



VOS OUTILS INTERACTIFS



Consultez votre
MANUEL NUMÉRIQUE,
qui vous donne accès
aux **animations**,
aux **exercices** et à la
plateforme d'anatomie interactive.

▲ **Figure 54.1** Laquelle des deux espèces sort gagnante de cette interaction ?

CONCEPTS CLÉS

- 54.1** Les interactions d'une communauté sont classées selon qu'elles sont utiles, nuisibles ou sans effet sur les espèces concernées
- 54.2** La diversité et la structure trophique caractérisent les communautés biologiques
- 54.3** Les perturbations ont une incidence sur la diversité des espèces et sur la composition des communautés
- 54.4** Des facteurs biogéographiques influent sur la biodiversité des communautés
- 54.5** Des agents pathogènes modifient la structure des communautés locales et mondiales



Les communautés en mouvement

Au premier coup d'œil, on dirait que les choses vont mal tourner pour ce petit labre nettoyeur (*Labroides dimidiatus*) qui s'est aventuré dans la bouche d'une murène javanaise (*Gymnothorax javanicus*), un vorace prédateur qui vit dans les récifs coralliens (**figure 54.1**). Un seul coup de mâchoire suffirait à la murène pour ne faire qu'une bouchée du poisson. Mais il n'a rien à craindre : la murène demeure immobile et laisse entrer le labre qui « picore » et mange les minuscules parasites qui vivent dans la bouche et sur la peau du prédateur.

Dans cette interaction, les deux espèces sont gagnantes : le labre nettoyeur a accès à une source de nourriture, tandis que la murène est débarrassée des parasites qui pourraient l'affaiblir ou la rendre malade. On trouve dans les habitats marins beaucoup d'autres exemples de ces interactions mutuellement bénéfiques entre « nettoyeur » et « client », comme celle entre la crevette nettoyeuse (*Lysmata sp.*) et la murène, qu'on voit sur la photo du bas. D'autres associations sont moins bénéfiques pour une des deux espèces, et d'autres encore peuvent carrément nuire à la reproduction et à la survie des deux espèces concernées.

Nous avons vu au chapitre 53 l'effet que peuvent avoir les individus d'une population sur leurs semblables. Ce chapitre s'intéresse aux interactions écologiques entre les populations d'espèces différentes. Les espèces qui vivent assez près les unes des autres pour interagir forment une **communauté**.

Les écologistes déterminent les limites d'une communauté selon les besoins de leurs recherches. Par exemple, ils peuvent étudier la communauté de détritivores et d'autres organismes dans une souche d'arbre, la communauté benthique

du lac Léman ou la communauté des arbres et des arbustes dans le parc Forillon, au Québec.

Nous commençons ce chapitre en explorant les types d'interactions entre les espèces qui forment une communauté, par exemple le labre nettoyeur et la murène javanaise de la figure 54.1. Nous étudierons ensuite les facteurs les plus importants qui structurent une communauté, c'est-à-dire ceux qui déterminent le nombre d'espèces qui y vivent, leurs types et leur abondance relative. Enfin, nous appliquerons certains des principes de l'écologie des communautés à l'étude des maladies qui frappent les humains.

CONCEPT 54.1

Les interactions d'une communauté sont classées selon qu'elles sont utiles, nuisibles ou sans effet sur les espèces concernées

Les interactions d'un organisme avec les autres espèces de sa communauté comptent parmi les relations déterminantes de sa vie. Ces interactions entre espèces, ou **interactions interspécifiques**, sont la compétition, la prédation, l'herbivorie, le parasitisme, le mutualisme et le commensalisme. Nous consacrerons cette section à les décrire, et nous utiliserons les signes + et - pour indiquer l'effet que produit chaque interaction interspécifique sur la survie et la reproduction des deux espèces concernées.

Par exemple, la prédation est une interaction +/-, car elle a un effet positif sur la survie et la reproduction de la population d'une espèce (le prédateur) et un effet négatif sur la population de l'autre (la proie). Le mutualisme, lui, est une interaction +/+, parce que la survie et la reproduction de chaque espèce s'améliorent en présence de l'autre. Le signe 0 indique que l'interaction n'a aucun effet connu sur une population. Nous examinerons trois grandes catégories d'interactions écologiques: la compétition (-/-), l'exploitation (+/-) et les interactions positives (+/+ ou +/0).

Par le passé, la plupart des recherches en écologie étaient axées sur les interactions produisant un effet négatif sur au moins une espèce, comme la compétition et la prédation. Toutefois, les interactions positives sont omniprésentes et leurs effets sur la structure d'une communauté sont considérables.

La compétition

La **compétition** est une interaction -/- qui se manifeste quand deux espèces se disputent des ressources essentielles à leur survie et à leur reproduction. Ainsi, dans un jardin, les mauvaises herbes sont en compétition avec les plantes potagères pour les nutriments du sol et l'eau. De même, dans les forêts septentrionales de l'Alaska et du Canada, les lynx (*Lynx canadensis*) et les renards (*Vulpes fulva*) se disputent une proie comme le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*). Certaines ressources, comme les molécules d'oxygène (O_2), ne sont généralement pas limitées dans les habitats terrestres; la plupart des espèces l'utilisent, mais elles ne se la disputent généralement pas.

L'exclusion compétitive

Qu'advient-il dans une communauté lorsque deux espèces se disputent des ressources limitées? En 1934, l'écologiste russe G. F. Gause a étudié cette question en laboratoire en expérimentant sur deux espèces de ciliés étroitement apparentées: *Paramecium aurelia* et *P. caudatum* (voir la figure 28.17a). Il a cultivé les deux espèces séparément en leur fournissant des conditions constantes et un apport alimentaire régulier. Les deux populations se sont accrues et ont plafonné à un niveau correspondant apparemment à la **capacité limite du milieu** (la figure 53.11a présente une illustration du modèle de croissance logistique d'une population de *Paramecium*). Gause a ensuite cultivé les deux espèces ensemble. *P. caudatum* a alors disparu de la boîte de Petri, sans doute parce que ce cilié était incapable de soutenir la compétition avec *R. aurelia* pour l'obtention de nourriture. De manière plus générale, l'expérience a permis à Gause de confirmer l'hypothèse voulant que deux espèces ayant des besoins pour les mêmes ressources limitées ne peuvent cohabiter de façon permanente au même endroit. En l'absence de perturbation, l'une des deux espèces utilise les ressources de façon plus efficace et se reproduit par conséquent plus rapidement. Même un léger avantage reproductif finira par entraîner l'élimination locale du concurrent inférieur, un phénomène qu'on appelle **exclusion compétitive**.

Les niches écologiques et la sélection naturelle

ÉVOLUTION La compétition pour des ressources limitées peut être à l'origine de changements évolutifs au sein des populations. L'étude de la **niche écologique** d'un organisme, qui représente l'utilisation globale qu'une espèce fait des ressources biotiques et abiotiques de son milieu, peut aider à comprendre comment se déroulent ces changements. La niche écologique d'un lézard arboricole des régions tropicales, par exemple, se caractérise notamment par l'intervalle de température qu'il tolère, la taille des branches où il se perche, le moment de la journée où il s'active ainsi que le type et la taille des insectes qu'il dévore. Ces facteurs définissent la niche du lézard, ou son rôle écologique, c'est-à-dire la place qu'il occupe dans un écosystème.

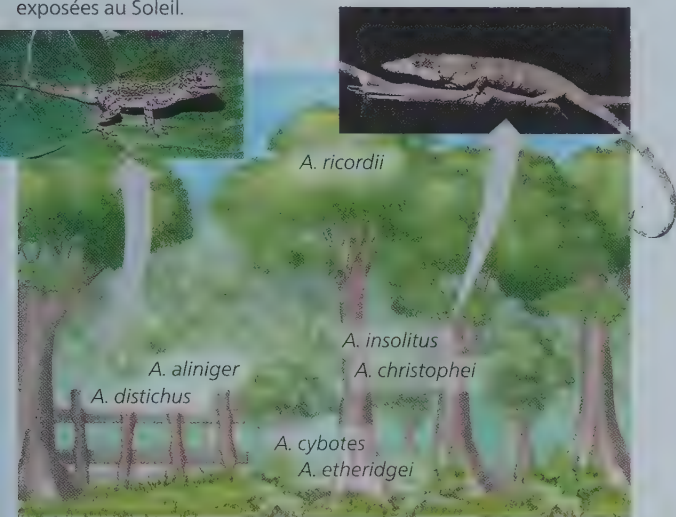
Nous pouvons maintenant reformuler le principe d'exclusion compétitive à l'aide du concept de la niche écologique: deux espèces ne peuvent coexister de façon permanente dans une communauté si leurs niches écologiques sont identiques. Toutefois, des espèces écologiquement semblables *peuvent* cohabiter si au moins une différence importante entre leurs niches émerge avec le temps. L'évolution par la sélection naturelle peut amener l'une des espèces à adopter d'autres ressources, ou alors à utiliser les mêmes ressources, mais à des moments différents de la journée ou de l'année. La différenciation des niches, qui permet à des espèces semblables de coexister dans une communauté, est appelée **partage des ressources** (figure 54.2).

En raison de la compétition, la **niche fondamentale** d'une espèce, c'est-à-dire la niche qu'elle peut théoriquement occuper, peut être différente de sa **niche réelle**, soit la portion de la niche fondamentale qu'elle habite effectivement dans un milieu donné. Les écologistes peuvent déterminer la niche fondamentale d'une espèce en testant la gamme des conditions dans lesquelles elle vit et se reproduit en l'absence de compétiteurs. Ils peuvent aussi savoir si un compétiteur potentiel limite la niche réelle d'une espèce en le retirant pour voir si cette dernière

▼ **Figure 54.2** Le partage des ressources entre des lézards de la République dominicaine. Sept espèces de lézards du genre *Anolis* vivent à proximité les unes des autres, et toutes se nourrissent d'insectes et d'autres petits arthropodes. Cependant, la compétition pour la nourriture se trouve réduite par le fait que chaque espèce se perche à des endroits différents, occupant ainsi une niche distincte.

A. distichus se perche sur les poteaux de clôture et sur d'autres surfaces exposées au Soleil.

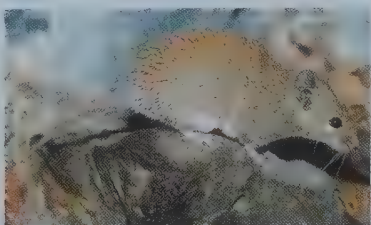
A. insolitus a l'habitude de se percher sur des branches ombragées.



se développe et occupe l'espace ainsi libéré. L'expérience classique décrite dans la **figure 54.3** montre clairement que la compétition entre deux espèces de balanes (des cirripèdes) empêche l'une d'elles d'occuper toute sa niche fondamentale.

Les espèces peuvent partager leur niche non seulement pour ce qui est de l'espace, comme le font les lézards et les balanes, mais aussi selon le temps. Par exemple, la souris épineuse (*Acomys cahirinus*) et la souris épineuse dorée (*A. russatus*) vivent dans les habitats rocheux du Moyen-Orient et de l'Afrique, et partagent des microhabitats et des sources de nourriture semblables. Dans les endroits où les deux espèces coexistent, *A. cahirinus* est de type nocturne, alors qu'*A. russatus* est de type diurne (active durant le jour). Or, la recherche a montré qu'*A. russatus* est naturellement une espèce nocturne. En présence de sa rivale, elle doit ignorer son horloge biologique pour s'activer durant le jour. Lorsque des chercheurs en Israël ont retiré toutes les souris *A. cahirinus* d'un site situé dans leur habitat naturel, les souris *A. russatus* qui y vivaient ont retrouvé un mode de vie nocturne, comme l'avait montré l'expérience en laboratoire. Cette modification du comportement permet de croire qu'il existe une compétition entre les deux espèces et qu'elles arrivent à coexister en adoptant un horaire de veille différent.

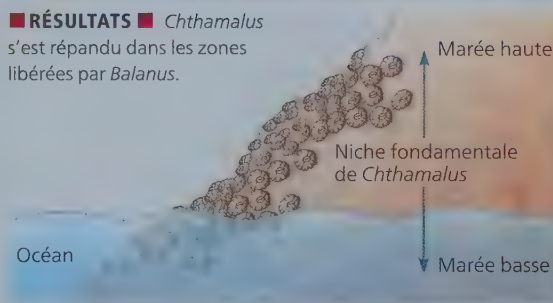
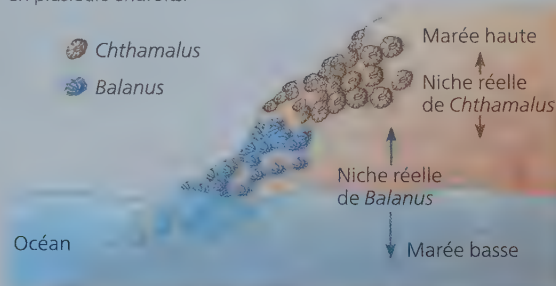
► **Souris épineuse dorée** (*Acomys russatus*).



La compétition interspécifique peut-elle avoir un effet sur la niche d'une espèce ?

■ **HYPOTHÈSE** ■ L'écologiste Joseph Connell a étudié deux espèces de balanes (des cirripèdes), *Balanus balanoides* et *Chthamalus stellatus*, qui se répartissent de façon stratifiée sur des rochers de la côte de l'Écosse. *Chthamalus* colonise habituellement des strates rocheuses plus élevées que *Balanus*. Selon Connell, la niche réelle de *Chthamalus* était limitée par la présence du compétiteur *Balanus*.

■ **EXPÉRIENCE** ■ Pour déterminer si la répartition de *Chthamalus* est le résultat d'une compétition interspécifique avec *Balanus*, Connell a enlevé des spécimens de *Balanus* de la roche en plusieurs endroits.



■ **RÉSULTATS** ■ *Chthamalus* s'est répandu dans les zones libérées par *Balanus*.

■ **CONCLUSION** ■ En raison de la compétition interspécifique, la niche réelle de *Chthamalus* est beaucoup plus petite que sa niche fondamentale.

Source des données: J. H. Connell, The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*, *Ecology* 42: 710-723 (1961).

ET SI ? ► D'autres études ont montré que *Balanus* ne peut survivre sur les rochers les plus hauts, car il se dessèche quand la marée est basse. Comment pourriez-vous comparer la niche réelle avec la niche fondamentale de *Balanus* ?

Le déplacement du phénotype

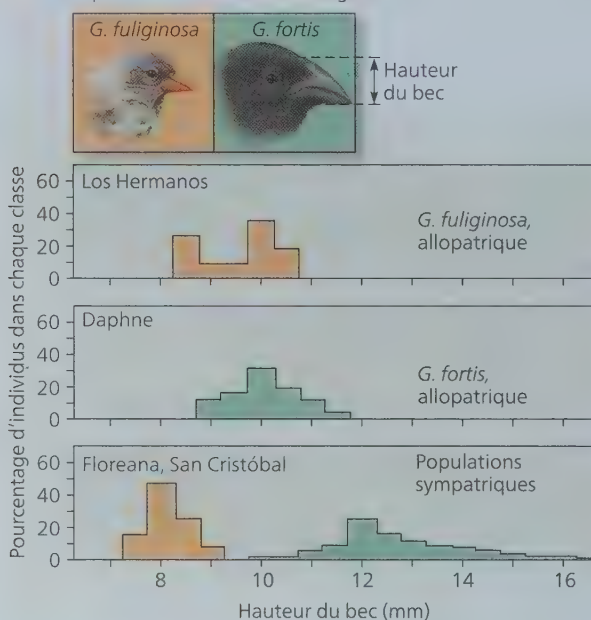
Des comparaisons d'espèces étroitement apparentées dont les populations sont allopatriques en certains endroits (voir le concept 24.2) et sympatriques ailleurs (donc apparues dans

la même aire géographique que l'espèce mère) fournissent des données probantes démontrant l'importance de la compétition pour structurer les communautés. Dans certains cas, les populations allopatriques ont des morphologies semblables et utilisent les mêmes ressources. Au contraire, les populations sympatriques, qui pourraient être en compétition pour les ressources, présentent des disparités morphologiques et exploitent des ressources différentes. La tendance à une plus grande divergence entre les caractéristiques des populations sympatriques des deux espèces qu'entre les caractéristiques des populations allopatriques des mêmes deux espèces est appelée **déplacement du phénotype**. La variation de la taille des becs de deux populations différentes de géospizes des Galápagos, *Geospiza fuliginosa* et *G. fortis*, fournit un bon exemple de déplacement du phénotype. Les becs de ces deux espèces ont des épaisseurs semblables dans les populations allopatriques, mais elles sont considérablement différentes dans les populations sympatriques (**figure 54.4**).

L'exploitation

Tous les organismes non photosynthétiques doivent manger, et tous les organismes courent le risque d'être mangés. Par conséquent, la vie naturelle comporte de nombreuses situations

▼ **Figure 54.4 Le déplacement du phénotype: la preuve indirecte d'une compétition antérieure.** Deux populations allopatriques de *Geospiza fuliginosa* et de *G. fortis* vivant sur les îles Daphne et Los Hermanos (archipel des Galápagos) ont un bec semblable (voir les deux graphiques supérieurs) et, croit-on, mangent des graines de même taille. Mais les deux espèces sont sympatriques sur les îles Floreana et San Cristóbal. Là, *G. fuliginosa* a un petit bec, et *G. fortis*, un bec plus haut, plus épais (voir le graphique inférieur). Les deux espèces se sont adaptées à la consommation de graines de tailles différentes.



INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ► Si la longueur du bec de *G. fortis* est normalement de 12% plus grande que l'épaisseur, quelle devrait être la longueur du bec la plus courte des individus de *G. fortis* observés sur les îles de Floreana et de San Cristóbal?

d'**exploitation**, un terme général qui désigne toute interaction +/- dans laquelle une des deux espèces tire avantage de se nourrir d'autres espèces, qui, elles, s'en trouvent désavantagées. Les interactions qui sont de l'ordre de l'exploitation incluent la prédation, l'herbivorisme et le parasitisme.

La prédation

La **prédation** est une interaction +/- dans laquelle une espèce, le prédateur, tue et dévore une autre espèce, la proie. Le terme **prédation** évoque des images comme celle du lion qui tue et dévore l'antilope, mais il s'applique à un large éventail d'interactions. Un rotifère (animal aquatique minuscule, plus petit en fait que beaucoup d'eucaryotes unicellulaires) qui tue un eucaryote unicellulaire pour le manger est également un prédateur. Dévorer et éviter de se faire dévorer sont des conditions du succès reproducteur; c'est pourquoi la sélection naturelle améliore autant les adaptations des prédateurs que celles des proies par un processus de **coévolution**. Dans la rubrique **Habilités scientifiques**, vous évalueriez l'incidence de la sélection naturelle sur une interaction prédateur-proie bien particulière.

Du côté des prédateurs, les adaptations importantes sont nombreuses, évidentes et familières. Ainsi, grâce à leurs sens développés, les prédateurs repèrent et reconnaissent les proies potentielles. Par exemple, les crotales (*Crotalus spp.*) et d'autres vipéridés ont entre les yeux et les narines des organes thermosensibles qui leur permettent de repérer leurs proies (voir la figure 50.7b). Les hiboux ont de grands yeux qui les aident à repérer leurs proies la nuit, tandis que d'autres prédateurs se servent de serres, de dents, de crochets, d'aiguillons ou de venin pour capturer, immobiliser et mastiquer leurs prises. Les prédateurs qui pourchassent leurs proies sont généralement rapides et agiles, tandis que ceux qui tendent des embuscades se camouflent dans leur milieu.

Si les prédateurs possèdent des adaptations qui leur permettent de capturer leurs proies, les proies potentielles en possèdent d'autres qui les aident à échapper à leurs prédateurs. Chez les animaux, ces adaptations comprennent les comportements défensifs comme se cacher, s'enfuir ou se regrouper en hardes ou en bancs. Le combat est moins répandu que la fuite, bien que certains mammifères herbivores de grande taille défendent leurs jeunes avec acharnement contre les prédateurs. Les cris d'alarme font partie des comportements de défense qui attirent de nombreux individus de l'espèce poursuivie, lesquels houspillent ensuite le prédateur.

Diverses adaptations morphologiques et physiologiques permettent aussi aux animaux de se défendre. Les défenses mécaniques ou chimiques protègent des espèces comme le porc-épic d'Amérique (*Erethizon dorsatum*) et la mouffette rayée (*Mephitis mephitis*) (**figure 54.5a et b**). Certains animaux, comme la salamandre tachetée (*Salamandra salamandra*), synthétisent des toxines, tandis que d'autres acquièrent des défenses chimiques passivement, en accumulant dans leurs tissus les toxines des végétaux dont ils se nourrissent. Les animaux qui possèdent des défenses chimiques efficaces arborent souvent une coloration d'avertissement, ou **coloration aposématique**, comme celle des dendrobates (**figure 54.5c**). La coloration d'avertissement semble adaptative puisque les prédateurs évitent souvent d'attaquer une proie potentielle vivement colorée (voir le chapitre 1). L'homochromie, ou **coloration cryptique**, une forme



Construire un diagramme à bandes et un diagramme de dispersion

■ UN PRÉDATEUR NATIF PEUT-IL S'ADAPTER RAPIDEMENT À UNE PROIE NOUVELLEMENT INTRODUITE ? ■

Les crapauds buffles (*Rhinella marina*) ont été introduits en Australie en 1935 dans une tentative infructueuse de combattre un insecte ravageur. Depuis, les crapauds buffles se sont répandus dans tout le Nord-Est de l'Australie, et à l'heure actuelle, leur population compte plus de 200 millions d'individus. Les crapauds buffles possèdent des glandes qui produisent une toxine nocive pour les serpents et d'autres prédateurs potentiels. Dans le présent exercice, vous représenterez graphiquement les données d'une étude comportant deux expériences réalisées par des chercheurs qui voulaient déterminer si des prédateurs australiens natifs avaient acquis une résistance à la toxine du crapaud buffle.

■ **MÉTHODE** ■ Dans l'expérience 1, les chercheurs ont capturé 12 serpents noirs à collier rouge (*Pseudechis porphyriacus*) dans des régions où les crapauds buffles étaient établis depuis 40 à 60 ans et 12 autres serpents noirs à collier rouge provenant de régions sans crapauds buffles. Les chercheurs ont noté le pourcentage de serpents de chaque région qui mangeaient une grenouille native fraîchement tuée (*Limnodynastes peronii*, une espèce que les serpents mangent souvent) et le pourcentage de serpents qui mangeaient un crapaud buffle fraîchement tué dont on avait retiré la glande produisant la toxine (ce qui rendait le crapaud inoffensif). Dans l'expérience 2, les chercheurs ont capturé des serpents dans des régions où les crapauds buffles vivaient depuis 5 à 60 ans. Pour déterminer comment la toxine des crapauds buffles perturbait l'activité physiologique de ces serpents, les chercheurs ont injecté une petite quantité de toxine dans leur estomac, puis ils ont mesuré la vitesse à laquelle nageaient ces reptiles dans un petit bassin.

■ RÉSULTATS ■

Première partie de l'expérience

Type de proie offerte aux serpents	Pourcentage de serpents de chaque région qui ont mangé la proie	
	Région avec crapauds buffles depuis 40 à 60 ans	Région sans crapauds buffles
Grenouille native	100	100
Crapaud buffle	0	50

Seconde partie de l'expérience

Nombre d'années depuis l'introduction des crapauds buffles	5	10	10	20	50	60	60	60	60	60
Pourcentage de diminution de la vitesse de nage des serpents	52	19	30	30	5	5	9	11	12	22

Source des données: B. L. Phillips et R. Shine, An invasive species induces rapid adaptive change in a native predator: Cane toads and black snakes in Australia, *Proceedings of the Royal Society B* 273: 1545-1550 (2006).

INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ▼

1. Représentez les données de la première partie de l'expérience dans un diagramme à bandes. (Pour en savoir plus sur les diagrammes, consultez l'appendice F.)
2. Examinez votre diagramme à bandes. Que laisse-t-il présumer au sujet de l'effet de la présence des crapauds sur le comportement de prédation des serpents à collier rouge dans les régions avec et sans crapauds buffles ?
3. Supposons qu'une nouvelle enzyme qui désactive la toxine des crapauds buffles est apparue au cours de l'évolution d'une population exposée à ces crapauds. Si les chercheurs refaisaient la première partie de l'expérience, en quoi les résultats seraient-ils différents, à votre avis ?
4. Indiquez la variable dépendante et la variable indépendante dans l'expérience 2, puis construisez un diagramme de dispersion. Concluriez-vous que l'exposition des serpents aux crapauds buffles a un effet de sélection sur les serpents ou n'en a pas ? Expliquez votre réponse.
5. Expliquez pourquoi il est approprié de présenter les données de la première partie par un diagramme à bandes et pourquoi il est tout aussi approprié de présenter les données de la seconde partie au moyen d'un diagramme de dispersion.

de camouflage, rend difficile pour les prédateurs de détecter des proies (figure 54.5d).

Certaines proies sont protégées par leur ressemblance à d'autres espèces. Le **mimétisme batésien** est l'imitation d'une espèce inappétente (espèce nocive) par une espèce appétente (espèce inoffensive) qui n'est pas proche parente. Par exemple, la larve d'une espèce de sphinx (*Hemeroplanes ornatus*) gonfle sa tête et son thorax quand on la perturbe, ce qui lui donne l'allure de la tête d'un petit serpent venimeux comme le serpent liane (*Leptophis ahaetulla*; figure 54.5e). Dans ce cas, le mimétisme fait même intervenir le comportement: la larve oscille de la tête et siffle comme un serpent. On croit que ces cas de mimétisme

batésien sont le fait de la sélection naturelle: les individus de l'espèce inoffensive qui ont la chance de ressembler à l'espèce nocive échappent aux prédateurs qui ont appris à ne pas manger l'espèce nocive. Au fil du temps, des individus de plus en plus semblables à l'espèce nocive apparaissent. Le **mimétisme mullérien** est une ressemblance entre deux espèces inappétentes ou plus, comme l'abeille nomade (*Nomada sp.*) et la guêpe de l'Est (*Vespula maculifrons*; figure 54.5f). Il semble que plus les proies inappétentes sont nombreuses, plus les prédateurs apprennent rapidement et efficacement à éviter toutes les proies présentant cette particularité. Le mimétisme a également évolué chez de nombreux prédateurs. Ainsi, la pieuvre-mime *Thaumoctopus*

(a) Défense mécanique



► Porc-épic (*Erithizon dorsatum*).

(b) Défense chimique



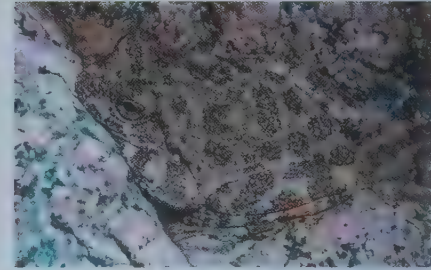
► Mouffette (*Mephitidae*).

(c) Coloration aposématique: coloration d'avertissement



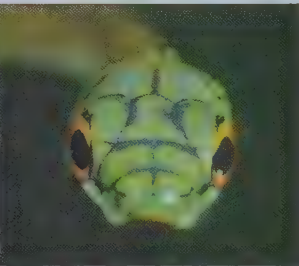
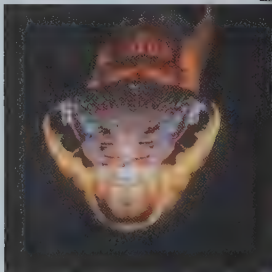
► Dendrobate (*Ranitomeya amazonica*).

(d) Coloration cryptique: homochromie



► Rainette arénicore (*Hyla arenicolor*).

(e) Mimétisme batésien: une espèce inoffensive imite une espèce nuisible



▲ Serpent liane (*Leptophis ahaetulla*).

◀ Larve de sphinx.

(f) Mimétisme mullérien: ressemblance entre deux espèces inappétentes



▲ Guêpe de l'Est (*Vespula maculifrons*).

◀ Abeille nomade (*Nomada sp.*).

FAITES DES LIENS ► Expliquez comment la sélection naturelle peut mener à une ressemblance de plus en plus grande entre une espèce inoffensive et une espèce nocive qui n'est pas proche parente. À part la sélection, quel autre facteur peut expliquer qu'une espèce inoffensive ressemble à une espèce nocive qui est proche parente? (Voir le concept 22.2.)

mimicus (figure 54.6) peut adopter l'apparence et le mouvement de plus d'une douzaine d'animaux marins dont le crabe, l'étoile de mer, le serpent de mer, certains poissons et la pastenague (raie). Grâce à ses multiples camouflages, cette pieuvre arrive à s'approcher des proies sans les faire fuir. Par exemple, elle imitera un crabe pour s'approcher d'un crabe et le manger. Elle peut également se servir du mimétisme pour se défendre des prédateurs. Par exemple, lorsqu'elle est attaquée par un poisson appelé « demoiselle » (famille des pomacentridés), elle se dépêche d'imiter le tricot rayé à lèvres jaunes (*Laticauda colubrina*, un serpent), un habituel prédateur des demoiselles.

L'herbivorisme

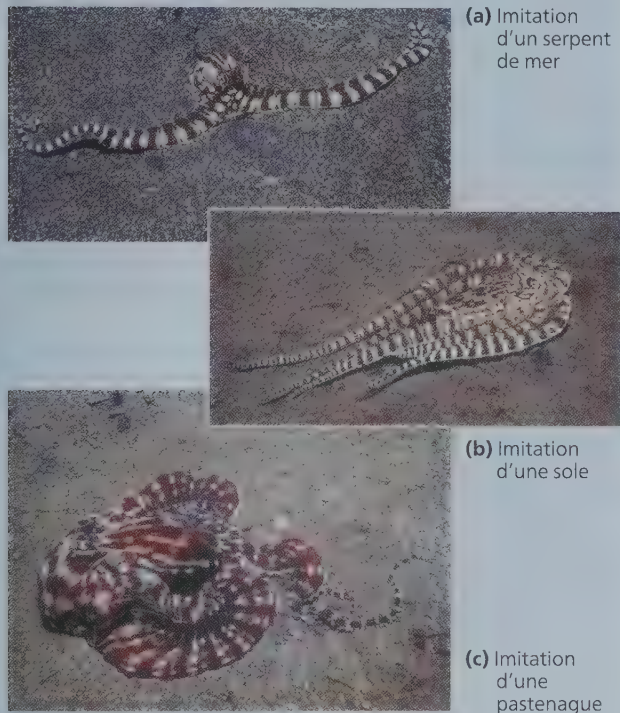
Les écologistes utilisent le terme **herbivorisme** pour désigner une interaction +/- d'exploitation dans laquelle un herbivore

se nourrit de parties de végétaux ou d'algues, nuisant à ces organismes. Les grands mammifères herbivores, comme les bovins, les ovins et les buffles d'Asie (*Bubalus bubalis*), sont bien connus; pourtant, la plupart des herbivores sont en fait des invertébrés, comme les sauterelles, les chenilles et les coléoptères. Parmi les espèces d'herbivores qui habitent les océans, on compte les escargots, les oursins, des poissons tropicaux et certains mammifères (figure 54.7).

Tout comme les prédateurs, les herbivores présentent des adaptations spécialisées. De nombreux insectes herbivores ont sur les pattes des chimiorécepteurs qui leur permettent de distinguer les végétaux selon leur toxicité et leur valeur nutritive. Certains mammifères herbivores, comme les chèvres, utilisent leur odorat pour détecter les végétaux qu'ils doivent rejeter et ceux qu'ils peuvent consommer. D'autres animaux ne se

▼ **Figure 54.6** La pieuvre-mime (*Thaumoctopus mimicus*).

(a) Après avoir dissimulé six de ses huit tentacules dans un trou du fond marin, cette pieuvre-mime fait onduler ses deux tentacules libres pour imiter le serpent de mer. (b) Ici, la pieuvre-mime aplatit son corps et plaque tous ses tentacules contre elle pour imiter une sole (un poisson plat). (c) La pieuvre-mime peut aussi imiter une pastenague (raie) en gardant tous ses tentacules collés contre son corps, sauf une qu'elle étend derrière.

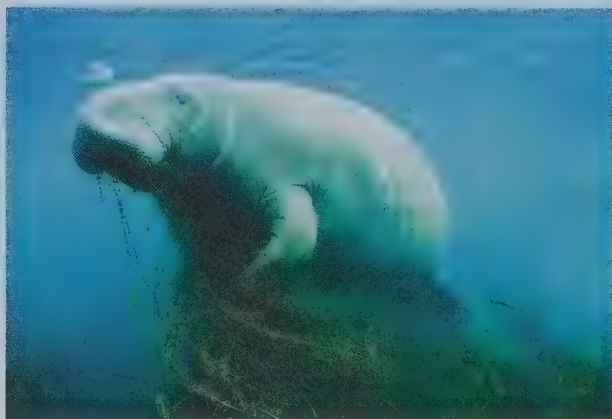


nourrissent que d'une certaine partie de la plante, comme les fleurs. Enfin, de nombreux herbivores sont aussi munis d'une dentition ou d'un système digestif spécialement adaptés au déchiquetage et à l'assimilation de la végétation (voir le concept 41.4).

Contrairement aux animaux, les végétaux ne peuvent fuir leurs prédateurs. Leur principal arsenal contre la prédation qui les menace consiste donc en des toxines chimiques ou en des épines. Parmi les défenses chimiques, on compte les poisons suivants : la strychnine, produite par une plante grimpante tropicale, *Strychnos toxifera* ; la nicotine, dérivée du tabac (*Nicotiana tabacum*) ; et les tanins provenant de différentes espèces végétales. Les végétaux du genre *Astragalus* emmagasinent du sélénium ; les bovins et les moutons qui en mangent s'intoxiquent et souffrent de locoïsme, qui compromet leur coordination et peut entraîner la mort. D'autres substances défensives non toxiques pour les humains peuvent avoir un goût désagréable pour les herbivores. C'est à cette catégorie de substances qu'appartiennent la cannelle, le clou de girofle et la menthe, aux saveurs particulières. Des végétaux produisent même des composés chimiques qui perturbent le développement de certains des insectes qui s'en nourrissent. La figure 39.27 Faites des liens, intitulée « Les stratégies de défense des végétaux contre les herbivores », présente des exemples des mécanismes de défense des végétaux.

▼ **Figure 54.7** Un herbivore marin dans les eaux de la Floride.

Ce lamantin des Antilles (*Trichechus manatus*), qui vit en Floride, se nourrit de *Hydrilla verticillata*, une espèce non indigène.



Le parasitisme

Le **parasitisme** est une interaction +/- d'exploitation dans laquelle un organisme, le **parasite**, se nourrit aux dépens de son **hôte** et lui porte préjudice. Les parasites qui vivent à l'intérieur des tissus de leurs hôtes, comme le ténia, ou ver solitaire (*Taenia solium*), sont appelés **endoparasites**. Ceux qui, pour se nourrir, font un court séjour sur la face externe de leurs hôtes, comme les moustiques et les pucerons, sont appelés **ectoparasites**. Selon un type spécial de parasitisme, des insectes parasitoïdes – généralement de petites guêpes – déposent leurs œufs sur un hôte vivant. Les larves se nourrissent alors du corps de l'hôte, qu'elles peuvent tuer. Certains écologistes estiment que le tiers, au moins, des espèces vivantes sont des parasites.

De nombreux parasites ont un cycle de vie complexe dans lequel un certain nombre d'hôtes interviennent. Le schistosome (*Schistosoma mansoni*), qui infecte environ 200 millions de personnes dans le monde, a besoin de deux hôtes à différents moments de son cycle de développement : l'humain et l'escargot (voir la figure 33.11). Certains parasites modifient le comportement de leurs hôtes de façon à augmenter leurs chances d'être transportés d'un hôte à un autre. Par exemple, la présence d'un ver parasite appelé acanthocéphale (ver à tête épineuse) conduit les crustacés qui lui servent d'hôtes à adopter divers comportements atypiques, dont quitter leur abri pour se déplacer à découvert. En agissant ainsi, les crustacés risquent davantage d'être dévorés par des oiseaux qui constituent les seconds hôtes associés au cycle de vie de l'acanthocéphale.

Les parasites peuvent avoir, directement ou indirectement, une forte incidence sur la survie, la reproduction et la densité de population de leurs hôtes. Par exemple, les tiques, des ectoparasites qui vivent sur les orignaux, affaiblissent leurs hôtes en se nourrissant de leur sang et en leur faisant perdre leurs poils. Affaiblis de la sorte, les orignaux risquent davantage de mourir de froid ou d'être la proie des loups.

Les interactions positives

Les histoires d'exploitation sanglantes ne manquent pas dans la nature, mais les communautés écologiques regorgent également

d'**interactions positives**, un terme qui fait référence aux interactions $+/+$ ou $+/0$ qui avantagent au moins une des espèces et n'en désavantagent aucune. Le mutualisme et le commensalisme font partie de ces interactions positives. Comme nous le verrons, elles peuvent influencer sur la diversité des espèces qui composent une communauté écologique.

Le mutualisme

Le **mutualisme** est une relation interspécifique qui profite aux deux organismes ($+/+$). Le mutualisme est courant dans la nature, comme plusieurs exemples l'ont montré dans les chapitres antérieurs. Citons notamment: la digestion de la cellulose par des microorganismes dans l'intestin des termites et des ruminants; les animaux qui pollinisent les fleurs ou dispersent les graines; l'échange de nutriments dans les mycorhizes; et la photosynthèse par les algues unicellulaires dans les tissus du corail. Dans certaines relations mutualistes, comme celle de la **figure 54.8** entre les acacias (*Acacia spp.*) et les fourmis porte-aiguillon (*Pseudomyrmex spp.*), chaque espèce dépend de l'autre pour sa survie et sa reproduction. Dans d'autres cas, les deux espèces peuvent vivre sans l'autre.

Habituellement, les deux espèces en relation mutualiste en subissent le coût, mais en soutirent un avantage. Chez les mycorhizes, par exemple, la plante achemine souvent des glucides à l'eumycète, tandis que ce dernier lui apporte des nutriments essentiels comme le phosphore. Chaque espèce tire un avantage, donc, mais chacune subit un coût: elle fournit à l'autre une substance qu'elle aurait pu utiliser pour sa propre croissance et son propre métabolisme. Pour qu'une relation soit mutualiste, ses avantages doivent excéder ses désavantages, et ce, pour chaque partenaire.

Le commensalisme

Le **commensalisme** est une interaction avantageuse pour une espèce et sans effet pour l'autre ($+/0$). Comme le mutualisme, le commensalisme est courant dans la nature. Par exemple, beaucoup d'espèces de fleurs sauvages qui croissent mieux à l'ombre ne poussent que dans les sols ombragés des milieux forestiers. Ces «spécialistes» de l'ombre dépendent entièrement des arbres environnants qui leur fournissent l'ombre dont elles ont besoin. En revanche, la survie et la reproduction de ces arbres ne dépendent en rien de ces fleurs. Ces espèces participent donc à une interaction $+/0$ avantageuse pour les fleurs, mais sans effet pour les arbres.

Autre exemple de commensalisme: les hérons garde-bœufs (*Bubulcus ibis*) qui se nourrissent des insectes que les grands herbivores, tels les bisons, les bovins et les chevaux, font sortir de la végétation (**figure 54.9**). Ces oiseaux, qui augmentent leur apport alimentaire en suivant le bétail, bénéficient manifestement de l'association. La plupart du temps, la relation n'apporte ni bénéfice ni préjudice aux herbivores. Cependant, à certaines occasions, les herbivores en tirent quelque bénéfice. En effet, les oiseaux qui s'alimentent des ressources disponibles enlèvent et mangent les tiques et autres ectoparasites qui vivent sur eux. Ils peuvent aussi avertir les herbivores de l'approche d'un prédateur. Cet exemple illustre un autre élément important au sujet des interactions écologiques: leurs effets peuvent changer avec le temps. Dans ce cas, une interaction dont les effets sont habituellement $+/0$ (commensalisme) peut à l'occasion devenir une interaction $+/+$ (mutualisme).

▼ **Figure 54.8** Le mutualisme entre les acacias et les fourmis.



(a) Certains acacias (*Acacia hindsii*) d'Amérique centrale et d'Amérique du Sud portent des épinnes creuses (non montrées) dans lesquelles s'introduisent les fourmis porte-aiguillon du genre *Pseudomyrmex*. Ces fourmis se nourrissent des glucides produits par les nectaires et les corps de Belt (jaunes sur la photographie), des renflements riches en protéines situés à l'extrémité des folioles.



(b) L'association est bénéfique pour les acacias, car les fourmis porte-aiguillon attaquent tout ce qui touche à leur source de nourriture, éliminent les spores fongiques, les petits herbivores et les débris, et détruisent le feuillage des plantes qui entrent en contact avec les acacias. Elles éliminent aussi la végétation qui pousse près de ces derniers.

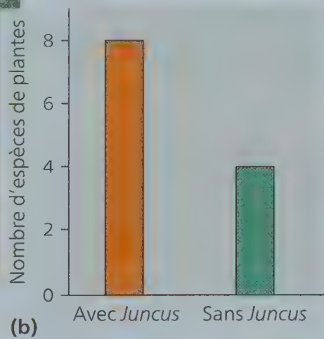
Les interactions positives peuvent exercer une influence considérable sur la structure des communautés écologiques. Par exemple, le jonc de Gérard (*Juncus gerardi*) rend le sol plus accueillant pour d'autres espèces de végétaux dans certains marais salés de la Nouvelle-Angleterre (**figure 54.10a**). Grâce à l'ombre qu'ils procurent, les joncs préviennent l'accumulation de sel dans le sol en réduisant l'évaporation. En transportant l' O_2 dans les couches souterraines, les joncs préviennent aussi l'anoxie des sols des marais salés. Au cours d'une étude, des chercheurs ont constaté que l'élimination des joncs dans les zones situées dans la zone intertidale moyenne supérieure entraînait une diminution de 50% de la diversité des espèces végétales (**figure 54.10b**).

La compétition et l'exploitation (prédation, herbivorisme et parasitisme) peuvent influencer fortement sur la structure des communautés écologiques, au même titre que les interactions positives. Vous en verrez des exemples dans tout le reste du chapitre.

▼ **Figure 54.9** Un exemple de commensalisme entre des hérons garde-bœufs et des buffles d'Asie.



▼ **Figure 54.10** La facilitation exercée par le jonc de Gérard (*Juncus gerardi*) dans les marais salés de la Nouvelle-Angleterre. Le jonc de Gérard facilite l'occupation de la zone moyenne supérieure du marais, ce qui augmente le nombre d'espèces de végétaux présentes.



(a) Marais salés avec des juncus de Gérard (au premier plan)

RETOUR SUR LE CONCEPT **54.1**

1. Expliquez en quoi diffèrent les effets de la compétition, de la prédation et du mutualisme sur les populations de deux espèces.
2. Selon le principe d'exclusion compétitive, quelle est l'issue prévue lorsque deux espèces possédant une niche identique sont en compétition pour une même ressource ? Pourquoi ?
3. **FAITES DES LIENS** ► La figure 24.14 montre comment une zone hybride peut changer au fil du temps. Imaginez que deux espèces de roselins colonisent une nouvelle île et sont capables de se reproduire par hybridation (de s'accoupler et de produire des descendants viables). L'île abrite deux espèces de végétaux vivant dans des habitats isolés ; l'une produit de grosses graines, et l'autre, de petites graines. En supposant que chaque espèce de roselin se spécialise et consomme uniquement une seule sorte de graines, dites si les barrières à la reproduction, dans la zone hybride, s'en trouveraient renforcées, affaiblies ou inchangées. Expliquez votre réponse.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

La diversité et la structure trophique caractérisent les communautés biologiques

Les communautés écologiques peuvent se caractériser par des attributs plus généraux, dont leur degré de diversité et les relations alimentaires de leurs espèces. Dans certains cas, comme vous le verrez, quelques espèces ont une forte influence sur la structure d'une communauté, particulièrement sur la composition, l'abondance relative et la diversité de ses espèces.

La diversité des espèces

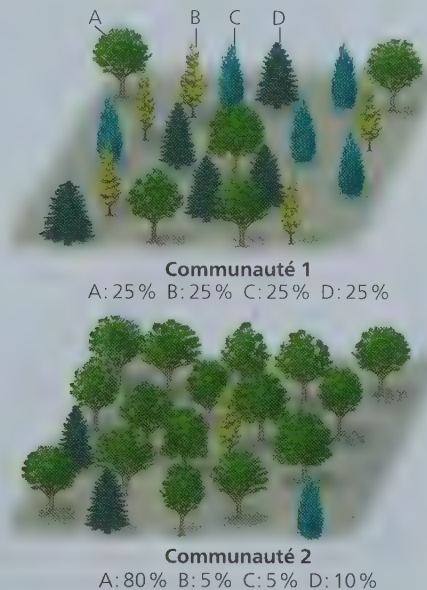
La **diversité des espèces** d'une communauté, c'est-à-dire la variété de types d'organismes qu'elle comporte, a deux composants : la **richesse spécifique**, ou le nombre total d'espèces dans la communauté, et l'**abondance relative** des espèces, ou la proportion de chaque espèce par rapport au nombre total d'individus dans la communauté.

Imaginons, par exemple, 2 petites communautés forestières comprenant chacune 100 organismes, des arbres appartenant à 4 espèces (A, B, C et D) :

- Communauté 1 : 25 A, 25 B, 25 C, 25 D
- Communauté 2 : 80 A, 5 B, 5 C, 10 D

La richesse spécifique est la même pour les deux communautés, qui comportent toutes les deux quatre espèces. Mais l'abondance relative est très différente (figure 54.11). Si nous observons la communauté 1, nous remarquons au premier coup d'œil la présence de quatre espèces. Mais si nous examinons la

▼ **Figure 54.11** Quelle forêt est la plus diversifiée ? Pour les écologistes, la communauté 1 présente une plus grande diversité spécifique, mesure déterminée à la fois par la richesse et l'abondance relative des espèces.



communauté 2, nous remarquons surtout la prédominance de l'espèce A. La plupart des gens diraient spontanément que la communauté 1 est plus diversifiée.

Les écologistes recourent à de nombreux outils pour comparer de façon quantitative la diversité de communautés dans le temps et l'espace. Ils calculent souvent des indices de diversité prenant en compte la richesse et l'abondance relative des espèces. À cet égard, on a fréquemment recours à l'**indice de diversité de Shannon** (H):

$$H = -(p_A \ln p_A + p_B \ln p_B + p_C \ln p_C + \dots)$$

où A, B, C, etc., sont les espèces de la communauté, p est l'abondance relative de chaque espèce et \ln est le logarithme naturel; pour chaque valeur de p , le \ln peut se calculer à l'aide de la touche «ln» d'une calculatrice scientifique. Une valeur élevée de H indique une communauté plus diversifiée. Nous pouvons utiliser cette équation pour calculer l'indice de diversité de Shannon pour les deux communautés de la figure 54.11. Pour la communauté 1, $p = 0,25$ pour chaque espèce, alors

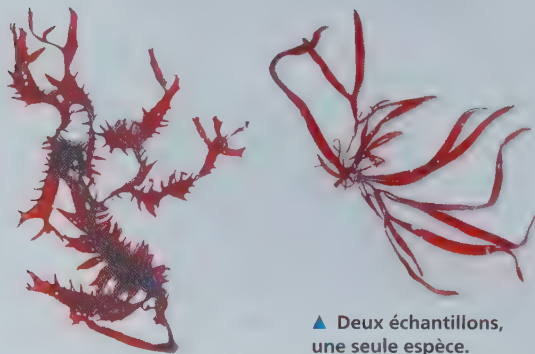
$$H = -4(0,25 \ln 0,25) = 1,39$$

Pour la communauté 2,

$$H = -[0,8 \ln 0,8 + 2(0,05 \ln 0,05) + 0,1 \ln 0,1] = 0,71$$

Ces calculs confirment notre estimation d'une plus grande diversité de la communauté 1.

Il peut être compliqué de déterminer le nombre d'espèces dans une communauté ainsi que leur abondance relative. Comme la plupart des espèces d'une communauté sont relativement rares, il peut être difficile d'obtenir des échantillons assez importants pour être représentatifs. Il arrive aussi que l'identification de certaines des espèces de la communauté s'avère difficile. Si les caractéristiques morphologiques d'un organisme inconnu ne permettent pas de l'identifier, il est utile de comparer son génome ou une partie de son génome avec les séquences d'ADN contenues dans les bases de données sur les organismes connus. Par exemple, même si les deux échantillons montrés ici peuvent donner l'impression qu'il s'agit de deux espèces d'algues rouges différentes, la comparaison des séquences d'un court segment d'ADN (*code-barres d'ADN*) avec celles d'une base de données montre que ces algues appartiennent à la même espèce. Les chercheurs utilisent de plus en plus le séquençage d'ADN pour identifier des espèces, car non seulement cette méthode est de moins en moins coûteuse, mais les bases de données comptent de plus en plus d'organismes dont les séquences d'ADN sont répertoriées.



▲ Deux échantillons, une seule espèce.

Il peut être particulièrement ardu de dénombrer les espèces très mobiles ou peu visibles, comme les microorganismes, les créatures vivant au fond de la mer et les espèces nocturnes. La taille des microorganismes en rend le prélèvement particulièrement difficile, si bien que les écologistes utilisent maintenant des outils moléculaires pour déterminer la diversité microbienne (figure 54.12).

La diversité et la stabilité de la communauté

En plus de mesurer la diversité des espèces, les écologistes manipulent aussi la diversité de communautés expérimentales dans la nature et en laboratoire. Beaucoup d'expériences visent à évaluer les avantages potentiels de la diversité, notamment l'amélioration de la productivité et de la stabilité des communautés biologiques.

Les chercheurs du secteur d'histoire naturelle de la réserve scientifique de Cedar Creek, au Minnesota, manipulent depuis plus de deux décennies la diversité des végétaux dans des communautés expérimentales (figure 54.13). Les communautés les plus diversifiées sont généralement plus productives et plus aptes à affronter les stress environnementaux, comme les sécheresses, et à s'en remettre. Les communautés plus diversifiées sont aussi plus stables d'une année à l'autre sur le plan de la productivité. Au cours d'une expérience étalée sur 10 ans, des chercheurs de Cedar Creek ont créé 168 petites parcelles (ou placettes) contenant 1, 2, 4, 8 ou 16 espèces de graminées vivaces. Les parcelles les plus diversifiées produisaient plus de **biomasse** (masse totale de tous les organismes d'un habitat) que les parcelles où ne poussait qu'une espèce.

Les communautés plus diversifiées résistent souvent mieux aux **espèces envahissantes**, des organismes qui s'établissent hors de leur aire de répartition naturelle. Des chercheurs œuvrant dans le détroit de Long Island, au large des côtes du Connecticut, ont créé des communautés de diversité variable composées d'invertébrés marins sessiles, dont le tunicier (un urocordé; voir la figure 34.5). Ils ont ensuite étudié la vulnérabilité de ces communautés expérimentales lorsqu'elles sont exposées à l'invasion d'un tunicier exotique. Ils ont constaté que les chances de survie du tunicier exotique étaient de quatre fois supérieures dans les communautés peu diversifiées que dans les communautés plus diversifiées. Les chercheurs en ont conclu que les communautés relativement diversifiées accaparent davantage les ressources disponibles du système, ce qui en laisse moins à l'espèce envahissante et réduit ses chances de survie.

La structure trophique

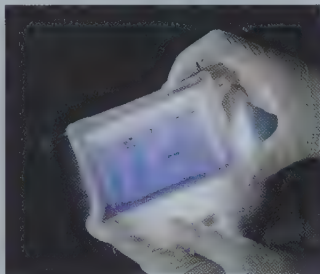
La structure et la dynamique d'une communauté dépendent non seulement de la diversité des espèces, mais aussi en grande partie des relations alimentaires entre les organismes, c'est-à-dire de la **structure trophique** de la communauté. On désigne par l'expression **chaîne alimentaire** la circulation de l'énergie des nutriments vers le niveau trophique supérieur, depuis leur source dans les végétaux et les autres autotrophes (producteurs) en passant par les herbivores (consommateurs primaires) jusqu'aux carnivores (consommateurs secondaires, tertiaires et quaternaires) et finalement aux détritivores (figure 54.14). La position occupée par un organisme dans la chaîne alimentaire est appelée **niveau trophique**.

Les outils moléculaires pour déterminer la diversité microbienne

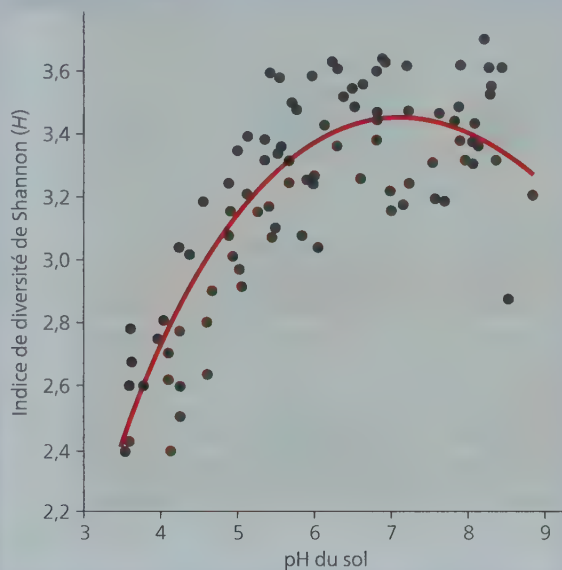
■ **APPLICATION** ■ Les écologistes recourent de plus en plus aux techniques moléculaires pour déterminer la diversité microbienne et la richesse d'échantillons environnementaux. L'une de ces méthodes produit un profil d'ADN pour des taxons microbiens reposant sur des variations de séquences dans l'ADN qui code pour la sous-unité d'ARN ribosomique. À l'époque où ils travaillaient à la Duke University, Noah Fierer et Rob Jackson ont utilisé cette méthode pour comparer la diversité bactérienne des sols dans 98 habitats d'Amérique du Nord et d'Amérique du Sud. Ils souhaitaient ainsi déterminer les variables environnementales qui vont de pair avec une grande diversité bactérienne.

■ **TECHNIQUE** ■ Les chercheurs ont d'abord extrait l'ADN de la communauté microbienne de chaque échantillon, avant de le purifier. Ils ont ensuite multiplié l'ADN ribosomique par la technique de l'amplification en chaîne par polymérase (PCR, de l'anglais *polymerase chain reaction*; voir la figure 20.8) et procédé au marquage de l'ADN à l'aide d'un produit fluorescent. Après avoir coupé l'ADN marqué en fragments de différentes longueurs par des enzymes de restriction, ces fragments ont été séparés par électrophorèse sur gel. (On montre ici un gel de polyacrylamide; voir également les figures 20.6 et 20.7.) Leur nombre et leur abondance caractérisent le profil génétique de l'échantillon. À partir de leur analyse, Fierer et Jackson ont calculé la diversité de chaque échantillon selon l'indice de diversité de Shannon (H).

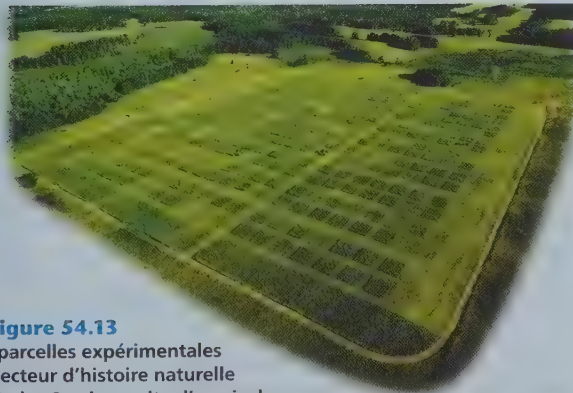
Ils ont ensuite cherché une éventuelle corrélation entre H et diverses variables environnementales, comme le type de végétation, la température et les précipitations annuelles moyennes ainsi que le taux d'acidité du sol de chaque site.



■ **RÉSULTATS** ■ La diversité des communautés bactériennes dans les sols d'Amérique du Nord et d'Amérique du Sud était presque exclusivement corrélée au pH du sol; les sols neutres présentaient la plus grande diversité selon l'indice de diversité de Shannon. Les échantillons de sols provenant des forêts tropicales d'Amazonie, caractérisées par une très grande diversité végétale et animale, présentaient les sols les plus acides et la plus faible diversité bactérienne.



Source des données: N. Fierer et R. B. Jackson, The diversity and biogeography of soil bacterial communities, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103: 626-631 (2006).

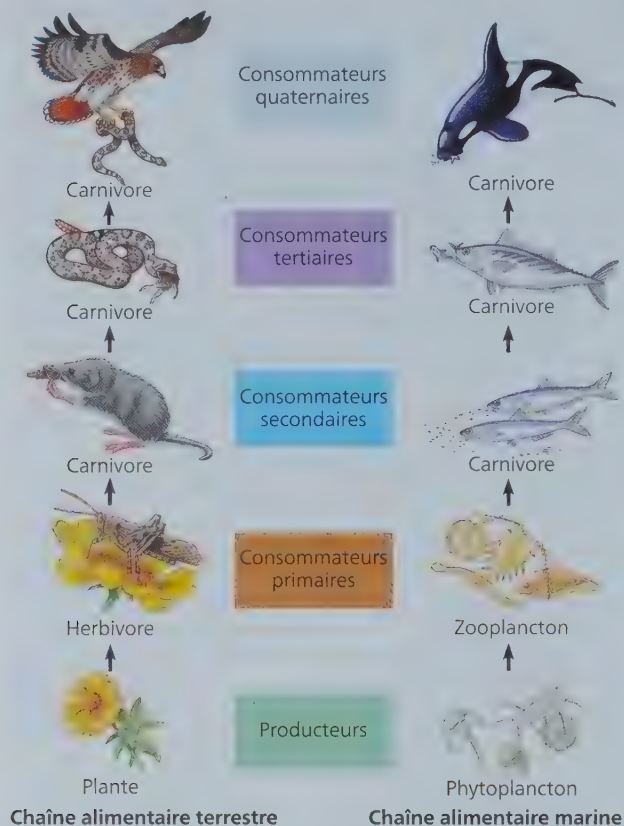


▲ **Figure 54.13**
Les parcelles expérimentales du secteur d'histoire naturelle de Cedar Creek, un site d'essais de longue durée pour la manipulation de la diversité végétale.

Les réseaux trophiques

Les chaînes alimentaires ne sont pas des unités isolées. Elles sont plutôt interreliées et forment des **réseaux trophiques**. Pour résumer les relations trophiques d'une communauté, les écologistes utilisent un diagramme qui représente le réseau alimentaire dans lequel des flèches établissent les liens entre les espèces et indiquent qui mange qui. Par exemple, dans une communauté pélagique antarctique, les producteurs constituent le phytoplancton. Celui-ci sert de nourriture aux herbivores dominants qui forment le zooplancton, surtout le krill et les copépodes, deux espèces de crustacés (**figure 54.15**). À leur tour, ces organismes sont la proie de différents carnivores parmi lesquels on trouve notamment d'autres espèces de plancton, les pingouins, les phoques, des poissons et les cétacés à fanons. Un autre lien important dans ce réseau trophique est celui des calmars (*Loligo spp.*): ces carnivores se nourrissent de poissons aussi

▼ **Figure 54.14** Des exemples de chaîne alimentaire terrestre et de chaîne alimentaire marine. Les flèches indiquent le transfert de nourriture d'un niveau trophique à l'autre, dans une communauté, au fur et à mesure que les organismes s'alimentent. Les détritivores, qui se nourrissent des restes d'organismes à tous les niveaux trophiques, n'apparaissent pas ici.



HABILETÉS VISUELLES ► Supposons que le nombre de carnivores qui mangent du zooplancton augmente fortement. À l'aide du schéma ci-dessus, indiquez les effets de cette augmentation sur l'abondance du phytoplancton.

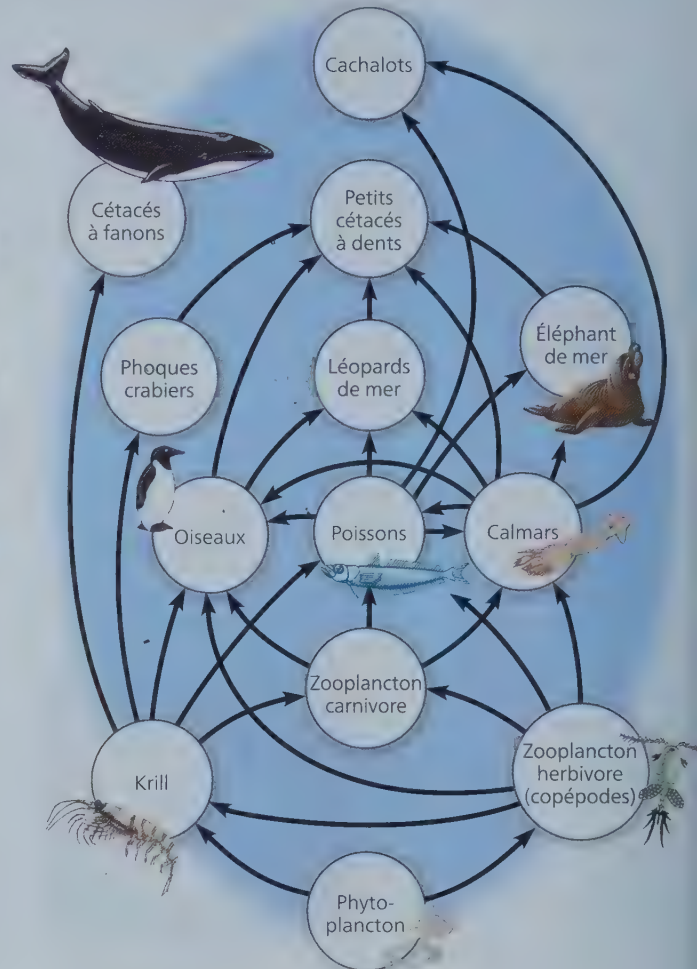
bien que de zooplancton et ils sont à leur tour mangés par des éléphants de mer et par des cétacés à dents.

Comment les chaînes alimentaires sont-elles reliées en réseaux trophiques? Une espèce donnée peut s'introduire dans le réseau à plus d'un niveau trophique. Ainsi, dans le réseau trophique de la figure 54.15, le krill se nourrit de phytoplancton, de même que d'espèces appartenant au zooplancton herbivore, comme les copépodes. On trouve aussi dans les communautés terrestres de tels consommateurs « non exclusifs ». Ainsi, les renards (*Vulpes spp.*) sont omnivores. Leur régime comporte des baies et d'autres matières végétales, des herbivores comme des souris, et d'autres prédateurs, comme des belettes (*Mustela spp.*). Les humains comptent parmi les omnivores les plus polyvalents.

Les réseaux trophiques peuvent être très complexes, mais on peut en simplifier l'étude de deux façons. Premièrement, on peut regrouper les espèces en groupes fonctionnels assez vastes si leurs relations trophiques dans une communauté sont similaires. Dans le réseau trophique présenté à la figure 54.15, le groupe des producteurs comporte plus de 100 espèces de

▼ **Figure 54.15** Le réseau trophique marin de l'Antarctique.

Les flèches suivent la circulation de nourriture à partir des producteurs (phytoplancton) et d'un niveau trophique à l'autre. Par souci de simplicité, ce diagramme ne montre pas les détritivores. À divers moments au cours des deux derniers siècles, les humains ont eu une influence sur le réseau trophique marin de l'Antarctique en tant que consommateurs de poisson, de krill et de cétacés.



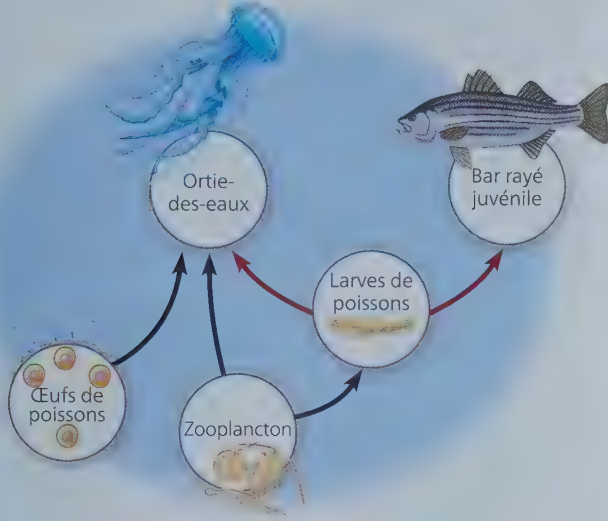
HABILETÉS VISUELLES ► Pour chaque organisme de ce réseau trophique, indiquez combien d'autres genres d'organismes il mange. Nommez les deux organismes qui sont à la fois prédateurs et proies l'un pour l'autre.

phytoplancton. Deuxièmement, on peut isoler une partie du réseau qui interagit très peu avec le reste de la communauté. La **figure 54.16** illustre un réseau trophique partiel de l'estuaire de la baie de Chesapeake, sur la côte atlantique des États-Unis, comprenant l'ortie-des-eaux (*Chrysaora quinquecirrha*, une méduse) et le bar rayé juvénile (*Morone saxatilis*).

Les facteurs limitant le nombre de niveaux de la chaîne alimentaire

Au sein d'un réseau trophique, chacune des chaînes alimentaires ne possède habituellement que quelques niveaux. Par exemple, dans le réseau de l'Antarctique de la figure 54.15, il y a rarement plus de sept liens depuis les producteurs jusqu'à un prédateur

▼ **Figure 54.16** Le réseau trophique partiel de l'estuaire de la baie de Chesapeake. L'ortie-des-eaux (*Chrysaora quinquecirrha*), une méduse, et le bar rayé juvénile (*Morone saxatilis*) sont les principaux prédateurs des larves de poissons (anchois américain, *Anchoa mitchilli*, et plusieurs autres espèces). Notez que les orties-des-eaux sont des consommatrices secondaires (flèches noires) du zooplancton et des consommatrices tertiaires (flèches rouges) des larves de poissons, qui elles-mêmes sont des consommatrices secondaires du zooplancton.

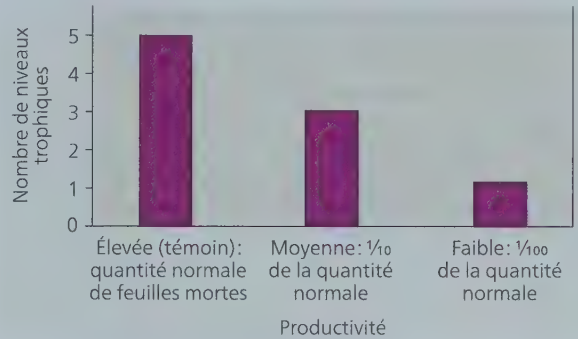


de niveau supérieur, et ces liens sont encore moins nombreux dans la plupart des chaînes. En fait, presque tous les réseaux trophiques que les écologistes ont étudiés jusqu'à maintenant comportent au maximum cinq liens.

Pourquoi les chaînes alimentaires comportent-elles si peu de niveaux ? L'explication la plus souvent avancée est l'**hypothèse énergétique**, selon laquelle l'inefficacité du transfert d'énergie le long d'une chaîne alimentaire limite le nombre de ses niveaux. En moyenne, seulement 10% environ de l'énergie emmagasinée dans la matière organique de tout niveau trophique est convertie en matière organique au niveau trophique suivant (voir le concept 55.3). Ainsi, sur 100 kg de matière végétale, seulement 10 kg sont transformés en biomasse herbivore et 1 kg en biomasse carnivore. Conformément à l'hypothèse énergétique, les chaînes alimentaires sont plus élaborées dans les habitats à production photosynthétique élevée, car la quantité d'énergie emmagasinée dans les producteurs primaires y est plus importante.

Les écologistes ont voulu vérifier l'hypothèse énergétique en utilisant des communautés colonisant les cavités creusées dans les troncs d'arbres des forêts tropicales. Ces cavités se forment quand les cicatrices laissées par les branches tombées se mettent à pourrir. L'eau retenue dans ces anfractuosités abrite de minuscules communautés composées de microorganismes détritiques, d'insectes qui se nourrissent de morceaux de feuilles mortes, ainsi que d'insectes prédateurs. La **figure 54.17** présente les résultats d'une série d'expériences dans lesquelles on a modifié la productivité en faisant varier la quantité de feuilles mortes dans une expérience utilisant des cavités artificielles (en l'occurrence, des pots remplis d'eau placés autour des arbres) ; des études antérieures avaient montré que les communautés qui colonisaient ces pots étaient semblables à celles s'établissant

▼ **Figure 54.17** La vérification de l'hypothèse énergétique sur la restriction du nombre de niveaux trophiques des chaînes alimentaires. Dans le Queensland, en Australie, des chercheurs ont modifié expérimentalement la productivité de communautés vivant dans des cavités d'arbres. Ils ont utilisé trois niveaux d'approvisionnement de feuilles mortes. La réduction de l'apport énergétique diminue le nombre de niveaux trophiques de la chaîne alimentaire, résultat qui est conforme à l'hypothèse énergétique.



dans les cavités naturelles. Comme le prédit l'hypothèse énergétique, les trous renfermant la plus grande quantité de feuilles mortes, et fournissant par conséquent le plus grand apport alimentaire au niveau des producteurs, favorisaient les chaînes alimentaires les plus élaborées.

Il existe un autre facteur susceptible de restreindre le nombre de niveaux des chaînes alimentaires : les carnivores qui en font partie tendent à être plus gros en montant les niveaux trophiques. La taille d'un carnivore et son mécanisme d'alimentation déterminent les dimensions maximales des aliments qu'il peut ingérer. Sauf dans de rares cas, les grands carnivores ne peuvent vivre en se nourrissant de très petits aliments, car il leur est impossible d'en absorber assez pendant une période donnée pour satisfaire les besoins de leur métabolisme. Parmi les exceptions, on trouve les cétacés à fanons, d'énormes animaux filtreurs pourvus d'adaptations leur permettant de consommer des quantités énormes de krill et d'autres petits organismes (voir la figure 41.5).

Les espèces ayant une grande influence

Certaines espèces peuvent avoir une influence particulièrement cruciale sur des communautés entières, soit en raison de leur abondance, soit en raison de leur rôle central dans la dynamique des communautés. Ces espèces agissent par l'intermédiaire soit de leurs interactions trophiques, soit des effets qu'elles produisent sur le milieu physique.

Les **espèces dominantes** sont les espèces les plus nombreuses dans une communauté ou encore celles dont la biomasse est la plus élevée. Ces espèces influent largement sur la présence et la répartition d'autres espèces. Par exemple, l'érable à sucre (*Acer saccharum*) est l'espèce végétale dominante dans de nombreuses communautés forestières de l'Est de l'Amérique du Nord et du Sud du Québec. Son abondance influe grandement sur des facteurs abiotiques, comme la lumière qui atteint les strates inférieures et la composition du sol, qui à leur tour ont une incidence sur les autres espèces vivant dans la communauté. On a avancé plusieurs hypothèses pour expliquer pourquoi certaines espèces deviennent dominantes au sein d'une communauté.

Certains croient que les espèces qui sont les plus compétitives dans l'exploitation de ressources limitées comme l'eau ou les nutriments ont le plus de chances de devenir dominantes. Pour d'autres, les espèces dominantes sont celles qui réussissent le mieux à éviter l'herbivorisme et les conséquences des maladies. Cette dernière hypothèse pourrait expliquer la forte biomasse qu'atteignent, dans certains environnements, des espèces envahissantes telles que le kudzu (*Pueraria spp.*), ou vigne japonaise (voir la figure 56.8). Ces espèces sont à l'abri des herbivores ou des agents pathogènes qui, dans leur environnement d'origine, limiteraient leur population.

Pour découvrir l'influence d'une espèce dominante, on peut l'éliminer de sa communauté. Le châtaignier d'Amérique (*Castanea dentata*) était un arbre dominant dans les forêts décidues de l'Est de l'Amérique du Nord avant 1910. Il comptait pour plus de 40% du couvert forestier. En 1910, les humains ont introduit accidentellement une maladie fongique, appelée brûlure du châtaignier, à New York, transportée par des arbustes importés de pépinières asiatiques. Entre 1910 et 1950, la maladie a tué presque tous les châtaigniers de l'Est de l'Amérique du Nord. Dans ce cas, les effets de la suppression de l'espèce dominante semblent avoir été mineurs sur certaines espèces, mais plus graves sur d'autres. Les forêts se sont remplies de diverses espèces déjà présentes : chênes (*Quercus sp.*), caryers (*Carya sp.*), hêtres (*Fagus grandifolia*) et érables rouges (*Acer rubrum*). Ces arbres sont devenus plus abondants et ont remplacé le châtaignier d'Amérique. Ni les mammifères ni les oiseaux n'ont paru être sérieusement affectés par la disparition de cette espèce dominante. Malgré tout, sept espèces de papillons qui se nourrissaient du châtaignier d'Amérique ont disparu.

Contrairement aux espèces dominantes, la plupart des **espèces clés de voûte**, aussi appelées espèces pivots, sont habituellement peu nombreuses dans une communauté. Elles conditionnent fortement la structure d'une communauté non pas tant par leur nombre que par leur rôle écologique. La **figure 54.18** souligne l'importance d'une espèce clé de voûte, une étoile de mer, dans le maintien de la diversité d'une communauté intertidale.

D'autres organismes exercent leur influence non pas par l'intermédiaire de leurs interactions trophiques, mais en provoquant dans le milieu des changements physiques. Les espèces qui transforment radicalement leur environnement sont qualifiées d'**ingénieurs d'écosystèmes**. Le castor (*Castor canadensis*) en est un exemple bien connu (**figure 54.19**). Ces ingénieurs d'écosystèmes peuvent exercer des effets positifs ou négatifs sur les autres espèces, selon les besoins de ces dernières.

La détermination ascendante et la détermination descendante

Pour étudier l'organisation des communautés biologiques, il peut être utile de comprendre comment chaque niveau trophique influence les niveaux voisins. Considérons les trois relations possibles entre les végétaux (*V*) et les herbivores (*H*) :

$$V \rightarrow H \quad V \leftarrow H \quad V \leftrightarrow H$$

Les flèches indiquent qu'une variation de la biomasse d'un niveau trophique provoque une variation dans l'autre niveau trophique. Ainsi, $V \rightarrow H$ signifie qu'une augmentation de la végétation entraînera un accroissement du nombre d'herbivores

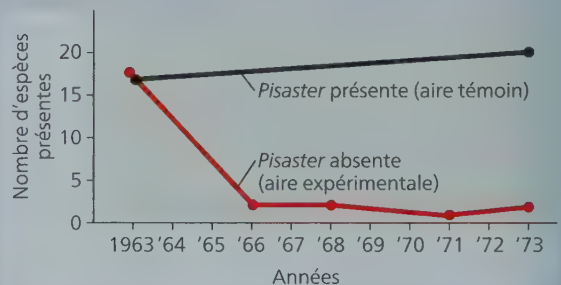
L'étoile de mer *Pisaster ochraceus* est-elle une espèce clé de voûte ?

■ **HYPOTHÈSE** ■ Dans les communautés de la zone intertidale rocheuse de l'Ouest de l'Amérique du Nord, *Pisaster ochraceus*, une étoile de mer peu répandue, est un prédateur de la moule commune (*Mytilus californianus*), une espèce dominante et une concurrente importante pour l'espace disponible. Selon Robert Paine, de la University of Washington, *P. ochraceus* serait une espèce clé de voûte, qui peut avoir une influence sur les autres espèces de la communauté même si elle est peu abondante.



■ **EXPÉRIENCE** ■ Pour vérifier son hypothèse, Paine a retiré *P. ochraceus* d'une aire de la zone intertidale pour examiner l'effet de son absence sur la richesse spécifique.

■ **RÉSULTATS** ■ En l'absence de *P. ochraceus*, la moule commune réussit à monopoliser l'espace et à exclure les autres invertébrés et les algues des sites de fixation, réduisant ainsi la richesse spécifique de la zone étudiée. Celle-ci est restée relativement stable dans une aire témoin d'où l'étoile de mer n'avait pas été retirée.



■ **CONCLUSION** ■ *Pisaster ochraceus* est une espèce clé de voûte dont l'influence sur sa communauté n'est pas subordonnée à son abondance.

Source des données : R. T. Paine, Food web complexity and species diversity, *American Naturalist* 100: 65-75 (1966).

ET SI ? ► Imaginons qu'un eumycète envahissant tue la plupart des moules dans cette région. Quel effet le retrait de l'étoile de mer aurait-il alors sur la richesse spécifique du milieu ?

▼ **Figure 54.19** Les castors, «ingénieurs» d'écosystèmes. Ces animaux, qui abattent des arbres, construisent des barrages et créent des étangs, peuvent transformer de grandes superficies de forêt en milieux humides inondés.



ou de leur biomasse, et que cette influence s'exerce dans ce sens-là seulement. La végétation limite les herbivores, mais n'est pas limitée par l'herbivorisme. En revanche, $V \leftarrow H$ signifie qu'une augmentation de la biomasse des herbivores réduira la végétation, et que la relation est à sens unique. Enfin, une flèche double indique que chaque niveau trophique réagit aux variations de biomasse de l'autre.

En s'appuyant sur ces interactions possibles, on peut distinguer deux modèles d'organisation d'une communauté: le modèle ascendant et le modèle descendant. Le **modèle ascendant**, qui se caractérise par des liens $V \rightarrow H$, suppose une influence unidirectionnelle de bas en haut des niveaux trophiques. Dans ce cas, la présence ou l'absence de nutriments minéraux (N) déterminent le nombre de végétaux (V), lesquels déterminent à leur tour le nombre d'herbivores (H), qui déterminent eux-mêmes le nombre de prédateurs (P). Le modèle ascendant simplifié est donc $N \rightarrow V \rightarrow H \rightarrow P$. Pour modifier la structure d'une communauté ascendante, il faut faire varier la biomasse aux niveaux trophiques inférieurs afin que l'effet des changements se propage aux autres niveaux. Par exemple, si on ajoute des nutriments minéraux pour stimuler la croissance des végétaux, alors tous les autres niveaux trophiques augmenteront également leur biomasse. Mais la modification du nombre de prédateurs dans une communauté ascendante ne se répercutera pas de manière notable sur les niveaux trophiques inférieurs.

Le **modèle descendant**, lui, suppose le contraire: la prédation conditionne en grande partie l'organisation d'une communauté. Ainsi, les prédateurs limitent le nombre d'herbivores, lesquels à leur tour limitent le nombre de végétaux, ce qui détermine finalement la quantité de nutriments absorbés. Le modèle descendant simplifié, aussi appelé *modèle de la cascade trophique*, est donc $N \leftarrow V \leftarrow H \leftarrow P$. Ainsi, dans une communauté lacustre à quatre niveaux trophiques, le modèle de la cascade trophique prédit que l'élimination des carnivores supérieurs entraînera l'augmentation du nombre de carnivores primaires, la diminution du nombre d'herbivores, l'augmentation de la quantité de phytoplancton et finalement la diminution de la quantité de nutriments minéraux. L'effet se répercutera donc de manière descendante sur la structure trophique, sous forme d'effets +/-.

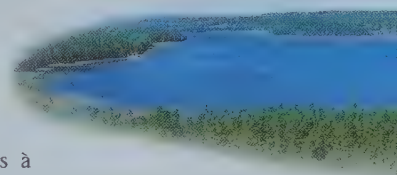
Des écologistes ont appliqué le modèle descendant pour améliorer la qualité de l'eau des lacs comportant une forte

abondance d'algues. Cette approche, appelée **biomanipulation**, vise à prévenir la prolifération d'algues en modifiant la densité des consommateurs de niveau supérieur. Dans les lacs à trois niveaux trophiques, par exemple, l'élimination des poissons améliore la qualité de l'eau en augmentant la quantité de zooplancton et, par conséquent, en diminuant les populations de phytoplancton (**figure 54.20**). Dans les lacs à quatre niveaux trophiques, l'ajout de prédateurs clés devrait avoir le même effet.

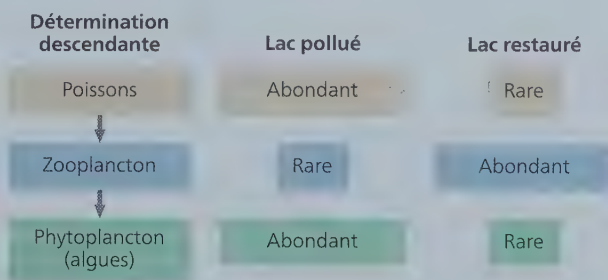
Des écologistes ont pratiqué la biomanipulation dans le lac Vesijärvi, situé dans le Sud de la Finlande. Jusqu'en 1976, ce grand lac (110 km²) peu profond était fortement pollué par l'eau des égouts municipaux et des effluents industriels. Les luttes contre la pollution ont réduit ces rejets dans le lac, et la qualité de l'eau a commencé à s'améliorer. Or, dès 1986, des cyanobactéries se sont mises à proliférer massivement, un phénomène appelé *fleur d'eau*. Cette prolifération bactérienne coïncidait avec une population très dense de petits poissons appelés gardons (*Rutilus rutilus*). Ces poissons se sont multipliés au cours des années de pollution, marquées par un apport de nutriments minéraux. Le gardon mange le zooplancton qui, en temps normal, limite la quantité de cyanobactéries et d'autres algues, qui se font alors plus abondantes. Pour inverser ces changements, les écologistes ont éliminé, entre 1989 et 1993, 1 018 tonnes de poissons du lac Vesijärvi. Ils ont ainsi réduit la population de gardons d'environ 80%. En même temps, ils ont introduit dans le lac des dorés (*Stizostedion sp.*), qui sont des poissons prédateurs des gardons. L'eau est devenue claire, et la dernière fleur d'eau remonte à 1989. Les écologistes continuent de surveiller le lac et de rechercher les signes de réapparition des algues et de faible disponibilité d'O₂, mais le lac continue d'être clair, bien que l'élimination du gardon ait pris fin en 1993.

Comme l'illustrent ces exemples, le degré de la détermination descendante et ascendante varie d'une communauté à l'autre. Pour prendre des mesures à l'égard des terres agricoles, des parcs nationaux, des réservoirs et des pêcheries marines, les scientifiques doivent comprendre la dynamique de chacune des communautés qui y vivent.

▼ Lac Vesijärvi, Finlande.



▼ **Figure 54.20** Les résultats de la biomanipulation d'un lac par détermination descendante de l'organisation d'une communauté. La diminution du nombre de poissons qui mangeaient du zooplancton entraîne une diminution de la biomasse d'algues, ce qui améliore la qualité de l'eau.



1. Décrivez les deux composantes de la diversité des espèces. Expliquez comment deux communautés contenant le même nombre d'espèces peuvent être différentes sur le plan de la diversité des espèces.
2. En quoi une chaîne alimentaire diffère-t-elle d'un réseau trophique ?
3. **ET SI ?** ► Imaginons une prairie à cinq niveaux trophiques : des végétaux, des souris, des serpents, des rats laveurs et des lynx roux. Quel effet une augmentation de la population de lynx roux dans la prairie aurait-elle sur la biomasse des végétaux selon le modèle descendant ? Quel serait l'effet selon le modèle ascendant ?
4. **FAITES DES LIENS** ► L'augmentation du taux de dioxyde de carbone (CO₂) atmosphérique entraîne une acidification des océans (voir la figure 3.12) et un réchauffement des océans. Ces deux changements réduisent la quantité de krill. Prédisez comment une moindre abondance de krill pourrait nuire à d'autres organismes du réseau trophique illustré à la figure 54.15. Quels organismes sont tout particulièrement vulnérables ? Expliquez votre réponse.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

Les perturbations ont une incidence sur la diversité des espèces et sur la composition des communautés

Il y a des dizaines d'années, la plupart des écologistes favorisaient la conception classique selon laquelle les communautés biologiques connaissent un équilibre plus ou moins stable, sauf si elles sont sérieusement perturbées par des activités humaines. Cette idée d'« équilibre naturel » suppose que la compétition interspécifique constitue le principal facteur déterminant la composition des communautés et qu'elle en maintient la stabilité. Dans ce contexte, le modèle de la *stabilité* exprime la tendance d'une communauté à atteindre et à maintenir un équilibre, c'est-à-dire à garder une composition relativement constante pour ce qui est des espèces.

Au début du 20^e siècle, l'un des premiers défenseurs de ce point de vue, F. E. Clements, de la Carnegie Institution à Washington, affirmait que la communauté de végétaux d'un site donné n'avait qu'un état d'équilibre, et que cette *communauté végétale climacique* n'était soumise qu'à l'influence du climat. Selon Clements, les interactions biotiques permettent aux espèces vivant dans cette communauté de fonctionner de façon intégrée, en fait, comme un superorganisme. Le chercheur appuyait son raisonnement sur le fait que certaines espèces de végétaux semblent toujours pousser ensemble. C'est le cas du chêne, de l'érable, du bouleau et du hêtre, dans les forêts décidues du Nord-Est de l'Amérique du Nord.

D'autres écologistes se sont demandé si la plupart des communautés étaient en état d'équilibre ou fonctionnaient comme des tous intégrés. A. G. Tansley, de la Oxford University, a remis en question le concept de communauté végétale climacique en rappelant que les différents types de sols, la topographie et d'autres facteurs créaient de nombreuses communautés potentielles

stables au sein d'une même région. Plutôt que des superorganismes, H. A. Gleason, de la University of Chicago, envisage plutôt les communautés comme des assemblages aléatoires d'espèces réunies par des exigences abiotiques semblables, notamment la température, les précipitations et le type de sol. Gleason et d'autres écologistes ont aussi constaté que les perturbations empêchent de nombreuses communautés d'atteindre un état d'équilibre sur le plan de la diversité ou de la composition. Ces **perturbations** sont des événements comme les tempêtes, les incendies, les inondations, les sécheresses et les activités humaines. Tous ces phénomènes endommagent les communautés, en éliminant des organismes et modifient la disponibilité des ressources.

Considérant cette importance du changement dans les communautés, on a conçu le **modèle du déséquilibre**, selon lequel la plupart des communautés, à la suite des perturbations qu'elles connaissent, sont en continu changement. Même les communautés relativement stables peuvent devenir rapidement déséquilibrées. Nous allons maintenant parler de l'incidence des perturbations sur la structure et la composition des communautés.

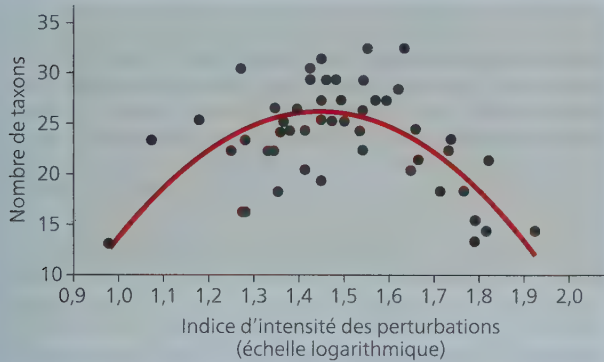
Les types de perturbations

Les types de perturbations, leur fréquence et leur intensité varient d'une communauté à l'autre. Les tempêtes perturbent presque toutes les communautés, même dans les eaux peu profondes des océans, où se fait sentir l'action des vagues. Les incendies sont à l'origine d'importantes perturbations ; en fait, les biomes que sont les prairies tempérées et la forêt méditerranéenne dépendent des incendies pour maintenir leur structure et leur composition spécifique. De nombreux cours d'eau et étangs sont perturbés par des inondations printanières et des sécheresses saisonnières. Les niveaux importants de perturbations sont en général déterminés par une intensité et une fréquence élevées, tandis que les bas niveaux de perturbations peuvent l'être soit par une faible intensité, soit par une faible fréquence.

Selon l'**hypothèse des perturbations de niveau intermédiaire**, les perturbations modérées peuvent créer des conditions qui favorisent une plus grande diversité des espèces que celles de niveau bas ou élevé. En effet, les perturbations d'intensité élevée réduisent la diversité des espèces de la communauté, car elles créent des contraintes environnementales qui dépassent leur seuil de tolérance ou se produisent à une fréquence telle que les espèces dont l'installation ou la croissance est lente ne peuvent vivre. À l'autre extrême, les perturbations de faible intensité peuvent amoindrir la diversité des espèces en permettant aux plus dominantes sur le plan de la compétition d'écarter les moins compétitives. Par contre, les perturbations modérées peuvent favoriser la diversité des espèces en permettant aux moins compétitives d'occuper de nouveaux habitats. Les conditions qu'elles provoquent ne sont pas défavorables au point de dépasser le seuil de tolérance du milieu ou la vitesse de régénération de membres potentiels de la communauté.

Les résultats de nombreuses études portant sur des communautés terrestres et aquatiques appuient l'hypothèse des perturbations modérées. L'une d'elles a été réalisée en Nouvelle-Zélande, où des écologistes ont comparé la richesse spécifique de taxons d'invertébrés vivant dans le lit de cours d'eau exposés à des inondations de fréquence et d'intensité variées (**figure 54.21**). La

▼ **Figure 54.21** L'hypothèse des perturbations modérées mise à l'épreuve. Des chercheurs ont identifié les taxons (espèces ou genre) d'invertébrés en 2 endroits dans chacun des 27 cours d'eau de la Nouvelle-Zélande. Ils ont évalué l'intensité des inondations en chaque endroit à l'aide d'un indice de perturbation des lits de rivière. Le nombre d'invertébrés atteignait un sommet dans les endroits où l'intensité des inondations atteignait un niveau intermédiaire.



richesse spécifique était faible lorsque les inondations survenaient très fréquemment ou très rarement. Les inondations fréquentes empêchaient certaines espèces de s'établir dans le lit des rivières étudiées, mais en situation de rareté, certaines espèces étaient délogées par des compétiteurs plus forts. La richesse spécifique des invertébrés atteignait un sommet dans les cours d'eau inondés à une fréquence et selon une intensité modérées, comme le prédisait l'hypothèse.

Si les perturbations modérées semblent optimiser la diversité des espèces dans certains cas, les petites et grosses perturbations peuvent entraîner des effets importants sur la structure des communautés. Les petites perturbations peuvent créer dans un territoire donné des zones d'habitats différents qui contribuent à maintenir la diversité dans la communauté. Les perturbations à grande échelle sont aussi le lot naturel de nombreuses communautés. La majeure partie du parc national de Yellowstone, par exemple, était occupée par le pin tordu (*Pinus contorta*), une espèce d'arbre qui a besoin des effets rajeunissants d'incendies périodiques. Les cônes du pin tordu restent fermés tant qu'ils ne sont pas exposés à une chaleur intense. Quand un incendie de forêt détruit les arbres reproducteurs, les cônes s'ouvrent et libèrent les graines. La nouvelle génération de pins tordus peut ensuite pousser et se développer grâce aux nutriments libérés par les arbres brûlés et grâce à la lumière que masquaient les plus grands arbres.

Au cours de l'été 1988, de vastes portions du parc national de Yellowstone ont brûlé lors d'une grave sécheresse (figure 54.22a). Dès 1989, plusieurs des zones incendiées du parc étaient déjà couvertes d'une généreuse végétation, ce qui donne à penser que les espèces de cette communauté sont adaptées pour se remettre rapidement d'un incendie (figure 54.22b). Depuis des milliers d'années, en fait, les incendies rasant périodiquement les forêts de pins tordus de Yellowstone et d'autres régions situées plus au nord. À l'opposé, les forêts de pins situées plus au sud ont toujours essuyé des incendies plus fréquents mais de faible intensité. Dans ces forêts, un siècle d'interventions humaines pour étouffer les petits incendies a entraîné une accumulation importante de matières combustibles dans certaines régions et

▼ **Figure 54.22** La régénération après une perturbation à grande échelle. En 1988, l'incendie du parc national de Yellowstone a détruit de grandes surfaces de forêts dominées par le pin tordu (*Pinus contorta*).



(a) Peu de temps après l'incendie. Tous les arbres en avant-plan ont été détruits par le feu, mais on peut voir les arbres intacts en arrière-plan.



(b) Un an après l'incendie. La communauté a commencé à se régénérer. Des plantes herbacées, différentes des espèces qui occupaient le tapis de l'ancienne forêt, recouvrent le sol.

accru le risque d'incendie à grande échelle, auquel les espèces ne sont pas adaptées.

Des études portant sur la communauté forestière de Yellowstone, ainsi que sur de nombreuses autres, indiquent que ces communautés ne connaissent pas l'équilibre, car elles changent sans cesse en raison de perturbations naturelles et de processus internes de croissance et de reproduction. En outre, il est de plus en plus évident que les conditions de déséquilibre constituent en fait la norme pour la plupart des communautés.

La succession écologique

Les modifications de la composition et de la structure des communautés terrestres sont surtout manifestes lorsqu'une perturbation importante comme un glacier ou une éruption volcanique a rasé la végétation. Après de tels bouleversements, diverses espèces pionnières colonisent le territoire, puis, progressivement, cèdent leur place à d'autres espèces, lesquelles à leur tour sont remplacées par d'autres. On appelle ce processus **succession écologique**. Lorsqu'il s'amorce dans un territoire stérile encore dépourvu de sol, par exemple sur une île

volcanique nouvellement formée ou sur les débris de roches (till ou moraine) laissés par le retrait d'un glacier, ce processus porte le nom de **succession écologique primaire**.

Durant la succession écologique primaire, les seules formes de vie présentes alors sont souvent des eucaryotes unicellulaires et des procaryotes. Puis, des lichens et des mousses croissant à partir de spores amenées par le vent constituent les premiers organismes photosynthétiques macroscopiques à coloniser le territoire. Le sol se développe graduellement, au fur et à mesure que se désagrège la roche et que s'accumule la matière organique en décomposition des espèces pionnières. Une fois que le sol s'est formé, les lichens et les mousses sont remplacés progressivement par un autre type de végétation, tels les herbes, les arbustes et les arbres qui poussent à partir des graines transportées par le vent ou des animaux. Pour finir, des végétaux peuvent coloniser un territoire et devenir la forme végétale dominante de la communauté. Pour qu'une succession écologique primaire donne une telle communauté, il faut des centaines, voire des milliers d'années.

Trois grands processus peuvent intervenir dans la succession écologique entre les espèces pionnières et celles qui s'établissent ultérieurement. Les espèces pionnières peuvent *faciliter* l'apparition des espèces plus tardives en leur rendant le milieu plus favorable. Par exemple, elles peuvent rendre le sol plus fertile. Par ailleurs, les espèces pionnières peuvent *inhiber* l'établissement des espèces qui les remplacent. Ainsi, ces dernières réussissent à coloniser un territoire en dépit des activités des espèces pionnières et non à cause d'elles. Enfin, les espèces pionnières peuvent être complètement indépendantes de celles qui les suivent; autrement

dit, ces dernières *tolèrent* les conditions créées plus tôt, mais ne sont ni favorisées ni gênées par leurs prédécesseurs.

La recherche la plus complète que les écologistes ont menée a porté sur la succession écologique primaire du till (dépôt glaciaire) de Glacier Bay, dans le Sud-Est de l'Alaska, d'où les glaciers se sont retirés sur plus de 100 km depuis 1760 (**figure 54.23**). En étudiant les communautés qui ont colonisé les tills en différents points depuis l'embouchure de la baie, les écologistes peuvent examiner des stades de succession différents. **1** Le till exposé est colonisé par diverses *espèces pionnières*, dont les hépatiques, les mousses, les épilobes à feuilles étroites (*Epilobium angustifolium*), les dryades (*Dryas drummondii* et *D. integrifolia*, des herbacées) et les saules (*Salix spp.*). **2** Environ trois décennies plus tard, les dryades dominent la communauté végétale. **3** Puis, en quelques décennies, le territoire est envahi par les aulnes (*Alnus sp.*), qui finissent par former des bosquets denses d'une hauteur s'élevant parfois à 9 m. **4** Au cours des deux siècles qui suivent, ces peuplements d'aulnes sont envahis par l'épinette de Sitka (*Picea sitchensis*), puis par des pruches de l'Ouest (*Tsuga heterophylla*) et subalpines (*T. mertensiana*). Sur les surfaces mal drainées, les sphaignes (*Sphagnum spp.*), qui contiennent de l'eau et acidifient le sol, envahissent le tapis forestier de cette forêt d'épinettes et de pruches, et finissent par les tuer. Ainsi, environ 300 ans après le retrait du glacier, la végétation se compose de tourbières à sphaignes sur les plateaux mal drainés et de forêts d'épinettes et de pruches sur les pentes bien drainées.

La succession sur les tills est reliée aux changements qui se produisent dans les nutriments du sol et à d'autres facteurs

▼ **Figure 54.23** Le retrait d'un glacier et la succession primaire à Glacier Bay, en Alaska. Les différents tons de bleu sur la carte illustrent le recul du glacier depuis 1760, d'après des descriptions historiques.



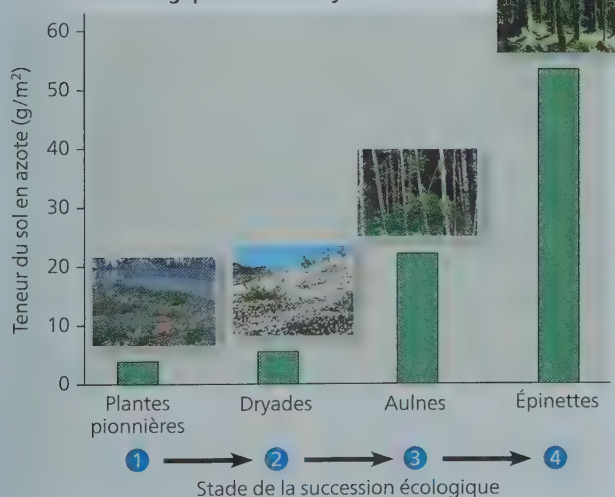
environnementaux découlant de la transformation de la végétation. Comme le sol dénudé après le retrait du glacier contient peu d'azote, presque toutes les espèces pionnières commencent la succession écologique par une faible croissance et des feuilles jaunes, en raison de cet apport insuffisant. Les dryades et, particulièrement, les aulnes, font exception à cette règle. Ces espèces abritent des bactéries symbiotiques qui fixent le diazote (N_2) atmosphérique (voir la photographie de cette page et la figure 37.12). Dans le sol, la teneur en azote s'élève rapidement au cours du stade de succession des aulnes et continue d'augmenter durant le stade des épinettes (figure 54.24). Les plantes pionnières modifient les propriétés du sol, qui facilite alors la colonisation par de nouvelles espèces durant la succession écologique.

Contrairement à la succession primaire, la **succession écologique secondaire** se met en place après une perturbation qui a détruit la végétation, tout en laissant le sol intact. C'est ce qui s'est produit dans le parc de Yellowstone après les incendies de 1988 (voir la figure 54.22). Il arrive parfois que la succession écologique secondaire ramène le territoire à son état original ou presque. Par exemple, dans les régions déboisées à des fins agricoles et laissées à l'abandon, la végétation qui recolonise initialement le territoire est souvent constituée d'espèces herbacées qui poussent à partir de graines transportées par le vent ou les animaux. Si le territoire n'a pas subi d'incendie ou de

► **Racine d'aulne montrant un amas de nodules contenant des bactéries fixatrices d'azote.**



▼ **Figure 54.24** Les changements dans la concentration d'azote du sol durant la succession écologique à Glacier Bay.



FAITES DES LIENS ► La figure 37.12 illustre deux types de fixation de l'azote atmosphérique par des procaryotes. Quel type de fixation de l'azote se produira durant les premiers stades de succession primaire, avant l'apparition de végétation ?

pâturage excessif, des arbustes finissent par remplacer la plupart des espèces herbacées. Par la suite, des peuplements d'arbres succèdent aux arbustes.

Les perturbations d'origine humaine

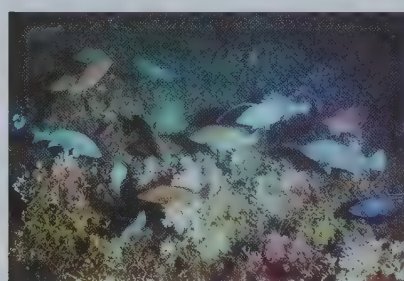
La succession écologique est une réaction à la perturbation de l'environnement, et le plus grand facteur de perturbation est aujourd'hui l'activité humaine. L'aménagement agricole a bouleversé ce qui était auparavant les vastes plaines herbeuses des prairies tempérées d'Amérique du Nord.

On décime à une vitesse effrénée les forêts tropicales humides pour la production du bois de construction, pour le pâturage et pour les terres agricoles. En Afrique, des siècles de surpâturage et d'exploitation agricole anarchique ont transformé les prairies à rythme saisonnier en étendues stériles. Cette détérioration n'est sans doute pas étrangère aux famines qui frappent une partie de ce continent.

Les activités humaines perturbent les écosystèmes marins tout autant que les écosystèmes terrestres. Le chalutage, une technique de pêche qui consiste à draguer le fond à l'aide de grands filets en forme d'entonnoir, produit des effets comparables à ceux de la coupe à blanc ou du labourage d'un champ. Le chalut racle le fond océanique et déloge les coraux et les autres organismes qui y vivent ainsi que les sédiments marins (figure 54.25). Au cours d'une année type, les chalutiers draguent l'équivalent de la superficie de l'Amérique du Sud, une zone 150 fois plus grande que la superficie de coupe à blanc effectuée chaque année.

Comme les perturbations d'origine humaine sont souvent graves, elles diminuent généralement la diversité spécifique au sein des communautés. Au chapitre 56, nous examinerons de plus près les conséquences des perturbations causées par les activités humaines sur la diversité de la vie.

▼ **Figure 54.25** La perturbation du fond de l'océan par le chalutage. Ces photos montrent le fond de l'océan du Nord-Ouest de l'Australie, avant et après le passage des chalutiers de pêche hauturière.



◀ **Avant le chalutage.**



► **Après le chalutage.**

1. Pourquoi les perturbations de forte intensité et de faible intensité réduisent-elles la diversité des espèces ? Pourquoi les perturbations d'intensité modérée la favorisent-elles ?
2. Pendant la succession écologique, comment les espèces pionnières peuvent-elles faciliter l'arrivée d'autres espèces ?
3. **ET SI ?** ► La plupart des prairies subissent périodiquement des incendies. Si ces perturbations étaient relativement modestes, en quoi la diversité des espèces de la prairie serait-elle probablement affectée si aucun incendie ne se produisait pendant 100 ans ? Expliquez votre réponse.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

Des facteurs biogéographiques influent sur la biodiversité des communautés

Nous avons examiné jusqu'à maintenant les facteurs à petite échelle, ou locaux, qui influent sur la diversité des communautés, y compris les effets imputables aux interactions des espèces, aux espèces dominantes et aux nombreux types de perturbations. Des facteurs biogéographiques à grande échelle contribuent à la prodigieuse diversité que présentent les communautés biologiques. Les contributions de deux facteurs biogéographiques en particulier – la latitude d'une communauté et l'étendue qu'elle occupe – font l'objet d'études depuis plus d'un siècle.

Les gradients latitudinaux

Dans les années 1850, Charles Darwin et Alfred Wallace ont tous les deux signalé que la vie végétale et animale était généralement plus abondante et plus diversifiée dans les régions tropicales que dans les autres parties de la planète. Depuis, de nombreux chercheurs ont confirmé cette observation. Par exemple, une étude a permis de découvrir qu'un territoire de 6,6 ha (1 hectare [ha] = 10 000 m²), en Malaisie tropicale, compte 711 espèces d'arbres. Comparez cette richesse spécifique avec une forêt décidue tempérée du Michigan, aux États-Unis, qui contient généralement de 10 à 15 espèces sur un terrain de 2 ha. L'Europe de l'Ouest au nord des Alpes, soit un territoire d'une superficie de plus de 2 millions de kilomètres carrés, ne possède, quant à elle, que 50 espèces d'arbres. Plusieurs groupes d'animaux démontrent des gradients latitudinaux similaires. Par exemple, on trouve plus de 200 espèces de fourmis au Brésil contre 7 en Alaska.

Les deux facteurs déterminants susceptibles d'influer sur les gradients latitudinaux de cette richesse spécifique sont l'évolution et le climat. À l'échelle du temps de l'évolution, une série d'événements de spéciation peut entraîner l'augmentation de la richesse spécifique dans une communauté (voir le concept 24.2). De plus, les communautés tropicales sont généralement plus vieilles que les communautés tempérées ou polaires, qui, elles, ont dû « repartir à zéro » plusieurs fois à la suite de perturbations majeures comme les glaciations. Il se peut donc que la diversité des espèces soit plus grande dans les communautés tropicales simplement parce que les événements de spéciation ont eu plus de temps pour s'y produire que dans les communautés tempérées ou polaires.

Le climat est un autre facteur susceptible d'influer sur les gradients latitudinaux de richesse spécifique et de diversité. Dans les communautés terrestres, les deux principaux facteurs climatiques qui influent sur la biodiversité sont la lumière du soleil et les précipitations, que les régions tropicales reçoivent en abondance. On peut combiner ces facteurs en mesurant la vitesse d'**évapotranspiration** d'une communauté, soit l'évaporation de l'eau du sol et de celle des végétaux. L'évapotranspiration, qui est déterminée par le rayonnement solaire, la température et la disponibilité de l'eau, est beaucoup plus élevée dans les régions chaudes, où les précipitations sont abondantes, que dans les régions froides ou de faibles précipitations. L'*évapotranspiration potentielle*, une mesure de la perte potentielle d'eau qui suppose que l'eau est toujours disponible, dépend de l'importance du rayonnement solaire et de la température ; c'est dans les régions chaudes où le rayonnement solaire est important qu'elle est la plus élevée. Il existe une corrélation entre la richesse spécifique des végétaux et des animaux et les deux mesures d'évapotranspiration, comme on le voit dans la **figure 54.26**.

Les effets de l'étendue géographique

En 1807, l'explorateur et naturaliste Alexander von Humboldt a décrit l'un des premiers profils de richesse spécifique, la **courbe aire-espèces** : tous les autres facteurs étant égaux, plus la région géographique d'une communauté est grande, plus le nombre d'espèces y est élevé. Une des explications possibles de cette courbe est que les régions étendues offrent une plus grande diversité d'habitats et de microhabitats que les petits territoires. En biologie de la conservation, les courbes aire-espèces qui représentent les taxons importants d'une communauté aident à prédire comment la perte d'un certain habitat influera sur la biodiversité.

POUR APPROFONDIR ■ La première description mathématique de la relation aire-espèces remonte à une centaine d'années et elle reste la plus utilisée. Elle a pour formule :

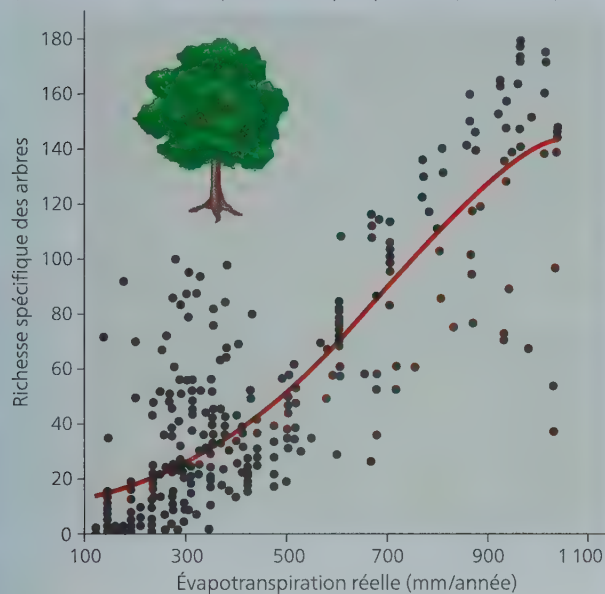
$$S = cA^z$$

où S est le nombre d'espèces vivant dans un habitat, c , une constante, et A , l'aire de cet habitat. L'exposant z indique combien d'espèces de plus on devrait trouver dans un habitat à mesure que son aire augmente. Dans un graphique log-log de S en fonction de A , z est la pente de la droite qui relie les points. Lorsque la valeur de $z = 1$, la relation entre le nombre d'espèces et l'aire est linéaire, ce qui signifie qu'on devrait trouver 10 fois plus d'espèces dans un habitat dont l'aire est 10 fois plus grande. Dans les années 1960, les écologistes américains Robert H. MacArthur et Edward O. Wilson ont vérifié les prédictions de la relation aire-espèces en examinant le nombre d'animaux et de végétaux vivant sur différentes chaînes d'îles. Par exemple, sur les îles de la Sonde, en Malaisie, ils ont constaté que le nombre d'espèces d'oiseaux augmentait avec l'aire de l'île, la valeur de z atteignant 0,4 (**figure 54.27**). Cette étude et plusieurs autres ont montré que z se situe habituellement entre 0,2 et 0,4.

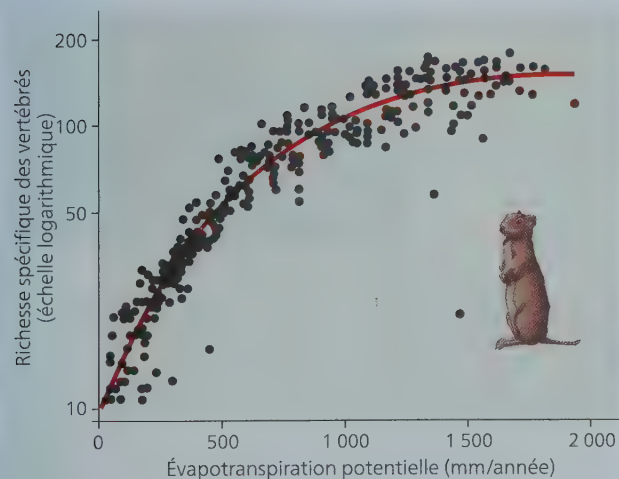
Si les pentes des différentes courbes aire-espèces varient, le concept fondamental de l'augmentation de la biodiversité en fonction de l'aire s'applique dans une multitude de situations, qui vont de l'étude de la diversité des fourmis en Nouvelle-Guinée au nombre d'espèces végétales présentes sur des îles de tailles différentes. ■

▼ **Figure 54.26** L'énergie, l'eau et la richesse spécifique.

(a) La mesure la plus prévisible de l'augmentation de la richesse spécifique des arbres d'Amérique du Nord est l'évapotranspiration réelle, tandis que (b) la mesure la plus prévisible de l'augmentation de la richesse spécifique des vertébrés d'Amérique du Nord est l'évapotranspiration potentielle. Les valeurs d'évapotranspiration sont exprimées sous forme d'équivalents de précipitations (mm/année).



(a) Arbres

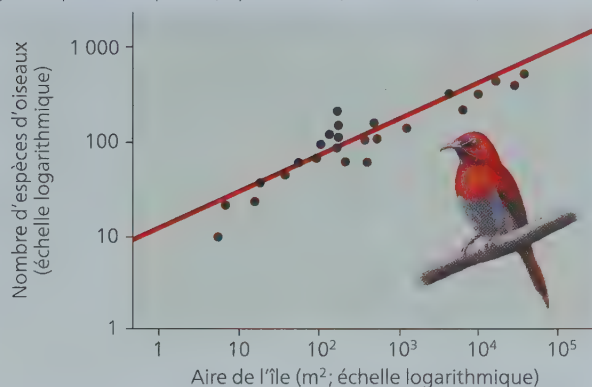


(b) Vertébrés

Le modèle de l'équilibre insulaire

Étant donné leur isolement et leurs petites dimensions, les îles constituent d'excellents sites pour l'étude des facteurs biogéographiques qui influent sur la diversité spécifique. Par « îles », nous entendons non seulement les terres émergées de l'océan, mais aussi les enclaves du milieu terrestre comme les lacs et les pics montagneux séparés par des basses terres, ou des fragments d'habitats, c'est-à-dire, toute parcelle entourée d'un milieu non

▼ **Figure 54.27** La richesse spécifique et l'aire d'une île. Le nombre d'espèces d'oiseaux vivant sur les îles de la Sonde, en Malaisie, augmente proportionnellement à l'aire de l'île. La pente de la droite la mieux ajustée qui relie les points (le paramètre z) est d'environ 0,4.



favorable pour les espèces de l'« île ». Au cours de leurs travaux sur la relation aire-espèces, MacArthur et Wilson ont également proposé une méthode permettant de prédire la richesse spécifique insulaire (**figure 54.28**). Selon cette méthode, la richesse spécifique d'une population insulaire dépend de l'équilibre entre le taux d'immigration des nouvelles espèces et le taux d'extinction des espèces déjà présentes.

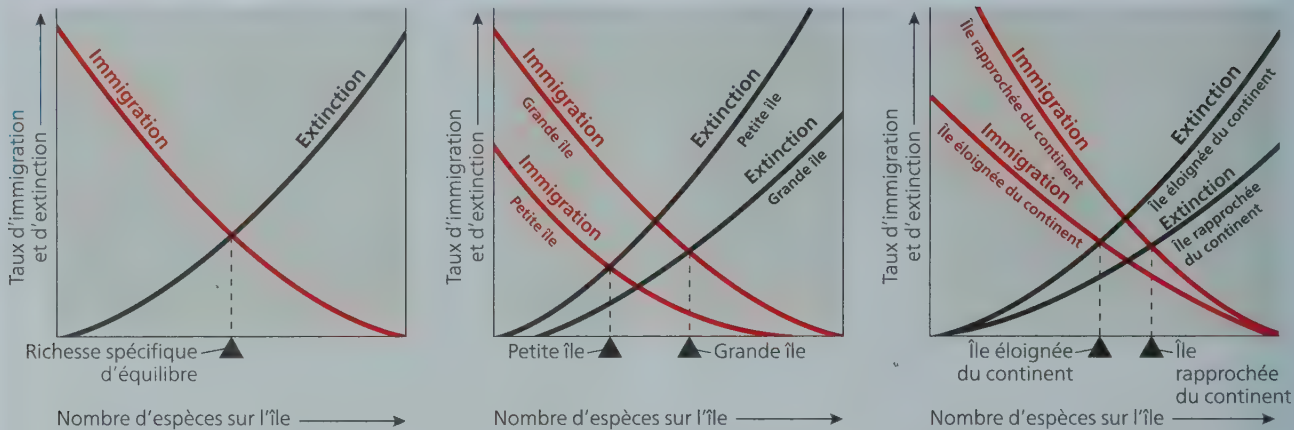
Dans la figure 54.28a, remarquez que le taux d'immigration *diminue* à mesure que le nombre d'espèces sur l'île grandit, tandis que le taux d'extinction *augmente*. Pour comprendre pourquoi il en est ainsi, considérons une île océanique nouvellement formée. En tout temps, les taux d'immigration et d'extinction dépendent du nombre d'espèces déjà présentes dans l'île. Le taux d'immigration diminue au fur et à mesure qu'augmente le nombre d'espèces insulaires, car les nouveaux arrivants ont de plus en plus de chances d'appartenir à une espèce déjà représentée. Parallèlement, le taux d'extinction augmente, car la probabilité d'exclusion compétitive s'accroît au fur et à mesure qu'augmente le nombre d'espèces habitant l'île.

Les taux dépendent eux-mêmes de deux variables importantes : les dimensions de l'île et la distance qui la sépare du continent. En règle générale, le taux d'immigration est faible dans les petites îles, car les colonisateurs potentiels ont plus de difficulté à « trouver » une petite île qu'une grande île (figure 54.28b). En outre, le taux d'extinction est plus élevé dans les petites îles que dans les grandes, car elles contiennent généralement peu de ressources et d'habitats, et leurs populations ont des tailles plus petites. Quant à la distance entre l'île et le continent, elle importe dans la mesure où, à superficie égale, le taux d'immigration est généralement plus élevé dans une île rapprochée que dans une île éloignée (figure 54.28c). Grâce à l'arrivée de nouveaux individus, les espèces peuvent plus facilement maintenir leur présence sur une île rapprochée et éviter l'extinction.

Le modèle de MacArthur et Wilson est appelé *modèle de l'équilibre insulaire*, car il cherche à montrer qu'un équilibre est atteint lorsque le taux d'immigration équivaut au taux d'extinction. À l'atteinte du point d'équilibre, le nombre d'espèces vivant sur l'île dépend des dimensions de l'île et de la distance qui la sépare du continent. Un équilibre écologique est, cela va de soi,

▼ **Figure 54.28** Le modèle de l'équilibre de la biogéographie insulaire de MacArthur et de Wilson.

Le triangle noir montre la richesse spécifique d'équilibre prédite.



(a) Taux d'immigration et d'extinction.

La richesse spécifique d'une population insulaire dépend de l'équilibre entre le taux d'immigration des nouvelles espèces (courbe rouge) et le taux d'extinction des espèces déjà présentes (courbe noire).

(b) Effet de la superficie de l'île.

Dans les grandes îles, le taux d'immigration est plus élevé et le taux d'extinction plus faible que dans les petites îles. Ainsi, la richesse spécifique d'équilibre est supérieure dans les grandes îles.

(c) Effet de la distance par rapport au continent.

Les îles qui sont rapprochées du continent tendent à avoir une richesse spécifique d'équilibre supérieure à celle des îles éloignées, car le taux d'immigration est plus élevé et le taux d'extinction plus faible dans les premières que dans les secondes.

ET SI ? ► Supposons que les niveaux de la mer diminuent considérablement la taille de l'île présentée en (a). Quel en serait l'effet (1) sur les tailles des populations déjà présentes sur l'île; (2) sur la courbe d'extinction montrée ci-dessus; et (3) sur la richesse spécifique d'équilibre prédite ?

toujours dynamique. Bien que le nombre d'espèces finisse par se stabiliser à une valeur constante, l'immigration et l'extinction se poursuivent; c'est pourquoi la composition spécifique varie légèrement avec le temps.

En 1967, Dan Simberloff, alors étudiant sous la direction d'Edward O. Wilson, à la Harvard University, a testé le modèle de l'équilibre insulaire dans une expérience effectuée sur six îlots de mangrove dans la région des Keys en Floride (figure 54.29). Les chercheurs ont d'abord méticuleusement identifié et dénombré toutes les espèces d'arthropodes sur chaque îlot. Comme le prédisait le modèle, ils ont trouvé plus d'espèces sur les îlots plus grands et plus rapprochés du continent. Ils ont ensuite traité par fumigation quatre des six îlots avec du bromure de méthyle afin de tuer tous les arthropodes. Après environ une année, la richesse spécifique des arthropodes sur ces îlots avait augmenté et atteignait pratiquement les valeurs d'avant la fumigation (figure 54.30). L'îlot le plus rapproché du continent est celui qui s'est rétabli le plus rapidement, et c'est dans l'îlot le plus éloigné que le rétablissement a été le plus lent. Sur les deux autres îlots (qui n'avaient pas été soumis à la fumigation et qui, donc, étaient les îlots témoins) le nombre d'espèces d'arthropodes est demeuré à peu près constant au cours de l'expérience.

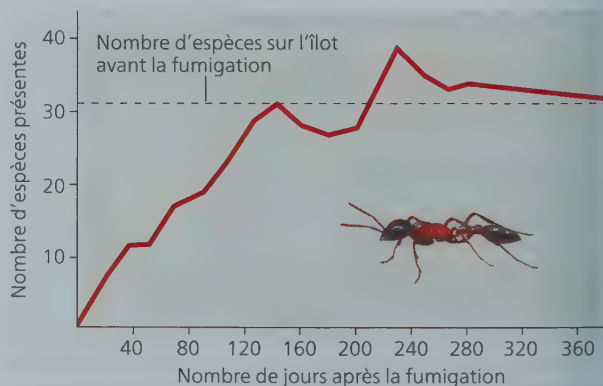
Sur de longues périodes, les perturbations abiotiques survenant sur les îles, comme les tempêtes, les adaptations évolutives et la spéciation, modifient généralement la composition spécifique et la structure des communautés. Néanmoins, le modèle de l'équilibre insulaire est largement utilisé en biologie de la conservation, particulièrement pour la conception de réserves et comme point de départ pour prédire les effets de la perte d'habitats sur la diversité spécifique.

► **Figure 54.29**
Un îlot de mangrove.

Les îles étudiées par Simberloff et Wilson étaient en fait de petits îlots qui comptaient chacun une seule mangrove ou quelques-unes.



▼ **Figure 54.30** La mise à l'épreuve du modèle de l'équilibre insulaire. Ce diagramme présente les résultats relatifs à un des îlots étudiés. Le nombre d'espèces d'arthropodes a augmenté avec le temps; après 240 jours, il atteignait une valeur comparable à celle observée sur l'îlot avant le début de l'expérience.



1. Formulez deux hypothèses qui expliquent pourquoi la diversité des espèces est plus grande dans les régions tropicales que dans les régions tempérées et polaires.
2. Précisez comment les dimensions d'une île et la distance qui la sépare du continent influent sur sa richesse spécifique.
3. **ET SI ?** ► Selon le modèle de l'équilibre insulaire de MacArthur et Wilson, à quelles différences pourrait-on s'attendre entre la richesse spécifique d'oiseaux sur les îles et la richesse spécifique de serpents et de lézards ? Expliquez votre réponse.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

Des agents pathogènes modifient la structure des communautés locales et mondiales

Après avoir décrit plusieurs facteurs importants dans la structuration des communautés biologiques, nous terminons ce chapitre en examinant les interactions dans lesquelles interviennent des **agents pathogènes**, qu'il s'agisse de microorganismes, de virus, de viroïdes ou de prions. (Les viroïdes et les prions sont des molécules d'ARN et des protéines qui possèdent toutes deux un pouvoir infectieux ; voir le concept 19.3.) Comme les scientifiques en sont venus à le constater au cours des dernières décennies, les effets des agents pathogènes sur la structuration des communautés sont universels.

Comme nous le verrons plus loin, les agents pathogènes peuvent modifier rapidement et en profondeur la structure d'une communauté. Leurs effets sont particulièrement évidents lorsqu'ils sont introduits dans un nouvel habitat, comme dans le cas du chancre du châtaignier et du champignon parasite qui l'a causé (voir le concept 54.2). La virulence d'un agent pathogène dans un nouvel habitat s'explique par le fait que les populations hôtes n'ont pas eu le temps d'acquiescer une résistance par la sélection naturelle. Le champignon responsable du chancre du châtaignier a eu des effets beaucoup plus remarquables sur le châtaignier d'Amérique que sur les espèces de châtaigniers asiatiques que l'on trouve dans son habitat d'origine. Il en est de même des humains, eux aussi très vulnérables aux maladies émergentes que notre économie de plus en plus mondialisée tend à répandre. Les écologistes mettent leurs connaissances à profit pour tenter de dépister et de contrôler les agents pathogènes à l'origine de ces maladies.

Les agents pathogènes et la structure de la communauté

On peut mettre en lumière l'incidence écologique de la maladie en montrant comment les agents pathogènes affectent les communautés des récifs coralliens. La maladie des bandes blanches, causée par un agent pathogène inconnu, a profondément transformé la structure et la composition des récifs des Caraïbes. La maladie tue les coraux en détruisant des bandes de tissus allant de la base du corail jusqu'à l'extrémité de ses branches.

Elle a ainsi entraîné la disparition de la corne de cerf (*Acropora cervicornis*) des Caraïbes depuis les années 1980. Les populations de cornes d'élan (*Acropora palmata*) ont également été décimées. Or, ces coraux constituent des habitats déterminants pour les homards (*Homarus spp.*), les vivaneaux (*Lutjanidae spp.*) et pour d'autres espèces de poissons aussi. Les coraux qui meurent sont rapidement envahis par les algues, et les poissons-chirurgiens (*Acanthuridae sp.*) ainsi que d'autres herbivores friands d'algues finissent par dominer la communauté. Tôt ou tard, les coraux s'étiolent sous l'effet des tempêtes et d'autres perturbations. La structure tridimensionnelle complexe des récifs coralliens disparaît, au détriment de la diversité.

Les agents pathogènes influent aussi sur la structure des communautés des écosystèmes terrestres. Prenons l'exemple de l'encre des chênes rouges (*Quercus rubra*), une maladie découverte récemment causée par un eucaryote unicellulaire de type oomycète, *Phytophthora ramorum* (voir le concept 28.6). L'encre des chênes rouges a été décrite pour la première fois en 1995 en Californie, lorsque des randonneurs ont signalé la présence d'arbres mourants autour de la baie de San Francisco. En 2014, la maladie s'était propagée sur plus de 1 000 km et avait tué plus d'un million de chênes et d'autres arbres du centre de la côte californienne jusqu'au sud de l'Oregon. La disparition de ces arbres a causé une diminution de l'abondance d'au moins cinq espèces d'oiseaux, dont le pic glandivore (*Melanerpes formicivorus*) et la mésange unicolore (*Baeolophus inornatus*), qui trouvaient dans ces forêts de chênes un habitat propice et une source d'alimentation. S'il n'existe pour l'instant aucun moyen d'enrayer l'encre des chênes rouges, les scientifiques ont récemment séquencé le génome de *P. ramorum* dans l'espoir de trouver un moyen de combattre cet agent pathogène.

Par leurs activités, les humains transportent les agents pathogènes partout dans le monde et le font à un rythme sans précédent. Les analyses génétiques de séquences d'ADN donnent à penser que *P. ramorum* a probablement été introduit en Amérique du Nord depuis l'Europe par le commerce horticole. D'autres envahisseurs ont été suivis à la trace. C'est le cas d'*Ophiostoma ulmi*, originaire d'Asie, qui a été introduit aux Pays-Bas, où il a commencé à attaquer les ormes, d'où le nom de *maladie hollandaise de l'orme* (graphiose de l'orme). Après s'être répandue dans toute l'Europe, la graphiose a fait son apparition en Amérique du Nord en 1928, causant d'immenses dégâts dans les populations d'ormes américains (*Ulmus americana*). À cause des échanges commerciaux et de la circulation des personnes d'un continent à l'autre, les agents pathogènes responsables de maladies humaines se répandent également. Récemment, le virus H1N1, responsable de la « grippe porcine » chez l'humain, a été détecté pour la première fois à Veracruz, au Mexique, au début de 2009. Il a rapidement fait le tour du monde lorsque des personnes infectées ont pris l'avion pour se rendre dans d'autres pays. En 2011, cette pandémie mondiale de grippe avait tué plus de 18 000 personnes, mais il se peut que le nombre de morts ait été beaucoup plus élevé, en réalité, puisque bon nombre de personnes qui présentaient des symptômes grippaux et qui sont décédées n'ont pas subi de tests de dépistage du virus H1N1.

L'écologie des communautés et les zoonoses

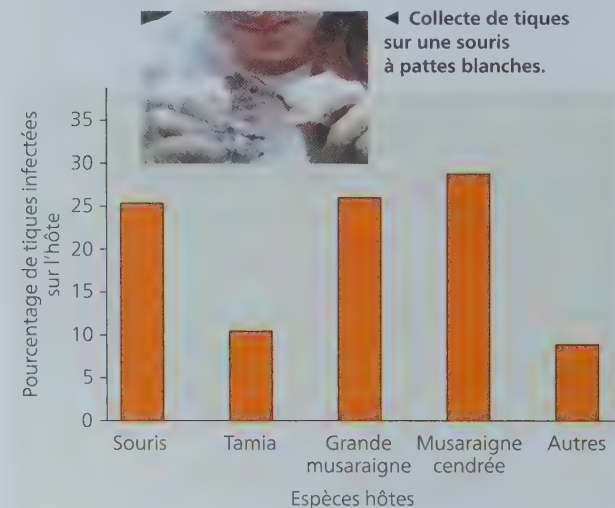
Les **agents zoonotiques** sont à l'origine des trois quarts des maladies humaines émergentes et d'un grand nombre de maladies

établies parmi les plus dévastatrices. Ces agents sont transmis aux humains par l'intermédiaire de certains animaux, soit par contact direct avec un animal infecté ou par l'entremise d'un **vecteur**, c'est-à-dire une espèce qui sert d'intermédiaire. Les vecteurs responsables de la propagation de zoonoses sont souvent des parasites, notamment les tiques, les poux et les moustiques.

En déterminant la communauté dans laquelle vivent les hôtes et les vecteurs d'un agent pathogène, on peut prévenir des maladies telles que la maladie de Lyme, transmise par les tiques. Les scientifiques ont cru pendant des années que la souris à pattes blanches (*Peromyscus leucopus*) était l'hôte principal de l'agent pathogène responsable de la maladie de Lyme, la bactérie *Borrelia burgdorferi*, car les souris sont une cible de choix pour les jeunes tiques. Or, après avoir relâché dans la nature des souris vaccinées contre la maladie de Lyme, les chercheurs ont constaté que le nombre de tiques infectées ne changeait pratiquement pas. Ce constat a poussé des biologistes de New York à chercher d'autres hôtes de l'agent zoonotique. À leur grande surprise, ils ont découvert que deux espèces de musaraignes avaient été les hôtes de plus de la moitié des tiques examinées (figure 54.31). L'identification des espèces hôtes dominantes d'un agent pathogène fournit de l'information qu'on peut ensuite utiliser pour contrôler les principaux hôtes responsables de la propagation de maladies.

Les connaissances sur les interactions des communautés permettent aux écologistes de suivre la dissémination des zoonoses. La grippe aviaire, par exemple, est causée par des virus très contagieux transmis par la salive et les excréments des oiseaux (voir le concept 19.3). La plupart de ces virus sont peu virulents chez les oiseaux sauvages, mais ils causent souvent des symptômes

▼ **Figure 54.31** Deux hôtes inattendus de l'agent pathogène responsable de la maladie de Lyme. Des données écologiques combinées à des analyses génétiques ont permis aux scientifiques de montrer que plus de la moitié des tiques porteuses de la maladie de Lyme ont contracté l'infection en se nourrissant sur la grande musaraigne (*Blarina brevicauda*) et la musaraigne cendrée (*Sorex cinereus*).



FAITES DES LIENS ► Le concept 23.1 décrit la variation des caractères héréditaires au sein des populations. Dans les populations de musaraignes de différentes régions, comment la variation des caractères héréditaires pourrait-elle influencer sur le nombre de tiques infectées ?

beaucoup plus importants chez les oiseaux domestiques, qui constituent le réservoir le plus courant d'infections humaines. Depuis 2003, une souche virale en particulier, appelée H5N1, a décimé des centaines de millions de volailles et tué plus de 300 personnes. En 2015, par exemple, H5N1 était l'une des trois souches de grippe aviaire qui se sont propagées dans les fermes aviaires des États-Unis, tuant plus de 40 millions d'oiseaux. Cette épidémie a été dévastatrice pour l'industrie avicole, sans toutefois affecter les humains.

Les programmes de lutte qui consistent à mettre les oiseaux domestiques en quarantaine ou à suivre leurs déplacements risquent de s'avérer inefficaces si le virus de la grippe aviaire voyage naturellement grâce aux oiseaux sauvages. De 2003 à 2006, la souche virale H5N1 s'est propagée rapidement de l'Asie du Sud-Est vers l'Europe et l'Afrique, mais elle ne s'était toujours pas manifestée en Australie et dans les Amériques au milieu de l'année 2010. L'Alaska est le point d'entrée des Amériques le plus probable pour les oiseaux sauvages infectés, soit les canards, les oies et les oiseaux de rivage, qui migrent d'Asie en traversant la mer de Béring chaque année. Les écologistes étudient la propagation du virus en piégeant et en testant les oiseaux migrateurs et résidents en Alaska (figure 54.32).

Nous nous sommes ici attardés à l'écologie des communautés, mais les agents pathogènes sont également très sensibles aux modifications de l'environnement physique. Pour contrôler des agents pathogènes et les maladies qu'ils causent, les scientifiques doivent adopter une perspective écosystémique : celle-ci leur fournit une connaissance intime des modes d'interaction des agents pathogènes avec les autres espèces ainsi qu'avec tous les aspects de leur environnement. Les écosystèmes sont le sujet du chapitre 55.

▼ **Figure 54.32** Sur la piste de la grippe aviaire. Dans le cadre d'un projet de dépistage de la maladie, Travis Booms, étudiant de 3^e cycle, place une bague sur la patte d'un faucon gerfaut (*Falco rusticolus*).



RETOUR SUR LE CONCEPT **54.5**

1. Qu'est-ce qu'un agent pathogène ?
2. **ET SI ?** ► La rage, une maladie virale chez les mammifères, n'existe pas dans les îles Britanniques. Si vous y étiez responsable de la lutte contre les maladies, quelles mesures pratiques pourriez-vous adopter pour empêcher le virus de la rage d'atteindre ces côtes ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

RÉVISION DU CHAPITRE 54



Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux **animations**, aux **exercices** et à la plateforme d'**anatomie interactive**.

Résumé des concepts clés

CONCEPT 54.1

Les interactions d'une communauté sont classées selon qu'elles sont utiles, nuisibles ou sans effet sur les espèces concernées (p. 1332 à 1339)

- Les **interactions interspécifiques** ont une incidence sur la survie et la reproduction des espèces concernées. Comme le montre le tableau, ces interactions sont regroupées dans trois grandes catégories : la compétition, l'exploitation et les interactions positives.

Interaction interspécifique	Description
Compétition (-/-)	Deux espèces ou plus se disputent une ressource en quantité limitée.
Exploitation (+/-)	Une espèce est avantagée par le fait qu'elle se nourrit d'autres espèces, qui s'en trouvent désavantagées. L'exploitation inclut les interactions suivantes :
Prédation	Une espèce (le prédateur) en tue une autre (la proie) pour la manger.
Herbivorisme	Un herbivore mange une partie d'une plante ou d'une algue.
Parasitisme	Le parasite obtient sa nourriture au détriment d'un autre organisme, appelé hôte.
Interactions positives (+/+ ou +/0)	Ces interactions procurent un avantage aux deux espèces, ou alors à une seule espèce, mais sans nuire à l'autre. Les interactions positives incluent les suivantes :
Mutualisme (+/+)	L'interaction bénéficie aux deux espèces.
Commensalisme (+/0)	L'interaction bénéficie à l'une des deux espèces, mais n'influe pas sur l'autre.

- L'**exclusion compétitive** pose que deux espèces se disputant les mêmes ressources ne peuvent coexister indéfiniment au même endroit. Le **partage des ressources** est la différenciation des **niches écologiques** qui permet à des espèces de coexister dans une communauté.

? Pour chacune des interactions énumérées dans le tableau, nommez deux espèces qui illustrent la situation.

CONCEPT 54.2

La diversité et la structure trophique caractérisent les communautés biologiques (p. 1339 à 1346)

- La **diversité des espèces** dépend du nombre d'espèces présentes dans une communauté (sa **richesse spécifique**) et de leur **abondance relative**.
- Les communautés plus diversifiées produisent généralement plus de **biomasse** et leur croissance varie moins d'une année à l'autre que les communautés moins diversifiées. Elles résistent également mieux à l'invasion par des espèces exotiques.

- La **structure trophique** est un facteur déterminant dans la dynamique des communautés. Les **chaînes alimentaires** lient les niveaux trophiques, des producteurs aux carnivores de niveaux supérieurs. Les chaînes alimentaires ramifiées et les interactions trophiques complexes forment des **réseaux trophiques**.
- Les **espèces dominantes** sont celles qui deviennent les plus abondantes dans une communauté. Les **espèces clés de voûte** sont des espèces relativement rares qui exercent une influence disproportionnée sur la structure d'une communauté. Les **ingénieurs d'écosystèmes** influent sur la structure d'une communauté par les changements qu'ils apportent au milieu physique.
- Le **modèle ascendant** suppose une influence unidirectionnelle de bas en haut des niveaux trophiques ; selon ce modèle, les nutriments et d'autres facteurs abiotiques sont les principaux déterminants de la structure d'une communauté, y compris de l'abondance des producteurs primaires. Quant au **modèle descendant**, il suppose que chacun des niveaux trophiques est commandé par le niveau supérieur, ce qui fait que les prédateurs déterminent le nombre des herbivores, lesquels déterminent celui des producteurs primaires.

? En vous aidant d'indices comme celui de la diversité de Shannon, diriez-vous qu'une communauté dotée d'une grande richesse spécifique est toujours plus diversifiée qu'une communauté d'une richesse spécifique moins élevée ? Expliquez votre réponse.

CONCEPT 54.3

Les perturbations ont une incidence sur la diversité des espèces et sur la composition des communautés (p. 1346 à 1350)

- Il est de plus en plus évident que ce sont les **perturbations** et le déséquilibre, et non la stabilité et l'équilibre, qui sont la norme pour la plupart des communautés. Selon l'**hypothèse des perturbations de niveau intermédiaire**, les perturbations de moyenne importance peuvent favoriser une plus grande diversité que les perturbations de faible intensité ou celles d'intensité élevée.
- La série de changements que connaissent une communauté et un écosystème après une perturbation constitue la **succession écologique**. La **succession écologique primaire** se produit là où le sol n'est pas formé au début du processus. La **succession écologique secondaire** commence dans une aire où le sol est épargné après une perturbation.

? La perturbation illustrée à la figure 54.25 est-elle davantage susceptible d'entraîner une succession écologique primaire ou secondaire ? Expliquez votre réponse.

CONCEPT 54.4

Des facteurs biogéographiques influent sur la biodiversité des communautés (p. 1350 à 1353)

- La richesse spécifique, qui est particulièrement grande dans les tropiques, diminue généralement selon un gradient latitudinal allant des tropiques aux pôles. Le climat influe sur ce gradient de diversité par l'intermédiaire des facteurs que sont l'énergie (chaleur et lumière) et l'eau. L'âge plus avancé des milieux tropicaux pourrait aussi expliquer leur plus grande richesse spécifique.
- La richesse spécifique dépend directement de l'étendue géographique d'une communauté. Ce principe écologique se représente sous forme de **courbes aire-espèces**.

- Sur les îles, la richesse spécifique dépend de la superficie et de la distance par rapport au continent. Le modèle de l'équilibre insulaire soutient que la richesse spécifique sur une île atteint un équilibre dynamique dans lequel le taux d'immigration équivaut au taux d'extinction.

? Quelle influence les périodes de glaciation ont-elles exercée sur les modèles de diversité latitudinaux ?

CONCEPT 54.5

Des agents pathogènes modifient la structure des communautés locales et mondiales (p. 1353 et 1354)

- Des études récentes ont mis en lumière le rôle des **agents pathogènes** dans la structure des communautés terrestres et aquatiques.
- Les **agents zoonotiques** sont transmis aux humains par d'autres animaux et sont responsables de la plus vaste classe de maladies humaines émergentes. L'écologie des communautés fournit un cadre de travail pour déterminer les interactions interspécifiques associées à ces agents pathogènes et pour nous aider à suivre leur progression afin de mieux la contrôler.

? Supposons qu'un agent pathogène attaque une espèce clé de voûte. Décrivez ce qu'en serait l'effet sur la structure de la communauté.

Évaluation

NIVEAU 1 : CONNAISSANCES ET COMPRÉHENSION

1. Les relations alimentaires entre les espèces d'une communauté déterminent :
 - a) sa succession écologique secondaire.
 - b) sa niche écologique.
 - c) sa richesse spécifique.
 - d) sa structure trophique.
2. Selon le principe d'exclusion compétitive :
 - a) deux espèces ne peuvent pas cohabiter dans le même habitat.
 - b) l'extinction et l'émigration sont les seuls résultats possibles de la compétition.
 - c) deux espèces occupant exactement la même niche ne peuvent coexister dans une communauté.
 - d) deux espèces cesseront de se reproduire jusqu'à ce que l'une des deux quitte l'habitat.
3. Selon l'hypothèse de la perturbation intermédiaire, la diversité des espèces d'une communauté augmente :
 - a) lorsqu'elle connaît fréquemment des perturbations majeures.
 - b) lorsqu'elle connaît des conditions stables, exemptes de perturbations.
 - c) lorsqu'elle connaît des perturbations modérées.
 - d) lorsque les humains interviennent pour éliminer les perturbations.
4. Selon la théorie de l'équilibre insulaire, la richesse spécifique est maximale sur une île :
 - a) grande et éloignée du continent.
 - b) petite et éloignée du continent.
 - c) grande et proche du continent.
 - d) petite et proche du continent.

NIVEAU 2 : APPLICATION ET ANALYSE

5. Dans une communauté, les prédateurs appartenant aux espèces clés de voûte maintiennent la diversité des espèces s'ils :
 - a) excluent par la compétition tous les autres prédateurs.
 - b) s'attaquent à l'espèce dominante de la communauté.
 - c) réduisent le nombre de perturbations dans la communauté.
 - d) ne s'attaquent qu'aux espèces les moins abondantes de la communauté.
6. Dans les communautés, les chaînes alimentaires comportent parfois peu de niveaux, parce que :
 - a) il se peut que deux espèces herbivores ne se nourrissent pas des mêmes espèces de plantes.
 - b) l'extinction locale d'une espèce voue à leur perte toutes les autres espèces d'un réseau alimentaire.
 - c) il y a une perte d'énergie d'un niveau trophique à l'autre, quand on monte dans les chaînes alimentaires.
 - d) la plupart des espèces végétales ne sont pas comestibles.
7. Parmi les propositions suivantes, laquelle peut être considérée comme un facteur de détermination descendante de la structure d'une communauté de prairie ?
 - a) La limitation de la biomasse végétale par l'importance des précipitations.
 - b) L'influence de la température sur la compétition entre les végétaux.
 - c) L'influence des nutriments du sol sur l'abondance des graminées par opposition à celle des autres herbacées.
 - d) L'effet de l'intensité du broutement effectué par les bisons sur la diversité spécifique des plantes.
8. Parmi les hypothèses suivantes qui expliquent pourquoi la richesse spécifique est plus grande dans les régions tropicales que dans les régions tempérées, laquelle est la plus plausible ?
 - a) Les communautés tropicales sont plus jeunes.
 - b) Les régions tropicales présentent un rayonnement solaire plus intense et une plus grande disponibilité de l'eau.
 - c) Les températures élevées donnent lieu à une spéciation plus rapide.
 - d) La diversité augmente à mesure que l'évapotranspiration diminue.
9. La communauté 1 contient 100 individus répartis en 4 espèces : 5A, 5B, 85C et 5D. La communauté 2 contient 100 individus répartis en 3 espèces : 30A, 40B et 30C. Calculez l'indice de diversité de Shannon (H') pour chaque communauté. Quelle communauté est la plus diversifiée ?

NIVEAU 3 : SYNTHÈSE ET ÉVALUATION

10. **FAITES UN DESSIN** ► Dans l'estuaire de la baie de Chesapeake, le crabe bleu (*Callinectes sapidus*) est un omnivore qui se nourrit de zostère marine (une algue) et d'autres producteurs primaires, ainsi que de palourdes. C'est aussi un cannibale. Par ailleurs, le crabe sert de nourriture aux humains et aux tortues de Kemp (*Lepidochelys kempii*), une espèce menacée. En tenant compte de ces données, tracez un réseau alimentaire incluant le crabe bleu. En présumant que ce réseau observe le modèle descendant, qu'advierait-il de l'abondance de la zostère marine si les humains cessaient de consommer du crabe bleu ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.