

# éléments d'écologie

## écologie fondamentale

2<sup>e</sup> édition

FRANÇOIS RAMADE



06980/2

EDISCIENCE  
international

Ecl 4

# éléments d'écologie

## écologie fondamentale

2<sup>e</sup> édition

FRANÇOIS RAMADE



06980/2

6980 2/2



EDISCIENCE  
international

1994

# TABLE DES MATIÈRES

Préface .....	V
Introduction .....	VII
<b>Chapitre I. La notion de biosphère .....</b>	<b>1</b>
Qu'est-ce que la biosphère ? .....	1
• Définition et structure .....	1
• Ecosphère et biogenèse .....	2
Formation de la biosphère et origines de la vie .....	5
Les premières atmosphères .....	5
La formation de l'atmosphère actuelle .....	10
La biogenèse .....	11
La différenciation et l'évolution de la biosphère .....	12
Apparition des eucaryotes .....	16
Différenciation des organismes supérieurs : plantes et animaux. Colonisation des continents .....	16
Gaïa et l'avenir de la biosphère .....	22
Origine du flux d'énergie dans la biosphère : la photosynthèse .....	22
Le flux de l'énergie dans l'écosphère .....	25
Les mouvements de la terre .....	25
• Atmosphère et climats .....	31 X
Structure de l'atmosphère .....	32
Les mécanismes de la circulation atmosphérique .....	34
Rôle des échanges thermiques océan-atmosphère .....	37
• Les climats dans la biosphère .....	38 X
Notion d'écosystème .....	46
Zonation des macroécosystèmes : les grandes subdivisions de la biosphère .....	51
Les grands biomes, leur répartition en latitude .....	52
• Biomes continentaux .....	52
• Macroécosystèmes aquatiques .....	54
Zonation en altitude .....	55
<b>Chapitre II. Les facteurs écologiques, leur influence sur les êtres vivants .....</b>	<b>63</b>
Notion de facteurs limitants .....	63
Loi du minimum .....	64

Loi de tolérance .....	64	
- Adaptation aux facteurs de l'environnement .....	66	
Sélection naturelle et adaptation écologique .....	69	
- Classification des facteurs écologiques .....	70	
Notion de variable écologique fondamentale .....	72	
- L'action des principaux facteurs limitants .....	73	
Facteurs climatiques .....	73	
x Lumière .....	73	H
x L'adaptation des végétaux à l'éclairement .....	74	
- Photopériode .....	77	+ *
Température .....	79	*
Influence des températures extrêmes .....	80	
- Quiescence et diapause .....	83	
Invertébrés homodynames et hétérodynames .....	84	
Induction de la diapause .....	85	
- Adaptations morphologiques aux facteurs climatiques ..	87	
- Pluviométrie et hygrométrie .....	90	
Adaptation des êtres vivants aux conditions hydri- ques .....	95	
Adaptation des végétaux à la sécheresse .....	95	
Adaptation physiologique des plantes à la sèche- resse .....	96	
- Adaptation des animaux à la sécheresse .....	97	x
Le vent .....	100	+
La neige .....	100	+
Action combinée des facteurs climatiques .....	102	
Influences méso- et microenvironnementales .....	103	
Facteurs hydrologiques .....	105	
Facteurs physiques en milieu aquatique .....	106	
Facteurs chimiques en milieu aquatique .....	108	
Gaz dissous .....	108	
Salinité .....	110	
Combinaison des facteurs écologiques en milieu aquatique .....	111	
* Facteurs édaphiques .....	112	
y Caractères physiques des sols .....	112	-
- Texture des sols .....	112	
Structure des sols .....	114	
Hygrométrie des sols .....	114	
Facteurs chimiques des sols .....	115	
pH des sols .....	115	
Éléments minéraux .....	117	

Facteurs biotiques .....	122
Facteurs physico-chimiques d'origine biotique .....	122
Facteurs trophiques de nature biotique .....	123
Facteurs intraspécifiques .....	123
Facteurs interspécifiques .....	123
Interaction et effets combinés des divers facteurs écologiques .....	124
Formation des sols (pédogenèse) .....	124
Formation de l'humus .....	125
Types de l'humus .....	127
Processus biochimiques de la formation de l'humus .....	132
Evolution des sols .....	133
Profil des sols .....	134
Classification des sols .....	136
Podzols .....	136
Sols bruns forestiers .....	137
Tchernozem .....	137
Sols ferrugineux et ferralitiques .....	137
Dégradation des sols ferralitiques .....	138
Sols hydromorphes .....	139
Caténa des sols .....	139
<b>Chapitre III. Ecologie des populations .....</b>	<b>141</b>
Méthodes d'étude des effectifs .....	142
Evaluations absolues d'effectifs .....	142
Estimations d'effectifs .....	143
Dénombrements à vue .....	143
Méthode par prélèvement d'échantillons .....	143
Méthode des piégeages .....	144
Méthode par capture et recapture .....	144
Méthode par comptage direct .....	145
Méthodes indirectes d'étude des populations .....	146
Détermination de l'âge .....	147
Principaux paramètres écologiques propres aux populations .....	148
Densité et abondance relative .....	148
Natalité et mortalité .....	149
Tables et courbes de survie .....	150
Tables de survie .....	150
Diagrammes de Lexis .....	151
Courbes de survie .....	152

Tables de fécondité .....	154
Sex ratio .....	156
Pyramides des âges .....	157
Lois de croissance des populations .....	158
Taux intrinsèque d'accroissement naturel et croissance exponentielle .....	158
Calcul de $r$ .....	159
Temps de doublement .....	160
Taux intrinsèque d'accroissement naturel, natalité et mortalité .....	160
Loi de croissance des populations en présence de facteurs limitants .....	162
Combinaison de la natalité et de la mortalité : les matrices de Leslie .....	165
Fluctuation dans le temps des populations naturelles ...	168
Populations stables .....	169
Populations cycliques .....	169
Fluctuations saisonnières .....	170
Fluctuations annuelles .....	170
Fluctuations pluriannuelles .....	171
Autres types de fluctuation .....	173
Cas des espèces introduites .....	173
Espèces déclinantes .....	175
Distribution spatiale des populations .....	175
Principe d'Allee .....	176
Occupation territoriale de l'espace .....	177
Déplacements des populations : les migrations .....	178
Régulation des populations : le rôle des facteurs écologiques .....	182
Notion de densité-dépendance .....	182
Facteurs indépendants et dépendants de la densité ....	183
Influence des facteurs indépendants de la densité ...	184
Influence des facteurs dépendants de la densité ....	186
✓ Compétition .....	186
Compétition intraspécifique .....	187
Compétition interspécifique .....	192
Principe d'exclusion réciproque .....	192
Modèle mathématique de la compétition interspécifique .....	194
La prédation .....	197
Impact de la prédation sur les populations de proies .....	198
Rôle dans la régulation des effectifs de la proie ..	200

Le cannibalisme .....	203
α Le parasitisme .....	203
Adaptation aux parasites .....	204
La myxomatose .....	205
Adaptation incomplète .....	205
Rôle du parasitisme et des maladies dans la régulation des effectifs .....	205
Réaction des prédateurs et parasites aux variations de densité de la proie .....	206
Réponse fonctionnelle .....	206
Réponse numérique .....	209
Etude expérimentale de la relation proie-prédateur et hôte-parasitoïde .....	211
Modèles mathématiques de la relation proie-prédateur .....	213
Loi du cycle périodique .....	215
Loi de la conservation des moyennes .....	215
Loi de la perturbation des moyennes .....	215
Autres modèles .....	215
Modèle de MacArthur et Connell .....	218
Modèles faisant intervenir l'existence d'un refuge ..	219
Actions négatives interspécifiques par émission de substances .....	221
Interactions positives entre espèces .....	222
Commensalisme .....	222
Coopération entre organismes sans association obligatoire .....	223
Symbiose ou mutualisme .....	224
Micro-organismes fixateurs d'azote .....	224
Mycorhizes .....	224
Lichens .....	225
Zooxanthelles .....	226
Protozoaires symbiotiques .....	228
Symbiose entre végétaux et animaux .....	229
<b>Chapitre IV. Structure et organisation des peuplements et des biocénoses .....</b>	<b>237</b>
• Notion de peuplement et de biocénose .....	237
L'organisation des peuplements .....	239
La richesse spécifique .....	239
Courbe de richesse cumulée .....	240

Relations entre la richesse spécifique et les principaux paramètres écologiques .....	240
Relation avec la latitude .....	240
Relation avec l'altitude .....	243
Relation avec la productivité .....	243
Abondance des espèces .....	244
Dominance .....	244
Diversité spécifique et équitabilité .....	245
Principaux indices de diversité .....	246
Echelle d'évaluation de la diversité .....	249
Application des indices de diversité à l'analyse de la structure des biocénoses .....	251
Relation entre diversité et paramètres écologiques ...	251
Diversité et productivité des écosystèmes .....	251
Relations entre la diversité et la stabilité .....	252
Diversité et état d'évolution des écosystèmes .....	254
Le concept de niche écologique .....	255
Niche et habitat .....	256
Aire de répartition géographique .....	256
Habitat .....	256
Définition de la niche .....	257
Hypervolume d'Hutchinson ou niche multidimensionnelle .	260
Amplitude de niche .....	262
Chevauchement des niches .....	262
✓ Effets de la compétition sur l'étendue de la niche .....	265
Déplacement de caractères .....	266
Equivalents écologiques .....	267
Distribution d'abondance des espèces constituant un peuplement .....	272
Distribution de Mac Arthur .....	272
Distribution de Motomura .....	274
Distribution de Preston .....	274
Distribution de Mandelbrojt .....	277
Structure et organisation des biocénoses .....	277
Structure des biocénoses .....	279
Stratification verticale des phytocénoses .....	279
Stratification aérienne .....	280
Stratification souterraine .....	280
Structure horizontale des phytocénoses .....	280
Spectres biologiques des phytocénoses .....	282

Organisation des biocœnoses .....	282
Analyse de la végétation .....	283
Inventaire floristique .....	283
Etude synthétique des relevés .....	286
Comparaison floristique des communautés .....	287
Analyse différentielle de Czekanowski .....	288
Notion de fidélité, espèces caractéristiques d'un groupement .....	289
Nomenclature et classements phytosociologiques .....	290
Cartographie de la végétation .....	291
Structure et organisation des zoocœnoses .....	293
<b>Chapitre V. Flux d'énergie et cycle de la matière dans les écosystèmes .....</b>	<b>295</b>
Processus écologiques fondamentaux régissant le flux d'énergie et la circulation de la matière .....	297
La photosynthèse .....	297
La respiration .....	303
L'énergie auxiliaire dans les écosystèmes .....	305
Chaînes et réseaux trophiques .....	306
Notion de chaîne trophique .....	306
Réseaux trophiques .....	312
Analyse quantitative de la structure des réseaux trophiques .....	314
Relation entre la complexité des réseaux trophi- ques et le degré de développement des écosys- tèmes .....	319
Circulation de la matière dans les écosystèmes. Les grands cycles biogéochimiques .....	322
Cycle de l'eau .....	324
Cycle du carbone .....	330
Rôle des phénomènes abiotiques dans le cycle du carbone .....	331
Principaux flux et stocks de CO <sub>2</sub> dans la biosphère ..	333
Blocage du cycle du carbone et fossilisation .....	335
Echanges de carbone entre compartiments de la biosphère .....	335
Cycle de l'oxygène .....	336
Cycle de l'azote .....	338
La nitrification .....	339
Nitrification dans les sols .....	340
Nitrification en milieu aquatique .....	341
Synthèse et minéralisation de l'azote organique ..	342

La dénitrification .....	342
Blocage du cycle de l'azote .....	343
Bilan du cycle de l'azote .....	343
Les cycles biogéochimiques sédimentaires .....	344
Cycle du soufre .....	344
Apports de dérivés gazeux et(ou) inorganiques du soufre à l'atmosphère .....	344
Fixation du soufre dans les sédiments .....	347
Bilan du cycle du soufre .....	348
Cycle du phosphore .....	348
Flux d'énergie dans la biosphère .....	352
Flux solaire .....	352
Notion de production et de productivité primaire .....	355
Notion de pyramide écologique. Efficacité des écosystèmes .....	355
Pyramides des nombres .....	356
Pyramide des biomasses .....	357
Pyramides des énergies. Efficacité des écosystèmes .....	358
Partitionnement de l'énergie au niveau des organismes et des chaînes trophiques .....	358
Loi de Lindeman .....	360
Nombre théorique de niveau trophique d'une communauté .....	361
Diagramme général du flux d'énergie dans un écosystème .....	362
Productivité des écosystèmes .....	364
Productivité primaire .....	364
Répartition de la productivité primaire dans la biosphère .....	365
Distribution de la productivité primaire des écosystèmes terrestres .....	366
Distribution de la productivité primaire des eaux océaniques et continentales .....	370
Facteurs limitants de la productivité primaire .....	372
En milieu terrestre .....	372
Intensité lumineuse .....	372
Température et précipitations .....	373
Concentration en CO <sub>2</sub> atmosphérique .....	374
Éléments minéraux nutritifs .....	374
En milieu aquatique .....	375
Teneur des eaux en nutriments .....	375
La lumière .....	376
Productivité secondaire .....	377
Efficacité de transfert d'énergie dans les écosystèmes .....	377

Transfert d'énergie d'un niveau trophique au niveau immédiatement supérieur .....	377
Efficacité des chaînes trophiques de consommateurs ...	380
Répartition de la productivité secondaire dans la biosphère .....	381
Relation biomasse-productivité dans les écosystèmes .....	383
<b>Chapitre VI. Le développement et l'évolution des écosystèmes .....</b>	<b>387</b>
La notion de succession .....	387
Principaux types de succession .....	388
Successions autogéniques .....	389
Successions allogéniques .....	392
Séries régressives .....	392
Successions primaires .....	394
Climax climatique et climax édaphique .....	396
Successions cycliques .....	398
Successions et gradient spatial des biocénoses : les écoclines .....	399
Caractères généraux de successions .....	401
Dynamique des biocénoses .....	401
Variation de la richesse spécifique .....	401
Variation de la diversité .....	405
Flux de l'énergie et cycle de la matière .....	406
Variation de la productivité .....	406
Recyclage des éléments biogènes .....	408
Modifications structurales .....	408
La notion d'écotone, son rapport avec les successions ..	408
Les stratégies adaptatives .....	411
Notion de stratégie adaptative .....	411
Stratégies démographiques .....	413
Caractères écologiques comparatifs des stratèges <i>r</i> et <i>K</i> .....	413
Stratèges <i>r</i> .....	413
Stratèges <i>K</i> .....	415
Autres stratégies adaptatives .....	416
Développement et évolution des écosystèmes insulaires ...	419
Principaux caractères écologiques des peuplements insulaires .....	419
Théorie de Mac Arthur et Wilson .....	421
Critique de la théorie de Mac Arthur et Wilson ...	423
Phénomènes de coévolution .....	423

<b>Chapitre VII. Biogéographie des principaux écosystèmes continentaux et océaniques</b> .....	<b>427</b>
Les caractéristiques de la distribution des espèces .....	427
Distributions cosmopolites .....	428
Aires disjointes .....	430
Distributions régionales .....	432
Distributions endémiques .....	434
Distributions vicariantes .....	436
Les causes de la répartition géographique actuelle des biocœnoses .....	436
Rôle des facteurs paléogéophysiques .....	438
La tectonique des plaques .....	438
Changements climatiques et genèse des peuplements ..	443
Les grandes aires de répartition géographique .....	450
Les grands biomes terrestres et océaniques .....	451
Classification bioclimatique des biomes .....	451
Forêts pluvieuses tropicales .....	456
Forêts tropophiles .....	463
Savanes tropicales .....	463
Déserts .....	469
Ecosystèmes méditerranéens .....	474
Forêts tempérées .....	477
Forêts feuillues tempérées et caducifoliées .....	477
Forêts pluvieuses (ombrophiles) tempérées .....	480
Steppes tempérées .....	481
Forêts boréales de conifères .....	485
Structure de la végétation .....	486
Zoocœnose de la taïga .....	486
Toundra .....	487
Les écosystèmes aquatiques .....	488
Ecosystèmes lentiques .....	488
Biocœnoses lentiques .....	490
Phytocœnose .....	490
Zoocœnoses lentiques .....	491
Ecosystèmes lotiques .....	492
Mangroves .....	496
Ecosystèmes océaniques .....	499
Courants .....	500
« Upwellings » .....	500
Zonations horizontale et verticale .....	502
Ecosystèmes benthiques de la province néritique .....	505



Ecosystèmes pélagiques marins .....	506
Récifs coralliens .....	510
Organisation des récifs .....	510
Peuplements des récifs .....	513
Madrépores .....	513
Algues symbiotiques .....	515
Ostreobium .....	515
Productivité primaire des récifs .....	516
Problèmes de protection .....	516
Blanchiment des coraux .....	517
<b>Bibliographie</b> .....	<b>519</b>
<b>Index taxonomique</b> .....	<b>531</b>
<b>Index des matières</b> .....	<b>543</b>

*«Il sera dorénavant difficile de continuer à prétendre chez nous que l'écologie n'est pas une science sérieuse, digne d'autant d'intérêt et de soutien des pouvoirs publics que les autres branches de la biologie.*

*«Ce manuel a, par rapport à tant d'autres, deux supériorités essentielles : il est fort bien équilibré et largement ouvert aux idées nouvelles.*

*«Depuis une dizaine d'années, la recherche écologique pâtit, en effet, d'un divorce croissant entre deux attitudes : celle des «empiriques» et celle des «théoriciens». Il faut donc adopter une attitude très pragmatique devant ces deux manières d'aborder les problèmes qui se posent à nous. Observateurs plus ou moins géniaux et théoriciens plus ou moins farfelus n'ont-ils pas tous parallèlement contribué aux progrès de la biologie? François Ramade adopte et préconise une attitude syncrétique : ceci me semble à la fois sage et constructif.*

*«Que les lecteurs de cet ouvrage soient donc rassurés. Le tableau de l'écologie moderne que leur présente François Ramade n'a rien de nouvelles Tables de la Loi. Ce livre a été rédigé de façon à permettre à chacun de se faire par lui-même, grâce à un large choix d'exemples, une opinion sur le bien-fondé des concepts écologiques, ainsi que sur les possibilités prédictives et les limites actuelles de notre discipline. Il appelle à l'effort et à l'imagination pour résoudre les très nombreuses questions encore en suspens. Que peut-on demander de mieux à un manuel destiné à l'enseignement supérieur?»*

Professeur François Bourlière  
President International Association  
for Ecology (INTECOL-ICSU)