

SCIENCES SUP

Master • Écoles d'ingénieurs

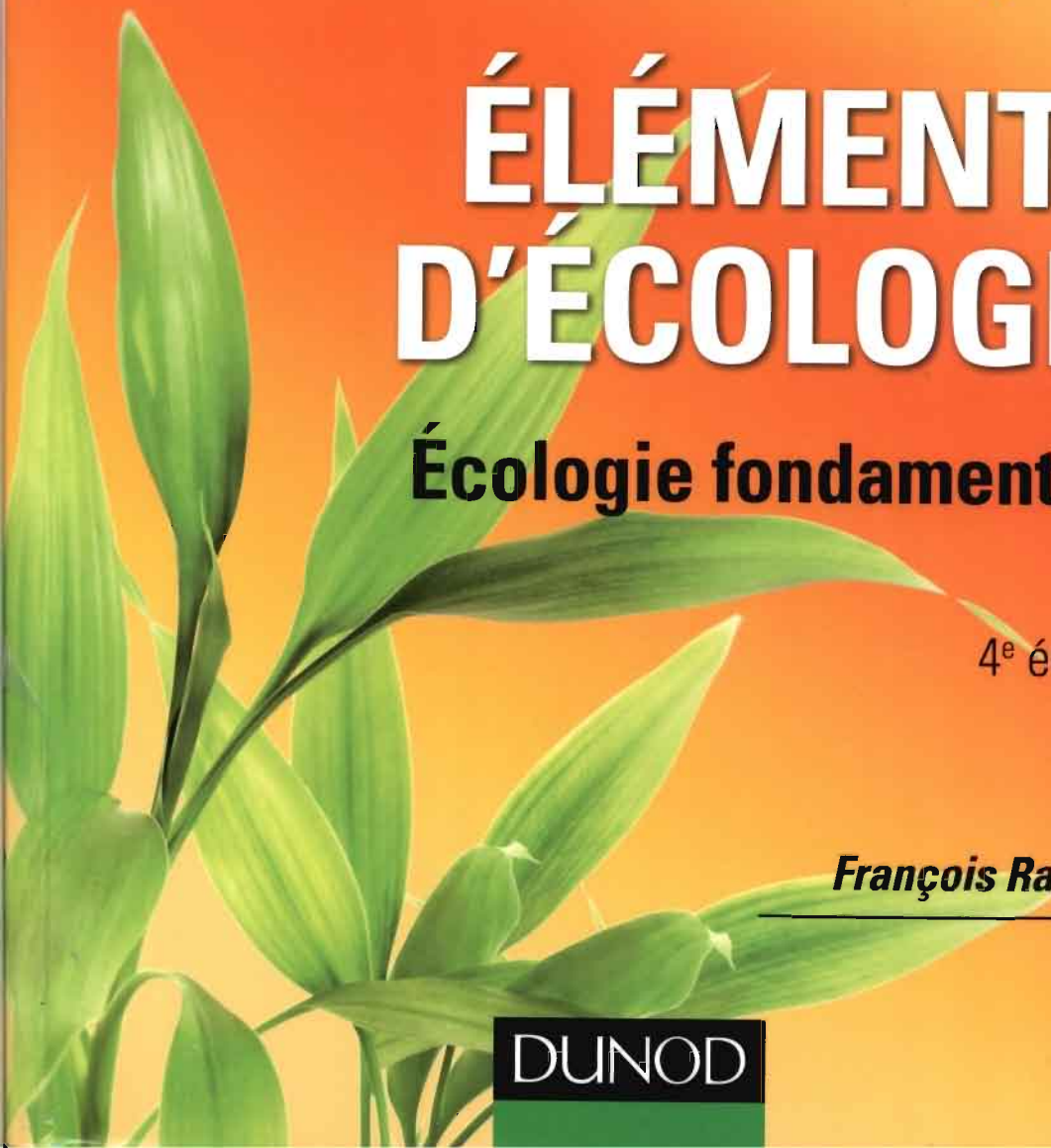
# ÉLÉMENTS D'ÉCOLOGIE

Écologie fondamentale

4<sup>e</sup> édition

*François Ramade*

DUNOD





# ÉLÉMENTS D'ÉCOLOGIE

## Écologie fondamentale

**François Ramade**

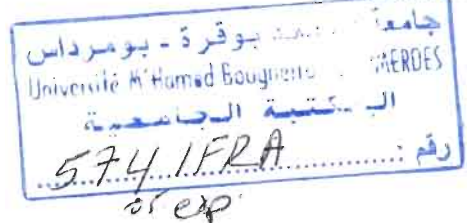
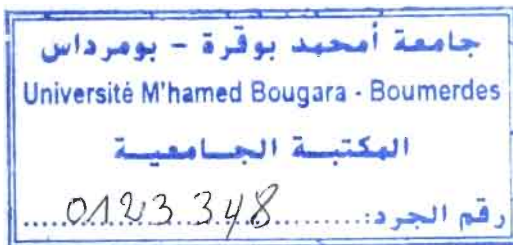
Professeur émérite de l'université Paris-Sud (Orsay)

Préfacé par

**François Bourlière**

Président de l'International Association  
for Ecology (INTECOL/ICSU)

4<sup>e</sup> édition



DUNOD

# TABLE DES MATIÈRES

<b>Préface</b>	III
<b>Avant-propos</b>	I
<b>Chapitre 1 • La notion de biosphère</b>	5
1.1 Qu'est-ce que la biosphère ?	5
1.1.1 Définition et structure	5
1.1.2 Écosphère et biogenèse	6
1.1.3 Formation de la biosphère et origines de la vie	9
a) Les premières atmosphères	9
b) La formation de l'atmosphère actuelle	16
c) La biogenèse	18
1.2 La différenciation et l'évolution de la biosphère	21
1.2.1 L'apparition des eucaryotes	22
1.2.2 Différenciation des organismes supérieurs – plantes et animaux – et la colonisation des continents	23
1.2.3 Gaïa et l'avenir de la biosphère	34
1.2.4 Origine du flux d'énergie dans la biosphère : la photosynthèse	35
1.3 Le flux de l'énergie dans l'écosphère	37
1.3.1 Les mouvements de la Terre	38
a) Crépuscule	44
1.3.2 Atmosphère et climats	44
a) Structure de l'atmosphère	44
b) Les mécanismes de la circulation atmosphérique	47
c) Rôle des échanges thermiques océan-atmosphère	51
d) Les climats dans la biosphère	52
e) Représentation diagrammatique des climats	58
1.4 La notion d'écosystème	60
1.4.1 Définition de l'écosystème	62
1.4.2 Organisation fonctionnelle	63

## Éléments d'écologie : écologie fondamentale

1.5	Les écosystèmes dans la biosphère	66
1.5.1	Zonation des macroécosystèmes : les grandes subdivisions de la biosphère	66
1.5.2	Les grands biomes, leur répartition en latitude	66
a)	Biomes continentaux	67
b)	Macroécosystèmes aquatiques	69
1.5.3	Zonation verticale de la biosphère	70
<b>Chapitre 2 - Les facteurs écologiques, leur action sur les êtres vivants</b>		<b>79</b>
2.1	Notion de facteurs limitants	79
a)	Loi du minimum	80
b)	Loi de tolérance	80
	Adaptation aux facteurs de l'environnement	82
	Sélection naturelle et adaptation écologique	87
2.2	Classification des facteurs écologiques	87
2.2.1	Principaux types de classification	88
2.2.2	Notion de variable écologique fondamentale	90
2.3	L'action des principaux facteurs limitants	90
2.3.1	Facteurs climatiques	90
a)	Lumière	90
	<i>L'adaptation des végétaux à l'éclairement</i>	91
	<i>Photopériode</i>	96
b)	Température	99
	<i>Influence des températures extrêmes</i>	101
	<i>Quiescence et diapause</i>	103
	<i>L'adaptation morphologique aux facteurs climatiques</i>	107
c)	Pluviométrie et hygrométrie	112
	<i>La pluviométrie</i>	112
	<i>L'hygrométrie atmosphérique</i>	113
d)	Le vent	122
e)	La neige	124
f)	Action combinée des facteurs climatiques	126
	<i>Couple température-hygrométrie</i>	126
	<i>Couple ensoleillement et la pluviométrie</i>	128
	<i>Combinaison de plusieurs facteurs climatiques : le diagramme d'Holdridge</i>	129
g)	Influences méso- et microenvironnementales	130
2.3.2	Facteurs hydrologiques	133
a)	Facteurs physiques en milieu aquatique	134
	<i>Densité</i>	134
	<i>Courants</i>	135
	<i>Lumière</i>	136

## Table des matières

b) Facteurs chimiques en milieu aquatique	137
<i>Gaz dissous</i>	137
<i>Salinité</i>	139
c) Combinaison des facteurs écologiques en milieu aquatique	141
2.3.3 Facteurs édaphiques	142
a) Caractères physiques des sols	142
<i>Texture des sols</i>	142
<i>Structure des sols</i>	144
b) Hygrométrie des sols	145
c) Facteurs chimiques des sols	147
<i>pH des sols</i>	147
<i>Éléments minéraux</i>	148
2.3.4 Facteurs biotiques	154
a) Facteurs physico-chimiques d'origine biotique	154
b) Facteurs trophiques de nature biotique	155
c) Facteurs intraspécifiques	155
d) Facteurs interspécifiques	155
2.4 Interaction et effets combinés des divers facteurs écologiques	156
Formation des sols (pédogenèse)	156
a) Formation de l'humus	157
<i>Types d'humus</i>	158
<i>Processus biochimiques de la formation de l'humus</i>	166
b) Évolution des sols	167
c) Profil des sols	169
d) Classification des sols	169
<i>Podzols</i>	170
<i>Sols bruns forestiers</i>	170
<i>Tchernozem</i>	171
<i>Sols ferrugineux et ferralitiques</i>	171
<i>Sols hydromorphes</i>	173
e) Catenas de sols	173
<b>Chapitre 3 • Écologie des populations</b>	175
3.1 Méthodes d'étude des effectifs	176
3.1.1 Évaluation absolue des effectifs	176
3.1.2 Estimation des effectifs	177
a) Dénombrements à vue	177
b) Méthode par prélèvement d'échantillons	177
<i>Méthode des piégeages</i>	178
<i>Méthode par capture et recapture</i>	179
<i>Méthode par comptage direct</i>	180
<i>Méthodes indirectes d'étude des populations</i>	181
3.1.3 Détermination de l'âge	182

## Éléments d'écologie : écologie fondamentale

3.2	Principaux paramètres écologiques propres aux populations	183
3.2.1	Densité et abondance relative	183
3.2.2	Natalité et mortalité	184
	a) Tables et courbes de survie	185
	b) Tables de survie	185
	c) Diagrammes de Lexis	187
	d) Courbes de survie	187
3.2.3	Tables de fécondité	189
3.2.4	Sex-ratio	191
3.2.5	Pyramides des âges	191
3.3	Lois de croissance des populations	194
3.3.1	Taux intrinsèque d'accroissement naturel et croissance exponentielle	194
	a) Calcul de $r$	195
	b) Temps de doublement	195
	c) Taux intrinsèque d'accroissement naturel, natalité et mortalité	198
3.3.2	Loi de croissance des populations en présence de facteurs limitants	198
3.3.3	Combinaison de la natalité et de la mortalité : les matrices de Leslie	202
	Le modèle matriciel de Leslie	204
3.4	Fluctuation dans le temps des populations naturelles	205
3.4.1	Populations stables	206
3.4.2	Populations cycliques	207
	a) Fluctuations saisonnières	207
	b) Fluctuations annuelles	207
	c) Fluctuations pluriannuelles	209
3.4.3	Autres types de fluctuation	211
	a) Fluctuations aperiodiques mais cycliques	211
	b) Cas des espèces introduites	212
	c) Espèces déclinantes	214
3.5	Distribution spatiale des populations	215
3.5.1	Principe d'Allee	215
3.5.2	Occupation territoriale de l'espace	216
3.5.3	Déplacements des populations : les migrations	218
3.6	Régulation des populations : le rôle des facteurs écologiques	222
3.6.1	Notion de densité-dépendance	222
3.6.2	Facteurs indépendants et dépendants de la densité	224
3.6.3	Influence des facteurs indépendants de la densité	225
3.6.4	Influence des facteurs dépendants de la densité	227
	a) La compétition	227
	<i>Compétition intraspécifique</i>	227
	<i>Compétition interspécifique</i>	234

b) La prédation	241
<i>Impact de la prédation sur les populations de proies</i>	241
<i>Rôle de la prédation dans la régulation des effectifs de la proie</i>	243
<i>Le cannibalisme</i>	247
c) Le parasitisme	247
<i>Adaptation aux parasites</i>	248
<i>Rôle du parasitisme et des maladies dans la régulation des effectifs</i>	250
<i>Réaction des prédateurs et parasites aux variations de densité de la proie</i>	250
<i>Étude expérimentale de la relation proie-prédateur et hôte-parasitoïde</i>	256
d) Modèles mathématiques de la relation proie-prédateur	258
<i>Modèle de Lotka et Volterra</i>	259
<i>Autres modèles</i>	262
e) Actions négatives interspécifiques par émission de substances	269
3.6.5 Interactions positives entre espèces	270
a) Commensalisme	270
<i>Commensalisme avec contact permanent</i>	270
<i>Commensalisme n'impliquant aucun contact permanent entre les organismes</i>	271
<i>Coopération entre organismes sans association obligatoire</i>	272
b) Symbiose ou mutualisme	272
<i>Micro-organismes fixateurs d'azote</i>	273
<i>Mycorhizes</i>	273
<i>Lichens</i>	274
<i>Zooxanthelles</i>	276
<i>Protozoaires symbiotiques</i>	277
<i>Symbiose entre végétaux et animaux</i>	278
<b>Chapitre 4 - Structure et organisation des peuplements et des biocœnoses</b>	289
4.1 Notion de peuplement et de biocœnose	289
4.2 L'organisation des peuplements	291
4.2.1 La biodiversité	291
a) Les diverses échelles de la biodiversité	292
b) La richesse spécifique	293
<i>Courbe de richesse cumulée</i>	294
<i>L'estimation de la richesse spécifique totale de la biosphère</i>	295
c) Influence des principaux paramètres écologiques sur l'importance de la biodiversité	300
<i>Relation avec la latitude</i>	300
<i>Relation avec l'altitude</i>	303
<i>Relation entre biodiversité et productivité</i>	303
d) Distribution géographique de la biodiversité	305
4.2.2 Abondance des espèces	308
4.2.3 Dominance	308

## Éléments d'écologie : écologie fondamentale

4.2.4	Diversité écologique et équitabilité	309
a)	Principaux indices de diversité	309
b)	Échelles d'évaluation de la diversité écologique	314
c)	Application des indices de diversité à l'analyse de la structure et de l'évolution des biocénoses	315
	<i>Relation entre diversité et paramètres écologiques</i>	315
	<i>Diversité et productivité des écosystèmes</i>	315
	<i>Relations entre diversité et stabilité</i>	317
	<i>Diversité et état d'évolution des écosystèmes</i>	319
4.2.5	Le concept de niche écologique	320
a)	Niche et habitat	321
	<i>Aire de répartition géographique</i>	321
	<i>Habitat</i>	321
b)	Définition de la niche	322
c)	Hypervolume d'Hutchinson ou niche multidimensionnelle	325
d)	Amplitude de la niche	328
e)	Chevauchement des niches	329
	<i>Effet de la compétition sur l'étendue de la niche</i>	332
	<i>Déplacement de caractères</i>	333
4.2.6	Équivalents écologiques	335
4.2.7	Distributions d'abondance des espèces constituant un peuplement	339
a)	Distribution de Mac Arthur	340
b)	Distribution de Motomura	341
c)	Distribution de Preston	342
d)	Distribution de Mandelbrojt	344
4.3	Structure et organisation des biocénoses	344
4.3.1	Structure des biocénoses	347
a)	Stratification verticale des phytocénoses	347
	<i>Stratification aérienne</i>	348
	<i>Stratification souterraine</i>	348
b)	Structure horizontale des phytocénoses	350
	<i>Spectres biologiques des phytocénoses</i>	350
4.3.2	Organisation des biocénoses	352
a)	Analyse de la végétation	352
	<i>Inventaire floristique</i>	353
	<i>Étude synthétique des relevés</i>	353
	<i>Comparaison floristique des communautés</i>	353
	<i>Notion de fidélité, espèces caractéristiques d'un groupement</i>	359
	<i>Nomenclature et classements phytosociologiques</i>	360
	<i>Cartographie de la végétation</i>	360
b)	Structure et organisation des zoocénoses	363



<b>Chapitre 5 • Flux de l'énergie et cycle de la matière dans les écosystèmes</b>	<b>365</b>
5.1 L'énergie dans les systèmes biologiques complexes	365
5.2 Processus écologiques fondamentaux régissant le flux de l'énergie et la circulation de la matière	367
5.2.1 La photosynthèse	367
a) Principes généraux	367
b) Principaux types : plantes en C <sub>3</sub> et en C <sub>4</sub>	368
5.2.2 La respiration	375
5.2.3 L'énergie auxiliaire dans les écosystèmes	376
5.2.4 Chaînes et réseaux trophiques	377
a) Notion de chaîne trophique	377
b) Principaux types de chaînes trophiques	378
<i>Chaînes trophiques de prédateurs (dites aussi de consommateurs)</i>	380
<i>Chaînes trophiques de parasites</i>	381
<i>Chaînes trophiques saprophytiques</i>	381
c) Réseaux trophiques	384
<i>Structure d'un réseau trophique</i>	384
<i>Évaluation quantitative de la position des espèces dans un réseau trophique</i>	387
<i>Analyse quantitative de la structure des réseaux trophiques</i>	389
<i>Relation complexité des réseaux trophiques – degré de développement des écosystèmes</i>	393
5.3 Circulation de la matière dans les écosystèmes : les grands cycles biogéochimiques	397
5.3.1 Mécanismes généraux des cycles biogéochimiques	397
5.3.2 Principaux types de cycles biogéochimiques	399
a) Cycle de l'eau	399
b) Cycles biogéochimiques à phase gazeuse	406
<i>Cycle du carbone</i>	406
<i>Cycle de l'oxygène</i>	413
<i>Cycle de l'azote</i>	416
c) Les cycles biogéochimiques sédimentaires	423
<i>Cycle du soufre</i>	423
<i>Cycle du phosphore</i>	428
5.4 Le flux de l'énergie dans la biosphère	432
5.4.1 Flux solaire	432
5.4.2 Notion de production et de productivité primaire	436
5.4.3 Notion de pyramide écologique, efficacité des écosystèmes	436
a) Les pyramides écologiques	437
<i>Pyramides des nombres</i>	437
<i>Pyramides des biomasses</i>	438
<i>Pyramides des énergies, efficacité des écosystèmes</i>	438

## Éléments d'écologie : écologie fondamentale

b)	Partitionnement de l'énergie au niveau des organismes et des chaînes trophiques	439
	<i>Loi de Lindeman</i>	442
	<i>Nombre théorique de niveaux trophiques d'une communauté</i>	443
c)	Diagramme général du flux d'énergie dans un écosystème	444
5.5	Productivité des écosystèmes	446
5.5.1	La productivité primaire	446
a)	Répartition de la productivité primaire dans la biosphère	446
b)	Facteurs limitants de la productivité primaire	455
	<i>En milieu terrestre</i>	455
	<i>En milieu aquatique</i>	460
5.5.2	La productivité secondaire	463
a)	Efficacité du transfert d'énergie dans les écosystèmes	463
	<i>Transfert d'énergie d'un niveau trophique au niveau</i> <i>immédiatement supérieur</i>	463
	<i>Efficacité des chaînes trophiques de consommateurs</i>	467
	<i>La répartition de la productivité secondaire dans la biosphère</i>	469
b)	Relation biomasse-productivité dans les écosystèmes	470
<b>Chapitre 6 - Le développement et l'évolution des écosystèmes</b>		475
6.1	La notion de succession	475
6.1.1	Principaux types de succession	476
a)	Successions autogéniques	478
b)	Successions allogéniques	481
	<i>Séries régressives</i>	481
	<i>Successions primaires</i>	484
	<i>Climax climatique et climax édaphique</i>	486
c)	Successions cycliques	488
6.1.2	Successions et gradient spatial des biocénoses : les écoclines	490
6.1.3	Caractères généraux des successions	491
a)	Dynamique des biocénoses	491
	<i>Variation de la richesse spécifique</i>	491
	<i>Variation de la diversité</i>	495
b)	Flux de l'énergie et cycle de la matière	497
	<i>Variation de la productivité</i>	498
	<i>Recyclage des éléments biogènes</i>	499
	<i>Modifications structurales</i>	499
c)	La notion d'écotone, son rapport avec les successions	500
	<i>Définition et exemples d'écotones</i>	500
	<i>Caractéristiques structurales et fonctionnelles des écotones</i>	501
	<i>Signification des écotones pour la connexion</i> <i>et de connectivité des écosystèmes</i>	502

6.2	Les stratégies adaptatives	504
6.2.1	Notion de stratégie adaptative	504
6.2.2	Les stratégies démographiques	506
	Caractères écologiques comparatifs des stratégies <i>r</i> et <i>K</i>	506
	<i>Stratégies r</i>	507
	<i>Stratégies K</i>	509
6.2.3	Autres stratégies adaptatives	511
6.3	Développement et évolution des écosystèmes insulaires	513
6.3.1	Principaux caractères écologiques des peuplements insulaires	514
6.3.2	Théorie de Mac Arthur et Wilson	516
	<i>Critique de la théorie de Mac Arthur et Wilson</i>	520
6.3.3	Phénomènes de coévolution	520
<b>Chapitre 7 - Biogéographie des principaux écosystèmes continentaux et océaniques</b>		525
7.1	Les caractéristiques de la répartition géographique des espèces	525
7.1.1	Principaux types de répartition	526
	a) Répartitions cosmopolites	526
	b) Aires disjointes	527
	c) Répartitions régionales	530
	d) Répartitions endémiques	532
	e) Répartitions vicariantes	537
7.2	Les causes de la répartition géographique actuelle des biocénoses	537
7.2.1	Rôle des facteurs paléogéophysiques	539
	a) La tectonique des plaques	540
	b) Changements climatiques et genèse des peuplements	545
7.3	Les grandes aires de répartition géographique	555
7.3.1	Les grands biomes terrestres	556
	a) Forêts pluvieuses (= ombrophiles) tropicales	557
	<i>Biomasse et productivité des forêts pluvieuses tropicales</i>	566
	<i>Les laurisylves</i>	570
	b) Forêts tropicales	570
	c) Savanes tropicales	571
	d) Déserts	577
	e) Écosystèmes méditerranéens	582
	f) Forêts tempérées	588
	<i>Forêts caducifoliées tempérées</i>	588
	<i>Forêts pluvieuses (= ombrophiles) tempérées</i>	592
	<i>Forêts mixtes tempérées de conifères et de feuillus</i>	594
	g) Steppes tempérées	594

## Éléments d'écologie : écologie fondamentale

h) Forêts boréales de conifères	598
<i>Structure de la végétation de la taïga</i>	598
<i>La zoocænose de la taïga</i>	600
i) Toundra	601
<i>Structure des écosystèmes de toundra</i>	601
7.3.2 Les écosystèmes aquatiques continentaux	602
a) Écosystèmes lenticques	603
<i>Les biotopes lenticques</i>	603
<i>Principaux types d'écosystèmes lenticques</i>	606
<i>Les biocænoses lenticques</i>	609
b) Écosystèmes lotiques et hydrosystèmes fluviaux	614
<i>Organisation des écosystèmes lotiques</i>	614
<i>Structure des biocænoses lotiques</i>	617
<i>Fonctionnement des écosystèmes lotiques</i>	620
c) Mangroves	625
7.3.3 Les écosystèmes océaniques	629
a) Caractéristiques physicochimiques de l'océan mondial	630
<i>Les courants marins</i>	631
<i>Zonations horizontale et verticale</i>	634
b) Productivité biologique de l'océan	636
<i>Les facteurs limitants de la productivité océanique</i>	636
<i>Productivité primaire</i>	639
<i>La productivité secondaire de l'océan</i>	640
c) Les principaux types d'écosystèmes océaniques	644
<i>Écosystèmes benthiques de la province néritique</i>	644
<i>Écosystèmes pélagiques marins</i>	648
<i>Les récifs coralliens</i>	649
<b>Bibliographie</b>	657
<b>Index taxonomique</b>	667
<b>Index des matières</b>	675
<b>Légendes des planches photos couleurs</b>	689