

Cours part II

I. Mise en place des communautés

1. Les phases de mise en place

La composition et la structure des peuplements résultent d'une dynamique qui peut remonter loin dans le temps. La structure au temps t d'un peuplement n'est qu'un instantané arbitrairement isolé d'une dynamique continue, d'un flux (entrée+sortie) d'individus et d'espèces. Le schéma d'ensemble des facteurs qui président à la mise en place des peuplements et à l'organisation des communautés établi par Wiens (1989) révèle quatre phases ou niveaux d'analyse.

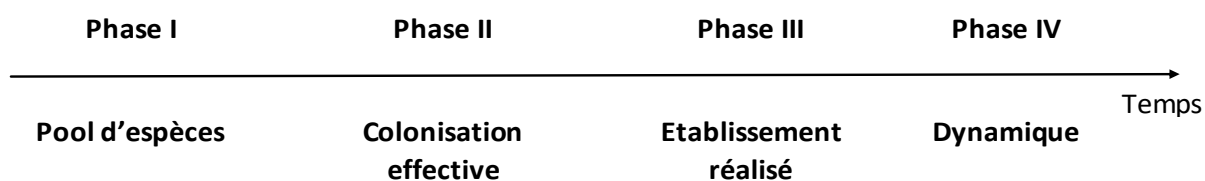


Figure 1 : Les quatre phases de mise en place des peuplements

- Le premier niveau est dit **pool d'espèces**, correspond à un grand nombre d'espèces nouvellement recrutés (entrent dans un nouveau milieu) susceptibles de coloniser l'aire (île). Le terme recrutement est utilisé pour désigner l'installation de nouvelles dans un milieu donné au sein d'un nouveau peuplement. La composition de ce peuplement en première phase de colonisation résulte des trois processus : la processus d'immigration I par les extensions des aires biogéographiques (introduction de nouvelles espèces dans de nouveau territoire ou habitats), le processus d'extinction par pertes des aires biogéographiques (disparition locale ou totale dans certains habitats et territoires) et la spéciation, Les facteurs du milieu déterminants sont la distance entre peuplements sources et peuplements insulaires (îles), la superficie ou surface qui représente la capacité d'accueil des espèces et le phénomène du hasard. Les facteurs propres aux espèces correspondent à la densité des populations ou nombres des individus propagules (jeunes individus qui se dispersent) et l'aptitude ou le pouvoir de dispersion.
- Le deuxième niveau est une phase de **colonisation effective** du milieu nouvellement occupé. Elle dépend du pouvoir de reproduction, le pouvoir d'adaptation, aptitude écologique et du pouvoir compétitif des populations d'une part et de la nature, le degré de diversité du milieu et de la disponibilité des ressources. Au cours de cette phase les entrées par immigration sont faibles, les densités des pop augmentent considérablement, la compétition est intense entraînant l'extension d'un certain nombre d'espèces proches écologiquement et morphologiquement (exclusion compétitive).

- Le troisième niveau est celui de l'établissement réalisé propagules colonisatrices. Au cours de cette phase les populations se constituent et s'organisent. Les processus qui affectent cette phase résultent des traits propres aux populations colonisatrices et des interactions entre celles-ci et les caractéristiques du milieu: effectifs des populations, adéquation de l'habitat, les coactions interspécifiques, le partage des ressources et le hasard. Au cours de cette phase d'établissement, la compétition est intense mais les pops s'organisent avec un meilleur partage des habitats et des ressources.
- Le quatrième niveau correspond à la dynamique du peuplement : au cours de cette phase, on retrouve les coactions interactives et principalement la compétition, une meilleure adéquation à l'habitat, des extinctions locales, des phénomènes d'ajustement microécologiques et la spéciation.

Ce schéma d'ensemble a le mérite de mettre en évidence le caractère dynamique et changeant des communautés au cours du temps depuis leur recrutement dans un nouvel habitat jusqu'à leur phase de dynamique et les principaux facteurs qui président cette dynamique.

Les principaux facteurs sont en nombre de sept : la distance et la superficie, les facteurs physiques des habitats, les facteurs biotiques (compétition, prédation, parasitisme...), la disponibilité des ressources, l'hétérogénéité spatiale et les effets indirects.

Donné de l'importance à la dynamique des peuplements dans une approche écologique de la biodiversité, c'est lier les problèmes de biologie des populations et de biologie de la conservation au contexte écologique qui leur donne une certaine généralité et leur véritable signification d'une part et encourager les approches qui prennent en compte aussi bien la structure hiérarchisée de la biodiversité que sa signification fonctionnelle depuis l'individu jusqu'au paysage qui aident à comprendre les mécanismes qui conduisent localement à la mise en place, au maintien ou à la réduction de la diversité biologique, reliant ainsi les structures aux processus d'autre part.

Dans les années soixante et soixante dix, avec les travaux des américains Hutchinson, Wilson et Mac Arthur, l'écologie des communautés connut un renouvellement profond, avec un renforcement des bases théorique de cette discipline mais ces travaux donnaient beaucoup d'importance à la compétition interspécifique comme facteur majeur d'organisation des peuplements. Au cours des années quatre-vingt, s'ouvre une nouvelle ère pour l'écologie des peuplements : la compétition redevient un facteur parmi d'autres tandis que s'imposent à l'attention la variabilité temporelle et l'hétérogénéité spatiale. C'est de toute première importance pour les questions relatives aux effets directs et indirects des perturbations d'origine humaine sur la biodiversité.

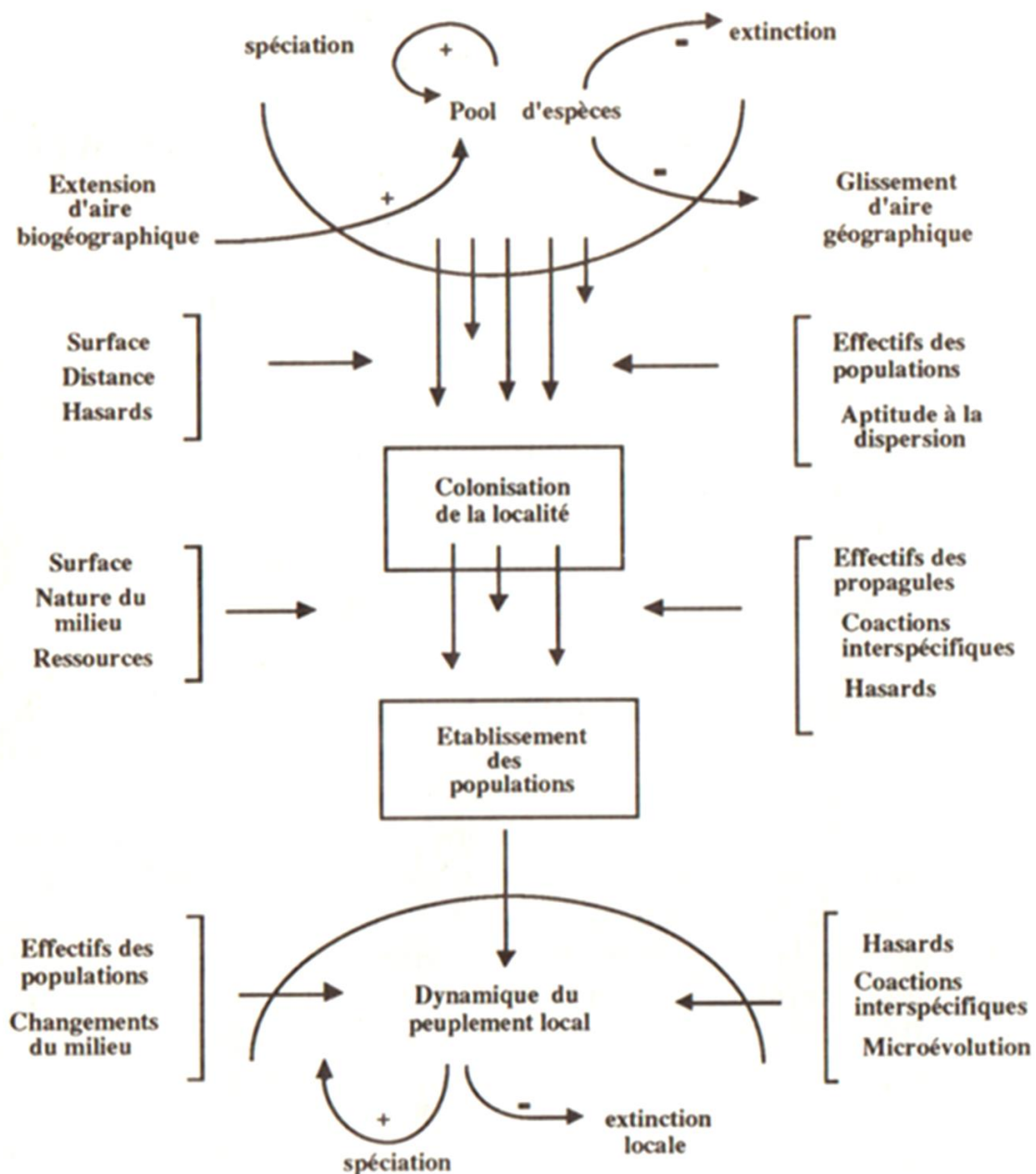


Figure 2 : les principaux facteurs qui président à la mise en place des communautés. (A gauche les facteurs extrinsèques liés au milieu et à droite les facteurs intrinsèques propres aux populations) (d'après Wiens, 1968)

2. Notion de métacommunauté

Le concept écologique de métacommunauté définit un ensemble de communautés vivant dans différents habitats (milieux) liées par la dispersion de plusieurs espèces potentiellement en interaction à travers des corridors (couloirs de circulation). La dispersion se fait des habitats les moins favorables (soit des habitats saturés soit des habitats perturbés vers des habitats plus favorables. C'est une dispersion par voie active (déplacement par vol, marche.. soit par voie passive par l'eau, le vent, d'autres animaux, l'homme...).

Une métacommunauté occupe une vaste zone d'habitats donc sur une vaste région. Elle est composée de plusieurs communautés occupant plusieurs localités (dits patchs ou taches) connectées par des corridors qui assurent la dispersion des individus de diverses espèces et généralement séparées par une matrice inhabitable (métacommunauté au sens strict) ou par un habitat continu (métacommunauté sens large).

Les milieux ou localités occupés peuvent être hétérogènes suivant des variables biotiques et abiotiques. Le milieu physique varie beaucoup déterminant des différents gradients climatiques, topographiques, pédologiques et hydrologiques. Cette hétérogénéité spatiale crée plusieurs habitats différentes qualités allant d'habitats idéaux (conditions écologiques optimales) à habitats défavorables (présence de perturbations et situation de déséquilibre) passant par des habitats favorables et des habitats tolérables.

La théorie méta-communautaire consiste en l'étude simultanée de ces processus écologiques pour différentes étendues allant d'un territoire, région, localité - microhabitat à un individu.

L'étude des métacommunautés décrit l'abondance, la distribution, les interactions et l'évolution des organismes à une échelle régionale et locale. Chaque localité contient des microsites définis théoriquement comme des sites capables de renfermer un individu seul.

3. Théorie biogéographique insulaire de Mac Arthur et Wilson

La théorie de la biogéographie insulaire a été proposée par Mc Arthur et Wilson (1963,1967). Elle prend le parti d'une explication spatiale de la répartition des espèces qui manque à la théorie des niches. Elle concerne la richesse spécifique d'une île en fonction de sa taille et de son éloignement par rapport à un continent. Le continent est considéré comme un réservoir d'espèces, l'île en reçoit un certain nombre au gré de l'immigration. Les seuls processus en marche dans ce modèle sont l'immigration et l'extinction d'espèces. Ces deux paramètres dépendent du nombre d'espèces présentes sur l'île.

En effet, il est plus difficile de s'installer sur une île où les ressources sont déjà exploitées par d'autres espèces. Plus il y a d'espèces, plus le nombre d'espèces pouvant disparaître est important. L'immigration diminue donc tandis que l'extinction augmente avec le nombre d'espèces présentes sur l'île.

On prédit grâce à ces paramètres un nombre d'espèces pour lesquelles on a un équilibre dynamique (l'immigration est égale à l'extinction) et donc un nombre constant d'espèces. Le taux d'extinction diminue lorsque la taille de l'île augmente. Dans ce modèle, le nombre d'espèces à l'équilibre dépend uniquement de la surface de l'île et de son éloignement par rapport au continent (donc facteurs superficie et distance).

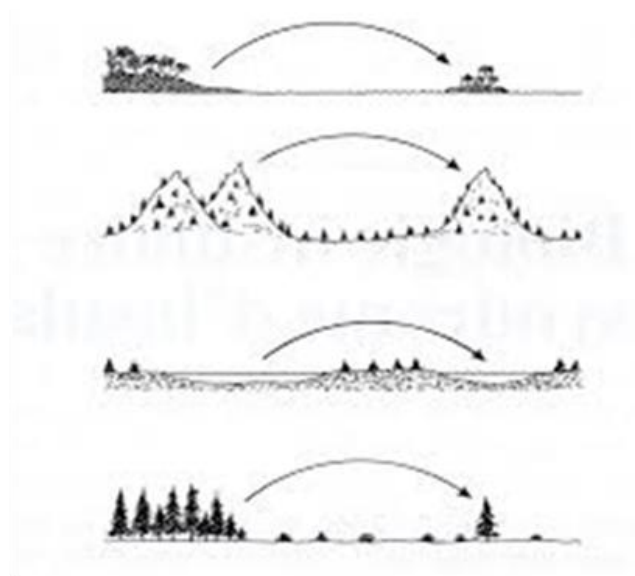


Figure 2. Les îles peuvent être des îles vraies (en haut) ou des habitats isolés (îles d'habitats) d'après Wilson et Bossert, 1971, in Blondel, 1995

Les théories biogéographiques et de l'écologie du paysage postulent que plus une « île écologique » est petite et isolée, moins les espèces qui y sont isolées ont de chances de survie à long terme.

En situation limite, on parle parfois métaphoriquement de « presque île écologique ».

La théorie de la biogéographie insulaire a servi de base théorique à de nombreuses études. Elle a subi quelques améliorations (notamment avec l'incorporation du taux de spéciation, Whittaker). Ce fut aussi une base pour l'écologie du paysage. En effet, le paysage peut être considéré comme un ensemble d'îles d'habitat dans une mer de non habitat. C'est une des bases de la théorie classique des métapopulations.

Applications de la théorie de la biogéographie insulaire à la gestion des paysages

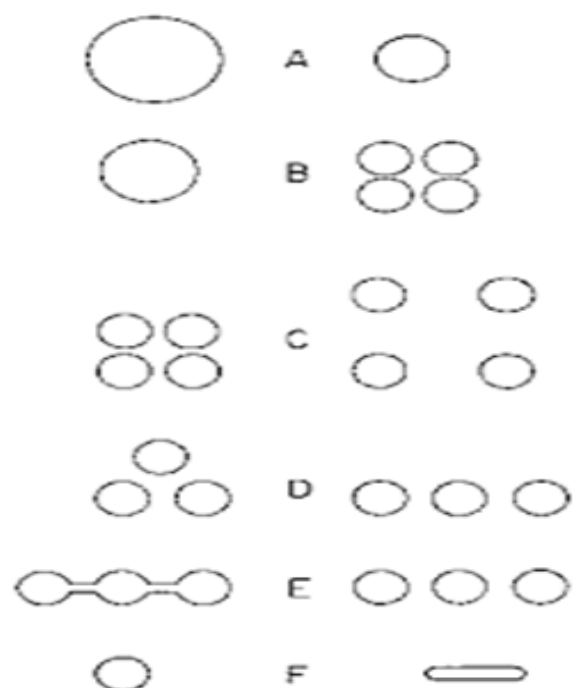
Il semble qu'il vaut mieux :

(A) une zone de grande surface plutôt qu'une petite à surface égale

(B), une grande zone serait plus intéressante qu'une série de petites zones de petites zones proches plutôt qu'éloignées

(C) une distance homogène entre les zones

(D) de manière à maximiser les possibilités d'échanges et



offrir ainsi différents couloirs pour la dispersion

(E) des zones liées par des corridors plutôt qu'isolées des zones de forme aussi longue que large plutôt qu'oblongues pour augmenter les effets tampons (F),

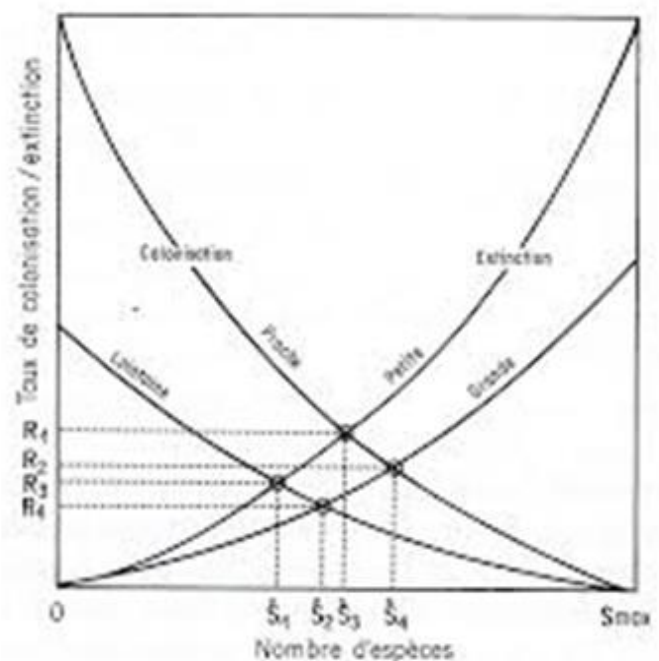
(Toutefois le débat continue sur les propositions B, C & F. Shafer (1990).

4. La théorie de l'équilibre dynamique

On parle d'équilibre dynamique car la richesse spécifique change au cours du temps, les espèces sont l'objet continu d'un renouvellement incessant lié à de nouvelles entrées par immigration et des sorties par extinction.

L'hypothèse de base à retenir impérativement est que la richesse spécifique des peuplements insulaires dépend de l'équilibre entre le taux d'immigration I et le taux d'extinction E (taux mesurés en nombre d'espèces par unité de temps) voir Figure 3.

Le taux d'immigration de nouvelles espèces diminue au fur à mesure que le nombre d'espèces déjà existantes augmente et que l'on se rapproche du maximum d'espèces= dit pool d'espèces ou le maximum possible observé au sein du peuplement source. Le taux d'extinction augmente le nombre d'espèces existantes. Le point d'intersection entre les deux courbes donne la richesse spécifique d'équilibre (Fig. 3).



Les îles proches d'un continent-source auront plus d'espèces que les îles éloignées et les îles ayant une grande surface seront plus riches en espèces que les petites (pour une distance donnée du continent) = le

taux d'extinction est plus faible sur les grandes îles (plus grande diversité des habitats). Une « communauté source » continentale émet en permanence un flux de propagules : les immigrants. Les probabilités d'immigration (I) et d'extinction (E) sont fonction de l'éloignement et de la superficie de l'île.

La comparaison de la structure des peuplements insulaires par rapport aux peuplements continentaux « sources » repose sur les trois paramètres : richesse spécifique, densité et taille des niches écologiques :

- une richesse spécifique S plus importante dans les peuplements continentaux ;
- les densités des populations insulaires sont plus élevées (compensation par le nombre) ;
- les populations insulaires occuperaient généralement des habitats plus variés et sont plus généralistes (des niches écologiques plus larges).

La richesse spécifique au temps t dépend de la richesse spécifique trois processus : immigration, extinction, spéciation. A l'instant t_{+1} la richesse spécifique S est donnée par l'équation :

$$S_{t+1} = S_t + S_I + S_S - S_E$$

Selon Wilson (1969), on distingue quatre sortes d'équilibres qui traduisent les quatre phases de dynamique des peuplements, la courbe de la figure 5 illustre la dynamique de la richesse spécifique au cours du temps :

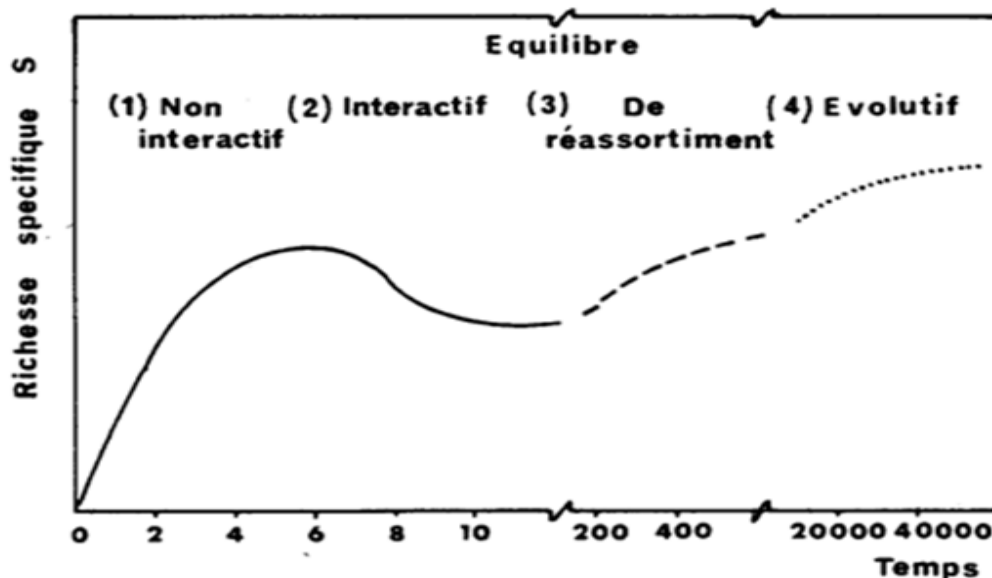


Figure 5 : Schéma théorique de la succession des quatre types d'équilibre selon Wilson (1969).

- **L'équilibre non interactif** : la densité est insuffisante pour que les espèces interagissent, la compétition est faible ce qui réduit le processus d'extinction. L'équilibre est uniquement expliqué par les apports d'espèces par immigration. Les espèces qui entrent sont de stratégie r à large

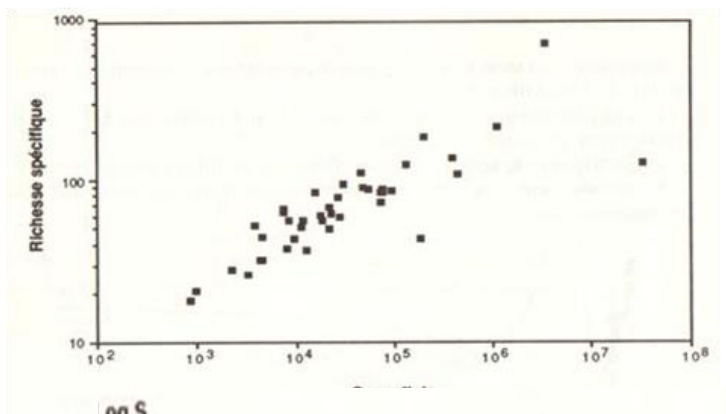
valence écologique, des espèces robustes, gaspilleuse d'énergie et généraliste. La richesse spécifique atteint un maximum en un temps assez court (croissance exponentielle).

- **L'équilibre interactif** : présence de compétition inter-spécifique en raison de colonisation effective qui se traduit par une augmentation des densités des populations, en plus des relations de type prédateurs/proies ou parasites/proies ce qui entraîne une augmentation du taux d'extinction. La richesse spécifique maximale freine les entrées des espèces par immigration. L'extinction l'emporte sur l'immigration, la courbe fléchit marquant une baisse de la richesse spécifique.
- **L'équilibre de réassortiment** : permet de mettre en place un écosystème mature. Il y a remplacement des espèces pionnières par des espèces spécialisées par rétrécissement des niches écologiques. Il y a sélection des combinaisons les mieux adaptées d'où le terme de réassortiment. Les ressources sont exploitées au maximum de leurs capacités : il y a augmentation de la richesse spécifique.
- **L'équilibre évolutif** : adaptations génétiques. Il y a coévolution des espèces par mutations et sélection. Le taux d'extinction diminue et la richesse spécifique augmente.

Quelques exemples de travaux confirmant la théorie de l'équilibre dynamique de la richesse spécifique.

Exemple 1 : cette étude démontre que la richesse spécifique croît avec la superficie du bassin versant

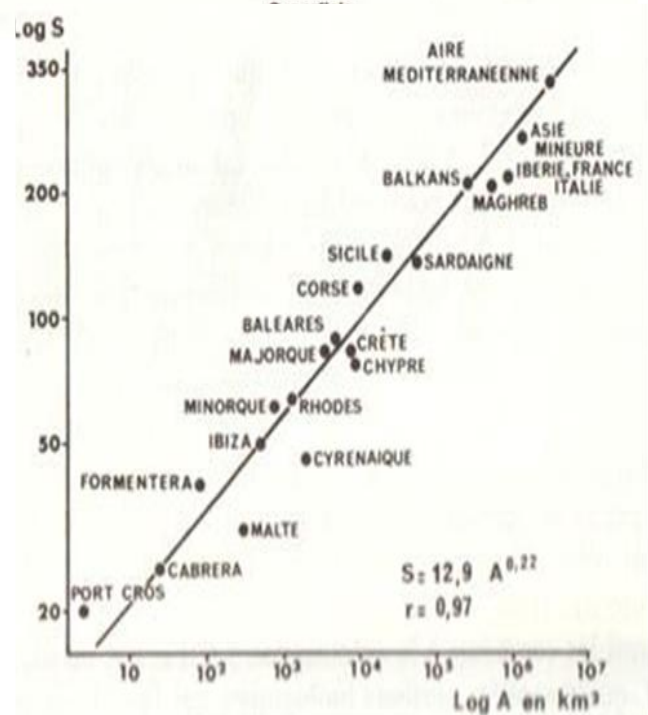
Figure 5 : Richesse spécifique des peuplements de poissons de l'Ouest africain croît avec la surface du bassin versant en km² pour 35 rivières étudiées (Hugueny, 1990).



Exemple 2 : Blondel 1982 a démontré aussi que la richesse spécifique des peuplements d'oiseaux croît avec la taille des îles du bassin méditerranéen.

Figure 7 : Relation entre le nombre d'espèces d'oiseaux nicheurs et la superficie des territoires insulaires et continentaux dans l'aire méditerranéenne (Blondel, 1982).

La richesse S et la superficie sont corrélées positivement et cette relation est hautement significative avec un $r=0,97$.

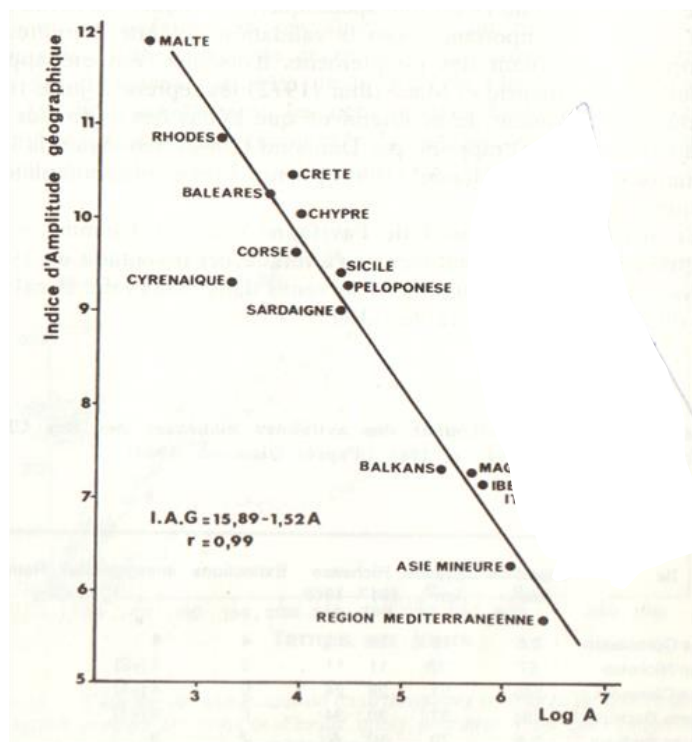


Les territoires continentaux renferment plus d'espèces spécialistes que d'espèces généralistes contrairement aux îles les plus éloignées cas de l'île de Malte où les espèces généralistes sont dominantes.

Exemple 3 :

Blondel a calculé l'indice d'amplitude IAG qui est la moyenne du nombre de secteurs géographiques occupés par chaque espèce = la superficie occupée.

Dans cette figure 8, il montre qu'il y a une relation inverse hautement significative entre la moyenne des indices des différentes espèces et la superficie des îles.



Exemple 4 : De nombreux auteurs ont tenté de tester le modèle de l'équilibre dynamique de la richesse spécifique : ex. Simberloff et Wilson (figure 9)

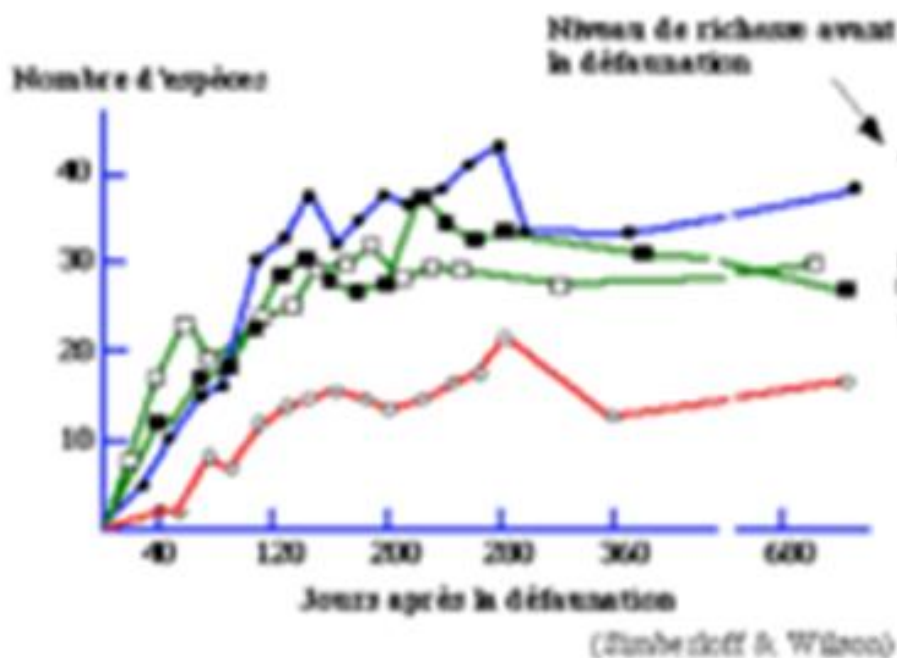


Figure 9 : Courbes de recolonisation en arthropodes terrestres de quatre îlots de mangrove proches des cotes de la Floride d'après une défaunation (irradiation) par fumigation au méthylbromide (pesticide). Ils ont constaté :

- recolonisation rapide : les richesses spécifiques antérieures sont atteintes en 200 jours, tous les îlots proches ont retrouvé leur richesse d'origine en arthropodes terrestres en moins de un an ;
- passage par un maximum avant stabilisation (sursaturation d'un espace limité avant stabilisation - un processus classique en biogéographie) sous l'effet des flux d'immigration ;
- composition taxinomique différente après recolonisation, les espèces qui recolonisent sont le plus souvent différentes des espèces d'origine.

D'autres travaux (Patrick, 1967 ; Molles, 1978 ; Schoener et al, 1978) ont montré que la richesse spécifique à l'équilibre diminue avec le taux d'immigration I et les effectifs des espèces colonisatrices.

5. Théorie de recolonisation (Strong)

A partir de nombreux travaux réalisés sur plusieurs plantes de cultures et dans différentes régions du monde, Strong (1984) a analysé la mise en place des peuplements entomologiques (peuplements d'insectes) en tenant compte des types de plantes et de la superficie qu'elles occupent. Il constate ainsi que les peuplements entomologiques locaux sont automatiquement recrutés dans les plantes introduites. L'essentiel du recrutement provient d'un pool d'espèces locales.

Figure 10 : Courbes théoriques de recrutement en insectes par des plantes introduites

a/ les insectes phytophages s'accumulent asymptotiquement avec le temps et atteignent des richesses spécifiques élevées et qui augmentent aussi quand la surface plantée augmente, la composition des peuplements est proche de la faune locale

b/ une extension de l'aire biogéographique apporte une nouvelle colonisation

c/ les espèces endophages (qui se nourrissent de l'intérieur des plantes) colonisent plus lentement que les consommateurs externes.

