

# INTRODUCTION A L'ECOPHYSIOLOGIE ANIMALE

## I. Rappel des notions fondamentales

### 1. Notion de Biosphère

La biosphère peut se définir de la façon la plus simple comme la région de la planète dans laquelle la vie est possible en permanence et qui renferme l'ensemble des êtres vivants. En effet, toute la surface du globe terrestre n'est pas également favorable à la vie. On y rencontre des territoires comme les calottes polaires où aucun végétal ne peut se développer. Certains vertébrés supérieurs (oiseaux en migration, par exemple) peuvent y faire des incursions, mais ne peuvent en aucun cas s'y établir de façon permanente. De telles zones marginales ont été dénommées parabiosphériques.

La biosphère est formée de trois compartiments : la lithosphère, l'hydrosphère et l'atmosphère.

- La lithosphère représente les couches les plus superficielles de l'écorce terrestre (milieu solide constitué par l'ensemble des continents + les divers constituants géologiques du substrat solide des océans et des mers) ; le sol n'est habité que sur quelques mètres de profondeur au maximum.

- L'hydrosphère (les océans, fleuves et rivières, etc.), milieu liquide qui recouvre les sept-dixièmes de la surface planétaire. Elle s'étend jusqu'aux plus profondes fosses abyssales (soit 11 000 m).- L'atmosphère, couche gazeuse homogène, constitue la zone la plus périphérique de notre planète et enveloppe les deux précédents compartiments. Des oiseaux peuvent se rencontrer jusqu'à 8 000 m d'altitude

La vie (Biodiversité) ne peut se maintenir dans la biosphère que grâce à l'énergie solaire et à la circulation des éléments indispensables comme l'eau, l'oxygène, le carbone ou l'azote, qui sont constamment recyclés.

La biosphère est constituée d'éléments relativement indépendants les uns des autres et plus ou moins stables, les écosystèmes.

### 2. Notion d'Ecosystème :

C'est en 1935 que le système d'interactions entre les êtres vivants et leur environnement est baptisé "écosystème" par Arthur Tansley, botaniste anglais.

Un écosystème comprend deux ensembles : le biotope (= milieu de vie) + la biocénose (= êtres vivants comprenant les végétaux = phytocénose et les animaux = zoocénose).

Ces deux ensembles interagissent entre eux pour générer un système organisé et fonctionnel : l'écosystème. Un écosystème est un système ouvert et il se caractérise par une homogénéité botanique, zoologique, édaphique, géomorphologique, et climatique. C'est un ensemble de taille variable dont la définition peut s'appliquer à n'importe quel milieu depuis une souche d'arbre mort ou une flaqué d'eau (microécosystème), une forêt (mésoécosystème), ou bien un océan (macroécosystème). Un écosystème complet contient des producteurs, des consommateurs et des décomposeurs.

**3. Biocénose :** C'est un groupe d'organismes qui sont réunis par l'attraction qu'exercent sur eux les facteurs du milieu. Ils existent des groupes ou dans ce groupe d'organismes des liens d'interdépendance et il se caractérise par une composition spécifique déterminée, c'est la composition en espèce.

**4. L'individu :** C'est l'objet immédiatement accessible au naturaliste. Perçu tout d'abord comme une entité isolée, l'individu n'a de sens qu'au travers des relations qui le lient à la fois aux autres individus et aux divers facteurs physico-chimiques de l'environnement.

**5. Espèce :** groupe d'individus du même genre ayant entre eux des caractères génétiques communs, pouvant se reproduire entre eux pour donner une descendance qui leur ressemble et qui est féconde.

**6. La population :** C'est l'ensemble des individus d'une même espèce qui vivent dans un milieu donné, à un moment donné. Les limites de cette population sont définies par les niveaux de perceptions de l'étude. C'est l'unité fondamentale du système écologique.

**7. La communauté :** correspond à l'ensemble des populations d'individus appartenant à différentes espèces dans un même écosystème et présentant entre elles des interactions souvent complexes.

**8. Peuplement** : C'est l'ensemble de populations taxonomiquement voisines qui vivent dans un endroit donné à un moment donné, le peuplement est fonctionnel car les populations qui le constituent se sont interconnectées. Un peuplement se caractérise par sa dynamique et sa structure, sa composition et sa structure ne sont pas figées et donc se modifient sous la pression de l'environnement, Ex : peuplement d'oiseaux.

## **II. Domaines de l'Ecologie**

**1- Autoécologie** (*écophysiologie*) s'intéresse aux rapports qu'entretient une espèce particulière avec son milieu de vie : elle définit l'influence des facteurs de l'environnement sur les caractéristiques biologiques (aspects comportementaux, physiologiques et morphologiques) de l'espèce.

**2- Démécologie** (*écologie de la population*) s'attache à analyser les lois régissant les populations en traitant de leur répartition spatiale, de densité, de taux de natalité et de mortalité, d'interdépendance et d'évolution.

**3- Synécologie** (*relation d'une communauté d'espèces avec son environnement*) fonde ses recherches sur les écosystèmes en étudiant les relations entre les êtres vivants et la matière (vivante et inerte). Elle permet de comprendre comment l'énergie circule, se transforme et se dégrade au sein de la biosphère.

**4- Dynécologie** évalue et mesure le potentiel de changement et d'interaction mutuelle des unités écologiques (populations, communautés, écosystèmes) et les situe dans la dynamique du paysage.

**III. Définition de l'écophysiologie (1):** Science pluridisciplinaire, à l'interface entre l'écologie et la physiologie, et recouvrant des disciplines telles que le comportement et la morphologie

Haeckel définissait l'écologie comme "la science globale des relations des organismes avec leur monde extérieur environnant". A partir de cette définition, l'écologie est devenue : "la science qui étudie la structure et le fonctionnement des écosystèmes". C'est aussi l'étude des

processus se produisant à différents niveaux d'organisation : Organisme, population, communauté et écosystème.

La définition de l'écologie peut prendre actuellement un sens beaucoup plus large puisqu'elle englobe l'écologie classique (les observations de terrain) mais également l'écologie chimique et la dynamique des populations. Dans tous les cas, que sa définition soit large ou restreinte (synécologie, autoécologie), l'écologie prend en compte à la fois l'être vivant et son environnement. Elle considère l'être vivant, non pas dans un milieu théorique constant et toujours semblable à lui-même à un facteur près, mais dans le monde où se jouent des paramètres sans cesse variables.

## **Facteurs écologiques**

### **Introduction**

Le biotope ou milieu physico-chimique agit de manière directe ou indirecte sur les êtres vivants. Il les affecte soit toute leur vie soit au cours d'une partie de celle-ci. Il est composé de plusieurs éléments qui forment les facteurs écologiques abiotiques. De leur côté les êtres vivants font partie aussi de ce milieu et par leur présence, leurs actions et leurs relations ils peuvent influencer le milieu: ce sont les facteurs écologiques biotiques.

Dans la nature il existe une foule de facteurs écologiques. "On appelle facteur écologique tout élément du milieu susceptible d'agir directement ou indirectement sur les êtres vivants au moins durant une phase de leur cycle de développement" (Dajoz, 1972). Ces derniers peuvent être classés de plusieurs façons. Il est classique de distinguer en écologie des facteurs abiotiques et des facteurs biotiques. Le premier groupe concerne les facteurs du milieu tels les facteurs climatiques, les caractéristiques du sol, facteurs propres à la composition physico-chimique du milieu. Le 2<sup>ème</sup> regroupe les facteurs de prédation, de compétition, de parasitisme, de nourriture.

Les caractéristiques fondamentales de tout écosystème sont essentiellement gouvernés par les facteurs abiotiques. Par contre, les facteurs biotiques, bien qu'étant très important, n'exercent pas une influence aussi déterminante sur la distribution des espèces et leurs fonctionnement. Les différentes réactions des organismes sont d'ailleurs conditionnées par les variations temporelles et spatiales des facteurs du milieu.

**La liste simplifiée des principaux facteurs écologiques est résumée ci-dessous:**

- Facteurs climatiques (lumière, température, eau, composition de l'atmosphère, vents et perturbations atmosphériques) ;
- Facteurs édaphiques (Facteurs physiques: texture (granulométrie), structure (compacité et aération du sol), stabilité, hydratation ; facteurs chimiques: pH, teneur en calcaire, nitrates, salure, carences en certains éléments,
- Facteurs topographiques: altitude, configuration du terrain ;
- Facteurs biotiques: facteurs liés à la présence des autres végétaux: microflore du sol, maladie cryptogamique, concurrence entre plantes d'une même espèce ou d'espèces différentes ; facteurs liés aux animaux: prédateurs, mécanismes de pollinisation et de dissémination ; action de l'homme et des animaux domestiques: défrichage, abattage des forêts, feux, pâturage, pollution de différentes sortes.

## **2. Relation entre les facteurs du milieu**

Les facteurs écologiques sont très nombreux et entre lesquels existent des influences et relations (interactions). Ainsi les facteurs du milieu n'agissent pas isolément. C'est un complexe de facteurs qui agissent ensemble sur les êtres vivants et sur les communautés. Cependant, souvent l'action d'un seul facteur apparaît comme décisive. Il est évident que lorsqu'on étudie un écosystème, l'analyse des relations entre les différents facteurs écologiques et leur action dans le milieu est fondamentale. Les quatre groupes de facteurs nommés ci-dessus sont tellement inter-reliés qu'il est difficile d'isoler l'influence de chaque facteur séparément. Par exemple, les facteurs climatiques et topographiques conjuguent leurs effets sur le développement des sols.

## **3. La loi du minimum**

Les premières lois concernant l'influence des facteurs écologiques sur les organismes ont été émises dès le siècle passé. En effet, c'est en 1840 qu'un chimiste allemand, Justus Liebig, réalise des expériences sur l'influence de plusieurs facteurs sur la production de céréales. Une des conclusions importantes de ses recherches est que toute production est souvent limitée par des éléments nutritifs nécessaires à des doses réduites plutôt que des éléments requis à de fortes doses tels le carbone et l'eau. De ces expériences résultent la loi du minimum suivante " la croissance des végétaux est limitée par l'élément dont la concentration est inférieure à une valeur minimum en dessous de laquelle les synthèses ne peuvent plus se faire ". C'est le cas

par exemple du bore qui se trouve en très faible quantité dans le sol et qui une fois épuiser entraîne l'arrêt de la croissance malgré l'abondance des autres éléments.

#### **4. Limites et tolérances**

Une étape importante dans l'étude des facteurs écologiques est franchie en 1930 quand Shelford propose ses lois de tolérance. Selon l'auteur pour chaque facteur une espèce présente des seuils minima et maxima de tolérance. Entre ces deux extrêmes se situe l'optimum. L'amplitude de tolérance peut être représentée par une courbe gaussienne c'est à dire en cloche.

A partir de ces notions, minimum, maximum et optimum, l'auteur définit un facteur limitant comme suit " un facteur écologique joue un rôle de facteur limitant lorsqu'il est absent ou réduit en dessous d'un minimum critique ou excède le niveau maximum tolérable ". C'est la loi de tolérance.

Un exemple classique de facteur limitant par défaut est l'eau dans les régions chaudes. La salure est considérée comme facteur limitant par excès. Elle exerce une sélection des espèces les plus halophytiques jusqu'à un certain seuil où aucune espèce ne peut croître. Shelford précise que les facteurs du milieu sont généralement limitant lors des étapes reproductives des cycles de vies des espèces.

Par ailleurs, il est important de noter qu'il existe pour chaque espèce un optimum physiologique qui est réalisé au laboratoire en l'absence de compétiteurs. Quant à l'optimum écologique, il est atteint dans le milieu naturel où vit l'espèce et peut changer selon les pressions du milieu et les compétitions avec d'autres espèces.

#### **5. Valence écologique**

La valence écologique est la possibilité que présente une espèce pour vivre dans un milieu donné caractérisé par des variations plus ou moins grandes des facteurs écologiques. De plus la valence écologique varie chez une même espèce suivant le stade de développement.

Une série de termes relatifs à la tolérance des espèces est devenue d'usage en écologie. Ces termes utilisent le préfixe grec que "steno" pour désigner une faible amplitude de tolérance et le préfixe grecque "eury" pour désigner une large amplitude de tolérance.

Quelques exemples des termes les plus usités pour désigner les facteurs écologiques :

Facteur écologique	Large amplitude écologique	Faible amplitude écologique
Température	Eurythermique	Stenothermique
Eau	Euryhydrique	Stenohydrique

Salinité	Euryhalin	Stenohalin
Nourriture	Euryphagique	Stenophagique
Sol	Euryédaphique	Stenoédaphique
pH	Euryionique	Stenoionique

Les espèces présentant de larges amplitudes de tolérance pour divers facteurs sont celles ayant une large distribution. Ce sont des espèces cosmopolites et qui croissent dans différents milieux.

## 6. Compensation de facteurs

Les facteurs écologiques agissent simultanément et présentent des interactions qui peuvent modifier les limites de tolérance des espèces vis à vis de ces facteurs. Ainsi, les communautés végétales présentent à des degrés variés une plasticité écologique leur permettant de s'adapter aux fluctuations temporelles et spatiales des facteurs limitant du milieu. Il y a une réaction compensatrice à ces fluctuations temporelles et spatiales des facteurs limitants du milieu. Un exemple très parlant est illustré par la distribution de l'alfa, *Stipa tenacissima*, qui présente une aire géographique considérable. En effet, on la retrouve depuis l'étage bioclimatique semi-aride jusqu'à l'étage saharien ; son optimum de précipitation se situe autour de 400mm/an. Dans l'étage semi-aride avec une précipitation qui varie entre 300 et 600 mm/an, l'alfa pousse sur les pentes bien drainées. Dans l'étage saharien avec 100 mm/an, l'alfa pousse au niveau des bas de pente. Il y a compensation de facteurs où dans le premier cas le surplus de pluie est éliminé par la pente, alors que dans le deuxième cas le manque d'eau est compensé par les collecteurs d'eau.

## CLASSIFICATION DES FACTEURS ECOLOGIQUES

### 1. Introduction

L'étude des mécanismes d'action des facteurs écologiques (écologie factorielle), est une étape importante pour la compréhension du comportement et des réactions des organismes, des populations et des communautés face à leurs milieux. Les facteurs écologiques ne vont pas agir isolément, mais ils vont avoir une répercussion directe sur les êtres vivants qui vivent dans un biotope donné.

### 2. Les facteurs écologiques

Ils peuvent être classés en :

- Facteurs abiotiques : de nature physicochimique, exemples : les facteurs climatiques, les caractéristiques du sol, la composition chimique de l'eau...etc.

- Facteurs biotiques : exemples : les facteurs de prédation, de compétition et de parasitisme.

Cette classification est simple, mais elle contient une grande part d'arbitraire, car il est très difficile de classer un facteur dans l'une ou dans l'autre catégorie. Un facteur abiotique comme la température peut être modifiée grâce à la présence des êtres vivants :

*Réaumur (1740)* est le premier à avoir démontré l'influence des êtres vivants sur la température du milieu où ils vivent, et ceci en étudiant les Abeilles. Il a remarqué que lorsque la température ambiante descend au voisinage de 13°C, les abeilles s'agitent et font remonter la température aux environs de 25 à 30°C → Le microclimat de la ruche est donc beaucoup plus stable que le climat extérieur.

*Michal (1931)* a démontré que dans un élevage de *Tenebrio molitor*, les individus ont tendance à se regrouper en amas ; donc lorsque la température ambiante devient trop basse, ce regroupement va permettre d'avoir une température plus élevée, voisine de la température la plus favorable à leur développement. [Pour une température de l'air de 17°C, la température des amas de larves atteint 27°C].

### **3. Facteurs dépendants et facteurs indépendants de la densité**

- Facteurs indépendants de la densité qui exercent leurs effets sur les individus pris isolément de façon indépendante de la densité de la population à laquelle ils appartiennent (presque tous les facteurs physico-chimiques appartiennent à cette catégorie).

*Exemple* : une vague de froid tuera dans une population un pourcentage d'individus qui n'est pas fonction de leur densité.

- Facteurs dépendants de la densité qui sont essentiellement des facteurs biotiques. *Exemple* : la nourriture, la prédation, la compétition et le parasitisme qui exercent des effets qui sont fonction de la densité de la population.

### **4. Classification spatiale des facteurs écologiques :**

Cette classification tient compte de la nature du milieu dans lequel ils exercent leur action, nous avons :

- Facteurs climatiques : qui sont propres à l'atmosphère. *Exemples* : la température de l'air, la luminosité, les précipitations, le vent...etc.
- Facteurs édaphiques : qui concernent les caractères physico-chimiques des sols.
- *Facteurs topographiques* : liés aux précédents, dont la nature dépend du relief du terrain.
- *Facteurs hydrologiques* : peuvent être inclus dans cette catégorie.

- Facteurs périodiques et non périodiques :

Cette classification prend en considération les effets de la variable « temps ». Elaborée par *Mondchasky*(1958, 1961 et 1962), elle est fondée sur l'influence des fluctuations annuelles, saisonnières et nyctémérales propres aux déplacements de la Terre sur son orbite, lesquels influencent sur la plupart des facteurs écologiques qui vont de ce fait présenter une périodicité plus ou moins marquée. Nous avons :

- Facteurs périodiques primaires : dont la variabilité périodique est évidente, car elle est imposée par la rotation de la terre. *Exemples* : la variation annuelle de la longueur du jour, la température, l'éclairement, le rythme des marées...etc.

- Facteurs périodiques secondaires : dont les variations cycliques dépendent des premiers. *Exemples* : l'hygrométrie atmosphérique, l'alimentation végétale...etc.

- Facteurs apériodiques : présentent des fluctuations brutales et aléatoires, qui vont causer des modifications essentiellement apériodiques. *Exemples* : une sécheresse exceptionnelle, une éruption volcanique...etc. dans cette catégorie, il existe aussi des facteurs dont les variations sont très lentes, qu'elles peuvent être considérer comme constantes (cas de l'absence d'action anthropique). *Exemples* : la teneur des sols en éléments minéraux nutritifs...etc.

## **Les Facteurs écologiques abiotiques**

### **I. Les facteurs climatiques**

Le climat est constitué par l'ensemble des phénomènes météorologiques qui caractérisent l'état moyen de l'atmosphère en un point donné de la surface terrestre. On distingue le macroclimat, le mésoclimat et le microclimat.

Le macroclimat : il caractérise le climat à l'échelle des régions, ou des pays; on parle de climat équatorial, méditerranéen etc.

Le mésoclimat : il caractérise le climat à l'échelle d'une région déterminée, de surface réduite, où interviennent des facteurs comme la topographie, le voisinage de la mer etc. Au niveau de la région d'Alger, les hauteurs de Bouzaréah sont plus froides que le littoral ; l'exposition nord ou ubac d'une chaîne montagneuse présente un mésoclimat distinct du versant sud ou adret

Le microclimat : il caractérise une surface très restreinte et se situe à l'échelle de l'individu. Par exemple, la température de l'air à la proximité immédiate d'une plante alpine basse peut être de 20°C supérieure à celle de l'air située à 0.3 m au-dessus de la plante.

Les facteurs climatiques considérés seront respectivement la lumière, la température, les précipitations, le vent et les autres facteurs atmosphériques.

#### *4.1-La lumière*

C'est un facteur vital de l'environnement car elle représente la seule source d'énergie pour tous les écosystèmes. La lumière ou rayonnement solaire agit sur les plantes essentiellement par sa nature (ses différentes longueurs d'ondes), son intensité et sa durée (périodicité). La variation de ces trois paramètres gouverne un grand nombre des processus physiologiques et morphologiques aussi bien chez les plantes que chez les animaux.

La qualité de la lumière (les longueurs d'onde) : la plupart des plantes sont adaptées aux longueurs d'ondes comprises entre 0,39 (200 nm) et 7,6  $\mu$  (800nm). Il s'agit des infrarouges (les plus longues), la lumière visible (longueur d'onde moyenne) et des ultraviolets (longueur d'onde les plus courtes et les plus énergétiques). De manière générale, la qualité de la lumière ne varie pas suffisamment pour exercer une influence sur la photosynthèse sauf quand la partie supérieure des arbres intercepte une grande partie de la lumière ; les espèces sous-jacentes sont alors adaptées à de faibles quantités lumineuses.

L'intensité lumineuse : elle présente une grande variabilité spatiale et temporelle. L'intensité lumineuse est la plus importante aux faibles latitudes et diminue avec les latitudes plus élevées où les rayons lumineux traversent une distance plus importante dans l'atmosphère. A l'équateur, les rayons tombent à la verticale toute l'année. La chaleur se répartit sur une petite surface. Plus on se dirige vers les pôles, plus les rayons frappent en oblique et la même quantité de chaleur se disperse sur une plus grande surface et chaque point en reçoit moins. De plus certains rayons ne nous atteignent qu'après avoir été diffusés dans le ciel par les nuages et les gouttelettes d'eau en suspension.

La durée de l'insolation: elle varie en fonction de la position d'un lieu donné. Ainsi la durée d'insolation quotidienne à l'équateur est constante pendant toute l'année, alors que l'ensoleillement dans l'hémisphère nord est plus court en hiver qu'en été et vice versa pour l'hémisphère sud. L'alternance des jours et des nuits, leur variation quotidienne et annuelle constituent la photopériode. Plus la durée d'insolation est longue, plus l'action du rayonnement solaire est efficace. A cette variation globale s'ajoute les variations saisonnières. Elles sont particulièrement importantes dans les latitudes élevées, entre l'été et l'hiver.

Rôle écologique de la lumière:

Effet de l'intensité lumineuse: elle a une action sur l'assimilation ; l'intensité de la photosynthèse, nulle à l'obscurité, augmente avec celle de l'éclairement et pour une certaine valeur de celui-ci, elle compense exactement la respiration: c'est le point de compensation. Il correspond à un éclairement différent suivant les espèces. Selon l'intensité lumineuse on distingue les plantes d'ombre ou sciaphiles telles les plantes des sous-bois, les fougères, les cyclamens (intensité lumineuse faible) et les plantes de lumière ou héliophiles telles la tomate, le thym, la lavande (intensité lumineuse forte).

Effet de la périodicité : la périodicité quotidienne, saisonnière ou annuelle de la lumière est à l'origine des différents rythmes biologiques chez les plantes et les animaux ; on parle de photopériodisme. Chez les plantes, les réponses comprennent la floraison, la chute des feuilles, la dormance. Chez les animaux, les différentes réponses incluent les débuts de migration, l'hibernation, la ponte, la mue et les changements de couleur du pelage. En fonction de la durée d'une journée on distingue :

Les plantes de jours courts, inférieur à 12h, nécessitent moins de 12 heures pour amorcer la floraison ; c'est le cas du tabac et du chrysanthème.

Les plantes de jours longs, supérieurs à 12h, nécessitent plus de 12 heures pour amorcer la floraison ; c'est le cas du blé, de l'orge et des épinards.

Les plantes indifférentes, leur floraison est indépendante de la durée journalière et peut se produire à différentes époques de l'année; exemple: *Stellaria media* et *Euphorbia peplus* ou encore à l'obscurité: ex. pomme de terre

Ajoutons que dans les régions tropicales, la photopériode est constante tout le long de l'année, elle dure 12 heures. Dans les régions tempérées, elle dépasse 12 heures en été et elle est inférieure à 12 heures en hiver.

#### 4.2-La température

La température du milieu dans lequel vit la plante, c'est à dire celle de l'air et des couches superficielles du sol et des eaux, est tributaire du rayonnement solaire. Elle varie en fonction de la saison, des conditions atmosphériques, de l'altitude et de la latitude. La température intervient dans la répartition géographique des espèces, elle règle l'activité et le fonctionnement des êtres vivants en agissant sur diverses fonctions de la plante notamment la respiration, la photosynthèse, les différentes réactions enzymatiques et le phénomène de vernalisation (exposition d'une durée variable au froid pour arrêter la dormance). Ce phénomène de vernalisation se traduit également par la nécessité pour qu'une espèce puisse fleurir d'avoir subi antérieurement, souvent simplement à l'état de graine, une période à une température déterminée, chaude ou froide suivant les espèces. La vernalisation est également un traitement par le froid ou par le chaud pour modifier le déroulement saisonnier du développement d'une semence ; on l'applique aux céréales, aux plantes fourragères, au cotonnier, à la pomme de terre.

La température intervient par ses variations et ses moyennes journalières, mensuelles et annuelles, on parle de thermopériodisme.

L'amplitude de tolérance de la température chez les plantes est très grande et varie généralement entre 0° C et 50° C. Chez toutes les plantes, l'amplitude de tolérance varie avec l'âge, la balance hydrique et la saison. Dans cette amplitude, les espèces ont des besoins minimum, maximum et optimum de température pour leurs activités métaboliques. Par exemple les cultures tropicales telles que le melon ne peuvent tolérer des températures en dessous de 15 à 18°C, alors que les conifères des régions nordiques tolèrent des températures de l'ordre de -30°C. Les plantes aquatiques ont généralement une amplitude de tolérance plus faible que celles des plantes terrestres.

La période de croissance est celle où toutes les conditions environnementales requises sont réunies. La température est considérée comme étant l'un des facteurs critique pour initier cette croissance et plus particulièrement la température minimale qui se situe aux alentours de six °C. Ainsi, selon les exigences propres à chaque espèce, quant à l'action de la température, on distingue :

Les espèces dites sténothermes thermophiles : leur optimum de croissance se situe à des températures élevées, exemples les Cyanophycées (algues bleues), les sténothermes psychrophiles (températures froides), exemple *Sphaerella nivalis*, algue cryophile. Ces espèces sténothermes tolèrent de faibles variations de température.

Les espèces dites eurythermes, elles, tolèrent de larges variations de températures, exemple *Poa annua* (graminée la plus répandue dans le monde).

#### 4.3-Les précipitations

Elles comprennent : la pluie, la neige, la grêle, la rosée et le brouillard. Comme la température, elles sont très liées au rayonnement solaire puisqu'elles sont dues à la condensation dans l'atmosphère de la vapeur d'eau provenant des mers et des terres. Plus il fait chaud, plus l'évaporation est intense.

L'eau est indéniablement l'un des facteurs écologiques les plus importants. Il constitue la plus grande partie du poids des êtres vivants et joue un rôle fondamental dans la physiologie des espèces animales et végétales. L'eau assure la dispersion des colloïdes protoplasmique, le maintien des structures et des équilibres cellulaires ; c'est aussi un fluide distributeur qui permet le transit des sels des gaz et des molécules organiques solubles et par conséquent le transport des aliments et des déchets, la synthèse de matières et la croissance. L'écologiste s'intéresse à l'eau dans la nature, son origine, sa rétention par le milieu, aux réactions des plantes aux variations naturelles de l'eau dans le milieu (sol et air).

Si l'on considère les précipitations (apport le plus important en eau), elles sont sous la dépendance de la température qui règle l'intensité de l'évaporation au niveau des surfaces marines. L'efficacité des précipitations est exprimée par la balance entre l'évaporation et les précipitations. Quant à l'évapotranspiration, c'est la quantité d'eau perdue de la surface d'un écosystème plus celle transpirée par la végétation. Le taux d'évapotranspiration est contrôlé par la quantité d'énergie présentée, les mouvements de l'air, le type de végétation et la quantité d'eau au niveau des racines.

De plus la répartition saisonnière des précipitations influe grandement sur la végétation. Par exemple en région méditerranéenne la pluie tombe surtout en hiver pendant la période froide quand les plantes en ont le moins besoin et fait défaut en été au moment où la température augmente l'évaporation, il en résulte donc une végétation xérophytique bien adaptée aux longues périodes estivales sèches.

Les plantes peuvent être classées en fonction de leur besoin en eau. On distingue généralement quatre grands groupes :

Hydrophile, se sont des plantes aquatiques vivant en permanence dans l'eau *Typha angustifolia*, *Nymphaea alba* et *Wolffia arrhiza* (plus petite plante à fleur du monde) ;

Hygrophile, les espèces requièrent un milieu très humide, exemple les joncs tel que *Juncus acutus*;

Mésophile, ce groupe contient les espèces non spécialisées qui tolèrent des conditions modérées. Par ailleurs, elles peuvent supporter des alternances de périodes sèches et humides. Il s'agit de la majorité des espèces cultivées.

Xérophile, se sont des espèces adaptées au milieu sec telles que *Aristida pungens* ou Drinn, *Retama retam* et *Acacia raddiana*.

#### *4.4-Les vents et les autres facteurs atmosphériques*

Le vent agit soit directement par une action mécanique sur le sol et les végétaux soit indirectement en contrôlant d'autres facteurs et particulièrement en modifiant la température et l'humidité.

##### *4.4.1-Action directe du vent*

Les vents violents peuvent limiter la croissance des plantes en infligeant des dommages physiques. Des structures de plantes déformées par l'action du vent sont souvent observées dans des lieux exposés, tels que les falaises, les sommets des montagnes ou encore les plaines ouvertes. Ainsi, l'effet mécanique sur les végétaux se traduit par des formes de croissance particulières avec des inclinaisons dans le sens du vent dominant adoptant une disposition dite en drapeau.

Les végétaux s'adaptent soit par le développement des appareils racinaires de fixation au sol (comme chez la graminée *Ammophila arenaria*, utilisée pour la stabilisation des dunes), soit en profitant de la protection des autres végétaux. L'action mécanique la plus importante est la dissémination des pollens, des spores et des semences. Les plantes pollinisées par le vent sont dites anémophiles. Le vent peut également avoir des actions négatives en contribuant à l'érosion du sol quand ce dernier n'est pas protégé par une couverture végétale.

##### *4.4.2-Action indirecte du vent*

Elle correspond à la modification des autres facteurs du climat. Le vent joue un rôle dans la distribution des pluies, augmente la vitesse d'évaporation à partir du sol ainsi que la transpiration, diminue les températures et facilite la propagation des feux.

Comme autre facteur atmosphérique, citons la foudre et le feu qui peut jouer un rôle écologique très important dans certaines régions du globe.

La foudre est considérée comme un facteur écologique de second ordre sauf dans les régions où les peuplements forestiers sont denses (ex. Canada).

Le feu est un facteur écologique extrêmement important dans le modelé des paysages actuels. Ils sont rarement naturels (foudre) et le plus souvent d'origine anthropique soit pour obtenir des surfaces herbagères, soit pour procéder à des cultures sur brûlis (essartage) soit pour rabattre des animaux sauvages pendant les périodes de chasse.

Les espèces qui résistent aux feux sont des pyrophytes. Exemple le chêne liège ou *Quercus suber*, le chêne kermès ou *Quercus coccifera*, qui après destruction de leur partie aérienne donnent des rejets par les souches.

### Les facteurs édaphiques

Les caractères physiques et chimiques des sols constituent les facteurs édaphiques. Ce sont des facteurs très importants car ils expriment les relations écologiques entre les êtres vivants et le sol.

Les facteurs qui participent à la formation du sol sont la roche-mère, la topographie, la végétation, l'homme (surtout pour les terres arables) et surtout le climat (il affecte le degré d'altération des roches en réglant le taux et le rythme des précipitations, les écarts de températures, le type de végétation et les établissements humains). La formation du sol est due à l'action combinée sur la roche des agents atmosphériques et de la couverture végétale. On distingue des phénomènes physiques (eau, température), chimique (apport et migration de substances) et biologiques (flore microbienne, lombric...).

On distingue deux types de sol : sols zonaux en équilibre avec le climat et la végétation et les sols azonaux: qui peuvent se produire sous toutes les latitudes et subissent l'action perturbatrice d'un facteur (érosion).

Les sols sont composés de matériaux organiques provenant de la partie biotique de l'écosystème et des matériaux inorganiques provenant de la roche mère par le processus de pédogénèse. La roche mère constitue environ les deux tiers du volume total d'un sol et détermine la plupart de ses caractéristiques physiques.

Le processus de pédogénèse aboutit donc à la constitution du système complexe formé de diverses particules :

Particules inertes: débris de roche mère incomplètement transformés, grain de quartz, mica et feldspath, fragment de calcaire,

Particules finement divisées de nature colloïdales et d'origine soit minérale: argile, soit organique: humus,

De sels minéraux mobiles, anion (phosphates, sulfates, carbonates) ou cations (bases métalliques),

D'organismes vivants: bactéries, protozoaires, champignons, vers, arthropodes...

Selon la taille des particules (texture) et leur agencement (structure). La texture d'un sol permet généralement de distinguer trois fractions : les sables, les limons et les argiles. Cette dernière fraction est très importante car c'est elle qui retient l'eau et les éléments nutritifs dans le sol.

Pour ce qui est des propriétés chimiques du sol on parle surtout de :

\* l'acidité et l'alcalinité, les pH moyens sont ceux qui, généralement, confèrent les meilleures conditions de croissance aux plantes. Cependant, il existe des espèces qui ne poussent qu'en milieu acide ou basique.

\* L'humus, c'est le produit climat-type de végétation. Les plantes qui demandent beaucoup d'éléments nutritifs produisent des débris organiques riches en minéraux. Dans des sols bien aérés ceci encourage une rapide décomposition résultant en un type d'humus appelé mull. Par contre, une végétation qui absorbe peu d'éléments minéraux produira une matière organique déficiente en minéraux et produira un humus acide appelés mor.

Le sol est formé d'un agrégat de particules de taille différentes (gravier, sables, argiles): c'est la texture ; ces particules se trouvent agrégés d'une certaine façon c'est la structure. Texture et structure concourent avec la composition chimique du sol pour conférer à celui-ci d'autres caractères: porosité et aération, pouvoir de rétention pour l'eau (hydratation totale du sol: eau de capillarité (retenue par les pores fines) + eau d'imbibition (retenue par les colloïdes + eau de gravité (circule librement), température.

Par ailleurs, des organismes vivants y sont intimement liés tels que les bactéries, les champignons, vers, arthropodes et autres. Le sol est donc considéré comme un support indispensable à la vie des végétaux et animaux.

### *Rapport sol végétation*

Du bref résumé qui précède, il apparaît clairement qu'il existe des liens étroits entre les caractères physico-chimiques des sols et de la distribution des espèces. Ainsi le sol influence

la répartition des végétaux et on peut mettre en évidence l'existence de liens entre certains de ses caractères et la distribution d'espèces ou de groupement végétaux.

Influence des facteurs physiques : selon les types de structure et de texture d'un sol, on distingue :

Des espèces vivant dans les sables ou psammophytes, exemple *Ammophila arenaria* et *Aristida pungens*.

Des espèces poussant dans les fissures des roches ou chasmophytes ou encore rupicoles, exemple *Helichrysum stoechas*.

Influence des facteurs chimiques :

Espèces poussant sur des sols salés ou halophyte, exemple la famille des Chenopodiacées, *Atriplex halimus* et *Salicornia fruticosa*.

Espèces poussant dans les décombres ou rudérales ; on retrouve surtout des Chenopodiacées, des Polygonacées, exemple *Rumex acetosella*, les Urticacées, exemple, *Urtica dioica*.

Ces espèces rudérales sont souvent liées à des sols ayant de fortes teneurs de matières organiques, bien aérés et dans lesquels la nitrification est intense et conduit à une forte teneur en nitrates et sont généralement qualifiées de nitrophiles.

Influence du calcium, les espèces des sols riches en calcaire sont calcicoles ou calciphiles, exemple *Vitis vinifera* et *Quercus ilex*. Les espèces des sols pauvres en calcaire sont calcifuges ou silicicoles, exemple *Erica arborea* et *Arbutus unedo*, *Quercus suber*.

Il existe des espèces indifférentes à la teneur de calcium dans le sol.

Effets d'autres éléments: on connaît des cas de toxicité dus à la présence dans le sol d'un taux excessif de sels de métaux lourds, tandis que d'autres espèces supportent et même accumulent de tels métaux (cuivre, plomb) et deviennent caractéristiques de tels terrains.

Influence de la réaction ionique, le pH : les espèces qui poussent dans milieux à pH faible sont acidophiles, exemple *Quercus suber*, alors que celles qui poussent dans des milieux à pH élevé sont basidophile, exemple *Quercus ilex*. Les espèces indifférentes supportent de larges variations du pH telle le Pin d'Alep ou *Pinus halepensis*.

L'acidité d'un sol et sa teneur en calcium sont par ailleurs deux phénomènes étroitement liés. En effet, d'une manière générale, les espèces calcifuges sont également acidophiles. Ce sont les argiles désaturés qui présentent des acides libres et imposent par conséquent un pH acide.

Espèces indicatrices :

La liaison entre les caractères physico-chimique du sol et la répartition des espèces est à la base de la notion de plante indicatrice. Une espèce peut être considéré comme indicatrice quant par sa présence elle indique que tel caractère du sol est compris entre deux limites et par leur abondance éventuelle que ce caractère se trouve voisin de telle valeur reconnue comme optimale pour l'espèce considérée. Il est important de préciser que l'optimum écologique ne coïncide pas toujours avec l'optimum physiologique (en raison de la concurrence rencontrée par les espèces dans la nature).

## 5.-Les facteurs topographiques

Ils résultent de la configuration du terrain à l'échelle régionale où l'on distingue par exemple les montagnes et à l'échelle locale où l'on parle des accidents de reliefs. Ils ont pour effet de modifier les autres facteurs écologiques. Les facteurs topographiques les plus importants sont l'altitude, l'exposition et la pente. Ils agissent essentiellement sur le climat et le sol.

Effet sur la température : la température de l'air décroît avec l'altitude, environ ( $0.55^{\circ}\text{C}$  pour 100 m de dénivellation, celle du sol subit une même diminution avec des valeurs plus faibles de l'ordre de  $0,45^{\circ}\text{C}$  pour 100 m). C'est ce gradient altitudinal de température qui est la principale cause de l'existence d'étages de végétation dans les montagnes.

L'effet de l'exposition est particulièrement important et se traduit généralement par des différences dans la végétation entre les versants nord (ubac) et les versants sud (adret).

Effet sur la précipitation : ces dernières augmentent avec l'altitude. Ainsi les hauts reliefs du Hoggar et du Tibesti hébergent, grâce, à des précipitations accrues des plantes d'affinité steppique ou même méditerranéenne lesquelles sont absente du reste du Sahara. Exemple, *Olea laperrini*. Cette augmentation a des limites et au de la d'une certaine altitude elle diminue. Ici aussi, l'exposition joue un rôle quant à la répartition des pluies, dépendant surtout de la direction des vents. Exemple, les flancs nord de l'Atlas tellien sont plus arrosés que les flancs sud.

Effet sur le sol : d'une façon générale, les moindres accidents topographiques peuvent modifier fortement la distribution de l'eau dans le sol, le niveau de la nappe phréatique et par conséquent la distribution des plantes. Au niveau des pentes les sols sont bien drainés et l'eau s'accumule en bas de pente avec présence d'une végétation différente. Généralement, les pentes fortes supportent une communauté plus tolérante des conditions sèches. Par ailleurs l'érosion est d'autant plus forte que les pentes sont plus accentuées. Les plantes des régions montagneuses ou relief accidenté présentent des adaptations spéciales avec notamment un développement racinaire important et une grande flexibilité des branches et des rameaux.

L'enneigement: en montagne une grande partie des précipitations tombe sous forme de neige. Le coefficient de niviosité, proportion des précipitations qui tombe sous forme de neige est faible ou nul en plaine et croit avec l'altitude. La neige joue un rôle écologique considérable et agit sur la végétation par:

La longueur de la période déneigée (temps disponible pour la vie active de la plante)

Par la protection thermique, vu que la neige a un pouvoir isolant le sol à une température sensiblement égale à 0°C;

Par la réserve d'eau.

## LES FACTEURS BIOTIQUES

Ce sont les interactions qui se manifestent entre les divers organismes peuplant un milieu déterminé. On appelle ces interactions des coactions. On distingue également l'action qui est l'influence que le biotope exerce sur la biocénose, la réaction étant l'effet inverse. Les coactions sont de deux types.

Les unes se produisent entre individus de la même espèce, ce sont des réactions homotypiques ou intraspécifiques ; les coactions entre individus d'espèces différentes sont appelés des réactions hétérotypiques ou interspécifiques.

### 1.-Les réactions homotypiques

On distingue l'effet de groupe et l'effet de masse.

- L'effet de groupe correspond à tout phénomène, au sein d'une population, qui est directement rattaché au nombre d'individus qui la composent. C'est l'interaction liée au rapprochement des individus et qui entre dans le cadre de la coopération. Il s'agit d'un effet positif. Il en résulte souvent des communautés caractérisées par des alliances (communautés migratoires, communautés de chasse (lion), communautés de reproduction (oiseaux marins)). La taille des communautés offre une protection face aux ennemies, évite de trop forte perte de chaleur, augmente le succès à la chasse ou lors de la reproduction.
- L'effet de masse se manifeste quand le milieu devient surpeuplé ; il remplace alors l'effet de groupe. C'est donc une interaction liée au surpeuplement et qui entre dans le cadre de la compétition. Il s'agit d'un effet négatif.

## Les réactions hétérotypiques

La coabitation de deux espèces peut avoir sur chacune d'entre elle une influence nulle, favorable ou défavorable. Les divers types d'interactions que l'on peut rencontrer dans la nature sont les suivantes :

-Le neutralisme, les deux espèces sont indépendantes ; elles n'ont aucune influence l'une sur l'autre.

-La coopération, les deux espèces forment une association qui n'est pas indispensable, chacun pouvant vivre isolément, et qui apporte à tous les deux un avantage. Par exemple, les arbres en forêt peuvent se maintenir et se régénérer dans des conditions climatiques défavorables à la survie de ces mêmes arbres isolés.

-Le mutualisme ou symbiose, chaque espèce ne peut croître, se reproduire et survivre qu'en présence de l'autre. Les deux espèces vivent en symbiose. On peut citer la symbiose lichenique, association entre une algue et un champignon, les mycorhizes, association entre un champignon ou une bactérie et les racines d'un végétal supérieur ; exemple de l'ectomycorhize du Pin d'Alep où le champignon forme un manchon autour des racines. Les nodosités bactériennes des Légumineuses. Dans le règne animale les exemples sont également nombreux : le héron garde-boeuf libère les grands mammifères de leur parasites et trouvent quant à eux nourriture et protection (ectosymbiose, bonne santé de l'un et nutrition de l'autre). Lors d'une endosymbiose, l'un des partenaires vit dans l'autre telle que les symbioses nutritives : les ruminants fournissent de la nourriture aux bactéries et ces derniers mangent les microbes morts.

-Le commensalisme, l'association comprend une espèce commensale qui en tire un bénéfice et une espèce hôte qui n'en tire aucun, cas des végétaux épiphytes tels certaines fougères, lichens, algues qui s'installent sur les branches et les troncs d'arbres.

-La compétition, chaque espèce agit défavorablement sur l'autre. C'est une concurrence pour des ressources limitées ; chez les plantes elle se traduit par une lutte pour la lumière, l'eau, les éléments nutritifs et pour l'espace, par exemple, un semis trop serré et chez les animaux par une lutte pour la nourriture, pour les lieux d'habitation et de nidification, pour la conquête d'un partenaire.

-Le parasitisme, une espèce parasite, généralement plus petite, inhibe la croissance ou la reproduction de son hôte. Certains parasites vivent à la surface de leur hôte, ce sont les ectoparasites ; d'autres vivent à l'intérieur de leur hôte, ce sont des endoparasites. Certains peuvent parasiter des espèces différentes telle que *Orobanche minor*, que l'on retrouve sur Légumineuses ; d'autres sont spécifiques telle que *Fusarium oxysporum* qui parasite uniquement le Palmier dattier ou *Phoenix dactylifera* ou encore la rouille du blé *Puccinia graminis*.

-La prédation, l'espèce prédatrice attaque l'espèce proie pour s'en nourrir. Les relations prédateurs-proie sont des relations purement alimentaires, au cours desquelles les prédateurs tuent les proies.

## **Facteurs écologiques**

### **Introduction**

Le biotope ou milieu physico-chimique agit de manière directe ou indirecte sur les êtres vivants. Il les affecte soit toute leur vie soit au cours d'une partie de celle-ci. Il est composé de plusieurs éléments qui forment les facteurs écologiques abiotiques. De leur côté les êtres vivants font partie aussi de ce milieu et par leur présence, leurs actions et leurs relations ils peuvent influencer le milieu: ce sont les facteurs écologiques biotiques.

Dans la nature il existe une foule de facteurs écologiques. "On appelle facteur écologique tout élément du milieu susceptible d'agir directement ou indirectement sur les êtres vivants au moins durant une phase de leur cycle de développement" (DAJOZ, 1972). Ces derniers peuvent être classés de plusieurs façons. Il est classique de distinguer en écologie des facteurs abiotiques et des facteurs biotiques. Le premier groupe concerne les facteurs du milieu tels les facteurs climatiques, les caractéristiques du sol, facteurs propres à la composition physico-chimique du milieu. Le 2<sup>ème</sup> regroupe les facteurs de prédation, de compétition, de parasitisme, de nourriture.

Les caractéristiques fondamentales de tout écosystème sont essentiellement gouvernés par les facteurs abiotiques. Par contre, les facteurs biotiques, bien qu'étant très important, n'exercent pas une influence aussi déterminante sur la distribution des espèces et leurs fonctionnement. Les différentes réactions des organismes sont d'ailleurs conditionnées par les variations temporelles et spatiales des facteurs du milieu.

### **Liste simplifiée des principaux facteurs écologiques est résumée ci-dessous:**

- Facteurs climatiques (lumière, température, eau, composition de l'atmosphère, vents et perturbations atmosphériques).
- Facteurs édaphiques (Facteurs physiques: texture (granulométrie), structure (compacité et aération du sol), stabilité, hydratation ; facteurs chimiques: pH, teneur en calcaire, nitrates, salure et carences en certains éléments.
- Facteurs topographiques: altitude, configuration du terrain ;
- Facteurs biotiques: facteurs liés à la présence des autres végétaux: microflore du sol, maladie cryptogamique, concurrence entre plantes d'une même espèce ou d'espèces différentes ; facteurs liés aux animaux: prédateurs, mécanismes de pollinisation et de dissémination ; action de l'homme et des animaux domestiques: défrichement, abattage des forêts, feux, pâturage et pollution de différentes sortes.

## **2. Relation entre les facteurs du milieu**

Les facteurs écologiques sont très nombreux et entre lesquels existent des influences et relations (interactions). Ainsi les facteurs du milieu n'agissent pas isolément. C'est un complexe de facteurs qui agissent ensemble sur les êtres vivants et sur les communautés. Cependant, souvent l'action d'un seul facteur apparaît comme décisive. Il est évident que lorsqu'on étudie un écosystème, l'analyse des relations entre les différents facteurs écologiques et leur action dans le milieu est fondamentale. Les quatre groupes de facteurs nommés ci-dessus sont tellement inter-reliés qu'il est difficile d'isoler l'influence de chaque facteur séparément. Par exemple, les facteurs climatiques et topographiques conjuguent leurs effets sur le développement des sols.

### **3. Loi du minimum**

Les premières lois concernant l'influence des facteurs écologiques sur les organismes ont été émises dès le siècle passé. En effet, c'est en 1840 qu'un chimiste allemand, Justus Liebig, réalise des expériences sur l'influence de plusieurs facteurs sur la production de céréales. Une des conclusions importantes de ses recherches est que toute production est souvent limitée par des éléments nutritifs nécessaires à des doses réduites plutôt que des éléments requis à de fortes doses tels le carbone et l'eau. De ces expériences résultent la loi du minimum suivante " la croissance des végétaux est limitée par l'élément dont la concentration est inférieure à une valeur minimum en dessous de laquelle les synthèses ne peuvent plus se faire ". C'est le cas par exemple du bore qui se trouve en très faible quantité dans le sol et qui une fois épuiser entraîne l'arrêt de la croissance malgré l'abondance des autres éléments.

### **4. Limites et tolérances**

Une étape importante dans l'étude des facteurs écologiques est franchie en 1930 quand Shelford propose ses lois de tolérance. Selon l'auteur pour chaque facteur une espèce présente des seuils minima et maxima de tolérance. Entre ces deux extrêmes se situe l'optimum. L'amplitude de tolérance peut être représentée par une courbe gaussienne c'est à dire en cloche.

A partir de ces notions, minimum, maximum et optimum, l'auteur définit un facteur limitant comme suit " un facteur écologique joue un rôle de facteur limitant lorsqu'il est absent ou réduit en dessous d'un minimum critique ou excède le niveau maximum tolérable ". C'est la loi de tolérance.

Un exemple classique de facteur limitant par défaut est l'eau dans les régions chaudes. La salure est considérée comme facteur limitant par excès. Elle exerce une sélection des espèces les plus halophytiques jusqu'à un certain seuil où aucune espèce ne peut croître. Shelford précise que les facteurs du milieu sont généralement limitant lors des étapes reproductives des cycles de vies des espèces.

Par ailleurs, il est important de noter qu'il existe pour chaque espèce un optimum physiologique qui est réalisé au laboratoire en l'absence de compétiteurs. Quant à l'optimum écologique, il est atteint dans le milieu naturel où vit l'espèce et peut changer selon les pressions du milieu et les compétitions avec d'autres espèces.

## 5. Valence écologique

La valence écologique est la possibilité que présente une espèce pour vivre dans un milieu donné caractérisé par des variations plus ou moins grandes des facteurs écologiques. De plus la valence écologique varie chez une même espèce suivant le stade de développement.

Une série de termes relatifs à la tolérance des espèces est devenue d'usage en écologie. Ces termes utilisent le préfixe grec "steno" pour désigner une faible amplitude de tolérance et le préfixe grecque "eury" pour désigner une large amplitude de tolérance.

Quelques exemples des termes les plus usités pour désigner les facteurs écologiques :

Facteur écologique	Large amplitude écologique	Faible amplitude écologique
Température	Eurythermique	Stenothermique
Eau	Euryhydrique	Stenohydrique
Salinité	Euryhalin	Stenohalin
Nourriture	Euryphagique	Stenophagique
Sol	Euryédaphique	Stenoédaphique
pH	Euryionique	Stenoionique

Les espèces présentant de larges amplitudes de tolérance pour divers facteurs sont celles ayant une large distribution. Ce sont des espèces cosmopolites et qui croissent dans différents milieux.

## 6. Compensation de facteurs

Les facteurs écologiques agissent simultanément et présentent des interactions qui peuvent modifier les limites de tolérance des espèces vis à vis de ces facteurs. Ainsi, les communautés végétales présentent à des degrés variés une plasticité écologique leur permettant de s'adapter aux fluctuations temporelles et spatiales des facteurs limitant du milieu. Il y a une réaction compensatrice à ces fluctuations temporelles et spatiales des facteurs limitants du milieu. Un exemple très parlant est illustré par la distribution de l'alfa, *Stipa tenacissima*, qui présente une aire géographique considérable. En effet, on la retrouve depuis l'étage bioclimatique semi-aride jusqu'à l'étage saharien ; son optimum de précipitation se situe autour de 400 mm /an. Dans l'étage semi-aride avec une précipitation qui varie entre 300 et 600 mm/an, l'alfa pousse sur les

pententes bien drainées. Dans l'étage saharien avec 100 mm /an, l'alfa pousse au niveau des bas de pente. Il y a compensation de facteurs où dans le premier cas le surplus de pluie est éliminé par la pente, alors que dans le deuxième cas le manque d'eau est compensé par les collecteurs d'eau.

## CLASSIFICATION DES FACTEURS ECOLOGIQUES

### 1. Introduction

L'étude des mécanismes d'action des facteurs écologiques (écologie factorielle), est une étape importante pour la compréhension du comportement et des réactions des organismes, des populations et des communautés face à leurs milieux. Les facteurs écologiques ne vont pas agir isolement, mais ils vont avoir une répercussion directe sur les êtres vivants qui vivent dans un biotope donné.

### 2. Facteurs écologiques

Ils peuvent être classés en :

- Facteurs abiotiques : de nature physicochimique, exemples : les facteurs climatiques, les caractéristiques du sol et la composition chimique de l'eau....
- Facteurs biotiques : exemples : les facteurs de prédation, de compétition et de parasitisme.

Cette classification est simple, mais elle contient une grande part d'arbitraire, car il est très difficile de classer un facteur dans l'une ou dans l'autre catégorie. Un facteur abiotique comme la température peut être modifiée grâce à la présence des êtres vivants :

Réaumur (1740) est le premier à avoir démontré l'influence des êtres vivants sur la température du milieu où ils vivent, et ceci en étudiant les Abeilles. Il a remarqué que lorsque la température ambiante descend au voisinage de 13°C, les abeilles s'agitent et font remonter la température aux environs de 25 à 30°C → Le microclimat de la ruche est donc beaucoup plus stable que le climat extérieur.

Michal (1931) a démontré que dans un élevage de *Tenebrio molitor*, les individus ont tendance à se regrouper en amas ; donc lorsque la température ambiante devient trop basse, ce regroupement va permettre d'avoir une température plus élevée, voisine de la température la plus favorable à

leur développement. [Pour une température de l'air de 17°C, la température des amas de larves atteint 27°C].

### **3. Facteurs dépendants et facteurs indépendants de la densité**

- Facteurs indépendants de la densité qui exercent leurs effets sur les individus pris isolement de façon indépendante de la densité de la population à laquelle ils appartiennent (presque tous les facteurs physico-chimiques appartiennent à cette catégorie).

Exemple : une vague de froid tuera dans une population un pourcentage d'individus qui n'est pas fonction de leur densité.

- Facteurs dépendants de la densité qui sont essentiellement des facteurs biotiques. Exemple : la nourriture, la prédation, la compétition et le parasitisme qui exercent des effets qui sont fonction de la densité de la population.

### **4. Classification spatiale des facteurs écologiques:**

Cette classification tient compte de la nature du milieu dans lequel ils exercent leur action, nous avons :

- Facteurs climatiques : qui sont propres à l'atmosphère. Exemples : la température de l'air, la luminosité, les précipitations, le vent...etc.

- Facteurs édaphiques : qui concernent les caractères physico-chimiques des sols.

- Facteurs topographiques : liés aux précédents, dont la nature dépend du relief du terrain.

- Facteurs hydrologiques : peuvent être inclus dans cette catégorie.

- Facteurs périodiques et non périodiques :

Cette classification prend en considération les effets de la variable « temps ». Elaborée par Mondchasky (1958, 1961 et 1962), elle est fondée sur l'influence des fluctuations annuelles, saisonnières et nyctémérales propres aux déplacements de la Terre sur son orbite, lesquels influencent sur la plupart des facteurs écologiques qui vont de ce fait présenter une périodicité plus ou moins marquée. Nous avons :

- Facteurs périodiques primaires : dont la variabilité périodique est évidente, car elle est imposée par la rotation de la terre. Exemples : la variation annuelle de la longueur du jour, la température, l'éclairement, le rythme des marées...etc.

- Facteurs périodiques secondaires : dont les variations cycliques dépendent des premiers. Exemples : l'hygrométrie atmosphérique, l'alimentation végétale...etc.

- Facteurs apériodiques : présentent des fluctuations brutales et aléatoires, qui vont causer des modifications essentiellement apériodiques. Exemples : une sécheresse exceptionnelle, une éruption volcanique...etc. dans cette catégorie, il existe aussi des facteurs dont les variations sont très lentes, qu'elles peuvent être considérées comme constantes (cas de l'absence d'action anthropique). Exemples : la teneur des sols en éléments minéraux nutritifs...etc.

## **LES FACTEURS BIOTIQUES**

Ce sont les interactions qui se manifestent entre les divers organismes peuplant un milieu déterminé. On appelle ces interactions des coactions. On distingue également l'action qui est l'influence que le biotope exerce sur la biocénose, la réaction étant l'effet inverse. Les coactions sont de deux types.

Les unes se produisent entre individus de la même espèce, ce sont des réactions homotypiques ou intraspécifiques ; les coactions entre individus d'espèces différentes sont appelées des réactions hétérotypiques ou interspécifiques.

### **1.-Les réactions homotypiques**

On distingue l'effet de groupe et l'effet de masse.

- L'effet de groupe correspond à tout phénomène, au sein d'une population, qui est directement rattaché au nombre d'individus qui la composent. C'est l'interaction liée au rapprochement des individus et qui entre dans le cadre de la coopération. Il s'agit d'un effet positif. Il en résulte souvent des communautés caractérisées par des alliances (communautés migratoires, communautés de chasse (lion), communautés de reproduction (oiseaux marins)). La taille des communautés offre une protection face aux ennemis, évite de trop perdre de chaleur, augmente le succès à la chasse ou lors de la reproduction.

- L'effet de masse se manifeste quand le milieu devient surpeuplé ; il remplace alors l'effet de groupe. C'est donc une interaction liée au surpeuplement et qui entre dans le cadre de la compétition. Il s'agit d'un effet négatif.

## Les réactions hétérotypiques

La cohabitation de deux espèces peut avoir sur chacune d'entre elle une influence nulle, favorable ou défavorable. Les divers types d'interactions que l'on peut rencontrer dans la nature sont les suivantes :

-Le neutralisme, les deux espèces sont indépendantes ; elles n'ont aucune influence l'une sur l'autre.

-La coopération, les deux espèces forment une association qui n'est pas indispensable, chacun pouvant vivre isolément, et qui apporte à tous les deux un avantage. Par exemple, les arbres en forêt peuvent se maintenir et se régénérer dans des conditions climatiques défavorables à la survie de ces mêmes arbres isolés.

-Le mutualisme ou symbiose, chaque espèce ne peut croître, se reproduire et survivre qu'en présence de l'autre. Les deux espèces vivent en symbiose. On peut citer la symbiose lichénique, association entre une algue et un champignon, les mycorhizes, association entre un champignon ou une bactérie et les racines d'un végétal supérieur ; exemple de l'ectomycorhize du Pin d'Alep où le champignon forme un manchon autour des racines. Les nodosités bactériennes des Légumineuses. Dans le règne animale les exemples sont également nombreux : le héron garde-bœuf libère les grands mammifères de leur parasites et trouvent quant à eux nourriture et protection (ectosymbiose, bonne santé de l'un et nutrition de l'autre). Lors d'une endosymbiose, l'un des partenaires vit dans l'autre telle que les symbioses nutritives : les ruminants fournissent de la nourriture aux bactéries et ces derniers mangent les microbes morts.

-Le commensalisme, l'association comprend une espèce commensale qui en tire un bénéfice et une espèce hôte qui n'en tire aucun, cas des végétaux épiphytes tels certaines fougères, lichens, algues qui s'installent sur les branches et les troncs d'arbres.

-La compétition, chaque espèce agit défavorablement sur l'autre. C'est une concurrence pour des ressources limitées ; chez les plantes elle se traduit par une lutte pour la lumière, l'eau, les éléments nutritifs et pour l'espace, par exemple, un semis trop serré et chez les animaux par une lutte pour la nourriture, pour les lieux d'habitation et de nidification, pour la conquête d'un partenaire.

-Le parasitisme, une espèce parasite, généralement plus petite, inhibe la croissance ou la reproduction de son hôte. Certains parasites vivent à la surface de leur hôte, ce sont les ectoparasites ; d'autres vivent à l'intérieur de leur hôte, ce sont des endoparasites. Certains peuvent parasiter des espèces différentes telle que *Orobanche minor*, que l'on retrouve sur Légumineuses ; d'autres sont spécifiques telle que *Fusarium oxysporum* qui parasite uniquement le Palmier dattier ou *Phoenix dactylifera* ou encore la rouille du blé *Puccinia graminis*.

-La prédation, l'espèce prédatrice attaque l'espèce proie pour s'en nourrir. Les relations prédateurs-proie sont des relations purement alimentaires, au cours desquelles les prédateurs tuent les proies.

## **Les adaptations des vivants à leur milieu**

### **1.- Notion d'adaptation**

Le mot « **adaptation** » peut avoir plusieurs significations. Il peut désigner :

- un organe ou une structure particulière qui avantage les organismes qui en sont pourvus.

Ex. l'aile est une adaptation au vol.

- un comportement spécial qui facilite la vie à ceux qui le manifestent.

Ex. un jeune faon qui reste immobile sous les arbres pour ne pas être découvert par ses prédateurs.

- l'organisation d'un vivant reflète les conditions de son milieu.

Ex. l'oiseau est adapté au vol non seulement par ses ailes mais aussi par la forme et la masse de son squelette, sa musculature, ses poumons et tous ses autres organes.

### **2. - Adaptations chez les animaux**

Prenons deux exemples pour expliquer les adaptations des animaux à leur milieu : le cerf de Virginie et le castor.

#### **2.1. - Le cerf de Virginie**

L'habitat du cerf de Virginie varie selon les saisons. L'hiver, le cerf se réfugie dans des ravages et l'été, il préfère la lisière des bois.

Dans son domaine vital, le cerf délimite son territoire par son urine et du musc sécrété par des glandes situées entre les sabots et sur la face interne des pattes postérieures.

Il peut se camoufler sous les branches basses des arbres. Ses longues pattes fines qui se terminent par des sabots pointus, lui permettent des déplacements rapides. Ce sont de bons coureurs.

Ce sont des animaux diurnes. L'alimentation occupe une grande place dans leur journée, car leur régime alimentaire est essentiellement constitué de végétaux : de l'herbe, de jeunes pousses d'arbres, du trèfle et des fruits sauvages en particulier des pommes. Leur denture a les caractéristiques de celle des **ruminants**.

Pendant toute l'année, il doit se défendre contre ses prédateurs naturels : le coyote, le loup, le lynx roux et les chiens errants.

Pendant la saison de la chasse, l'homme ou plus précisément le chasseur, s'ajoute à la liste. Sa façon de se défendre, **la fuite ou le camouflage**. La période de reproduction (rut) commence au début d'octobre et se termine vers la fin novembre. Les mâles dès la première année portent des **bois (le panache)**. Pendant la période de rut, les mâles s'affrontent en combats rituels pour conserver leurs femelles et en gagner de nouvelles. Les petits naissent en mai ou juin et suivent leur mère. À sa naissance, le faon possède déjà l'art du camouflage et il se confond parfaitement avec son milieu. On appelle **homochromie**, cette identité de couleur et d'aspect entre un animal et le milieu où il vit. Après quelques heures le faon peut marcher, ses yeux sont ouverts et peut brouter de l'herbe. Il est sevré au bout de quatre mois.

En général, le cerf de Virginie, tous comme les autres animaux est bien adapté aux activités qu'ils accomplissent.

## **2.2. - Le castor**

La denture du castor est bien adaptée à son mode de vie et possède les caractéristiques des animaux rongeurs.

Cette aptitude à ronger facilite la survie et la reproduction du castor. Les arbres qu'il abat lui servent à construire des digues et des huttes, c'est à dire à aménager son habitat et bâtir son abri. Il se nourrit de l'écorce des jeunes arbres dont le diamètre ne dépasse pas 15 cm.

## **3. - Adaptations à la locomotion**

Pour chercher leur nourriture, se trouver un abri, repérer leurs proies et échapper à leurs prédateurs, les animaux doivent se déplacer. Certains nagent, sautent, courent, galopent, grimpent ou volent.

### 3.1. - Adaptations à la nage

L'eau est un milieu qui oppose plus de résistance que l'air. Le déplacement dans l'eau demande plus d'énergie et d'efforts que le déplacement dans l'air.

Deux procédés vont permettre de nager plus rapidement : **augmenter le volume d'eau déplacé et diminuer la résistance qu'on oppose à l'eau.**

Chez les poissons, les membres sont des nageoires. Tous les poissons possèdent une nageoire caudale et des nageoires latérales.

Chacune joue un rôle particulier.

Au cours de la respiration, l'eau que le poisson a aspirée est vivement rejetée par les ouvertures des branchies, **les ouïes.**

Le corps des poissons est recouvert d'écailles ou de fines rugosités enduites d'un liquide visqueux : **le mucus.** Ce liquide visqueux facilite le glissement dans l'eau et protège le poisson contre les microbes.

### 3.2. - Adaptations au saut

Chez les vivants, le saut est une projection du corps vers le haut ou l'avant au moyen des membres postérieurs.

### 3.3. - Adaptations à la marche et à la course

La marche et la course sont des activités de tous les quadrupèdes et de tous les bipèdes. La course est sur la terre le mode de déplacement le plus rapide.

Ex. le guépard (120 km/h.).

Dans la marche, il y a toujours chez les bipèdes, un membre qui touche le sol et deux chez les quadrupèdes.

Dans la course, il y a des moments où aucun membre ne touche le sol.

### 3.4. - Adaptation au grimper

Certains animaux peuvent grimper à un arbre plus facilement que d'autres. Ils peuvent s'y cramponner (le chat) ou s'y agripper (l'homme).

Le chat a des griffes **rétractiles**. Il peut à volonté les rentrer ou les sortir.

L'homme est capable de grimper aussi, mais de façon différente : nous nous agrippons aux branches parce que notre main est **préhensile, capable de préhension.**

L'homme est capable de grimper aussi, mais de façon différente : nous nous agrippons aux branches parce que notre main est **préhensile, capable de préhension**.

### **3.5. - Adaptation au vol**

L'air est pour certains animaux le milieu habituel de leurs déplacements. Pour se déplacer dans l'air, il faut se faire porter par l'élément. Cela est rendu possible à l'aide d'ailes ou des organes analogues. Les ailes jouent un rôle de gouvernail, d'hélice et de frein. Elles permettent à l'oiseau de se maintenir dans les airs avec l'aide de la queue de l'oiseau.

Les ailes ne sont pas les seuls organes qui rendent l'oiseau adapté au vol. Tout son corps le rend apte à voler :

- le corps de l'oiseau a une forme aérodynamique.
- le squelette de l'animal comprend des os creux pour alléger sa masse.
- ses poumons sont prolongés par des sacs aériens qui augmentent le volume de son corps.
- les muscles des ailes et ceux du cœur sont puissants.
- il jouit d'une vue perçante et d'un sens aigu de l'orientation.

### **4.- Adaptation au climat**

Comme les autres organes, la peau de l'animal peut s'adapter. La peau protège l'animal contre les insectes et les microbes, en période d'abondance, permet d'accumuler des graisses qui servent d'isolant contre le froid. En période de disette, cette graisse sert de réserve de nourriture.

Chez les mammifères, la peau porte des poils pour former la fourrure. Les poils servent d'isolant thermique de la peau.

Il y a deux mues annuelles : à l'automne et au printemps.

## Règles écologiques

### 1. Chez les Homéothermes:

#### a) Les règles écologiques :

C'est un ensemble de relations établies sur une base statistique, qui relient les variations de facteurs écologiques isolés ou d'ensembles de facteurs, à des variations morphologiques (taille, forme du corps ou de partie du corps et couleurs) ou physiologiques (rythme de développement, fécondité et cycles biologiques). Celles-ci sont donc considérées comme une réponse des organismes aux variations mésologiques considérées.

Certaines règles ne valent qu'à l'intérieur de groupes systématiques très limités; d'autres ne concernent que quelques espèces voisines en taxonomie très limités ; d'autres intéressent plusieurs espèces voisines en taxonomie ou vivant en conditions écologiques analogues. D'autres règles ont été proposées au niveau de faunes entières, vivantes ou fossiles (nanisme et gigantisme, règles des couleurs). Il existe évidemment des règles insuffisamment fondées qui doivent être décomposées en règles mineures pour acquérir une signification écologique concrète. Cette signification devient accessible dès que l'on aborde sérieusement les problèmes physiologiques, éco-éthologiques et évolutifs des animaux. Ces études, d'ailleurs, mettent à jour continuellement d'autres règles d'une validité souvent limitée dans leur portée systématique, mais d'une valeur écologique plus précise et plus concrète.

Quelques-unes de ces règles ne se basent que sur des variations qui sont en grande partie le résultat d'une réaction directe et purement phénotypique des organismes au milieu : tel est le cas notamment de certaines variations de forme et de taille chez les hétérothermes qui répondent ainsi à un milieu plus ou moins favorable par un développement et une croissance plus ou moins réguliers. D'autres ont au moins une composante phénotypique importante (règle de Bergmann, par exemple). D'autres, enfin, traduisent une véritable sélection naturelle au niveau génotypique (mélanisme industriel, aptérisme des Insectes,...etc.).

#### b) Règle de Gloger :

**Cette règle traite des relations existant entre l'humidité et les variations de couleur des animaux.**

Les populations (races et sous-espèces) d'homéothermes vivant dans les zones les plus arides ont des teintes plus claires, c'est-à-dire qu'elles ont moins de mélanines dans leurs téguments. Il ne s'agit pas seulement de grandes différences liées aux macroclimats, mais aussi de gradients microclimatiques. Par exemple la sous-espèce hydrophile de *Microtus arvalis* (Le Campagnol commun (*Microtus arvalis*)) est une espèce de petits rongeurs de la famille des

Muridés est généralement plus mélanisée que la sous-espèce des jardins); les Taupes américaines des genres *Scapanus* et *Scalopus* sont noirâtres en régions pluvieuses, et nettement plus claires en région sèche. Les *Scapanus* sont bruns en Californie septentrionale et argentés dans le sud de cette région. Le Lemming ( nom vernaculaire ambigu désignant en français de nombreuses espèces différentes, appartenant à plusieurs genres de petit rongeurs de la sous-famille des arvicolinés (*Arvicolinae*). de forêt a des populations plus foncées dans des forêts de pins très humides; il en est de même pour le Serval(fait partie des félins Sa longueur est d'environ 85 à 112 cm, et celle de sa queue de l'ordre de 30 à 50 cm. Il mesure de 54 à 66 cm au garrot. Son poids est de 9 à 16 kg chez les femelles, de 12 à 26 kg chez les mâles). C'est aussi ce que l'on observe en Russie pour le Spermophile *Citellus pygmaeus* (sont des écureuils à petites oreilles, à abajoues et dont la queue est assez courte et plus ou moins fournie). Les interrelations entre température et humidité peuvent évidemment compliquer les expressions pratiques de la règle de Gloger.

Il est parfois possible de montrer l'intervention de mécanismes purement phénotypiques dans les phénomènes illustrés par la règle de Gloger.

Chez les Pigeons et les Grives, des chercheurs ont obtenus par voie expérimentale des individus fortement mélanisés qui se rapprochent des races naturelles vivant effectivement dans des régions à climat plus humide.

On peut admettre comme des illustrations extrêmes de la règle de Gloger, les pigmentations claires (brun-rougeâtre, jaunâtres et sable) des animaux du désert, et surtout des déserts sableux. Pour cette faune, toutefois, l'intervention d'autres mécanismes écologiques mimétisme (est une stratégie adaptative d'imitation. Cela permet par exemple à une espèce d'échapper à d'éventuels prédateurs) est communément envisagée, du moins comme élément complémentaire.

### **c) Règle de Bergmann :**

La règle de Bergmann établit des relations entre le climat thermique de l'environnement, la taille et le rapport de la surface au poids du corps, chez les Vertébrés Homéothermes.

Il est connu qu'en conditions égales les homéothermes perdent la même quantité de chaleur par unité de surface. Or, le volume et la masse augmentent avec le cube des dimensions linéaires, la surface, seulement avec le carré de celles-ci : un animal plus gros a donc une surface relativement moins grande qu'un petit animal du même groupe systématique et il perd proportionnellement moins de chaleur. **Les animaux de climats froids sont donc avantagés par une réduction de leur surface corporelle par rapport à leur volume et leur poids.**

En partant d'une généralisation de la règle de Bergmann au niveau de faunes entières, les paléontologistes expliquent l'extinction plus rapide des Mammifères de petite taille par rapport

aux Pachydermes (Mammifère à peau épaisse) et à d'autres grands herbivores, pendant les périodes glaciaires du Quaternaire. Cette différence serait due à une bien plus grande difficulté de thermorégulation pour les micromammifères, liée au rapport surface / volume du corps, relativement défavorable.

Deux catégories de phénomènes morphologiques se rattachent à cette règle :

- Les variations de la taille des organismes pris dans leur ensemble. Ces variations sont l'objet de la règle de Bergmann, elle-même.
- Les variations de dimension des appendices du corps. Celles – ci sont illustrées par la règle de Rensch et d'Allen.

Chez une même espèce, ou chez des espèces voisines, à égalité d'autres conditions écologiques (ressources alimentaires, densité de populations, pression de prédation ou de parasitisme, disponibilité en vitamines, ...etc.), les tailles les plus grandes sont atteintes dans les parties les plus froides de l'aire de distribution.

L'un des cas les plus classiques est représenté par les Manchots. *Aptenodytes forsteri* vit le plus au Sud, en plein Continent Antarctique il a une longueur de 100-120 cm et un poids de 34 kg en moyenne; *Aptenodytes patagonica*, qui ne se trouve pas au sud du 55° parallèle (Iles Macquarie), ne pèse déjà plus que 15 à 17 kg en moyenne, suivant les sexes (le mâle étant plus lourd) et ne mesure que 90-100 cm. Le gradient continue à travers les *Pygoscelis* et *Spheniscus* jusqu'à des longueurs de moins d'un demi-mètre et des poids de 4-5 kg pour les espèces du groupe, les plus éloignées du pôle, qui vivent sur des littoraux de moins en moins froids, jusqu'à la Nouvelle-Zélande, l'Afrique et l'Amérique du Sud, et enfin aux Galapagos, où *Spheniscus mendiculus* est l'un des « pygmées » du groupe.

En Eurasie, l'on remarque chez plusieurs Mammifères de taille moyenne une réduction de celle-ci en allant du Nord-est du continent vers le Sud-ouest : par exemple chez des Cervidés, des Loups, des Renards et Sangliers. Il existe un gradient dans la longueur du crâne du Sanglier, qui va de l'Espagne méridionale (324 mm en moyenne) par l'Europe Centrale (environ 400 mm) à la Russie Blanche (465 mm). En Sibérie, l'on enregistre des valeurs de l'ordre de 560 mm.

Il y'a des exceptions nombreuses à la règle de Bergmann. La Caribou, le Renne, le Cerf commun européen suivent apparemment des gradients inverses à ceux prévus par la loi ; il en est de même pour plusieurs Rongeurs et, chez les Oiseaux, pour certains Passériformes.

La loi de Bergmann ne s'applique pas bien sure sur les oiseaux migrants, les Mammifères fousisseurs, c'est-à-dire dans des groupes d'organismes qui ne mènent une vie active favorable ; néanmoins la règle de Bergmann a une valeur assez générale, même s'il est possible parfois de l'estomper dans une loi écologique plus générale encore, qui relie la taille à l'ensemble des

conditions favorables du milieu, dont la température, malgré son importance fondamentale, n'est que l'un des éléments.

La validité générale de cette règle s'appuie aussi sur des « nanismes » et des « gigantismes » de faunes entières. Ces faits ont pu être étudiés surtout dans des faunes anciennes et isolées de Mammifères et d'Oiseaux, c'est-à-dire dans des faunes qui ont évolué sur place pendant une longue période sans crise grave, comme c'est le cas de la faune australienne. C'est ainsi que la règle de Bergmann s'applique à de nombreux oiseaux actuels de Nouvelle-Zélande (île sans Mammifères indigènes) des Psittaciformes au Kiwi (*Apteryx*).

Une exception illustrée par des faunes entières est toutefois offerte par la Somalie; celle-ci représente un centre de nanisme pour de nombreuses espèces d'homéothermes africains qui atteignent de plus fortes tailles à proximité de l'équateur. Il est vrai que cette région, se trouve à la frontière de la faune paléotropicale (africaine), car la Somalie empiète déjà en partie sur la zone paléarctique et possède en outre un climat en grande partie aride.

#### **D) Règle de Rensch :**

C'est une sous règle de Bergman ; elle **établie des liaisons entre le climat thermique et la longueur des ailes des oiseaux**. Cette règle dit qu'à l'intérieur d'un cycle radial ou d'une espèce polymorphe, les populations ou les races vivant sous des climats plus froids ont plus allongés, mais relativement étroites par rapport aux populations qui vivent dans des régions chaudes.

#### **E) Règle d'Allen :**

C'est un corollaire de la règle de Bergman qui trouve également son application dans le cadre des avantages offerts en **pays froids, par une limitation de la surface du corps en relation avec la perte de chaleur**. Cette règle indique que l'on observe une réduction relative des appendices chez les Mammifères des zones froides : oreilles et queue plus courtes, cou et pattes moins élancées, et en général des formes plus trapues. Cette règle a reçu des confirmations chez les Lagomorphes et les renards du vieux continent.

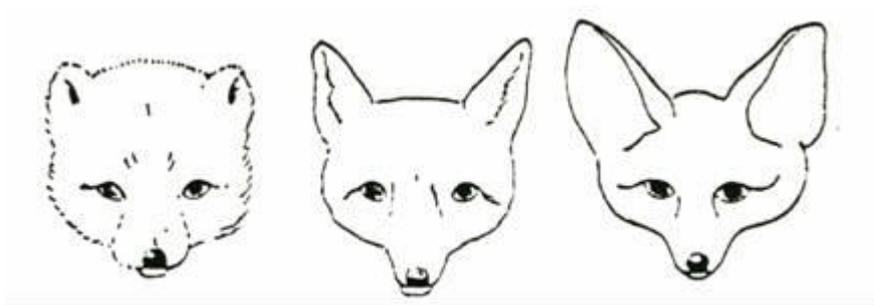
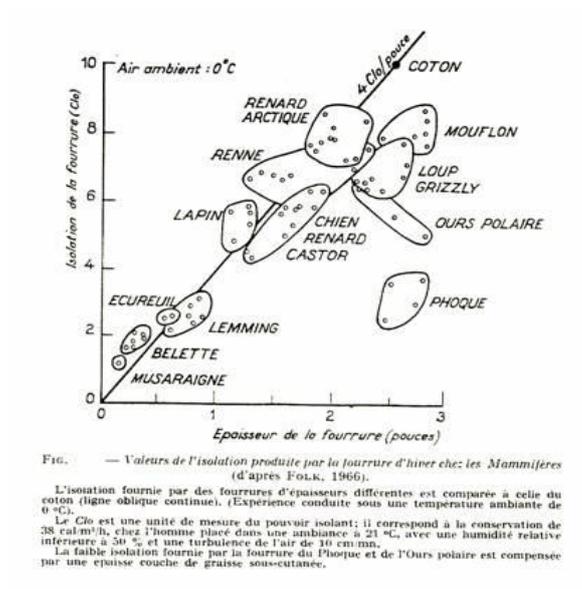


Figure. Variation graduelle de la taille, de la surface des oreilles et du museau chez le Renard arctique *Alopex lagopus*, le Renard d'Europe *Vulpes vulpes* et le Fennec saharien *Megalotis zerda* (d'après Hesse, Allee et Schmidt, 1951)

Le Fennec ou Renard du désert est un animal ayant d'énormes pavillons auriculaires (les anglais l'appellent également Renard aux oreilles de chauves souris (*bat-eared fox*)), et un museau effilé. Par contre le Renard arctique a des pavillons vraiment minuscules et un museau réduit. Le terme intermédiaire de cette série est le Renard européen. (Fig.)

### F) Règle de la Fourrure :

Les règles écologiques qui, mettent en relation la taille des homéothermes avec les conditions climatiques, sont complétées par la règle de la fourrure. D'après cette dernière règle, **le pelage des Mammifères (ainsi que le plumage des oiseaux), est plus épais et plus touffu en climat plus froid** (fig.).



Cet épaississement aide évidemment à limiter la dispersion de chaleur qui est déjà relativement réduite par une augmentation de la taille globale et par la réduction des appendices.

Il y'a pourtant des exceptions, avec des espèces à fourrure très épaisse en climat tropical.

SCHOLANDER (1966), a étudié chez les Mammifères les variations de la fourrure et du pouvoir isolant de la peau avec la latitude. Il a suggéré une explication physiologique précise pour ces exceptions. Chez le Bradype (mammifère Chez ces paresseux, les « mains » sont munies de trois doigts munis de griffes), par exemple, une fourrure épaisse pourrait être mise en rapport avec le taux métabolique très bas, qui n'atteint que la moitié environ du taux de la plupart des Mammifères ayant à peu près la même taille.

### G) Règle de la Lumière :

**Elle est basée sur l'efficacité protectrice d'un tégument brun ou noir, revêtant l'organisme entier ou des organes particuliers, contre des radiations nuisibles.**

Cette pigmentation protectrice concerne non seulement le tégument superficiel, mais aussi les formations internes à l'organisme.

Par exemple chez les personnes à couleur noire, la moindre pigmentation serait en relation avec une protection plus efficace déjà offerte par l'épiderme richement pigmenté. Toutefois, Blum (1967), ne croit pas à l'efficacité protectrice de la mélanine ; il remarque que des populations à peau foncées vivent également dans des régions faiblement ensoleillées, tandis que les Noirs se répartissent plus typiquement sous des climats chauds et humides que dans les zones désertiques fortement ensoleillées.

#### **H) Règle de la durée de vie :**

Cette règle valable aussi bien pour les homéothermes que pour les hétérothermes, *relie au climat la vitesse de développement*, l'apparition de la maturité sexuelle et la durée globale de la vie. Le développement serait plus lent, la vie relativement plus longue et la maturité sexuelle relativement retardée dans les populations d'une même espèce vivant sous un climat plus froid.

On tient compte évidemment, dans le déterminisme de cette règle des différences de taille, de l'influence directe de la température sur le taux métabolique, et des phénomènes de diapause, d'hibernation,...etc.). L'incidence de ces derniers sur la durée réelle d'existence peut être très importante. Dans les biotopes où c'est l'estivation qui impose la plus longue suspension de vie active, cette règle devrait donc être inversée.

*Une règle plus nuancée et plus générale établit plutôt un rapport entre la durée de vie active et les conditions optimales du biotope.* Le développement serait plus rapide, la maturité sexuelle plus précoce et la vie plus longue là où les conditions climatiques sont les plus convenables pour l'espèce considérée.

#### ***Les règles écologiques chez les hétérothermes***

Dans la nature, le nombre d'animaux hétérothermes est supérieur à celui des homéothermes. Ce sont des organismes incapables de contrôler leur température au delà d'une limite forte étroite. La faible indépendance thermique vis-à-vis du milieu environnant donc les faibles pouvoirs d'homéostasie (est la maintenance de l'ensemble des paramètres physico-chimiques de l'organisme qui doivent rester relativement constants) qui en résultent soumettant directement les hétérothermes aux facteurs mésologiques, ce qui les rend par conséquent de plus fins indicateurs climatiques et microclimatiques.

Plusieurs règles écologiques concernant les hétérothermes ont été élaborées. La validité de ces règles est faible, à cause de leur spécialisation, soit qu'elles s'appliquent à des caractères dont la base génotypique est connue, soit qu'il s'agisse tout simplement de résultats convergents du modelage directe de l'organisme par le milieu à un niveau purement phénotypique.

## **A ) Variation de la taille :**

**1) Règle de Jordan: elle établit les rapports entre des caractères méristiques** (distingue des données numériques concernant la morphologie d'un animal) **de Téléostéens** (comprennent la plus grande partie des poissons connus et forment un ordre de la classe des Ostéichthyens (Poissons osseux) **et la température de l'eau.**

Les animaux d'une espèce donnée vivant dans les eaux chaudes et froides, ont tendance à avoir dans les eaux chaudes un nombre de vertèbres inférieur à celui des animaux d'eau froide. Cette règle s'applique à des espèces qui appartiennent à un même groupe ou au même genre, mais vivant typiquement dans des eaux au régime, thermique différent.

Il y'a plusieurs exceptions à la règle de Jordan, qui peuvent n'être qu'apparentes, car le cycle biologique complet, l'aire vitale, le rayon de déplacement des individus et des populations, la localisation topographiques et la valeur génétique des « races » locales sont encore insuffisamment connus chez trop d'espèces, même d'intérêt économique élevé.

Certains scientifiques ont mis en évidence l'existence d'une relation entre la variation thermique et les variations du nombre et de la forme branchiospines (En relation avec les branchies : projections osseuses, digitiformes, de l'arc branchial sur le côté opposé aux filaments branchiaux et qui servent à retenir les proies ; elles varient en nombre et longueur et sont importantes pour les classifications et l'identification des poissons). Chez plusieurs espèces de Poissons bleus, où un gradient à orientation méridienne est présent. Du Nord au Sud, et en général des eaux froides aux eaux chaudes, on observe souvent une réduction du nombre de ces branchiospines → il y'a une analogie avec les variations du nombre de ces branchiospines.

Pour ANDREU (1968) qui a travaillé sur les Sardines (*Sardina pilchardus*), il existe une interprétation moins directe de l'influence de la température sur ces phénomènes. Pour lui, **les variations n'auraient pas de rapport immédiat avec la température.** Elles seraient au contraire une conséquence indirecte du facteur thermique, s'exerçant à travers les différences trophiques que les variations de température imposent aux Sardines. Les populations vivant plus au Nord (par exemple en mer du Nord et dans le nord-est de l'Atlantique) ont une alimentation surtout basée sur le phytoplancton. Les populations de sardines vivant le long des côtes ibériques et marocaines sont surtout zooplanctonophages, car ces mers plus chaudes ont une charge en phytoplancton bien plus faible que les mers septentrionales. Enfin, les sardines méditerranéennes à l'état adulte, sont surtout prédatrices de crustacées pélagiques de taille moyenne, car le zooplancton devient à son tour plus rare en Méditerranée.

**2) Règle de Rensch pour les Mollusques terrestres: la taille des Mollusques continentaux est optimale là où les conditions trophiques (nourriture, richesse en calcaire et concurrence réduite) et climatiques (climat humide et frais) sont optimales.** Cette règle peut être appliquée

à un grand nombre d'invertébrés et même pour un vertébré hétérothermes → cette règle n'est donc qu'un cas particulier de la règle de la taille chez les organismes à croissance indéfinie.

La taille d'un hétérotherme à croissance indéfinie est maximale là où les conditions écologiques sont plus convenables.

Le long des côtes atlantiques françaises, plusieurs Escargots des dunes accomplissent leur cycle vital en une seule année, tandis que sur les côtes méditerranéennes deux années sont nécessaires pour atteindre l'âge de la reproduction. Les conditions optimales seraient plutôt les conditions atlantiques, où le climat d'été frais et humide permet une vie active ininterrompue et supprime l'estivation. D'ailleurs, les tailles maximales sont souvent atteintes sur les dunes atlantiques.

Cette règle a de nombreuses applications pratiques, notamment dans la pisciculture, en mytiliculture (désigne l'élevage des mollusques appelés moules) et en ostréiculture (est l'élevage d'huîtres fertilisées dans des parcs) où l'on doit éviter que la croissance d'espèces comestibles ne soit limitée à des tailles sans valeur commerciale.<sup>40</sup>

### ***3) Nanisme et gigantisme insulaire et d'altitude :***

***Le Nanisme*** : c'est le résultat d'une adaptation à *une moindre abondance et à une moins grande variété de nourriture*, et parfois à un accroissement de la concurrence intraspécifique à cause de la réduction de la concurrence interspécifique : les îles ont une faune relativement appauvrie en espèces. On l'attribue en définitive à la *pression sélective* moins forte qui permet la survie des individus les moins robustes.

La détérioration du climat peut jouer un rôle dans l'apparition du nanisme : cas des Mollusques terrestres des îles méditerranéennes, qui avec le temps (fossile jusqu'à l'actuel) montrent une diminution graduelle de la taille. Cette diminution est en rapport avec : le déboisement, le défrichage et l'assèchement progressif du climat insulaire.

Le nanisme peut précéder l'extinction où accompagne la forte raréfaction des peuplements insulaires (contiennent beaucoup d'espèces sédentaires et très peu de prédateurs).

***Le Gigantisme*** : il peut être dû à la persistance d'équilibres biologiques de type archaïque, à cause de l'isolement géographique, et par conséquent survivance de sous-espèces et d'espèces de grande taille déjà éteintes ailleurs.

Parfois, il est la résultante d'une réduction de la concurrence interspécifique et par conséquent d'une plus grande disponibilité en nourriture pour les espèces bien adaptées aux conditions particulières des territoires isolés. De telles hypothèses ont été admises (SACCHI, 1961) pour les hétérothermes (Insectes, Mollusques et Reptiles) et parfois même pour des micromammifères.

## A) Variation de la forme :

### 1) Règle du vent : l'Aptérisme des Insectes et sa valeur écologique.

Cette règle ancienne attribue au vent, la fréquence élevée d'Insectes à ailes réduites (microptères) ou absentes (Aptères) dans des milieux particuliers comme : le littoral de la mer, les petites îles et la haute montagne ont particulièrement retenu l'attention des entomologistes.

2) **Épaississement de la pilosité chez les Insectes de montagne : MANI (1968)** a montré qu'il existe une certaine corrélation entre l'altitude et la présence, chez plusieurs groupes d'insectes et surtout chez les groupes qui vivent en plein air pendant le jour, d'un revêtement épaissi de soies. Ce phénomène a été relié évidemment au pouvoir isolant thermique de ces formations. Une analogie avec la règle de la fourrure des mammifères serait donc possible.

3) **Règles diverses** : certains auteurs ont relevé un allongement relatif des pattes chez l'entomofaune déserticole dont les organes vitaux se trouveraient ainsi plus éloignés de la surface du sol. Il semble pourtant que des exceptions soient tellement nombreuses qu'il est difficile d'encadrer ces faits dans une véritable règle écologique, même de valeur locale (cas du gastéropode pulmoné (Hélicidés : Enidae : Vers la liste des Familles de Mollusques) qui va développer avec le temps une coquille mince).

## c) Variation de la couleur :

1) **Règle de la lumière : les animaux faiblement pigmentés vivent dans des biotopes ou dans des régions moins lumineuses que leurs congénères à pigmentation normale (albinisme des formes troglobies** (les animaux qui vivent uniquement dans les milieux souterrains), **interstitielles et Sciaphiles** (se dit d'un organisme qui apprécie les zones d'ombre), cette absence ou une forte réduction de la pigmentation peut être purement phénotypique ; c'est ainsi que l'on obtient une pigmentation brune chez l'Urodèle balkanique *Proteus*, albinos et troglobie, en l'exposant à des radiations lumineuses même faibles. Cette réduction peut encore être la conséquence d'un véritable albinisme génétique comme chez les Axolotls roses.



Fig. Urodèle balkanique

fig. Axolotl rose

De très nombreux phénomènes peuvent intervenir pour créer des exceptions à cette « règle », qui est l'une des plus discutées dans sa validité générale, non seulement pour les hétérothermes mais aussi pour l'Homme.

## ***FORME ECOLOGIQUE ANIMALE***

Les «formes biologiques» sont des catégories écologiques qui comprennent des

**2) Mélanisme et Cyanisme insulaire :** Les Lézards des petites îles constituent souvent des populations entièrement affectées d'une pigmentation brun-noirâtre (mélanisme) ou bleue (cyanisme). D'autres colorations insulaires spéciales peuvent se présenter (Xanthisme et érythrisme : colorations jaunâtres et rougeâtres), alors que les populations des mêmes espèces sur le continent ou la grande île voisine, constituent des populations où les phases normales, vertes et brunes, sont seules présentes. Dans quelques cas, une composante génotypique a pu être démontrée : le mélanisme insulaire se comporte comme un caractère récessif. Toutefois, une composante phénotypique s'y ajoute car la teinte foncée s'estompe en partie après de longs séjours en captivité.

A l'heure actuelle, plusieurs auteurs pensent surtout à la règle de la lumière, mais des considérations trophiques ont été souvent avancées ; le changement de régime alimentaire, devenu en grande partie végétarien, peut en effet modifier le métabolisme des mélanines et des pigments caroténoïdes. L'insuffisance de nourriture résulte d'ailleurs de la rareté et de la monotonie de la végétation insulaire, liée, à son tour, aux caractéristiques topographiques et climatiques des petites îles.

**3) Mélanisme d'altitude :** MANI (1968) rappelle que ce phénomène est vraiment général chez les insectes de montagne. Comme chez les Lézards insulaires, non seulement le fond tend à devenir plus foncé, mais aussi les taches mélanisées tendent à s'élargir et à fusionner. Seules des formes vraiment endogées échappent à ce mélanisme d'altitude, qui se rencontre chez des Lépidoptères comme chez des Diptères, chez des Coléoptères comme chez les Collembolés de surface. Plusieurs facteurs écologiques ont été invoqués, dans leurs interrelations spéciales avec les climats de haute montagne, pour conférer une valeur sélective au mélanisme d'altitude.

D'après MANI (1968) : « l'importance du mélanisme d'altitude est intimement liée à la protection efficace qu'une pigmentation dense offre contre les effets dangereux d'un intense rayonnement ultraviolet, dont l'action constitue elle-même un facteur de production de ces pigments ». C'est la règle de la lumière dans sa formule typique.

**4) Homochromie et mélanisme industriel :** chez les Arthropodes, les phénomènes d'homochromie, c'est-à-dire d'adaptation directe de la couleur de l'animal à la couleur du milieu doivent toujours être pris en considération. Ils se réalisent par l'intermédiaire de régulations humorales souvent très complexes, parfois insérées dans des cycles endogènes de changement de couleur, mais ils sont en tout cas déclenchés directement ou par des stimuli visuels. En milieu marin, ces études ont porté sur les Crustacés et sur les Céphalopodes ; en milieu terrestre, ce sont surtout des Orthoptères (en phase juvénile) qui ont fourni du matériel

pour l'étude de l'homochromie adaptative. (Mimétisme) Mélanisme industriel (déjà vu : *Biston betularia*) organismes dont la morphologie présente de remarquables analogies, même pour des groupes systématiques assez éloignés entre eux. Ces catégories sont le résultat d'adaptations parallèles aux mêmes sollicitations du milieu par le jeu de la sélection naturelle.

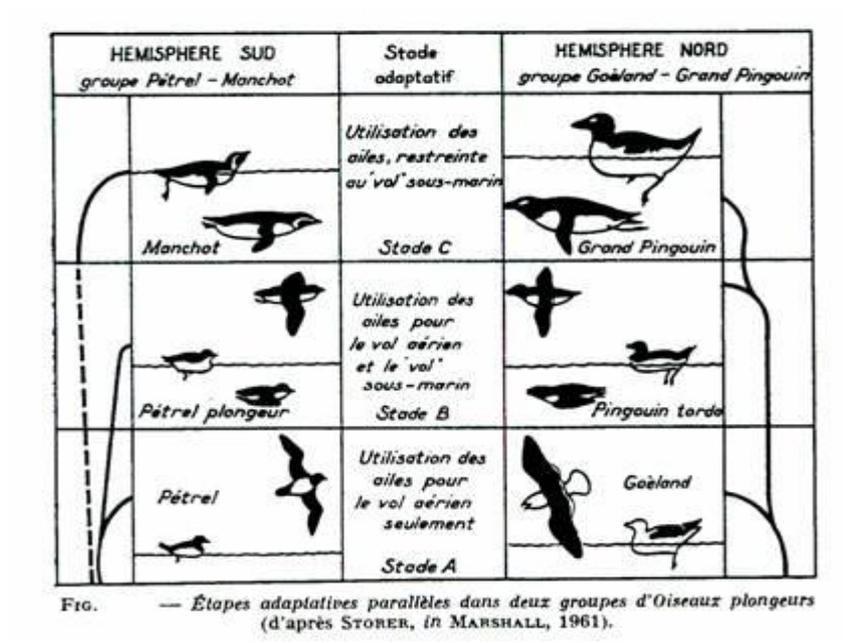
### 1) Formes biologiques animales :

#### a) Adaptation au cycle saisonnier :

Dans les précédents chapitres nous avons passé en revue plusieurs adaptations animales aux facteurs de l'environnement et à leurs variations cycliques. Ces adaptations physio-écologiques répondent à des adaptations morphologiques communes, ou du moins à des variations cycliques de la morphologie dont l'analogie avec le cycle végétatif des plantes est souvent évidente. Il en est ainsi pour la cyclomorphose, pour l'enkystement, pour les migrations saisonnières, et pour les déplacements verticaux des animaux du sol.

#### b) Formes aéro et hydrodynamiques :

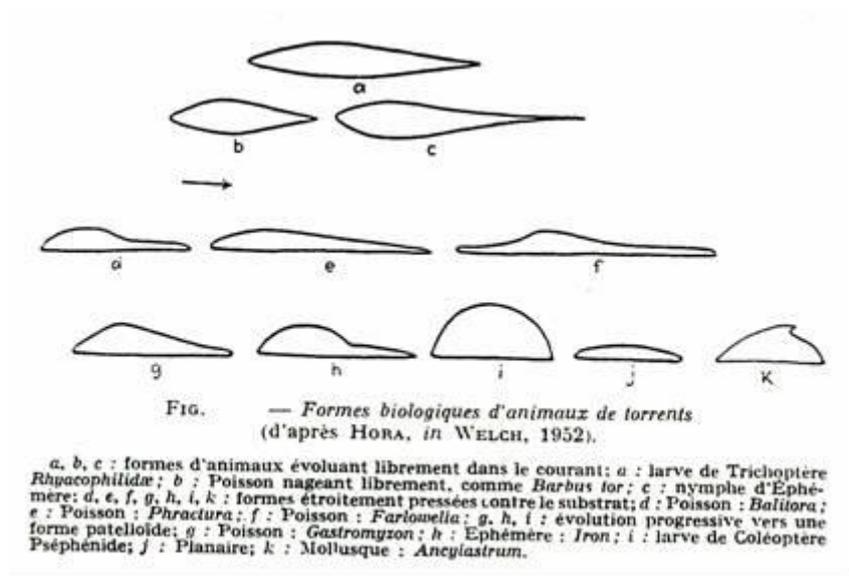
Les convergences évolutives sont représentées chez beaucoup d'animaux par l'acquisition d'une forme hydrodynamique. Celles si sont observés surtout chez les organismes aquatiques qu'ils se déplacent rapidement dans un milieu calme, ou au contraire restent immobiles ou qu'ils se déplacent lentement dans un courant rapide.



Il existe des analogies entre la forme aérodynamique et la forme hydrodynamique compte tenu de la densité très différentes de l'air et de l'eau. Cependant, les formes hydrodynamique commune par exemple pour les animaux aquatiques comme : les Téléostéens, les Sélaciens où les Céphalopodes montrent immédiatement leur appartenance à la catégorie des nectontes (ou des benthontes très mobiles). Il est également évident que plusieurs des adaptations décrites

chez les planctontes qui appartiennent à des groupes animaux et végétaux nombreux (larves, formes juvéniles, ou adultes) traduisent l'adaptation à flotter.

De même, l'analogie classique entre la forme de la coquille des *Ancylidae* (Gastéropodes Pulmonés très rhéophiles) et celle des larves de certains Insectes des mêmes habitats, a une base commune de physiologie adaptative (fig.); il en est ainsi également entre la coquille des *Ancylidae* et celle de certains Archéogastropodes, comme les Patelles qui doivent se maintenir fermement sur un substrat solide, en réduisant par contre leur mobilité. Cela entraîne une suppression de la coquille spiralée et la réduction au minimum de la surface de la coquille exposée à l'eau. Celle-ci prend alors une forme conique simple : il y a là un retour à des formes considérées comme nettement primitives puisque les Monoplacophores possèdent une coquille de cette forme ; ce retour a pour contrepartie une protection incomplète des parties molles de l'animal. C'est le substrat même auquel ils adhèrent par leur pied en ventouse qui assure cette protection.



### c) Les écomorphoses :

Les écomorphoses représentent une réponse directe, phénotypique, de certains organismes particulièrement sensibles aux conditions écologiques locales. Ce terme a été parfois accepté dans un sens plus étendu, de réponse générale de la morphologie d'un organisme aux sollicitations du milieu, qu'elle soit évolutive, donc génétiquement établie, ou purement phénotypique et individuelle. La tendance moderne est toutefois celle de lui réserver seulement cette dernière acception.

Les modifications écologiques en réponse directe au milieu, ou plutôt à un facteur ou à un complexe de facteurs dominants, sont fréquentes chez les plantes, où il est facile d'en produire expérimentalement. Il en est ainsi de plusieurs végétaux herbacés dont l'allure rampante ou étalée sur le sol, dépend d'une cause mécanique (piétinement), ou photique (exposition en pleine lumière). Ces plantes reprennent un port dressé lorsque disparaît la cause qui détermine leur étalement au ras du sol. Une sollicitation répétée sur la même plante ou sur un organe isolé

(une branche, par exemple) peut provoquer le développement successif de morphologies plagiotropes et orthotropes, avec une silhouette en zig-zag.

Un autre cas, classique en écologie végétale, est celui de la végétation « en drapeau », le long des côtes maritimes plates. Arbres et arbrisseaux se recourbent en direction de l'arrière-pays par suite de l'action conjuguée du vent et du sable qu'il transporte (action mécanique) et des embruns salés (action chimique), provoquant la sécheresse physiologique des parties exposées. Les branches du côté terre sont les seules qui peuvent continuer leur activité végétative normale, tandis que celles du côté mer sont amputées et « brûlées ». L'ensemble de l'arbre ou de l'arbrisseau peut devenir subparallèle au sol, et prend un port caractéristique « en drapeau ». On obtient parfois des écomorphoses *in vitro*, chez les plantes aquatiques, en variant la composition ionique, le régime thermique et les mouvements de l'eau. Des phénomènes analogues sont connus pour la faune aquatique, chez laquelle, des variations de taille, de la forme et de l'épaisseur des exosquelettes, etc., sont parfois en relation directe avec les caractéristiques chimiques et mécaniques du fluide ambiant.

Les liens moins intimes entre animaux et milieu rendent plus difficile la reconnaissance d'écomorphoses animales de valeur comparable aux écomorphoses des plantes. Chez plusieurs hétérothermes, la croissance peut être modifiée par un environnement hygrothermique ou ionique défavorable, par la déficience de quelques facteurs chimiques, par le surpeuplement, etc. A la rigueur, même les croissances défectueuses d'homéothermes par suite du déficit de vitamines et d'ions peuvent rentrer dans cette catégorie.

Parfois le modelage phénotypique direct par le milieu exagère les caractéristiques de certaines formes biologiques, sans en supprimer la valeur indicatrice. Ainsi, un Escargot xérobie aura toujours, s'il parvient à survivre, un test relativement plus blanc et plus épais, en milieu dépourvu de calcaire, qu'un Escargot mésophile placé dans les mêmes conditions. L'inverse se produit en milieu très riche en calcaire, où la coquille des espèces peut parfois s'alourdir beaucoup sans toutefois perdre ses caractéristiques fondamentales, c'est-à-dire son aspect relativement plus luisant et corné. Il faut pourtant se souvenir qu'à structure physique sensiblement égale, la teneur en calcaire du sol n'est pas sans influencer considérablement sur son microclimat hygrothermique.

*Cassagnau et ses collaborateurs (1964-1968)*, ont décrit des cas intéressants d'écomorphose chez certains Collemboles (*Hypogastruridae* et *Isotomidae*). Ces animaux subissent des modifications de la forme des antennes et des griffes lorsqu'on les déplace de la montagne à la plaine. Ils manifestent un comportement écologique modifié en s'enfonçant plus profondément dans le sol où ils vivent à l'état latent, sans se nourrir ; leur tube digestif peut présenter des altérations structurales profondes et se transformer en un simple amas cellulaire. Replacé en milieu montagnard, l'animal reprend sa forme primitive et son activité normale.

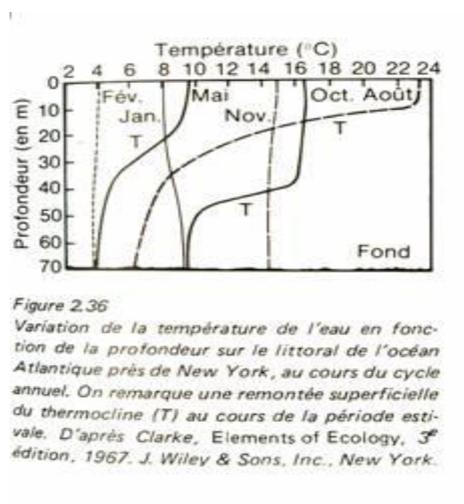
Ce comportement présente des analogies frappantes avec les écomorphoses que l'on observe chez les plantes alpines qui, cultivées en plaine changent de taille, de couleur de feuilles et de fleurs, de pilosité et de consistance de leurs organes herbacés. Elles reprennent leur aspect typique au retour dans leur milieu originel.

Il ne faut absolument pas confondre les écomorphoses avec les phénomènes de cyclomorphose. Les cyclomorphoses ne sont pas des modifications phénotypiques individuelles; elles consistent, au contraire, dans la succession de générations ayant une forme différente de celle qui les précède, suivant un cycle saisonnier précis.

### **Facteurs hydrologiques :**

Le milieu aquatique présente un ensemble de singularités quant à la nature des facteurs écologiques qui le caractérise.

L'eau est un composé de densité et de viscosité relativement élevées. Elle possède un fort pouvoir absorbant pour les radiations électromagnétiques, de sorte que les rayonnements ionisants et les rayons ultraviolets sont rapidement arrêtés par ce milieu. L'eau présente également une forte chaleur spécifique qui rend les biotopes aquatiques beaucoup moins sensibles aux fluctuations thermiques saisonnières que les milieux terrestres situés aux mêmes latitudes (Fig.). Enfin, l'eau possède la propriété de dissoudre aisément des quantités importantes de sels minéraux et de gaz.



### **- Facteurs physiques en milieu aquatique :**

La densité, la viscosité et les mouvements des masses d'eau constituent des paramètres écologiques de toute première importance pour le milieu aquatique.

La densité de l'eau varie avec la température et sa teneur en matières dissoutes. De toute façon, sa densité relativement élevée, 800fois supérieure à celle de l'air permet la flottaison d'organismes de taille considérable, la gravitation ne limitant plus la dimension maximale des organismes de façon aussi contraignante qu'elle ne le fait en milieu terrestre.

L'eau présente son maximum de densité à 4°C ; cette dernière est de 0.999 à 0°C.

**Tableau :** Densités comparées de l'air, des milieux aquatiques et du cytoplasme

Milieux	Densités en g/cm <sup>3</sup>	
	A 4 °C	A 30 °C
Eau pure	1.000	0.995
Eau de lac	1.001	1.000
Eau de mer (à 35 ‰)	1.028	1.022
Cytoplasme	1.028	-
Air	0.0013	

Ces variations de masse spécifique de l'eau en fonction de la température sont responsables de la nette stratification observée dans les lacs et l'océan en fonction de la profondeur.

Malgré la présence de lipides dans leurs tissus et organes, les organismes aquatiques sont d'une densité intrinsèque légèrement supérieure à celle de l'eau. Aussi, ces derniers ont-ils développé diverses adaptations morphologiques pour éviter de couler (flotteurs des algues macrophytes et des cnidaires, vessie natatoire des poissons).

La viscosité de l'eau facilite aussi la flottabilité des organismes planctoniques de petite taille. Comme dans une eau à 25°C la viscosité est à peine moitié de celle à 0 °C, ce fait, joint à la plus faible densité des eaux chaudes, tend à faire couler plus facilement les organismes planctoniques, ce qui explique la grande abondance des soies et autres structures morphologiques augmentant la flottaison chez les espèces des milieux aquatiques tropicaux.

La densité et la viscosité de l'eau constituent aussi une entrave aux déplacements rapides. Aussi, les animaux bons nageurs thons, requins, dauphins, possèdent une forme fuselée, hydrodynamique, destinée à réduire la résistance à l'avancement.

Les courants jouent un rôle essentiel dans le fonctionnement des écosystèmes aquatiques tant en milieu océanique qu'en milieu continental. En sus de leur influence dans l'ajustement des températures marines et dans la circulation des éléments minéraux nutritifs, les courants contrôlent le cycle vital de nombreux animaux pélagiques et benthiques. Ainsi, les larves planctoniques de nombreuses espèces de poissons d'intérêt halieutique sont transportées par les masses d'eau en mouvement vers les zones où elles se fixeront en milieu littoral ou dans les zones benthiques du plateau continental pour atteindre le stade adulte (cas de la morue ou de l'aiglefin par exemple).

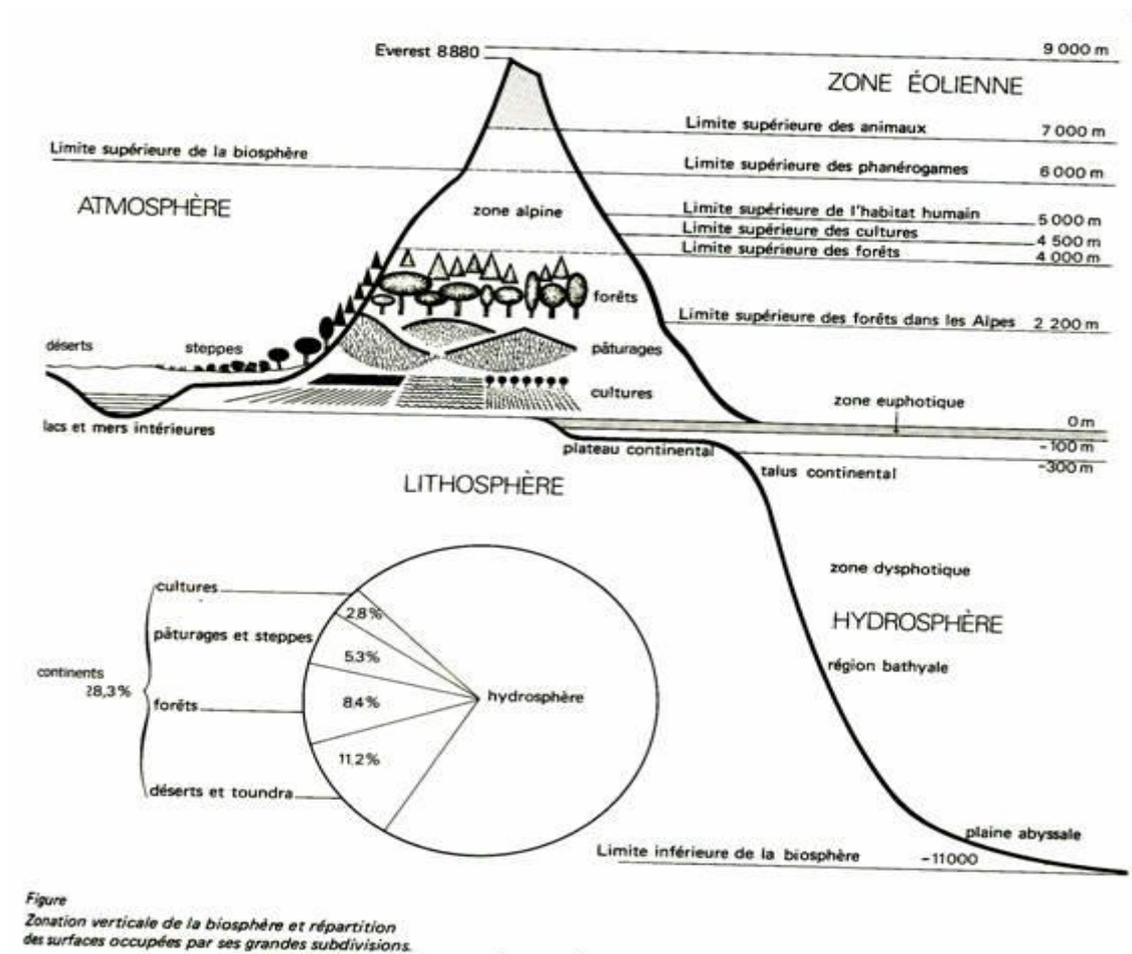
Par ailleurs, le déplacement des masses d'eau permet le développement de très nombreuses espèces d'animaux marins et (ou) limniques : éponges, cnidaires, bryozoaires, mollusques

lamellibranches. Ces organismes au régime microphage dépendent entièrement des mouvements de l'eau pour leur nourriture. La majorité d'entre eux possèdent une symétrie radiaire plus ou moins parfaite car les particules alimentaires leur sont apportées de toutes directions.

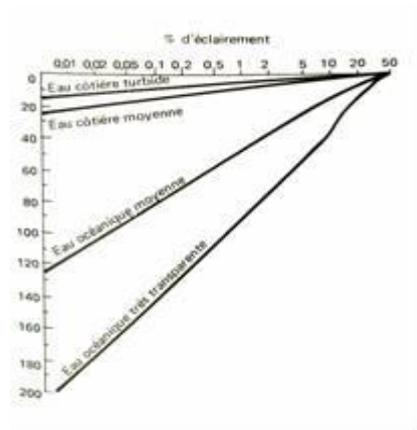
Dans les écosystèmes limniques où existe un courant permanent intense, tels les torrents, ou se rencontrent des organismes adaptés à ces conditions particulièrement contraignantes sur le plan mécanique, dénommés *rhéophiles*. De nombreuses familles d'insectes trichoptères, diptères, éphéméroptères, les plécoptères, divers coléoptères aquatiques présentent une forte rhéophilie. Beaucoup de ces animaux attendent passivement la nourriture que leur apporte le courant. Ainsi, les larves d'hydropsyche, de l'ordre des trichoptères, tissent des nasses dans lesquelles le courant entraîne les particules dont elles s'alimentent.

Les espèces rhéophiles comme les simulies (diptères) sont tellement inféodées à ces milieux torrenticoles qu'elles ne sont pas capables de survivre dans des eaux calmes, même suffisamment oxygénées et pourvues d'une nourriture abondante.

La lumière constitue un facteur écologique limitant en milieu aquatique. Par suite de la forte absorption des radiations lumineuses par l'eau, les végétaux autotrophes ne peuvent se développer en milieu océanique ou lacustre que dans une couche superficielle dite euphotique qui atteint au maximum une centaine de mètres de profondeur (Fig.).



Au niveau du plateau continental, le flux solaire à 50 m de profondeur n'est plus égal, en règle générale, qu'à 1 % de sa valeur en surface. Celle-ci peut exceptionnellement atteindre 10 % dans des eaux du grand large (Fig.).



**Figure.** Variation du flux solaire en fonction de la profondeur (d'après Jerlov, 1976)

**Remarque :**

L'intensité lumineuse décroît en fonction de la profondeur selon la relation :  $\Phi = \Phi_0 e^{-Kp}$

Où  $\Phi_0$  représente le flux solaire à la surface des eaux, mesuré pour la longueur d'onde choisie ou pour la totalité du spectre visible, l'intensité du même flux à la profondeur  $p$ , et  $k$  un coefficient d'extinction qui dépend de la longueur d'onde de la lumière et de la nature des eaux.

En effet, l'absorption de la lumière, toutes choses égales par ailleurs, dépend de la plus ou moins grande turbidité des eaux continentales ou marines, qui résulte de la présence de particules terrigènes et de la plus ou moins grande densité phytoplanctonique.

Le maximum de transmission de la lumière se situe dans le bleu pour les eaux lacustres ou marines très pures et dans les radiations vertes pour les eaux chargées de matières organiques.

Tenant compte de leur turbidité croissante, JERLOV (1951) a distingué trois classes pour les eaux marines. La classe I correspond aux eaux les plus pures, donc les plus transparentes (zones centrales des océans, mers des Sargasses par exemple), la classe II aux eaux des zones pélagiques du plateau continental, la classe III aux eaux littorales lesquelles sont toujours les plus turbides. En règle générale, la plupart des eaux du large sont comprises entre les types I et II.

## *- Facteurs chimiques en milieu aquatique*

### **Gaz dissous**

L'eau est capable de dissoudre de grandes quantités de substances gazeuses. Parmi ces dernières, le CO<sub>2</sub> et l'oxygène constituent des facteurs chimiques de toute première importance. Le gaz carbonique se dissout facilement dans l'eau, où il atteint les concentrations de 2000 ppm en volume à 25 °C et 5000 ppm à 0 °C. En réalité, cela ne représente que 1 % du volume total de gaz carbonique contenu dans chaque litre d'eau. Ainsi, l'océan renferme 40 à 50 cm de CO<sub>2</sub> par litre, principalement sous forme de bicarbonates associés à des cations métalliques.

Ainsi, l'eau de mer renferme, par unité de volume, une concentration de CO<sub>2</sub> 150 fois supérieure à celle qu'atteint ce gaz dans l'atmosphère. On peut donc conclure que le CO<sub>2</sub> ne représente en aucun cas un facteur limitant de la production primaire dans les écosystèmes aquatiques.

La teneur des eaux en gaz carbonique joue aussi un rôle déterminant dans l'ajustement de leur pH bien que leur concentration en ions alcalins et alcalino-terreux intervienne aussi puisque celle-ci conditionne leur plus ou moins grande basicité.

Le CO<sub>2</sub> dissous dans l'eau se trouve sous trois formes chimiques : CO<sub>2</sub> libre, ion bicarbonate, ion carbonate. La proportion relative de ces dernières est liée au pH.

La capacité d'une eau de s'opposer à toute modification de son pH est donc liée à son alcalinité de sorte que l'eau de mer et les eaux continentales riches en calcium possèdent un pouvoir tampon élevé.

Le pH des eaux marines est de 8 à 8,4 en surface et de 7,4 à 7,8 en profondeur.

Le pH des eaux continentales, beaucoup plus variable, est étagé dans les cas extrêmes depuis 3 pour les fleuves ou les lacs situés sur des substrats rocheux très acides jusqu'à 10 pour certaines eaux très dures.

Dans le cas des milieux dulçaquicoles localisés sur des terrains anciens constitués par des roches plutoniques, leurs eaux très pures et donc faiblement tamponnées sont particulièrement sensibles à l'acidification consécutive au phénomène des pluies acides provoqué par la pollution de l'air.

A l'opposé du gaz carbonique, l'oxygène ne se rencontre jamais à de fortes concentrations dans les eaux continentales ou marines car sa solubilité est assez faible, de sorte qu'il peut représenter un facteur limitant pour de nombreuses espèces ou communautés animales.

Si les eaux douces devaient présenter la même concentration volumique en oxygène que l'air, elles devraient en renfermer 210 cm<sup>3</sup> par litre, or les teneurs maximales d'oxygène dissous dans l'eau dépassent à peine 10 cm<sup>3</sup> par litre ! Ces dernières sont encore plus basses dans l'océan dont la salinité atténue la solubilité de l'oxygène dans ses eaux. (Tab.).

Notons par ailleurs que la teneur des eaux en oxygène dissous décroît lorsque la température s'élève, de sorte que celle-ci est deux fois plus faible à 30 °C qu'à 0 °C.

**Tableau.** Concentration maximale en oxygène dissous (à saturation) dans les eaux marines ou dans l'eau pure.

Températures	Eau de mer à 35 ‰ de salinité (en cm <sup>3</sup> /l)	Eau pure	
		En cm <sup>3</sup> /l	En mg/l
0 °C	7.87	10.1	14.6
15 °C	5.66	7.07	10.1
30 °C	4.33	5.28	7.6

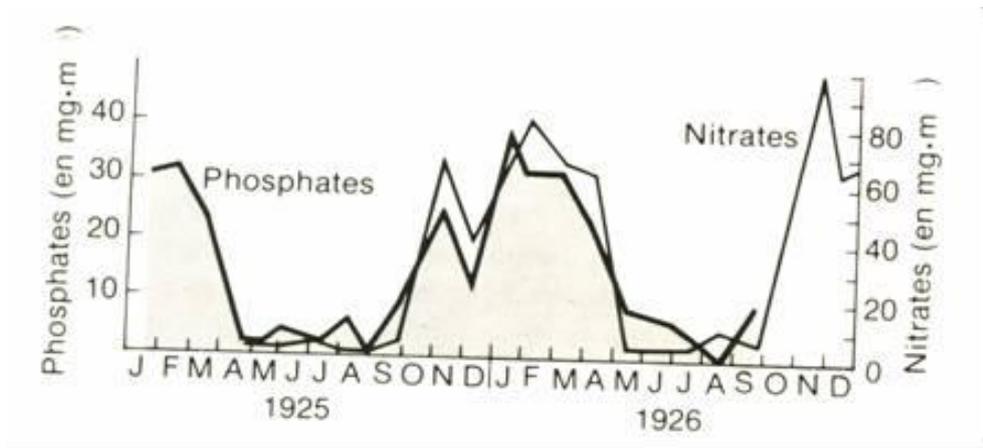
### La salinité

La salinité totale des eaux varie d'une quasi-déminéralisation dans le cas des lacs ou des cours d'eau situés sur des terrains granitiques jusqu'à une concentration en sel atteignant plus de 200 g/l. On peut même relever des salinités supérieures à 300 g/l dans des lagunes saumâtres ou des lacs continentaux en voie d'assèchement.

La salinité moyenne de l'eau de mer est de l'ordre de 36 ‰. Le chlorure de sodium représentant à lui seul 80 ‰ de la teneur totale en sels dissous. Les eaux douces sont d'une salinité inférieure à 5 ‰, le calcium est le cation prépondérant dans les eaux dites dures.

Les sels minéraux nutritifs, plus particulièrement les phosphates et les nitrates, ne se rencontrent jamais à de fortes concentrations dans les milieux aquatiques. Certains oligo-éléments: manganèse, zinc, vanadium, cobalt, bore et molybdène, ne se rencontrent même qu'à l'état de traces infimes et peuvent être de ce fait des facteurs limitants de la productivité des eaux de lacs aux eaux très pures.

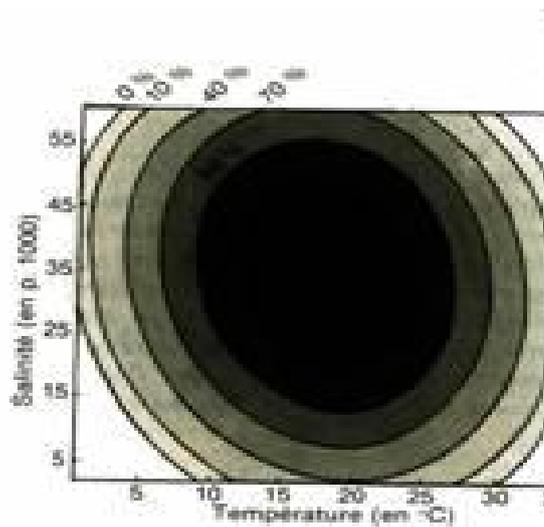
En milieu marin, la teneur en nitrate est souvent de l'ordre de quelques dizaines de mg d'équivalent azote par m<sup>3</sup>, celle en phosphate à peine de quelques mg d'équivalent phosphore par m<sup>3</sup> (Fig.). Aussi, la concentration en phosphates et nitrates constitue-t-elle le principal facteur limitant de la production primaire océanique. Pendant la belle saison, la mobilisation des sels minéraux nutritifs par la biomasse phytoplanctonique des mers tempérées arrive à provoquer leur déplétion dans les eaux superficielles, de sorte que leur concentration devient insuffisante pour répondre aux besoins de la biomasse autotrophique.



**Figure.** Variation saisonnière de la teneur en nitrates et phosphates dans la Manche. (D'après Harvey, in Clarke, *Element of Ecology*, 1967).

**- Combinaison des facteurs écologiques en milieu aquatique :**

A l'image des thermohygrogrammes, on peut envisager l'étude de l'action combinée de facteurs abiotiques en milieu aquatique. L'effet conjugué de la température et de la salinité permet par exemple de déterminer le domaine optimum de développement de certains organismes marins. (Fig.)



**Figure**  
Thermohalogramme des larves veligères de *Perna perna*, mollusque lamellibranche. Ce diagramme figure les taux de survies (en %), de larves de cette moule pour diverses combinaisons du couple température, salinité de l'eau. D'après Romero et Moreira, *Boi. Fisiol. anim. Univ. São Paulo, Brésil*, 1981, 5, p. 51.

**Figure.** Thermohalogramme des larves véligères de *Perna perna*, mollusque lamellibranche.  
Ce diagramme figure les taux de survies (en %), des larves de cette moule pour diverses combinaisons du couple température, salinité de l'eau. (Roméo et al., 1981)

## Rythmes biologiques

Les **rythmes biologiques** jouent un rôle majeur dans le fonctionnement des organismes vivants (pulsations cardiaques, mouvements de paupières ou respiratoires, rythme repas/digestion, états alternés de veille et sommeil, cycles de l'ovulation, floraison et fructification des plantes, fructification saisonnière des champignons, migration animales, etc.).

Ils sont importants dans la construction de nos comportements habituels (alimentation, sommeil...).

On a récemment découvert différents types d' « oscillateurs moléculaires », y compris chez des champignons (chez *Neurospora crassa*, organisme-modèle de laboratoire) et un rythme circadien bactérien a même été mis en évidence, et en grande partie expliqué, chez des bactéries photosynthétiques (Cyanophycées).

## Typologie

Il existe de nombreux modèles de rythmes biologiques majeurs qui en prédéterminent d'autres, éventuellement "en cascade". Les plus connus, chez les mammifères, concernent les cycles de sécrétion hormonaux (mélatonine et cortisol) impactant leur physiologie tout entière (température corporelle, attention et éveil, cycles veille sommeil, régénération cellulaire, migration, sexualité et reproduction).

Une relative prévisibilité des rythmes biologiques permet de mieux comprendre les périodes d'activité des prédateurs, de disponibilité de nourriture, de reproduction...

Chez l'homme, ils ont même permis de mieux comprendre et prévoir l'occurrence des accidents <sup>1</sup>.

Ce n'est pas le seul paramètre entrant en compte, mais la luminosité et la durée du jour et de la nuit sont les premiers et principaux stimuli contrôlant les grands rythmes biologiques : en activant ou inhibant des réactions physiologique des organismes, il rythment aussi les comportements de couples, de populations entières d'espèces, par exemple chez les bactéries cyanophycées photosynthétique et au delà de cycles à l'échelle des écosystèmes, des biomes voire de la planète (pour certaines migrations animales). C'est une des raisons expliquant que

la pollution lumineuse et la dégradation de l'environnement nocturne sont devenues des sujets de préoccupation, tant écologiques que sanitaires.

La mélatonine apparaît dans cette perspective comme une hormone essentielle, pour l'homme et semble-t-il pour de nombreuses espèces puisqu'on a récemment découvert que diverses algues et plantes en produisaient également

### **Caractérisation des rythmes biologiques**

Un rythme biologique se caractérise par sa période, l'emplacement de l'acrophase (ou pic, ou sommet, ou zénith) de la variation dans l'échelle de temps de la période, l'amplitude et le niveau moyen de la variation (MESOR).

### **Période**

Intervalle de temps mesuré entre deux épisodes qui vont se reproduire identiques à eux-mêmes au cours de la variation. La période du rythme d'une variable biologique peut être obtenue par analyse spectrale, fournissant une estimation de la période prépondérante fondamentale et de ses harmoniques. On peut aussi l'obtenir via la connaissance du rythme des synchroniseurs (conditions expérimentales).

En fonction de la période prépondérante, la chronobiologie distingue trois grands domaines de rythmes :

- les rythmes circadiens, d'une période équivalant théoriquement à un jour (24 heures), mais qui varie en réalité de 20 à 28 heures ;
- les rythmes ultradiens, c'est-à-dire d'une fréquence plus rapide qu'un rythme circadien, donc d'une durée théoriquement inférieure à 24 heures ;
- les rythmes infradiens, c'est-à-dire d'une fréquence plus lente qu'un rythme circadien, donc d'une période supérieure à 24 heures. Parmi ceux-ci :
  - les rythmes septénaires (environ une semaine),
  - les rythmes séléniens (28 jours),
  - les rythmes circamensuels (environ un mois),
  - les rythmes circannuels, ou saisonniers.

Une même variable biologique manifeste sa rythmicité dans plusieurs de ces domaines (exemple du cortisol plasmatique).

### **Acrophase**

L'acrophase (pic, ou zénith), dont l'opposé est la « batyphase » ou « bathyphase », est la position de la plus haute valeur de la variable biologique mesurée dans l'échelle du temps, pour la période considérée en fonction d'une référence temporelle. Lorsque l'on se trouve dans

le domaine circadien, le pic peut être donné en heures avec comme référence une heure (par exemple : minuit de l'heure locale). Il est possible de donner l'emplacement de l'acrophase par rapport à la température corporelle, mais cela reste beaucoup plus rare.

Lorsqu'on utilise la méthode du Cosinor, le pic sera le point le plus élevé de la fonction sinusoïdale, mais la plupart du temps on parle de pic au regard des valeurs expérimentales.

### **Amplitude**

La caractérisation est la même qu'en sciences physiques ou en mathématiques. Elle représente la variabilité totale de la valeur biologique mesurée sur une période considérée.

### **Mesor ou niveau moyen du rythme**

MESOR pour *Midline Estimating Statistic Of Rythm*. Il s'agit de la moyenne arithmétique des mesures de la variable biologique.

### **Propriétés des rythmes biologiques**

Les rythmes biologiques ont une origine à la fois endogène et exogène :

#### **Origine endogène**

Leur origine est génétique, ils sont innés et ne résultent pas d'un apprentissage individuel. Ils sont gouvernés par des horloges biologiques (ou *garde temps*). Cette caractéristique peut être mise en évidence par une isolation (protocole de libre cours) durant laquelle les rythmes persistent sur une fréquence qui leur est propre.

Ces facteurs endogènes sont entraînés par des facteurs exogènes, les *Zeitgebers* ou ***Synchroniseurs***.

L'origine endogène prend son origine de la constitution génétique de l'espèce et de ses individus. Il est possible qu'interviennent d'une part des gènes programmant directement le rythme considéré et d'autre part la structure d'ensemble de l'individu dépendant à la fois de l'ensemble des autres données génétiques et de facteurs socio-psycho-biologiques exogènes.

Chez les mammifères, les rythmes circadiens sont contrôlés par une **horloge circadienne centrale** localisée dans l'hypothalamus et des *horloges secondaires* (ou *périphériques*) présentes dans tous les organes. Ces dernières sont synchronisées, directement ou indirectement, par l'horloge centrale. Cette hiérarchie n'existe pas chez les invertébrés (comme les insectes), dont toutes les horloges, aussi bien cérébrale que périphériques, sont directement synchronisables par la lumière.

Il existe plusieurs gènes codant diverses **horloges biologiques** : on a, par exemple, décrit une horloge alimentaire qui réglerait la préparation digestive au repas à venir (Cf. Étienne Challet *et al.*, Current Biology du 24 octobre 2006).

### **Rythmes d'origine centrale et rythmes d'origine périphérique**

En fait, toutes les cellules de l'organisme, et pas seulement celles qui appartiennent aux structures cérébrales plus spécialisées, sont dotées d'une horloge propre qui est difficile à mettre en évidence *in vitro* dans les conditions habituelles du laboratoire. Benoît Kornmann et ses collaborateurs ont découvert la possibilité de laisser en activité ou d'annihiler l'horloge de cellules hépatiques ; cela a permis de déterminer que leur rythme circadien est à 90 % d'origine « locale » mais qu'il existe un impact « global » (central et/ou lié directement aux synchroniseurs externes) de 10 % au moins. Cette part est très robuste et persiste lorsqu'on bloque l'horloge propre des cellules périphériques.

### **Facteur d'entraînements exogènes**

Le synchroniseur est un facteur environnemental, parfois social, mais toujours périodique, susceptible de modifier la période ou la phase d'un cycle biologique. Les synchroniseurs ne créent pas les rythmes biologiques mais ils en contrôlent la période et la phase.

Les principaux agents d'entraînement des rythmes chez l'homme sont de nature cognitives, ainsi les indicateurs socio-écologiques y jouent un grand rôle.

On peut citer ici l'alternance activité/repos, lumière/obscurité au niveau quotidien, ou encore la photopériode (jours courts / jours longs) et la température au niveau annuel ou saisonnier.

### **Conclusions et implications**

Les rythmes biologiques sont donc entraînaables (ajustement de la période des rythmes) mais aussi persistants (mise en évidence par protocoles de *free run* ou libres cours, dans lesquels on coupe l'individu de tous signaux susceptibles de le resynchroniser).

On peut déplacer leurs phases par induction via la manipulation des synchroniseurs (lumière essentiellement) et ainsi créer des avances ou des retards de ces phases, on peut ainsi en cas de pathologie remettre à l'heure l'horloge biologique et ainsi remettre en phase l'organisation temporelle de l'individu. Les rythmes circadiens, quasiment ubiquitaires, sont peut être les rythmes biologiques les plus remarquables et les plus facilement observables.

D'autres synchroniseurs — sociaux notamment — s'adressent à notre cortex. Ils sont des signaux et peuvent être appris. Grâce à un travail cérébral spécifique, tout signal perçu comme repère temporel peut devenir un synchroniseur et orienter notre « vécu » circadien, mais aussi, le cas échéant, circannuel, ultradien, etc. Autrement formulé, notre « horlogerie » interne est

influencée par le bruit des voisins, le déclenchement de la sonnerie du réveil, l'heure de passage du facteur, le moment quotidien pendant lequel telle personne a pris l'habitude de nous téléphoner — la liste est longue. Chez l'homme, les synchroniseurs sociaux ont un effet plus important que les synchroniseurs naturels, mais on observe des phénomènes semblables chez certains animaux sociaux qui se synchronisent grâce aux informations données par leurs congénères. Un synchroniseur social peut en remplacer un autre par un phénomène d'apprentissage.

### **Utilisation en pharmacodynamique**

Ces rythmes régulent les taux de nombreuses hormones. On cherche à mieux les prendre en compte pour l'administration de certains médicaments, qui doivent être délivrés à des moments et/ou rythmes précis pour en améliorer l'efficacité, faute de quoi le décalage par rapport au rythme biologique peut induire une perte d'efficacité et/ou une augmentation d'effets secondaires, voire dans certains cas un effet contraire à celui attendu.