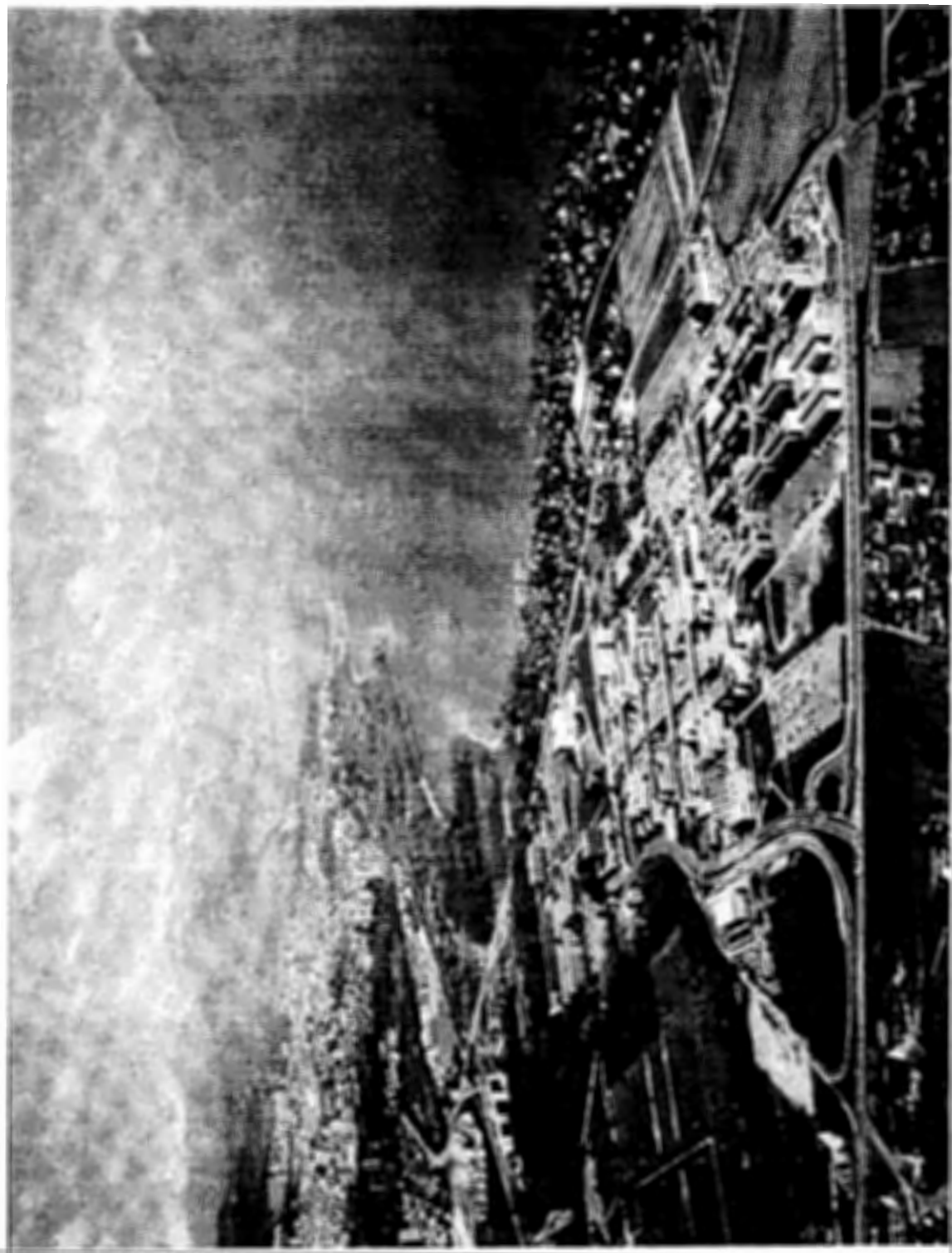
## V. Les biomes



■ Prairies sèches

Figure 5.3.: L'évolution historique de la forêt tempérée suisse en prairies sèches puis prairies grasses et cultures intensives (L.S.P.N., Protection de la nature, No 4, 1984)

## La biosphère



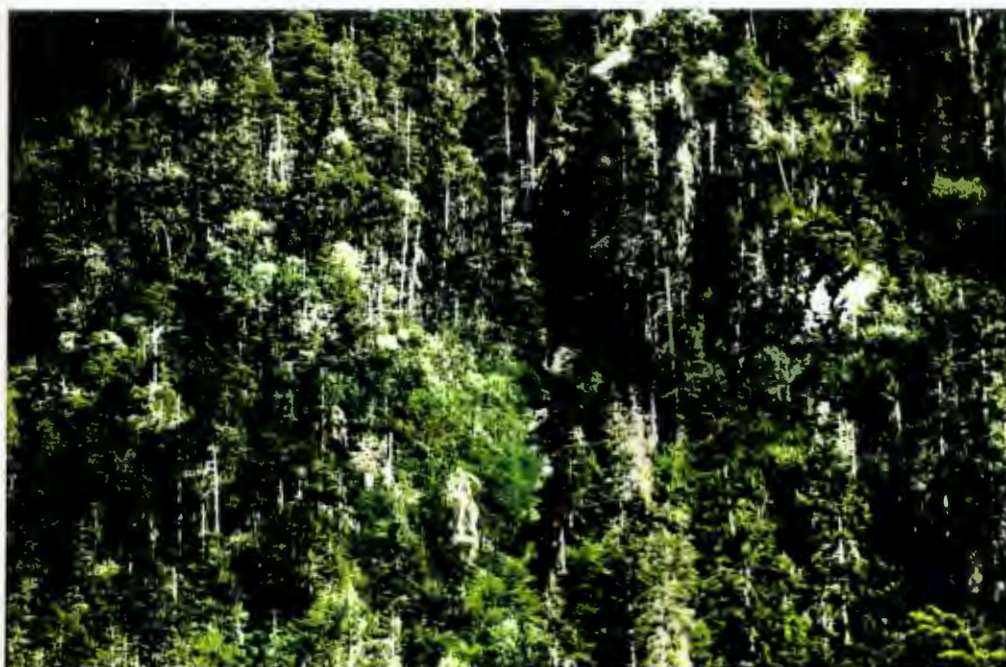
*Photo 5.4.: Forêt tempérée totalement anthropisée*



*Photo 5.5.:  
Forêt subboréale  
(Le Gâtineau, Québec)*



*Photo 5.6.:  
Désert;  
Désertification par effet  
de déforestation (Haïti)*



*Photo 5.7.:  
Forêt tempérée;  
Dépérissement des forêts  
tempérées alpines  
(Maurienne)*



### 5.2.5. La steppe

La steppe (photo 5.3.) est constituée d'un couvert de graminées qui se développe sous un climat tempéré sec et froid. C'est la *pampa* argentine les grandes plaines américaines et la steppe russe proprement dite. Le sol à l'état naturel est bien protégé de l'érosion, il s'enrichit de la transformation de la litière en humus, il est fertile donc très exploité par l'homme. Ce sont les grandes plaines de blé et de maïs. La monoculture et la mécanisation agricole peuvent alors déclencher des problèmes d'érosion.

A l'état primitif, la faune de la steppe est caractérisée par les grands mammifères coureurs: bisons, ânes et chevaux.

### 5.2.6. Le désert

C'est, malheureusement, le seul biome dont l'étendue est en nette augmentation depuis une centaine d'années. En effet, le surpâturage, la surexploitation des forêts claires et des savanes tropicales, le défrichement des forêts ombrophiles, les cultures intensives transforment en désert les zones fragiles ou en lisières des déserts naturels (photo 5.6.).

Dans le désert toute la surface du sol n'est pas occupée. Les végétaux sont groupés par plaques et leur diversité est faible. L'humidité relative est presque toujours inférieure à 50% (5% au Tassili dans le Sahara). Dans les plantes du désert tout concourt à la capture et à la conservation de l'eau: les troncs sont courts, souvent cylindriques et cannelés, les fleurs fugaces, le système racinaire très étendu et les feuilles sont remplacées par des épines. Les chloroplastes se trouvent dans les troncs où la photosynthèse se fait durant les heures les plus fraîches de la journée. La plupart du temps les étamines sont longues car la fécondation est souvent assurée par le vent.

La faune comprend peu de grands vertébrés: chameaux, dromadaires et cougars, par exemple. Beaucoup de rongeurs, reptiles et insectes vivent dans la terre.

L'érosion éolienne est importante. Dans beaucoup de cas elle déplace les éléments les plus fins et ne laisse en place que les cailloux. Il se forme alors des champs de pierres ou *regs*. Les rares pluies tombent en orages très violents, elles ne s'infiltrent que peu et ruissellent en gonflant des cours d'eau intermittents (*oueds* d'Afrique du nord).

## V. Les biomes

### 5.2.7. La forêt xérophile

La forêt xérophile est typique des rivages méditerranéens. C'est la garrigue ou le maquis.

La garrigue est caractérisée par un groupement de petits chênes de quelques mètres de haut, de cistes, de romarin, de genévrier et de térébinthe. Le maquis est une formation plus fermée, riche en épineux. Les arbres sont plus hauts et plus denses.

Ni la garrigue ni le maquis ne comportent de grands mammifères herbivores. La faune est principalement constituée de rongeurs, reptiles, oiseaux et insectes.

La proximité de la forêt xérophile et de la mer a favorisé l'installation d'une population dense, d'abord pour commercer puis à des fins touristiques. Ceci ajouté aux incendies de forêt a eu pour conséquence une forte dégradation de ce type de grand biome.

Une association particulière de la côte californienne peut être assimilée à la forêt xérophile méditerranéenne, c'est le *chapparal*.

### 5.2.8. Le semi-désert

Le semi-désert constitue la zone intermédiaire entre le désert et la savane. C'est devenu, en fait, le front d'avancée des déserts, constitué souvent de zones de surpâturage où le sol piétiné par les troupeaux nombreux n'est plus favorable à la germination et où les caprins arrachent les touffes d'herbes et rongent les écorces des arbres.

### 5.2.9. Savane et forêt claire tropicale

Ce biome se rencontre dans les zones tropicales à pluviosité moyenne et irrégulière et l'hémisphère sud. C'est une association de graminées de grande taille et d'arbres à feuilles caduques. Le sol est enrichi par la décomposition de la litière de graminées mortes et bien protégé de l'érosion par un réseau dense de racines (photo 5.9.).

On situe dans la savane africaine le berceau de l'humanité. La diversité faunistique y est très grande: oiseaux coureurs (autruche en Afrique, nandou en Amérique, émeu en Australie), grands herbivores (antilopes, zèbres, girafes, éléphants, rhinocéros) et leurs prédateurs (tigres, lions). C'est aussi le royaume des serpents et d'insectes comme les termites.

Les savanes et surtout les forêts claires tropicales africaines sont menacées par l'activité humaine et les feux de brousse.

### 5.2.10. La forêt ombrophile tropicale

C'est le biome le plus riche de la biosphère, c'est lui qui est le plus menacé. La forêt ombrophile tropicale (photo 5.8.) est caractérisée par un climat à la température élevée avec peu de variations annuelles et une humidité qui dépasse les 85%. C'est une forêt toujours verte présentant par une abondance de lianes et d'autres plantes épiphytes.

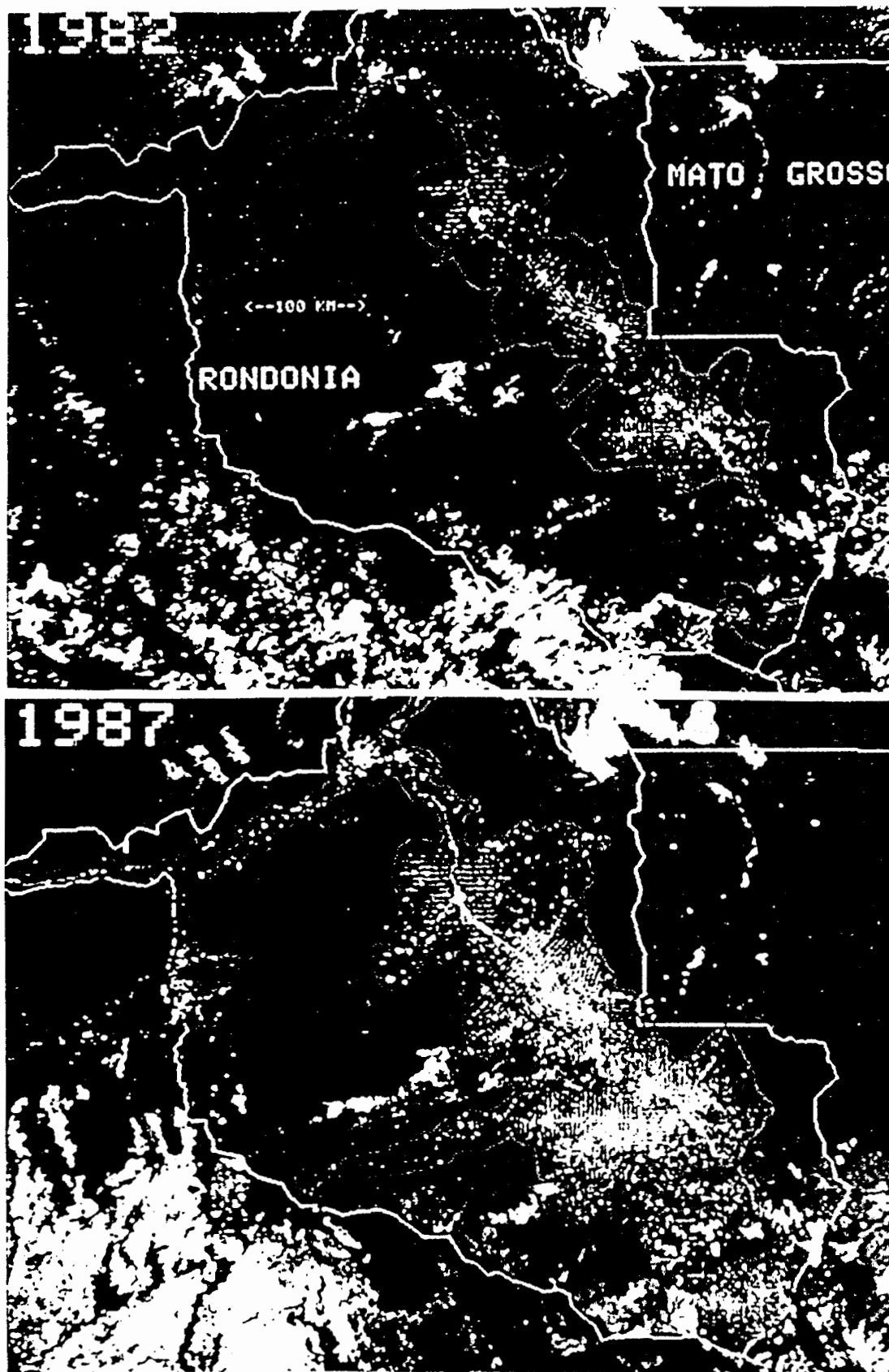
La variété spécifique est considérable ainsi que la productivité biologique. La compétition pour la lumière chez les grands arbres est importante tandis que prolifèrent les plantes d'ombre comme les fougères.

Mais le sol est pauvre car les matières organiques se décomposent très vite et leurs éléments sont rapidement réutilisés. La déforestation à des fins d'exploitation forestières (Congo, Zaïre, Java, Sumatra, Bornéo), de colonisation humaine, de passage de voies de circulation, d'activités pastorales et agricoles (Brésil) entraîne rapidement un phénomène de désertification (voir figure 5.4.).

Dans le sol de la forêt ombrophile tropicale le processus de décomposition des roches mères est accéléré par les conditions climatiques et entraîne la libération de sels de fer et d'aluminium. Une fois le sol dénudé, il subit une acidification et une induration due aux dépôts de fer et d'aluminium qui se forment quand l'eau s'évapore: c'est le phénomène de *latérisation*. Ainsi ont été désertifiées, dans le passé, plus de la moitié des terres de Madagascar et le tiers de celles de Chine. C'est le sort réservé à celles de l'Amazone, de Bornéo, de Java et de Sumatra si des mesures draconiennes de préservation ne sont pas prises très vite.

La faune y est très variée et abondante. Les oiseaux présentent un plumage éclatant. Le sol est le royaume des reptiles, des batraciens et des invertébrés de grande tailles (escargots). Une grande partie des mammifères est arboricole (singes, écureuils, paresseux). La *mangrove* est une variété de forêt tropicale ombrophile établie au bord de la mer.

V. Les biomes



**Figure 5.4.:** Evolution de la forêt amazonienne (état de Rondonia, Brésil) par la création de colonies de peuplement suite à la construction de la route transamazonienne. Les points blancs représentent des feux de défrichement (photo satellite LANDSAT, NASA).

### 5.2.11. L'écosystème montagnard

C'est avec la forêt tempérée, l'autre grand type d'écosystème caractéristique de la Suisse (on trouve aussi en Valais et au Tessin des formations proches de la forêt xérophile méditerranéenne). C'est un écosystème complexe dont la structure dépend de l'exposition (Adret ou ubac) et qui présente une zonation verticale (figure 5.5.).

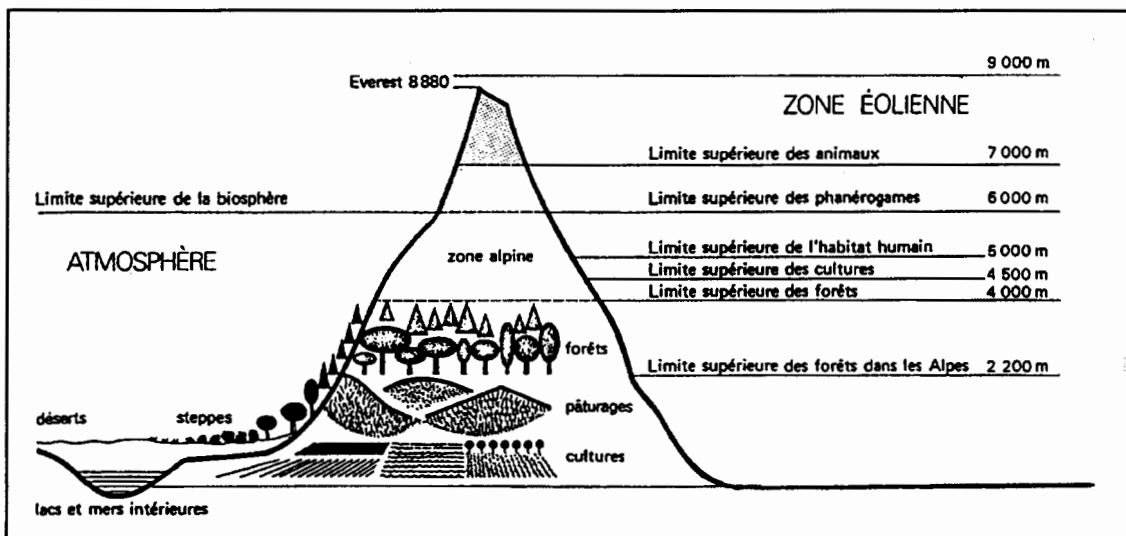


Figure 5.5.: Zonation verticale des écosystèmes montagnards (F. Ramade: *Ecologie fondamentale*, p. 41, Mc Graw-Hill, 1987)

La zonation verticale des écosystèmes montagnards peut être comparée à la distribution latitudinale des grands biomes (figure 5.6.).

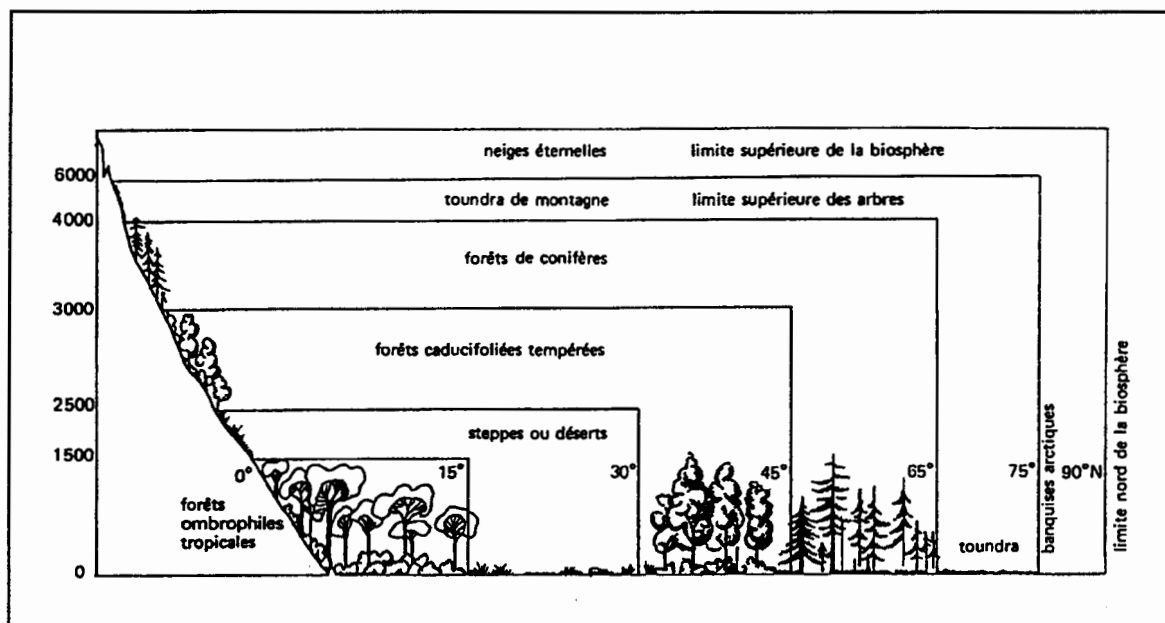
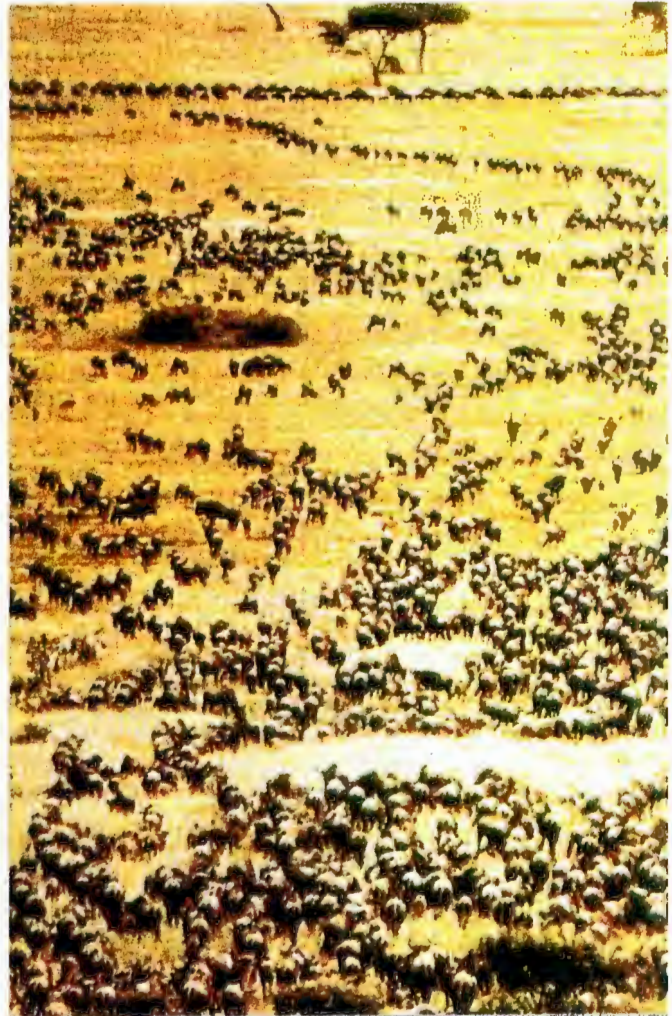


Figure 5.6.: Similitude de la zonation verticale des écosystèmes montagnards et de la distribution latitudinale des grands biomes (F. Ramade: *Ecologie fondamentale*, p. 42, Mc Graw-Hill, 1987)



*Photo 5.8.:  
Forêt tropicale (Amazonie)*



*Photo 5.9.:  
Savane (Serengeti national park, Tanzanie)*

*Photo 5.10.:  
Récif corallien  
(Rock-Island, Micronésie)*

### 5.3. Les biomes aquatiques

La zonation en latitude de l'hydrosphère n'est pas aussi nette que celle des biomes continentaux. Les propriétés physico-chimiques de l'eau font que les facteurs climatiques engendrent des variations moins importantes et beaucoup plus lentes des propriétés des milieux aquatiques que celles dont sont l'objet les milieux continentaux. A cela, il faut ajouter les phénomènes de mélange (convection, diffusion) des masses d'eau qui en assurent l'uniformisation.

Les eaux continentales présentent des zonations essentiellement dues aux différents régimes de précipitations et qui se traduisent par la période et l'importance des crues ou des assèchements.

Dans les océans on distingue deux zonations latitudinales spécifiques: les récifs coralliens (figure 5.7. et photo 5.10.) qui ne se développent que dans des eaux dont la température est supérieure en permanence à 20°C (eaux tropicales) et les eaux circumpolaires caractérisées par une importante biomasse d'espèces adaptées aux eaux froides.

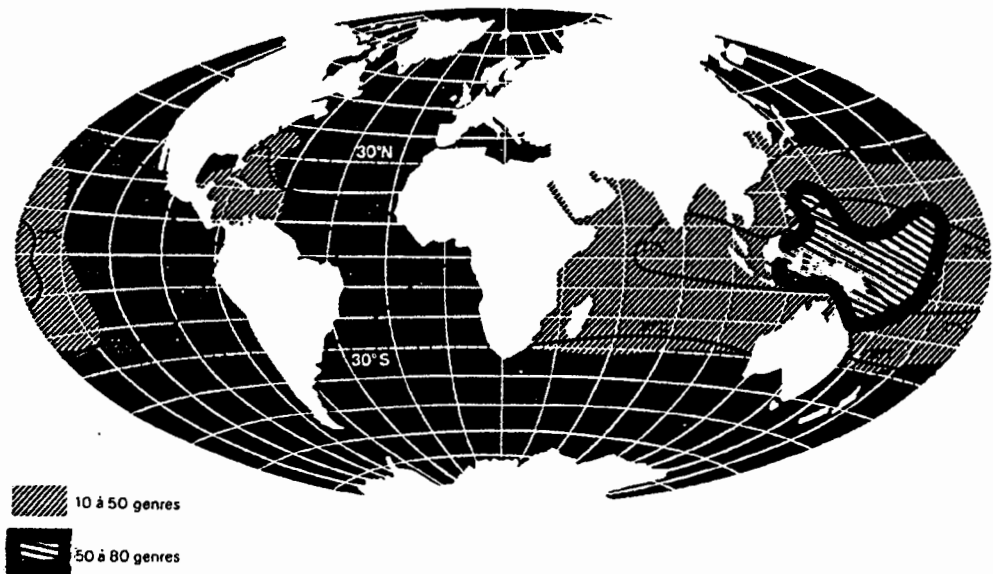


Figure 5.7.: Répartition des récifs coralliens (Newell, *Scientific American*, p.60, 1972)

La zonation verticale des eaux est plus nette. Les 100 premiers mètres de profondeur (approximativement) constituent la zone euphotique où la lumière pénètre et où se produit donc la photosynthèse. C'est le domaine des organismes autotrophes. Au delà, s'étend la zone dysphotique où règne une obscurité permanente. C'est principalement le domaine des hétérotrophes invertébrés qui se nourrissent de la matière organique morte qui tombe de la zone euphotique.

### 5.4. Exploitation et anthropisation des écosystèmes

Depuis une centaine d'années, les grands biomes les plus riches sont soumis à un processus d'exploitation et d'anthropisation rapide qui met en péril leur existence, leur rôle dans les équilibres de la biosphère et l'utilisation future de leur richesses naturelles.

La demande croissante en surfaces cultivables due à l'augmentation rapide de la population des pays pauvres, les besoins en bois pour le chauffage dans les pays en développement ou pour des fins constructives et industrielle (principalement la papeterie), dans les pays riches, et la création de voies de communication ainsi que l'extension du tourisme mettent en péril l'existence des biomes forestiers. Il en est de même de la pollution atmosphérique dans les forêts tempérées et des incendies qui détruisent la forêt xérophile méditerranéenne, les savanes et la forêt tropicale.

L'utilisation agricole et pastorale des sols pauvres de la forêt ombrophile tropicale et leur latérisation ultérieure, d'une part, et la surexploitation intensive de sols de savane ou des sols riches à des fins agricoles et pastorales qui entraîne leur appauvrissement et en facilite l'érosion, d'autre part, sont les principales causes de l'augmentation rapide des déserts et semi-déserts.

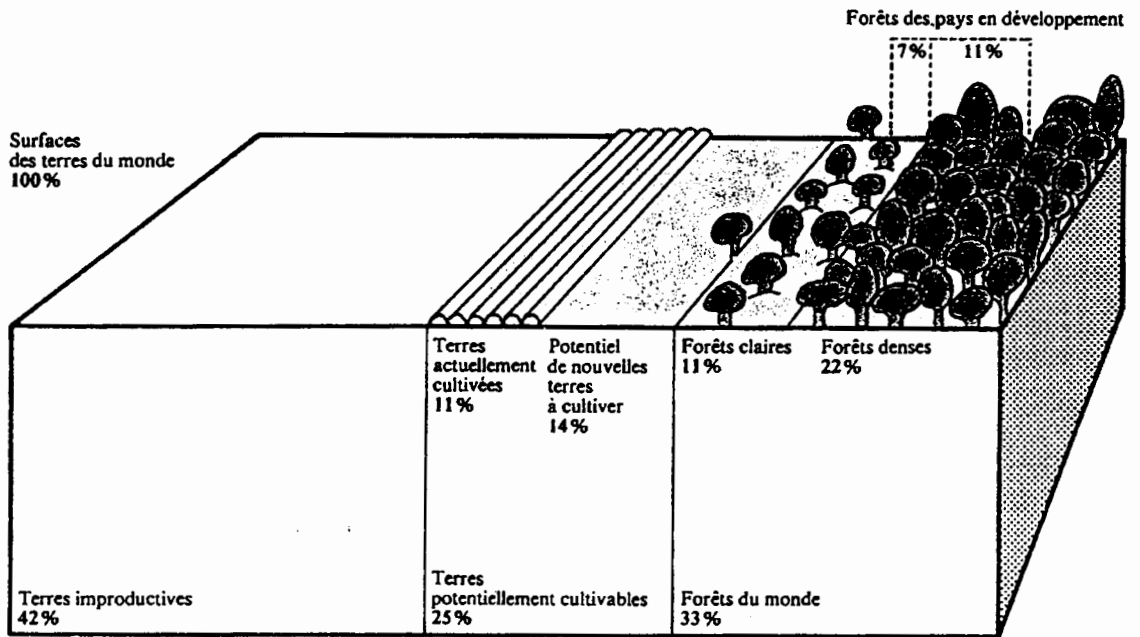
La chasse à des fins touristiques ou commerciales, la surpêche et la disparition des habitats sauvages, en particulier par la pression touristique dans les zones côtières et montagnardes, mettent en péril la richesse floristique et faunistique de plusieurs écosystèmes.

Cependant on constate que ces phénomènes ne sont pas une fatalité mais bien plutôt la conséquence d'une gestion inadéquate de notre biosphère.

Ainsi les terres agricoles ne manquent pas, les terres potentiellement cultivables non exploitées sont mêmes plus importantes que les terres en culture (figure 5.8.). Il s'en suit que, par exemple, l'exploitation culturelle ou pastorale de la forêt tropicale n'a d'autre justification que l'ignorance ou des considérations mercantiles, sociologiques ou politiques à très court terme.



## La biosphère



*Figure 5.8.: Proportions approximatives des terres agricoles et forestières dans le monde (Coopération suisse au développement, DDA: Des arbres et des hommes, p.3)*

Arrêter l'appauvrissement écologique de la biosphère nécessite une volonté politique; ainsi une approche différente des relations commerciales nord-sud ou la nécessité, dans les pays en développement, de ne plus utiliser les richesses écologiques comme des soupapes de sécurité à leurs problèmes sociaux et politiques enfin le retour à une agriculture moins intensive.

Mais c'est aussi, dans la pratique et au niveau régional, une des responsabilités de l'ingénieur. Elle se traduit par la prise en compte plus importante des facteurs écologiques en agronomie et dans les aménagements ruraux et urbains ainsi que par la connaissance et la maîtrise des sources ponctuelles et diffuses de polluants chimiques.

## 6. LES CYCLES BIO-GEOCHIMIQUES

---

### 6.1. Les éléments biogènes

Parmi la centaine d'éléments qui constitue le tableau de Mendeleïeff, une trentaine environ participent à l'élaboration de la **biomasse** des êtres vivants. Il s'agit surtout d'éléments de poids moléculaire léger ou moyen. De fait, l'essentiel du poids des organismes est dû à la présence des ions H, O, C et N (ne serait-ce que par la présence de l'eau qui constitue 60% de la biomasse de l'homme et jusqu'à 95% de celle de certaines plantes ou animaux mous).

Avec Lebreton, nous pouvons schématiser comme suit la composition chimique du vivant:

- l'essentiel de la biomasse est le fait de quelques éléments très légers: H, O, C, N.
- le reste est dû à quelques dizaines d'éléments moyens: Si, Ca, Fe, P, K, Co,...  
leur présence est indispensable à la vie même si elle ne met en jeu que de très faibles doses (notions d'oligo-éléments, vitamines, magnésium de la chlorophylle, fer de l'hémoglobine ...)
- les éléments lourds, quant à eux, sont le plus souvent néfastes à la vie, au moins sous certaines formes combinées, comme on le constate dans le cas de pollution par le plomb, le mercure, l'uranium ...

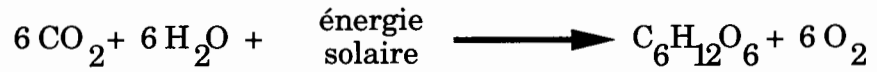
### 6.2. Les catégories trophiques

Les êtres vivants se classent fondamentalement en trois ensembles distincts, selon leur place dans le cycle de la vie:

- les autotrophes (ou **producteurs**)
- les hétérotrophes qui sont soit:
  - a) **consommateur**
  - b) **décomposeurs**

## Dynamique des populations

L'incorporation des éléments à la matière vivante, c'est-à-dire l'entrée dans la biocénose, se fait par les organismes **autotrophes**, seuls capables de synthétiser la matière organique. Ce sont essentiellement les plantes vertes qui captent, grâce à la chlorophylle, l'énergie solaire qui permettra la synthèse organique:



Ces organismes autotrophes sont appelés **producteurs** puisqu'ils élaborent toute la matière organique de l'écosystème, à partir de laquelle les autres catégories trophiques vont pouvoir se développer (tout au moins actuellement; les choses ont pu se présenter différemment aux tous premiers temps de l'apparition de la vie).

Les **hétérotrophes** sont les êtres vivants qui se nourrissent de matière organique (précédemment synthétisée par les autotrophes). Notons qu'ils y trouvent les constituants chimiques et l'énergie qui leur sont nécessaire<sup>1</sup>. Ce caractère modèle donc profondément leur organisme et de ce fait très peu d'espèces pourront être à la fois autotrophe et hétérotrophe.

On distingue deux catégories d'hétérotrophes:

- **les consommateurs:** à partir de la matière organique prélevée, ils établissent, par assimilation, une biomasse relativement importante et durable. Ce sont surtout des animaux, les consommateurs de premier ordre étant les végétariens, suivis d'une chaîne plus ou moins longue de carnivores (consommateurs de 2<sup>e</sup> ordre), super-carnivores (3<sup>e</sup> ordre), etc.
- **les décomposeurs:** ils "dégradent", c'est-à-dire minéralisent la matière organique dont ils se nourrissent. Ce sont surtout des bactéries et champignons se nourrissant de déchets et parties mortes laissés par les producteurs et consommateurs. Ils bouclent donc le cycle de la matière, puisque la minéralisation permet le retour des éléments aux plantes autotrophes.

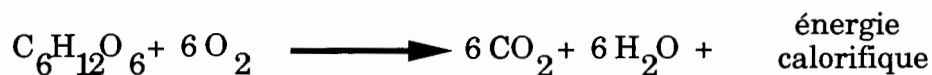
---

<sup>1</sup> alors que les plantes vertes doivent capturer séparément, dans le milieu, la matière et l'énergie, d'où une relative complexité des organes d'entrée: surfaces foliaires vertes, stomates, racines ...

## VI. Les cycles bio-géochimiques

Remarquons que la distinction entre consommateurs et décomposeurs est loin d'être totale puisque les premiers participent, par leur respiration, au recyclage de la matière (ils consomment, par exemple, 100 g. de nourriture pour produire 10 g. de leur biomasse et dégradent les 90 g. restant).

Cette minéralisation de la matière organique est la réaction inverse de la photosynthèse:



Au bout du compte, si le cycle est équilibré, cas général en milieu non perturbé par l'homme, la matière organique élaborée en un temps donné est décomposée et ses éléments retournent aux producteurs dans leur totalité, selon les voies rapides (décomposeurs) ou plus lentes (consommateurs).

### 6.3. Cycles

On appelle cycle bio-géochimique la rotation de chaque élément dans l'écosystème, passant par le biotope, inorganique, et les différents constituants de la biocénose (voir figure 6.1.).

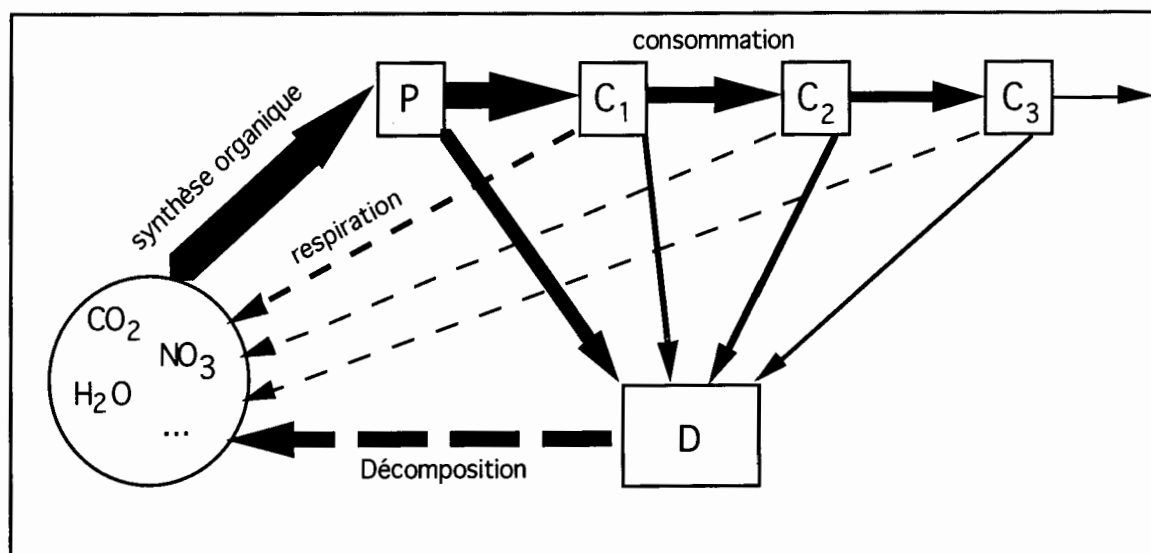


Figure 6.1.: Cycle bio-géochimique

Il est intéressant de considérer les cycles des divers éléments qui vont constituer la matière vivante (voir, à titre d'exemple, ceux de N, C, P).

## Dynamique des populations

On constate que, pour chaque cycle élémentaire, il existe un réservoir où les autotrophes puisent pour la synthèse organique et où les hétérotrophes restituent après respiration et décomposition. Tout le problème de l'équilibre des cycles est là:

- si la biocénose puise puis restitue au réservoir les mêmes quantités d'un élément donné, le cycle est équilibré, donc durable,
  - si la biocénose puise plus qu'elle ne rejette il y a:
    - 1) risque d'**épuisement** du réservoir (risque qui est par exemple réel dans le cas du phosphore, dont la réserve est peu abondante: roches d'origine biologique, dispersées en gisement ponctuels),
    - 2) risque de **pollution** là où la biocénose rejettera, de toute façon, la matière qu'elle a puisée puis utilisée pour sa production (dans le cas du phosphore: phosphates rejetés en excès dans les eaux et eutrophisation).
-

## 7. LE FLUX D'ENERGIE

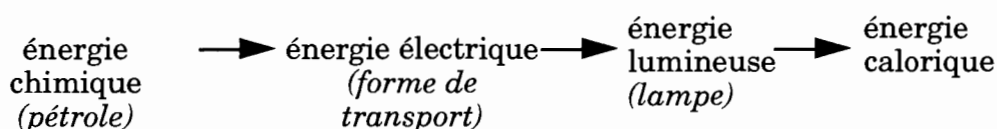
---

### 7.1. Généralités

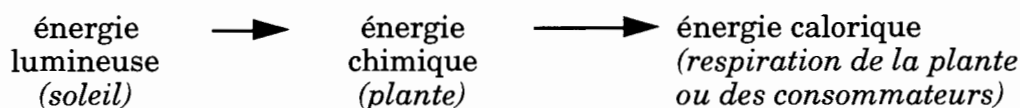
Les deux premières lois de la thermodynamique nous apprennent que:

- L'énergie d'un système reste constante: elle se conserve tout en se transformant. Exemple:

1) dans un système fabriqué par l'homme:



2) dans un écosystème naturel:



- Les transformations de l'énergie ont une direction: lors de chacune d'elles, une partie importante de l'énergie se transforme obligatoirement en chaleur. Quand le système fonctionne (quand il vit), l'énergie de départ se trouve donc rapidement transformée en chaleur qui se dissipe. On dit que l'énergie se dégrade car la forme calorifique est la plus désorganisée de toute et donc la moins utilisable par les êtres vivants, et les machines. L'**entropie** du système désigne la part de l'énergie calorifique par rapport aux autres formes; elle augmente quand le système évolue. En tant qu'expression du degré d'inorganisation, cette notion d'entropie connaît un grand succès dans d'autres disciplines que la physique, et on l'emploie, avec une rigueur discutable, pour désigner en général le taux de désordre, voire de pagaille, d'un système. En écologie, elle est notamment à la base d'un indice de diversité très employé (cf. chapitre 8).

Les lois de la thermodynamique, établies au départ par des physiciens, s'appliquent bien entendu aussi lors du fonctionnement des systèmes biologiques.

## Dynamique des populations

Au niveau de l'individu, la vie des cellules et des organes ne peut se maintenir qu'au prix d'un apport constant d'énergie neuve: conséquence directe du deuxième principe. Le fonctionnement de l'organisme s'accompagne de la transformation en chaleur du combustible énergétique, la vie est négentropique. Le maintien de la vie de l'individu suppose donc son alimentation par un **flux** d'énergie: lumineuse pour les autotrophes, chimique pour les hétérotrophes. Le débit de ce flux est le métabolisme de l'individu<sup>2</sup>. Si ce flux est équilibré, cas normal d'un individu en bonne santé et au repos physiologique, le métabolisme pourra se mesurer soit par l'entrée d'énergie alimentaire, déduction faites de Joules contenus dans les excréta, soit par la chaleur dégagée.

Le métabolisme individuel est un paramètre important de toute espèce vivante. Il peut varier avec:

- le degré d'activité musculaire,
- l'état physiologique (gestation, allaitement, ...),
- le stade de croissance,
- certains facteurs externes (température, ...).

Par ailleurs, le métabolisme varie beaucoup avec la taille des organismes: on constate qu'il est sensiblement proportionnel à la surface corporelle, et non pas au volume ni au poids. Pour exprimer concrètement l'impact énergétique des espèces sur le milieu, on utilisera donc les paramètres qui varient comme la surface corporelle, proportionnellement au métabolisme (Lamotte et Bourlière) telle que la biomasse consommante (BC).

$$BC = BB^{0.7}$$

Ce paramètre qui est approximativement égal à la puissance 0.7 de la biomasse brut (BB) permet de comparer directement l'impact énergétique sur le milieu d'espèces de tailles différentes.

---

<sup>2</sup> plus exactement, la composante énergétique de son métabolisme.

## 7.2. Le flux d'énergie dans l'écosystème

Comme celle de l'individu, la vie de l'écosystème n'est possible qu'au prix d'un apport énergétique constant: l'énergie fournie par le soleil est capturée puis transformée par les plantes, puis transmise aux différents niveaux de consommateurs et de décomposeurs; à chaque étape elle est usée et respirée sous forme de chaleur. L'écosystème dégage donc un flux calorifique qui, en conditions normales, à le même débit que le flux lumineux d'entrée (figure 7.1.).

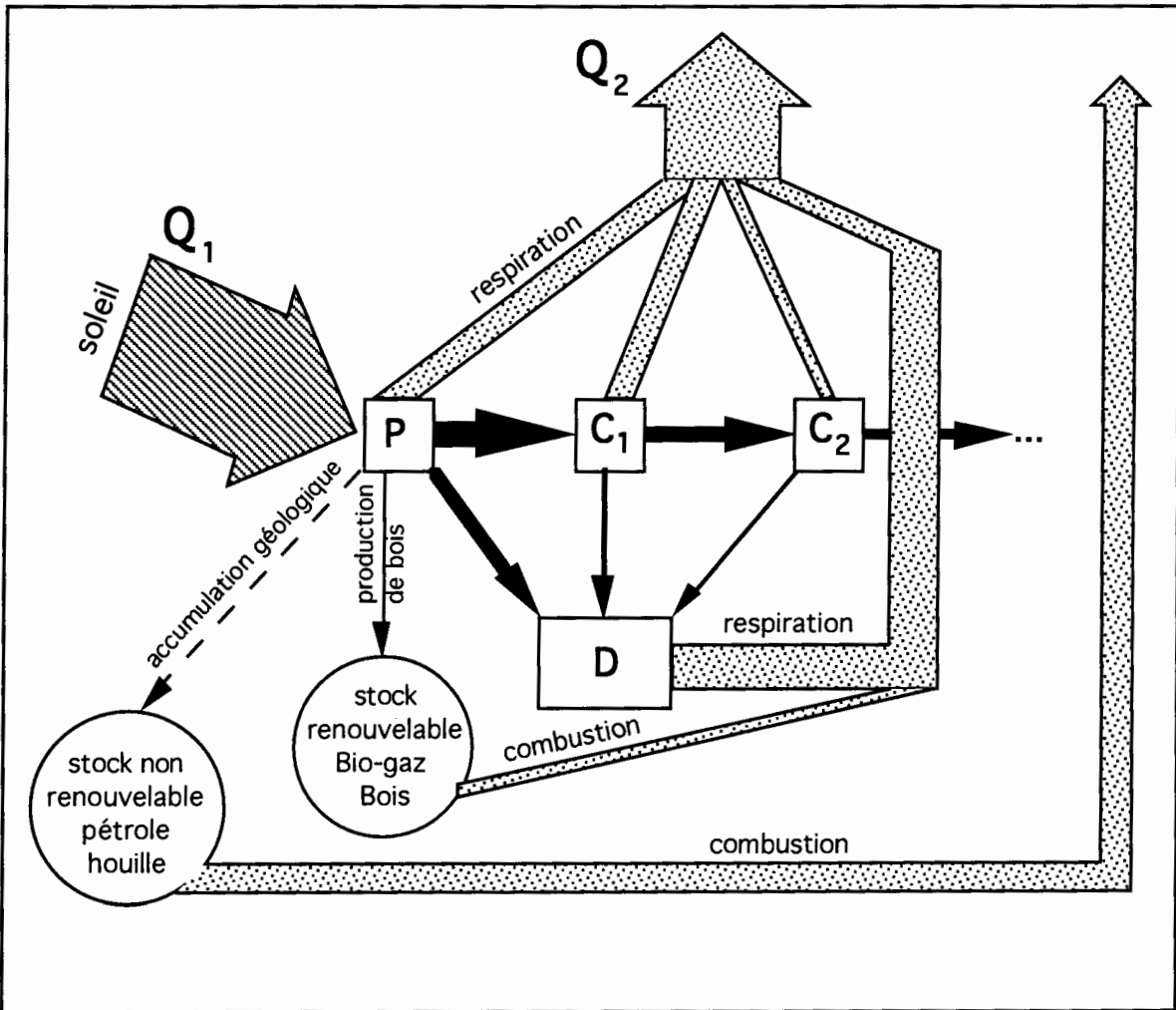


Figure 7.1.: Flux d'énergie dans l'écosystème

La chaleur émise par l'écosystème se dégage dans l'atmosphère dont elle contribue à élever la température favorisant par là la vie des organismes. Toutefois, cette énergie n'est en aucun cas reprise par les êtres vivants: complètement désorganisée, dégradée elle ne contient plus de composante disponible. Son entropie est maximale et son **enthalpie** est nulle.



## Dynamique des populations

L'énergie calorifique est au bout du compte rayonnée dans l'espace, autour de la biosphère, selon un flux qui donne la mesure du métabolisme de l'écosystème terrestre. Des modifications de l'atmosphère sont susceptibles de changer la vitesse d'évacuation de cette chaleur et donc de modifier la température générale: c'est ainsi que l'augmentation lente mais continue du taux de CO<sub>2</sub> atmosphérique, due à la combustion des roches carbonées fossiles, risque d'élever la température générale de l'atmosphère dangereusement pour l'homme.

### 7.3. Production, rendements

On appelle **production nette**, ou simplement production, l'énergie ajoutée en une unité de temps donnée à un niveau trophique, sous forme de biomasse nouvelle (croissance + reproduction).

On parle de production primaire, pour désigner celle des producteurs, de production secondaire, pour les consommateur de 1e ordre, tertiaire, consommateur de 2e ordre, ...

Seule une faible fraction du flux d'énergie est en fait transférée d'un niveau trophique au suivant, car les pertes sont nombreuses: consommation incomplète, assimilation imparfaite, respiration c'est-à-dire l'énergie utilisée par l'organisme pour sa propre maintenance (figure 7.2.).

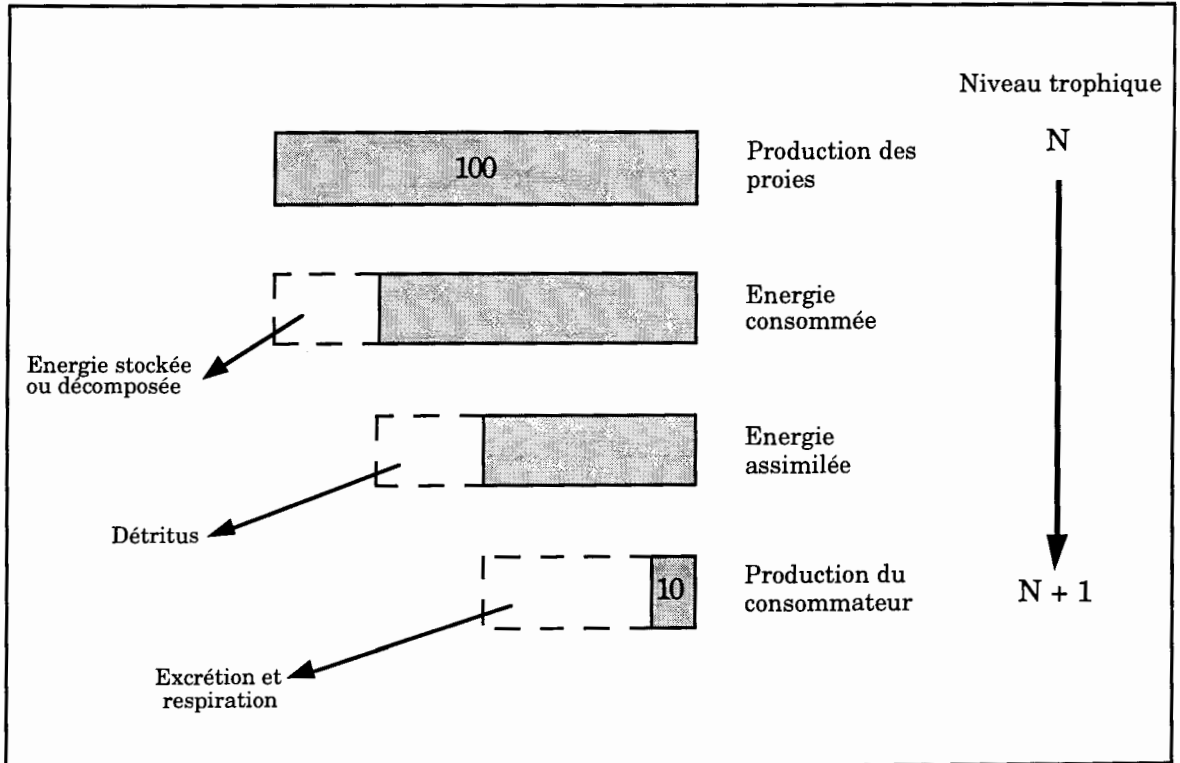


Figure 7.2.: Transfert d'énergie dans les niveaux trophiques

## VII. Le flux d'énergie

On peut donc calculer divers types de rendements d'un niveau trophique, considéré comme transformateur d'énergie. Le plus important d'entre eux est l'**efficacité écologique**, définie comme le rapport de l'énergie produite, sous forme de biomasse, au niveau trophique  $n+1$  à l'énergie produite au niveau  $n$ .

$$E_{\text{écol}} = \frac{E_{\text{biom}}^n}{E_{\text{biom}}^{n-1}}$$

Avec:  $E_{\text{écol}}$  = Efficacité écologique  
 $E_{\text{biom}}^n$  = Valeur énergétique de la biomasse produite par un niveau trophique  
 $E_{\text{biom}}^{n-1}$  = Valeur énergétique de la biomasse produite par un niveau trophique inférieur

Les valeurs observées pour les différents niveaux de consommateurs varient selon les conditions du milieu, mais le plus souvent avoisinent la valeur de 10% (5 à 15%).

La notion d'efficacité écologique peut s'étendre au premier niveau, celui des plantes vertes, qui "consomment" de l'énergie lumineuse: le rapport entre l'énergie solaire totale et le contenu en Joules de la production végétale nette se situe le plus souvent entre 1 et 2% en milieu fertile. Cette faible efficacité du premier niveau des chaînes alimentaires contraste avec les rendements photosynthétiques plus élevés obtenus en laboratoire: ces valeurs ne tiennent pas compte de l'énergie dépensée au laboratoire pour maîtriser toutes les conditions de l'expérience et ne sont pas extrapolables directement sur le terrain. De fait, les plantes ont des dépenses de maintenance plus faibles que les consommateurs, donc un bon rendement entre l'énergie assimilée et la production. Les pertes se situent par contre au niveau de la capture de l'énergie solaire, qui se fait avec un mauvais rendement car elle implique la transformation d'énergie lumineuse en énergie chimique, transformation dont les échelons supérieurs seront dispensés.

## 7.4. Energie stockée

Il n'existe pratiquement qu'une forme de stockage de l'énergie: la forme chimique. Tous les êtres vivants fabriquent puis utilisent à un moment ou l'autre de leur cycle, de tel stocks d'énergie.

Exemples:

- les animaux accumulent des stocks de graisse avant les périodes de manque de nourriture (marmottes, ...) ou avant de fortes dépenses énergétiques (oiseaux migrateurs; une adaptation physiologique essentielle des oiseaux migrateurs est leur faculté d'accumuler, avant leur départ, une réserve de graisse qui sera le carburant du voyage. Ainsi un petit passereau européen stocke puis use 10 à 20 g. de graisse pour traverser le Sahara).
- chez les végétaux, la graine contient le stock énergétique qui va permettre à la plantule de construire ses premiers organes et de vivre jusqu'à l'apparition des feuilles.

Dans certains cas, les stocks peuvent être plus important lorsqu'ils s'accumulent d'année en année tout au long de la croissance d'un individu: c'est le cas pour les arbres qui peuvent accumuler du bois dans leur tronc et leurs branches pendant plus d'un siècle.

L'énergie ainsi stockée par une forêt représente l'accumulation des parties non décomposées des productions annuelles successives et peut atteindre des valeurs importantes, jusqu'à plusieurs dizaines de fois la production annuelle maximale.

## VII. Le flux d'énergie

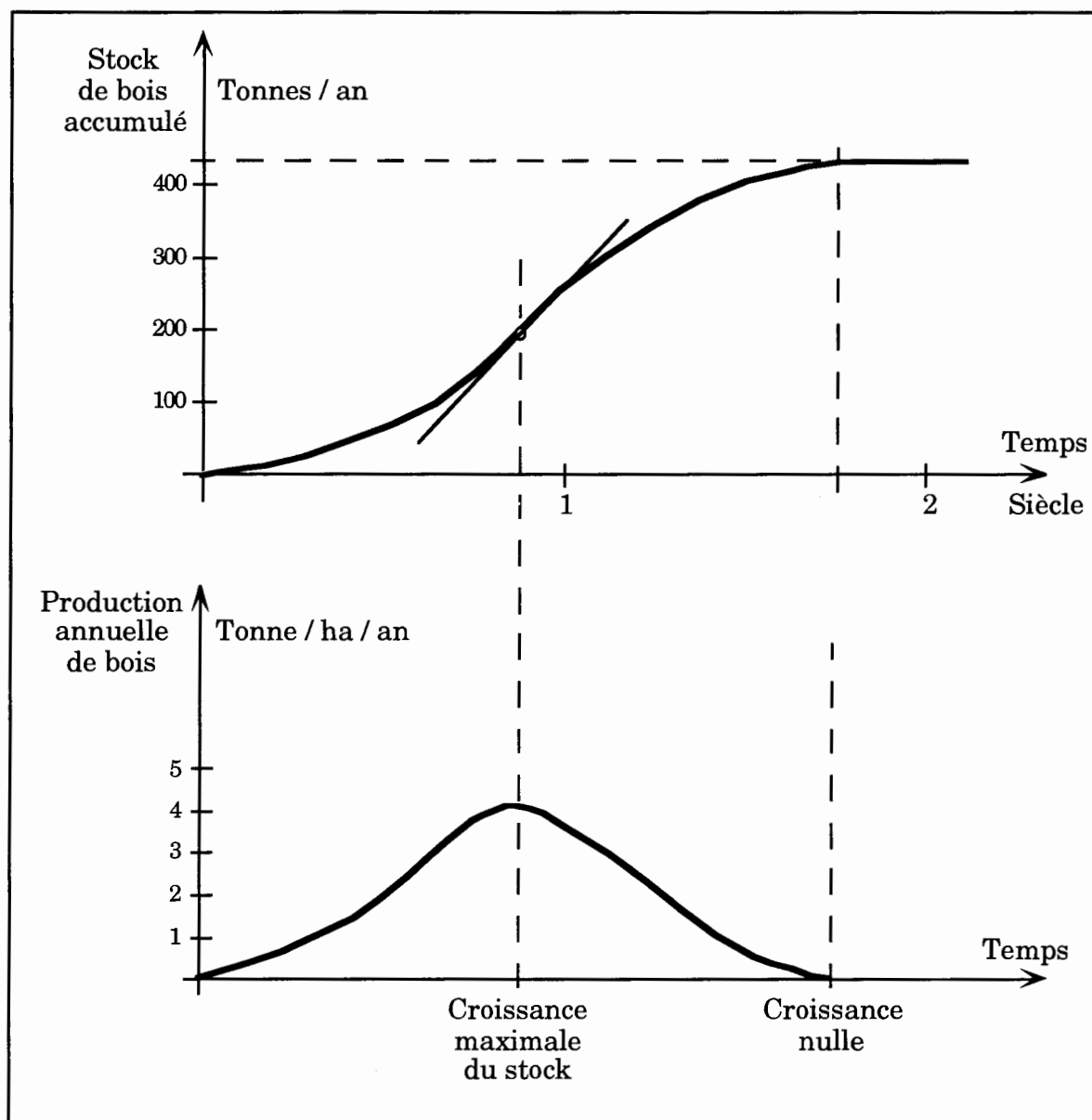


Figure 7.3.: Stockage et production d'énergie dans un écosystème forestier

Il peut arriver que se constituent des stocks de matière organique morte mais non décomposée. De tel dépôts se sont constitués localement au cours des temps géologiques et forment les réserves actuelles d'énergie non renouvelable. Des stocks analogues se forment encore de nos jours ponctuellement, dans les régions de tourbières. La rareté de ces stocks tient au fait qu'ils exigent des conditions climatiques et édaphiques très particulières capables de bloquer l'action des décomposeurs: acidité, froid, absence d'oxygène. Ces conditions ne sont que rarement réunies dans la nature; dans le cas général, les déchets organiques sont rapidement décomposés par les champignons et bactéries et leur énergie dissipée sous forme de chaleur.

## 7.5. Exportations, importations

L'écosystème est donc un système ouvert, dont la vie s'alimente d'un flux d'énergie neuve provenant du soleil. Il peut toutefois entretenir des échanges d'énergie importants avec d'autres écosystèmes par exemple en important ou exportant de la matière organique.

Certains écosystèmes totalement privés de lumière peuvent même fonctionner en permanence, et développer des communautés d'êtres vivants spécialisés, par importation de matière organique (déchets, cadavres, êtres vivants): c'est le cas des fonds abyssaux ou des grottes.

L'homme peut jouer un rôle important à cet égard, en accentuant, par exemple, l'apport organique (eutrophisation des lacs) ou même en entretenant artificiellement des écosystèmes dont la production dépend essentiellement des importations d'énergie avec tous les risques que cela comporte: l'agriculture moderne est dans cette situation malgré les mauvais rendements énergétiques de tels systèmes.

---

## 8. POPULATION ET PEUPLEMENT

---

La population est, au sein de l'espèce, une communauté génétique: celle des individus qui, vivant au même endroit, se reproduisent entre eux et échange de l'information génétique, notion de génome collectif. Ses limites peuvent correspondre à des discontinuités effectives, cas des populations isolées naturellement dans les îles ou les montagnes, ou bien être tracées arbitrairement au sein d'une population plus vaste.

La population est une unité essentielle en biologie et dans l'étude des écosystèmes. D'un point de vue statique, elle présente, à un instant donné, une série de **caractères mesurables**: son évolution dans le temps, dynamique, sera envisagée au chapitre 10.

### 8.1. Les caractères d'une population

#### 8.1.1. L'abondance

C'est le nombre des individus. Sa meilleure expression est la **densité** = nombre d'individus par unité de surface du milieu.

Exemple: Dans une forêt tempérée, on trouve des densités d'animaux dont les ordres de grandeurs sont:

40'000	collemboles	/m <sup>2</sup>
1'000	petits rongeurs	/ha
1	rouge-gorge	/ha
1	chevreuil	/10 ha
1	pic-vert	/100 ha
1	autour	/1000 ha

Il peut être intéressant de compléter cette expression de l'abondance par une estimation de la biomasse / unité de surface, ou de la biomasse consommante, notamment pour prendre en compte les variations de taille.

Dans certains cas enfin, l'individu n'est pas une réalité effective, ou bien il présente une très grande variabilité: plantes herbacées se propageant par stolons, éponges ou célentérés coloniaux en mer. La densité de telles populations n'a pas de raison d'être et sera remplacée par des estimations de biomasses.

### 8.1.2. Distribution dans l'espace

La distribution spatiale des individus d'une population dépend de l'espèce, du milieu, de la saison ou encore d'autres facteurs. En fonction du **degré d'agrégation** entre individus, on distingue classiquement trois modes de distribution:

- distribution régulière ou uniforme:  $s^2 < m$
- distribution au hasard:  $s^2 = m$
- distribution contagieuse ou agrégative:  $s^2 > m$

*Les signes d'inégalité devant être compris comme "significativement plus grand que..."*

Avec  $s^2$ : variance de la distribution,  
m: moyenne.

En fait, il n'y a pas trois distributions mais un gradient allant de la régularité parfaite ( $s^2 = 0$ ), à des répartitions de plus en plus agrégatives en passant par un point particulier qui représente la distribution au hasard.

En milieu homogène, **la distribution contagieuse** résulte le plus souvent d'inter-attractions entre individus, chez les animaux mobiles. Chez les plantes ou les animaux fixés, elle provient de la dissémination qui a pu distribuer les diaspores par agrégats. Sur le terrain qui n'est jamais parfaitement homogène, une troisième cause intervient souvent: l'attraction commune des individus par un élément particulier de l'habitat (animaux se rassemblant à un point d'eau, plaques de sol plus humide ou plus sec convenant à certaines espèces végétales, ...).

**Les distributions régulières**, au contraire, traduisent des comportements d'évitement chez les animaux et, plus généralement, résultent de la compétition intra-spécifique.

**La distribution au hasard**, quand à elle, est exceptionnellement rencontrée dans la nature: elle supposerait que les individus de la même population soient indifférents les uns aux autres (ni attraction, ni compétition), ce qui n'est jamais le cas, au sein d'une même espèce. On peut toutefois rencontrer la distribution au hasard pour des formes de vie inactive (oeufs, graines) ou bien pour des formes actives quand la densité de la population est très faible par rapport à l'espace disponible (lors des premiers stades de la colonisation d'un milieu neuf, par exemple).

## VIII. Population et peuplement

### 8.1.3. Distribution selon l'âge

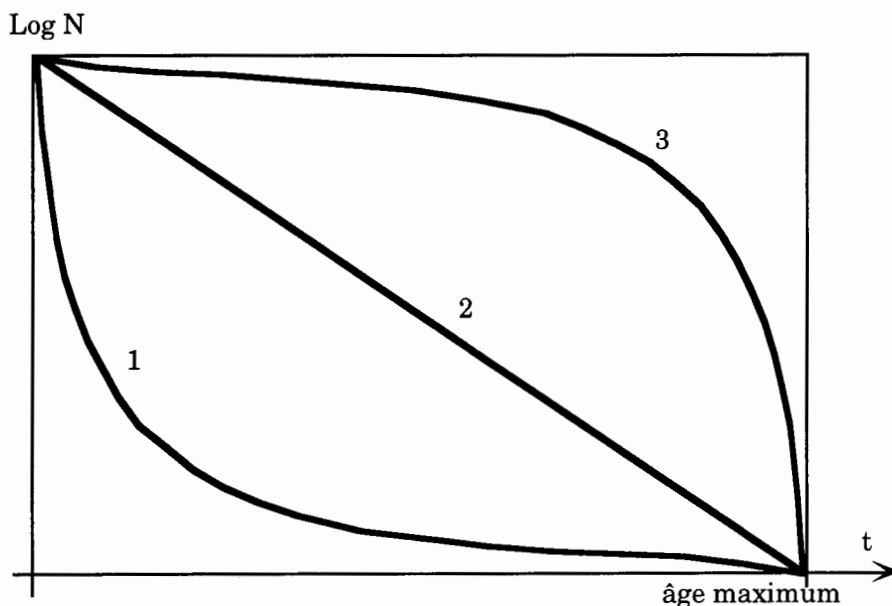
#### 8.1.3.1. Les courbes de survie

Le type de mortalité naturelle d'une population est représentée par sa courbe de survie (figure 8.1.).

Elles s'établissent en traçant:

- $N$ , le nombre relatif de survivant par rapport au nombre d'individus ayant vu le jour ou son logarithme décimal (en ordonnée).
- le temps (en abscisse).

Il existe trois types de courbes de survie:



*Figure 8.1.: Courbes de survie*

La **courbe 1** est caractéristique des espèces à forte mortalité juvénile. C'est le cas de nombreux invertébrés aquatiques (huîtres...), poissons et de beaucoup d'espèces végétales.

Ainsi, chez les arbres des forêts tempérées et tropicales, la plupart des graines ne germent pas et la majorité des plantes produites meurent au cours de la première année de vie alors que la longévité potentielle (séquoia) peut dépasser 1000 ans.

La **courbe 2** est représentative des espèces à mortalité indépendante de l'âge (ex: hydre d'eau douce). Elle présente un taux de mortalité constant tout au long de la vie.

La **courbe 3** est représentative des espèces à mortalité par vieillissement de l'organisme (ex: grands vertébrés, homme).



8.1.3.2. La pyramide des âges

Elles permettent d'obtenir une représentation intéressante de la structure en classe d'âge d'une population. Elles se présentent sous la forme de superposition de rectangles de largeur constante et de longueur proportionnelle à l'effectif de la classe d'âge. Les mâles et les femelles sont séparés en groupes distincts de part et d'autre d'une médiane (figure 8.2.).

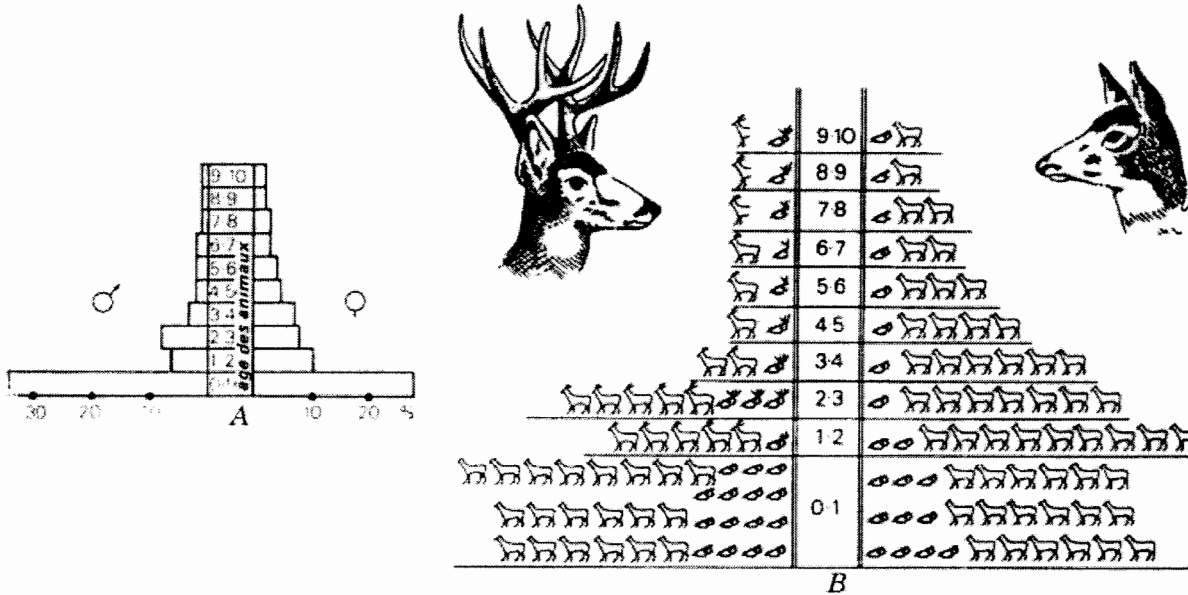


Figure 8.2.: Pyramide des âges du cerf mulet (*Odocoileus hemionus*)  
 A: Figuration classique  
 B: Figuration plus complète avec la proportion des morts de chaque classe d'âge symbolisée par une silhouette de crâne.

L'allure générale de la pyramide des âges nous renseigne sur la répartition des différentes classes d'âge au sein d'une population pouvant traduire le "stade d'évolution de celle-ci (cf. figure 8.3.).

On distingue trois groupes de pyramides des âges:

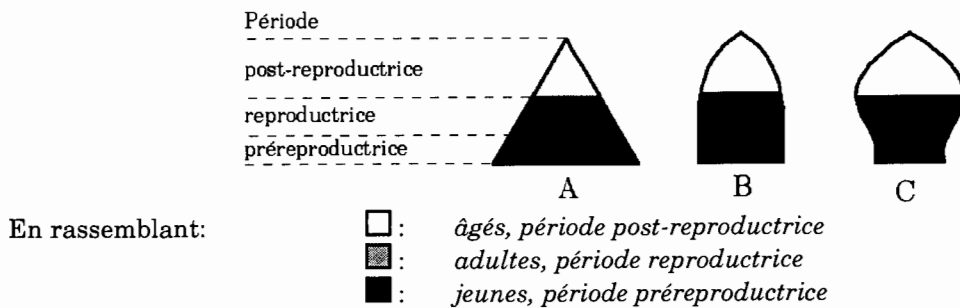


Figure 8.3.: Structure d'âge de divers type de population  
 A: en expansion  
 B: stable  
 C: déclinante.

## VIII. Population et peuplement

### 8.1.4. La structure

C'est la distribution numérique des différentes **catégories** d'individus de la population:

- sexe: leur rapport numérique est le sexe-ratio,
- âges: on parle d'âge ratio, mais la représentation usuelle est la pyramide des âges. Chez certaines espèces, on peut étudier le rapport entre les stades de croissance (oeufs, larves, nymphes et adultes chez les insectes),
- Castes sociales: chez les animaux sociaux: termites, mammifères comme les babouins, ...
- génotypes: par exemple, pourcentage de formes sombres et claires dans une population de **Biston** (phalène du bouleau).

### 8.2. La mesure de l'abondance

L'estimation du nombre d'individus est une étape essentielle de l'étude d'une population. En raison de sa difficulté et de l'infinie diversité des situations, tout un secteur des recherches écologiques est consacré à ce problème méthodologique.

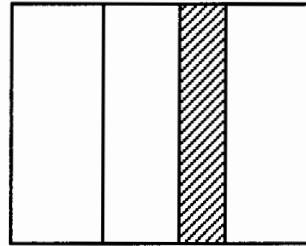
L'échantillonnage est une phase importante surtout en ce qui concerne les populations d'individus mobiles. Lorsqu'il s'agit d'approcher des populations sur une grande surface trois méthodes d'échantillonnage peuvent être utilisées.

### 8.2.1. Méthodes d'échantillonnage des effectifs des populations mobiles

- La méthode par **lignes** ou **bandes** (transects)

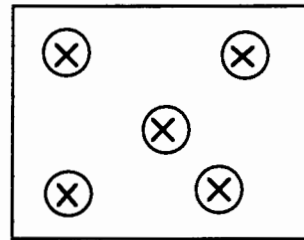
Le dénombrement s'effectue sur des surfaces homogènes.

- filet
- écoute des chants sur un parcours



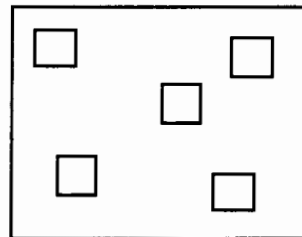
- La méthode par **plots**

Le dénombrement s'effectue sur des surfaces hétérogènes dont la taille dépend de la portée du moyen de recensement (ouïe, vue, etc.).



- La méthode par **quadrats**

Le dénombrement s'effectue sur des petites surfaces hétérogènes sur lesquelles on essaie d'obtenir un résultat le plus exhaustif possible.



Très schématiquement, on peut distinguer trois familles de méthodes de mesure de l'abondance.

### 8.2.2. Méthodes "absolues"

Ce sont celles qui mesurent directement les **densités**. Le terme "absolu" ne signifie pas une précision particulière mais indique que l'abondance sera estimée par référence à l'unité de surface du milieu.

Ces méthodes sont particulièrement indiquées pour recenser les plantes et animaux fixés (végétation, mollusques bivalves, coraux ou éponges fixées aux rochers marins, etc.). Elles peuvent s'adapter aussi au comptage à l'étude quantitative des animaux mobiles mais sédentaires ayant un comportement territorial: on mesure alors le nombre de territoires par unité de surface.

## VIII. Population et peuplement

Les techniques d'échantillonnage dépendent principalement de l'environnement de l'espèce étudiée.

- **Dans les formations herbacées:** prélèvement de la totalité des individus présents dans des "carrés échantillons" isolés par des parois étanches (biocénomètre) répartis sur un territoire d'étude.  
Une autre méthode: le filet fauchoir (moins fiable).
- **Les populations d'invertébrés arboricoles:** battage du feuillage et/ou des branches au dessus d'une nappe horizontale de surface normalisée.
- **Dans les milieux aquatiques (eaux libres):** prélèvement à l'aide de filets calibrés ou par pompage.
- **Dans les milieux aquatiques benthiques:** prélèvement à l'aide de dragues ou de bennes.

### 8.2.3. Méthodes absolues indirectes

Elles permettent d'estimer la densité d'organismes **mobiles** dont le repérage cartographique est impossible: poissons pélagiques, plancton, troupes d'animaux grégaires, ... On procède à des prélèvements d'individus dont sera déduit l'effectif total.

- **Méthode par piégeage**

Ces méthodes sont pratiquées pour des espèces animales **sédentaires** très diverses (petits mammifères, oiseaux, insectes...).

Soit "N" l'effectif total que l'on cherche à estimer. On suppose que tous les individus ont la même probabilité de capture "p".

Dans un premier temps "t<sub>1</sub>" on effectue un piégeage qui permet de capturer "C<sub>1</sub>" individus.

Dans un second temps "t<sub>2</sub>" (suffisamment proche de "t<sub>1</sub>" pour éviter des fluctuations naturelles telles que mortalité, natalité,...) on piège "C<sub>2</sub>" individus.

## Dynamique des populations

Puisque la probabilité de capture est constante on peut écrire:

$$\begin{aligned} C_1 &= p \cdot N && \text{et} && C_2 = p \cdot N' \\ \text{avec:} & N' = N - C_1 && && \\ \text{d'où:} & C_2 = p \cdot (N - C_1) && \Rightarrow && (N - C_1) \cdot \frac{C_1}{C_2} = N \\ & && \Rightarrow && N \cdot \frac{C_1}{C_2} - \frac{C_1^2}{C_2} = N \\ & && \Rightarrow && N \cdot \left( \frac{C_1}{C_2} - 1 \right) = \frac{C_1^2}{C_2} \\ & && \Rightarrow && N \cdot \left( \frac{C_1 - C_2}{C_2} \right) = \frac{C_1^2}{C_2} \end{aligned}$$

donc:

$$N = \frac{C_1^2}{C_1 - C_2}$$

- **Méthodes par bagage (dilution)**

Les organismes capturés sont marqués puis remis dans le milieu. Après dilution, une nouvelle séance de capture donne la proportion d'individus marqués qui permet d'évaluer l'effectif total.

Soit "N" l'effectif total que l'on désire estimer.

Dans un premier temps "t<sub>1</sub>" on capture et bague "T" individus que l'on relache.

Dans un second temps "t<sub>2</sub>" on capture "n" individus dont "t" déjà bagués de la première capture.

- Si  $t > 20$  on aura:

$$N = \frac{n \cdot T}{t}$$

- Si  $t < 20$  on aura:

$$N = \frac{T \cdot (n + 1)}{t + 1}$$

## VIII. Population et peuplement

### 8.2.4. Méthodes relatives

Elles estiment l'abondance par des nombres d'individus rapportés à une autre référence que la surface du milieu: les **indices d'abondances**.

Exemples:

- nombre d'insectes capturés par un piège coloré en 24 heures,
- nombre d'oiseaux repérés par un observateur le long d'un trajet d'un kilomètre,
- nombre de pièces tuées par un chasseur par séance de chasse,
- nombre de traces traversant une piste sableuse en une nuit.

Les méthodes relatives sont d'un emploi souvent beaucoup moins exigeant que les méthodes absolues: pour le même coût, en moyen et en temps, elles permettent de travailler sur des échantillons bien plus grands. Leurs résultats sont donc plus facilement **extrapolables** que ceux des méthodes absolues. Elles sont particulièrement bien adaptées aux **comparaisons d'abondance**, surtout au sein d'une même espèce (par exemple: entre milieux ou époques différentes). Les comparaisons inter-espèces sont moins précises, chaque espèce réagissant d'une manière particulière à la méthode de comptage; elles sont cependant possibles en compensant les différences, par exemple par des coefficients spécifiques.

Cette dernière remarque s'applique très généralement à toutes les méthodes; il est plus facile d'estimer les variations d'abondance au sein d'une espèce qu'entre espèces différentes.

### 8.2.5. Choix d'une méthode

Selon le but de l'entreprise et les moyens disponibles, on choisira des méthodes relevant de l'une ou l'autre des catégories. Quand cela est possible, il est bon de pouvoir combiner des méthodes absolues et relatives appliquées aux mêmes populations. D'une manière générale, c'est l'emploi combiné de méthodes différentes qui permet de détecter les **erreurs systématiques** et d'en atténuer les effets.

## 8.3. Biocénose et peuplements

### 8.3.1. Définitions

Lors de l'étude d'un écosystème, il faudrait pouvoir prendre en compte la biocénose entière. Ce n'est presque jamais possible, en raison du nombre élevé d'espèces et de la très grande complexité d'échantillonnage que cela entraîne, sauf dans le cas d'écosystèmes très petits. L'étude doit donc se limiter le plus souvent à des ensembles d'espèces, définis arbitrairement par des impératifs méthodologiques: les **peuplements**. La biocénose étant un ensemble de populations, le peuplement est, en son sein, le sous-ensemble de celles qui sont accessibles par l'emploi d'une méthode donnée.

Exemples:

- le peuplement des insectes pris par un piège lumineux,
- le peuplement des plantes relevées sur une parcelle échantillon,
- le peuplement des invertébrés marins pris par un chalut.

Le peuplement est donc un objet d'étude commode en écologie; il ne faut pas oublier qu'il ne représente qu'une partie arbitrairement définie de la biocénose.

### 8.3.2. Les caractères d'un peuplement

Trois caractères essentiels définissent un peuplement ou une biocénose:

- **l'abondance**: nombre total des individus présents,
- **la richesse spécifique** (ou richesse): nombre "S" des espèces représentées,
- **la structure**: répartition de l'abondance parmi les "S" espèces.

## VIII. Population et peuplement

### 8.3.3. Leur mesure

#### 8.3.3.1. Mesure de l'abondance d'un peuplement

L'abondance totale d'un peuplement peut s'obtenir en sommant celles des populations qui la constituent. On peut toutefois recourir à des estimations globales, sans distinction d'espèces, ce qui présente un gain de temps important. Plutôt que de compter les individus et pour tenir compte des différences de taille entre espèces, on procédera plus volontiers à des estimations indirectes de l'abondance totale:

- biomasse totale (de plantes ou d'animaux);
- recouvrement total de la végétation herbacée ou forestière,
- chlorophylle totale du phytoplancton,
- quantité de CO<sub>2</sub> émise par un peuplement de microbes,
- ...

#### 8.3.3.2. Mesure de la richesse S

Lors du déroulement de l'échantillonnage, la valeur de la richesse estimée progresse par addition progressive d'espèces "nouvelles". Cette progression est de plus en plus lente, au fur et à mesure que la connaissance du peuplement "sature" et sa décélération indique que l'on approche de la richesse réelle.

Le nombre total des espèces effectivement présentes reste finalement inconnu puisque des espèces très rares peuvent toujours échapper au recensement. Par contre, cette probabilité devient très faible quand l'échantillon est grand et l'examen du gain en espèces nouvelles et de la courbe cumulative apporte des informations fort utiles (figure 8.4.).

La principale difficulté de la mesure de "S" réside dans le choix de **l'unité de référence**: un nombre d'espèces n'a de signification que rapporté à un étalon rigoureusement défini. Etant donné que l'estimation de "S" ne progresse pas comme celle de l'abondance lors du déroulement de l'échantillonnage, les références ne seront pas forcément les mêmes. Deux types de références seront particulièrement utiles pour estimer la richesse.

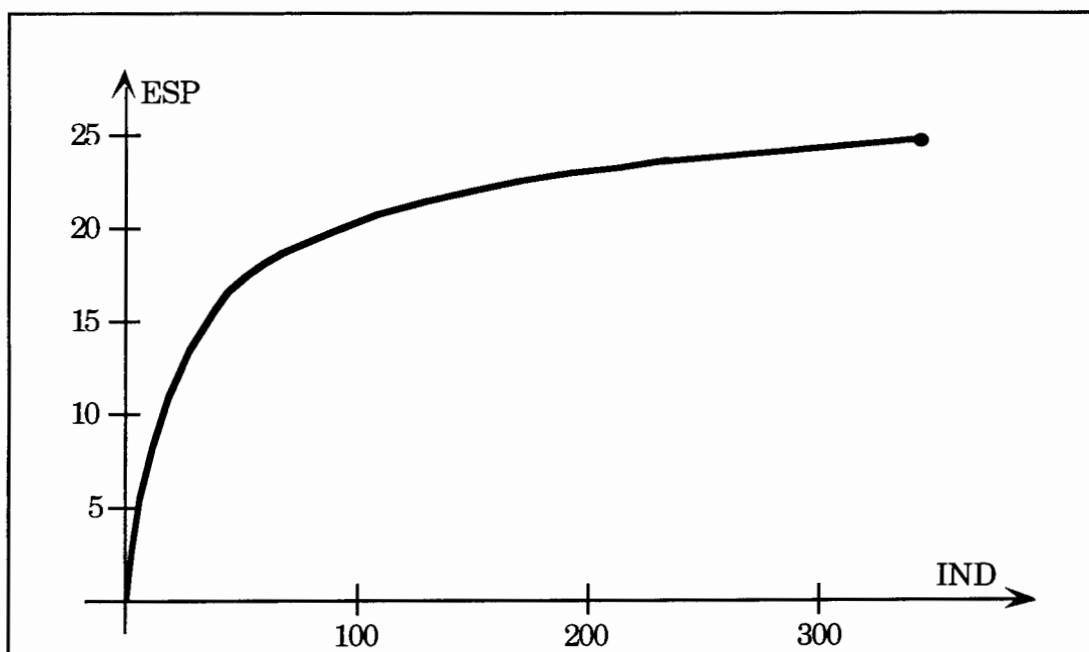


### *L'importance de l'échantillonnage*

Il est toujours utile de connaître la relation entre "S" et l'effort d'échantillonnage (exprimé par la surface prospectée dans le cas des méthodes absolues, ou bien par le nombre de séances de piégeage, d'heures de comptage, etc. dans le cas des méthodes relatives). Concrètement, cela donne au chercheur la moyen d'estimer la progression de sa connaissance de "S" et de son rendement.

### *Le nombre d'individus*

On peut aussi rapporter "S" au nombre d'individus de l'échantillon. Cette estimation, figurée par les courbes "espèces-individus", a l'avantage d'éliminer les circonstances méthodologiques et nous donne une première représentation de la **structure** du peuplement (cf. figure 8.4.).



*Figure 8.4.: Un exemple de courbe Espèce-Individus: Celle des oiseaux nicheurs d'une forêt d'épicéas d'altitude dans le Jura français, Franchot (1971). Au terme des dénombrements, 341 individus différents ont été recensés en tout, pour un total de 23 espèces. La structure du peuplement est représentée ici selon la méthode de Sanders (1968)*

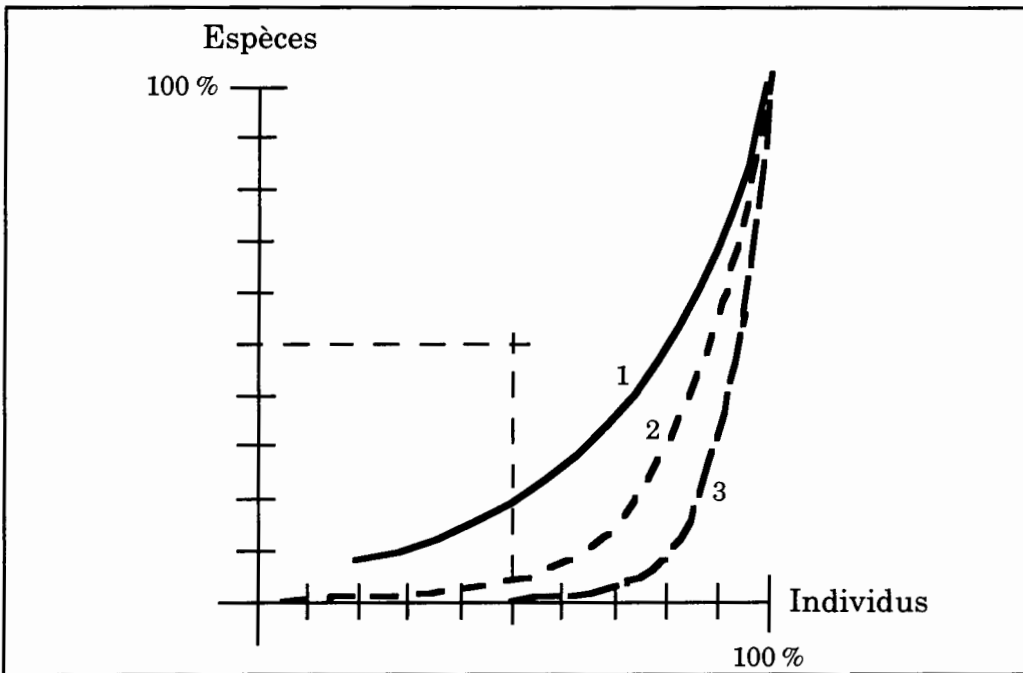
## VIII. Population et peuplement

### 8.3.3.3. Expression de la structure d'un peuplement

La structure est donnée par la distribution des abondances des "S" espèces du peuplement, représentées par un tableau de données chiffrées, ou par un diagramme, dans lequel on classe habituellement les espèces par rang d'abondance décroissante. Ce rang permet éventuellement de définir un degré de dominance des espèces et des catégories aux limites arbitrairement fixées (espèces constantes, dominantes, ...).

Pour donner un aperçu global du degré d'inégalité des abondances spécifiques, on peut recourir aux courbes de concentration (figure 8.5.) où richesse et abondance sont exprimées en pourcentage. Ces représentations, également employées en économie, permettent de comparer les structures de peuplement dont les richesses sont différentes.

Même ainsi exprimée, la structure du peuplement reste d'un maniement difficile. C'est par commodité que divers écologistes ont donc imaginé de résumer certains traits de la structure par une valeur unique, l'indice de diversité. Ces indices sont très nombreux et leur simplicité d'emploi assure leur succès. Il ne faut cependant pas oublier qu'un indice unique ne peut en aucun cas réunir toute l'information contenue dans le tableau des abondances: un indice de diversité est un aperçu de cette structure avec un certain biais.



**Figure 8.5.:** Courbes de concentration de l'abondance dans trois peuplements d'oiseaux nicheurs:

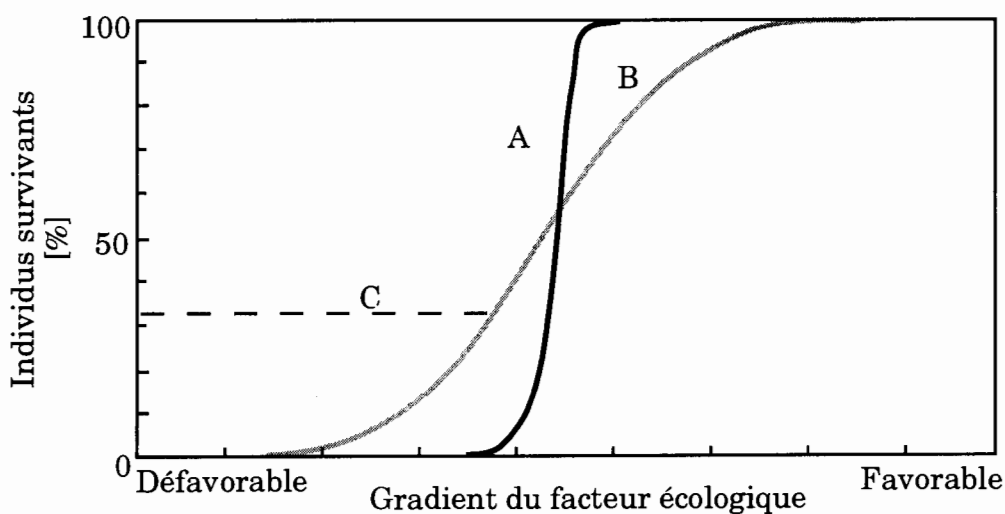
1. une forêt d'épicéas du haut Jura,
2. cultures aux environs de Londres,
3. le peuplement total des oiseaux de l'Angleterre et du Pays de Galles.

## 9. LES FACTEURS DE REGULATION DES POPULATIONS

### 9.1. Généralités

Les populations naturelles sont caractérisées par une relative stabilité de leurs effectifs qui oscillent de manière cyclique ou aperiodique autour d'une valeur moyenne, la capacité limite du milieu (chapitre 10).

Dans le cas de populations homogènes ces facteurs auraient des conséquences brutales (rapide déclin ou accroissement des effectifs). Toutefois, en raison de l'hétérogénéité génétique des population et de leur milieu ambiant, l'effet des facteurs écologiques est étalé dans le gradient du facteur écologique considéré (figure 9.1.).



*Figure 9.1.: Influence du gradient d'un facteur limitant sur le taux de survie d'une population selon qu'elle est homogène (A) ou hétérogène (B). La courbe C représente un autre facteur de stabilité permettant aux individus d'échapper au facteur défavorable (en entrant par exemple en dormance).*

La régulation des effectifs d'une population est donc le fait de facteurs antagonistes.

## 9.2. Les facteurs indépendants et dépendants de la densité

On peut répartir les facteurs écologiques en:

- facteurs indépendants de la densité.  
Sont regroupés dans cette catégorie la majeure partie des facteurs abiotiques. Ces facteurs provoquent la mortalité d'un certain pourcentage de la population en fonction de son intensité et non de la densité des effectifs de cette population (ex: froid, sécheresse, pulvérisation de pesticide, ...). Tous les facteurs abiotiques ne sont toutefois pas indépendants de la densité (ex: engrais,...).
- facteurs dépendants de la densité.  
Ces facteurs sont principalement représentés par les facteurs biotiques. Ainsi la quantité de nourriture disponible, les risques de propagation d'épidémies dépendent directement des effectifs d'une population. Ils empêchent la surpopulation.

Facteurs abiotiques	<i>Facteurs climatiques</i> Température Eclairement Hygrométrie Pluviométrie Autres facteurs (vent, etc.)	Facteurs indépendants de la densité	Périodiques primaire
	<i>Facteurs physicochimiques non climatiques</i> Milieu aquatique pression teneur en sels minéraux teneur en oxygène dissous Milieu édaphique granulométrie composition chimique		Périodiques secondaire
	<i>Facteurs trophiques</i> Teneur en sels minéraux nutritifs Nourriture disponible		Périodiques secondaire ou aperiodiques
Facteurs biotiques	<i>Facteurs biotiques</i> Interactions intraspécifiques Interactions interspécifiques compétition prédation parasitisme autres facteurs	Facteurs dépendants de la densité	Périodiques secondaire ou aperiodiques

Tableau 9.1.: Classification des facteurs écologiques (d'après Dajoz, 1971, tableau modifié)

### **9.3. Les facteurs indépendants de la densité**

#### **9.3.1. Les facteurs climatiques**

Les facteurs écologiques climatiques sont principalement liés à des phénomènes ponctuels, occasionnels et d'intensité "extrême". Ils ont en général pour conséquence une importante mortalité mais ne joue pas un rôle important quant à la détermination ultime de la fluctuation des effectifs d'une population. Comme la plupart des facteurs abiotiques, ils ne participent pas de manière déterminante à l'ajustement vers la capacité limite des effectifs.

#### **9.3.2. Facteurs physiques**

Exemples:

- Concentration en oxygène due à la pollution (eutrophisation) ou à des facteurs climatiques (non inversion de température).
- Présence de vagues (destruction des roselières)
- Compactage du sol

#### **9.3.3. Facteurs chimiques**

Exemples:

- Concentration en macro-polluants (sels dissous dans les eaux, engrais dans les sols)
- Concentration en micro-polluants (toxiques divers: pesticides, produits cancérigènes et mutagènes, métaux lourds, etc.)

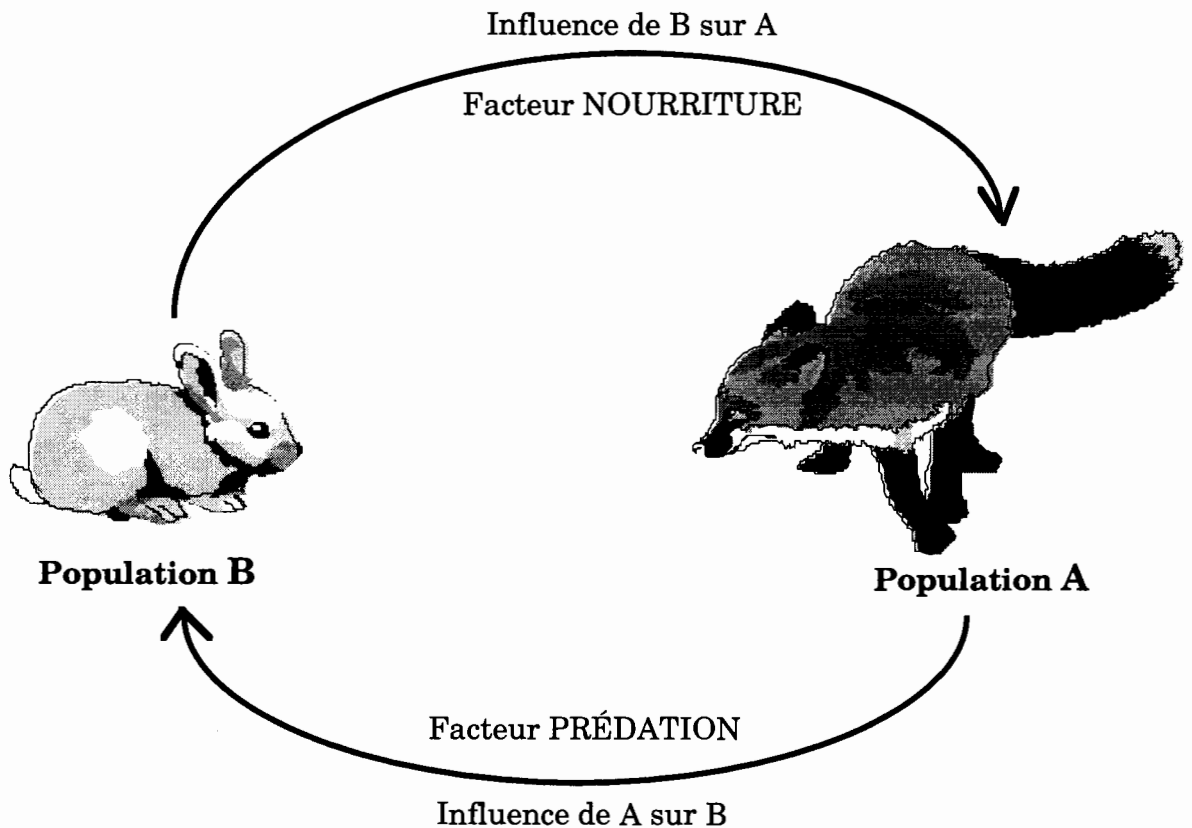
#### **9.3.4. Facteurs géo-morphologiques**

Exemples:

- Rectification des berges
- Nivellement de terrain
- Remaniement parcellaire

#### 9.4. Les facteurs dépendants de la densité: les co-actions entre populations

L'action d'une population sur une autre ne peut s'envisager seule car elle se double d'une réaction. On parle de co-action, ou co-action biotique, pour désigner les rapports existant entre deux populations d'un écosystème; chaque co-action peut se ramener à un ensemble de deux facteurs biotiques (figure 9.2.).



*Figure 9.2.: Les deux facteurs d'une co-action*

La meilleure façon de classer les différents types de co-actions consiste à examiner les effets de la cohabitation des populations sur leurs taux de croissance respectifs.

## IX. Les facteurs de régulation des populations

Selon que ces effets sont positifs, négatifs ou nuls, on définit 6 types de situations:

	Effet de B sur A	Effet de A sur B
<b>Neutralisme</b>	0	0
<b>Compétitions</b>	0	-
	-	-
<b>Parasitismes et Prédation</b>	+	-
<b>Commensalisme</b>	+	0
<b>Symbiose</b>	+	+

On parle de **neutralisme** lorsque deux populations ne montrent pas de rapport direct; cependant, tous les constituants de l'écosystème étant liés, une étude globale pourrait toujours faire apparaître des effets positifs ou négatifs entre elles. De ce fait le neutralisme n'existe pas vraiment entre populations d'un même milieu.

Nous allons successivement passer en revue les grandes catégories de co-actions: parasitisme et prédation, co-actions négatives et co-actions positives.

### 9.4.1. Parasitisme et prédation, co-action (+ -)

#### 9.4.1.1. Définitions

L'ensemble des co-actions (+ -) peut se répartir en trois catégories, selon que l'une des populations concernées se nourrit de l'autre ou non et selon que l'organisme consommateur est de grande ou de petite taille par rapport à la proie. Cette classification n'est pas absolue et quelques espèces s'y rangent mal; mais elle correspond toutefois à trois grands types de situations naturelles et à des voies de l'évolution.

#### *La prédation*

Le prédateur est un animal de grande taille, qui tue donc sa proie pour la consommer. Il possède des organes de capture et de repérage perfectionnés et souvent une grande mobilité qui lui permet de parcourir de grandes étendues à la recherche de nouvelles proies. Ces dernières peuvent appartenir à des espèces très diverses: le prédateur est généralement très largement euryphage, ce qui présente l'intérêt d'accroître, sur un même terrain de chasse, la biomasse alimentaire disponible.

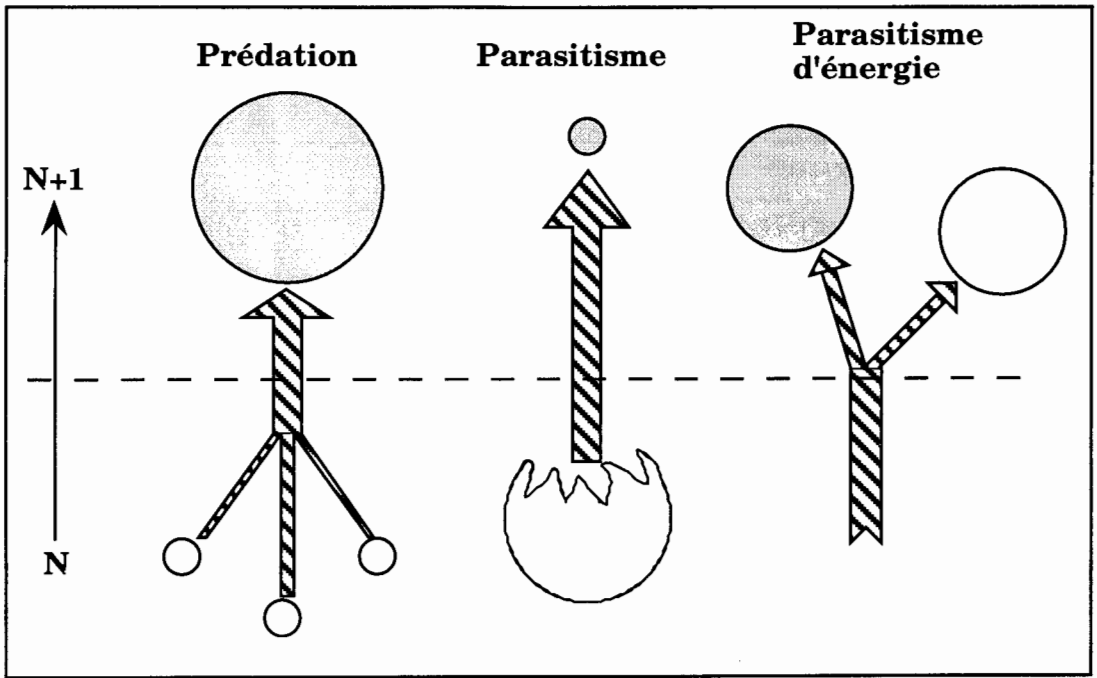


Figure 9.3.: Les co-actions (+ -)

### ***Le parasitisme***

Le parasite est un animal, une plante ou un microbe, de petite taille par rapport à la proie, qu'il ne consomme que très progressivement, sans la tuer. Il est peu ou pas mobile mais doué d'adaptations précises qui lui permettent de se fixer sur ou dans sa proie. Corrélativement, il est souvent très étroitement spécialisé envers un type de proie déterminé, généralement oligophage et souvent monophage.

Les parasites ont une fécondité très élevée, le très grand nombre de leurs oeufs ou larves compensent les faiblesses de leur comportement et plus particulièrement leur immobilité; celle-ci entraîne une dissémination à très haut risque pour les "propagules" (cf. paragraphe 10.2.). Leur stratégie démographique est dite de type "r".

### ***Les parasites d'énergie (ou kleptoparasites)***

Ils ne consomment pas la population qu'ils exploitent mais lui prennent de l'énergie sous des formes diverses: énergie nécessaire à la capture des proies, pour les labbes ou milans qui parasitent des oiseaux pêcheurs ou chasseurs; énergie nécessaire à l'élevage d'une nichée pour les oiseaux comme le coucou qui parasite d'autres espèces.



## IX. Les facteurs de régulation des populations

### 9.4.1.2. Les effets de la prédation et du parasitisme

Les relations de parasitisme et de prédation sont complexes et paradoxales, puisque l'extinction des proies entraînerait celle des consommateurs. La co-action n'est donc positive ou négative qu'en première observation: une analyse plus fine et prolongée amènerait à envisager son classement parmi les symbioses.

#### *L'équilibre prédateur-proie*

L'équilibre démographique est-il possible dans un peuplement composé d'une population d'un prédateur se nourrissant d'une seule et unique espèce-proie ?

La théorie répond par l'affirmative mais nous apprend aussi que cet équilibre est improbable laissant prévoir des fluctuations cycliques.

La pratique montre également que cet équilibre est difficile à réaliser dans un milieu simplifié, tel qu'un aquarium ou une boîte de Pétri.

Par contre, l'équilibre stable devient réalisable, en théorie et en pratique, à deux conditions:

- que la population proie ne puisse être éliminée complètement par le prédateur. Qu'il existe, par exemple, dans le milieu des refuges inaccessibles, ou bien si le prédateur ne peut plus capturer ses proies devenues trop peu abondantes.
- que la population proie ne puisse pas croître indéfiniment parce que limitée par d'autres facteurs. La compétition intra-spécifique pour l'espace et la nourriture, par exemple.

Ces conditions sont effectivement réalisées dans les conditions naturelles et contribuent à l'équilibre observé dans les écosystèmes. D'une manière générale, l'équilibre n'est concevable qu'en faisant intervenir des facteurs dépendants de la densité.

### *L'influence de la prédation sur les proies*

Les effets de la consommation par les prédateurs (ou des parasites) ne se limitent pas à une modification momentanée de l'abondance des proies. Ils sont beaucoup plus divers et comportent notamment une **action sélective** qui s'exerce à diverses échelles de durée:

- **sélection à court terme:** élimination préférentielle des individus blessés, affaiblis ou malades, d'où maintien de la santé de la population de proies. A noter que certains parasites des proies se sont adaptés à la prédation en développant des stades permettant de transiter par le prédateur: celui-ci devient alors un agent propagateur pour la proie ou réciproquement. A ces effets intra-spécifiques, s'ajoutent une sélection de caractères inter-spécifiques: le choix des prédateurs se portant le plus souvent vers les espèces les plus abondantes, il y a augmentation de la diversité des peuplements de proies. C'est également vrai pour le parasitisme, puisque se sont les populations les plus denses qui sont sensibles aux maladies ou au parasitisme. En égalisant les effectifs des diverses espèces proies, la consommation limite leur compétition et favorise la coexistence d'un plus grand nombre d'espèces. Diverses observations, et même des interventions expérimentales, ont ainsi montré que l'élimination des prédateurs dans un milieu peut entraîner la disparition d'une partie des espèces proies, et en tous cas diminue leur diversité.
- **sélection à long terme:** choix de certains génotypes, parmi ceux de la population proie, qui s'avèrent plus sensibles à la prédation ou au parasitisme: d'où une évolution progressive de cette population, pouvant atteindre le stade de formes ou de sous espèces nouvelles (cas de la Phalène du bouleau), ou participer au phénomène de la spéciation (ainsi Thaler attribue à la prédation l'évolution des herbivores vers les grandes ou les très petites tailles).

#### **9.4.1.3. Expression mathématique pour la relation proie-prédateur**

Soit:            H, les effectifs de la proie  
                  P, les effectifs du prédateur

Pour chaque population prise séparément on peut écrire:

$$\frac{dH}{dt} = r_1 \cdot H \quad (1)$$

$$\frac{dP}{dt} = -r_2 \cdot P \quad (2)$$

avec:             $r_1$  et  $r_2$  les taux d'accroissement naturels

## IX. Les facteurs de régulation des populations

Il faut remarquer qu'en l'absence de proie les effectifs des prédateurs diminuent.

Dans un système de "cohabitation" entre proie et prédateur on peut écrire:

$$\frac{dH}{dt} = r_1 \cdot H - K_1 \cdot P \cdot H = (r_1 - K_1 \cdot P) \cdot H \quad (3)$$

$$\frac{dP}{dt} = -r_2 \cdot P + K_2 \cdot H \cdot P = (-r_2 + K_2 \cdot H) \cdot P \quad (4)$$

avec:  $K_1$ , le coefficient qui mesure l'aptitude du prédateur à capturer la proie H

$K_2$ , le coefficient qui mesure l'efficacité de la prédation sur la croissance des effectifs du prédateur

$K_1$  et  $K_2 > 0$

On constate qu'on a bien une expression, pour la proie (équ. 3), qui tient compte de la croissance de la population en l'absence du prédateur ainsi que de la diminution de la population, due à la prédation, directement proportionnelle à la capacité du prédateur à capturer la proie ( $K_1$ ), à la population du prédateur (P) et à la population de la proie (H). L'expression pour le prédateur (équ. 4), tient compte de l'évolution de l'effectif sans la proie et de l'augmentation de cet effectif en présence de celle-ci (directement proportionnel à  $K_2$ , H et P).

A partir des équations 3 et 4 on peut poser:

$$\frac{dH}{dP} = \frac{(r_1 - K_1 \cdot P) \cdot H}{(K_2 \cdot H - r_2) \cdot P} \quad (5)$$

d'où: 
$$\frac{dH}{H} \cdot (K_2 \cdot H - r_2) = \frac{dP}{P} \cdot (r_1 - K_1 \cdot P)$$

ou 
$$\frac{dP}{P} \cdot (r_1 - K_1 \cdot P) - \frac{dH}{H} \cdot (K_2 \cdot H - r_2) = 0$$

Soit: 
$$r_2 \cdot \left( \frac{dH}{H} \right) - K_2 \cdot dH + r_1 \cdot \left( \frac{dP}{P} \right) - K_1 \cdot dP = 0$$

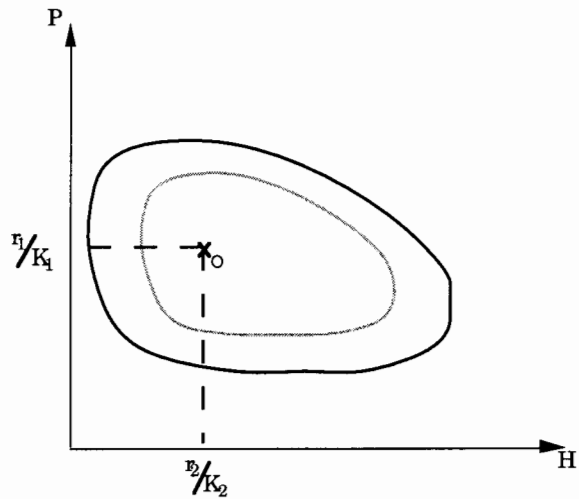
En intégrant il vient:

$$r_2 \cdot \ln(H) - K_2 \cdot H + r_1 \cdot \ln(P) - K_1 \cdot P = C$$

Avec: C, la constante d'intégration

## Dynamique des populations

Cette équation correspond à des courbes fermées telles que:



**Figure 9.4.:** Représentation graphique de l'évolution des effectifs des populations de proies et de prédateurs dans un système équilibré

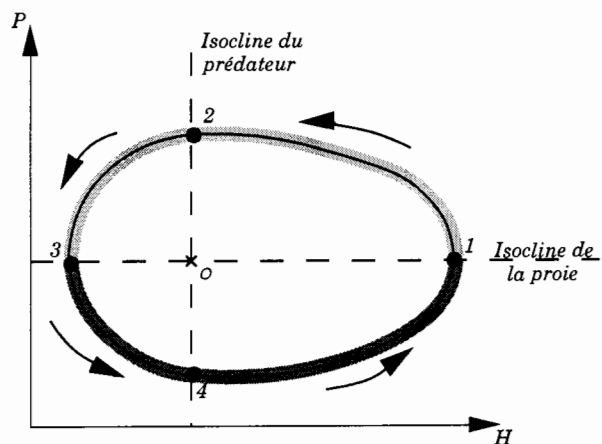
A chaque courbe correspond une valeur de C et un centre de gravité O dont la valeur est obtenue en disant que les équations 3 et 4 sont égales à 0.

Soit: 
$$\begin{cases} r_1 \cdot H - K_1 \cdot P \cdot H = 0 \\ -r_2 \cdot P + K_2 \cdot H \cdot P = 0 \end{cases}$$

D'où les coordonnées de O:

$$\begin{cases} H = \frac{r_2}{K_2} \\ P = \frac{r_1}{K_1} \end{cases}$$

### Signification de la courbe



**Figure 9.5.:** Evolution des effectifs du prédateur et de la proie

## IX. Les facteurs de régulation des populations

En observant le graphe de la figure 9.4., pour une constante d'intégration définie, on observe que les effectifs de la proie tout comme ceux du prédateurs évoluent de manière cyclique.

Conventionnellement on admet que le déplacement des équilibres s'effectue dans le sens inverse des aiguilles d'une montre.

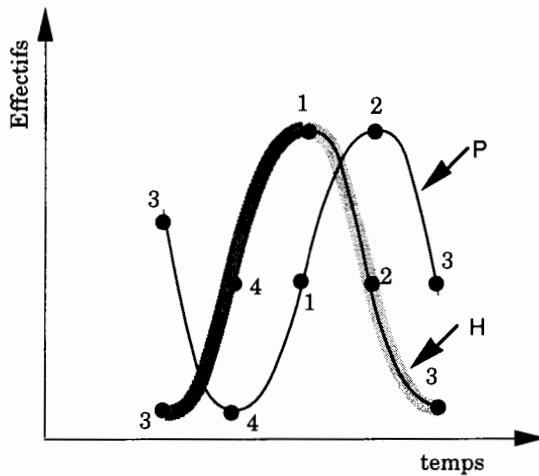
On distingue alors quatre zones particulières (figure 9.5.), délimitées par deux droites (isocline de la proie et du prédateur<sup>3</sup>).

En dessous de l'isocline de la proie, la population de la proie augmente car le nombre de prédateurs est faible.

En dessus par contre, la population de la proie tend à diminuer sous la pression de la prédation.

De la même manière, on observe à gauche de l'isocline du prédateur une tendance à la diminution des effectifs de ces derniers par manque de nourriture et une augmentation des effectifs à droite de l'isocline grâce au nombre suffisant de proies.

Il faut toutefois remarquer le déphasage entre les courbes de l'évolution des effectifs des proies et des prédateurs, traduisant un retard du début de la croissance de la population du prédateur par rapport à celui de la proie (figure 9.6.).



*Figure 9.6.: Déphasage entre l'évolution des effectifs de la proie et du prédateur*

---

<sup>3</sup> L'isocline correspond aux différentes valeurs des effectifs de la proie et du prédateur pour lesquelles leurs populations respectives sont stables ( $dN/dt = 0$ ).

**Calcul des fluctuations d'effectifs**

En intégrant les équations 3 et 4:

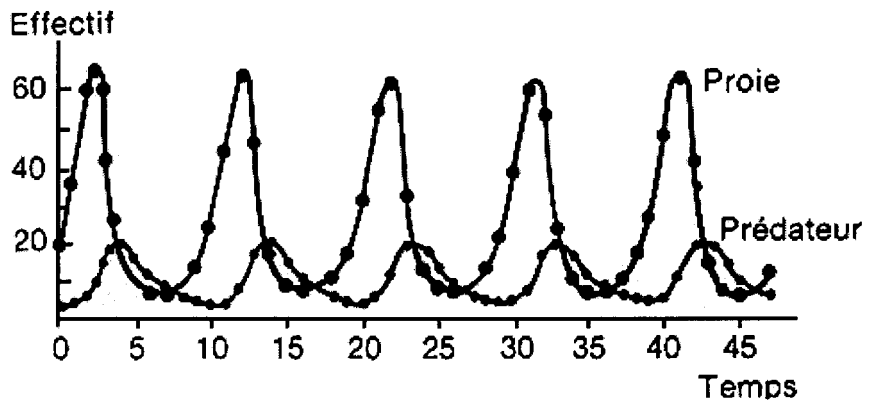
$$\begin{cases} \frac{dH}{dt} = r_1 \cdot H - K_1 \cdot P \cdot H \\ \frac{dP}{dt} = -r_2 \cdot P + K_2 \cdot H \cdot P \end{cases}$$

il vient,  $H = \frac{r_2}{K_2} \cdot \left[ 1 + C_1 \cdot \cos(\sqrt{r_1 \cdot r_2} \cdot t + C_2) \right]$  (8)

$$P = \frac{r_1}{K_1} \cdot \left[ 1 + \sqrt{\frac{r_2}{r_1}} \cdot C_1 \cdot \sin(\sqrt{r_1 \cdot r_2} \cdot t + C_2) \right]$$
 (9)

$C_1$  et  $C_2$  étant les constantes d'intégration.

Soient les courbes suivantes:



*Figure 9.7.: Fluctuation des effectifs de la proie et du prédateur*

Les deux fluctuations ont la même période  $T$  égale à:

$$T = \frac{2 \cdot \pi}{\sqrt{r_1 \cdot r_2}}$$

- Cette période ne dépend donc que de  $r_1$  et  $r_2$ , soit les taux d'accroissement intrinsèques des deux populations.
- Le décalage est de 1/4 de cycle (cf. figure 9.6.).

## **IX. Les facteurs de régulation des populations**

### **9.4.2. Les co-actions négatives**

Les situations de compétitions ont ceci de particulier que chaque individu entre en compétition d'une part avec les représentants d'autres espèces, compétition interspécifique, et d'autre part avec ceux de sa propre espèce, compétition intraspécifique. Les effets de ces deux compétitions sont souvent opposés, et il faut les examiner conjointement.

#### **9.4.2.1. Objets des compétitions**

Toutes les ressources nécessaires à la vie sont des objets potentiels de compétition; et même, chez l'espèce humaine, les ressources superflues.

Ressources générales, objets des compétitions inter- et intra-spécifiques:

- l'espace, objet universel de compétition,
- la nourriture, minérale et organique,
- l'eau, pour les plantes et animaux des zones arides,
- la lumière, tout particulièrement chez les plantes vertes,
- l'oxygène, en milieu aquatique; c'est la compétition entre décomposeurs et consommateurs qui cause dans les eaux hypertrophisées, l'asphyxie des poissons et des invertébrés.

Ressources plus ponctuelles, objets de compétition pour certaines espèces seulement, en fonction de leur comportement:

- les sites, cavités de nidification dans les arbres ou les rochers, perchoirs, cachettes, ...
- l'espace sonore.

Objets de compétition seulement intra-spécifique:

- le partenaire sexuel
- la position sociale, chez beaucoup de mammifères et d'oiseaux.

### 9.4.2.2. Types de compétition

La compétition se réalise par deux mécanismes distincts (figure 9.8.) qui peuvent éventuellement jouer simultanément:

- la compétition **indirecte ou passive**: le taux de croissance des compétiteurs est diminué sous l'effet d'une diminution de la ressource,
- la compétition **directe ou active**: chacun des compétiteurs inhibe directement, par des comportements, des toxines,... le taux de croissances de l'autre.

La compétition intra-spécifique sera souvent directe, car les individus d'une même espèce ont développé toutes sortes de comportements agressifs spécifiques. La compétition inter-spécifique sera, au contraire, le plus souvent indirecte.

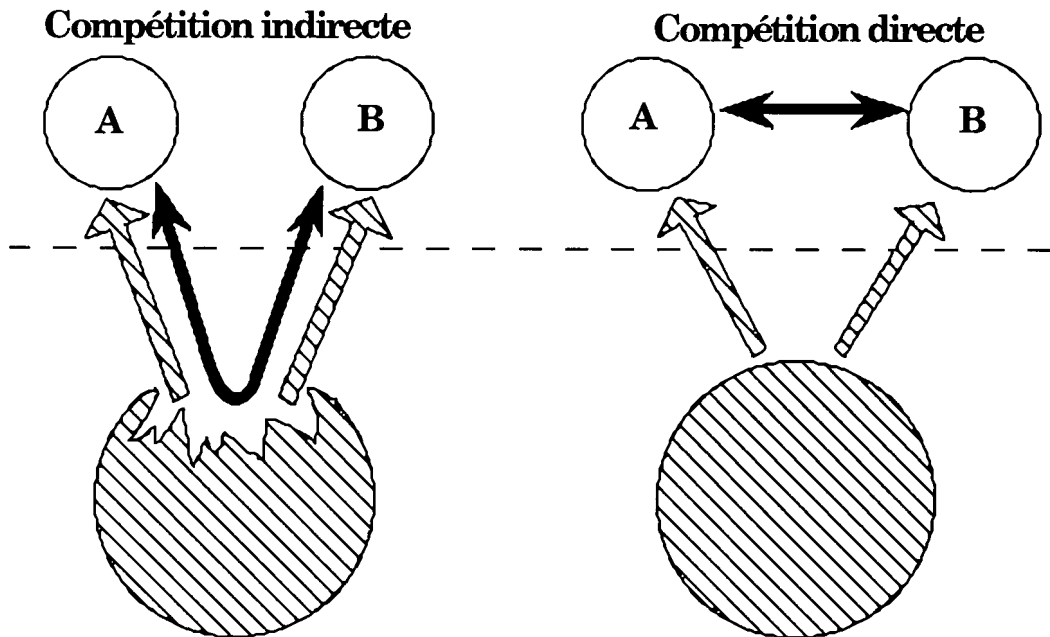


Figure 9.8.: Les compétitions

### 9.4.2.3. Effets de la compétition

A l'exception de cas très particuliers, où les populations présentent des effectifs anormalement faibles, les ressources offertes par le milieu sont exploitées dans leur totalité alors que leur niveau de saturation, et les compétitions de tous types, jouent en permanence. Leurs effets sont donc omniprésents, mais aussi complexes et pas toujours faciles à discerner. Parmi les principaux, il faut citer:



## IX. Les facteurs de régulation des populations

### *La ségrégation*

Les espèces qui cohabitent se partagent les ressources, dans le temps, dans l'espace ou selon leur nature. Il en résulte une "complémentarité" des exigences écologiques des espèces qui permet l'exploitation optimale du milieu. Cette ségrégation inter-spécifique est un objet d'étude important de l'écologie des populations. La ségrégation entre individus d'une même espèce existe aussi; probablement très importante également, elle est plus difficile à étudier.

### *L'exclusion géographique*

D'une manière générale, les espèces différentes peuvent cohabiter, justement parce que leurs exigences diffèrent suffisamment: la compétition intra-spécifique est plus forte que la compétition inter-spécifique. Les espèces très voisines, toutefois, peuvent présenter des exigences ou des comportements trop proches pour que cette cohabitation soit possible.

### *La niche écologique*

Sous l'effet de la compétition inter-spécifique, les espèces peuvent **déplacer** leur niche, de manière à réduire leur zone de compétition. Plus généralement, la compétition inter-spécifique **rétrécit** la niche des espèces (elle les spécialise), tandis que la compétition intra-spécifique a l'effet inverse: d'élargir la niche.

### *Le degré d'artificialisation des milieux*

La compétition est très sévère dans les milieux très artificiels ou récents, mettant en présence des populations non préparées à cohabiter, dans des milieux très simplifiés, d'où leur fragilité. Au contraire, elle est minimale dans les écosystèmes anciens ou complexes, où les populations trouvent une grande diversité de ressources, et où elles bénéficient des adaptations acquises au cours d'une longue évolution commune.

### 9.4.3. Les co-actions positives

Le commensalisme et la symbiose sont des situations aux effets moins spectaculaires que ceux des co-actions négatives, mais dont l'importance peut être très grande dans les écosystèmes. En particulier, ces co-actions positives, avantageuses pour les populations, seront abondantes dans les écosystèmes naturels et anciens, où elles ont pu se développer. Quelques exemples:

#### 9.4.3.1. Commensalisme

Beaucoup d'organismes décomposeurs vivent des déchets d'autres espèces, dont ils sont les commensaux. Ainsi, le guano déposé par les chauves-souris dans les grottes, permet le développement de biocénoses de décomposeurs spécialisés, qui ne se développe que dans ce milieu.

Les oiseaux nichant dans les cavités des arbres sont les commensaux des pics, qui creusent ces loges puis les abandonnent après une saison de reproduction.

Beaucoup de plantes sont disséminées par des graines ou fruits s'accrochant au pelage des animaux: phénomène d'exozoochorie.

#### 9.4.3.2. Symbiose

Parmi les symbioses particulièrement importantes dans les écosystèmes forestiers, il faut citer:

- l'association entre plantes vertes et bactéries (par exemple **rhizobium** et légumineuses) ou champignons. Ces mycorhizes, dont l'importance a été longtemps méconnue, sont très répandues et importantes pour la croissance des arbres.
- la dissémination des plantes par des animaux qui consomment la chair des fruits ou des baies (endozoochorie) ou bien qui enterrent des stocks de graines (synzoochorie).

## **IX. Les facteurs de régulation des populations**

### **9.4.4. La lutte biologique**

La lutte biologique consiste à utiliser les facteurs naturels pour augmenter la productivité agricole. Ces techniques font largement appel aux co-actions entre populations:

#### **9.4.4.1. Prédation et parasitisme**

Implantation d'un parasite, par exemple virus de la myxomatose introduit en Australie puis en Europe pour lutter contre le lapin de garenne.

Introduction d'un prédateur, par exemple lamantin contre jacinthes d'eau, oiseaux forestiers contre les insectes. L'emploi des prédateurs est plus délicat que celui des parasites, notamment en raison de leur éclectisme alimentaire qui peut les amener à choisir une autre proie que celle qui était visée.

#### **9.4.4.2. Compétition**

Au niveau inter-spécifique, un moyen de lutte contre un ravageur de cultures ou de forêts peut consister à introduire une espèce voisine et compétitive, moins dommageable. Le risque réside dans la difficulté de prévoir le comportement exact de cette espèce, introduite nécessairement à partir de régions très éloignées, aux écosystèmes différents.

Au niveau intra-spécifique, on utilise la compétition lors des lâchers de moustiques mâles stérilisés, qui permettent de réduire les populations de manière spectaculaire.

#### **9.4.4.3. Commensalisme**

Introduction de décomposeurs dans les écosystèmes où ils font défaut: ainsi en Australie, on a du introduire le cortège des décomposeurs des bouses (insectes notamment) après avoir introduit la vache.

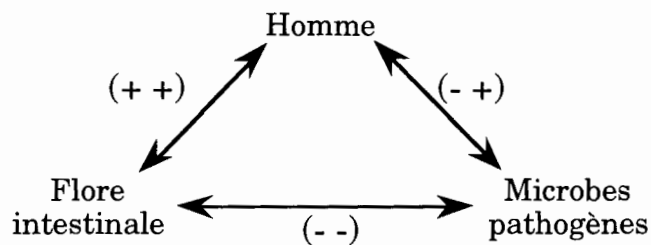
### 9.4.4.4. Symbiose

Introduction de mycorhizes associées à des plantations forestières en dehors de l'aire naturelle des essences.

La lutte biologique est donc une technique agricole "douce", économisatrice d'énergie et non polluante. Elle comporte toutefois le risque inhérent à l'introduction d'espèces hors de leur aire normale de répartition, dont l'écologiste devra toujours rester conscient.

### 9.4.5. Les co-actions dans l'écosystème

Si la classification adoptée ci-dessus permet de définir les diverses co-actions, elle ne doit pas faire oublier que, dans les conditions naturelles, chaque population a des rapports avec un grand nombre d'autres populations, et non pas une seule. Ainsi, les prédateurs peuvent se nourrir de beaucoup d'espèces de proies différentes, la compétition inter-spécifique concerne habituellement toutes les espèces qui utilisent les mêmes ressources, etc. Cette complexité de la biocénose est d'ailleurs un facteur de stabilité. Pour l'illustrer par une co-action entre trois partenaires, prenons l'exemple de la flore intestinale de l'homme: son importance, qui est vitale pour notre organisme, vient surtout du fait que des microbes empêchent la pénétration dans le tube digestif d'autres microbes, eux pathogènes avec lesquels ils sont en compétition. Il y a donc symbiose entre l'homme et sa flore intestinale, mais dont le mécanisme est indirect (figure 9.9.):



*Figure 9.9. : Les co-actions entre trois partenaires : l'homme, sa flore intestinale et les microbes pathogènes*

## 10. EVOLUTION DES POPULATIONS

---

Même lorsque son effectif reste stable, la population est en équilibre dynamique, du fait du renouvellement constant des individus qui la composent. La plus petite différence entre le flux d'entrée des individus neufs et celui des sorties d'individus usés ou accidentés se traduira par une variation démographique. C'est là l'objet de la dynamique des populations, qui s'efforce aussi de discerner l'impact des différents facteurs du milieu sur les paramètres démographiques, et tout particulièrement sur la natalité et la mortalité.

### 10.1. La natalité

La natalité d'une population est le nombre d'individus nouveaux "N" qu'elle produit en une unité de temps "t". Il s'agit en fait des individus qui atteindront le stade de reproduction, que l'on appellera individus adultes; l'étude devra donc bien tenir compte des pertes atteignant les jeunes.

Plutôt que de s'en tenir au taux de natalité brute, on l'exprime souvent en natalité par individu:

$$n = \frac{\Delta N}{\Delta T \cdot N}$$

On appellera **fécondité** le nombre de jeunes, ou d'oeufs, produits par un individu pendant l'unité de temps. La **natalité** de la population est donc la somme des fécondités individuelles. Cette somme tient compte du fait que les individus sont plus ou moins féconds, en particulier en fonction de leur âge. Dans ce cas, il faut connaître la structure d'âges de la population pour calculer son taux de natalité: par exemple pour le chevreuil ou le gardon dans le tableau 10.1.. La fécondité varie d'une espèce à l'autre, et parfois considérablement:

## Dynamique des populations

Espèce	Fécondité
Aplysie (gastéropode marin)	500 millions d'oeufs/individu
Gardon (cyprinidé)	15'000 oeufs/100g. de femelle
Crapaud commun	6'000 oeufs/femelle
Chevreuil à 1 an	0
à 2 ans	1 jeune/femelle
de 3 à 10 ans	2 à 3 jeunes/femelle
après 10 ans	moins de 2 jeunes/femelle

*Tableau 10.1.: Fécondité par an chez diverses espèces animales*

Les variations de la natalité d'une population vont finalement dépendre de trois types de facteurs.

### 10.1.1. La fécondité individuelle

Les capacités anatomiques et physiologiques de l'espèce fixent aux individus reproducteurs une fécondité maximale, ou potentielle. Ce sont là les contraintes du milieu intérieur, qui sont génétiquement fixées et n'évoluent que lentement par adaptation.

### 10.1.2. Les facteurs du milieu extérieur

Les facteurs abiotiques et biotiques vont agir en réduisant plus ou moins fortement le nombre d'oeufs, de graines ou de jeunes qui sont finalement produits par la population. Ils exercent donc une modulation de la natalité, dans le cadre des capacités d'accommodation ou d'ajustement de l'espèce.

Ces réductions peuvent intervenir à divers stades du cycle reproducteur :

- dès la fécondation: certaines espèces, comme les rapaces diurnes et nocturnes, sont généralement capables de pondre plus ou moins d'oeufs selon la nourriture disponible pour les adultes au début du cycle reproducteur. Ils peuvent même ne pas se reproduire du tout certaines années, quand la nourriture est très rare. Beaucoup d'autres espèces, toutefois, ne disposent pas d'un tel mécanisme régulateur de la natalité.

## X. Evolution des populations

- au cours de la gestation: chez certains lapins ou kangourous, les femelles avortent dès que les conditions alimentaires deviennent défavorables. Cet avortement naturel, doublé d'une absorption de l'embryon par l'utérus, constitue une adaptation à la vie dans les milieux arides peu "prévisibles", aux conditions climatiques irrégulières.
- lors des premiers stades de la vie du jeune, ou des oeufs, dans le milieu extérieur. C'est là que l'action des facteurs externes est la plus sévère, en particulier chez les organismes fixés, dont les propagules ont à subir tous les risques de la dissémination, ou bien chez les animaux ne pratiquant pas de soins aux jeunes. Ces espèces ont par contre une très forte fécondité (cf. aplysie, gardon, crapaud commun dans le tableau 10.1.). Cette stratégie de reproduction s'oppose à celle adoptée par les espèces mettant au monde moins d'oeufs ou de jeunes, mais dans de meilleures conditions de survie. Cas du crapaud commun du tableau ci-dessus, qui compense sa faible fécondité par des soins aux oeufs.

### 10.1.3. La densité de la population

Au moins entre certaines limites, la densité d'une population influence sa propre natalité, par compétition inter-spécifique ou parfois par effet de groupe. Dans le cas général cette corrélation est négative, et c'est là l'un des principaux **mécanismes régulateurs** de l'abondance. Les voies par lesquelles la densité modifie la fécondité ne sont pas toujours connues, mais on constate qu'elles passent aussi bien par les conséquences physiologiques de la compétition intra-spécifique (cas des plantes qui, poussant en populations denses, produisent peu de graines) que par le jeu des comportements territoriaux (cas des merles de Lausanne, qui présentent une mauvaise réussite des nichées du fait des dérangements dus à la promiscuité).

### 10.2. La mortalité

C'est le nombre d'individus adultes qui meurent pendant l'unité de temps, le plus souvent exprimé pour 100 ou 1000 individus. Comme la natalité, ce taux dépend de trois types de facteurs:

#### 10.2.1. Milieu intérieur et milieu extérieur

La mort d'un individu peut provenir soit d'un facteur de son environnement (froid, faim, prédation, ...) soit de l'usure de son organisme, au terme d'une période plus ou moins longue de vieillissement. A cet égard, les espèces de plantes et d'animaux présentent des longévités potentielles fort variables, allant de quelques jours pour certains unicellulaires à plusieurs siècles chez diverses espèces d'arbres.

Sur le terrain, il est parfois difficile de déterminer la cause exacte de la mort d'un individu, car la sénilité augmente la sensibilité aux risques extérieurs. Par contre, l'analyse globale de toute une génération permet mieux de discerner les causes de mortalité, notamment par l'examen des **courbes de survie** (figure 8.1.). Selon les espèces, les causes externes de mortalité sont très importantes (huître, poissons) ou au contraire très réduites (homme moderne), ce qui permet à la majorité des individus d'atteindre la vieillesse.

La notion d'**espérance de vie** découle de ces analyses globales: c'est la **moyenne** des années qui restent à vivre à un âge donné. Ainsi, l'espérance de vie à la naissance est d'environ 1 an chez une mésange et 70 ans chez l'homme dans les pays riches. L'espérance de vie peut augmenter avec l'âge, lorsque la mortalité est élevée aux premiers stades de la vie: c'est le cas des huîtres ou des poissons ayant passés la période de mortalité des larves ou alevins (figure 10.4.).

Dans certains cas, la mortalité est indépendante de l'âge, en particulier chez des organismes suffisamment simples pour échapper à la sénilité, et mourant surtout du fait des facteurs externes, qui frappent également tous les âges. A la limite, certaines espèces échappent même à la mortalité individuelle obligatoire: celles qui se reproduisent par voie végétative, avec une continuité morphologique entre les générations.



## X. Evolution des populations

### 10.2.2. Influence de la densité

La densité de la population influence aussi sa propre mortalité, au moins dans le cas des fortes abondances, qui entraînent la surexploitation des ressources du milieu et la mort par famine, épidémies, prédation accrue, toxines ou nuisances issues d'une trop grande promiscuité. Mais ce **mécanisme auto-régulateur** peut aussi intervenir pour des densités moindres, en particulier chez les espèces à comportement territorial, capables de limiter leur propre densité avant que la population n'ait atteint la capacité limite du milieu.

### 10.3. Taux d'accroissement intrinsèque des populations

#### 10.3.1. Définitions

Taux d'accroissement relatif:

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

ou

$$R = \frac{\Delta N}{N \cdot \Delta t}$$

Avec:     R = Taux d'accroissement relatif  
          N<sub>0</sub> = Nombre d'individus au temps t<sub>0</sub>  
          N = Nombre d'individus au temps t

Lorsque  $\Delta t \rightarrow 0$ , on obtient:

$$r = \frac{dN}{N \cdot dt}$$

où:       r = Taux intrinsèque d'accroissement naturel (instantané)

Le taux d'accroissement intrinsèque est une constante de l'espèce considérée: elle exprime la fécondité maximale dont l'espèce peut faire preuve en l'absence de facteurs limitants.

Exemples en situations artificielles:

- cultures bactériennes (boîtes de Petri, bio-réacteur)
- plantes en serres
- élevages industriels (poulaillers,...)

Exemple en situation "naturelles":

- lapins de garenne en Australie

## Dynamique des populations

La vitesse d'accroissement peut aussi s'exprimer de la manière suivante:

$$\begin{array}{l} V = \frac{dN}{dt} \qquad \text{soit} \qquad V = r \cdot N \\ \text{il vient donc} \quad \frac{dN}{dt} = r \cdot N \qquad \rightarrow \qquad \frac{dN}{N} = r \cdot dt \end{array}$$

La résolution de cette équation différentielle donne:

$$N = N_0 \cdot e^{r(t-t_0)}$$

Si  $t_0 = 0$ , il vient:

$$N = N_0 \cdot e^{r \cdot t} \quad (2)$$

On constate que lorsqu'une population est placée en l'absence de facteur limitant, sa croissance s'effectue de manière exponentielle.

La vitesse d'accroissement peut alors s'exprimer de la manière suivante:

$$V = r \cdot N_0 \cdot e^{r \cdot t}$$

Elle évolue elle aussi de façon exponentielle.

### 10.3.2. Calcul du taux intrinsèque d'accroissement naturel ( $r$ )

L'unité de temps dépendra de l'espèce. Cette unité est généralement l'année pour les mammifères et les arbres.

Les paramètres  $N$ ,  $N_0$ ,  $t$  et  $t_0$  sont obtenus par comptage. Le taux de croissance relatif est alors connu par l'équation 1.

Pour un individu, ce taux d'accroissement relatif est  $R'$ .

$$\text{En prenant:} \quad \begin{cases} N_0 = 1 \\ t_0 = 0 \\ t = 1 \text{ an} \end{cases} \quad \text{l'équation 1 devient:} \quad R' = N - 1$$

$$\text{On obtient alors:} \quad \boxed{N = R' + 1}$$

## X. Evolution des populations

Or:  $N = N_0 \cdot e^{r \cdot t}$  pour les mêmes conditions  $\begin{cases} N_0 = 1 \\ t_0 = 0 \\ t = 1 \text{ an} \end{cases}$

on a:  $N = e^r$

Il vient donc puisque  $N = R' + 1$ :  $e^r = R' + 1$

Soit:  $\boxed{r = \ln(R' + 1)}$

$R'$  est caractéristique de l'espèce. On l'exprime souvent en %. Par exemple, pour l'espèce humaine, le taux d'accroissement par individu est de 1.9% soit  $R' = 0.019$ .

Pour les lapins d'élevage, ce taux est de 300%, soit  $R' = 3.0$ .

Dans la pratique:

- Si  $r$  est inférieur à 0.1 (10%) on peut approximer  $r$  par  $R'$ .
- Si  $r$  est grand, l'approximation n'est plus valable.

### 10.3.3. Temps de doublement

Le temps de doublement " $t_2$ " est le temps nécessaire pour que doublent les effectifs d'une population.

A partir de l'équation 2 et en posant  $N = 2 \cdot N_0$ .

On a:  $2 \cdot N_0 = N_0 \cdot e^{r \cdot t_2}$ , ou  $2 = e^{r \cdot t_2}$

Soit:  $t_2 = \frac{\ln(2)}{r}$ , d'où  $\boxed{t_2 = \frac{0.693}{r}}$

### 10.3.4. Loi de croissance en présence de facteurs limitants

Les facteurs limitants sont des facteurs qui provoquent:

- une diminution de la natalité " $b$ ",
- une augmentation de la mortalité " $m$ ".

L'influence globale de ces facteurs limitants traduit la "résistance" du milieu, laquelle va augmenter d'autant plus que les effectifs seront nombreux.

Ceci se vérifie dans la réalité et par des expériences en laboratoire (population de bactéries dans un milieu non renouvelé).

## Dynamique des populations

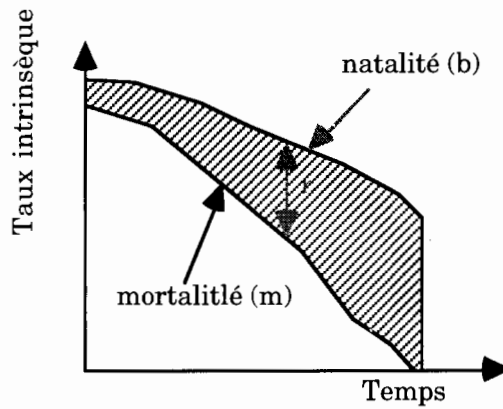
### 10.3.5. Taux intrinsèque: natalité et mortalité

Le taux intrinsèque d'accroissement naturel est en fait la différence entre le taux intrinsèque de natalité naturel ( $b = \text{birthrate}$ ) et le taux intrinsèque de mortalité naturelle ( $m = \text{mortality}$ ).

Soit :

$$r = b - m$$

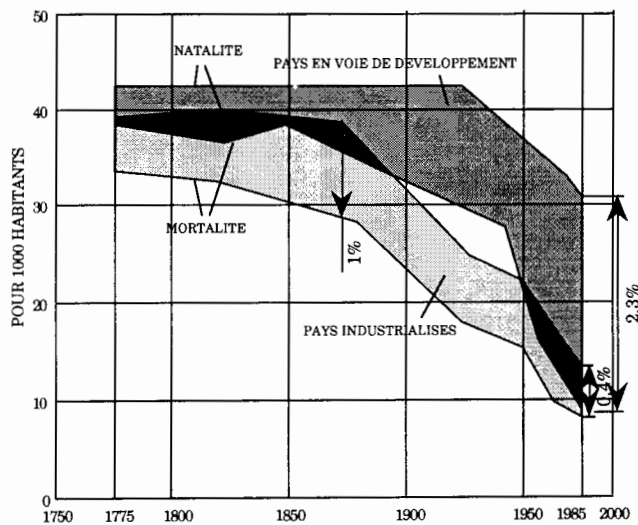
On peut expliquer cela graphiquement:



*Figure 10.1.: Représentation graphique du taux intrinsèque de croissance naturel*

Pour l'évolution des populations, c'est bien "r" qui compte et non les taux de natalité ou de mortalité seuls!

On peut illustrer cela par la figure 10.2. qui compare les taux intrinsèques pour les pays industrialisés et les pays en développement.



*Figure 10.2.: Comparaison des taux intrinsèques des pays industrialisés et des pays en développement*

## X. Evolution des populations

### Expression mathématique:

On considère que si l'environnement a des capacités limitées (espace, nourriture,...) le taux de croissance "R" va décroître de façon linéaire en fonction de l'effectif "N".

Soit: 
$$R = r \cdot \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

Avec: K: Capacité limite du milieu<sup>4</sup>

r: Taux intrinsèque d'accroissement naturel

Au début de la croissance N est proche de 0. Par conséquent le rapport N/K tend vers 0 (K est très grand par rapport à N).

d'où: 
$$\boxed{R = r}$$

Au fur et à mesure que la population augmente N tend vers K. Le rapport N/K va ainsi tendre vers 1.

d'où: 
$$\boxed{R \rightarrow 0}$$

La vitesse d'accroissement des effectifs dans un milieu à capacités limitées sera:

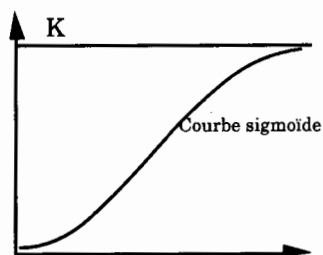
$$\frac{dN}{dt} = R \cdot N = R \cdot N \cdot \left(1 - \frac{N}{K}\right) \quad \text{ou} \quad dN = N \cdot \left(R - \frac{R}{K} \cdot N\right) \cdot dt$$

avec:  $\left(1 - \frac{N}{K}\right)$ : la résistance du milieu

soit une équation différentielle de type:

$$dN = N(a - b \cdot N) \cdot dt$$

dont la solution est: 
$$N = \frac{K}{1 + c \cdot e^{-r \cdot t}} \quad \text{avec:} \quad c = \frac{K - N_0}{N_0}$$



---

<sup>4</sup> effectif maximum que l'espèce peut atteindre

## Dynamique des populations

En ce qui concerne la vitesse d'accroissement:

$$\frac{dN}{dt} = \left(1 - \frac{N}{K}\right) \cdot r \cdot N$$

Cette vitesse a un maximum pour:

$$\frac{d^2N}{dt^2} = R \cdot \left(1 - 2 \cdot \frac{N}{K}\right) \frac{dN}{dt} = 0$$

soit: 
$$1 - 2 \cdot \frac{N}{K} = 0$$

d'où: 
$$\boxed{N = \frac{K}{2}}$$

Il faut cependant remarquer que ces équations ne reflètent pas les conditions réelles naturelles. En effet ce ne sont que des approches théoriques. Toutefois il arrive que des populations présentent des évolutions en fonction du temps qui se rapprochent, du moins temporairement, à une évolution exponentielle (par exemple la population humaine entre 1650 et aujourd'hui).

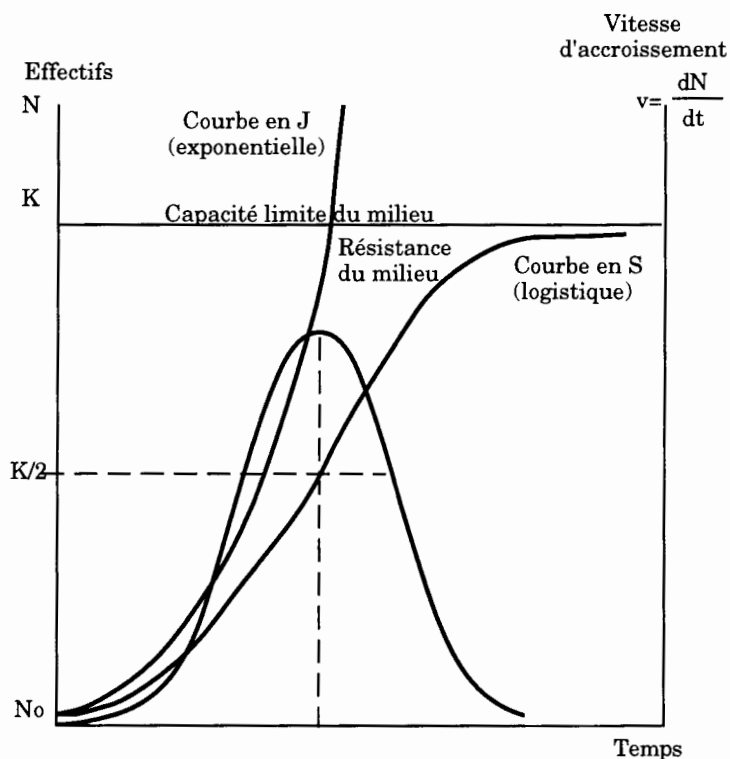
Le tableau 10.2. ainsi que la figure 10.3. illustre l'évolution des effectifs d'une population ainsi que la vitesse d'accroissement de celle-ci dans un milieu à capacité limitée.

**Croissance de la levure *Saccharomyces cerevisiae* en culture**

<i>Temps t</i> (en heures)	<i>Nombre d'individus N</i> (par cm <sup>3</sup> de milieu)	<i>Vitesse</i> <i>d'accroissement</i>
0	9.6	0
2	29.0	19.4
4	71.1	42.1
6	174.6	103.5
8	350.7	176.1
10	513.3	162.6
12	594.1	81.1
14	640.8	46.4
16	655.9	15.1
18	661.8	5.9

*Tableau 10.2.: Croissance de la levure *Saccharomyces cerevisiae* en culture (Pearl, 1925, in Koroondy, 1970)*

## X. Evolution des populations



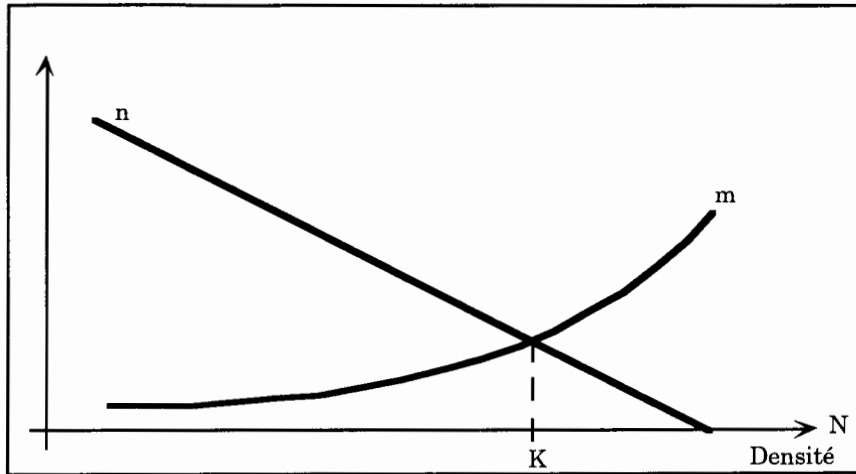
*Figure 10.3.:* Courbe de croissance théorique d'une population en l'absence ou en présence de facteurs limitants. La courbe en cloche figure la variation de vitesse d'accroissement des effectifs dans le cas d'une population logistique (courbe en "S").

La courbe en "S" de la figure 10.3. (courbe logistique) tend vers une valeur "K". Cette valeur est la capacité limite du milieu (ou capacité biologique spécifique). Cette capacité limite représente l'effectif maximum que peut tolérer le milieu. Contrairement à la courbe d'évolution exponentielle du taux d'accroissement (sans facteurs limitants), on attribue à la courbe logistique (avec facteurs limitants) une courbe de vitesse d'accroissement en forme de cloche.

### 10.4. Equilibre démographique

L'équilibre démographique est atteint lorsque le taux de croissance  $r$  est nul, c'est-à-dire quand les taux de mortalité et de natalité sont égaux ( $r = n - m$ ). Cet équilibre sera stable si la mortalité dépend positivement de la densité ou bien la natalité négativement (figure 10.4.). D'une manière générale, on ne saurait concevoir d'équilibre sans rétro-action ("feed-back"), donc sans **facteurs dépendants de la densité**; dans l'écosystème, ces facteurs seront surtout les facteurs biotiques (compétitions, prédation,...). Les facteurs abiotiques agissent aussi, mais surtout de manière indépendante de la densité; ils occasionnent plutôt les fluctuations démographiques que l'équilibre.

## Dynamique des populations



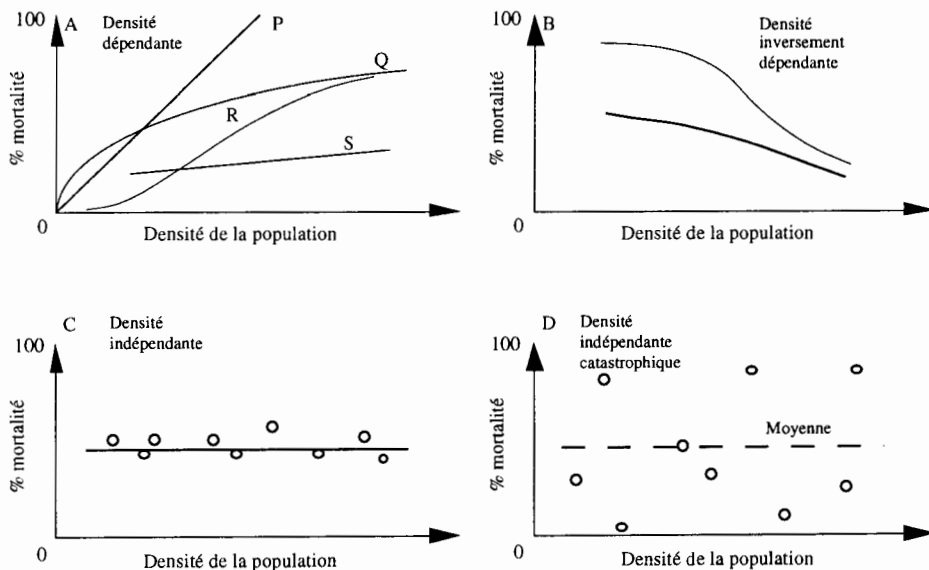
**Figure 10.4.** Dans le cas où les taux de natalité ( $n$ ) ou de mortalité ( $m$ ) sont dépendants de la densité, la population est en équilibre stable pour la densité  $K$ .

### 10.5. Fluctuations démographiques

Même dans le cas de la stabilité maximale, la population reste au moins soumise aux fluctuations saisonnières. Elles proviennent du fait que mortalité et natalité subissent le rythme saisonnier, dans la plupart des écosystèmes.

Les fluctuations intervenant d'une année à l'autre seront d'ampleur très variable selon les espèces: faible chez les vertébrés territoriaux, pourvu de mécanismes auto-régulateurs puissants; très forte chez certains insectes peu soumis aux mécanismes dépendant de la densité. Ces fluctuations peuvent être cycliques, ou bien au contraire non périodiques, en particulier lorsqu'elles proviennent des variations climatiques.

Des exemples de fluctuations démographiques sont illustrés par les figures 1.2. (chapitre "La biosphère") et 10.5. (ci-après).



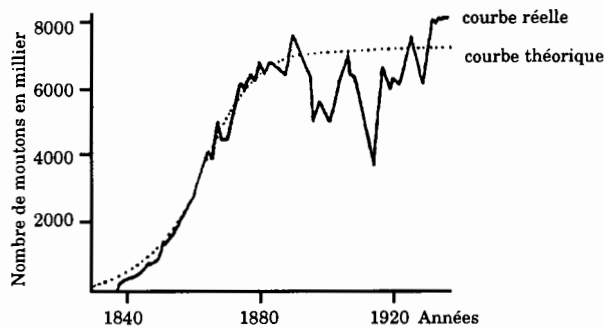
**Figure 10.5.** Réponse de la mortalité en fonction de la densité pour différents types de population



## X. Evolution des populations

### 10.5.1. Fluctuation dans le temps des populations naturelles

Bien que les populations naturelles révèlent une stabilité relative lorsqu'on les étudie sur une assez longue période, on constate que les effectifs fluctuent toujours en fonction du temps. La figure 10.6. présente la courbe de croissance des effectifs du cheptel ovin après l'introduction du mouton dans l'île de Tasmanie. En trait continu est figurée la variation observée du peuplement, en pointillé le graphe théorique (courbe logistique) sur lequel s'ajustent les données expérimentales.



*Figure 10.6.:* Courbe de croissance des effectifs du cheptel ovin après l'introduction du mouton dans l'île de Tasmanie. (Davidson in Dajoz, 1971)

#### 10.5.1.1. Les populations stables

*Définition:* Une population stable est une population dont les fluctuations des effectifs autour de la moyenne sont faibles.

Ces populations caractérisent principalement les espèces de grande taille dans les milieux où les facteurs biotiques (compétition...) sont contraignants.

Exemple: Densité des arbres dominants dans la forêt primitive.

#### 10.5.1.2. Les populations cycliques

On relèvera trois grands types de fluctuations:

- les fluctuations saisonnières
- les fluctuations pluriannuelles
- les fluctuations apériodiques

## Dynamique des populations

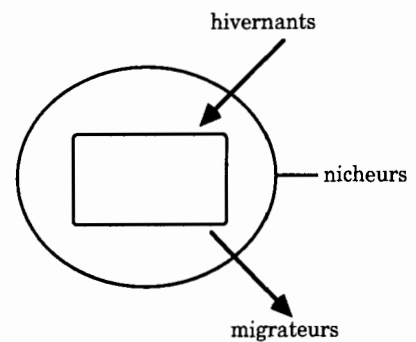
Les changements saisonniers influencent:

- le climat, la lumière
- l'alimentation
- les compétitions interspécifiques
- la durée de vie de l'espèce

Les fluctuations saisonnières ont un effet évident sur les populations végétales. Pour les espèces animales, ces fluctuations peuvent résulter des mouvements migratoires, de l'existence de plusieurs générations annuelles ou d'une mortalité importante en fin de la période de reproduction (p. ex. saumons).

Par exemple dans nos régions tempérées, on distingue grossièrement 3 types d'oiseaux:

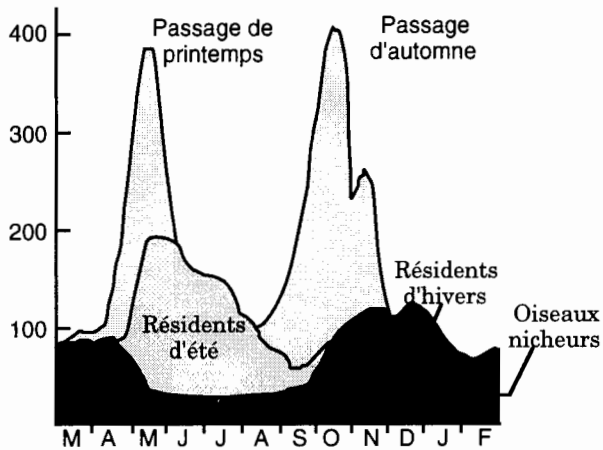
- les nicheurs
- les migrateurs
- les hivernants



Du point de vue de l'abondance de ces populations, on distingue chez les oiseaux des zones boréales et australes deux mouvements migratoires chaque année. Le premier coïncide avec l'arrivée des populations dans les aires de nidifications (printemps) et le second marque le déplacement vers les zones d'hivernage (automne).

On observe ainsi, dans les populations aviennes migratrices deux pics liés aux passages migratoires, l'un au printemps l'autre en automne, correspondant respectivement aux passages aller et retour (figure 10.7.).

## X. Evolution des populations

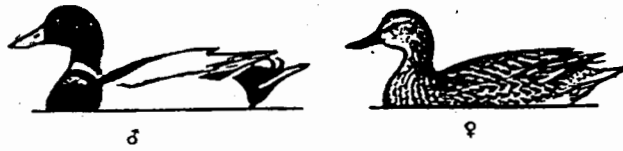


*Figure 10.7.:* Fluctuation d'abondance des diverses populations d'oiseaux dans une forêt de l'Ohio au cours du cycle annuel

Les distances parcourues durant les migrations annuelles sont considérables et peuvent dans les cas extrêmes atteindre jusqu'à 56'000 km. C'est le cas pour la sterne arctique (*Sterna paradisea*) qui niche dans les zones subpolaires (Nord ouest du Groenland et île d'Ellesmere), et hiverne dans la péninsule antarctique.

Les figures 10.8., 10.9. et 10.10. présentent des exemples des oiseaux de la région lémanique.

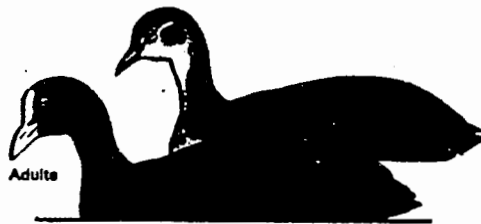
## Dynamique des populations



Canard col vert , 57 cm



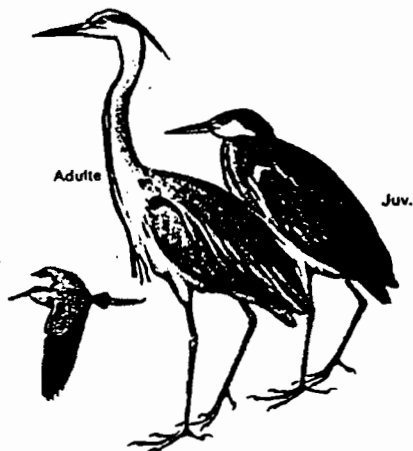
Grèbe huppé, 47 cm



Foulque, 37 cm



Grèbe castagneux, 26 cm



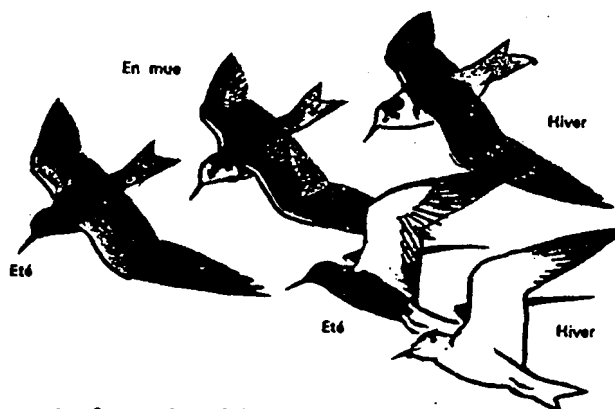
Héron cendré, 90 cm

*Figure 10.8.: Exemples d'oiseaux nicheurs de l'écosystème lémanique*

## X. Evolution des populations

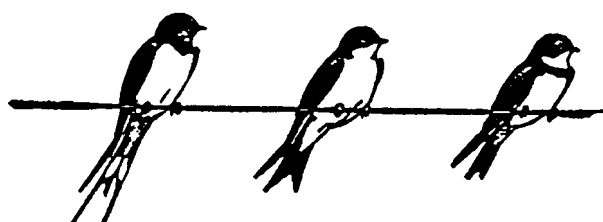


Sarcelle d'été, 37 cm

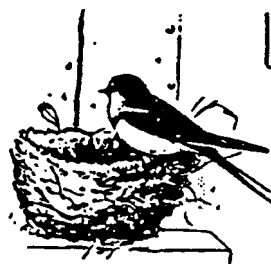


Gufettes, 22 - 25 cm

Les hirondelles, 12 - 19 cm



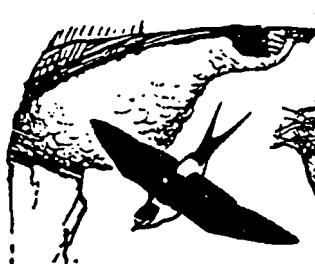
H. DE CHEMINÉE H. DE FENÊTRE H. DE RIVAGE



H. DE CHEMINÉE



H. DE FENÊTRE



H. ROUSSELINÉ



H. DE RIVAGE

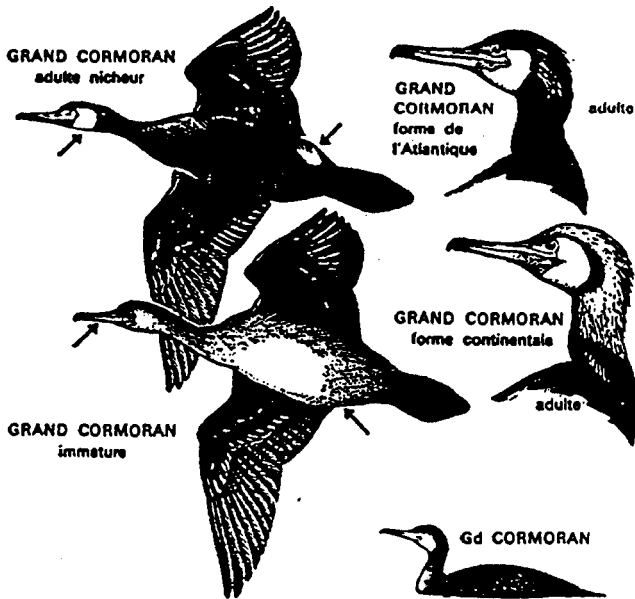
- **Hirondelle de fenêtre** *Delichon urbica*  
Tache blanche au croupion, dessous tout blanc.
- **Hirondelle de cheminée** *Hirundo rustica*  
Queue très fourchue, gorge sombre.
- **Hirondelle rousseline** *Hirundo daurica*  
Tache roussâtre au croupion; gorge pâle.
- **Hirondelle de rivage** *Riparia riparia*  
Dessus brun, bande pectorale.
- **Hirondelle de rochers** *Ptyonoprogne rupestris*  
Dessus brun; dessous blanchâtre-brunâtre, sans bande pectorale; queue carrée avec taches blanches quand elle est étalée.

Figure 10.9.: Exemples d'oiseaux migrateurs de l'écosystème lémanique

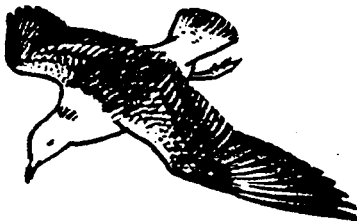
## Dynamique des populations



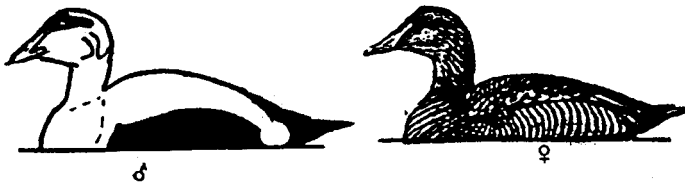
Sarcelle d'hiver, 35 cm



Grand cormoran, 90 cm



Goéland brun, 53 cm



Eider, 58 cm

*Figure 10.10.: Exemples d'oiseaux hivernants de l'écosystème lémanique.*

## X. Evolution des populations

### 10.5.1.3. Les espèces introduites

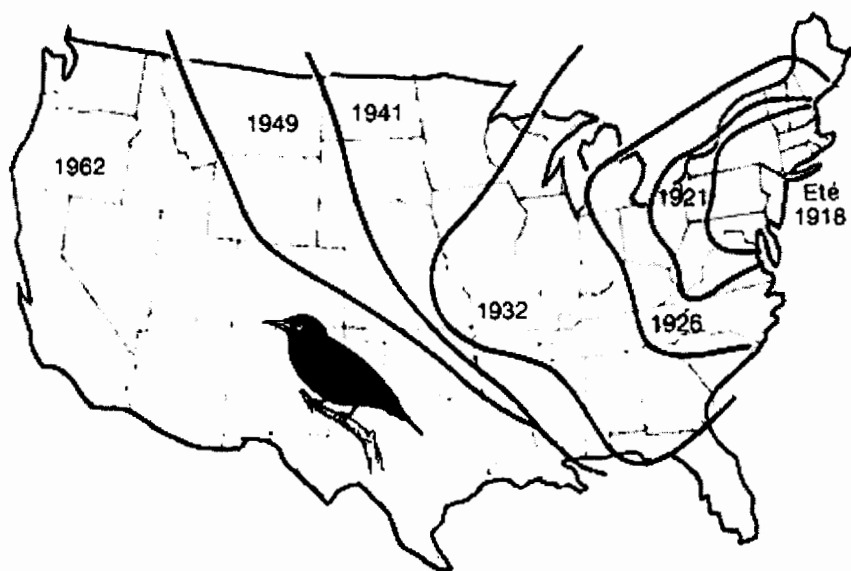
Une espèce, une fois introduite se développe en nombre et dans l'espace. Plusieurs exemples peuvent être donnés illustrant ce phénomène.

- Le lapin en Australie.

En 1859, 12 couples de lapins ont été introduits. En 1900, on a estimé la population à plus de 500 mio d'individus.

- L'étourneau d'Europe (*Sturnus vulgaris*) aux USA.

la figure 10.11. illustre l'expansion spatiale de l'étourneau d'Europe depuis 1918 à 1962.



*Figure 10.11.: Expansion de l'étourneau d'Europe aux USA entre 1918 et 1962*

- Le pic boeuf en Amérique centrale (1960).
- Les insectes.
  - Le phylloxera (puccinon introduit en Europe vers 1870) provoque par ses piqûres des nécroses fatales aux variétés de vignes européennes alors qu'ils sont inoffensifs pour les variétés américaines.
  - Le doryphore a été introduit en France en 1921 et a atteint l'Oural en 1970.

Le développement des espèces introduites est souvent facilité par le fait qu'elles se trouvent dans un environnement dans lequel son prédateur naturel est absent.

**10.5.1.4. Les espèces déclinantes**

De nombreuses espèces végétales et animales sont en voie d'extinction à cause de facteurs anthropogéniques. On évalue à plus de 25'000 espèces déclinantes, le nombre d'espèce vouées à une disparition quasi certaine d'ici la fin de ce siècle.

La probabilité d'extinction d'une espèce (pour les mammifères supérieurs) peut s'écrire selon l'équation de Pielou:

$$p_0(t) = \left( \frac{e^{(b-m)t} - 1}{\frac{b}{m} \cdot e^{(b-m)t} - 1} \right)^N \quad (\text{si } b \neq m)$$

- avec:  $p_0(t)$ : probabilité d'extinction d'une espèce au temps t  
b: taux de natalité  
m: taux de mortalité  
N: effectif

Si b tend vers m l'équation devient:

$$p_0(t) = \left( \frac{b \cdot t}{1 + b \cdot t} \right)^N$$

On retrouve dans la législation suisse la liste des espèces à protéger pour la flore et la faune indigène (liste ci-après, Ordonnance sur la Protection de la Nature et du paysage, OPN, *annexe 1*). A cette liste, on peut encore ajouter celle figurant dans la loi sur la chasse (*annexe III*) ou encore celle concernant le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction.



*Annexe 2*  
(art. 20, 1<sup>er</sup> al.)

**Liste de la flore protégée**

*Latin*

Phyllitis scolopendrium  
 Polystichum setiferum  
 Polystichum braunii  
 Adiantum capillus-veneris  
 Matteuccia struthiopteris  
 Ephemera helvetica  
 Carex baldensis  
 Calla palustris  
 Asphodelus albus  
 Paradisea liliastrum  
 Lilium martagon  
 Lilium bulbiferum, les deux espèces  
 Fritillaria meleagris  
 Tulipa, toutes les espèces  
 Erythronium dens-canis  
 Leucojum aestivum  
 Iris sibirica  
 Iris pseudacorus  
 Gladiolus, toutes les espèces  
 Orchidaceae, toutes les espèces  
 Lychnis coronaria  
 Dianthus glacialis  
 Dianthus gratianopolitanus  
 Dianthus superbus  
 Nymphaea alba  
 Nuphar, toutes les espèces  
 Paeonia officinalis  
 Aquilegia alpina  
 Delphinium elatum  
 Anemone silvestris  
 Pulsatilla vulgaris  
 Adonis vernalis  
 Papaver alpinum  
 Drosera, toutes les espèces  
 Sempervivum wulfeni  
 Sempervivum grandiflorum  
 Sorbus domestica

*Français*

la langue de cerf  
 le polystic à dents sétacées  
 le polystic de Braun  
 l'adiantum cheveu de Vénus  
 la fougère-autruche  
 l'éphédre de Suisse  
 le carex du Mont Baldo  
 la calla des marais  
 l'asphodèle blanc  
 la paradisie faux lis  
 le lis martagon  
 le lis orangé, les deux espèces  
 la fritillaire  
 la tulipe sauvage, toutes les espèces  
 la dent-de-chien  
 la nivéole d'été  
 l'iris de Sibérie  
 l'iris jaune  
 le glaïeul, toutes les espèces  
 les orchidées, toutes les espèces  
 le lychnis coronaire  
 l'œillet des glaciers  
 l'œillet de Grenoble  
 l'œillet superbe  
 le nymphéa (nénuphar blanc)  
 le nénuphar, toutes les espèces  
 la pivoine officinale  
 l'ancolie des Alpes  
 le delphinium pied d'alouette  
 l'anémone silvestre  
 la pulsatile vulgaire  
 l'adonis du printemps  
 le pavot des Alpes  
 les rossolis, toutes les espèces  
 la joubarbe jaune  
 la joubarbe à grandes fleurs  
 le cormier

*Latin*

Dictamnus albus  
 Daphne cneorum  
 Daphne alpina  
 Eryngium alpinum  
 Androsace, toutes les espèces  
 Armeria, toutes les espèces  
 Gentiana pneumonanthe  
 Eritrychium nanum  
 Dracocephalum, toutes les espèces  
 Artemisia, toutes les petites espèces  
 alpines  
 Myosotis rehsteineri

*Français*

le dictame blanc  
 le daphné caméléé  
 le daphné des Alpes  
 le panicaut des Alpes (chardon bleu)  
 l'androsace, toutes les espèces  
 l'arméria, toutes les espèces  
 la gentiane pneumonanthe  
 l'eritrichium nain  
 le dracocéphale, les deux espèces  
 l'armoïse, toutes les petites espèces  
 alpines  
 le myosotis de Rehsteiner

*Annexe 3*  
(art. 20, 2<sup>e</sup> al.)

**Liste de la faune protégée**

<i>Latin</i>	<i>Français</i>
<i>Invertebrata</i>	<i>Invertébrés</i>
Formica (rufa, aquilonia, lugubris, polycтена, pratensis, truncorum)	les fourmis rousses (le groupe)
Lucanus cervus	le lucane cerf-volant
Dorcardion fuliginator	le dorcardion fuligineux
Manthis religiosa	la mante religieuse
Odonata	toutes les libellules
Ascalaphus sp.	les ascalaphes
Lepidoptera, les espèces suivantes:	les papillons diurnes, les espèces suivantes:
Parnassius apollo	l'apollon
Parnassius mnemosyne	le semi-apollon
Papilio machaon	le grand porte-queue, machaon
Iphiclides podalirius	le flambe
Antocharis cardamines	l'aurore
Araschnia levana	la carte géographique
Colias palaeno	le solitaire
Apatura iris	le grand mars changeant
Limnitis camilla	le petit silvain
Argynnis paphia	le tabac d'Espagne
Polygonia c-album	le gamma
Neptis rivularis	le sylvain cénobite
Erebia christi	le moiré du Simplon
Erebia sudetica	le moiré des Sudètes
Nymphalis antiopa	le morio
Nymphalis polychloros	la grande tortue
Boloria aquilonaris	le nacré de la canneberge
Coenonympha oedippus	le satyre oedipe
Coenonympha hero	le mélibée
Chazara briseis	l'ermite
Everes argiades	le petit porte-queue
Maculinea alcon	l'azuré des mouillères
Maculinea arion	l'azuré du serpolet
Maculinea teleius	l'azuré de la sanguisorbe
Maculinea nausithous	l'azuré des paluds
Eurodryas aurinia	le damier de la succise
Lycaena dispar	le cuivré des marais

<i>Latin</i>	<i>Français</i>
<i>Vertebrata</i>	<i>Vertébrés</i>
Chiroptera	toutes les chauves-souris
Reptilia	tous les reptiles (serpents, lézards, orvets)
Amphibia	tous les batraciens (grenouilles, crapauds, salamandres, tritons)
Erinaceus europaeus	le hérisson

1. 4. 91 – 80

19

451.1

Protection de la nature et du paysage

*Annexe 4*  
(art. 20, 4<sup>e</sup> al.)

**Liste des espèces animales à protéger au niveau cantonal**

<i>Latin</i>	<i>Français</i>
Soricidae	toutes les musaraignes
Gliridae	tous les gliridés (loirs, lérots, muscardins)
Microtus nivalis	le campagnol des neiges
Mus posciavinus	la souris du tabac
Mycromys minutus	la souris des moissons

## X. Evolution des populations



*Figure 10.12.: Espèce disparue: le Dodo; plus jamais ça?*

---

## 11. BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

---

### LIVRES

- J. Blondel: Biogéographie et écologie, Masson éditeur, Paris (1979)
- P. Dreux: Précis d'écologie, Presses universitaires de France, Paris (1986)
- R. Dajoz: Précis d'écologie, Dunod éditeur, Paris (1971)
- E.P. Odum: Ecologie, Doin éditeur, Paris (1976)
- O. Paradis: Ecologie, Decarie éditeur, Montréal (1979)
- F. Ramade: Ecologie des ressources naturelles, Masson éditeur, Paris (1981)
- F. Ramade: Eléments d'écologie, écologie fondamentale, Mac Graw-Hill éditeur, Paris (1987)
- W. Matthey,  
E. Della Santa: Manuel pratique d'écologie, Payot, Lausanne (1984)
- F. Ramade: Les catastrophes écologiques, Mac Graw-Hill, Paris (1987)
- F. Ramade: Eléments d'écologie, écologie appliquée, Mac Graw-Hill éditeur, Paris (1989)
- H. Wildermuth: Nature, pile et face, L.E.P. Loisir et Pédagogie éd., Lausanne (1989)

### REVUES GENERALES:

NATURE, AMBIO, NATUROPA.

Publications de la Ligue suisse pour la protection de la nature.

Pour la science

Ciel et espace