

SCIENCES SUP

Cours

Master • CAPES • Agrégation

ÉCOSYSTÈMES

Structure, Fonctionnement, Évolution

4^e édition

***Serge Frontier
Denise Pichod-Viale
Alain Leprêtre
Dominique Davoult
Christophe Luczak***

DUNOD

Table des matières

AVANT-PROPOS

V

PLAN DU LIVRE

IX

CHAPITRE INTRODUCTIF • PREMIÈRES DÉFINITIONS

1

0.1 Définition de l'écologie et vocabulaire de départ

1

0.2 Théorie générale des systèmes

3

Encart 0.1 La complexité

3

0.2.1 Les éléments dépendent les uns des autres dans leurs fonctionnements et leurs évolutions

5

0.2.2 En résulte l'émergence de propriétés globales du système

8

0.2.3 En retour, l'ensemble agit sur les parties

9

0.3 Boucles de contrôle et analyse cybernétique

10

0.3.1 Feed-backs positifs et négatifs

10

0.3.2 L'organisation hiérarchique

11

0.4 Caractères systémiques identifiant plus particulièrement les écosystèmes

14

0.4.1 Les écosystèmes sont fondamentalement structurés dans l'espace et dans le temps

14

0.4.2 Les interactions sont portées par des flux d'énergie et de matière. Les flux de matière sont fermés (cycliques) ; les flux d'énergie sont ouverts et dissipatifs

16

PARTIE 1 • LA MATIÈRE ET L'ÉNERGIE

CHAPITRE 1 • L'ÉNERGIE DANS L'ÉCOSYSTÈME

19

1.1 Le rayonnement solaire

19

1.1.1 Composition en longueurs d'onde du rayonnement solaire ; rôles des différentes longueurs d'onde dans la biosphère

20

1.1.2 Quantités d'énergie incidentes

24

1.2 Devenir de l'énergie incidente

25

1.2.1 Dans l'atmosphère

25

1.2.2 Dans l'eau

27

Encart 1.1 Théorie et méthodes d'étude de l'absorption lumineuse dans l'eau

31

1.3	Action biologique de la lumière	35
1.3.1	La photosynthèse	35
1.3.2	Action biologique des rythmes d'éclairement	38
1.4	L'énergie auxiliaire	42
1.4.1	Énergie de mise en mouvement des masses d'eau et d'air	43
1.4.2	Une énergie de covariance fondamentale (surtout en écologie aquatique) : la turbulence	46
Encart 1.2	La diffusion turbulente	49
1.4.3	Importance des alternances temporelles	50
1.4.4	L'énergie auxiliaire secondaire	53
1.4.5	Conclusion : schéma général de l'écosystème	56
1.5	Répartition des températures dans l'air, l'eau et le sol – Conséquences écologiques	58
1.5.1	Températures de l'atmosphère	59
1.5.2	Température du sol	60
1.5.3	Température de l'eau dans les mers et les lacs	61
Encart 1.3	Résistance au mélange en hydrologie	63
1.6	Réponses des organismes aux variations de température	70
1.6.1	Action de la température sur la rapidité des processus biologiques	70
1.6.2	Résistance thermique des espèces	72
1.6.3	Conséquences sur les répartitions spatio-temporelles des espèces	73
1.6.4	Influence de la température sur les développements individuels	74
CHAPITRE 2 • L'EAU DANS L'ÉCOSYSTÈME		77
2.0	Généralités	77
2.0.1	Propriétés physiques de l'eau intervenant dans son action sur la biomasse et sur les écosystèmes	77
2.0.2	Quantités actuelles d'eau sur la planète ; cycle de l'eau	79
2.1	L'eau liquide libre	81
2.1.1	Substances dissoutes	81
2.1.2	Le pH	88
Encart 2.1	Le pH	88
2.1.3	Concept d'hydroclimat	94
Encart 2.2	Les diagrammes T-S	94
2.2	L'eau dans l'atmosphère. Climats	96
2.2.1	Humidité de l'air	96
2.2.2	Pluies et brouillards. Déserts	98
2.2.3	Combinaison humidité-température : climatologie	98
Encart 2.3	Répartition mondiale des déserts	99
Encart 2.4	Quelques descripteurs classiques du climat global	101
2.2.4	Réactions des communautés vivantes aux facteurs climatiques	103
Encart 2.5	Les biomes et les zonations	107
2.3	L'eau dans le sol	111
2.3.1	Compartiments et quantités totales de l'eau dans le sol	111
Encart 2.6	Granulométrie du sol	112

2.3.2	Rôles multiples de l'eau dans le sol	115
2.3.3	Action de l'eau dans la formation et l'évolution d'un sol	121
Encart 2.7	Quelques autres types de sols	130
2.4	L'eau dans les organismes	134
2.4.1	Écosystèmes aquatiques : problèmes de pression osmotique	134
2.4.2	Écosystèmes terrestres : problèmes de sécheresse	135
2.4.3	Interaction sol/tapis végétal dans le bilan hydrique	139
CHAPITRE 3 • BIOMASSE ET PRODUCTION		143
3.0	Introduction : flux d'énergie et cycles de matière. Chaînes et niveaux trophiques	143
3.0.1	Transits et stockages de l'énergie	143
3.0.2	Les cycles de matière	145
3.0.3	Les réseaux trophiques	146
3.1	La biomasse	148
3.1.1	Définition	148
3.1.2	Composition moyenne	149
3.1.3	Distributions et répartitions	150
3.1.4	Concept de « biomasse auxiliaire »	155
3.2	La production primaire	156
3.2.1	Notion de production. Définition de la production primaire. Notions de productivité et de <i>turn-over</i>	156
3.2.2	La photosynthèse	158
3.2.3	Rendements de la photosynthèse	164
3.2.4	Influence des conditions environnantes sur la production primaire	166
3.2.5	Ordres de grandeur de production primaire	174
3.3	La production secondaire	176
3.3.1	Mesure de la production secondaire	176
Encart 3.1	Mesure indirecte de la production secondaire du zooplancton par le bilan des rapports entre les quantités de carbone, d'azote et de phosphore dans la biomasse (Le Borgne, 1978)	181
3.3.2	Rendements énergétiques	191
3.4	Détritivores et décomposeurs	196
3.4.1	Définitions, rôles dans l'écosystème	196
3.4.2	Initialisation de nouvelles chaînes alimentaires	200
3.4.3	La respiration du sol	202
3.4.4	Vitesses de minéralisation	202
3.5	Une autre analyse des réseaux trophiques : circulation de l'énergie entre classes de tailles	204
3.5.1	Historique : critique de l'analyse classique de l'écosystème en termes de niveaux trophiques	204
3.5.2	Analyse de l'écosystème par classes de tailles d'organismes	204
3.5.3	Cas des détritus : la « cascade »	207
3.5.4	Théorie générale d'après Cousins	207
3.5.5	Conclusion	209
Annexe 3.1	Mesures et estimations de la biomasse	210
Annexe 3.2	Mesures de la production primaire	214

PARTIE 2 • LES INTERACTIONS

CHAPITRE 4 • INTERACTIONS BIOTIQUES

4.1	Action des organismes sur leur environnement physico-chimique	223
4.1.1	Action sur les radiations solaires	224
4.1.2	Mise en mouvement et malaxage du substrat	226
4.1.3	Fixation et induration des sols et sédiments	227
4.1.4	Microclimats	229
4.1.5	Action de la végétation sur le climat régional ou « mésoclimat »	230
4.1.6	Répartition de la matière organique	230
4.2	Un cas extrême de contrôle du milieu physico-chimique par les organismes qui y vivent : l'« écosystème sol »	232
4.2.1	Altération de la roche-mère	232
4.2.2	Incorporation de la matière organique	232
4.2.3	Le résultat : l'humus	234
Encart 4.1	Différents types d'humus	235
4.2.4	Évolution couplée sol-végétation	236
4.2.5	Dégradation et protection des sols par l'Homme	238
4.3	Interactions interspécifiques	240
4.3.1	Interactions trophiques	240
4.3.2	Interactions non trophiques	248
4.3.3	L'anthropisation	251
Encart 4.2	Le feu	253
4.4	Interactions intraspécifiques	255
4.4.1	Interactions entre classes d'âge ou entre générations d'une même espèce	255
4.4.2	Communications chimiques entre individus	258
4.4.3	Communications comportementales entre individus	258

CHAPITRE 5 • COOPÉRATION ENTRE DE NOMBREUSES ESPÈCES INTERACTIVES :

X LES RECYCLAGES DE MATIÈRE

5.0	Introduction	259
5.1	Le cycle du carbone	260
5.1.1	Stocks et flux totaux actuels dans la biosphère	260
5.1.2	Le carbone fossile	261
5.1.3	Il existe une régulation du taux de atmosphérique CO ₂	263
5.1.4	Bilan local de la photosynthèse	265
5.1.5	Cycle particulier du carbonate de calcium	266
Encart 5.1	La forêt, le carbone et l'oxygène	268
5.1.6	Dégradation de la matière organique en milieu anaérobie	270
5.2	Le cycle de l'azote	271
5.2.1	Fixation de l'azote atmosphérique	271
5.2.2	Nutrition azotée des plantes supérieures	275
5.2.3	Minéralisation de l'azote organique et son recyclage	276
5.2.4	Blocage du cycle de l'azote	277

5.2.5	Dénitrification	277
5.2.6	Cycles longs et cycles courts	278
5.2.7	Fixation et recyclage de l'azote à l'échelle planétaire	280
5.3	Le cycle du phosphore	282
5.4	Le cycle du soufre	285
5.5	Le cycle du silicium	286
5.6	Autres cycles biogéochimiques	287
5.6.1	Calcium	287
5.6.2	Oligo-éléments	287
5.7	Interactions entre cycles. Effets de la pollution chimique	287
CHAPITRE 6 • DYNAMIQUE DES POPULATIONS ET DES COMMUNAUTÉS		289
6.0	Définitions de départ. Différents modes d'étude d'une population	289
6.0.1	Définitions	289
Encart 6.1	Apport de la Génétique à l'étude de la dynamique des populations	290
6.0.2	Description d'une population : méthodes	292
6.0.3	Dynamique d'une population : modélisation	296
6.1	« Statique » et « cinétique » des populations : pratique	299
6.1.1	Distributions instantanées de caractères démographiques	299
6.1.2	Suivi des cohortes	302
6.1.3	Occupation de l'espace par une population	308
6.1.4	Occupation de l'espace-temps	311
6.2	Modèles de mortalité	312
6.2.1	Taux instantané de mortalité m	312
6.2.2	Mortalité sur un intervalle de temps non très petit	313
6.2.3	Estimation du taux instantané de mortalité dans les conditions naturelles	315
6.2.4	Complexifications du modèle de mortalité	315
6.3	Modèles de croissance	317
6.3.1	Modèle exponentiel	318
6.3.2	Modèle logistique : équation de Verhulst	319
6.3.3	Modèle de Von Bertalanffy ou d'Ivlev	321
6.3.4	Équation de Gompertz	326
6.3.5	Choix du modèle à adopter	327
6.3.6	Croissance en longueur et croissance en poids	329
6.3.7	Quelques autres modèles de croissance	332
6.4	Combinaison des lois de croissance et de mortalité	332
6.4.1	Bilan fécondité/mortalité	332
6.4.2	Courbe d'Allen	333
6.5	Modèles à temps discret	335
6.5.1	Modèles à temps discret appliqués à l'effectif total d'une population	335
6.5.2	Introduction des classes d'âge : matrices de transition	336
6.6	Modèles dynamiques à deux espèces	340
6.6.1	Modèle historique proie-prédateur de Lotka et Volterra	340

6.6.2	Différents types d'évolutions périodiques de deux populations interactives	341
6.6.3	Méthode des lieux géométriques	343
6.6.4	Insuffisances et complexifications possibles de ces modèles	355
6.7	Dynamiques à plus de deux espèces ; dynamique des communautés	360
6.7.1	Comportement général des modèles à plus de deux espèces	360
6.7.2	Modèles de réseaux trophiques	363
6.8	En manière de conclusion : « le hasard et la nécessité »	365
Annexe 6.1	Étude mathématique de la courbe de croissance de Gompertz	367

PARTIE 3 • ESQUISSE D'UNE THÉORIE DES ÉCOSYSTÈMES

CHAPITRE 7 • LES STRUCTURES	373
7.1 Assemblages d'espèces	374
7.1.1 Description des associations d'espèces	374
7.1.2 Recherche d'hypothèses explicatives	377
7.2 Diversité taxinomique	378
7.2.1 Indice fondé sur un modèle hypothétique de distribution des individus en espèces : l'indice de diversité de Gleason	379
Encart 7.1 Une nouvelle discipline pour l'étude de la diversité des écosystèmes : l'écologie moléculaire	380
7.2.2 Indice indépendant de toute hypothèse de distribution individus/espèces : l'indice de diversité Shannon	384
7.2.3 Distributions des individus en espèces : diagrammes rangs fréquences (DRF)	386
Annexe 7.1 Théorie de l'information. Entropie. Indice de diversité de Shannon. Distributions d'espèces (DRF)	399
CHAPITRE 8 • L'INTÉGRATION DES STRUCTURES : LES FONCTIONS. LA « FONCTION DIVERSITÉ »	413
8.1 L'intégration de l'espèce dans l'écosystème	413
8.1.1 Le concept de niche écologique	413
8.1.2 Le concept de stratégie démographique	421
8.2 L'intégration de la communauté dans l'écosystème	430
8.2.1 Signification écologique de la diversité taxinomique : la « diversité fonctionnelle »	430
Encart 8.1 « Effet d'île » sur la prédation, la compétition et la diversité : synthèse	437
8.2.2 Échelles spatio-temporelles, emboîtements, structures hiérarchisées	438
8.2.3 Stabilité et notions connexes	440
8.2.4 Conclusions sur la « diversité fonctionnelle ». Un peu d'épistémologie	451
CHAPITRE 9 • L'ÉVOLUTION DES STRUCTURES ET DES SYSTÈMES	457
9.1 Évolution des écosystèmes	457
9.1.1 Succession écologique « normale » ou « progressive »	457
Encart 9.1 Principaux traits de l'évolution d'un écosystème lors de la succession « typique » ou « progressive »	463
9.1.2 Évolution « régressive » sous l'action d'un stress : déstructuration ou « rajeunissement » de l'écosystème	465

9.1.3	Vieillessement de certains écosystèmes	468
9.1.4	Action de l'Homme	470
9.2	Exploitation des écosystèmes	474
9.2.1	« Exploitation » d'un écosystème par un phénomène physique	474
9.2.2	Exploitation d'un écosystème par un autre	476
9.2.3	Exploitation d'un écosystème par l'Homme	485
9.2.4	Conclusions sur l'effet des perturbations et des exploitations sur les écosystèmes naturels et anthropisés	486
CHAPITRE 10 • INSERTION DE L'HOMME DANS L'ÉCOSYSTÈME PLANÉTAIRE		491
10.0	Singularité/banalité des « systèmes humains », sous-systèmes de l'écosystème planétaire	491
10.1	Écologie généralisée : L'énergie auxiliaire humaine	493
10.1.1	Nature de cette énergie	493
10.1.2	Son utilisation dans le cadre des agrosystèmes	494
10.2	Écologie généralisée : La « biomasse auxiliaire humaine », sa création et sa gestion	495
10.3	Écologie généralisée : Analyse des couplages entre sociétés humaines de niveaux de technicité différents	497
10.3.1	Couplage entre ville et campagne	498
10.3.2	Couplage entre pays industrialisés et pays dits « en développement »	499
10.4	Place de l'Homme dans l'écosystème planétaire	502
10.4.1	Nécessité d'une perception de son rôle	502
10.4.2	L'Homme, constituant-partenaire, découvre sa dépendance vis-à-vis de l'écosystème planétaire	503
10.4.3	Une contradiction pour l'Homme : gérer les écosystèmes en limitant sa propre pullulation	504
10.5	L'homme destructeur ; les dégâts sont-ils réparables ?	506
10.5.1	Le public prend acte de son implication	506
10.5.2	Les dégâts majeurs	508
10.6	Des solutions sont possibles mais urgentes	511
10.7	L'éco-économie : choisir des stratégies écologiques	514
10.7.1	Les choix	516
10.7.2	Les acteurs de ces choix stratégiques	518
10.7.3	Les moyens et les alliés pour établir cette « éco-économie »	520
10.8	Les probabilités d'échec. Responsabilité de l'homme face au futur	524
10.9	Conclusion	529
ÉPILOGUE • POUR UNE ÉCOLOGIE SYSTÉMIQUE		535
INDEX DES SUJETS TRAITÉS		
SUR LE WEB (site : http://www.dunod.com) :		
Bibliographie		
Annexe A Théories des fractales et écologie		
Annexe B Dynamique chaotique		
Annexe C Interface Écologie/Mathématiques		

Serge Frontier
Denise Pichod-Viale
Alain Leprêtre
Dominique Davoult
Christophe Luczak



4^e édition

ÉCOSYSTÈMES

Structure, Fonctionnement, Évolution

Cet ouvrage s'adresse aux étudiants en Master de Sciences de la Vie, aux candidats aux concours de l'enseignement, ainsi qu'aux chercheurs désirant s'initier à une analyse moderne des écosystèmes. Il ne requiert que des connaissances élémentaires en biologie, physique, chimie, et mathématiques.

L'ouvrage expose les grandes règles présidant à la structure, au fonctionnement et à l'évolution des systèmes écologiques, considérés dans l'optique systémique actuelle. La première partie traite de la **matière** et de l'**énergie**, supports physiques des systèmes écologiques. La seconde aborde les **interactions** entre composants de ces systèmes. La troisième ébauche une **théorie des écosystèmes**, puis éclaire de cette vision une réflexion moderne sur la place de l'Homme dans les écosystèmes, de l'échelle locale à l'échelle planétaire.

Cette quatrième édition contient des mises à jour de données fondamentales (relatives, notamment, aux cycles de matière), des techniques (marquage isotopique), des idées (réexamen de la relation diversité/stabilité), et enfin des problématiques récentes, notamment celle des dangers encourus par l'écosystème planétaire face à une exploitation humaine inconsidérée.

SERGE FRONTIER
est professeur honoraire
de l'université Lille 1.

DENISE PICHOD-VIALE
est professeur honoraire
de l'université de Corse.

ALAIN LEPRÊTRE
est professeur à l'université Lille 1.

DOMINIQUE DAVOULT
est professeur à l'université
Pierre et Marie Curie - Paris 6
(UPMC).

CHRISTOPHE LUCZAK
est maître de conférences à
l'université d'Artois.

MATHÉMATIQUES

PHYSIQUE

CHIMIE

SCIENCES DE L'INGÉNIEUR

INFORMATIQUE

SCIENCES DE LA VIE

SCIENCES DE LA TERRE



6656532

ISBN 978-2-10-051935-4



www.dunod.com

