



CHAPITRE 56

Écologie des communautés

Aperçu du chapitre

- 56.1 Les communautés écologiques : des espèces vivant ensemble
- 56.2 La notion de niche écologique
- 56.3 Les rapports entre prédateur et proie
- 56.4 Les nombreux types d'interactions entre espèces
- 56.5 Succession écologique, perturbation et richesse spécifique

Introduction

Tous les organismes vivant ensemble au même endroit font partie d'une communauté. Les nombreuses espèces habitant une forêt ombrophile tropicale forment une communauté, tout comme les espèces vivant dans une oasis. En fait, tout endroit habité sur la terre entretient un ensemble particulier d'organismes. Avec le temps, les différentes espèces vivant ensemble ont acquis de nombreuses adaptations complexes permettant la vie en communauté, évoluant ensemble et forgeant des relations qui donnent à la communauté son caractère et sa stabilité. Compétition et coopération ont joué un rôle essentiel ; nous les examinons, dans ce chapitre, en même temps que d'autres facteurs de l'écologie des communautés.

56.1 Les communautés biologiques : des espèces vivant ensemble.

Objectifs

1. Définir la communauté.
2. Montrer comment la composition des communautés peut se modifier dans le paysage géographique

Presque toute la surface terrestre est occupée par des espèces, parfois nombreuses, comme dans les forêts pluviales d'Amazonie, parfois très peu nombreuses, comme dans les eaux proches de l'ébullition des geysers du Yellowstone (où vivent un certain nombre d'espèces microbiennes). Le terme **communauté** s'applique aux espèces qui se trouvent dans un endroit particulier (figure 56.1). On peut caractériser les communautés soit par les espèces qui les composent, soit par leurs propriétés, comme leur **richesse spécifique** (nombre d'espèces présentes), soit par leur **productivité primaire** (quantité d'énergie produite).

Les interactions entre les membres d'une communauté déterminent de nombreux processus écologiques et évolutifs. Ces interactions, comme la prédation et le mutualisme, ont une influence sur la biologie des populations d'espèces particulières – l'abondance d'une population augmente ou diminue par exemple – aussi bien que sur la façon dont l'énergie et les nutriments sont recyclés dans l'écosystème. En outre, la communauté influe sur le mode de sélection naturelle de l'espèce, et donc sur le sens que prend son évolution.

Les scientifiques disposent de nombreux moyens pour étudier les communautés biologiques ; ils vont d'observations détaillées aux expériences élaborées de grande échelle. Dans certains cas, ces recherches se concentrent sur l'ensemble de la communauté alors que, dans d'autres, on n'étudie qu'un petit groupe d'espèces susceptibles d'interagir entre elles.

Les communautés se modifient dans l'espace et dans le temps

De façon générale, les espèces semblent répondre indépendamment aux changements des conditions environnementales. La composition des communautés se modifie donc graduellement dans les paysages, parce que certaines espèces apparaissent et deviennent plus abondantes, alors que d'autres deviennent moins abondantes et finissent par disparaître.

Un exemple bien connu de ce modèle est l'abondance des espèces arborescentes dans les monts Santa

Catalina d'Arizona selon un gradient d'humidité. La figure 56.2 montre que les espèces peuvent être plus ou moins bien représentées suivant des modes qui sont en grande partie indépendants les uns des autres. Plutôt que de représenter des lots d'espèces distincts, les communautés arborescentes des différentes localités de ces montagnes forment donc un continuum en se fondant l'une dans l'autre.

Les recherches paléontologiques montrent la même répartition dans le temps. Il existe de très bons documents fossiles pour les arbres et les petits mammifères qui vivaient en Amérique du Nord pendant les 20 000 dernières années. Quand on examine les communautés historiques, on leur trouve peu de ressemblances avec celles d'aujourd'hui. Beaucoup d'espèces réunies actuellement ne se trouvaient jamais ensemble dans le passé. Inversement, les aires géographiques d'espèces qui faisaient partie des mêmes communautés ne se chevauchent plus aujourd'hui. Ces découvertes suggèrent que, lors des modifications climatiques qui ont accompagné le va-et-vient des glaciations, les espèces ont réagi indépendamment et ne se sont pas déplacées ensemble, comme on pourrait l'attendre d'une communauté formant une unité intégrée.

Il n'empêche que, dans certains cas, l'abondance des espèces dans une communauté se modifie géographiquement de façon synchronique. Il s'agit souvent d'**écotones**, d'endroits où l'environnement se modifie brusquement. Par exemple, dans l'ouest des États-Unis, le sol de certaines plages est formé de serpentine. Ce sol diffère beaucoup des autres – par exemple par des concentrations élevées en nickel, chrome et fer, ainsi que de faibles concentrations en cuivre et calcium. La comparaison des espèces végétales présentes sur des sols différents montre l'existence de communautés distinctes sur chacun, avec une transition brusque entre elles sur une courte distance (figure 56.3). On trouve les mêmes transitions chaque fois que des habitats très différents se rencontrent, comme à la limite entre les habitats terrestres et aquatiques ou à la rencontre entre prairie et forêt.

Figure 56.1 Communauté de savane en Afrique. Une communauté est l'ensemble de toutes les espèces – plantes, animaux, champignons et procaryotes – présentes à un endroit, dans le cas présent, le parc national d'Etosha, en Namibie.



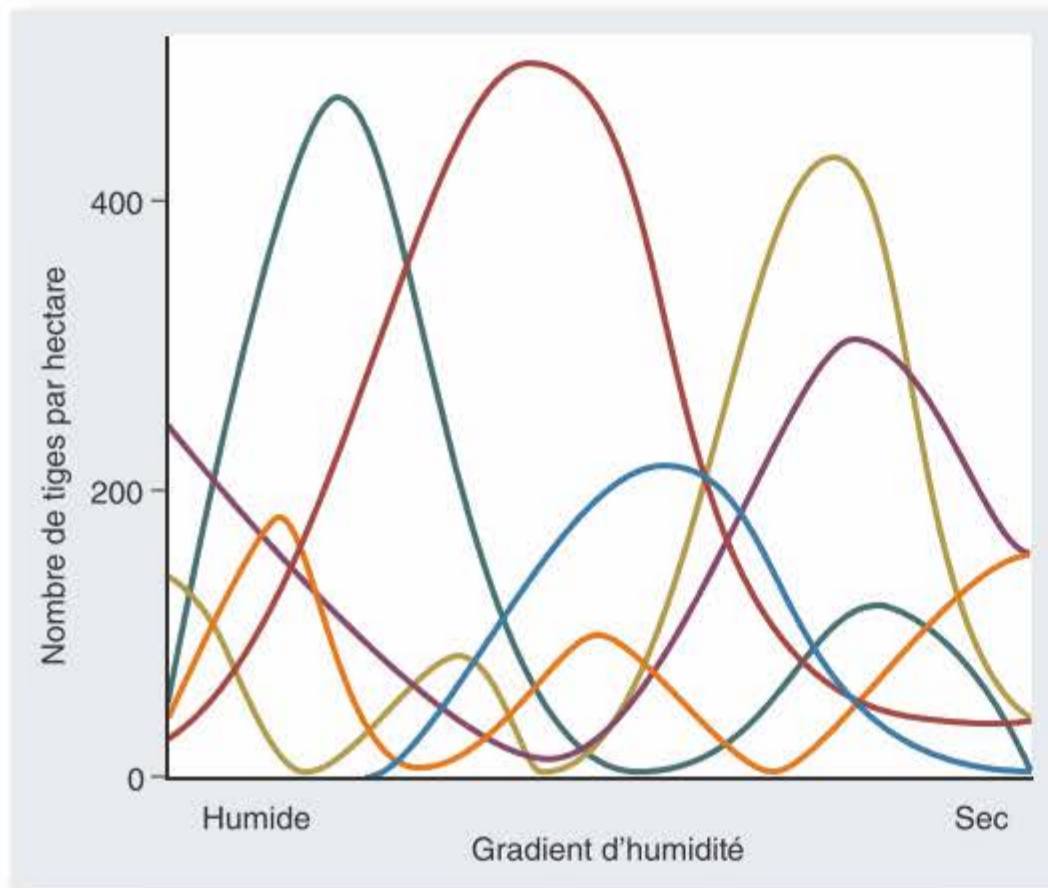


Figure 56.2 Abondance de trois espèces le long d'un gradient d'humidité dans les monts Santa Catalina, dans le sud-est de l'Arizona. L'abondance de chaque espèce est indépendante de celle des autres. La composition de la communauté se modifie donc constamment le long du gradient.

Question Pourquoi la répartition des espèces répond-elle différemment aux modifications de l'humidité ?

Questions d'apprentissage 56.1

Une communauté réunit toutes les espèces présentes à un endroit. Le plus souvent, l'abondance des membres de la communauté paraît varier indépendamment dans l'espace et dans le temps. La composition des communautés se modifie aussi graduellement en fonction des facteurs de l'environnement quand on se déplace d'un endroit à l'autre, par exemple d'une zone très sèche à une zone très humide.

- Dans une communauté, vous attendriez-vous à de grandes différences dans l'abondance des animaux ou des plantes au cours du temps ? Pourquoi ?

56.2 La notion de niche écologique

Objectifs

1. Définir la niche et le partage des ressources.
2. Montrer les différences entre niches fondamentales et réalisées
3. Expliquer comment la présence d'autres espèces peut affecter la niche réalisée d'une espèce.

Tout organisme d'une communauté est confronté d'une façon particulière au problème de sa survie. La **niche** occupée par un organisme est la

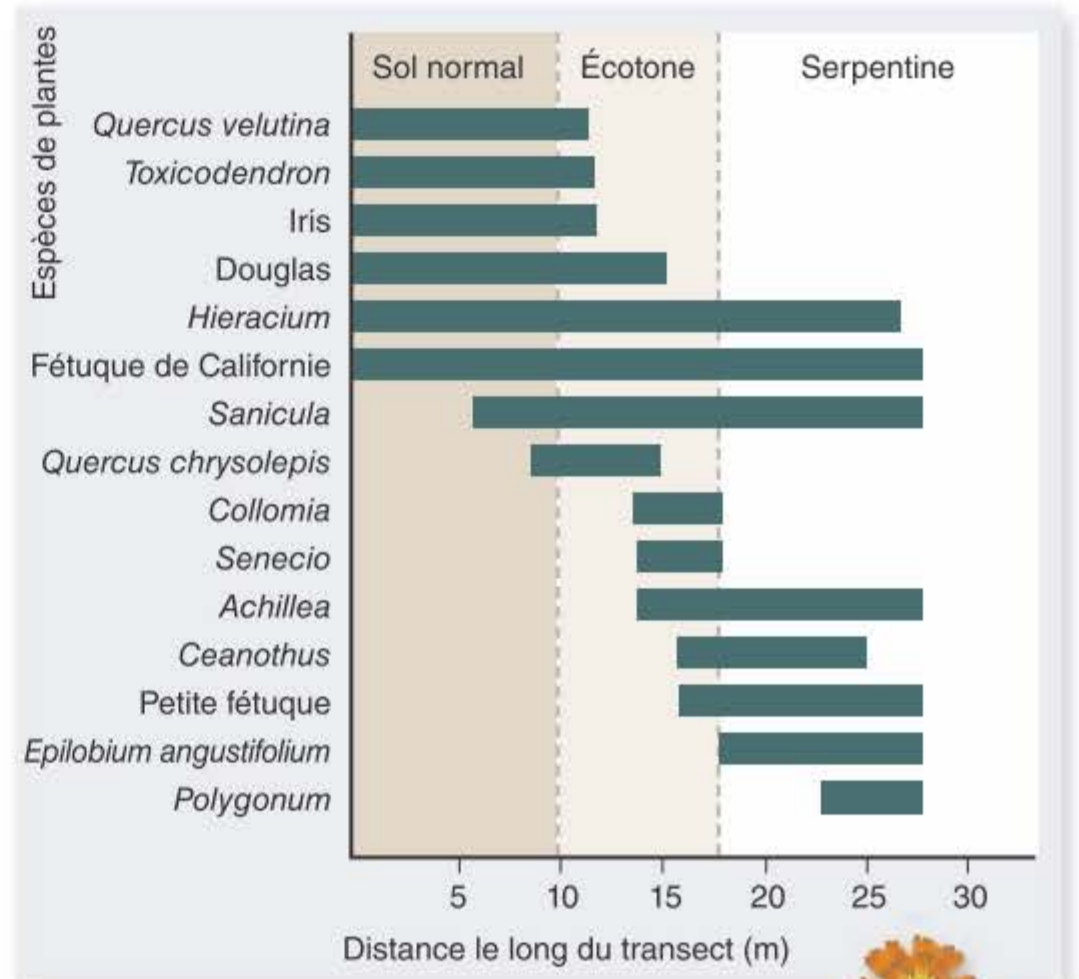


Figure 56.3 Changement de la composition des communautés dans un écotone. Les communautés végétales sont très différentes sur un sol normal et sur la serpentine et la transition entre les communautés se limite à une courte distance.

Analyse des données Dans cette expérience de terrain, quelle distance sépare la serpentine du sol normal ?

Question Pourquoi y a-t-il une transition nette entre les deux types de communautés ?

somme de tous les moyens disponibles pour utiliser les ressources de son milieu. On peut décrire une niche en termes d'utilisation de l'espace, de consommation de la nourriture, de gamme de températures, de conditions favorables à la reproduction, de besoins en humidité et autres facteurs.

Parfois, les espèces ne sont pas capables d'occuper toute leur niche à cause de la présence ou de l'absence d'autres espèces. Les espèces peuvent interagir de nombreuses façons, et leurs interactions peuvent avoir des effets positifs ou négatifs. La **compétition interspécifique** est un type d'interaction qui intervient quand deux espèces utilisent une même ressource insuffisante pour satisfaire les deux. Les interactions pour l'accès aux ressources – comme la lutte pour la défense d'un territoire ou le déplacement d'un individu – sont une **compétition d'interférence** ; la consommation des mêmes ressources constitue une **compétition d'exploitation**.

Niches fondamentales et réalisées

L'ensemble de la niche qu'une espèce est capable d'utiliser en fonction des limites de sa tolérance physiologique et de ses besoins en ressources est sa **niche fondamentale**. L'ensemble des conditions environnementales, y compris la présence ou l'absence d'autres espèces, où l'espèce peut constituer une population stable est sa **niche réalisée**. En raison

des interactions interspécifiques, la niche réalisée d'une espèce peut être beaucoup plus petite que sa niche fondamentale.

Compétition entre les espèces pour l'occupation de la niche

Dans un travail classique, Joseph Connell, de l'Université de Californie à Santa Barbara, a étudié les interactions compétitives entre deux espèces de balanes vivant ensemble sur les rochers des côtes écossaises. Une des deux espèces étudiées par Connell, *Chthamalus stellatus*, vit dans les eaux peu profondes, où elle est exposée à l'air par l'action des marées et l'autre, *Semibalanus balanoides* vit plus bas, où elle est rarement exposée à l'air (figure 56.4). Dans ces zones, l'espace est prioritaire. Dans la zone profonde, *S. balanoides* pourrait toujours concurrencer efficacement *C. stellatus* en l'éliminant des rochers et en le remplaçant même là où il a commencé à se développer ; c'est un exemple de compétition d'interférence.

Cependant, quand Connell eut éliminé *S. balanoides* de la zone, *C. stellatus* a facilement pu occuper la zone plus profonde, montrant que ce n'étaient pas des obstacles physiologiques ou autres problèmes généraux qui empêchaient son installation. Par contre, *Semibalanus* ne pouvait survivre dans les habitats peu profonds où se trouve normalement *C. stellatus* ; à l'évidence, il ne possède pas les adaptations physiologiques aux températures élevées qui permettent à *C. stellatus* d'occuper cette zone. La niche fondamentale de *C. stellatus* comprend donc les zones supérieure et profonde, mais sa niche réalisée est beaucoup plus étroite parce qu'il peut souffrir de la compétition de *S. balanoides* dans certaines parties de sa niche fondamentale. Par contre, les niches fondamentale et réalisée de *S. balanoides* paraissent identiques.

Autres origines de la réduction des niches

Outre la compétition, d'autres facteurs peuvent aussi réduire la niche réalisée d'une espèce. Par exemple, le millepertuis (*Hypericum perforatum*) a été introduit et s'est répandu dans les habitats herbeux de Californie jusqu'à l'introduction d'un insecte spécialisé destiné à le contrôler. Les populations de la plante se sont rapidement réduites et on ne la trouve plus actuellement que dans des sites ombragés où l'insecte ne

peut vivre. Dans ce cas, la présence d'un prédateur limite la niche réalisée d'une plante.

Dans certains cas, l'absence d'une autre espèce réduit la taille d'une niche réalisée. Par exemple, beaucoup de plantes d'Amérique du Nord ont besoin d'insectes pour leur pollinisation ; en fait, on a estimé la valeur de la pollinisation par les insectes pour l'agriculture américaine à 2 milliards de dollars par an. Cependant, les populations de pollinisateurs décroissent actuellement pour diverses raisons. Si ces insectes disparaissent de certains habitats, la niche de nombreuses espèces végétales se réduira ou même disparaîtra totalement. Dans ce cas, ce sera l'absence – et non la présence – d'une autre espèce qui sera responsable de la taille relativement réduite d'une niche réalisée.

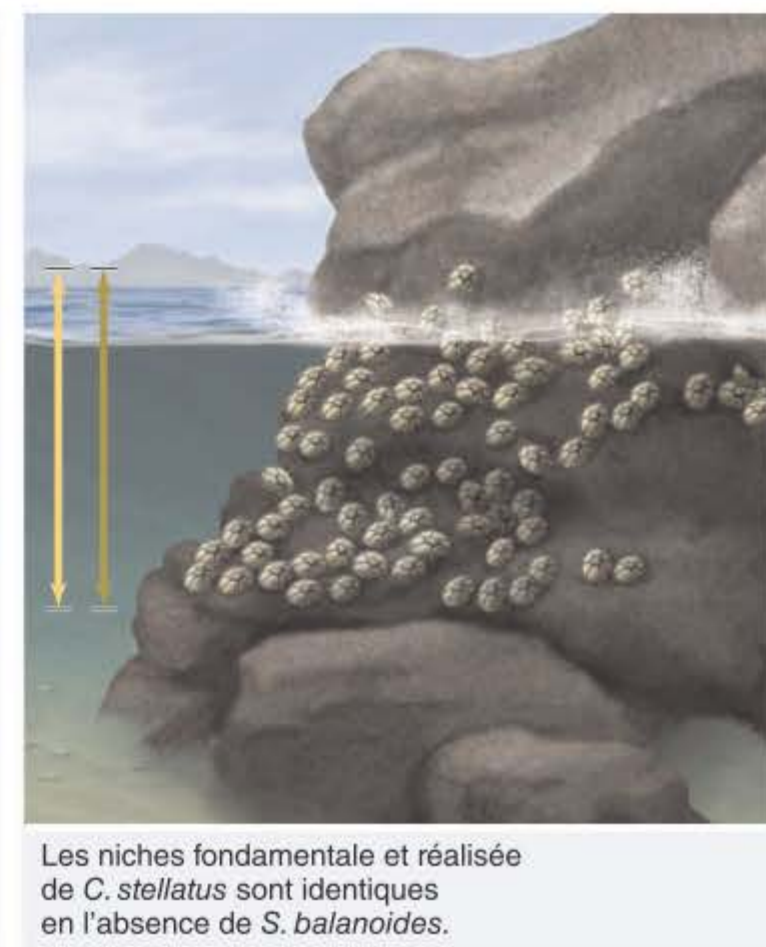
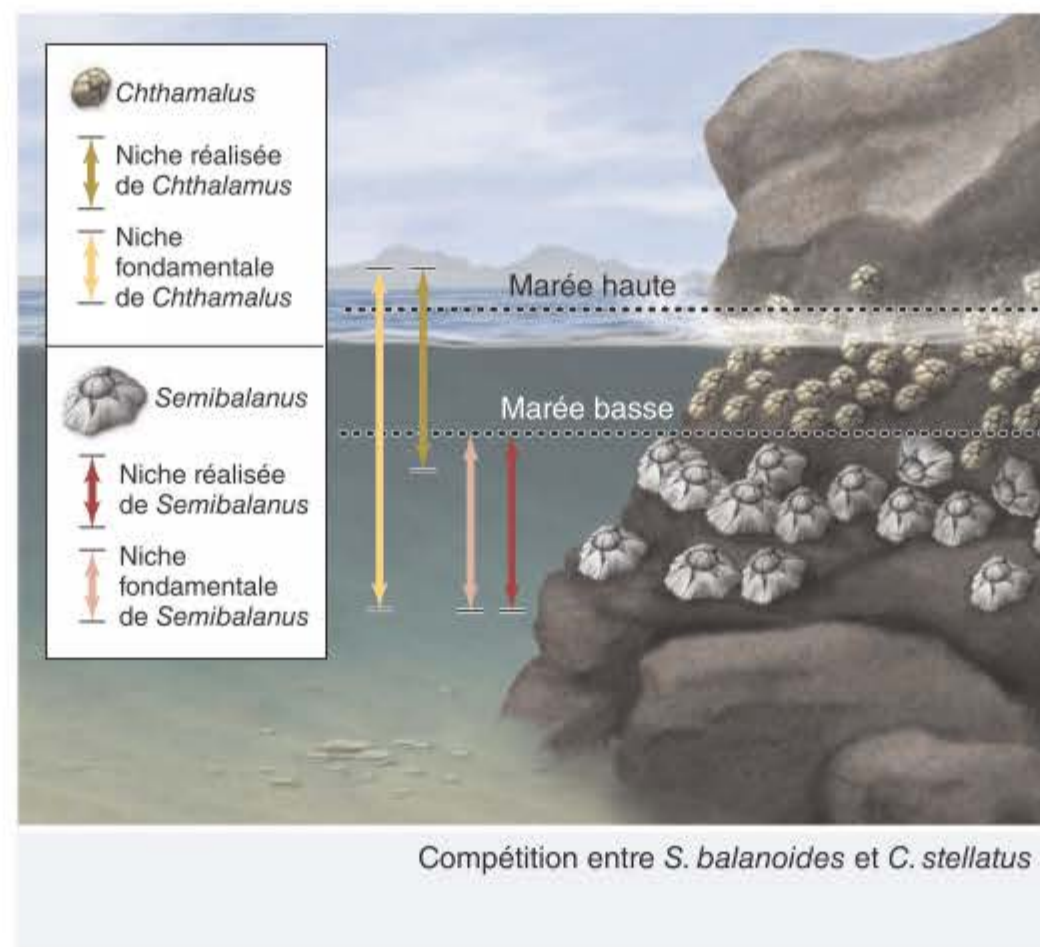
La compétition entre les espèces pour des ressources limitées peut entraîner une exclusion compétitive.

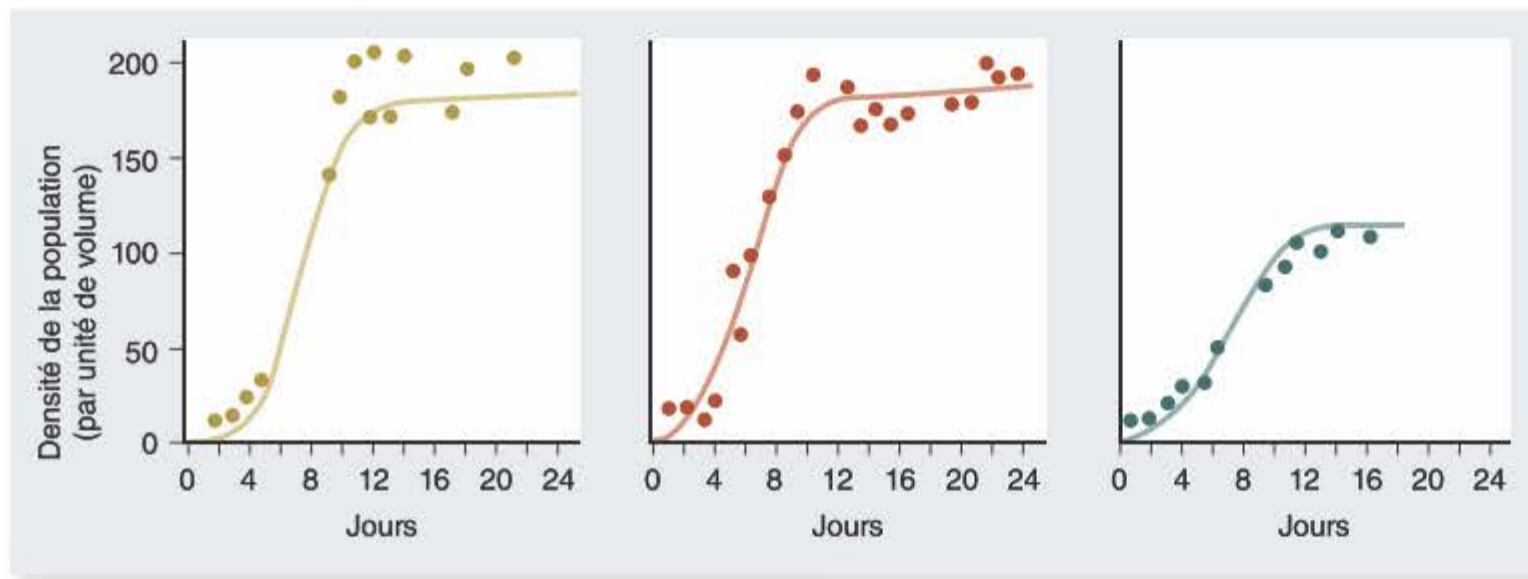
Dans des expériences classiques réalisées en 1934 et 1935, l'écologue russe Georgii Gause a étudié la compétition entre trois espèces de *Paramecium*, un minuscule protiste. Isolées, les trois espèces se développaient bien en tubes de culture, capturant les bactéries et les levures cultivées en milieu liquide avec de la farine d'avoine (figure 56.5a). Cependant, quand Gause cultivait ensemble *P. aurelia* et *P. caudatum* dans le même tube, le nombre de *P. caudatum* diminuait toujours jusqu'à l'extinction, le seul survivant étant *P. aurelia* (figure 56.5b). Pourquoi ? Gause constata que *P. aurelia* pouvait se développer six fois plus vite que son compétiteur *P. caudatum* parce qu'il était capable de mieux utiliser les ressources disponibles présentes en quantité limitée ; c'est un exemple de compétition d'exploitation.

À partir d'expériences de ce type, Gause formula ce qui est aujourd'hui le principe de l'**exclusion compétitive**. Ce principe stipule que si deux espèces sont en compétition pour une ressource limitée, celle qui utilise ces ressources le plus efficacement finira par éliminer localement l'autre. En d'autres termes, deux espèces occupant une même niche ne peuvent coexister quand les ressources sont limitées.

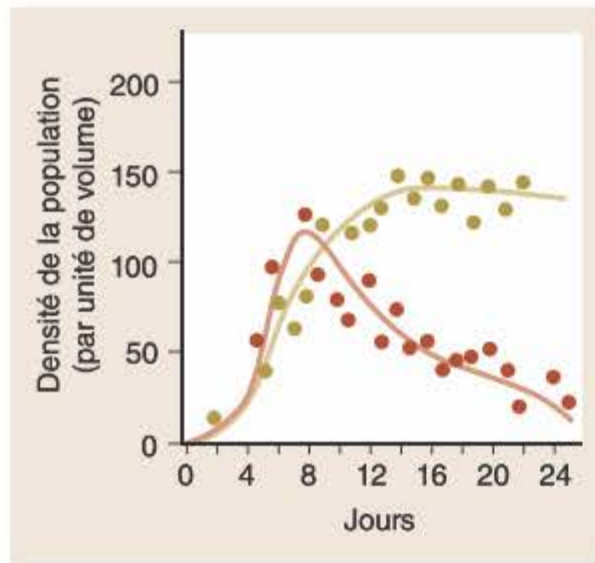
Figure 56.4 Compétition entre deux espèces de balanes.

La niche fondamentale de *Chthamalus* s'étend dans les eaux profondes et de surface. *C. stellatus* est expulsé de la partie de sa niche fondamentale qui se superpose à la niche réalisée de *Semibalanus balanoides*.

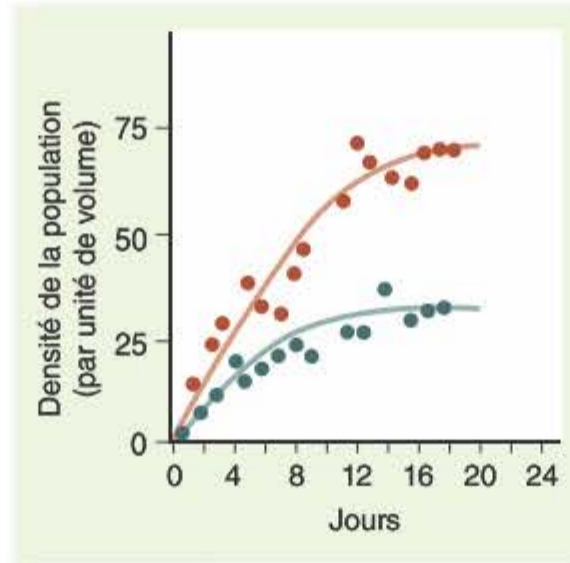




a.



b.



c.

● *Paramecium caudatum*
● *Paramecium aurelia*
● *Paramecium bursaria*



Figure 56.5 Exclusion compétitive pour trois espèces de paramécies. Dans un monde microscopique, *Paramecium* est un prédateur féroce. **a.** Dans son expérience, Gause a constaté que trois espèces de paramécies se développaient bien en tubes de culture. **b.** Cependant, *P. aurelia* était plus compétitif que *P. caudatum* face aux ressources alimentaires et entraînait le déclin et la disparition de *P. caudatum* quand les deux espèces étaient cultivées ensemble. **c.** *P. caudatum* et *P. bursaria* pouvaient coexister parce que leurs niches effectives sont différentes et qu'ils échappent ainsi à la compétition.

? **Question** Quel argument peut-on éventuellement tirer de ces graphiques concernant une compétition pour les ressources entre *P. caudatum* et *P. bursaria* ?

Chevauchement des niches et coexistence

Dans une expérience intéressante, Gause réunit *Paramecium caudatum* – l'espèce battue dans ses premières expériences – et une troisième espèce, *P. bursaria*. Parce qu'il s'attendait aussi à une compétition entre ces deux espèces pour la quantité limitée de bactéries, Gause pensait que l'une allait éliminer l'autre, comme dans ses expériences précédentes. Cela ne s'est cependant pas produit. Les deux espèces ont survécu dans les tubes de culture en se répartissant les ressources alimentaires.

La coexistence des espèces s'explique facilement. Dans la partie supérieure des tubes, où la concentration en oxygène et la densité des bactéries étaient élevées, *P. caudatum* était dominant parce qu'il était le plus apte à se nourrir des bactéries. Dans la partie inférieure des tubes, cependant, la teneur plus faible en oxygène favorisait le développement d'un type différent de nourriture potentielle, la levure, et *P. bursaria* était mieux adapté à cette nourriture. La niche fondamentale des deux espèces était l'ensemble du tube de culture, mais les deux espèces occupaient des niches effectives différentes, des portions différentes du tube, où elles pouvaient coexister. La compétition avait cependant un effet négatif sur les participants (figure 56.5c). Cultivées en l'absence de compétiteur, les deux espèces arrivaient à des densités trois fois supérieures à ce qu'elles étaient en présence d'un compétiteur.

L'exclusion compétitive précisée

Le principe de Gause de l'exclusion compétitive peut être repris en disant que deux espèces ne peuvent occuper *indéfiniment* la même niche quand les ressources sont limitées. Certaines espèces peuvent effectivement coexister en présence d'une compétition pour une partie de ressources communes.

Cependant, l'hypothèse de Gause prévoit que si deux espèces coexistent à long terme, c'est que les ressources ne sont pas limitées ou que leurs niches diffèrent toujours d'une façon ou d'une autre ; sinon, une espèce éliminera l'autre et la disparition de la seconde espèce sera inévitable.

La compétition peut aboutir à un partage des ressources

Le principe d'exclusion de Gause a une conséquence très importante : si la compétition pour une ressource limitée est intense, soit une espèce provoquera l'extinction de l'autre, soit l'espèce évoluera différemment pour réduire la compétition entre elles.

Alors qu'il étudiait cinq espèces de fauvettes, petits passereaux insectivores des forêts, l'écologue Robert MacArthur constata qu'elles semblaient être en compétition pour les mêmes ressources. Après une étude plus précise, il s'avéra cependant que chaque espèce se nourrissait en fait dans une partie différente des épicéas et mangeait des insectes différents. Une espèce consommait les insectes près de la pointe des branches, une deuxième dans le feuillage dense, une troisième sur les branches inférieures, une quatrième à la partie supérieure des arbres et la cinquième à leur pointe. Les espèces de fauvettes avaient donc évolué de manière à utiliser chacune une partie différente des ressources de l'épicéa. Elles avaient *subdivisé la niche*, se partageant les ressources disponibles de manière à éviter une compétition directe entre elles. Il s'agit d'un **partage des ressources**.

Le partage des ressources s'observe souvent quand des espèces semblables occupent la même aire géographique. Ces espèces

sympatriques (espèces qui cohabitent) évitent souvent la compétition en vivant dans des parties différentes de l'habitat ou en utilisant une nourriture ou d'autres ressources différentes (figure 56.6). On considère ce type de partage des ressources comme le résultat du processus de sélection naturelle qui pousse des espèces initialement semblables à diverger au point de vue utilisation des ressources de manière à réduire les pressions de compétition (voir chapitre 22).

On peut se rendre compte de cette divergence évolutive en comparant des espèces dont les aires ne se chevauchent que partiellement. Quand deux espèces coexistent, les différences morphologiques (forme et structure de l'organisme) et dans l'utilisation des ressources ont tendance à être plus importantes que pour des populations allopatriques des mêmes espèces. On considère que ces différences évidentes entre espèces sympatriques, ou *déplacement des caractères*, ont été favorisées par la sélection naturelle parce qu'elles répartissent les ressources et réduisent ainsi la compétition.

Par exemple, les deux pinsons de Darwin de la figure 56.7 ont des becs de même taille quand ils sont allopatriques (quand ils vivent sur des îles différentes). Sur les îles où ils sont sympatriques, la taille du bec des deux espèces est devenue différente, un des becs étant adapté aux grosses graines, l'autre aux petites. Ce déplacement des caractères peut jouer un rôle important dans le rayonnement adaptatif et aboutir à l'adaptation de nouvelles espèces à des portions différentes de l'environnement, comme on l'a vu au chapitre 22.

Il peut être difficile de déceler la compétition interspécifique

Il n'est pas simple de voir s'il existe une compétition entre deux espèces. Le fait que deux espèces utilisent la même ressource n'implique pas une compétition si cette ressource ne constitue pas un facteur limitant. Même s'il existe une corrélation négative entre les populations des deux espèces, la population d'une espèce étant plus importante que celle de l'autre, il n'existe pas nécessairement de compétition entre les espèces pour une même ressource limitée. Les deux espèces peuvent en réalité répondre indépendamment à une même caractéristique du milieu – il est possible qu'une espèce supporte mieux la chaleur et l'autre le froid.

Recherches expérimentales sur la compétition

Les meilleurs arguments en faveur de l'existence d'une compétition proviennent de recherches expérimentales sur le terrain. En préparant des expériences impliquant deux espèces vivant isolément ou ensemble, les scientifiques peuvent se rendre compte si la présence d'une espèce a un effet négatif sur une population de la seconde espèce.

Par exemple, il existe différents rongeurs granivores dans les déserts d'Amérique du Nord. En 1988, des chercheurs ont installé des enclos de 50 × 50 mètres pour étudier l'influence des rats kangourous sur des rongeurs granivores plus petits. On a évacué les rats kangourous de la moitié des enclos, mais pas des autres. Au cours des trois années suivantes, les chercheurs ont compté les petits rongeurs présents dans les parcelles. Comme le montre la figure 56.8, le nombre des autres rongeurs était nettement plus élevé en l'absence des rats kangourous, montrant qu'une compétition, entre ceux-ci et les autres rongeurs, réduisait la taille de leurs populations.

Beaucoup d'autres expériences semblables ont montré l'existence d'une compétition entre de nombreuses espèces animales et végétales. On peut constater les conséquences de la compétition dans des caractères biologiques des populations autres que leur taille, comme le comportement et le taux de croissance des individus. Par exemple, il existe

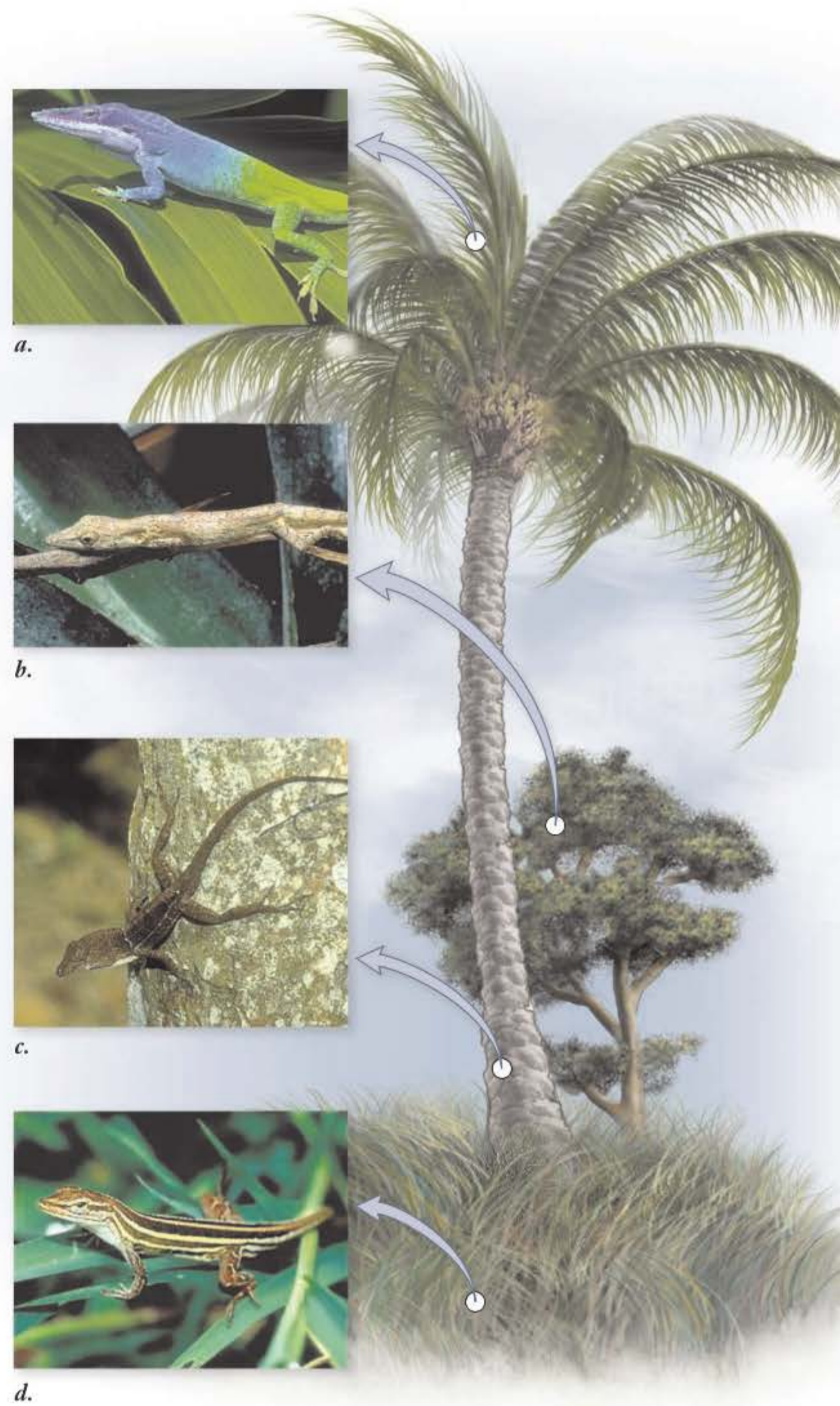


Figure 56.6 Partage des ressources entre espèces sympatriques de lézards. Les espèces de lézards *Anolis* des îles caraïbes divisent leurs habitats arboricoles de différentes façons. (a) Certaines espèces occupent la canopée des arbres, (b) d'autres utilisent les branches périphériques et (c) d'autres encore se trouvent à la base du tronc. En outre, (d) certaines utilisent les plages herbeuses de la clairière. Quand deux espèces occupent la même partie de l'arbre, ou bien elles se nourrissent d'insectes de tailles différentes ou elles se répartissent le microhabitat thermique ; par exemple, l'une ne se trouve qu'à l'ombre, tandis que l'autre se chauffe au soleil.

deux espèces de lézards *Anolis* sur l'île St.-Martin, dans les Caraïbes. Quand on place une des espèces, *A. gingivinus*, dans des enclos de 12 m × 12 m en l'absence de l'autre espèce, les lézards grandissent plus vite et se perchent plus bas que les lézards de la même espèce placés dans des enclos où se trouve aussi *A. pogus*, une espèce qui se trouve normalement au niveau du sol.

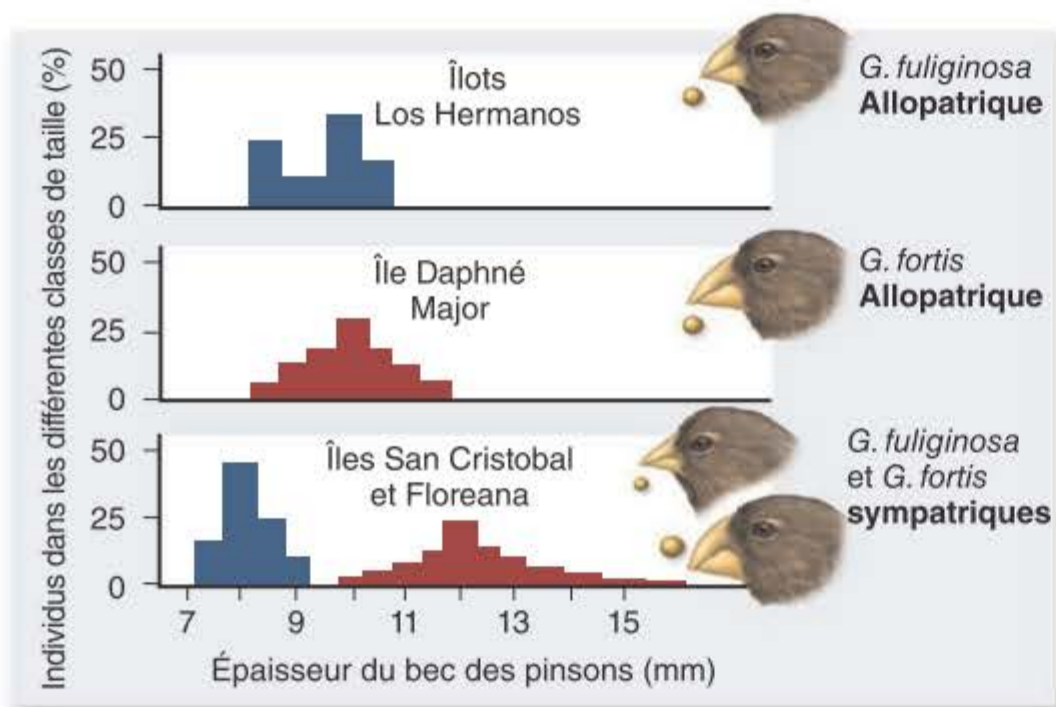


Figure 56.7 Déplacement d'un caractère chez les pinsons de Darwin. Le bec de ces deux espèces de pinsons (genre *Geospiza*) a la même taille quand elles sont allopatriques, mais différente quand elles sont sympatriques.

Question Pourquoi les deux espèces ont-elles des becs de même taille quand elles sont sympatriques ?

Les limites des recherches expérimentales

Les recherches expérimentales peuvent être un très bon moyen pour comprendre les interactions entre des espèces coexistantes et elles sont souvent entreprises par les écologues. Elles ont cependant leurs limites.

En premier lieu, il faut être prudent quand on interprète les résultats des essais sur le terrain. Les effets négatifs d'une espèce sur l'autre n'indiquent pas nécessairement l'existence d'une compétition. Par exemple, beaucoup de poissons de même taille ont un effet négatif les uns sur les autres : ce n'est pas la conséquence d'une compétition, mais du fait que les adultes de chaque espèce sont des prédateurs pour les jeunes de l'autre espèce.

En outre, la présence d'une espèce peut attirer des prédateurs ou des parasites, qui s'attaquent alors aussi à la seconde espèce. Dans ce cas, même en l'absence de toute compétition, la population de la seconde espèce peut être réduite en présence de la première à cause des prédateurs ou des parasites attirés par la première espèce. En fait, avec les résultats du travail sur l'exclusion du rat kangourou décrit ci-dessus, on ne peut exclure la possibilité qu'en raison de la proximité des enclos (ils étaient contigus), les mêmes prédateurs et parasites se trouvaient dans tous. L'utilité des études expérimentales est donc maximale quand elles sont combinées à un examen détaillé du mécanisme écologique responsable de l'effet négatif d'une espèce sur l'autre.

En second lieu, les études expérimentales ne sont pas toujours réalisables. Par exemple, la population des coyotes s'est accrue aux États-Unis au cours des trois derniers siècles, parallèlement au déclin du loup gris. Cette tendance indique-t-elle une compétition entre les espèces ? En raison de la taille des animaux et de l'espace occupé par chaque individu, les manipulations impliquant des surfaces clôturées renfermant une ou les deux espèces – avec des répétitions des traitements expérimentaux permettant une analyse statistique – ne sont pas praticables. De même, les recherches sur des arbres à croissance lente exigeraient de nombreux siècles pour mettre en évidence une compétition entre individus adultes. Dans ces cas, l'étude détaillée des exigences écologiques des espèces représente notre meilleur moyen d'étudier les interactions interspécifiques.

Questions d'apprentissage 56.2

Une niche représente tous les moyens permettant à un organisme d'utiliser les ressources de son environnement. Une niche fondamentale est la totalité de la niche qu'une espèce peut occuper en l'absence de facteurs intervenants. Une niche réalisée est l'ensemble des conditions environnementales actuelles permettant l'installation d'une population stable. Les niches réalisées sont généralement plus petites que les niches fondamentales parce que les interactions entre les espèces limitent l'utilisation des ressources par une espèce. Le partage des ressources permet à deux espèces sympatriques d'occuper une niche en réduisant la compétition entre elles et en réduisant aussi la taille de la niche réalisée.

- Dans quelles conditions deux espèces dont les niches sont identiques peuvent-elles coexister indéfiniment ?

DÉMARCHE SCIENTIFIQUE

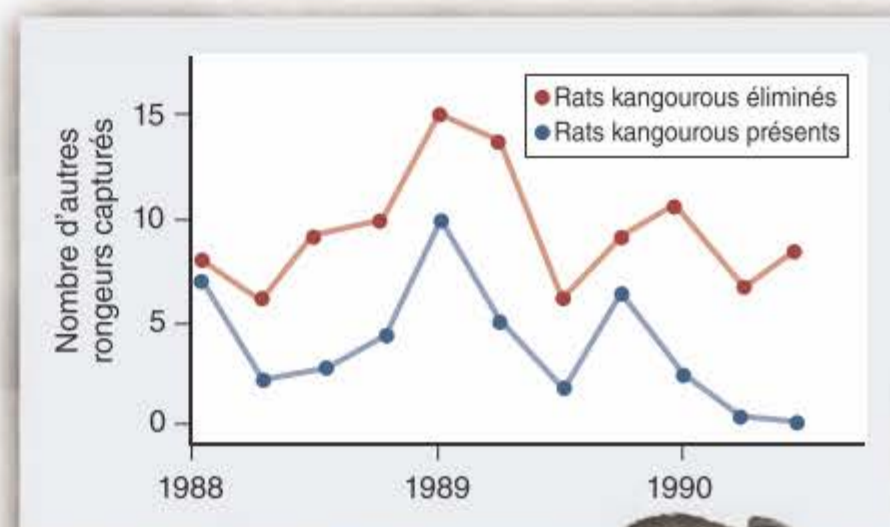
Question: Y a-t-il une interaction entre les espèces de rongeurs ?

Hypothèse: le rat kangourou, plus grand, aura un effet négatif sur les autres espèces.

Expérience: construire de grandes cages dans des zones désertiques.

Éliminer les rats kangourous de certaines cages et les laisser dans d'autres.

Résultats: en l'absence des rats kangourous, le nombre des autres rongeurs augmente rapidement et reste plus élevé que dans les cages témoins pendant toute l'expérience.



Interprétation: pourquoi pensez-vous que la taille des populations augmente et diminue synchroniquement dans les deux types de cages ?

Figure 56.8 Détection d'une compétition interspécifique. Cette expérience a vérifié comment l'élimination des rats kangourous modifiait la taille des populations d'autres rongeurs. Immédiatement après l'élimination des rats kangourous, le nombre des autres rongeurs a augmenté en comparaison avec les enclos contenant encore les rats kangourous. Notez que la taille des populations (estimée par le nombre de captures) s'est modifiée synchroniquement dans les deux traitements, ce qui traduit probablement les modifications climatiques.

Question Pourquoi y a-t-il plus d'individus de l'autre rongeur en l'absence des rats kangourous ?

56.3 Les rapports entre prédateurs et proies

Objectifs

1. Définir la prédation.
2. Décrire les effets possibles de la prédation sur une population.

La **prédation** est la consommation d'un organisme par un autre. En ce sens, la prédation inclut tout ce qui se situe entre un léopard qui capture et mange une antilope et un chevreuil qui broute l'herbe.

Quand on place des populations expérimentales dans des conditions de laboratoire simples, comme à la figure 56.9, pour le protiste prédateur *Didinium* et sa proie *Paramecium* : le prédateur exterme souvent sa proie, puis il disparaît lui-même, n'ayant plus rien à manger. Cependant, si la paramécie dispose de refuges, sa population décroît jusqu'à un niveau inférieur, sans aller jusqu'à l'extinction. Une faible population des proies représente une alimentation insuffisante pour *Didinium*, entraînant une décroissance de la population du prédateur. Dans ce cas, la population des proies peut se reconstituer.

La prédation a une grande influence sur la population des proies

Dans la nature, les prédateurs ont souvent des conséquences importantes pour les populations des proies. Comme le montrent les exemples précédents, cependant, l'interaction est à double sens : la proie peut aussi affecter la dynamique des populations de prédateurs. L'issue de ces interactions est complexe et dépend de facteurs divers.

Explosions et effondrement des populations

L'introduction ou l'élimination de prédateurs par l'homme dans une région sont des exemples frappants de l'interaction entre les prédateurs et leurs proies. Par exemple, l'élimination des grands carnivores de la plus grande partie de l'est des États-Unis a conduit à l'explosion des populations de cerfs de Virginie, qui éliminent de leur habitat toute matière végétale à leur portée. De même, quand la chasse a pratiquement éliminé la loutre de mer de la côte occidentale des États-Unis, les populations d'oursins, principales proies des loutres, ont explosé.

Inversement, l'introduction des rats, des chiens et des chats sur de nombreuses îles autour du globe a décimé les faunes indigènes. Les populations de tortues de plusieurs îles des Galapagos sont menacées par les rats, les chiens et les chats introduits, qui mangent les œufs et les jeunes tortues. De même, en Nouvelle-Zélande, plusieurs espèces d'oiseaux et de reptiles ont été éliminées par la prédation des rats et n'existent plus que sur quelques îles du large que les rats n'ont pas atteintes. Sur Stephens Island, près de la Nouvelle-Zélande, tous les individus du roi-telet de cette île, aujourd'hui disparu, ont été tués par l'unique chat du gardien du phare.

Un exemple classique du rôle que la prédation peut jouer dans une communauté est celle de l'introduction du figuier de Barbarie en Australie au dix-neuvième siècle. En l'absence de prédateurs, ce cactus s'est répandu rapidement au point d'occuper, en 1925, 12 millions d'hectares de pâturages et de former une masse épineuse rendant l'élevage

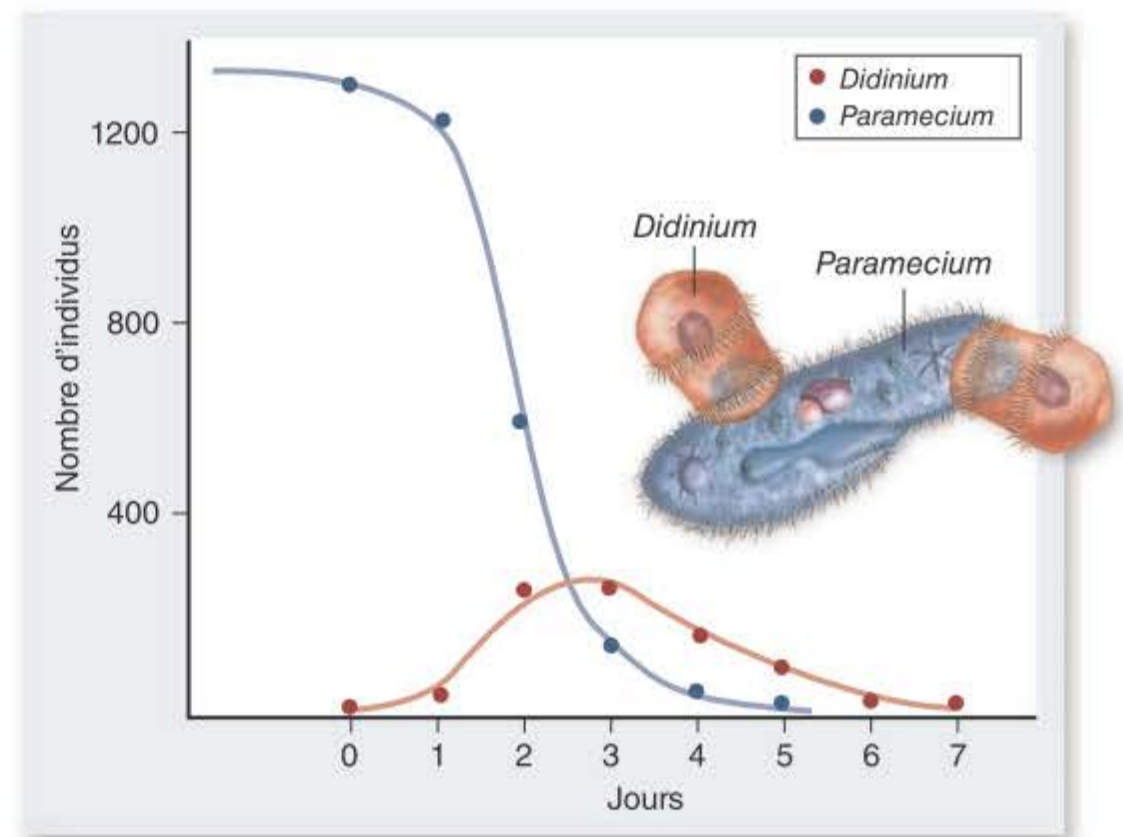


Figure 56.9 Prédation et proies dans un monde

microscopique. Quand on ajoute un prédateur, *Didinium*, à une population de *Paramecium*, le nombre de *Didinium* augmente d'abord, tandis que le nombre de *Paramecium* diminue brutalement. Quand la population de *Paramecium* est épuisée, cependant, les *Didinium* meurent aussi.



Question Pouvez-vous imaginer comment modifier cette expérience pour éviter l'extinction des paramécies ?

difficile. Pour contrôler le cactus, on a introduit, à partir de 1926, un prédateur provenant de son habitat naturel en Argentine, le papillon *Cactoblastis cactorum*. En 1940, les populations de cactus avaient été décimées et elles sont représentées aujourd'hui par des populations de petite taille.

Prédation et coévolution

La prédation exerce de fortes pressions sélectives sur les populations de proies. Tout ce qui peut diminuer la probabilité d'être capturé devrait être fortement favorisé. À son tour, l'évolution de ces caractères entraîne la sélection naturelle d'adaptations opposées dans les populations de prédateurs. Le mécanisme de sélection de ces adaptations par étapes dans deux ou plusieurs espèces est une **coévolution**. Une « course aux armes » par coévolution peut en découler, les prédateurs et les proies trouvant constamment de meilleures défenses et de meilleurs moyens de contourner ces défenses. Dans les sections qui suivent, nous en saurons plus sur ces défenses et réponses.

Des adaptations des plantes les défendent contre les herbivores

L'évolution a donné aux plantes de nombreux mécanismes de défense contre les herbivores. Les plus apparentes sont des défenses morphologiques : aiguillons et épines jouent un rôle important en dissuadant les grands herbivores, et les poils des plantes, spécialement quand ils possèdent une extrémité glanduleuse collante, éloignent les insectes phytophages. Certaines plantes, comme les graminées, produisent un dépôt de silice sur leurs feuilles, ce qui les renforce et les protège. Si la quantité de silice est suffisante, ces plantes sont tout simplement trop dures pour être mangées.

Défenses chimiques

Quelle que soit l'importance des défenses morphologiques, les défenses chimiques sont aussi très fréquentes et peut-être même plus importantes. Les plantes disposent d'adaptations chimiques étonnantes pour combattre les herbivores. Une recherche récente montre, par exemple, que les plantes de tabac sauvage attaquées par des chenilles émettent dans l'atmosphère une substance attirant une espèce de punaise qui se nourrit de cette chenille (on trouvera des détails au chapitre 39).

Les *composés chimiques secondaires* sont les défenses les mieux connues et peut-être les plus importantes des plantes contre les herbivores. Elles se distinguent des composés primaires, qui font partie d'une voie métabolique essentielle, comme la respiration. Beaucoup de plantes, et apparemment beaucoup d'algues aussi, contiennent des métabolites secondaires de structure diverse qui sont toxiques pour la plupart des herbivores ou perturbent fortement leur métabolisme, empêchant, par exemple, le développement normal des larves d'insectes. En conséquence, la plupart des herbivores cherchent à éviter les plantes qui possèdent ces composés.

Les brassicacées produisent un groupe de substances connues sous le nom d'huiles de moutarde. Ce sont elles qui donnent leurs odeurs et goûts piquants à la moutarde, au chou, au cresson, au radis et au raifort. Ces goûts que nous apprécions signalent la présence de composés chimiques toxiques pour de nombreux groupes d'insectes. De même, deux familles apparentées, les asclépiadacées et les apocynacées, produisent un suc laiteux qui dissuade les herbivores de les manger. Ces plantes contiennent en outre généralement des glycosides cardiotoniques, molécules susceptibles d'avoir des effets néfastes sur le fonctionnement du cœur des vertébrés.

Réponse coévolutive des herbivores

L'évolution a doté certains herbivores de moyens d'échapper aux défenses de plantes qui sont souvent leur source d'alimentation exclusive et de s'en nourrir sans risque. Par exemple, les chenilles des papillons du chou se nourrissent presque exclusivement sur les plantes de brassicacées et de capparacées, ainsi que sur quelques autres petites familles de plantes contenant également des huiles de moutarde (figure 56.10). De même, les chenilles du papillon monarque et d'autres espèces voisines se nourrissent sur des plantes d'asclépiadacées et d'apocynacées. Comment font ces animaux pour échapper aux défenses chimiques des plantes, et quels sont les précurseurs évolutifs et les conséquences écologiques de ces types de spécialisation ?

On peut proposer une explication pour l'évolution de ces dispositions particulières. Dès que l'aptitude à fabriquer les huiles de moutarde est apparue chez les ancêtres des brassicacées et des capparacées, les plantes ont été protégées pour un temps contre la majorité ou contre tous les herbivores qui se nourrissaient sur d'autres plantes dans cette région. À un certain moment, des groupes d'insectes – par exemple les papillons du chou – sont devenus capables de dégrader les huiles de moutarde et donc de se nourrir sur ces plantes sans en souffrir. Grâce à cette faculté, ces papillons étaient capables d'utiliser une nouvelle ressource sans subir la compétition d'autres herbivores. Comme nous l'avons vu au chapitre 22, la présence d'une ressource sous-utilisée conduit souvent à une diversification évolutive et à un rayonnement adaptatif.

Des adaptations des animaux les défendent contre les prédateurs

Certains animaux qui se nourrissent de plantes riches en métabolites secondaires jouissent d'un avantage supplémentaire. Par exemple, quand

les chenilles du papillon monarque se nourrissent sur des asclépiadacées, elles ne décomposent pas les glycosides cardiotoniques protégeant ces plantes contre les herbivores. Elles concentrent et stockent ces glycosides dans leurs tissus graisseux ; elles les transmettent ensuite, par-delà le stade de la chrysalide, à l'adulte et même aux œufs de la génération suivante.

L'incorporation des glycosides cardiotoniques protège donc tous les stades du cycle vital du monarque contre les prédateurs. Un oiseau qui mange un monarque le régurgite aussitôt (figure 56.11) et il évitera désormais le dessin orange et noir bien visible caractéristique du monarque adulte. Certaines espèces d'oiseaux sont devenues capables de tolérer les substances protectrices. Ces oiseaux mangent les monarques.

Défenses chimiques

Les animaux aussi synthétisent et utilisent une série étonnante de substances douées de diverses fonctions défensives. Les abeilles, les guêpes, les punaises, les scorpions, les araignées et beaucoup d'autres arthropodes utilisent des substances chimiques pour se défendre et pour tuer leurs propres proies. Diverses substances sont en outre apparues au cours de l'évolution chez les animaux marins ainsi que chez des vertébrés, comme les grenouilles, serpents, lézards, poissons et certains oiseaux.

Les grenouilles de la famille des dendrobatidés produisent des alcaloïdes toxiques dans le mucus qui recouvre leur peau de coloration vive ; ces alcaloïdes sont mortels pour les animaux qui tentent de manger ces grenouilles (figure 56.12). Certaines de ces toxines sont tellement puissantes que quelques microgrammes peuvent tuer une personne après injection dans le flux sanguin. On a isolé plus de 200 alcaloïdes différents de ces grenouilles et certains jouent un rôle important dans les recherches neuromusculaires. Des recherches aussi intensives sont en cours sur des animaux marins invertébrés, des algues et des angiospermes afin de découvrir de nouveaux médicaments pour la lutte contre le cancer et d'autres maladies, ou comme sources d'antibiotiques.



Figure 56.10
Insectes herbivores bien adaptés à leurs hôtes. *b.*

a. Les chenilles vertes du papillon blanc du chou (*Pieris rapae*) sont camouflées sur les feuilles du chou et des autres plantes où elles se nourrissent. Les huiles de moutarde protègent ces plantes contre la plupart des herbivores, mais ces chenilles sont capables de décomposer ces substances. *b.* Papillon blanc du chou adulte.

Coloration défensive

Beaucoup d'insectes qui se nourrissent sur les asclépiadacées ont des couleurs vives ; ils font savoir qu'ils sont venimeux en utilisant une stratégie écologique, la coloration d'avertissement.

Une coloration voyante est une caractéristique des animaux qui utilisent des poisons ou des piqûres pour repousser les prédateurs ; les organismes qui ne possèdent pas de défenses chimiques spécifiques sont rarement très colorés. En fait, la plupart ont une coloration cryptique – couleur qui se fond dans l'environnement et cache donc l'individu aux prédateurs (figure 56.13 ; voir aussi figure 56.10). Les animaux camouflés ne vivent généralement pas en groupes parce qu'un prédateur qui découvre un individu est bien placé pour en trouver d'autres.

Le mimétisme permet à une espèce de profiter des stratégies protectrices d'une autre

Au cours de leur évolution, beaucoup d'espèces en sont venues à ressembler à des espèces à goût désagréable possédant une coloration d'avertissement. Ces espèces ont intérêt à ressembler à leur modèle désagréable. On a identifié deux types de mimétisme : batésien et mullérien.

Le mimétisme batésien

Le **mimétisme batésien** doit son nom au naturaliste anglais Henry Bates, qui fut le premier à attirer l'attention générale sur ce type de mimétisme en 1857. Au cours de ses voyages en Amazonie, Bates découvrit de nombreux exemples d'insectes comestibles qui ressemblaient à des espèces non comestibles de couleur vive. Il supposa que les insectes mimétiques échappaient aux prédateurs trompés par le déguisement, pensant se trouver en présence de l'espèce non comestible.

Beaucoup d'exemples bien connus de mimétisme batésien se retrouvent chez les papillons. Les prédateurs de ces insectes doivent utiliser des indices visuels pour chasser leur proie ; sinon, une même répar-



Figure 56.12 Défenses chimiques des vertébrés. Les grenouilles de la famille des dendrobatidés, abondantes dans les forêts d'Amérique Latine, sont extrêmement venimeuses pour les vertébrés ; on a identifié 80 alcaloïdes toxiques différents dans les espèces de cette famille. Les dendrobatidés signalent leur toxicité par une coloration vive. Grâce à leur instinct ou à leur apprentissage, les prédateurs évitent ces espèces vivement colorées qui, sans cela, seraient de bonnes proies.

tition des couleurs n'aurait pas d'effet sur les prédateurs potentiels. Il existe des arguments de plus en plus nombreux montrant que le mimétisme batésien peut impliquer des indices non visuels, comme l'odorat, bien que ces exemples soient moins évidents pour nous.

Sans surprise, les espèces de papillons qui servent de modèles dans le mimétisme batésien appartiennent à des groupes dont les chenilles ne se nourrissent que sur une ou quelques familles végétales étroitement apparentées. Ces familles sont bien protégées par des substances chimiques. Les papillons servant de modèles incorporent les molécules toxiques de ces plantes à leur organisme. Les papillons mimétiques, au contraire, appartiennent à des groupes dont les chenilles n'ont pas une alimentation aussi stricte. Les chenilles de ces papillons se nourrissent sur plusieurs familles végétales différentes qui ne sont pas protégées par des substances toxiques.

Une espèce mimétique de papillons d'Amérique du Nord souvent étudiée est le papillon glauque (*Papilio glaucus*), dont l'aire couvre l'est des États-Unis et une partie du Canada (figure 56.14a). Dans les régions où existe l'espèce toxique *Battus philenor* (en anglais, *pipevine swallowtail*), les femelles de *P. glaucus* sont polymorphes et une forme ressemble beaucoup à *B. philenor*.

Les chenilles de *P. glaucus* se nourrissent sur divers arbres, comme le tulipier, le tremble et le cerisier, et les oiseaux ne trouvent un mauvais goût ni aux chenilles, ni aux adultes. Il est intéressant de constater que le mimétisme du papillon adulte ne s'étend pas aux chenilles : les chenilles de *P. glaucus* sont camouflées sur les feuilles et ressemblent à des déjections d'oiseaux, alors que les chenilles non comestibles de *B. philenor* sont très visibles.

Le mimétisme mullérien

Un autre type de mimétisme, le **mimétisme mullérien**, rappelle le nom du biologiste allemand Fritz Müller, qui le décrivit pour la première fois en 1878. Dans cette forme de mimétisme, plusieurs espèces animales non apparentées, mais protégées, en arrivent à se ressembler (figure 57.14b). Si les animaux qui se ressemblent sont tous venimeux ou dangereux, ils sont avantagés parce qu'un prédateur apprendra plus vite à les éviter. Dans certains cas, les populations de prédateurs ont même



Figure 56.11 Un geai bleu apprend à ne pas manger les papillons monarques. a. Ce geai élevé en cage n'a jamais vu de papillon monarque avant d'essayer d'en manger. b. Le même geai régurgite le papillon quelques minutes plus tard. Après une expérience aussi mauvaise, les oiseaux n'essayent généralement plus de capturer des insectes orange et noir de toute sorte.



Figure 56.13 Coloration et forme cryptiques. Une chenille de la phalène pétrifiée, *Menophora abruptaria* ressemble beaucoup à la brindille à laquelle elle est suspendue.

acquis une adaptation innée qui les pousse à éviter ces espèces ; cette évolution peut être plus rapide quand plusieurs proies dangereuses se ressemblent.

Dans le mimétisme batésien comme dans le mullérien, l'espèce mimétique et le modèle doivent non seulement se ressembler, mais aussi se comporter de la même manière pour écarter des prédateurs. Par exemple, des espèces de plusieurs familles qui ressemblent beaucoup à des guêpes se comportent étonnamment comme les guêpes qu'elles copient, en volant souvent et activement de place en place.

Questions d'apprentissage 56.3

La prédation est la consommation d'un organisme par un autre. Une prédation importante peut entraîner l'extinction des populations de la proie ; inversement, en l'absence de prédateurs, les populations des proies explosent souvent et épuisent leurs ressources. Des adaptations de défense peuvent apparaître dans les proies, qui deviennent par exemple de goût désagréable ou venimeuses, ou possèdent des structures, une apparence ou des capacités de défense.

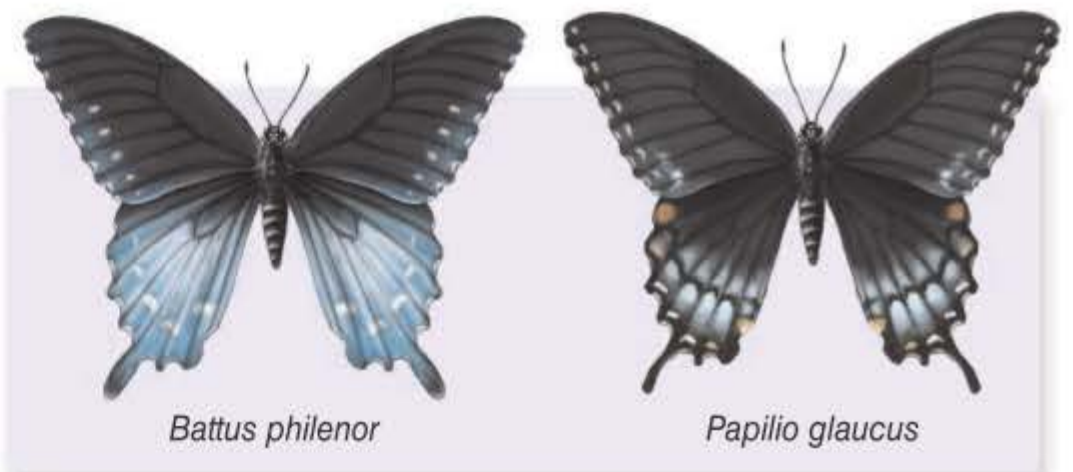
- *Un serpent non venimeux, le serpent roi écarlate (Lampropeltis elapsoides) a des bandes de couleur rouge, noire et jaune semblables à celles d'un serpent corail venimeux (Micrurus fulvius). Quel est son type de mimétisme ?*

56.4 Les nombreux types d'interactions entre les espèces

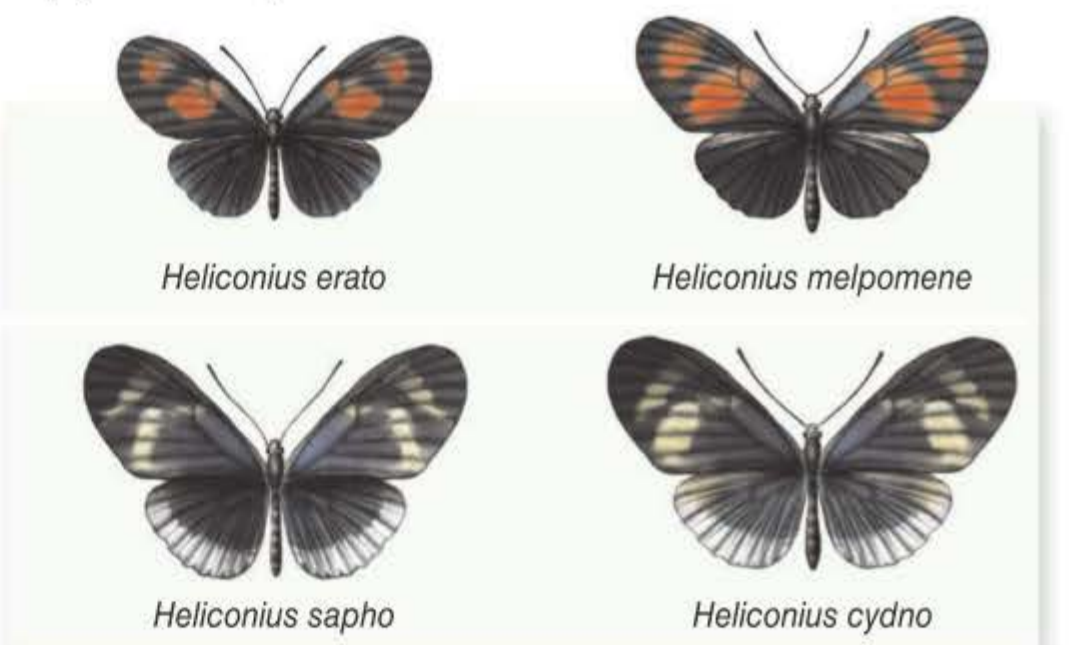
Objectifs

1. Expliquer les différentes formes de symbiose.
2. Décrire la coévolution entre partenaires mutualistes.
3. Expliquer comment la manifestation d'un processus écologique peut affecter le résultat d'un autre, qui se déroule en même temps.

Les plantes, les animaux, les protistes, les champignons et les procaryotes qui vivent ensemble dans les mêmes communautés, se sont continuellement modifiés et adaptés les uns aux autres pendant des millions d'années. Nous avons déjà parlé de compétition et de prédation, mais d'autres interactions écologiques sont courantes. Par exemple, beaucoup de caractères des angiospermes ont évolué de façon à attirer les animaux utiles (figure 56.15). Ces animaux ont à leur tour acquis des caractères particuliers qui leur permettent de trouver efficacement la nourriture ou d'autres ressources dans les plantes visitées, souvent dans leurs fleurs. De cette façon, les animaux rendent service aux plantes en prélevant le pollen qu'ils peuvent ensuite déposer sur la prochaine fleur visitée, ou des semences qu'ils peuvent déposer ailleurs, parfois bien loin de la plante parentale.



a. Mimétisme batésien: *Battus philenor* est vénèreux. *Papilio glaucus* est un papillon mimétique comestible.



b. Mimétisme mullérien: deux paires de formes mimétiques ; tous ont un goût désagréable.

Figure 56.14 Le mimétisme. **a.** Mimétisme batésien. *Battus philenor* est protégé des oiseaux et autres prédateurs par les substances toxiques provenant de la nourriture consommée par les chenilles et stockées dans leur corps. L'adulte fait savoir qu'il est venimeux par une coloration d'avertissement. *Papilio glaucus* a un mimétisme batésien par rapport à *B. philenor* et n'a pas de protection chimique. **b.** Paires de mimétismes mullériens. *Heliconius erato* et *H. melpomene* sont sympatriques, *H. sapho* et *H. cydno* sont sympatriques. Tous ces papillons ont un goût désagréable. Quand ils sont sympatriques, ils ont acquis par évolution les mêmes types de coloration pour réduire la prédation ; les prédateurs ne doivent apprendre à éviter qu'un modèle.

La symbiose implique des interactions à long terme

Dans la symbiose, deux ou plusieurs espèces d'organismes interagissent de façon souvent complexe et plus ou moins permanente. Toutes les relations symbiotiques peuvent aboutir à une coévolution des organismes impliqués et, dans beaucoup de cas, les résultats de cette coévolution sont étonnants.

Les lichens sont un exemple de symbiose : ce sont des associations entre certains champignons et des algues vertes ou des cyanobactéries. Un autre exemple important est celui des mycorhizes, associations entre des champignons et les racines de nombreuses espèces de plantes. Les champignons accélèrent l'absorption de certains nutriments et les plantes fournissent des glucides aux champignons (les mycorhizes et les lichens ont été décrits en détail au chapitre 32). De même, les nodules des racines des légumineuses et de certaines autres plantes renferment des bactéries qui fixent l'azote atmosphérique et le mettent à la disposition des plantes hôtes.

Dans les régions tropicales, les fourmis qui découpent les feuilles sont souvent si abondantes qu'elles peuvent éliminer au moins un quart de la surface totale des feuilles dans une zone donnée au cours de l'année (voir figure 31.18). Elles ne consomment pas directement ces feuilles, mais elles les emportent dans des nids souterrains, où elles les mâchent et les inoculent avec des spores de champignons particuliers. Ces champignons sont cultivés par les fourmis et transportés d'une couche spécia-



Figure 56.15 Pollinisation par une chauve-souris. Beaucoup de fleurs ont coévolué avec d'autres espèces pour faciliter le transfert du pollen. Les insectes sont bien connus comme pollinisateurs, mais ils ne sont pas les seuls : des oiseaux, des chauves-souris et même des opossums et des lézards servent de pollinisateurs à certaines espèces. Notez la charge de pollen sur le museau de la chauve-souris.

lement préparée à une autre, où ils se développent et se reproduisent. À leur tour, les champignons constituent la principale nourriture des fourmis et de leurs larves. La relation entre ces fourmis et ces champignons est un très bel exemple de symbiose. Des études phylogénétiques récentes utilisant l'ADN et postulant l'existence d'une horloge moléculaire (voir chapitre 23) font penser que ces symbioses sont anciennes, remontant peut-être à plus de 50 millions d'années.

Les principaux types de relations symbiotiques sont (1) le **mutualisme**, dans lequel chaque espèce impliquée trouve un profit, (2) le **parasitisme**, dans lequel une espèce est avantagée, mais l'autre en souffre, et (3) le **commensalisme**, dans lequel une espèce est avantagée, alors que l'autre n'en bénéficie pas et n'en souffre pas. On peut aussi considérer le parasitisme comme une forme de prédation, bien que la proie ne soit pas nécessairement tuée.

Le mutualisme profite aux deux espèces

Le mutualisme est une relation symbiotique entre organismes au bénéfice des deux espèces. Les relations de mutualisme ont une importance capitale pour déterminer la structure des communautés biologiques.

Mutualisme et coévolution

On trouve des exemples particulièrement spectaculaires impliquant des angiospermes et les animaux qui les visitent, insectes, oiseaux et chauves-souris. Au cours de l'évolution des angiospermes, les caractéristiques des fleurs ont évolué en grande partie en relation avec celle des animaux qui les visitent pour se nourrir et, en même temps, répartissent leur pollen entre les individus. Par la même occasion, les caractéristiques des animaux se sont modifiées, améliorant leur spécialisation pour la collecte de la nourriture ou d'autres substances dans un type particulier de fleurs.

Un autre exemple de mutualisme implique les fourmis et les pucerons. Les pucerons sont de petits insectes qui sucent les liquides du phloème des plantes vivantes grâce à leurs pièces buccales acérées. Ils extraient une certaine quantité de saccharose et d'autres nutriments de ce liquide, mais ils en excrètent beaucoup par leur anus sous une forme modifiée. Certaines fourmis en ont tiré profit – en domestiquant en fait les pucerons. Comme les vachers emmènent le bétail vers des pâtures fraîches, les fourmis transportent les pucerons sur de nouvelles plantes, puis elles se nourrissent du « miellat » excrété par les pucerons.

Fourmis et acacias : un bel exemple de mutualisme

Un exemple particulièrement étonnant de mutualisme concerne des fourmis et certaines espèces ligneuses d'acacias d'Amérique Latine. Dans ces espèces, des portions foliaires, les stipules, sont transformées en paires d'aiguillons creux. Ces aiguillons sont habités par des fourmis piquantes du genre *Pseudomyrmex*, qui ne nichent nulle part ailleurs (figure 56.16). Comme pour les autres plantes, les aiguillons servent à décourager les herbivores.

À la pointe des folioles de ces acacias se trouvent des corpuscules particuliers, riches en protéines : ce sont les corpuscules de Belt, du nom du naturaliste britannique du dix-neuvième siècle Thomas Belt. Les corpuscules de Belt n'existent pas chez les espèces d'acacia qui n'hébergent pas de fourmis et leur rôle est clair : ils constituent la principale nourriture des fourmis. En outre, les plantes sécrètent du nectar dans des glandes proches de la base de leurs feuilles. Les fourmis consomment aussi ce nectar utilisé, comme les corpuscules de Belt pour nourrir les larves.

Il est évident que cette association est bénéfique pour les fourmis et l'on voit bien pourquoi elle occupent ces espèces d'acacias. Les fourmis et leurs larves sont protégées dans les aiguillons creux et les arbres fournissent une nourriture équilibrée, avec le nectar riche en sucre et les corpuscules de Belt riches en protéines. Mais les fourmis font-elles quelque chose pour les plantes ?

Quand un herbivore quelconque atterrit sur les branches ou les feuilles d'un acacia habité par les fourmis, celles-ci, qui patrouillent constamment sur les branches, attaquent immédiatement et dévorent l'herbivore. Les fourmis vivant dans ces acacias interviennent aussi dans la compétition entre leur hôte et d'autres plantes en coupant toute branche étrangère qui touche l'acacia où elles vivent. Elles créent en fait un tunnel de lumière dans lequel l'acacia peut grandir, même dans les forêts ombrophiles tropicales luxuriantes des plaines d'Amérique Centrale. En fait, quand on a éliminé expérimentalement une colonie de fourmis d'un arbre, l'acacia est devenu incapable de résister efficacement à la compétition dans cet habitat. Enfin, les fourmis apportent de la matière organique dans leurs nids. Les restes qui ne sont pas consommés, ainsi que les excréments, sont une source abondante d'azote pour les acacias.

Quand le mutualisme n'est plus du mutualisme

Les choses ne sont pas toujours ce qu'elles paraissent. Des associations entre fourmis et acacias existent aussi en Afrique ; au Kenya, on trouve plusieurs espèces de fourmis d'acacias, mais un arbre n'abrite jamais qu'une seule espèce. Une de ces espèces, *Crematogaster nigriceps*, est moins compétitive que deux autres espèces. Pour empêcher l'invasion par une autre espèce de fourmi, *C. nigriceps* coupe les branches de l'acacia, empêchant tout contact avec les branches d'autres arbres qui serviraient de pont pour des envahisseurs. Ce comportement est utile à la fourmi, mais il est préjudiciable pour l'arbre parce qu'il détruit les tissus qui devraient porter des fleurs, stérilisant finalement l'arbre. Dans ce cas, ce qui avait d'abord évolué comme une interaction de mutualisme est devenu du parasitisme.



Figure 56.16 Mutualisme : fourmis et acacias. Les fourmis du genre *Pseudomyrmex* vivent à l'intérieur des aiguillons creux de certaines espèces d'acacias en Amérique Latine. Les nectaires situés à la base des feuilles et les corpuscules de Belt au bout des folioles nourrissent les fourmis. Celles-ci, à leur tour, fournissent des nutriments organiques aux acacias et les protègent des herbivores et d'autres plantes qui pourraient les ombrager.

Le parasitisme profite à une espèce aux dépens d'une autre

Le parasitisme est néfaste pour la proie et bénéfique pour le parasite. Dans de nombreux cas, le parasite tue son hôte et les conséquences écologiques du parasitisme peuvent donc ressembler à celles de la prédation.

Parasites externes

Les parasites qui se nourrissent à la surface externe d'un organisme sont des **ectoparasites** (figure 56.17). On connaît beaucoup d'exemples de parasitisme externe chez les plantes comme chez les animaux. Les **parasitoïdes** sont des insectes qui pondent leurs œufs sur des hôtes vivants. Ce comportement est fréquent chez les guêpes, dont les larves se nourrissent du corps de leur hôte infortuné et souvent le tuent.

Parasites internes

Les vertébrés sont parasités par des **endoparasites** appartenant à beaucoup d'embranchements différents d'animaux et de protistes. De nombreux types de parasites vivent ainsi dans le corps des invertébrés. Le parasitisme interne est généralement caractérisé par une spécialisation beaucoup plus grande que le parasitisme externe, comme on le voit pour beaucoup de protistes et invertébrés parasites de l'homme.

Plus la vie du parasite est étroitement liée à celle de son hôte, plus il est probable que sa morphologie et son comportement se sont modifiés au cours de son évolution (cela vaut aussi pour tous les types de symbiose). À l'intérieur d'un organisme, les conditions sont différentes de celles qui prévalent à l'extérieur et elles doivent être beaucoup plus constantes. Par conséquent, la structure d'un parasite interne est souvent simplifiée et les défenses et structures inutiles se sont perdues au cours de son évolution (voir par exemple les descriptions des ténias au chapitre 34).

Les parasites et le comportement de leurs hôtes

Le cycle de vie de beaucoup de parasites est complexe et exige plusieurs hôtes avant l'âge adulte et la reproduction. Un travail récent a montré les adaptations remarquables de certains parasites qui modifient le comportement de l'hôte et facilitent ainsi le passage d'un hôte au suivant. Par exemple, beaucoup de parasites obligent leurs hôtes à se comporter de façon à les rendre plus vulnérables à leurs prédateurs ; quand l'hôte est ingéré, le parasite peut infecter le prédateur.

Un des meilleurs exemples implique un ver plat parasite, *Dicrocoelium dendriticum*, pour lequel les fourmis sont un hôte intermédiaire, mais qui arrive à l'âge adulte dans les grands herbivores comme les bovins et les cervidés. La transmission d'une fourmi à une vache peut sembler difficile, car les vaches ne mangent normalement pas les insectes. Le ver plat a cependant acquis une adaptation remarquable. Quand une fourmi est infectée, un des vers migre dans le cerveau et fait grimper la fourmi au sommet de la végétation et refermer ses mandibules sur une feuille d'herbe à la fin du jour, au moment même où les herbivores broutent (figure 56.18). Le résultat est que la fourmi est mangée avec l'herbe et l'herbivore est infecté.

Le commensalisme profite à une espèce et il est neutre pour l'autre

Dans le commensalisme, une espèce tire profit de l'interaction et l'autre n'en souffre ni n'en profite. Dans la nature, les individus d'une espèce



Figure 56.17 Un parasite externe. La cuscute est une plante parasite qui a perdu sa chlorophylle et ses feuilles au cours de son évolution. Étant hétérotrophe (incapable de se nourrir par elle-même), la cuscute se nourrit aux dépens des plantes hôtes sur lesquelles elle se développe.

sont souvent physiquement fixés à ceux de l'autre. Par exemple, les épiphytes sont des plantes qui poussent sur les branches d'autres plantes. En général, la plante hôte n'en souffre pas, alors que celle qui se développe sur elle en profite. La mousse espagnole qui pend des arbres dans le sud des États-Unis en est un exemple. Cette plante, et d'autres espèces de ce genre, qui appartient à la famille de l'ananas, poussent sur les arbres pour avoir accès à la lumière solaire ; ils ne causent en général aucun tort aux arbres (figure 56.19).

De même, divers animaux marins, comme les balanes, se développent sur d'autres animaux marins qui se déplacent souvent de façon active, comme les baleines, et ils sont donc transportés passivement. Ces « passagers » sont probablement mieux protégés de la prédation que s'ils étaient fixés, et ils peuvent aussi avoir accès à de nouvelles sources de nourriture. La plus grande circulation d'eau dont profitent ces animaux quand leur hôte se déplace peut être très importante, particulièrement si les passagers se nourrissent par filtration. Tant que le nombre de passagers n'est pas trop grand, l'hôte n'est généralement pas affecté.

Quand le commensalisme n'est plus du commensalisme

Un des meilleurs exemples de symbiose concerne la relation entre certains petits poissons tropicaux (poissons-clowns) et les anémones de mer, représentés dans la première figure de ce chapitre. Le poisson est devenu capable de vivre parmi les tentacules urticants des anémones de mer, alors que ces tentacules paralyseraient rapidement les autres poissons qui les touchent. Les poissons se nourrissent des restes des repas de l'anémone et sont indemnes dans ces conditions étonnantes.

Sur terre, une relation semblable existe entre des oiseaux, les pique-bœufs, et des herbivores comme les bovins et les antilopes



Figure 56.18 Manipulation du comportement de l'hôte par un parasite. À cause du parasite présent dans son cerveau, une fourmi grimpe au sommet d'un brin d'herbe, où elle peut être mangée par un herbivore et transmettre le parasite de l'insecte au mammifère.

(figure 55.20). Ces oiseaux passent le plus clair de leur temps sur les animaux, enlevant les parasites et autres insectes et passant tout leur cycle vital en association étroite avec leurs hôtes.

Il n'existe pas de frontière nette entre commensalisme et mutualisme ; dans tous ces exemples, il est difficile de savoir avec certitude si le second partenaire tire un avantage ou non. L'élimination des particules de nourriture des tentacules est peut-être avantageuse pour l'anémone de mer, qui peut ainsi plus facilement attraper une autre proie. De même, si l'on pense souvent à du commensalisme, l'association des mammifères herbivores et des oiseaux qui les nettoient est en réalité un exemple de mutualisme. Le mammifère profite de l'élimination des parasites et autres insectes de son corps, mais les oiseaux bénéficient aussi d'une source de nourriture.

D'un autre côté, le commensalisme peut facilement devenir du parasitisme. On sait que les pique-bœufs ne prélèvent pas seulement les parasites, mais aussi les croûtes de cicatrisation de leurs hôtes. Quand la croûte est enlevée, les oiseaux boivent le sang qui s'écoule de la blessure. À l'occasion, l'effet cumulé d'attaques persistantes peut fortement affaiblir l'herbivore, particulièrement quand les conditions sont défavorables, par exemple lors de sécheresses.

Les processus écologiques ont des effets interactifs

Nous avons vu les différents moyens permettant des interactions entre les espèces. Dans la nature, cependant, plusieurs types d'interaction peuvent intervenir simultanément. Très souvent, le résultat d'un type d'interaction est modifié ou même inversé en présence d'un autre type d'interaction.



Figure 56.19 Exemple de commensalisme. La mousse espagnole (*Tillandsia usneoides*) utilise les arbres comme support, mais les arbres ne sont généralement affectés ni positivement, ni négativement.

La prédation réduit la compétition

Quand les ressources sont limitées, un compétiteur supérieur peut éliminer les autres espèces d'une communauté par exclusion compétitive. Cependant, les prédateurs peuvent empêcher ou fortement réduire l'exclusion compétitive en diminuant le nombre d'individus des espèces en compétition.

Un prédateur particulier peut souvent se nourrir de deux, trois ou plusieurs sortes de plantes ou d'animaux dans une même communauté. Le choix du prédateur dépend en partie de l'abondance relative des proies potentielles. En d'autres termes, un prédateur peut se nourrir de l'espèce A quand elle est abondante, puis passer à l'espèce B quand A est rare. De même, une proie peut être la principale source de nourriture pour un nombre croissant d'espèces si elle devient plus abondante. Des compétiteurs supérieurs peuvent de ce fait être incapables d'éliminer les autres espèces.

Ces modèles sont souvent caractéristiques des communautés biologiques du littoral marin. Par exemple, par leur prédation sélective, les étoiles de mer empêchent les bivalves de monopoliser ces habitats et procurent un espace à beaucoup d'autres organismes (figure 56.21). Quand les étoiles de mer sont éliminées d'un habitat, la diversité spécifique chute rapidement et quelques espèces de bivalves dominent sur le fond de la mer.

La prédation a tendance à réduire la compétition dans les communautés naturelles et c'est en général une erreur d'éliminer d'une communauté un prédateur majeur, comme les loups ou les pumas. Le résultat peut être une diminution de la diversité biologique.



Figure 56.20 Commensalisme, mutualisme ou parasitisme ?

Dans cette relation symbiotique, les pique-bœufs bénéficient sans aucun doute, pour leur alimentation, des tiques et autres parasites qu'ils prélèvent sur leur hôte (dans ce cas, un impala, *Aepyceros melampus*). Mais les conséquences pour l'hôte ne sont pas toujours claires. Si les tiques sont nuisibles, leur élimination est bénéfique pour l'hôte et la relation est utile aux deux. Si les pique-bœufs arrachent aussi les croûtes de cicatrisation, provoquent une perte de sang et éventuellement une infection, la relation peut être du parasitisme. Si les hôtes ne sont gênés ni par les tiques ni par les pique-bœufs, la relation peut être un exemple de commensalisme.

Le parasitisme peut aller à l'encontre de la compétition

Les parasites peuvent affecter différemment les espèces sympatriques et influencer ainsi les conséquences des interactions interspécifiques. Dans une expérience classique, on a étudié les interactions entre deux coléoptères de la farine, *Tribolium castaneum* et *T. confusum* avec un parasite, *Adelina*. En l'absence du parasite, *T. castaneum* est dominant et *T. confusum* disparaît normalement. Cependant, en présence du parasite, le résultat est inversé et *T. castaneum* meurt.

On a observé les mêmes conséquences de la présence de parasites pour de nombreuses espèces dans les systèmes naturels. Par exemple, chez les lézards *Anolis* de St.-Martin déjà cités, l'espèce la moins compétitive résiste à la malaria des lézards (une forme de maladie proche de la malaria humaine), alors que l'autre espèce est très susceptible. Là où le parasite est présent, l'espèce la moins compétitive peut subsister et les deux espèces coexistent ; ailleurs, l'espèce la plus compétitive élimine l'autre.

Effets indirects

Dans certains cas, il n'y a pas d'interactions directes entre les espèces, mais la présence d'une espèce peut en affecter une autre par des interactions avec une troisième espèce. On parle alors d'effets indirects.

Beaucoup de rongeurs du désert consomment des graines, comme le font les fourmis de leur communauté ; on doit donc s'attendre à une compétition entre eux. Cependant, quand tous les rongeurs ont été complètement éliminés des enclos expérimentaux et ont été empêchés de

Question : La prédation affecte-t-elle les interactions compétitives entre les espèces ?

Hypothèse : en l'absence de prédateurs, les populations des proies augmenteront jusqu'à ce que les ressources deviennent des facteurs limitants et certaines espèces seront exclues par compétition.

Expérience : éliminer les étoiles de mer (*Pisaster ochraceus*) prédatrices de certaines zones intertidales d'une côte rocheuse et contrôler les populations des espèces qui sont la proie des étoiles de mer. Dans les zones témoins, enlever les étoiles de mer, puis les remettre en place.



a.



b.

Résultat : en l'absence des étoiles de mer, la population de moules (*Mytilus californianus*) a explosé, occupant tout l'espace disponible et éliminant beaucoup d'autres espèces de la communauté.

Interprétation : que serait-il arrivé si les étoiles de mer avaient été remises dans les parcelles expérimentales ?

Figure 56.21 La prédation réduit la compétition. a. Dans une expérience contrôlée dans un écosystème littoral, Robert Payne, de l'Université de Washington, a éliminé le principal prédateur, l'étoile de mer (*Pisaster*). b. En réponse, les moules (type de mollusque bivalve), extrêmement compétitives, se sont multipliées de façon explosive et elles ont, en fait, éliminé sept autres espèces indigènes.

revenir, les populations de fourmis ont d'abord augmenté, puis elles ont décliné (figure 56.22).

On s'attendait à l'augmentation initiale du fait de l'élimination d'un compétiteur. Pourquoi cette inversion ? La réponse montre la complexité des écosystèmes naturels. Les rongeurs préfèrent les grosses graines, alors que les fourmis préfèrent les petites. En outre, dans ce système, les plantes à grosses graines sont plus compétitives que celles à petites graines. L'élimination des rongeurs entraînait donc une augmentation du nombre de plantes à grosses graines, réduisant ainsi le nombre de petites graines disponibles pour les fourmis et le déclin des populations de fourmis. En résumé, l'influence des rongeurs sur les fourmis est donc compliquée : effet négatif direct sur la compétition pour les ressources et effet positif indirect passant par la compétition entre plantes.

Les espèces clés de voûte ont une grande influence sur les communautés

Les espèces clés de voûte sont celles qui ont une influence particulièrement forte sur la composition des communautés. Des prédateurs, comme les étoiles de mer déjà signalées dans cette section, sont souvent des espèces clés de voûte empêchant une espèce d'éliminer les autres, et conservant ainsi à la communauté une richesse spécifique importante.

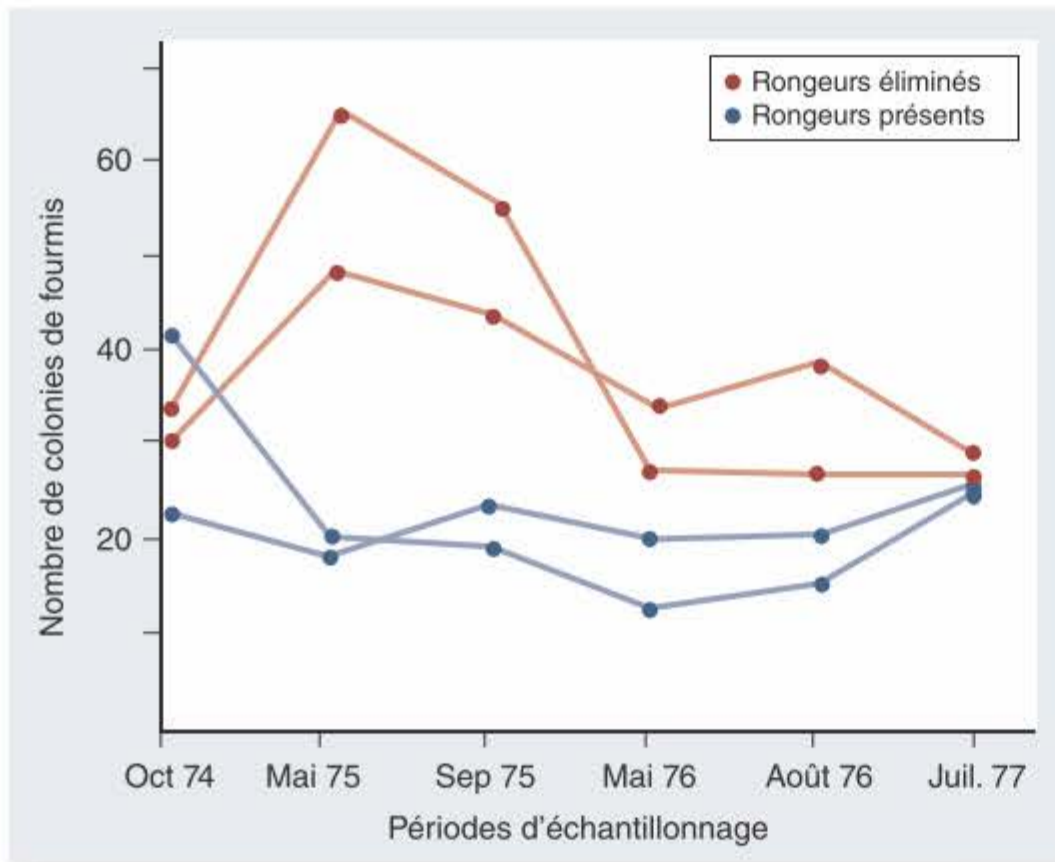
Il existe beaucoup d'autres types très divers d'espèces clés de voûte. Certaines espèces manipulent l'environnement de façon à créer de nouveaux habitats pour d'autres espèces. Les castors, par exemple,

modifient les eaux courantes en petits étangs, perturbant les courants et inondant certaines zones (figure 56.23). De même, les alligators creusent des trous profonds au fond des lacs. Par temps sec, ces trous sont les seuls endroits où l'eau persiste, permettant à des espèces aquatiques condamnées à périr de persister jusqu'à la fin de la sécheresse et à la réalimentation du lac.

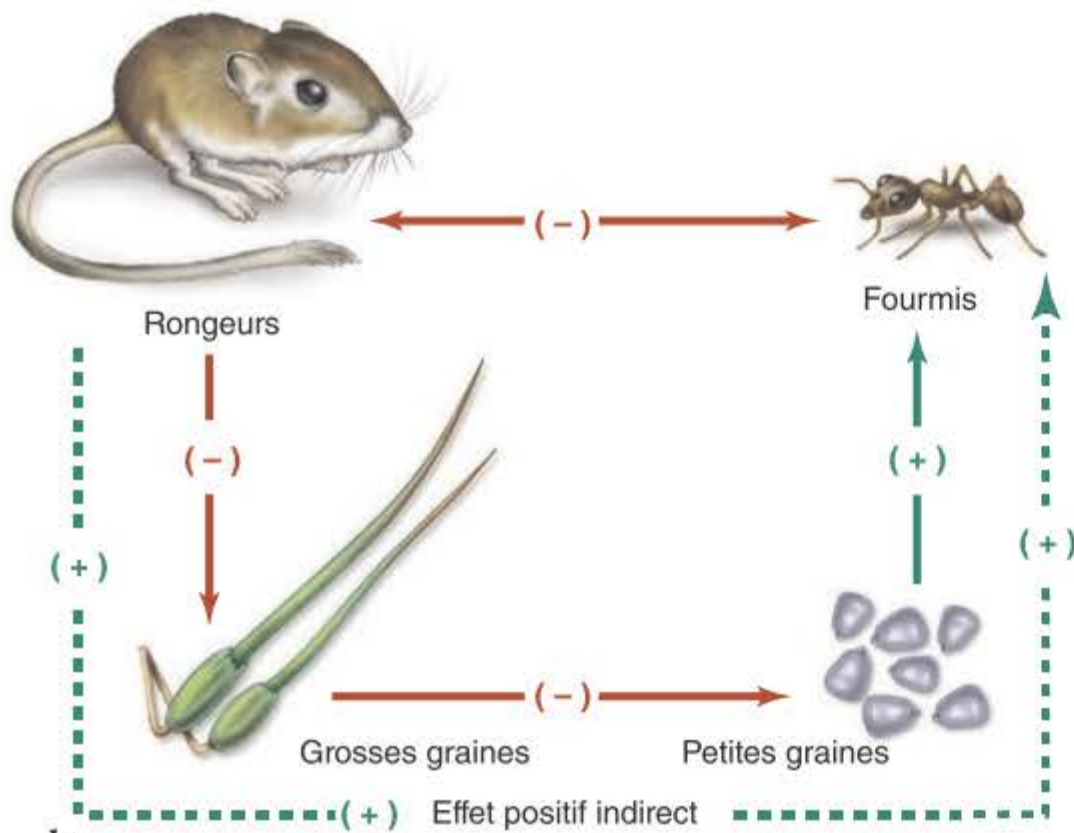
Questions d'apprentissage 56.4

Comme types de symbiose, on trouve le mutualisme, où les deux partenaires bénéficient, le commensalisme, qui profite à l'un sans affecter l'autre, et le parasitisme qui profite à l'un aux dépens de l'autre. Entre espèces mutualistes, il y a souvent une coévolution, comme pour la forme des fleurs et les caractéristiques des animaux qui s'en nourrissent et les pollinisent. Les interactions écologiques peuvent affecter de nombreux processus dans une communauté ; par exemple, la prédation et le parasitisme peuvent réduire la compétition pour les ressources.

- Comment la présence d'un prédateur pourrait-elle avoir une influence positive sur les populations d'une espèce qui constitue sa proie ?



a.



b.

Figure 56.22 Effets directs et indirects dans une communauté écologique. a. Dans des enclos dont on a éliminé les rats kangourous, la taille des populations de fourmis s'est d'abord accrue par rapport aux enclos témoins avant de diminuer ensuite. b. Les rongeurs et les fourmis mangent tous deux des graines et la présence des rongeurs a donc un effet négatif sur les fourmis et vice versa. Cependant, la présence des rongeurs a un effet négatif sur les grosses graines. De son côté, le nombre de plantes à grosses graines a un effet négatif sur les plantes qui produisent des petites graines. La présence des rongeurs devrait donc accroître le nombre de petites graines. D'autre part, le nombre de petites graines a un effet positif sur les populations de fourmis. Indirectement donc, la présence des rongeurs a un effet positif sur la taille des populations de fourmis.



Analyse de données En vous basant sur le graphique (b), expliquez pourquoi le nombre de colonies de fourmis augmente d'abord, puis décroît quand on élimine les rongeurs.



Question Comment vérifieriez-vous l'hypothèse selon laquelle la compétition entre les plantes a un effet positif sur les rats kangourous ou les fourmis ?



Figure 56.23 Exemple d'espèce clé de voûte. En construisant des barrages et en transformant les eaux courantes en étangs, les castors créent de nouveaux habitats pour de nombreuses espèces végétales et animales.

56.5

Succession écologique, perturbation et richesse spécifique

Objectifs

1. Définir la succession et distinguer les successions primaires et secondaires.
2. Montrer comment les colonisateurs précoces peuvent affecter l'arrivée d'autres espèces.
3. Expliquer comment une perturbation peut avoir des conséquences positives ou négatives sur la richesse spécifique.

Même si le climat d'une région reste stable d'année en année, les communautés ont tendance à se modifier et à devenir plus complexes dans un processus appelé **succession**. Ce processus est familier : chacun a vu une parcelle de forêt abattue occupée progressivement par un nombre d'espèces de plus en plus grand.

La succession provoque un changement de la composition spécifique

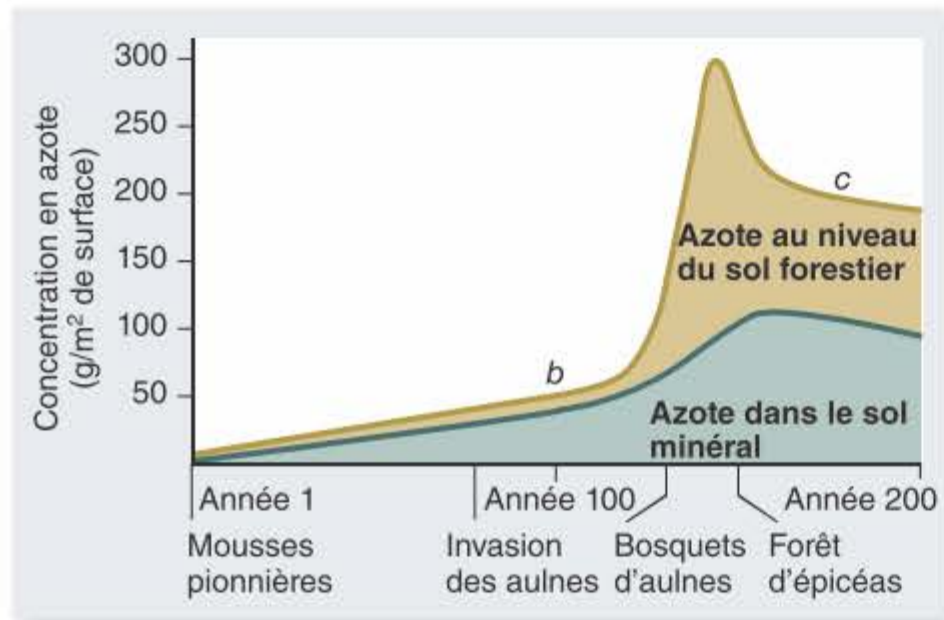
Quand une zone boisée est dénudée et laissée à elle-même, les plantes vont lentement la recoloniser. Finalement, toute trace du déboisement disparaîtra et la zone sera de nouveau boisée. Ce type de succession, qui

se déroule dans des régions où une communauté préexistante a été perturbée, mais où persistent des organismes, est une **succession secondaire**.

Par contre, une **succession primaire** se déroule sur un substrat nu, sans vie, comme les roches ou l'eau libre, quand des organismes arrivent graduellement dans la région et modifient sa nature. On trouve des successions primaires dans les lacs et sur la terre ferme après le retrait des glaciers et sur les îles volcaniques émergeant de la mer (figure 56.24).

La succession primaire des moraines des glaciers en est un exemple (figure 56.24). Sur le sol nu, pauvre en éléments minéraux, exposé par le retrait des glaciers, le pH du sol est basique à cause des carbonates des roches, et il y a peu d'azote. Les lichens constituent la première végétation capable de croître dans ces conditions. Les sécrétions acides des lichens favorisent la dégradation du substrat et réduisent le pH, en accumulant en même temps de la terre. Les mousses colonisent ensuite ces poches de sol, accumulant suffisamment de nutriments pour que le sol puisse porter des arbustes d'aulnes. Après quelques centaines d'années, les aulnes, qui possèdent des bactéries symbiotiques fixatrices de l'azote atmosphérique (voir chapitre 28), augmentent la teneur en azote du sol et leurs feuilles acides réduisent encore son pH. À ce stade, les épicéas peuvent s'établir, ils surmontent les aulnes et forment une forêt dense.

De la même manière, un lac *oligotrophe* – pauvre en nutriments – peut graduellement devenir *eutrophe* – riche en nutriments – par l'accumulation de matière organique. Pendant ce temps, la composition des communautés se modifiera, avec une augmentation, puis une diminution, de la richesse spécifique.



a.



b.



c.



d.

Pourquoi la succession se produit

Une succession est due au fait que les espèces modifient l'habitat et ses ressources et favorisent ainsi d'autres espèces. Trois concepts dynamiques ont une importance critique dans ce processus : l'installation, l'aide et l'inhibition.

- 1. Installation.** Les premiers stades de la succession sont caractérisés par des espèces adventices, sélectionnées pour r , tolérantes aux conditions abiotiques rigoureuses des zones dénudées (on a parlé des espèces sélectionnées pour r et pour K au chapitre précédent).
- 2. Facilitation.** Les stades pionniers initiaux de la succession modifient localement l'habitat et favorisent ainsi d'autres espèces, plus robustes. Ainsi, les mousses de la série de Glacier Bay transforment l'azote en une forme permettant l'invasion par les aulnes (voir figure 56.24). De même, l'azote provenant des aulnes, sans être nécessaire à l'installation des épicéas, donne des forêts plus résistantes aux attaques des insectes.
- 3. Inhibition.** Parfois, les modifications de l'habitat induites par une seule espèce sont favorables à d'autres espèces, mais inhibent la croissance de l'espèce originelle. Les aulnes, par exemple, ne poussent pas aussi bien sur un sol acide que les épicéas et les tsugas qui les remplacent.

Durant la succession, le nombre d'espèces augmente en général quand le milieu devient plus hospitalier. Dans certains cas cependant, avec la maturité des écosystèmes, un plus grand nombre d'espèces sélectionnées pour K remplacent celles qui sont sélectionnées pour r et les meilleurs compétiteurs éliminent les autres espèces, aboutissant finalement à une réduction de la richesse spécifique.

Les successions dans les communautés animales

Les espèces animales présentes dans une communauté se modifient aussi au cours du temps en passant par des successions. Avec les modifications de la végétation dans les successions, les habitats de certaines espèces disparaissent et d'autres apparaissent.

Figure 56.24 Succession primaire à Glacier Bay (Alaska). a. À l'origine, le sol de la zone récemment découverte de Glacier Bay, en Alaska, est pauvre en azote. b. Les premiers occupants de ces sites exposés étaient des mousses pionnières associées à des microbes mutualistes fixateurs d'azote. c. Après 20 ans, de jeunes buissons d'aulnes se sont installés. Fixant rapidement l'azote, ils ont bientôt formé des bosquets denses. d. Les épicéas surplombent finalement les aulnes adultes et forment une forêt.

Un exemple particulièrement frappant est celui des îles Krakatoa, dévastées par une énorme éruption volcanique en 1883. Initialement occupées uniquement par des étendues de cendrées nues, les trois îles ont vu leur végétation passer par une succession rapide : quelques brins d'herbe sont apparus l'année suivante ; après 15 ans, la végétation de la côte était bien rétablie et l'intérieur était recouvert de prairies denses. En 1930, les îles étaient presque entièrement couvertes de forêts (figure 56.25).

La faune du Krakatoa a évolué parallèlement à la végétation. Neuf mois après l'éruption, on n'a trouvé qu'une seule araignée, mais, en 1908, on a compté 200 espèces animales lors d'une exploration de trois jours. La plupart des premiers animaux étaient des habitants des prairies, mais les arbres devenant ensuite dominants, certains de ces premiers colonisateurs, comme le pigeon zébré et la pie à longue queue (oiseau prédateur), ont disparu et ont été remplacés par des espèces forestières, comme les chauves-souris et les oiseaux frugivores.

Bien que les successions animales soient typiquement une conséquence des successions végétales, les modifications de la composition de la communauté animale ont à leur tour affecté la présence des plantes. En particulier, beaucoup d'espèces végétales disséminées ou pollinisées par les animaux n'ont pu coloniser le Krakatoa avant l'installation de ces animaux. Par exemple, la colonisation de Krakatoa par les chauves-souris frugivores a été lente et, avant leur survenue, il y avait peu d'espèces de plantes disséminées par les chauves-souris.

Les perturbations peuvent jouer un rôle important dans la structuration des populations

Par tradition, beaucoup d'écologues considéraient que les communautés biologiques sont dans un état d'équilibre, situation stable qui a résisté au changement et qui revient assez rapidement à son état d'origine après avoir été perturbée par l'homme ou par des phénomènes naturels. Cette stabilité était généralement attribuée à la compétition interspécifique.

Ce point de vue a été réévalué au cours de ces dernières années. De plus en plus, les scientifiques admettent que les communautés se

modifient constamment à la suite des changements climatiques, de l'invasion des espèces et de perturbations. Beaucoup d'écologues font donc maintenant appel à des modèles de non-équilibre qui mettent l'accent sur le changement plutôt que sur la stabilité. Un objectif particulier de la recherche écologique concerne le rôle joué par ces perturbations dans la structure des communautés.

Les perturbations peuvent être de grande amplitude ou locales. Des perturbations graves, comme les feux de forêt, la sécheresse et les inondations, peuvent affecter de vastes surfaces. Les animaux peuvent aussi provoquer des perturbations graves. Les chenilles des papillons zigzag peuvent dévaster une forêt en mangeant les feuilles de ses arbres. Les populations incontrôlées de cervidés peuvent croître de façon explosive, les animaux détruisant la forêt où ils vivent. D'autre part, des perturbations locales peuvent n'affecter qu'une zone limitée, comme la chute d'un arbre dans une forêt ou le creusement d'un trou et le déracinement des plantes par un animal.

Hypothèse des perturbations modérées

Dans certains cas, la perturbation peut accroître la richesse spécifique d'une région. Selon l'*hypothèse des perturbations modérées*, les communautés qui subissent des perturbations modérées seront plus riches en espèces que celles qui sont soumises à des perturbations faibles ou de grande ampleur.

Deux facteurs peuvent intervenir. Tout d'abord, dans les communautés soumises à des perturbations modérées, des portions de l'habitat se trouvent à des stades différents de la succession. Pour l'ensemble de la région, la diversité spécifique sera donc plus grande en raison de la présence de toute la gamme des espèces – caractéristiques de tous les stades de la succession. Par exemple, des perturbations épisodiques entraînant la formation de clairières dans la forêt pluviale (comme les chutes d'arbres) permettent l'installation d'autres espèces (figure 56.26). Finalement, les espèces occupant la clairière passeront progressivement par une succession, un arbre remplaçant un autre jusqu'à ce que les arbres de la canopée occupent à nouveau la clairière. Mais, s'il existe de nombreuses clairières d'âges différents dans la forêt, beaucoup d'espèces différentes coexisteront, les unes dans les clairières récentes et les autres dans les plus anciennes.

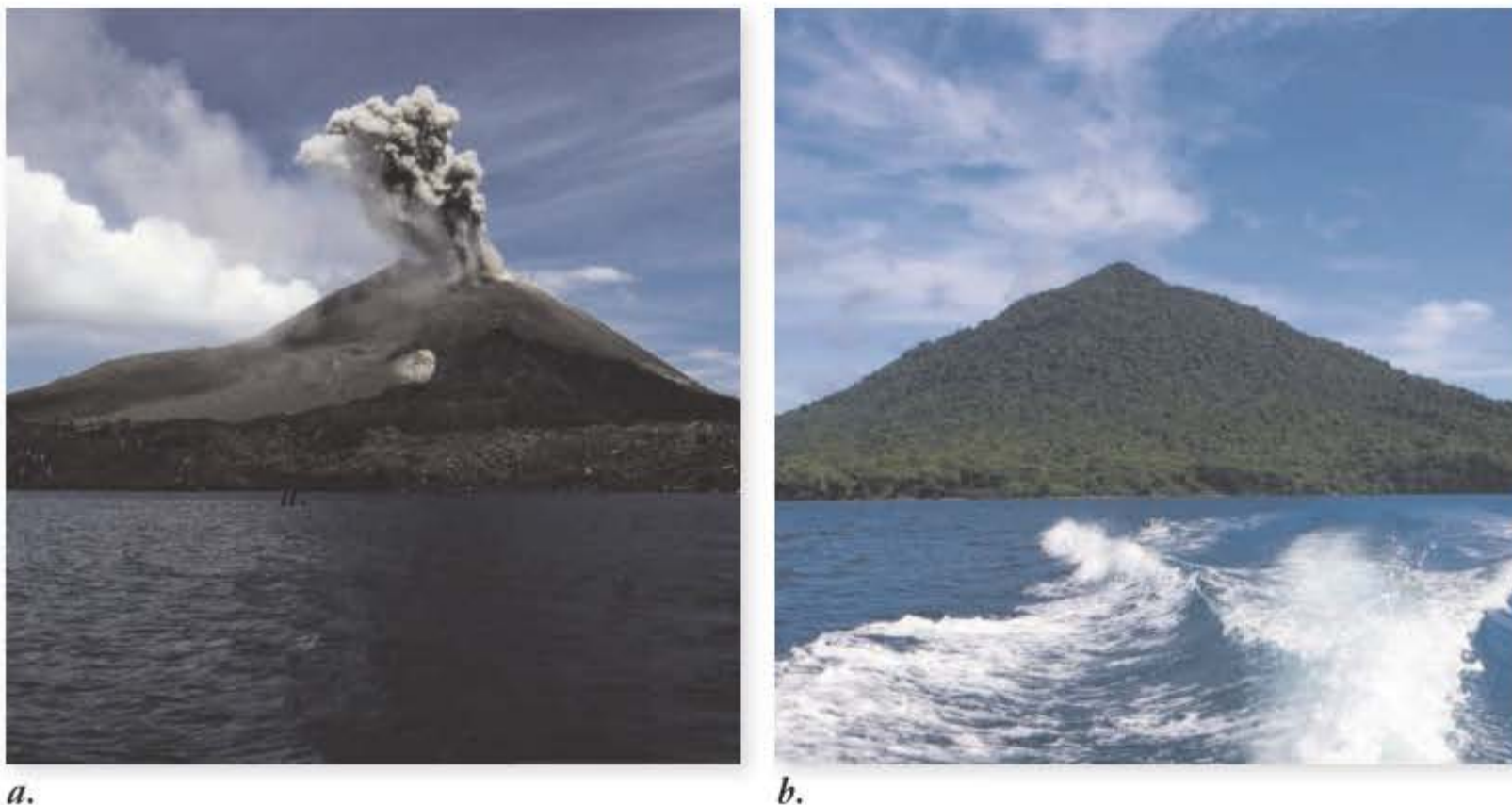


Figure 56.25 Succession après une éruption volcanique.

En 1883, une importante explosion volcanique a détruit toute vie sur l'île de Krakatoa. *a.* Cette photo montre une éruption ultérieure du volcan, beaucoup moins destructrice. *b.* Le Krakatoa, couvert de forêts et peuplé d'animaux.

En second lieu, les perturbations modérées peuvent empêcher les communautés d'atteindre les stades finaux de la succession, où quelques compétiteurs dominants éliminent la plupart des autres espèces. Au contraire, trop de perturbations peuvent maintenir continuellement la communauté aux premiers stades de la succession, lorsque la richesse spécifique est relativement faible.

Les écologues réalisent de plus en plus que, dans beaucoup de communautés, les perturbations ne sont pas exceptionnelles, mais courantes. Par conséquent, l'idée que les communautés suivent inexorablement une trajectoire culminant avec le développement de la communauté finale, ou « climax », n'est plus guère admise. On pense plutôt qu'il est difficile de prévoir l'état futur d'une communauté parce que les perturbations interviendront de façon imprévisible et joueront souvent un rôle dans les modifications de la succession. La connaissance du rôle des perturbations dans la structure des communautés est aujourd'hui un domaine important de la recherche en écologie.

Questions d'apprentissage 56.5

Les communautés se modifient au cours du temps par le processus de la succession. La succession primaire se déroule sur un substrat nu, dépourvu de toute vie ; on a une succession secondaire quand une succession préexistante a été perturbée. Les premières espèces modifient l'environnement de façon à permettre la colonisation par d'autres espèces et les nouveaux colonisateurs peuvent avoir des conséquences négatives pour les espèces déjà présentes. Parfois, une perturbation modérée peut accroître la richesse spécifique en raison de la présence d'espèces caractéristiques de toutes les étapes de la succession.

- *Au niveau de la communauté, une coupe à blanc de la forêt serait-elle meilleure que la collecte sélective d'arbres individuels ? Pourquoi ?*



Figure 56.26 Perturbation modérée. La chute d'un seul arbre a créé une petite clairière dans la forêt ombrophile tropicale du Panama. Ces clairières jouent un rôle essentiel en maintenant la grande diversité spécifique de la forêt ombrophile. Dans ce cas, une plante héliophile peut émerger du feuillage dense de la forêt.

Résumé

56.1 Les communautés biologiques : des espèces vivant ensemble

Une communauté est un groupe d'espèces différentes occupant un même lieu.

Les communautés se modifient dans l'espace et dans le temps.

En accord avec le point de vue individualiste, les espèces répondent en général indépendamment aux conditions environnementales et la composition des communautés change graduellement au cours du temps. Cependant, aux endroits où les conditions se modifient rapidement, la composition spécifique peut changer fortement sur de courtes distances.

56.2 La notion de niche écologique

Niches fondamentales et réalisées.

Une niche est l'ensemble de tous les moyens dont dispose une espèce pour utiliser les ressources du milieu. La niche fondamentale est l'ensemble de la

niche qu'une espèce est capable d'utiliser si aucun facteur n'intervient. La niche réalisée est l'ensemble des conditions environnementales permettant l'installation d'une population stable.

Les niches réalisées sont généralement plus petites que les niches fondamentales parce que des interactions interspécifiques limitent l'utilisation de certaines ressources par l'espèce.

La compétition entre les espèces pour des ressources limitées peut entraîner une exclusion compétitive.

Le principe de l'exclusion compétitive stipule que si les ressources sont limitées, deux espèces ne peuvent occuper simultanément la même niche : l'une d'elles doit être éliminée.

La compétition peut aboutir à un partage des ressources.

En utilisant des ressources différentes (partage), des espèces sympatriques peuvent éviter la compétition et coexister avec des niches effectives réduites.

Il est difficile de déceler la compétition interspécifique.

L'expérimentation est un bon moyen de tester la compétition entre espèces, mais la méthode a des limites pratiques. La connaissance précise de l'écologie des espèces est importante pour évaluer les résultats des expériences et les interactions possibles.

56.3 Les rapports entre prédateurs et proies

La prédation a une grande influence sur la population des proies.

La prédation est la consommation d'un organisme par un autre, elle ne s'applique pas seulement à un animal qui en mange un autre, mais aussi à un animal qui mange une plante.

La sélection naturelle exerce une forte pression en faveur des adaptations qui permettent d'éviter la prédation. À leur tour, les prédateurs acquièrent parfois des adaptations contraires, ce qui conduit à une « course à l'armement » évolutive.

Des adaptations des plantes les défendent contre les herbivores.

Les plantes produisent des composés chimiques secondaires qui dissuadent les herbivores. Parfois, les herbivores deviennent capables d'ingérer ces substances et les utilisent pour leur propre défense.

Des adaptations des animaux les défendent contre les prédateurs.

Les animaux s'adaptent par des défenses chimiques et une coloration d'avertissement ou de camouflage.

Le mimétisme permet à une espèce de profiter des stratégies protectrices d'une autre.

Dans le mimétisme batésien, une espèce comestible ou non toxique acquiert une coloration d'avertissement semblable à celle d'une espèce non comestible ou venimeuse. Dans le mimétisme mullérien, deux espèces toxiques acquièrent la même coloration d'avertissement.

56.4 Les nombreux types d'interactions entre les espèces

La symbiose implique des interactions à long terme.

Beaucoup d'espèces symbiotiques ont coévolué et leurs relations sont permanentes.

Le mutualisme profite aux deux espèces.

Les fourmis et les acacias sont un exemple où les plantes d'acacia procurent gîte et nourriture à une espèce de fourmis urticantes qui les protègent des herbivores.

Le parasitisme profite à une espèce aux dépens d'une autre.

Beaucoup de processus pouvant être simultanés, les espèces peuvent s'influencer non seulement par des interactions directes, mais aussi par leurs effets sur d'autres espèces de la communauté.

Le commensalisme profite à une espèce et il est neutre pour l'autre.

Les épiphytes poussant sur des plantes de grande taille et les balanes se développant sur des animaux marins sont des exemples de commensalisme.

Les processus écologiques ont des effets interactifs.

Les espèces clés de voûte maintiennent la diversité des communautés en réduisant la compétition entre les espèces ou en modifiant l'environnement pour créer de nouveaux habitats.

56.5 Succession écologique, perturbation et richesse spécifique

La succession entraîne un changement de la composition spécifique.

La succession primaire débute sur un substrat dénudé, sans vie, alors que la succession secondaire succède à une communauté existante perturbée par un incendie, une éclaircie ou tout autre événement.

Les perturbations peuvent jouer un rôle important dans la structuration des populations.

La composition de la communauté se modifie à la suite de perturbations locales ou globales qui « remontent » la série.

Une perturbation de niveau moyen peut maximiser la richesse spécifique de deux manières : en créant une mosaïque d'habitats différents qui abritent des espèces différentes et en empêchant les communautés d'atteindre le stade final de la succession, qui peut être dominé par une ou quelques espèces plus compétitives.



Questions

COMPRÉHENSION

1. Les recherches montrant que les espèces vivant dans une communauté écologique se modifient indépendamment les unes des autres dans l'espace et dans le temps
 - a. sont en faveur de la conception individualiste des communautés écologiques.
 - b. sont en faveur du concept holistique des communautés écologiques.
 - c. suggèrent que les interactions entre espèces sont le seul facteur déterminant quelles espèces coexistent dans une communauté.
 - d. Aucun de ces choix n'est correct.
2. Si deux espèces ont des niches effectives très semblables et sont obligées de coexister et de se partager indéfiniment une ressource limitée,
 - a. les deux espèces devraient coexister.
 - b. les deux espèces devraient disparaître.
 - c. l'espèce utilisant le plus efficacement la ressource limitée devrait entraîner l'extinction de l'autre.
 - d. les deux espèces devraient se ressembler de plus en plus.

3. Selon l'idée de la coévolution prédateur – proie, quand la proie acquiert par évolution une nouvelle défense contre un prédateur
 - a. le prédateur devrait toujours disparaître.
 - b. la population de la proie devrait augmenter irréversiblement hors du contrôle du prédateur.
 - c. la population du prédateur devrait augmenter.
 - d. l'évolution de la réponse du prédateur serait favorisée par la sélection naturelle.
4. Pour que le mimétisme protège efficacement une espèce de la prédation, il faut
 - a. qu'il apparaisse dans une espèce comestible ressemblant à une espèce à goût désagréable.
 - b. qu'il ait une coloration cryptique.
 - c. que l'espèce mimétique ressemble à des modèles et se comporte comme eux.
 - d. que l'espèce soit venimeuse ou dangereuse.
5. Lequel des cas suivants est un exemple de commensalisme ?
 - a. Un ver plat vivant dans l'intestin de son hôte.
 - b. Un poisson clown vivant dans les tentacules d'une anémone de mer.
 - c. Un acacia et les fourmis d'acacia.
 - d. Les abeilles se nourrissant du nectar d'une fleur.
6. Une espèce qui affecte la composition d'une communauté plus qu'on ne l'attendait en se basant sur son abondance peut être considérée comme
 - a. un prédateur.
 - b. une espèce de succession primaire.
 - c. une espèce de succession secondaire.
 - d. une espèce clé de voûte.
7. Quand un prédateur se nourrit de préférence du compétiteur supérieur dans une paire d'espèces en compétition
 - a. le compétiteur inférieur a plus de chance de disparaître.
 - b. le compétiteur supérieur a plus de chance de rester.
 - c. la coexistence des espèces en compétition est plus probable.
 - d. Aucun de ces choix n'est correct.
8. Les premières espèces qui colonisent un habitat et entament une succession primaire
 - a. sont généralement les compétiteurs les plus féroces.
 - b. conservent leur habitat et assurent ainsi leur persistance.
 - c. peuvent modifier leur habitat et favoriser ainsi l'invasion par d'autres espèces.
 - d. doivent d'abord être des spécialistes efficaces d'une succession secondaire.

APPLICATION

1. Quelle peut être le facteur qui fait que la niche réalisée d'une espèce est plus petite que sa niche fondamentale ?

a. Prédation	c. Parasitisme
b. Compétition	d. Tout ce qui précède
2. La présence d'une espèce prédatrice
 - a. entraîne toujours l'extinction de la proie.
 - b. peut avoir un effet positif pour une proie en ayant un effet négatif sur un compétiteur.
 - c. indique que la succession a atteint son stade climax.
 - d. Aucun de ces choix n'est correct.

3. Le partage des ressources par des espèces sympatriques
 - a. se produit toujours quand des espèces ont les mêmes niches.
 - b. ne peut se produire en présence d'un prédateur, qui réduit la taille des populations des proies.
 - c. fait que les niches potentielle et effective sont les mêmes.
 - d. est plus fréquent chez les herbivores que chez les carnivores.
4. Le parasitisme diffère de la prédation parce que
 - a. la présence du parasitisme n'entraîne pas la sélection d'adaptations défensives dans l'espèce parasitée.
 - b. le parasite et l'espèce parasitée ne s'engagent jamais dans une « course aux armements ».
 - c. les parasites n'ont guère d'influence sur les populations de l'espèce parasitée.
 - d. Aucun de ces choix n'est correct.
5. La présence d'une espèce (A) dans une communauté peut être avantageuse pour une autre (B) si
 - a. il existe une relation de commensalisme entre les deux.
 - b. l'espèce A s'attaque à un prédateur de B.
 - c. l'espèce A s'attaque à une espèce en compétition avec une espèce consommée par B.
 - d. Tous ces choix sont corrects.

RÉVISION

1. On identifie généralement la compétition en étudiant l'influence d'une espèce sur la composition d'une autre. Y a-t-il d'autres moyens d'étudier les effets potentiels de la compétition sur des organismes pour lesquels on ne peut appliquer des manipulations expérimentales parce que leur taille est trop grande ou parce qu'ils vivent trop longtemps ?
2. Prenez la figure 56.9. Si la seule proie de la paramécie était remplacée par plusieurs proies potentielles différant par leur appétibilité ou la facilité de capture par le prédateur (entraînant des niveaux de préférence différents), à quoi ressemblerait la dynamique du système ; autrement dit, ce système aurait-il plus ou moins de chance de disparaître ?
3. Prenez la figure 56.22. D'autres hypothèses pourraient-elles expliquer l'augmentation, puis la diminution des colonies de fourmis après l'élimination des rongeurs dans l'expérience décrite à la figure 56.22. Si c'est le cas, comment pourriez-vous vérifier le mécanisme proposé dans la figure ?
4. Prenez la figure 56.7. Voyez la répartition de la taille du bec des deux espèces de pinsons des Galapagos. À partir de cette répartition, on peut supposer que ce caractère s'est modifié. Y a-t-il d'autres hypothèses ? Si c'est le cas, comment pourriez-vous les vérifier ?
5. Est-il possible que certaines espèces fonctionnent comme une communauté intégrée, holistique, alors qu'au même endroit, d'autres espèces ont un comportement plus individualiste ? Si c'est le cas, quels facteurs pourraient déterminer quelles espèces fonctionnent ainsi ?