

Chapitre II : Facteurs biotiques

Introduction sur les facteurs biotiques

Sous le nom de facteurs biotiques nous traiterons des interactions qui se produisent entre les divers organismes qui peuplent un milieu déterminé. Les unes se produisent entre des individus de la même espèce des *réactions homotypiques*. Les autres se produisent entre des individus; différents ; ce sont des *réactions hétérotypiques*.

II.1. Les réactions homotypiques

Les principales appartiennent aux trois catégories suivantes :

II.1.1. L'effet de groupe

Ce terme désigne les modifications physiologiques, morphologiques comportementales qui apparaissent lorsque plusieurs individus de la même espèce vivent ensemble, dans un espace raisonnable et avec une quantité de nourriture suffisante. On connaît actuellement l'effet de groupe chez de nombreux animaux. Ses conséquences en sont très variables. Chez les têtards du crapaud *Alytes obstriens* la croissance est plus rapide et le poids plus élevé chez les individus élevés par 2 ou par 5 que chez les individus élevés isolément. Chez divers Mammifères et Oiseaux la reproduction ne peut se faire normalement que si un nombre d'individus sont réunis On estime qu'un troupeau d'éléphants doit renfermer au moins 25 individus et une troupe de rennes de 300 à 400 pour pouvoir survivre. On comprend ainsi pourquoi il paraît impossible de sauvegarder certaines espèces devenues trop rares, malgré tous les efforts entrepris.

II.1.2. L'effet de masse

Il apparaît lorsque l'espace est limité et il se caractérise par ses effets néfastes pour les animaux, alors que l'effet de groupe a des conséquences bénéfiques.

Un exemple d'effet de masse est fourni par les recherches de T. Park (1941) sur le Coléoptère *Tribolium confusum*. Il existe une densité optimum pour laquelle le nombre d'œufs pondus par femelle atteint un maximum, ce qui correspond à un effet de groupe. Mais au-delà de cette densité optimum la fécondité des femelles diminue. Lorsque la farine dans laquelle vivent ces Coléoptères contient une certaine quantité d'excréta et des sécrétions diverses plus ou moins toxiques la farine est conditionnée par l'insecte et on assiste à toute une série de perturbations telles que la réduction de la fécondité des femelles et l'allongement de la durée du développement larvaire. Ces effets sont réversibles et cessent quand on élève à nouveau les *Tribolium* dans de la farine neuve.

II.1.3. La compétition intra spécifique

Elle se manifeste de façons fort diverses, que l'on peut préciser sur quelques exemples.

Le *comportement territorial* avec défense, par un animal, d'une certaine surface autour du lieu de reproduction, est fréquent chez les Vertébrés supérieurs. Il existe aussi chez les poissons. L'épinoche défend un territoire dont il interdit l'accès à tout individu de son espèce à l'exception de sa femelle.

Plusieurs hypothèses ont été émises pour expliquer le rôle que joue le territoire. Son existence augmenterait les chances de survie en fractionnant les ressources du milieu et en évitant ainsi une compétition trop grande entre les individus.

C'est aussi un moyen de protection contre les prédateurs, l'animal connaissant parfaitement les chemins de fuite possibles et pouvant ainsi échapper plus facilement à ses ennemis. Remarquons que l'existence de

territoires peut avoir une influence sur l'évolution des espèces en augmentant les croisements consanguins, les jeunes couples se formant souvent à partir de la descendance d'animaux occupant des territoires voisins. La conservation des mutations pouvant aboutir à la différenciation de nouvelles espèces est ainsi plus facile.

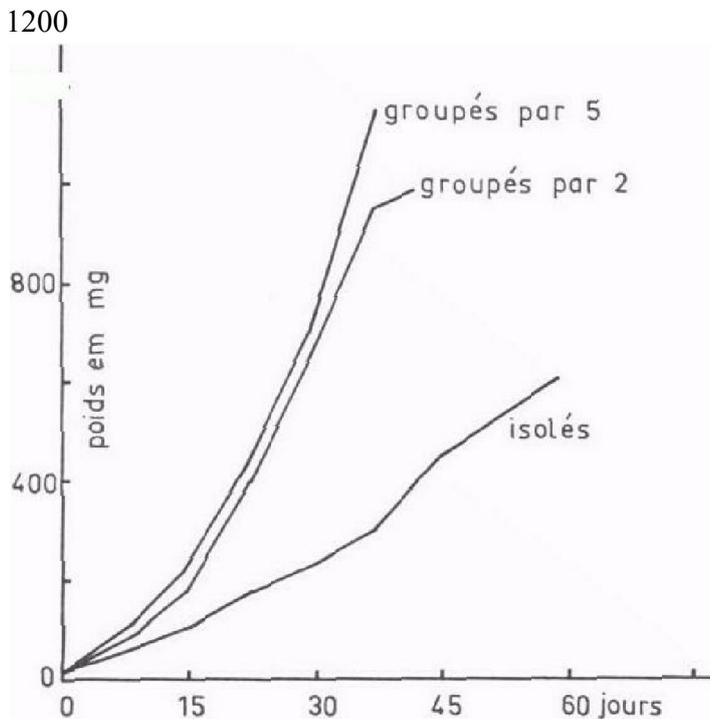


Fig. — Croissance pondérale des têtards d'*Alytes obstetricans*, de l'écllosion à la métamorphose, isolés ou groupés par 2 et par 5. D'après Guyélant, 1975.

❖ La compétition pour l'alimentation

Chez les végétaux, la compétition intra spécifique liée aux fortes densités produit des modifications plastiques importantes des individus, phénomène qui ne s'observe que rarement chez les animaux. Les agronomes et les forestiers ont observé depuis longtemps ces modifications.

La compétition intra spécifique se fait surtout pour l'eau et la lumière. Dans le cas de la compétition pour la lumière les plantes se gênent mutuellement en se faisant de l'ombre lorsqu'elles sont trop serrées (fig. 5.2). La compétition se manifeste également par une mortalité importante qui réduit fortement les effectifs lorsque la densité devient élevée. Ce phénomène est bien connu pour certaines cultures.

❖ Les relations chimiques entre individus. Les phéromones

La communication entre individus de la même espèce peut se faire de diverses façons : communication visuelle, sonore, chimique par l'intermédiaire de phéromones.

Les phéromones sont des substances qui circulent entre individus, qui n'ont pas de valeur énergétique et qui servent seulement à transmettre divers types d'informations. Les phéromones sécrétées dans le milieu extérieur par un individu sont reçues par un autre individu chez lequel elles produisent une réaction

caractéristique telle qu'une modification du comportement ou du développement, Les phéromones agissent à des doses minimales. Elles peuvent être constituées; par un seul composé ou par un mélange de corps inactifs séparément. Des variations de concentration peuvent provoquer des variations dans les réactions des animaux et ces réactions peuvent changer en fonction du cycle journalier ou saisonnier. On peut distinguer des effets immédiats et réversibles sur le comportement (attraction des mâles par les femelles, réactions d'alarme) et des effets différés et non réversibles (maturation sexuelle). Les phéromones ont été signalées chez les Insectes, les Crustacés, beaucoup de Vertébrés et chez les algues parmi les végétaux. Chez les Insectes, en fonction du comportement induit chez l'individu récepteur on distingue des phéromones d'agrégation, de marquage, d'alarme, sexuelles.

II.2. Les réactions hétéro typiques

Les réactions entre individus d'espèces différentes peuvent avoir **sur** ces individus une influence nulle, favorable ou néfaste. On peut distinguer les réactions suivantes :

II.2.1. Le neutralisme : les deux espèces sont indépendantes et elles n'ont aucune influence l'une sur l'autre.

II.2.2. La compétition : chaque espèce agit défavorablement sur l'autre. La compétition entre deux espèces consiste dans la recherche active d'une même ressource du milieu, celle-ci pouvant être la nourriture, un abri, un lieu de reproduction, etc.

Il est possible de distinguer une compétition active lorsqu'une espèce, par son comportement, interdit à l'autre l'accès à la ressource convoitée et une compétition passive dans laquelle le comportement n'intervient pas.

II.2.3. L'amensalisme : Dans ce type de coaction une espèce est inhibée dans sa croissance ou dans sa reproduction par une espèce inhibitrice qui sécrète dans le milieu des substances plus ou moins toxiques. Dans le cas d'interactions entre végétaux l'amensalisme est le plus souvent nommé *allélopathie*,

Beaucoup de végétaux excrètent par leurs racines des substances dont les rôles peuvent être fort divers. Ces substances peuvent être : de l'eau; des sels minéraux et en particulier des phosphates (la rhizosphère se trouve ainsi bien pourvue en phosphore et en potassium}; du gaz carbonique et divers acides comme l'acide malique (maïs), formique (orge), cyanhydrique (lin), lignocérique (caféier); des acides aminés; des enzymes et des vitamines; enfin des produits spécifiques comme l'allicine chez l'ail. Grâce à ces sécrétions certaines plantes peuvent empêcher les autres de s'installer.

Le noyer rejette par ses racines une substance volatile, la juglone, qui est toxique ce qui explique la pauvreté de la végétation sous cet arbre. Des champignons du sol comme les *Fusarium* et les *Aspergillus* peuvent gêner les plantes supérieures en rejetant des substances inhibitrices de la germination. Réciproquement certaines plantes supérieures peuvent gêner le développement des champignons.

II.2.4. Le mutualisme ou symbiose : dans ce type de coaction chaque espèce ne peut survivre, croître et se multiplier que si elle est en présence de l'autre. La symbiose est un phénomène répandu chez de nombreux êtres vivants.

Beaucoup d'animaux hébergent dans leurs tissus des Algues unicellulaires qui, grâce à la photosynthèse, leur fournissent un apport alimentaire non négligeable. Les Coraux hermatypiques

constructeurs de récifs sont dans ce cas, de même que l'Hydre verte ou les éponges d'eau douce. De nombreux Insectes possèdent en permanence dans leur tube digestif des levures, des Bactéries, des Protozoaires qui leur permettent de digérer des aliments comme la cellulose qui autrement ne seraient guère utilisables. Les Ruminants, dont le régime est en grande partie cellulosique ont dans leur panse une faune de Protozoaires et une flore de Bactéries très riche. Parmi les végétaux les Lichens correspondent à une association permanente d'une Algue verte microscopique et d'un Champignon. Les Légumineuses portent sur leurs racines des nodosités riches en Bactéries fixatrices d'azote. Les Orchidées ont des graines qui ne peuvent germer qu'en présence d'un Champignon déterminé.

La symbiose ou mutualisme est bien connue chez les Lichens, formés par l'association d'une Algue et d'un Champignon. Dans le règne animal un des exemples les plus parfaits de symbiose est celui des termites qui hébergent dans leur tube digestif soit des Flagellés soit des Bactéries, suivant les cas. Cette symbiose leur permet de digérer le bois et elle procure aux microorganismes hébergés un abri hors duquel ils ne peuvent survivre.

II.2.5. La coopération : elle apparaît lorsque deux espèces forment une association qui n'est pas indispensable, puisque chacune des espèces peut vivre isolément. Mais la coopération leur apporte à toutes les deux un avantage. La nidification collective de plusieurs espèces d'oiseaux comme les sternes et les hérons est un exemple de coopération qui leur permet de se défendre plus efficacement contre les prédateurs.

Ce que l'on peut appeler l'entraide chimique est une forme de coopération. C'est le cas des Bactéries aérobies qui consomment l'oxygène et créent ainsi un micromilieu favorable aux Bactéries anaérobies. *L'effet rhizosphère* correspond à l'influence des racines d'une plante supérieure sur la microflore du sol environnant.

II.2.6. Le commensalisme : L'association comprend dans ce cas une espèce commensale qui en tire profit et une espèce hôte qui n'en tire aucun avantage. Parmi les commensaux on peut citer les animaux qui s'installent et qui sont tolérés dans les gîtes des autres espèces. Les insectes des terriers des mammifères et des oiseaux ou des nids des insectes sociaux sont des commensaux souvent très riches en espèces. Il existe 110 espèces de Coléoptères dans les terriers de la marmotte des Alpes.

La *phorésie*, c'est-à-dire le transport de l'organisme le plus petit par le plus grand est une forme de commensalisme. Le transport de diverses espèces d'Acarien par des Coléoptères Scarabéides tels que les *Geotrupes* est un exemple de phorésie.

Le commensalisme s'observe aussi chez les animaux marins. Un crabe des îles Hawaï. *Milia tessellata*, tient dans chacune de ses pinces une petite anémone de mer du genre *Bunodeopsis* qui lui capture ses proies.

II.2.7. Le parasitisme : dans un couple hôte-parasite l'espèce parasite dépend directement et étroitement de son hôte pour son alimentation- L'action du parasite sur l'hôte est toujours défavorable mais variable, pouvant aller de troubles légers jusqu'à la mort.

II.2.8. La prédation : l'espèce prédatrice attaque et tue l'espèce proie pour s'en nourrir. Les deux types de coactions les plus importants en écologie sont la compétition et la prédation, qui méritent d'être traitées plus en détail.

❖ **La prédation et le parasitisme**

On peut définir le prédateur comme un organisme libre qui recherche une nourriture vivante, animale ou végétale. Le parasite ne mène pas une vie libre. Il est, au moins à un stade de son développement, lié à la surface (ectoparasite) ou à l'intérieur (endoparasite) d'un être vivant qui est l'espèce hôte. Le prédateur tue sa proie pour la manger; le parasite ne tue pas son hôte. En réalité la distinction entre parasites et prédateurs n'est pas toujours aussi tranchée dans la nature. Il y a des formes de passage qu'il est difficile de classer. Ainsi chez les Insectes à métamorphoses complètes il existe des parasitoïdes qui se comportent tout d'abord parasites respectant les organes vitaux de leur hôte: puis à la fin de leur développement ils se comportent en prédateurs et ils mangent leur hôte.

La défense chimique des plantes et des animaux

Un type particulier de relation entre proie et prédateur réside dans la défense des plantes contre les animaux herbivores et dans la défense des animaux contre leurs ennemis à l'aide de produits chimiques répulsifs ou toxiques.

Cette « écologie chimique » est particulièrement développée chez les Arthropodes, et surtout chez les Insectes. Le type le plus simple consiste dans l'accumulation dans l'organisme de produits toxiques ou répulsifs qui peuvent être rejetés à l'extérieur, en cas de menace, au niveau de zones de rupture préexistantes. Ce phénomène est appelé autohémorrhée; il est fréquent chez les Coléoptères Meloides, Chrysomélides et Coccinellides. Le sang des Meloides contient de la cantharidine toxique pour les Vertébrés et agissant comme répulsif vis-à-vis d'Invertébrés tels que les fourmis; chez les Coccinellides des alcaloïdes variés jouent un rôle répulsif vis-à-vis de prédateurs tels que les oiseaux, en particulier chez les espèces les plus aposématiques. Chez ces Coléoptères les produits défensifs sont fabriqués par l'animal et sans rapport avec le régime alimentaire. Chez le papillon américain « monarque » (*Danaus plexippus*) la concentration de glycosides végétaux d'origine alimentaire offre une protection suffisante contre les prédateurs. Les chenilles de monarque élevées sur le chou sont mangées par les oiseaux alors que les chenilles élevées sur *Asclepias curassavica* qui contient des cardénolides font vomir les oiseaux qui les refusent vite.

II.2.9. La compétition interspécifique

La compétition interspécifique est considérée par beaucoup d'écologistes comme le type d'interaction fondamentale qui joue un rôle essentiel dans la structure et l'évolution des communautés. Dans cette conception la compétition serait le moteur principal, sinon unique de la sélection naturelle. Ce point de vue trouve son origine dans des recherches théoriques telles que celles de Lotka (1925) de Volterra (1931) et Hutchinson (1958).

❖ **La notion de niche écologique**

L'observation et l'expérience montrent que la compétition est d'autant plus grande entre deux espèces qu'elles sont plus voisines. A la limite on peut admettre que deux espèces qui ont exactement les mêmes

besoins ne peuvent pas cohabiter, l'une étant forcément éliminée au bout d'un certain temps. Cette constatation a été érigée en une loi sous le nom de *principe de Gause* à la suite des expériences de cet auteur, ou *principe d'exclusion compétitive*. On peut donc penser que les espèces qui cohabitent possèdent des mécanismes qui leur permettent de réduire ou d'éviter la compétition, autrement dit qu'elles ont développé des mécanismes d'isolement écologique. Ces mécanismes sont très variés et ils conduisent à la spécialisation des espèces, ce qui freine la pression de compétition.

La notion de *niche écologique*, telle qu'elle a été énoncée par Elton (1927) correspond au rôle de l'espèce dans le fonctionnement de l'écosystème. La connaissance de la niche écologique d'une espèce permet de répondre aux questions suivantes : comment, où et aux dépens de qui cette espèce se nourrit-elle ? Par qui est-elle mangée ? Comment et où vit-elle, se repose-t-elle, se reproduit-elle ? La notion de niche écologique est destinée à expliquer comment des espèces, taxonomiquement et écologiquement voisines peuvent coexister dans une communauté lorsque les ressources disponibles sont limitées et le milieu plus ou moins stable. Ces limites entraînent l'apparition d'une concurrence qui, à long terme, permet l'ajustement des phénotypes.

La niche écologique peut être assimilée, théoriquement, à un hyper volume dans un espace à n dimensions, chaque élément de la niche correspondant à une dimension de l'espace. Plus simplement, dans un espace à deux dimensions, on peut mettre en évidence certaines conséquences de cette notion théorique de la niche (fig. 5.4). Le volume des niches de chaque espèce doit être d'autant plus réduit que le nombre d'espèces présentes est plus élevé. Autrement dit la compétition interspécifique tend à réduire la diversité des ressources exploitées par chaque espèce. Les espèces « spécialistes » sont favorisées aux dépens des espèces « généralistes ».

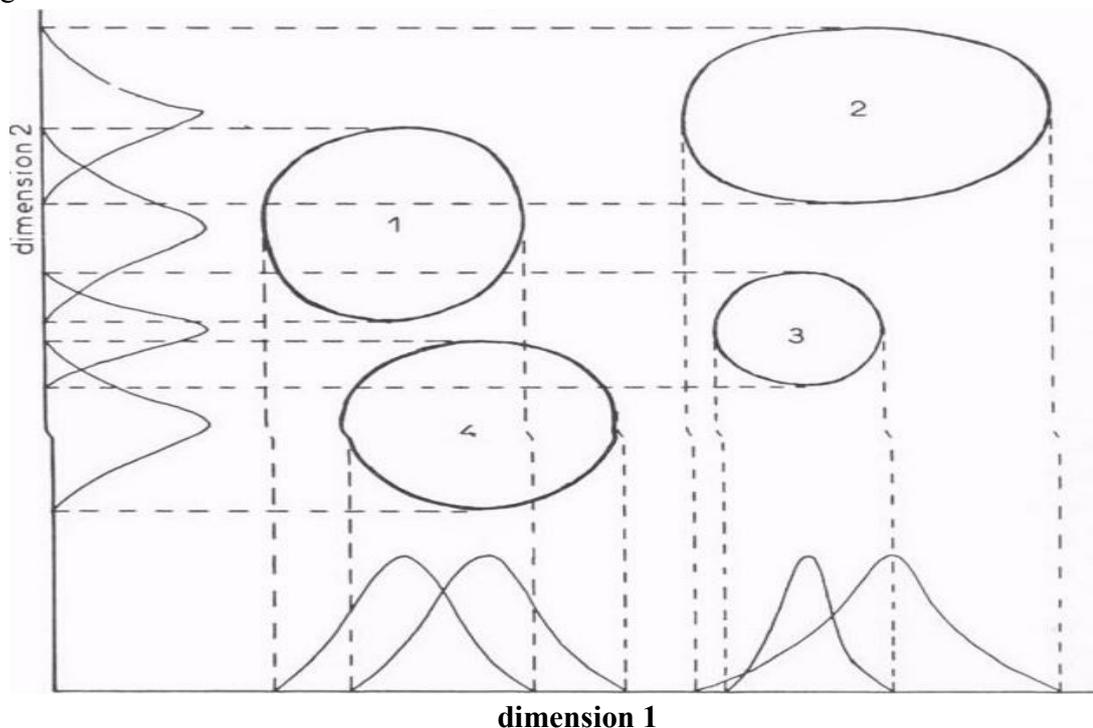


Fig. — Représentation schématique des niches écologiques de 4 espèces en fonction de l'utilisation de deux gradients de ressources du milieu. Les niches écologiques, qui semblent se chevaucher lorsqu'on ne considère qu'une ressource, sont en réalité distinctes. D'après Pianka. 1974.

✓ Influence de la compétition sur la répartition géographique

L'influence de la compétition sur la répartition géographique est particulièrement nette dans le cas des espèces introduites accidentellement dans des régions où elles n'existaient pas auparavant. Lorsque les espèces introduites sont plus robustes, plus prolifiques que les espèces indigènes elles peuvent éliminer peu à peu ces dernières- C'est le cas de la Graminée *Spartina townsendi* qui a supplanté peu à peu, sur les vases littorales de l'Europe occidentale, l'espèce voisine *S. siricta* .

✓ Influence de la compétition sur la répartition des organismes

Lorsque deux espèces sont *allopatriques*, c'est-à-dire lorsque leurs aires de répartition sont distinctes, leurs niches écologiques peuvent se chevaucher partiellement; dans ce cas la séparation géographique suffit à empêcher la compétition.

Lorsque les deux espèces sont *sympatriques*, c'est-à-dire lorsqu'elles cohabitent dans une aire plus ou moins vaste, leurs niches écologiques peuvent se superposer partiellement, ou bien l'une peut être totalement comprise dans l'autre.

Les espèces écologiquement voisines et vivant dans une même région sont souvent allopatriques malgré les apparences car elles occupent des biotopes différents. Les trois espèces de pics du genre *Dendrocopos* cohabitent dans les forêts d'Europe mais chacune exploite une partie différente des arbres : le pic épeiche cherche sa nourriture dans les troncs, le pic mar dans les grosses branches et le pic épeichette dans les rameaux. Le rat d'égout *Rattus surmuletus* a chassé le rat noir *Rattus rattus* qui s'est réfugié dans les greniers des maisons pendant que le premier peuplait les caves et les égouts.

Dans la forêt gabonaise la diversification très poussée des niches écologiques permet la cohabitation de 116 espèces de Mammifères et de plus de 300 espèces d'oiseaux. On estime que 82 % des Mammifères sont nocturnes et 98 % des oiseaux diurnes ce qui permet à ces animaux d'exploiter successivement les mêmes sources de nourriture. Dans le milieu fermé qu'est la forêt gabonaise toutes les niches écologiques sont occupées à la suite d'une longue évolution, et une espèce étrangère peut difficilement s'y installer. Le rat *Rattus rattus*, introduit par l'homme, n'a pas pu coloniser la forêt alors qu'à Madagascar, dans un milieu insulaire ayant une faune moins diversifiée et moins compétitive, les forêts ont été envahies par le rat.