

SCIENCES SUP

COURS

2^e cycle/Master • CAPES • Agrégation

ÉCOSYSTÈMES

Structure, Fonctionnement, Évolution

3^e édition

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

DUNOD



3^e édition

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

ÉCOSYSTÈMES

Structure, Fonctionnement, Évolution

Cet ouvrage reprend un enseignement donné depuis plusieurs années en 2^e cycle/Master de diverses universités.

Il expose les grandes règles présidant à la structure, au fonctionnement et à l'évolution des écosystèmes, considérés selon l'optique de l'analyse moderne des systèmes. Dans une perspective évolutive, les auteurs montrent que les écosystèmes tendent non pas vers leur stabilité réciproque mais vers une évolution constante, condition de leur survie. Une première partie traite de la matière et de l'énergie, supports physiques des systèmes écologiques. La seconde traite des interactions entre composants du système écologique. La troisième partie ébauche une théorie des systèmes tout en éclairant cette vision théorique par une réflexion sur la place de l'Homme dans l'écosystème planétaire.

L'ouvrage s'adresse essentiellement aux étudiants des universités et des grandes écoles, aux candidats aux concours de l'enseignement, ainsi qu'aux chercheurs désirant s'ouvrir aux concepts modernes de l'analyse des écosystèmes. Il ne requiert que des connaissances élémentaires en biologie, physique, chimie et mathématiques.

Dans cette troisième édition entièrement révisée, une mise à jour importante a été faite à la lumière des données nouvelles relatives à la biodiversité.

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

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

ALAIN LEPRÊTRE est maître de conférences à l'université Lille 1.

DOMINIQUE DAVOULT est professeur à l'université Paris 6, Pierre et Marie Curie.

CHRISTOPHE LUCZAK est maître de conférences à l'université Lille 1.



Table des matières

AVANT-PROPOS	V
PLAN DU LIVRE	IX
CHAPITRE INTRODUCTIF • PREMIÈRES DÉFINITIONS	
0.1 Définition de l'écologie et vocabulaire de départ	1
0.2 Théorie générale des systèmes	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	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	
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

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
1.4.3	Importance des alternances dans le temps	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	Températures du sol	60
1.5.3	Températures de l'eau dans les mers et les lacs	61
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
2.1.3	Concept d'hydroclimat	94
2.2	L'eau dans l'atmosphère	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
2.2.4	Réactions des communautés vivantes aux facteurs climatiques	101
2.3	L'eau dans le sol	111
2.3.1	Compartiments et quantités totales de l'eau dans le sol	111
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
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 chaînes 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
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 détritits : 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	223
4.0 Action des organismes sur leur environnement physico-chimique	223
4.0.1 Action sur les radiations solaires	224
4.0.2 Mise en mouvement et malaxage du substrat	226
4.0.3 Fixation et induration des sols et sédiments	227
4.0.4 Microclimats	229
4.0.5 Action de la végétation sur le climat régional ou « mésoclimat »	230
4.0.6 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	Dégradation de la roche-mère	232
4.2.2	Incorporation de la matière organique	232
4.2.3	Le résultat : l'humus	234
4.2.4	Évolution couplée sol-végétation	235
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
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 : LES CYCLES DE MATIÈRE		259
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 CO ₂ atmosphérique	263
5.1.4	Bilan local de la photosynthèse	266
5.1.5	Cycle particulier du carbonate de calcium	267
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
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 de mortalité instantanée m	312
6.2.2 Mortalité sur un intervalle de temps non très petit	313
6.2.3 Estimation du taux de mortalité instantanée dans les conditions naturelles	315
6.2.4 Complexifications du modèle de mortalité	315
6.3 Modèles de croissance	317
6.3.1 Croissance exponentielle	318
6.3.2 Croissance logistique : équation de Verhulst	319
6.3.3 Équation 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	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 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 de distribution des individus en espèces : l'indice de diversité de Gleason	379
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	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	429
8.2.1 Signification écologique de la diversité taxinomique : la « diversité fonctionnelle »	429
8.2.2 Échelles spatio-temporelles, emboîtements, structures hiérarchisées	437
8.2.3 Stabilité et notions connexes	440
8.2.4 Conclusions sur la « diversité fonctionnelle »	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
9.1.2 Évolution « régressive » sous l'action d'un stress : déstructuration ou « rajeunissement » de l'écosystème	465
9.1.3 Vieillesse 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 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 « ville » - « campagne »	498
10.3.2	Couplage entre pays industrialisés et pays dits « en voie de développement » (PVD)	499
10.4	Place de l'Homme dans l'écosystème planétaire	502
10.4.1	Perception confuse et lente prise de conscience	502
10.4.2	L'Homme, constituant-partenaire, prend acte de sa dépendance vis-à-vis d'un système planétaire	504
10.4.3	Une contradiction pour l'Homme : la place qu'il doit s'octroyer	505
10.5	L'Homme destructeur de son écosystème ; les méfaits majeurs à l'aube du XXI ^e siècle	507
10.5.1	La prise de conscience	507
10.5.2	Les méfaits majeurs	509
10.6	Des solutions sont possibles. Elles sont urgentes	512
10.7	L'éco-économie : le choix des stratégies écologiques	514
10.7.1	Les acteurs et les décideurs face au choix des stratégies	515
10.7.2	Les moyens et les alliés pour réaliser une « économie éco-systémique »	517
10.8	Les probabilités d'échec. Responsabilité de l'Homme face au futur	519
10.9	Conclusion	521
ÉPILOGUE • POUR UNE ÉCOLOGIE SYSTÉMIQUE		525
INDEX		531

SUR LE WEB (site : <http://www.dunod.com>) :

Bibliographie

Annexe A Théories des fractales et écologie

Annexe B Dynamique chaotique