

الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية
République Algérienne Démocratique et Populaire

Ministère de l'Enseignement Supérieur
et de la Recherche Scientifique
Université Akli Mohand Oulhadj - Bouira -
Tasdawit Akli Muḥend Ulḥağ - Tubirett -
Faculté des Sciences de la Nature
et de la Vie et des Sciences de la Terre



وزارة التعليم العالي والبحث العلمي
جامعة أكلي محمد أوحاج
- البويرة -
كلية علوم الطبيعة والحياة وعلوم الأمراض

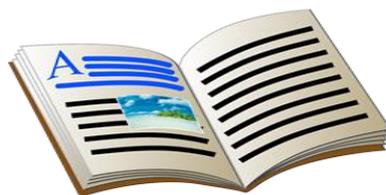
Département des Sciences Agronomiques

Polycopié de cours

Filière : Agronomie

Spécialité : Protection des végétaux

Niveau : 3^{ème} année Licence



Bio-écologie des Bioagresseurs

Par Dr. MECELLEM Dalila

Maitre de Conférences classe A

Année 2021

Sommaire

Introduction

Chapitre 1 : Diversité des bioagresseurs et équilibre bioécologique

1. Cohésion des biocénoses	2
1.1. Les possibilités nutritives des biotopes ; flux d'énergie et chaînes trophiques	2
1.1.1. Organisation des écosystèmes	2
1.1.2. Le fonctionnement des écosystèmes	3
1.1.2.1. Coactions homotypiques	3
1.1.2.2. Coactions hétérotypiques	4
1.1.2.3. Les actions abiotiques	6
1.1.3. Sources d'alimentation des bioagresseurs	6
1.1.3. Flux d'énergie et chaînes trophiques	8
1.1.3.1. Les producteurs	9
1.1.3.2. Les consommateurs	9
1.1.3.3. Différents types de chaînes trophiques	10
1.1.3.4. Le réseau trophique et flux d'énergie	11
1.2. Les possibilités de colonisation des biotopes	13
1.2.1. Notion de niche écologique	14
1.2.2. Notion d'habitat	14
1.2.3. Notion de facteurs de milieu	15
1.2.4. Interaction du milieu et des êtres vivants	15
1.2.5. Loi de tolérance (intervalle de tolérance)	15
2. Notion de succession et abondance maximale des espèces	16
2.1. Développement et évolution des écosystèmes	16
2.1.1. Les fluctuations	16
2.1.2. Les successions	16
2.2. Types de succession	17
2.2.1. La succession primaire	17
2.2.2. La succession secondaire	18
2.2.3. Succession autogène et Allogène	19
2.2.4. Succession progressive ou régressive	19
2.3. Abondance maximale des espèces	21
2.3.1. Méthode d'étude des effectifs	21
2.3.1.1. Comptage absolu des effectifs	21
2.3.1.2. Estimation d'effectifs	22

2.3.2. Paramètres descriptifs d'une population	25
2.3.1. L'abondance maximale (densité d'une population)	25
2.3.2. L'abondance relative	26
2.3.3. Le sex-ratio	26
2.3.4. Indices écologiques	27
2.4. Le rang / fréquence	24
2.5. Décalage temporel	30

Chapitre 2 : Facteurs influençant la bio-écologie des bioagresseurs

Introduction	31
1. Rôle de la richesse et de la diversité de la végétation	32
1.1. Effet de dilution et d'amplification	32
1.2. L'effet de la composition végétale	32
1.2.1. Le lien biotique	32
1.2.2. L'effet biologique	32
1.2.2.1. Les plantes associées	33
1.2.2.2. Diminution de la ressource pour le bioagresseur	33
1.2.2.3. Introduction d'une ressource pour le bioagresseur	33
1.2.2.4. Introduction d'une ressource pour un ennemi naturel ou un vecteur du bioagresseur	34
2. Rôle de l'hétérogénéité la végétation	34
2.1. L'effet physique : rôle de la structure spatiale des végétaux	34
2.2. La structure spatiale des plantes associées et création d'un microclimat	35
2.3. Effet de la structure verticale des arbres d'ombrage	35
2.3.1. Effet sur la lumière	36
2.3.2. Effet sur la ressource hydrique	36
2.3.3. Effet sur le vent	36
2.3.4. Effet direct sur les bioagresseurs	36
2.3.5. Effet indirect sur les bioagresseurs	36
3. Rôle de la composition floristique	37
3.1. Altération de microclimat	37
3.2. Coexistence spécifique	37
3.3. Attractivité augmentée vis-à-vis de leurs bioagresseurs	37
4. Rôle et nature des supports nourriciers	38
4.1. Nature des signaux chimiques émis par les plantes	38
4.1.1. Activation de métabolisme secondaire	38
4.1.2. L'évolution globale	39

4.1.2.1. Evolution de la plante en fonction de l'attaque de bioagresseurs	39
4.1.2.2. Evolution de bioagresseurs en fonction de l'évolution de la plante	39
4.1.2.3. La co-évolution entre les insectes et les plantes	39
4.1.3. Définition des sémiochimiques	40
4.1.4. Classification des substances allélochimiques	40
4.2. Rôle des signaux chimiques sur le comportement des ravageurs et leurs ennemis naturels	41
4.2.1. Les interactions multitrophiques	41
4.2.2. Effets des substances allélochimiques	43
4.3. Mécanismes de défense et coûts énergétiques	45
5. Rôle sélectif des facteurs abiotiques du biotope	45
5.1. Température	45
5.1.1. Importance de facteur thermique	45
5.1.2. Effet de la température sur le comportement biologique des bioagresseurs	46
5.1.3. Influence de la température sur la vitesse de développement de l'embryon.	48
5.1.4. Réactions aux conditions thermiques défavorables	49
5.1.4. Mécanismes d'adaptation	49
5.2. La photopériode	50
5.2.1. Lumière	50
5.2.2. Effet de la lumière sur la reproduction	50
5.2.3. Classe d'espèce en fonction de la lumière	51
5.2.4. Influence de l'alternance jour-nuit sur l'activité locomotrice de certaines espèces de bioagresseur	51
6. Rôle des actions anthropiques	52

Chapitre 3 : Bio-écologie et traits d'histoire de vie des bioagresseurs

1. Sélection, évolution et traits d'histoire de vie	53
1.1. Notions sur les traits de vie biochimiques	54
1.2. Notions sur les traits de vie énergétiques	54
1.3. Notions sur les traits de vie de conditionnement	55
2. Optimisation de l'investissement et coût de la reproduction	56
3. Dimension physiologique des compromis et des systèmes de gestion de la ressource	57
4. Connexion entre effort reproducteur et coût de la reproduction	58

Introduction

Ce polycopié de cours est intitulé : **Bio-écologie des bioagresseurs**. Une matière faisant partie de l'Unité d'Enseignement fondamentale 1 dispensée aux étudiants de la troisième année, licence protection des végétaux au cours du cinquième semestre, ce polycopié est présenté conformément au nouveau canevas arrêté par le ministère après harmonisation des programmes.

La bio-écologie des bioagresseurs, est un axe qui s'intéresse à l'étude des ennemis naturels des cultures ainsi que leurs interactions avec les différentes composantes de l'écosystème.

Cette discipline vise à l'acquisition progressive des principaux concepts d'écologie. Elle aborde les aspects structuraux (anatomie, morphologie, systématique), fonctionnels (croissance, nutrition, reproduction, interactions) et évolutifs (biologie comparative, Les traits d'histoire de vie, phylogenèse et adaptation). Ce cours regroupe des aspects végétaux (les cultures), des aspects animaux à savoir les bioagresseurs et leurs ennemis naturels ainsi que des aspects écologiques tels que les facteurs du milieu.

L'objectif de ce cours est la maîtrise des connaissances en biologie des populations et des peuplements et du fonctionnement des écosystèmes grâce à une approche pluridisciplinaire de l'environnement.

Sur le plan pratique, une bonne connaissance de la bio-écologie est un pas très important, pour une meilleure gestion des bioagresseurs des cultures, ce qui va garantir un rendement important en quantité et qualité.

Sur le plan économique la bonne maîtrise de la bio-écologie des bioagresseurs conduit à une réduction significative de l'utilisation des pesticides qui est onéreuse pour tous les acteurs du domaine agricole.

Sur le plan écologique, une bonne gestion des bioagresseurs réduira considérablement le recours aux produits phytosanitaires qui sont à l'origine de la dégradation de l'environnement en général et de la biodiversité en particulier.

Module bio-écologie des bioagresseurs

Introduction

La bio-écologie en sciences, c'est relatif à la biologie et à l'écologie, elle s'intéresse à la description d'un site et d'un écosystème, autrement dit c'est la science qui étudie les êtres vivants dans leur milieu et les interactions entre eux.

La bio-écologie des bioagresseurs : c'est l'étude des interactions entre les bioagresseurs et les composantes biotique et abiotique de leur milieu.

Trois grands chapitres seront évoqués afin de mieux expliquer le comportement des bio-agresseurs dans leurs milieux naturels.

- Diversité des bioagresseurs et équilibre bioécologique
- Facteurs influençant la bio-écologie des bioagresseurs
- Bio-écologie et traits d'histoire de vie des bioagresseurs

Chapitre 1 : Diversité des bioagresseurs et équilibre bioécologique

1. Cohésion des biocénoses

Cohésion : Propriété d'un ensemble dont toutes les parties sont solidaires ; homogénéité : exemple : La cohésion des différentes parties d'une chaîne alimentaire dans un agroécosystème.

La biocénose : Ensemble des êtres vivants (du règne animale ou végétale) qui occupent un milieu donné (le biotope), en interaction les uns avec les autres et avec ce milieu. (La biocénose forme, avec son *biotope*, un *écosystème*.)

Donc la cohésion des biocénoses c'est la cohérence qui règne entre l'ensemble des êtres vivants qui partage le même écosystème.

La cohésion des biocénoses : c'est l'équilibre biologique est la résultante d'une équitable répartition de la faune et de la flore. Une telle répartition est obtenue lorsqu'on approche d'un écosystème où vivent en harmonie faune et flore.

En milieu naturel, l'écosystème est fort complexe. En milieu agricole, il peut être réduit à quatre maillons de la chaîne trophique

- Les producteurs représentés par les plantes cultivées,
- Les consommateurs de plusieurs niveaux trophiques,
- Les détritivores, représentés par les petits animaux aquatiques qui consomment les matières mortes,
- Les transformateurs représentés par les bactéries et champignons saprophytes. Ces micro-organismes transforment finalement en nitrates les matières organiques préparées par les détritivores

1.1. Les possibilités nutritives des biotopes ; flux d'énergie et chaînes trophiques

1.1.1. Organisation des écosystèmes

Un écosystème est par définition un système, c'est-à-dire un ensemble d'éléments en interaction les uns avec les autres. C'est un système biologique formé par deux éléments indissociables, **la biocénose** et **le biotope**.

La biocénose est l'ensemble des organismes qui vivent ensemble (zoocénose, phycocénose, microbiocénose, mycocénose...).

Le biotope (écotype) est le fragment de la biosphère qui fournit à la biocénose le milieu abiotique indispensable. Il se définit également comme étant l'ensemble des facteurs écologiques.

Exemple : un vergé constitué d'arbres de fruits, de plantes herbacées, d'animaux et d'un sol.

Ecosystème : vergé fruitier.

1.1.2. Le fonctionnement des écosystèmes

Le fonctionnement des écosystèmes est défini par l'ensemble des interactions biotiques et abiotiques dans chaque écosystème.

Les actions biotiques sont l'ensemble des actions que les organismes vivants exercent directement les uns sur les autres. Ces interactions, appelées coactions, sont de deux types :

- **Homotypiques** ou intraspécifiques, lorsqu'elles se produisent entre les individus de la même espèce.
- **Hétérotypiques** ou interspécifiques, lorsqu'elles ont lieu entre individus d'espèces différentes.

1.1.2.1. Coactions homotypiques

- **L'effet de groupe**

On parle d'effet de groupe lorsque des modifications ont lieu chez les bioagresseur de la même espèce, quand ils sont groupés par deux ou plus de deux. L'effet de groupe est connu chez de nombreuses espèces d'insectes ou de vertébrés, qui ne peuvent se reproduire normalement et survivre que lorsqu'elles sont représentées par des populations assez nombreuses.

Exemple : La processionnaire du pin, les larves forment des nids d'hiver et vivent en groupe pour survivre aux températures basses de l'hiver.

- **L'effet de masse**

A l'inverse de l'effet de groupe, l'effet de masse se produit, quand le milieu, souvent surpeuplé, provoque une compétition sévère aux conséquences néfastes pour les individus. Les effets néfastes de ces compétitions ont des conséquences sur le métabolisme et la physiologie des individus qui se traduisent par des perturbations, comme la baisse du taux de fécondité, la diminution de la natalité, l'augmentation de la mortalité. Chez certains organismes, le surpeuplement entraîne des phénomènes appelés phénomènes d'**autoélimination**.

Exemple : le pic de la gradation de la plupart des espèces de bioagresseur cyclique.

- **La compétition intraspécifique**

Ce type de compétition peut intervenir pour de très faibles densités de population, et se manifeste de façons très diverses :

- Apparaît dans les comportements territoriaux, c'est-à-dire lorsque l'animal défend une certaine surface contre les incursions des autres individus.
- Le maintien d'une hiérarchie sociale avec des individus dominants et des individus dominés.
- La compétition alimentaire entre individus de la même espèce est intense quand la densité de la population devient élevée. Sa conséquence la plus fréquente est la baisse du taux de croissance des populations.

1.1.2.2. Coactions hétérotypiques

La cohabitation de deux espèces peut avoir sur chacune d'entre elles une influence nulle, favorable ou défavorable.

- **Le neutralisme**

On parle de neutralisme lorsque les deux espèces sont indépendantes : elles cohabitent sans avoir aucune influence l'une sur l'autre.

- **La compétition interspécifique**

La compétition interspécifique peut être définie comme étant la recherche active, par les membres de deux ou plusieurs espèces, d'une même ressource du milieu (nourriture, abri, lieu de ponte, etc...).

Dans la compétition interspécifique, chaque espèce agit défavorablement sur l'autre. La compétition est d'autant plus grande entre deux espèces qu'elles sont plus voisines.

Cependant, deux espèces ayant exactement les mêmes besoins ne peuvent cohabiter, l'une d'elle étant forcément éliminée au bout d'un certain temps. C'est le principe de Gause ou principe d'exclusion compétitive.

- **La prédation**

Le prédateur est tout organisme libre qui se nourrit aux dépens d'un autre. Il tue sa proie pour la manger (Fig.1 et 2). Les prédateurs peuvent être polyphages (s'attaquant à un grand nombre d'espèces), oligophages (se nourrissant de quelques espèces), ou monophages (ne subsistant qu'aux dépens d'une seule espèce).



Fig.1. L'adulte de *Calosoma sycophanta* s'alimente sur la larve de *Lymantria dispar*



Fig.2. La larve de *Calosoma sycophanta* s'attaque à la chrysalide de *Lymantria dispar*

▪ Le parasitisme

Le parasite est un organisme qui ne mène pas une vie libre : il est au moins, à un stade de son développement, lié à la surface (ectoparasite) (Fig.3 et 4) ou à l'intérieur (endoparasite) de son hôte.

On peut considérer le parasitisme comme un cas particulier de la prédation. Cependant, le parasite n'est pas vraiment un prédateur car il n'a pas pour but de tuer l'hôte. Le parasite doit s'adapter pour rencontrer l'hôte et survivre au détriment de ce dernier. L'hôte doit s'adapter pour ne pas rencontrer le parasite et s'en débarrasser si la rencontre a eu lieu. Tout comme les prédateurs, les parasites peuvent être polyphages, oligophages ou monophages.



Fig.3. Une chenille de *Lymantria dispar* parasitée



Fig.4. *Apanteles sp.*, parasite au stade adulte

▪ Le commensalisme

Interaction entre une espèce, dite commensale, qui en tire profit de l'association et une espèce hôte qui n'en tire ni avantage ni nuisance. Les deux espèces exercent l'une sur l'autre des coactions de tolérance réciproque.

- **Le mutualisme**

C'est une interaction dans laquelle les deux partenaires trouvent un avantage, celui-ci pouvant être la protection contre les ennemis, la dispersion, la pollinisation, l'apport de nutriments...

L'association obligatoire et indispensable entre deux espèces est une forme de mutualisme à laquelle on réserve le nom de symbiose. Dans cette association, chaque espèce ne peut survivre, croître et se développer qu'en présence de l'autre.

- **L'amensalisme**

C'est une interaction dans laquelle une espèce est éliminée par une autre espèce qui secrète une substance toxique. Dans les interactions entre végétaux, l'amensalisme est souvent appelé **allélopathie**.

1.1.2.3. Les actions abiotiques

- **Relations de support**

Les **phasmes** ou les **papillons**, comme les **phalènes**, se servent des végétaux comme **support**, mais également comme **abri**, puisque par mimétisme, ils se confondent avec le végétal.

- **Relations de transport**

De nombreux animaux sont responsables du transport et de la dispersion d'un grand nombre de graines qu'ils rejettent dans leurs excréments.

- **Relations entre les êtres vivants et les éléments minéraux**

La plupart des végétaux ont besoin d'un **support** pour se fixer. Celui-ci peut prendre des formes variées

Certains animaux établissent continuellement des relations avec les substances minérales :

- Le **ver de terre** (lombric) établit une **relation alimentaire** avec le sol en absorbant l'eau, les sels minéraux et la matière organique en décomposition du sol qui lui sert également d'**abri** comme à la plupart des êtres vivants du sol ;
- La **larve de phrygane** se protège elle aussi dans un fourreau réalisé à l'aide de petits cailloux collés les uns aux autres.

1.1.3. Sources d'alimentation des bioagresseurs

Les bioagresseurs sont des organismes nuisibles aux végétaux, ils comprennent l'ensemble des ennemis des cultures et se répartissent en trois grandes familles :

Les agents phytopathogènes : champignons, bactéries, virus ; ils causent des maladies sur des plantes,

Les ravageurs : ce sont des animaux, prédateurs ou parasites des plantes

Les adventices ou mauvaises herbes, qui concurrencent les plantes cultivées.

Les bioagresseurs causent des dégâts qui sont les symptômes observables sur les plantes telles les nécroses, le flétrissement, et les morsures. Ces dégâts peuvent entraîner des dommages qui sont des pertes quantitatives ou une modification qualitative de la récolte. Les dommages de récolte se traduisent généralement par des pertes économiques.

Parties de la plante recherchées : Les attaques de nuisibles peuvent survenir sur toutes les parties des plantes, de ce fait on peut classer sommairement les sources d'alimentation des bio-agresseurs en tiges, feuilles, graines et noix, fruits, tubercules et racines, sèves, gommages, et bois.

Les feuilles : Plusieurs espèces de ravageurs s'alimentent sur les feuilles des plantes. Certaines espèces dévorent toute la feuille, d'autre recherchent les limbes, certaines sucent leurs sèves.

Exemple de maladie : la rouille jaune (Champignons), *Puccinia striiformis*, s'attaque aux feuilles des Céréales comme le blé.

Exemples de ravageur dans les milieux agricoles : La mineuse des agrumes, *Phyllocnistis citrella*

Exemples de ravageur dans les milieux forestiers : La processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa*

Les fruits : une diversité très importante de bio-agresseurs s'attaque aux fruits des plantes, causant ainsi des dégâts considérables en réduisant la quantité et la qualité des récoltes.

Exemple de maladie : Cloque de Pêcher ; *Taphrina deformans*, cette maladie attaque la Partie aérienne, feuilles, fruits et rameaux.

Exemples de ravageur dans les milieux agricoles : Le puceron *Aphis craccivora*, de couleur brun-rosé, se développe sur les haricots kilomètre. Les colonies peuvent être denses au point de recouvrir totalement les fruits ou les rameaux.

Exemples de ravageur dans les milieux agricoles : la Mineuse de la tomate, *Tuta absoluta* ; s'alimentent aussi bien sur les feuilles que les fruits.

Racines et tubercules : Les ravageurs hypogés qui se nourrissent des organes souterrains des plantes cultivées. On les nomme aussi ravageurs souterrains ou ravageurs telluriques. Quatre ordres d'insectes sont principalement concernés : des coléoptères (hannetons, cétoines, taupins, charançons, chrysomèle des racines du maïs,...), des diptères (bibions, tipules, mouches des terreaux,...), des lépidoptères (hépiales, noctuelles,...) et des orthoptères (courtilière). Les

radicelles, les racines, les pivots, les collets sont broutés, rongés, décapés ou sectionnés. On assiste souvent à la mort des jeunes plants, à des dépérissements (souvent visibles par taches dans les cultures), ou à des retards de croissance pouvant occasionner une perte importante des productions et des rendements.

Exemples dans les milieux agricoles : Le nématode blanc de la pomme de terre, *Globodera pallida*, appelé aussi « nématode à kyste »

Exemples dans les milieux forestiers : La pourriture violette des racines causée par *Helicobasidium compactum*.

Sèves : beaucoup d'espèces de bio-agresseurs s'alimentent sur la sève des plantes tels ; les acariens phytophages et les pucerons piqueurs suceurs.

Exemple de maladie : *Fusarium oxysporum* fs *albedinis*, champignons tellurique qui attaque le système vasculaire des palmiers.

Exemples de ravageur dans les milieux agricoles : le puceron de blé *Rhopalosiphum padi*
Exemples de ravageur dans les milieux forestiers : le grand puceron du chêne *Lachnus roboris*.

Bois : Les organismes xylophages, que ce soient des bactéries, des champignons ou des insectes, se nourrissent de la cellulose ou de la lignine du bois vivant ou mort. Ce sont donc des décomposeurs.

Exemple de maladie : *Xylella fastidiosa* (une bactérie), elle attaque le xylème de plusieurs hôtes tels ; olivier, vigne, agrumes, abricotier, amandier etc.,

Exemples de ravageur dans les milieux agricoles : le capnode est un insecte de l'ordre des Coléoptères, de la famille des Buprestides, c'est un ennemi des arbres fruitiers à noyaux, *Capnodis tenebrionis*.

Exemples de ravageur dans les milieux forestiers : le scolyte, *Tomicus destruens*

1.1.3. Flux d'énergie et chaînes trophiques

Les relations trophiques font référence aux relations alimentaires entre les vivants d'un même écosystème.

Une chaîne trophique ou chaîne alimentaire est une succession d'organismes dont chacun vit au dépend du précédent. Tout écosystème comporte un ensemble d'espèces animales et végétales qui peuvent être réparties en trois groupes : les producteurs, les consommateurs et les décomposeurs.

1.1.3.1. Les producteurs

Ce sont les végétaux autotrophes photosynthétiques (plantes vertes, phytoplancton : cyanobactéries ou algues bleus : organisme procaryote). Ayant le statut de producteurs primaires, ils constituent le premier niveau trophique de l'écosystème. En effet, grâce à la photosynthèse ils élaborent la matière organique à partir de matières strictement minérales fournies par le milieu extérieur abiotique.

1.1.3.2. Les consommateurs

Il s'agit d'êtres vivants, dits hétérotrophes, qui se nourrissent des matières organiques complexes déjà élaborées qu'ils prélèvent sur d'autres êtres vivants. Ils se considèrent comme étant des producteurs secondaires. Les consommateurs occupent un niveau trophique différent en fonction de leur régime alimentaire. On distingue les consommateurs de matière fraîche et les consommateurs de cadavres.

a- Les consommateurs de matière fraîche, il s'agit de :

- **Consommateurs primaires (C1)** : Ce sont les phytophages qui mangent les producteurs. Ce sont en général des animaux, appelés herbivores (mammifères herbivores, insectes, crustacés : crevette), mais aussi plus rarement des parasites végétaux et animaux des plantes vertes.
- **Consommateurs secondaires (C2)** : Prédateurs de C1. Il s'agit de carnivores se nourrissant d'herbivores (mammifères carnassiers, rapaces, insectes,...).
- **Consommateurs tertiaires (C3)** : Prédateurs de C2. Ce sont donc des carnivores qui se nourrissent de carnivores (oiseaux insectivores, rapaces, insectes,...).

Le plus souvent, un consommateur est omnivore et appartient donc à plusieurs niveaux trophiques.

Les C₂ et les C₃ sont soit des prédateurs qui capturent leurs proies, soit des parasites d'animaux.

b- Les consommateurs de cadavres d'animaux

Les **charognards** ou **nécrophages** désignent les espèces qui se nourrissent des cadavres d'animaux frais ou décomposés. Ils terminent souvent le travail des carnivores. **Exemple** : Chacal, Vautour,...

c- Les décomposeurs ou détritivores

Les décomposeurs sont les différents organismes et microorganismes qui s'attaquent aux cadavres et aux excréta et les décomposent peu à peu en assurant le retour progressif au monde minéral des éléments contenus dans la matière organique.

- **Saprophyte** : Organisme végétal se nourrissant de matières organiques en cours de décomposition. **Exemple** : Champignons.
- **Saprophage** : Organisme animal qui se nourrit de matières organiques en cours de décomposition. **Exemple** : Bactéries.
- **Détritivore** : Invertébré qui se nourrit de détritits ou débris d'animaux et/ou de végétaux. **Exemple** : Protozoaires, lombrics, nématodes, cloportes.
- **Coprophage** : Animal qui se nourrit d'excréments.
- **Exemple** : Bousier.

Producteurs primaires, consommateurs et décomposeurs sont liés par une chaîne alimentaire. Le caractère cyclique de la chaîne est assuré par les décomposeurs.

1.1.3.3. Les fixateurs d'azote

Ils ont une position particulière dans la chaîne trophique. Leur nutrition azotée se fait à partir de l'azote moléculaire. Quant au carbone et à l'énergie nécessaire à leur nutrition, ils utilisent des matières organiques plus élaborées qu'ils prennent à certains détritits ou à des racines ou feuilles des autotrophes. Ils sont donc autotrophes pour ce qui est de l'azote et hétérotrophes du point de vue carbone. C'est le cas des Azotobacter en fixation non symbiotique et les Rhizobiums en fixation symbiotique.

1.1.3.3. Différents types de chaînes trophiques

Il existe trois principaux types de chaînes trophiques linéaires :

- **Chaîne de prédateurs**

Dans cette chaîne, le nombre d'individus diminue d'un niveau trophique à l'autre, mais leurs tailles augmentent (Figure 5).

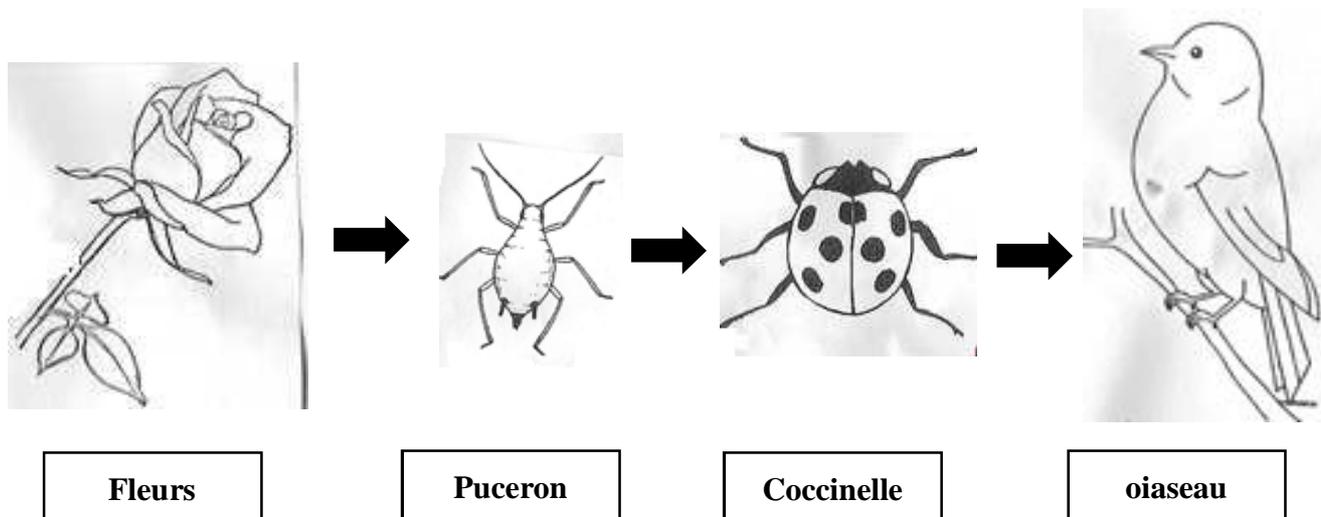


Fig.5. Exemple de chaîne de prédateurs

- **Chaîne de parasites**

Cela va au contraire d'organismes de grandes tailles vers des organismes plus petits, mais de plus en plus nombreux (la règle d'Elton n'est pas vérifiée dans ce cas).

- **Chaîne de détritivores**

Va de la matière organique morte vers des organismes de plus en plus petits (microscopiques) et nombreux (la règle d'Elton n'est pas vérifiée dans ce cas).

1.1.3.4. Le réseau trophique et flux d'énergie

Le réseau trophique se définit comme un ensemble de chaînes alimentaires reliées entre elles au sein d'un écosystème et par lesquelles l'énergie et la matière circulent. Il se définit également comme étant l'ensemble des relations trophiques existant à l'intérieur d'une biocénose entre les diverses catégories écologiques d'êtres vivants constituant cette dernière (producteurs, consommateurs et décomposeurs) (Figure 6).

- chaînes de broutage ou de prédation
- chaînes de détritivores ou de décomposeurs

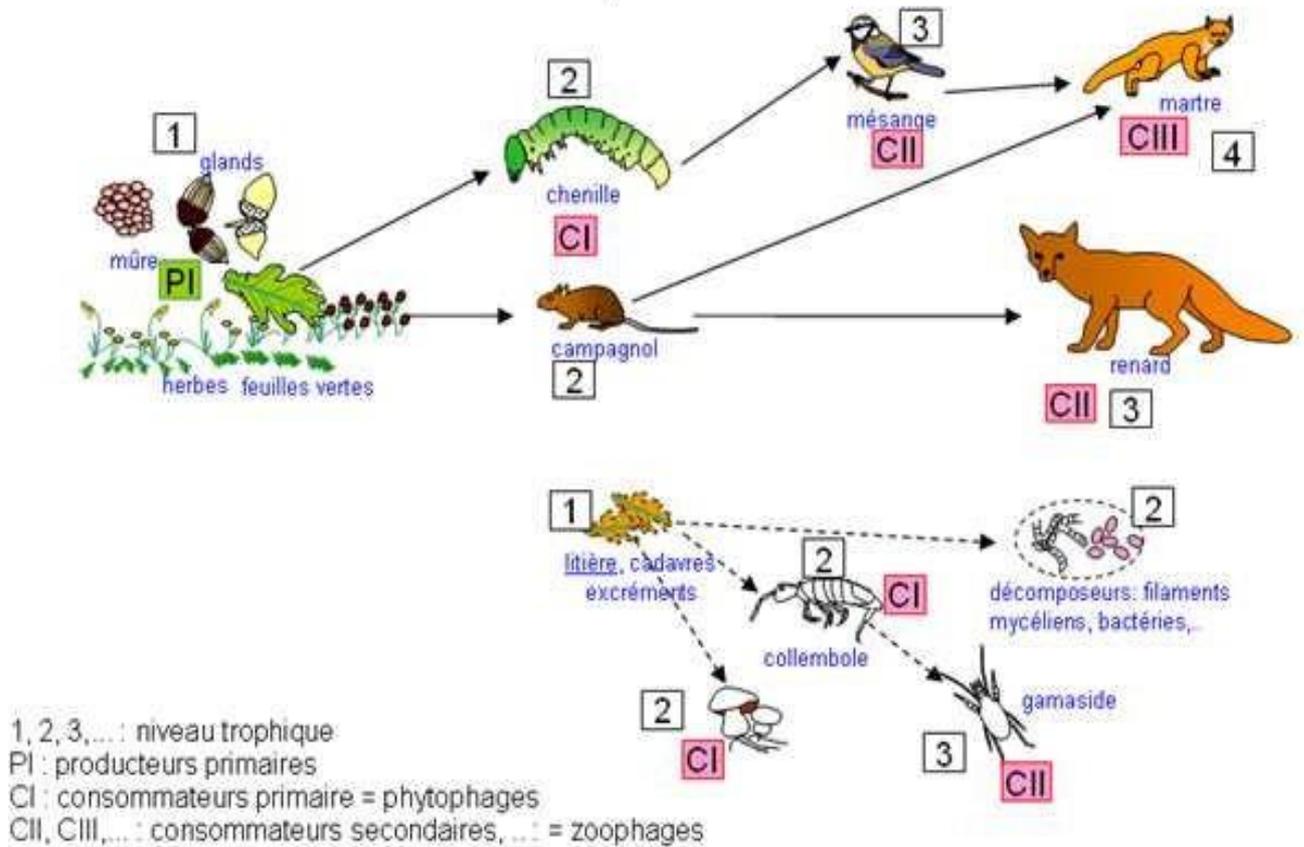


Fig.6. Réseau trophique simplifié

Les plantes chlorophylliennes produisent leur matière organique en utilisant les sels minéraux, le CO_2 et l'énergie solaire. Les herbivores élaborent leur matière organique à partir des plantes qu'elles consomment, les carnivores élaborent leur matière organique à partir d'autres animaux consommés. On constate donc un transfert de la matière et de l'énergie d'un niveau trophique à un autre dans les écosystèmes. C'est le flux de la matière (Figure 7).

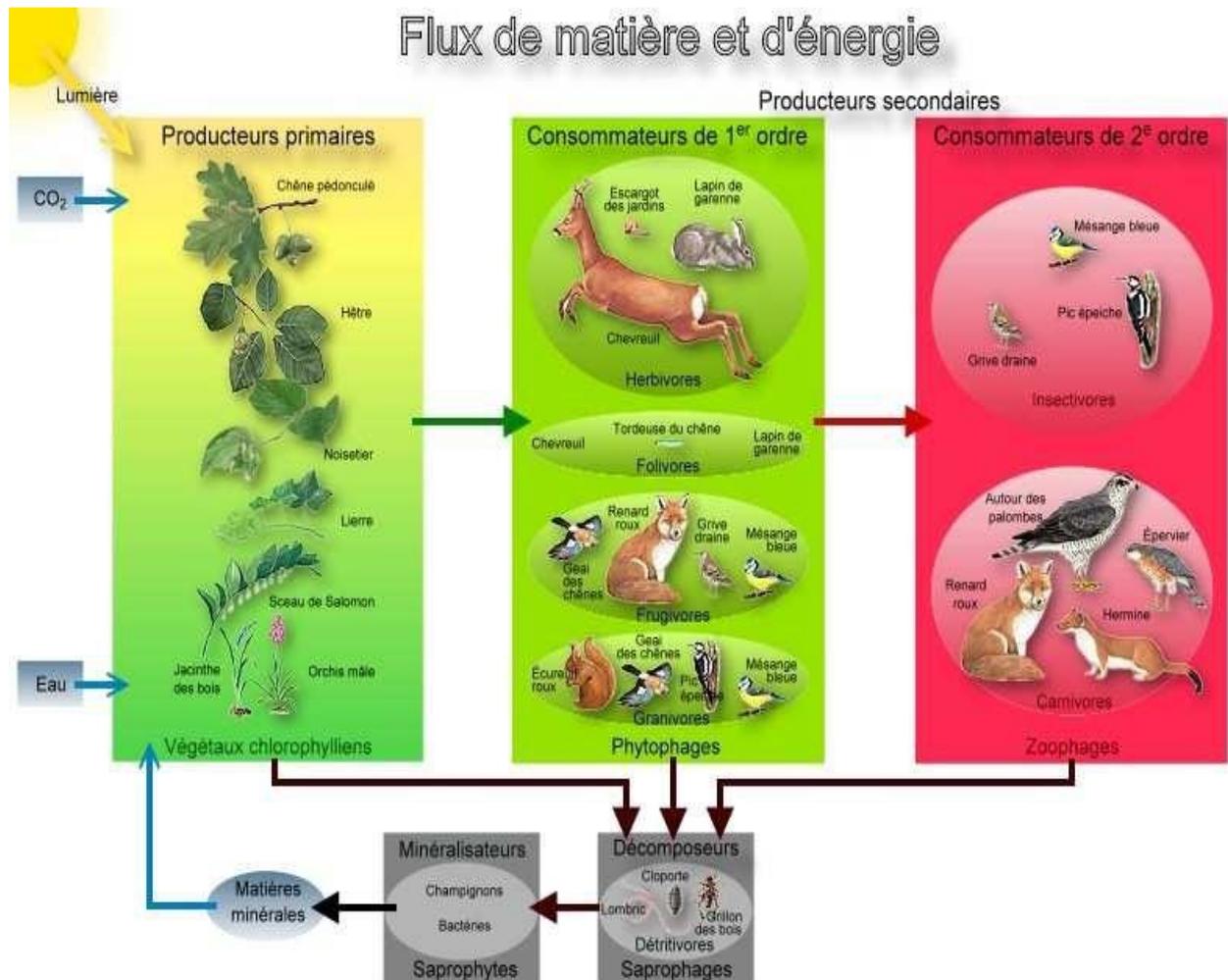


Fig.7. Réseau trophique simplifié

1.2. Les possibilités de colonisation des biotopes

La valence écologique d'une espèce représente sa capacité à supporter les variations plus ou moins grandes d'un facteur écologique. Elle représente la capacité à coloniser ou à peupler un biotope donné. • Une espèce à forte valence écologique c'est-à-dire capable de peupler des milieux très différents et supporter des variations importantes de l'intensité des facteurs écologiques, est dite euryèce. • Une espèce à faible valence écologique ne pourra supporter que des variations limitées des facteurs écologiques, elle est dite sténoèce. • Une espèce à valence écologique moyenne, est dite mesoèce. Une série de termes relatifs à la tolérance des espèces est devenue d'usage en écologie. Ces termes utilisent le préfixe grec "steno" pour désigner une faible amplitude de tolérance et le préfixe grec "eury" pour désigner une large amplitude de tolérance (Tableau 1).

Tableau 1 : Quelques exemples des termes les plus utilisés pour désigner les facteurs écologiques

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

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

1.2.1. Notion de niche écologique

Les organismes d'une espèce donnée peuvent maintenir des populations viables seulement dans un certain registre de conditions, pour des ressources particulières, dans un environnement donné et pendant des périodes particulières. Le recoupement de ces facteurs décrit la niche, qui est la position que l'organisme occupe dans son environnement, comprenant les conditions dans lesquelles il est trouvé, les ressources qu'il utilise et le temps qu'il y passe. Les organismes peuvent changer de niches quand ils se développent.

1.2.2. Notion d'habitat

Contrairement à la niche, l'habitat d'un organisme est l'environnement physique dans lequel un organisme est trouvé. Les habitats contiennent beaucoup de niches et maintiennent de nombreuses espèces différentes. Exemple : Une forêt comporte un vaste nombre de niches pour un choix de oiseaux (sitelles, bécasses), de mammifères (souris de bois, renards), d'insectes (papillons, coléoptères, pucerons) et de plantes (anémones de bois, mousses, lichen).

1.2.3. Notion de facteurs de milieu

On appelle « facteur écologique » tout élément du milieu pouvant agir directement sur les êtres vivants. Les facteurs écologiques sont de deux types : Facteurs abiotiques : ensemble des caractéristiques physico-chimiques du milieu tel que les facteurs climatiques (température, pluviosité, lumière, vent...), édaphiques (texture et structure du sol, composition chimique,...)... Facteurs biotiques : ensemble des interactions qui existent entre des individus de la même espèce ou d'espèces différentes : prédation, parasitisme, compétition, symbiose, commensalisme, ...etc.

1.2.4. Interaction du milieu et des êtres vivants

Les réactions des êtres vivants face aux variations des facteurs physico-chimiques du milieu intéressent la morphologie, la physiologie, le comportement. Les êtres vivants sont éliminés totalement, ou bien leurs effectifs sont fortement réduits lorsque l'intensité des facteurs écologiques est proche des limites de tolérance ou les dépasse.

1.2.5. Loi de tolérance (intervalle de tolérance)

La loi de la tolérance stipule que pour tout facteur de l'environnement existe un domaine de valeurs (ou intervalle de tolérance) dans lequel tout processus écologique sous la dépendance de ce facteur pourra s'effectuer normalement. C'est seulement à l'intérieur de cet intervalle que la vie de tel ou tel organisme, population ou biocénose est possible. La borne inférieure le long de ce gradient délimite la mort par carence, la borne supérieure délimite la mort par toxicité. A l'intérieur de l'intervalle de tolérance, existe une valeur optimale, dénommée « préférendum » ou « optimum écologique » pour lesquelles le métabolisme de l'espèce ou de la communauté considérée s'effectue à une vitesse maximale (Fig.8).

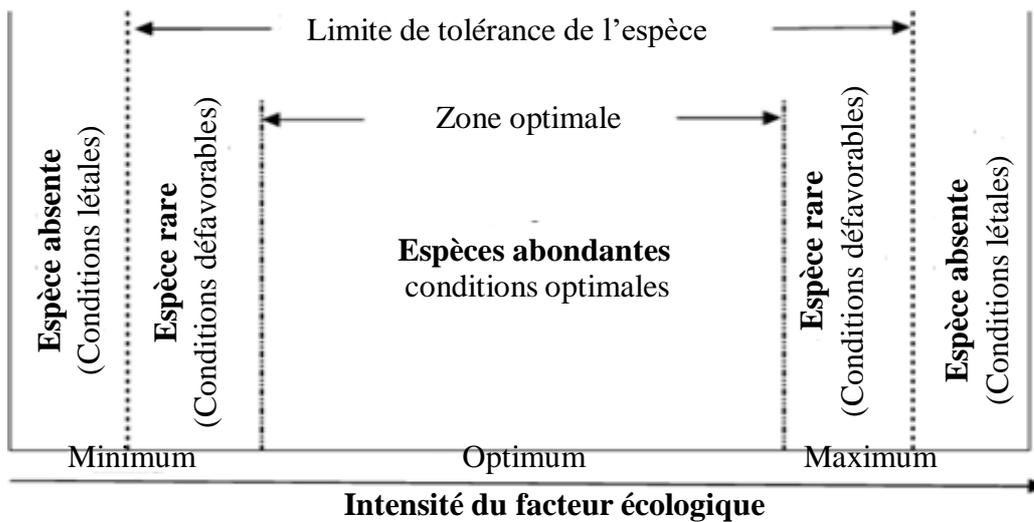


Fig.8. Limites de tolérance d'une espèce en fonction de l'intensité du facteur écologique étudié

2. Notion de succession et abondance maximale des espèces

Un écosystème est une unité fonctionnelle de la biosphère, de nature écologique, stable dans le temps, formés des facteurs abiotiques et du peuplement d'une aire donnée. Naturellement, un écosystème évolue si on se place à une échelle de temps historique (par exemple avec comme ordre de grandeur le siècle). Cette évolution sera nommée succession écologique.

2.1. Développement et évolution des écosystèmes

Les cycles de la matière et les flux d'énergie traversent sans interruption les écosystèmes. A l'intérieur des biocénoses, les organismes meurent et naissent sans arrêt. Ces processus sont donc à la base de changements. On peut distinguer deux grands types de modifications au sein des écosystèmes.

2.1.1. Les fluctuations : sont des changements quantitatifs et aléatoires

Exemple : phénomènes saisonniers par exemple.

2.1.2. Les successions : sont des changements quantitatifs et qualitatifs avec une tendance claire.

Il existe donc une différence entre les successions des phénomènes cycliques réguliers qui produisent des fluctuations : dans ce cas on parle de cycle phénologique (saisons par exemple). Une succession est toujours générée par un phénomène particulier qui crée un milieu neuf (glissement de terrain, incendie, formation de dunes). Les durées des successions (entre les

stades de colonisation et le moment où le système se stabilise) sont très variables, de quelques années à quelques millénaires.

La succession écologique décrit le processus naturel d'évolution et de développement de l'écosystème depuis son stade initial vers son stade climacique (Fig. 9).

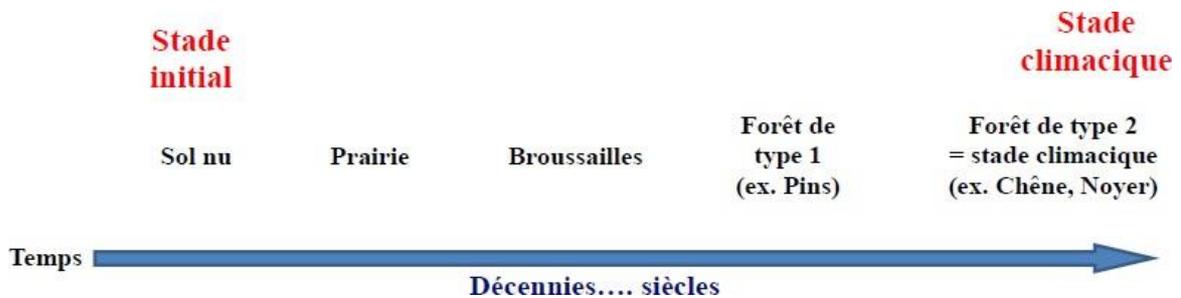


Figure 9. Succession écologique d'une forêt de type 2.

2.2. Types de succession

2.2.1. La succession primaire

Lorsqu'aucun sol n'est présent au stade initial à cause d'un glissement de terrain, d'une éruption volcanique.

La roche apparaît à la surface. Les premières espèces à s'installer sont des lichens, des mousses et d'autres organismes autotrophes appelés pionniers. L'érosion de la roche et la matière formée par la décomposition des pionniers forme un sol superficiel (pédogenèse) qui peu à peu s'épaissit et permet l'installation d'espèces plus complexes : plantes herbacées puis arbustes, puis arbres.

Le développement de la végétation est accompagné de la faune associée : insectes, puis petits oiseaux, puis mammifères (Fig.10).

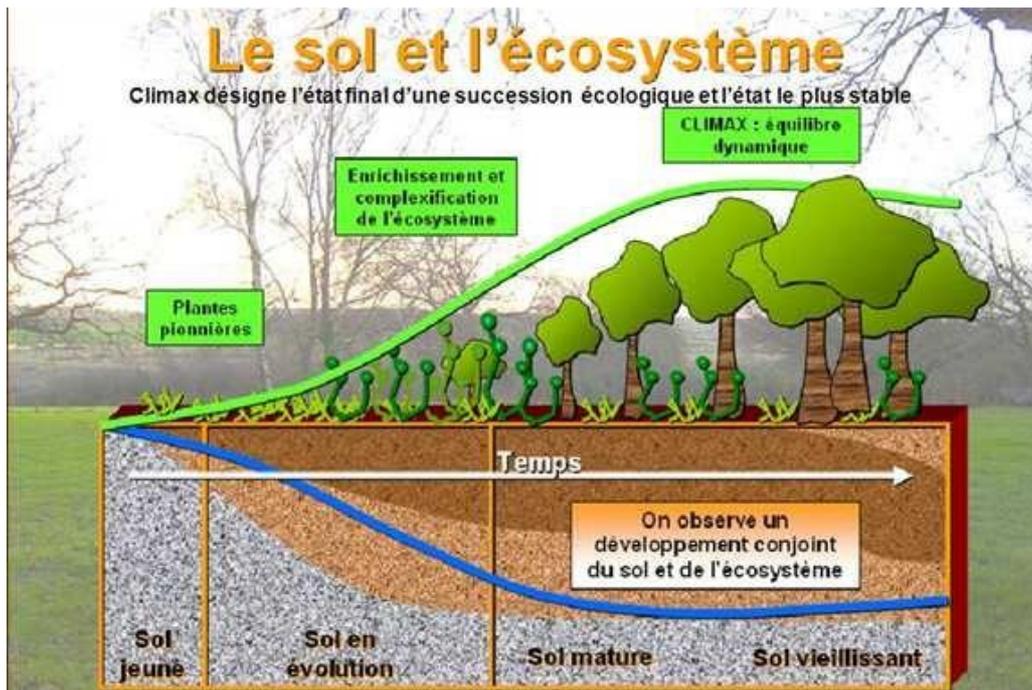


Figure 10. Exemple de succession primaire

2.2.2. La succession secondaire

Lorsque le milieu initial est engendré par la perturbation d'un milieu déjà avancé dans la succession écologique (feu de forêt, tempête...). Les pionniers sont alors différents et la succession est plus rapide (le sol est déjà en place, il reste des propagules laissés par le milieu précédent.).

Exemple : Ce type de succession peut être illustré par la reconstitution d'une forêt sur un champ dont la culture a été abandonnée. Un premier stade de la succession se caractérise par l'envahissement du champ par des mauvaises herbes : graminées passant l'hiver sous forme de graines et composées (Erigeron la première année, puis Aster la seconde année). Un second stade est marqué par l'apparition de plantes pérennes en particulier des graminées (Andropogon) qui deviendront dominantes et constitueront une prairie. Un troisième stade se développe en 15 à 20 ans après l'abandon des cultures. Il est caractérisé par l'apparition de végétaux ligneux : buissons et jeunes Pins. Son envahissement progressif par la végétation arbustive conduit à un stade préforestier puis à un boisement de Pins. Une cinquantaine d'années après le début de la succession s'installent des feuillus sous les conifères : Chênes et Noyers qui formeront à terme le stade d'équilibre de la succession.

2.2.3. Succession autogène et Allogène

- **Les successions autogènes** résultent d'un processus biotique s'exerçant à l'intérieur de l'écosystème. Les modifications sont induites par les organismes eux-mêmes.
- **Les successions allogènes** résultent de l'influence de facteurs extérieurs à l'écosystème (ex. pollution, incendie). Les successions allogènes peuvent engendrer des séries régressives (peuplements successifs de plus en plus pauvres) pouvant aboutir à la destruction totale de l'écosystème.

2.2.4. Succession progressive ou régressive

Une succession progressive se traduit par un enrichissement et un développement des communautés vivantes. Les exemples du retrait du glacier et de la succession lors d'un abandon de culture sont des successions progressives.

Une succession régressive traduit par un appauvrissement des communautés vivantes.

Exemple : suite à des attaques parasitaires qui suppriment une partie des espèces de l'écosystème. Elles s'observent aussi souvent par suite de l'action de l'homme, en particulier quand il transforme un écosystème forestier en formation ouverte (élevage ou culture). Exemple de série régressive liée à l'exploitation humaine (forêt climacique, boisement ouvert dégradé par le surpâturage, cultures).

2.2.4. Modalités des successions progressives

La biomasse augmente très rapidement ce qui accélère le système et conduit rapidement au par accumulation de biomasse au début de formation de l'écosystème. La disparition des espèces lors de la succession est essentiellement due à la compétition.

Exemple : La strate la plus haute fait de l'ombre à celle au-dessous et provoque sa disparition.

Il existe plusieurs modèles pour expliquer le passage d'une biocénose à une autre.

Le modèle de facilitation : les espèces d'un stade donné ne peuvent s'établir que si les conditions ont été modifiées par les espèces des stades précédents. Les espèces pionnières facilitent donc l'apparition des espèces suivantes (Fig.11).

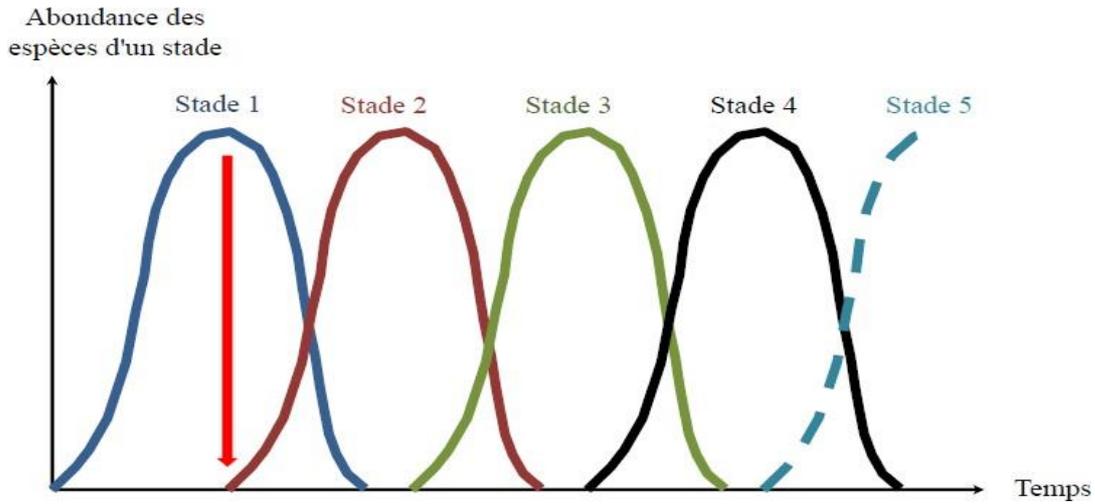


Figure 11. Modèle de facilitation

Le modèle de tolérance : les espèces des stades ultérieurs s’installent indépendamment des espèces des stades précédents. Le développement ultérieur s’explique par un développement très lent et/ou une plus grande tolérance. Si une espèce a une plus grande tolérance, le milieu ayant une quantité de ressource qui diminue au cours du temps, l’espèce a de plus grandes chances de se maintenir (Fig.12).

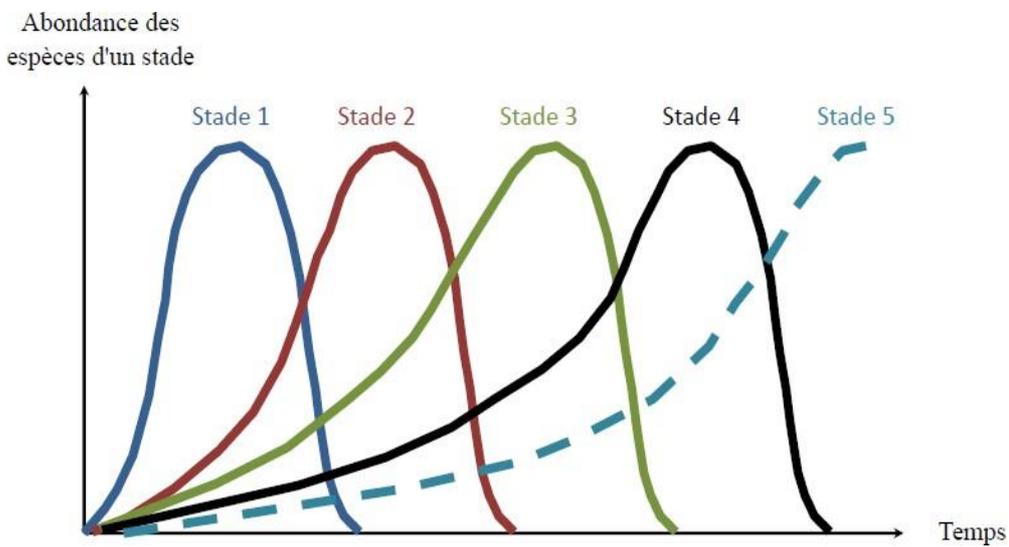


Figure 12. Modèle de tolérance

Le modèle d'inhibition : les espèces d'un stade inhibent l'installation et le développement des espèces des stades ultérieurs. La disparition des espèces pionnières se fera par affaiblissement ou attaque parasitaire(Fig.13).

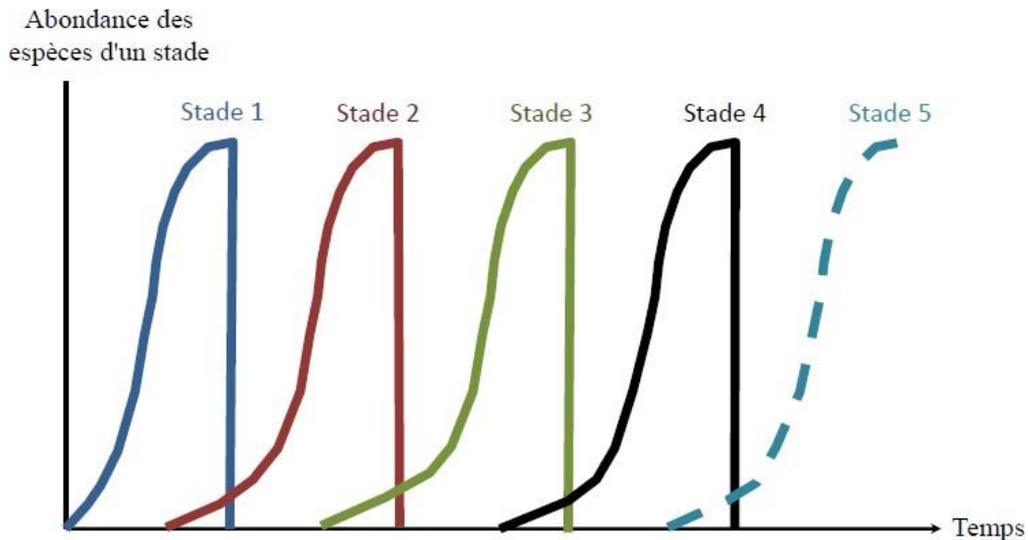


Figure 13. Modèle de tolérance

2.3. Abondance maximale des espèces

Afin de pouvoir étudier les populations, il faut d'abord connaître leurs effectifs dans les écosystèmes. Pour cela plusieurs méthodes sont utilisées.

2.3.1. Méthode d'étude des effectifs

L'évaluation est totalement différente suivant le type de populations : les populations constituées d'organismes fixés (végétaux ou invertébrés sessiles) et les populations constituées d'organismes mobiles. Dans le premier cas se pose uniquement le problème de l'échantillonnage. Par contre dans le second se posent de vrais problèmes de décompte des individus d'autant plus que les animaux sont mobiles et petits.

2.3.1.1. Comptage absolu des effectifs

Cette méthode se fait par comptage direct des individus à un instant t. Elle est possible sur les végétaux quand on traite de petites surfaces. D'autre part les moyens technologiques permettent de l'appliquer à certaines populations animales : radars pour les oiseaux, les mammifères et même les amphibiens ou photographie infrarouge pour les homéothermes.

Cette technique est la plus satisfaisante intellectuellement mais dans les faits applicable à un petit nombre de populations.

2.3.1.2. Estimation d'effectifs

Plusieurs méthodes adaptées aux populations étudiées peuvent être envisagées. Elles impliquent dans un premier temps une stratégie d'échantillonnage. La méthode des transects pour les dénombrements à vue. Les prélèvements d'échantillons sont très largement utilisés pour les individus de petite taille (généralement invertébrés) : faune du sol, plancton aquatique, benthos des rivières... Ils consistent à effectuer des prélèvements tous identiques suivant le plan d'échantillonnage adéquat. Le problème reste alors de définir le volume le plus efficace à prélever qui dépend étroitement de la population étudiée et de son milieu. Dans ce cas, on prélève tous les individus de l'échantillon que l'on dénombre en laboratoire puis on essaie d'extrapoler les résultats à la population totale.

Pour les individus de plus grande taille et donc plus difficiles à capturer, cette méthode est impossible car les prélèvements deviennent trop aléatoires. Trois méthodes peuvent être alors utilisées :

• Méthode de piégeage

Ce modèle fonctionne si la population est sédentaire (petits mammifères, insectes). Soit N l'effectif total de la population étudiée (que l'on cherche à estimer). On considère que tous les individus ont la même probabilité p d'être capturés. Soit C le nombre d'individus capturés. On réalise une première capture au temps T_1 : $C_1 = pN$. On refait une deuxième capture au temps T_2 suffisamment proche de T_1 pour que N n'ait pas varié :

$$C_2 = pN' \text{ où } N' = N + C_1$$

On peut alors estimer N

$$N = C_1^2 / (C_1 - C_2)$$

Cette méthode n'est valable que si C_1 et C_2 sont suffisamment grands sinon elle devient aléatoire. Il faut donc pour savoir si le calcul est valable, avoir une idée de l'effectif de la population. Plusieurs pièges peuvent être utilisés dans ce type d'étude (fig14).



Piège Barber



Piège a phéromone



Piège lumineux



Piège d'interception (insectes en vol)



Piège Coloré



Piège coloré

Fig. 14. Méthodes de piégeage des bioagresseurs

• **Méthode de marquage** : captures, recaptures Cette méthode permet de fournir une estimation de l'effectif de la population. Elle permet aussi de connaître les taux de naissance ou de décès, les déplacements des individus et dans certains cas les dimensions de leur habitat (Fig.15). Ces possibilités très diverses d'utilisation expliquent son emploi fréquent par les biologistes.

Le modèle de Lincoln, Petersen et Bailey est basé sur les quatre hypothèses suivantes :

- l'échantillonnage des individus est aléatoire : chaque individu a les mêmes chances d'être pris quelle que soient sa position dans l'habitat et son histoire antérieure de capture.
- les animaux marqués ne sont pas affectés par leur marquage et conservent leurs marques pendant toute l'expérience.
- les individus marqués sont relâchés de telle façon que leur distribution dans la population soit voisine de celle existant avant la capture. Le respect de cette hypothèse dépend de la mobilité de l'espèce et de l'influence éventuelle du marquage sur son comportement.
- le temps nécessaire pour capturer, marquer et relâcher les animaux est court par rapport aux intervalles de temps séparant deux échantillonnages.



Pigeon bague



Bague spéciale pigeon

Fig.15. Méthodes de marquage des bioagresseurs

• **Méthode par comptage direct** : Elle se réalise en dénombrant les contacts visuels (grands mammifères) ou auditifs (oiseaux nicheurs) obtenus le long de transects fixés.

Les résultats ne donnent pas d'effectifs absolus mais permettent de comparer les données à des dates différentes.

L'indice généralement calculé dans ce cas se nomme indice kilométrique d'abondance :

$$IKA = \frac{\text{nombre de contacts}}{\text{distance parcourue en km.}}$$

Toutes ces méthodes permettent de déterminer l'effectif de la population donc son abondance.

2.3.2. Paramètres descriptifs d'une population

2.3.1. L'abondance maximale (densité d'une population)

La connaissance de la densité d'une population constitue un paramètre démoécologique primordial. La densité s'exprime en nombre d'individus rapporté à l'unité de surface. Cette dernière est choisie en tenant compte de l'abondance de l'espèce.

On exprime par exemple la densité des arthropodes de la litière en nombre de sujets par m². On peut aussi calculer des biomasses par unité de surface.

Il est important de distinguer la densité brute et la densité écologique.

Densité brute : effectif total de la population / surface totale du biotope étudié.

Densité écologique : effectif total de la population / surface d'habitat réellement disponible pour la population étudiée.

Il existe une densité maximale et minimale d'une population pour chaque espèce vivante lui permettant de se maintenir en permanence. La limite supérieure est liée aux capacités d'accueil du milieu (énergie disponible). La limite inférieure est liée à la probabilité de pouvoir se reproduire.

Pour les populations animales, la densité observée dépend essentiellement de leurs régimes alimentaires. Plus l'espèce se trouve en fin de chaîne alimentaire, moins elle est abondante.

2.3.2. L'abondance relative

C'est la densité de la population par rapport à la densité d'un ensemble d'espèces. Elle permet de connaître la composition d'un peuplement.

La densité d'une population, sa croissance ou son déclin, dépend du nombre d'individus qui lui sont ajoutés (natalité et immigration) et de ceux qui disparaissent (mortalité et émigration). Les effectifs de chaque espèce dépendent principalement de la différence entre les taux de natalité et de mortalité.

La natalité constitue le principal facteur d'accroissement des populations. On distingue toujours la natalité maximale (physiologique) et la natalité réelle.

La première traduit le potentiel biotique de l'espèce. Le taux brut de natalité s'exprime en proportion de la population totale : 50 naissances pour 1000 individus par an, par exemple.

Le taux net de reproduction désigne le nombre total de femelles produit par chaque femelle féconde. C'est le taux de multiplication par génération. La mortalité constitue le second paramètre d'importance fondamentale.

Le taux de mortalité caractérise le nombre de morts survenues dans un intervalle de temps donné, divisé par l'effectif total au début de l'intervalle de temps.

La mortalité écologique, ou réelle, caractérisent la disparition d'individus dans des conditions environnementales données. Elle varie en fonction des populations et des facteurs du milieu. Il existe une mortalité minimale théorique qui représente le taux de disparition des individus en absence de facteurs limitants : c'est la longévité maximale. La natalité et la mortalité varient en fonction du groupe d'âge considéré.

2.3.3. Le sex-ratio

C'est le rapport entre le nombre d'individus appartenant au sexe mâle et au sexe femelle que comporte une population.

Le sex-ratio des populations est généralement équilibré que les espèces soient gonochoriques ou hermaphrodites. Les seules populations naturelles dans lesquelles le sex-ratio est profondément déséquilibré, sont celles des espèces parthénogénétiques (puceron, abeille). Chez les vertébrés, il existe un léger excès de mâle à la naissance. Chez les adultes, le sex-ratio évolue en fonction du climat mais aussi de la survie de chacun des sexes. Seuls les rongeurs possèdent des populations légèrement déséquilibrées dans un sens ou l'autre en fonction des espèces.

2.3.4. Indices écologiques

2.3.4.1. La qualité de l'échantillonnage

$$Q = \frac{a}{N}$$

a : désigne le nombre des espèces de fréquence 1, c'est-à-dire vues une seule fois dans un relevé au cours de toute la période considérée.

N : est le nombre total de relevés.

Plus le rapport $Q = a / N$ se rapproche de zéro plus la qualité est bonne et réalisée avec précision suffisante

a. Indices écologiques de composition

Richesse totale et moyenne

Blondel (1979), affirme que, la richesse totale S est le nombre des espèces du peuplement. Elle est considérée comme un paramètre fondamental d'une communauté d'espèces. La richesse moyenne s correspond au nombre moyen des espèces présentes dans un échantillon du biotope (Ramade, 2003).

Fréquences centésimales (abondance relative)

C'est le pourcentage des individus d'une espèce (ni) par rapport au total des individus (Dajoz, 1971). L'abondance relative des espèces dans un peuplement ou dans un échantillon, caractérise la diversité faunistique d'un milieu donné (Frontier, 1983). La fréquence centésimale est calculée par la relation :

$$F \% = \frac{ni}{N} \times 100$$

ni : le nombre des individus de l'espèce prise en considération.

N : le nombre total des individus de toute espèce confondue.

Fréquence d'occurrence et constances

La fréquence d'occurrence est le pourcentage du nombre de relevés contenant l'espèce prise en considération par rapport au nombre total de relevés (Dajoz, 1971).

$$C = \frac{P}{P'} \times 100$$

P : le nombre de relevés contenant l'espèce étudiée.

P' : le nombre total de relevés effectués.

Selon la même source, en fonction de la valeur de C , on distingue les catégories suivantes :

- Une espèce est omniprésente si $C = 100 \%$
- Une espèce est constante si $75 \% \leq C \leq 100 \%$
- Une espèce est régulière si $50 \% \leq C \leq 74 \%$
- Une espèce est accessoire si $25 \% \leq C \leq 50 \%$
- Une espèce est accidentelle si $5 \% \leq C \leq 25 \%$
- Une espèce est rare si $C \leq 4 \%$

b. Indices écologiques de structure

Diversité de Shannon-Weaver

Blondel *et al.* (1973), définissent la diversité comme le degré d'hétérogénéité d'un peuplement. Cet indice est considéré comme le meilleur moyen de traduire la diversité, il est calculé de la manière suivante :

$$H' = -\sum q_i \log_2 q_i$$

H' : indice de diversité exprimé en unité de bits

q_i : fréquence relative de la catégorie d'individus par rapport à i qui est l'espèce considérée

\log_2 : le logarithme à base de 2

Cet indice permet d'avoir une idée sur la diversité des différents milieux, plus précisément il permet de connaître la diversité d'une espèce donnée au sein d'un peuplement. Si H' est élevé, le peuplement considéré est diversifié et donc le milieu est favorable. Si en revanche H' est faible, ce dernier est pauvre en espèces ou défavorable.

Diversité maximale

Blondel (1979) exprime la diversité maximale par la relation suivante :

$$H'_{max.} = \text{Log}_2 S$$

H'_{max} : la diversité maximale

S : la richesse totale.

Equitabilité

L'indice correspond au rapport de la diversité observée H' à la diversité maximale H'_{max} (Barbault, 1981). Blondel (1979), juge que, l'équirépartition est le rapport de la diversité observée à la diversité maximale. Elle se calcule comme suit :

$$E = \frac{H'}{H'_{max}}$$

La valeur de l'équirépartition E varie de 0 à 1.

Lorsque E tend vers 0 cela signifie que les effectifs des espèces récoltés ne sont pas en équilibre entre eux. Quand E tend vers 1 cela signifie que les effectifs des espèces capturées sont en équilibre entre eux.

Les indices écologiques permettent d'étudier la structure des peuplements en faisant référence ou non à un cadre spatio temporel concret. Ils permettent d'avoir rapidement, en un seul chiffre, une évaluation de la biodiversité des communautés. Toutefois, leur caractère synthétique peut s'avérer être un handicap dans la mesure où il masque une grande partie de l'information.

2.4. Le rang / fréquence

Dans un diagramme rang-fréquence, les espèces de la communauté examinée sont d'abord classées par ordre d'abondances décroissantes. Puis l'ensemble est représenté sur un graphique bidimensionnel où le rang de l'espèce dans ce classement est porté en abscisse, et son abondance (absolue ou relative) dans la collection, en ordonnées.

La modélisation de la distribution d'abondance des espèces est un des moyens qu'on peut choisir pour étudier la structure des communautés et avoir une première approche des fonctions des habitats.

La modélisation se fait par habitat et par strate. A partir de cette modélisation, on distingue plusieurs types de distributions d'abondances

2.5. Décalage temporel

Le cycle biologique de la plupart des bioagresseurs, en particulier les espèces de ravageurs monophage, est en parfaite synchronisation avec leur plante hôte. Les végétaux peuvent s'adapter aux attaques des ravageurs en retardant un peu leur cycle biologique, ce qui va provoquer un décalage temporel, entre les cycles biologiques des deux composantes de l'écosystème (plante et bioagresseur). Ce décalage conduit généralement à l'écroulement des populations des bioagresseurs.

Chapitre 2 : Facteurs influençant la bio-écologie des bioagresseurs

Introduction

La structure et la composition du paysage peuvent influencer à la fois l'écologie et l'évolution des ravageurs des cultures.

Le terme de ravageur n'a pas de signification écologique et caractérise le potentiel de nuisance d'un organisme vis-à-vis des activités humaines, principalement agricoles. Un organisme est habituellement considéré comme un ravageur lorsqu'il rentre en compétition avec les humains pour une ressource, et quand il est présent en grand nombre.

Les ravageurs phytophages peuvent se spécialiser, en fonction de l'hétérogénéité et la stabilité du paysage, sur une plante hôte particulière ou exploiter successivement ou simultanément une large gamme d'hôtes.

Les notions de diversité, composition, structure et structure spatiale de peuplements végétaux doivent être définies puisqu'elles ne sont pas utilisées dans la littérature suivant les mêmes modalités.

La biodiversité est définie comme la diversité intra et inter-spécifique des êtres vivants, terrestres ou aquatiques, et des complexes écologiques auxquels ils appartiennent

Une communauté végétale est définie comme la totalité des végétaux présents dans le même écosystème et au cours de la même période.

Un peuplement végétal est un ensemble de populations végétales caractérisées par une proximité taxonomique et écologique et situées dans une même communauté végétale. Une communauté végétale peut ainsi être constituée de plusieurs peuplements végétaux. Par exemple, nous étudierons dans la communauté végétale qui constitue une agroforêt, plusieurs peuplements végétaux (les arbres forestiers et les arbres fruitiers).

La diversité est le nombre d'espèces tandis que **la composition** est l'identité des espèces présentes dans un peuplement

La structure des peuplements végétaux peut être définie comme une combinaison de leurs caractéristiques telles que : le type de distribution des arbres, la densité des peuplements, leur différenciation verticale, la diversité spécifique et les formes de mélange ou agrégation des individus. En ce sens, la structure regroupe à la fois la composition et la structure spatiale des peuplements végétaux.

La structure spatiale d'un peuplement végétal concerne l'occupation horizontale et verticale de l'espace par les individus du peuplement. La structure verticale prend en considération la hauteur des peuplements végétaux. Elle est caractérisée par des attributs structuraux tels que la densité des plantes appartenant aux différentes strates.

Une strate est alors définie comme l'ensemble des individus végétaux appartenant à la même classe de hauteur.

La structure horizontale prend en considération la répartition horizontale des individus des peuplements végétaux dans le plan. La structure horizontale d'un peuplement est caractérisée par différents motifs de répartition horizontale de ses individus à la surface de la parcelle tels que la répartition régulière, aléatoire ou agrégée.

1. Rôle de la richesse et de la diversité de la végétation

1.1. Effet de dilution et d'amplification

On peut distinguer deux effets de l'augmentation de la diversité végétale sur l'intensité d'attaque des bioagresseurs.

Lorsqu'une augmentation de la diversité végétale diminue l'intensité d'attaque de bioagresseurs, on parle d'effet de dilution dans le cas des maladies et de "résistance associative", dans le cas des ravageurs.

Lorsqu'une augmentation de la diversité végétale augmente l'intensité d'attaque de bioagresseurs, on parle d'effet d'amplification dans le cas des maladies et de sensibilité associative dans le cas des ravageurs. Les termes d'effet de dilution ou d'amplification font instinctivement référence aux mécanismes de dilution de la ressource et d'introduction d'une nouvelle ressource.

1.2. L'effet de la composition végétale

1.2.1. Le lien biotique

Une plante peut être considérée comme une ressource pour un organisme lorsqu'elle assure à l'un de ses besoins (généralement alimentaire mais il pourra également s'agir d'habitat). La culture d'un agroécosystème est par définition une ressource pour le bioagresseur, puisque nous avons défini les bioagresseurs comme l'ensemble des ravageurs et des maladies des cultures.

1.2.2. L'effet biologique

L'effet biologique d'un végétal sur un organisme vivant dépend de l'interaction biotique qui lie l'espèce végétale considérée à l'organisme vivant considéré. Suivant l'interaction biotique qui les lie (neutralisme, prédation, symbiose, mutualisme, amensalisme, commensalisme,

parasitisme, etc.), la présence du végétal pourra augmenter, diminuer ou ne pas influencer la présence de l'organisme. L'effet biologique dépend donc de la composition végétale, de l'identité des espèces végétales, et du bioagresseur étudié.

1.2.2.1. Les plantes associées

Parmi les plantes associées à la culture dans l'agroécosystème, on rencontre des plantes qui fournissent une ressource pour le bioagresseur, ou pour un ennemi naturel du bioagresseur. Un organisme qui a une relation biotique antagoniste avec le bioagresseur, ou pour un vecteur du bioagresseur (un organisme qui a une relation biotique positive avec le bioagresseur). L'espèce végétale associée à la culture et qui fournit une ressource au bioagresseur de cette culture est appelée hôte alternatif. Alors que la culture sera désignée comme l'hôte principal du bioagresseur.

Les termes de principal et alternatif sont choisis en fonction de l'abondance, car la culture est généralement la plante la plus abondante dans l'agroécosystème et donc la principale ressource pour un bioagresseur.

1.2.2.2. Diminution de la ressource pour le bioagresseur

Introduire de la diversité végétale dans un agroécosystème entraîne la diminution de l'abondance de la culture principale à l'échelle de la parcelle. Or, d'après un principe de base en épidémiologie, la diminution de l'abondance d'un hôte diminue la transmission de la maladie d'un individu à l'autre, entraînant une diminution de l'intensité de la maladie. Par conséquent, l'introduction d'une diversité végétale dans un agroécosystème entraînerait une diminution de l'abondance de la culture et donc une diminution de l'intensité des maladies et ravageurs de cette culture.

Un point essentiel dans l'application du mécanisme de diminution de la ressource est que le bioagresseur soit spécialiste de sa plante hôte et donc que les espèces végétales introduites dans l'agroécosystème ne soient pas ou moins sensibles que la culture aux bioagresseurs.

Résultat : Ainsi on peut considérer une augmentation de la diversité végétale comme une introduction d'une autre espèce végétale que celle composant la culture ou comme l'introduction d'une variété plus résistante que la variété de la culture principale une solution pour le contrôle des populations des ravageurs.

1.2.2.3. Introduction d'une ressource pour le bioagresseur

L'augmentation de la diversité végétale au sein d'un agroécosystème a également pour effet d'augmenter la probabilité de l'introduction d'un hôte alternatif pour le bioagresseur.

L'introduction de cet hôte alternatif augmenterait alors le développement du bioagresseur dans l'agroécosystème en proposant une nouvelle ressource.

1.2.2.4. Introduction d'une ressource pour un ennemi naturel ou un vecteur du bioagresseur

L'augmentation de la diversité végétale au sein d'un agroécosystème a également pour effet d'augmenter la probabilité de l'introduction d'une plante qui est une ressource soit pour les ennemis naturels soit au contraire pour un organisme vecteur du bioagresseur.

L'hypothèse dite des ennemis naturels propose d'attribuer la diminution d'incidence des bioagresseurs dans les agroécosystèmes plurispécifiques en comparaison aux agroécosystèmes monospécifiques à une plus forte abondance des ennemis naturels des bioagresseurs tels que les prédateurs ou les parasites. Cette hypothèse a principalement été étudiée sur les ravageurs des cultures. Les plantes associées à la culture attirent les ennemis naturels des ravageurs en fournissant du pollen et/ou du nectar.

Par exemple, une étude a montré qu'une forte diversité d'arbres associés aux cacaoyers permettait de maintenir un fort niveau de parasitoïdes au sein de la parcelle et donc un fort niveau d'ennemis naturels des ravageurs du cacaoyer. Les études illustrant l'hypothèse des ennemis naturels sur les maladies des cultures sont plus rares. Les ennemis naturels des pathogène fongiques peuvent par exemple être des mycoparasites, c'est-à-dire des champignons qui parasitent d'autres champignons.

Conclusion : *Une augmentation de la diversité végétale augmente la probabilité d'introduire une ressource pour les bioagresseurs, leurs ennemis naturels et/ou leurs vecteurs. L'augmentation de la diversité végétale est également susceptible de modifier le microclimat qui affectera la présence de ces trois types d'organismes vivants dans les agroécosystèmes.*

2. Rôle de l'hétérogénéité la végétation

2.1. L'effet physique : rôle de la structure spatiale des végétaux

L'effet physique d'une plante sur un organisme est l'effet de cette plante en tant que barrière physique et non plus en tant qu'être vivant. Cette barrière s'exerce directement sur l'organisme et sur son déplacement, mais également sur les variables abiotiques du système (lumière, eau, vent) ce qui aura pour effet de créer un microclimat qui sera susceptible d'affecter l'organisme et sa plante hôte. L'effet physique dépend donc de la structure spatiale des plantes de l'agroécosystème

2.2. La structure spatiale des plantes associées et création d'un microclimat

L'introduction d'une diversité végétale dans un agroécosystème peut profondément modifier le microclimat. En particulier, la présence d'arbres associés à une culture tamponne la température de l'air et du sol, diminue la vitesse des vents et la quantité et qualité de lumière transmise, et augmente l'humidité relative de l'air et l'humidité des sols dans le sous-étage. Le terme "ombrage" est employé pour désigner l'ensemble de ces altérations microclimatiques.

L'altération microclimatique créée par l'introduction d'une diversité végétale peut influencer le bioagresseur directement, en fonction de la niche écologique du bioagresseur étudié, et/ou indirectement en influençant la croissance de la plante hôte et donc la présence de la ressource pour le bioagresseur. La gestion de l'ombrage tient une place importante dans la gestion des bioagresseurs dans les systèmes agroforestiers.

2.3. Effet de la structure verticale des arbres d'ombrage

L'altération microclimatique créée par l'augmentation de diversité végétale est d'autant plus sensible dans les agroécosystèmes pluristratifiés où chaque strate agit comme un filtre sur les variables microclimatiques. La hauteur de la strate de végétation influence le microclimat sous la strate (Fig.16).



Fig. 16. Structure verticale des arbres d'ombrage

2.3.1. Effet sur la lumière

La hauteur des individus composant une strate de végétation influence à la fois la moyenne et la variance du rayonnement transmis. Plus la strate est haute et plus la moyenne de la lumière transmise est faible. L'effet de la hauteur de la strate sur la variance de la lumière transmise dépend quant à elle du pourcentage de couverture de la strate. Dans des systèmes forestiers et agroforestiers où le pourcentage de couverture des strates est fort, plus la strate est haute, plus la variance de lumière transmise sous la strate est faible.

2.3.2. Effet sur la ressource hydrique

La hauteur du peuplement végétal influence également l'interception de la ressource hydrique, plus le peuplement végétal est haut, plus le pourcentage d'eau interceptée par les feuilles puis rejetée au sol est faible.

2.3.3. Effet sur le vent

Enfin, la hauteur des arbres est déterminante dans leur impact sur les vents. En effet, la taille de la zone à l'abri des vents est proportionnelle à la hauteur de la barrière. En particulier, la distance horizontale d'influence de la barrière sur la vitesse des vents s'exprime en fonction de la hauteur de cette barrière. Ainsi, dans des plantations de caféiers, il a été montré que la vitesse des vents pouvait être réduite de 72% du fait de la présence d'arbres en association avec les caféiers.

2.3.4. Effet directe sur les bioagresseurs

L'ensemble de ces effets de la hauteur des strates de végétation sur le microclimat est susceptible d'influencer directement le développement et le déplacement du bioagresseur.

Par exemple, la lumière et en particulier les ultraviolets stimulent la sporulation de nombreuses espèces fongiques. La réduction de l'impact des gouttes de pluie peut réduire la dispersion des spores par la réduction des effets des taches. Ainsi, au Cameroun l'introduction d'arbres d'ombrage dans les caféières a été suggérée comme moyen pour réduire l'incidence de l'anthracnose du café (*Colletotrichum kahawae*) via l'interception des précipitations et la réduction de l'intensité de l'impact des gouttes de pluie sur les caféiers, et par conséquent la limitation de la dispersion par projection de propagules.

2.3.5. Effet indirecte sur les bioagresseurs

D'autre part, le microclimat peut aussi avoir un effet indirect sur le bioagresseur par le biais de son impact sur la plante hôte. En effet, la réduction de la quantité de tissus sensibles par l'augmentation de l'ombrage dans certaine culture est actuellement supposée être le principal mécanisme qui rendrait ces dernières moins sensibles aux maladies fongiques.

3. Rôle de la composition floristique

La structure horizontale des peuplements végétaux (régulière, aléatoire, agrégée) est le résultat d'un ensemble de facteurs exogènes (pédo-climatique, gestion humaine, etc.) et endogènes (composition des peuplements, mode de dissémination, etc.). Du fait de la diversité de composition végétale et d'intensité de gestion des agrosystèmes.

3.1. Altération de microclimat

La structure horizontale altère le microclimat. **Par exemple**, il a été montré que la structure horizontale des arbres influence la variance de lumière reçue sous canopée. En effet, la variance de la lumière reçue sous canopée augmente lorsque la structure horizontale des arbres d'ombrage varie de régulière à aléatoire, puis d'aléatoire à agrégée. Par contre, la moyenne de la lumière reçue sous canopée ne serait pas affectée par la structure horizontale des arbres. Ainsi, les variations de structures horizontales des arbres d'un agroécosystème de la régularité vers l'agrégation auraient pour effet de créer une hétérogénéité spatiale du microclimat à l'échelle de la parcelle.

3.2. Coexistence spécifique

L'hétérogénéité de la distribution spatiale du microclimat serait la source de nombreux mécanismes de coexistence entre espèces. En permettant une plus grande coexistence des espèces, l'hétérogénéité spatiale du microclimat pourrait être à la base des mécanismes de régulation au sein des écosystèmes plurispécifiques. En effet, si les maladies et ravageurs ont une probabilité augmentée de trouver une niche appropriée à leur maintien dans un écosystème dont la structure de la végétation crée de l'hétérogénéité microclimatique, la probabilité de présence de leurs ennemis naturels et de leurs vecteurs est également augmentée.

3.3. Attractivité augmentée vis-à-vis de leurs bioagresseurs

Dans les zones où les arbres d'ombrage seraient en faible densité (entre les agrégats), la diminution de la compétition inter-spécifique en plus de l'augmentation des ressources abiotiques (lumière, pluie) permettrait une meilleure nutrition et donc un meilleur développement des plantes s'installant dans ces zones. La conséquence de ce meilleur développement s'il agit sur une plante en culture sous la canopée d'arbres d'ombrage pourrait être une attractivité augmentée vis-à-vis de leurs bioagresseurs. Compte tenu de la multitude des mécanismes induits par l'hétérogénéité microclimatique d'un écosystème.

Conclusion : *La structure horizontale en tant que promoteur des mécanismes de coexistence pourrait être à la base de la stabilité des écosystèmes et donc de la durabilité attendue des agroécosystèmes plurispécifiques.*

4. Rôle et nature des supports nourriciers

Les relations entre les bioagresseurs et les plantes hôtes sont conditionnées par différents caractères physiques des végétaux tels que la taille, la forme, la présence de cires épicuticulaires, le stade phénologique et la couleur de la plante mais aussi par des facteurs chimiques tels que la présence de métabolites secondaires.

4.1. Nature des signaux chimiques émis par les plantes

Ces substances chimiques ne participent pas aux processus physiologiques primaires mais jouent un rôle primordial dans les interactions interspécifiques.

Le rôle de ces molécules chez des organismes n'appartenant pas à la même espèce est directement lié à la nature particulière de ces substances et à leur distribution limitée. En effet, si la plupart des organismes utilisent efficacement les métabolites primaires pour assurer les fonctions vitales, les mécanismes plus spécifiques (de production et d'accumulation) impliquant les molécules secondaires font souvent défaut.

La présence de ces dernières dans des taxa particuliers implique des synthèses particulières, des processus de transport et de stockage dans des organites cellulaires bien spécialisés non communément répandus.

4.1.1. Activation de métabolisme secondaire

Un système d'activation ou de libération des substances secondaires est aussi généralement présent chez les plantes qui produisent ces molécules lorsque le végétal subit des dégâts comme des attaques par des ravageurs phytophages. De nombreuses classes de toxines ont notamment été recensées au sein des espèces végétales. La majorité des plantes ont la capacité de se défendre face à l'attaque des phytophages qui leur sont inféodés.

Certaines toxines sont dangereuses pour tous les animaux, phytophages ou non, d'autres ont des organismes cibles bien spécifiques. La réponse de l'animal varie donc considérablement en fonction de l'espèce considérée. Certains bioagresseurs peuvent s'adapter à différentes classes de métabolites secondaires, ils peuvent également s'en servir comme précurseurs de phéromones ou de substance de défense.

Douze classes de toxines produites par les plantes peuvent être utilisées par les ravageurs phytophages et être stockées pour se protéger de leurs prédateurs naturels

4.1.2. L'évolution globale

La sélection des plantes hôtes par les insectes, tant phytophages que leurs prédateurs et leurs parasites, doit être considérée dans un contexte évolutif global. L'équilibre observé aujourd'hui résulte notamment de l'interaction plantes - insectes qui sont dynamique. A chaque instant, la plante ou le bioagresseur peut acquérir un nouvel avantage.

Les deux types de protagonistes, le ravageur et le végétal, s'adaptent de manière différente aux conditions changeantes. D'autres pressions environnementales (comme le microclimat) peuvent aussi avoir un effet dans ces interactions en influençant les cycles de développement et de croissance tant des ravageurs que des plantes hôtes.

4.1.2.1. Evolution de la plante en fonction de l'attaque de bioagresseurs

La plante, source de nourriture pour les insectes, a évolué en limitant sa destruction par les phytophages. Le moyen de défense le plus significatif est la présence de composés chimiques dans la plante mais la réduction des attaques de bioagresseurs peut être due à une diminution de la valeur nutritive ou à la présence de toxines, de substances répulsives ou d'un goût déplaisant dans les tissus de la plante.

4.1.2.2. Evolution de bioagresseurs en fonction de l'évolution de la plante

Les insectes ont évolué face à ces systèmes de défense chimique végétale. Etant des organismes très spécialisés, les bioagresseurs ont une large gamme de réponses disponibles. Les bioagresseurs peuvent s'adapter biochimiquement en développant des mécanismes de détoxification qui leur permettent de neutraliser la toxicité de certaines substances. Des adaptations anatomiques peuvent également être initiées pour assimiler de nouvelles nourritures végétales. Les ravageurs peuvent développer de nouvelles habitudes alimentaires, s'adapter à un nouveau goût.

4.1.2.3. La co-évolution entre les insectes et les plantes

Une co-évolution s'est opérée entre les insectes et les plantes auxquelles ils sont inféodés. La plupart des insectes se sont plus ou moins spécialisés à certaines espèces d'une famille botanique. Si des généralistes, aussi appelés des polyphages, se sont aussi développés, la grande majorité des bioagresseurs phytophages sont oligophages et se nourrissent d'un nombre limité

d'espèces appartenant à un ou plusieurs genre(s) ou famille(s) de plantes. Enfin, des monophages s'alimentent au dépen d'une seule espèce botanique et sont de loin les plus sélectifs, guidés par la présence de substances allélochimiques dans la plante.

4.1.3. Définition des sémiochimiques

Il est utile de définir les termes employés pour caractériser les substances chimiques émises par la plante ou les insectes afin de distinguer les rôles respectifs de ces composés secondaires. Le terme « sémiochimique » caractérise de manière générale les substances chimiques, médiateurs des interactions entre organismes. Ces stimuli sont groupés en deux catégories distinctes : les phéromones et les substances allélochimiques selon que les interactions sont respectivement intra- ou interspécifiques.

4.1.4. Classification des substances allélochimiques

Les substances allélochimiques sont classées en plusieurs catégories : les allomones, les kairomones, les synomones.

Les allomones sont des substances produites ou acquises par un organisme et qui induisent chez l'espèce réceptrice une réponse comportementale ou physiologique favorable à l'organisme émetteur et non à l'individu récepteur.

Les kairomones sont bénéfiques au récepteur du stimulus et non à l'émetteur. Lorsque le bénéfice du médiateur chimique n'est pas précisément déterminé, comme c'est le cas dans les interactions hôte – parasite ou prédateur – proie, le terme allélochimique est généralement préféré.

Certaines substances stimulent la nutrition ou l'oviposition d'un nombre limité d'espèces de phytophages sur une plante et fonctionnent également comme répulsif de nombreuses autres espèces ravageurs de cette plante. Lorsque cette substance joue le rôle de stimulant, c'est une kairomone alors qu'elle est une allomone lorsqu'elle est répulsive.

Le terme « synomone » est quant à lui utilisé lorsque le médiateur chimique est responsable d'interactions mutuelles. L'effet favorable de cette substance se traduit chez l'émetteur et le récepteur. C'est notamment le cas dans les relations symbiotiques (Fig.17).

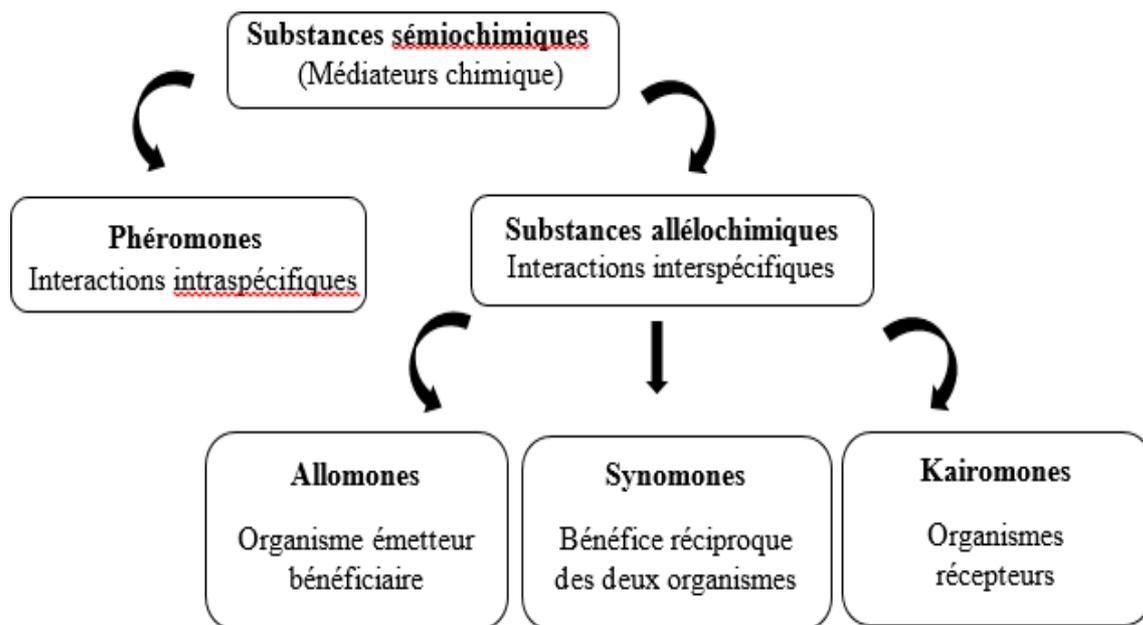


Fig.17. Différentes catégories de médiateurs chimiques

Adaptation

L'adaptation d'autres ravageurs à ces premières toxines végétales engendre une réponse de la plante : la synthèse d'un autre type de métabolites secondaires. Une autre génération d'insectes s'adapte à cette double protection de la plante. Cette théorie de co-évolution est basée sur les connaissances du comportement de nutrition des insectes phytophages : la majorité d'entre eux sont monophages ou oligophages.

4.2. Rôle des signaux chimiques sur le comportement des ravageurs et leurs ennemis naturels

4.2.1. Les interactions multitrophiques

Toute communauté est basée sur au moins trois niveaux trophiques. C'est pourquoi l'étude des interactions plantes – bio agresseur doit intégrer le 3ème niveau trophique, les prédateurs et parasites qui participent à la défense de la plante.

Chaque espèce végétale qui développe un moyen de défense chimique présente un cortège de bioagresseurs associée qui s'est adaptée et spécialisée.

Effet sur les ravageurs

Les espèces qui se sont adaptés à la présence de métabolites secondaires ne subissent pas de toxicité et dans la plupart des cas, ont développé la capacité d'utiliser ces molécules végétales

pour leur propre avantage. Ces espèces spécialistes utilisent les molécules secondaires comme kairomones pour localiser la plante hôte et s'alimenter, et comme allomones comme défense envers les parasites et les prédateurs entomophages.

Effet sur les ennemis naturels

Les ennemis naturels ont également développé la capacité d'utiliser ces substances informatives comme synomones, au détriment des insectes phytophages et au bénéfice de la plante hôte.

Les molécules secondaires qui constituaient dans un premier temps des agents de défense de la plante, ont évolué et rempli des rôles écologiques très divers dans les chaînes alimentaires, entre plusieurs niveaux trophiques (Fig.18).

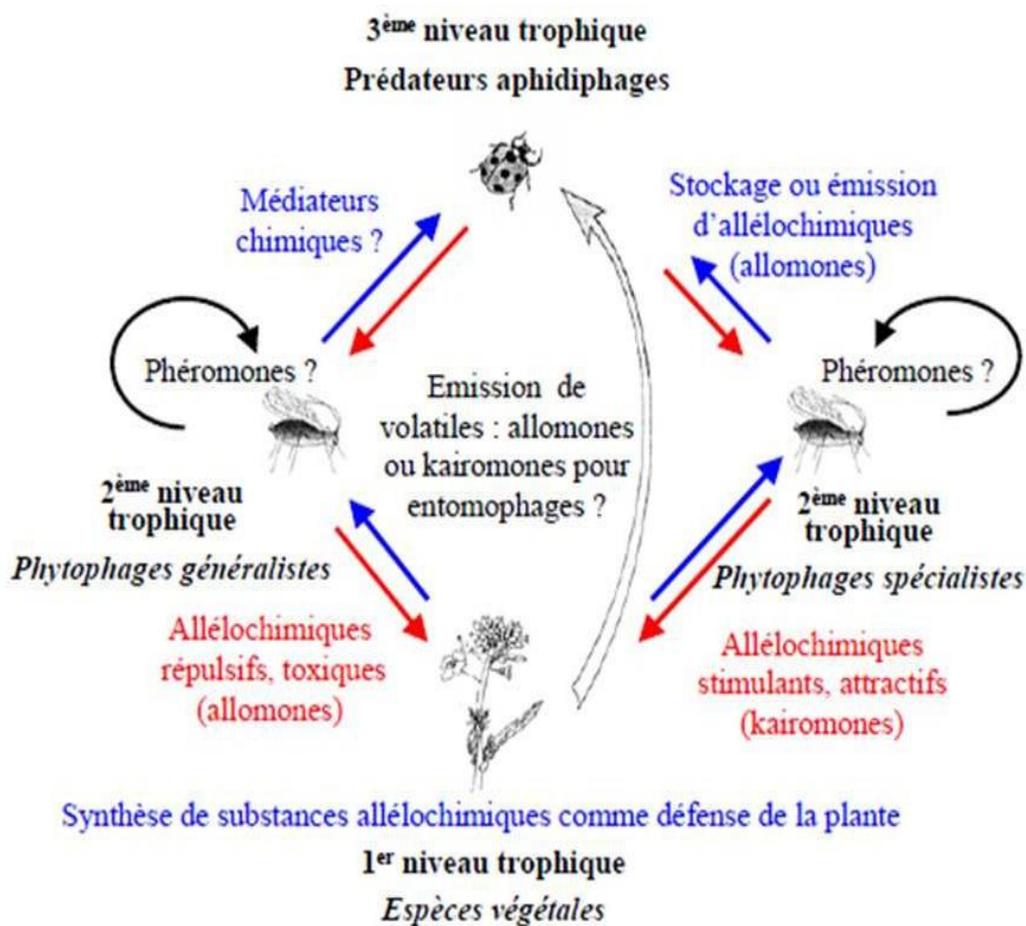


Fig.18.Présentation des relations plantes-insectes et interventions des molécules informatives en tant que médiateurs chimiques

4.2.2. Effets des substances allélochimiques

Le rôle des composés secondaires chez les plantes est longtemps demeuré obscur. Ces substances ont initialement été considérées comme les résidus du métabolisme primaire, ne présentant aucune utilité pour la plante. L'examen de la distribution, de la structure chimique et des modes d'action des substances secondaires chez divers groupes de végétaux a permis de réaliser une classification chémo-systématique des espèces végétales.

Effet attractifs

De nombreux signaux physiques ou chimiques des insectes ou des plantes interviennent dans la localisation des sources alimentaires par les bioagresseurs. Lorsque les substances chimiques de la plante attirent les auxiliaires entomophages, l'émission de ces substances est considérée comme faisant partie du système de défense végétal contre les phytophages.

Néanmoins, certaines substances émises par la plante ne sont pas bénéfiques pour le végétal, du moins dans un premier temps. A titre d'exemple, les composés volatils émis par les Brassicaceae attirent la plupart des insectes qui infestent cette famille botanique.

Répulsifs

Pour réduire l'alimentation des espèces phytophages, la plante ne doit pas nécessairement produire une substance hautement toxique. En effet, les substances répulsives sont généralement détectées par les ravageurs phytophages avant même la prise de nourriture.

L'effet répulsif vis-à-vis de *R. maidis* des substances volatiles émises par les plantes attaquées peut s'expliquer de différentes manières. La production des composés volatiles par la plante peut permettre soit d'informer les autres ravageurs de la présence de concurrents phytophages soit d'attirer les ennemis naturels des pucerons.

Stimulants de ponte

Le comportement de ponte des insectes dépend de la présence de médiateurs chimiques dans leur habitat. Dans différentes cultures telles que celles de tomates, de soja ou de coton. La localisation d'une source de nourriture pour la descendance est le facteur clé du déclenchement de la ponte.

Des extraits végétaux d'Amaranthe ont été testés et augmentent significativement le parasitisme des œufs. Les femelles d'*Episyrphus balteatus* (Diptera, Syrphidae) ne déposent leurs œufs qu'à proximité de colonies de pucerons. Les femelles de syrphes sont guidées par des substances chimiques émises par les pucerons et par leur miellat.

Stimulants de nutrition

Si certaines substances allélochimiques d'origine végétale sont toxiques ou répulsives pour de nombreux insectes, d'autres molécules secondaires de la plante sont indispensables à la nutrition des ravageurs. Par exemple, sept espèces de Lépidoptères inféodées aux Rosaceae répondent spécifiquement au sorbitol lorsqu'il est diffusé dans leur environnement.

Notons que les jeunes organes de la plante, sites de synthèse les plus actifs au niveau des substances secondaires, sont les cibles privilégiées de l'attaque de cette espèce phytophage spécialiste

Antiappétents

En réponse à des obstacles physiologiques tels que la présence de substances allélochimiques, les insectes phytophages possèdent des récepteurs spécifiques à ces substances secondaires et sont capables de rejeter la plante en tant que source alimentaire. Néanmoins, la présence d'antiappétents ne signifie pas nécessairement une inhibition complète de la nutrition du ravageur. À de faibles ou moyennes concentrations, des substances allélochimiques peuvent être tolérées.

La production de tannins par la plante vise également à réduire la valeur nutritionnelle de la plante; ce qui diminue le comportement de nutrition de nombreuses espèces d'insectes.

Effet toxique

Sous l'effet de la pression de la sélection naturelle, les plantes ont développé la capacité de synthétiser et d'accumuler des toxines pouvant être classées en plus de 12 groupes distincts. La présence de ces toxines constitue un système de défense efficace vis-à-vis des organismes phytophages. Cette toxicité est cependant relative. En effet, elle dépend non seulement de la nature de la toxine elle-même, de la dose ingérée mais également de l'espèce animale considérée

Par exemple, l'ajout de 0,1% de sinigrine (glucosinolate, composé secondaire de Brassicaceae) dans la diète de larves de *Papilio polyxenes* F. (Lepidoptera, Papilionidae) provoque 100 % de mortalité (Erickson et Feeny, 1974). Par contre, les insectes phytophages inféodés aux Brassicaceae ont évolué de manière à réduire l'effet toxique de ces composés et sont capables de se développer sur des plantes hôtes qui les produisent.

4.3. Mécanismes de défense et coûts énergétiques

L'impact de la pression de sélection exercée par les insectes phytophages sur la production de métabolites secondaires varie cependant suivant la théorie énoncée. Coley et al. (1985) ont suggéré que les ressources disponibles et le taux de croissance de la plante déterminent la composition et la quantité de métabolites secondaires produites. L'implication des organismes phytophages est considérée comme secondaire.

La disponibilité du carbone et des autres nutriments pour la plante a également été envisagée comme facteur déterminant de la production de substances de défense.

La présence d'importantes concentrations d'une substance secondaire n'implique pas forcément une défense plus efficace. La présence de plusieurs molécules de natures chimiques différentes (même en faibles quantités) issues de plusieurs biosynthèses s'avère être un moyen de défense plus efficace que la surproduction d'un seul métabolite.

5. Rôle sélectif des facteurs abiotiques du biotope

Les facteurs abiotiques sont représentés par les phénomènes physico-chimiques (lumière, température, humidité de l'air, composition chimique de l'eau, pression atmosphérique et hydrostatique, structure physique et chimique du substrat).

Parmi les facteurs abiotiques du milieu, certains sont peu souvent pris en considération, soit parce qu'ils sont encore mal connus, soit parce qu'ils n'ont qu'une valeur limitée à quelques organismes, soit, au contraire, parce que leur action est tellement générale qu'elle peut paraître insuffisamment analysable.

5.1. Température

Le facteur thermique, que mesure la *température* du milieu, est un facteur universel ; il contrôle la vitesse des réactions biochimiques, et par là il conditionne directement, en tout milieu, toute vie.

Dans les climats terrestres, les amplitudes maximales de température vont approximativement des -70°C du « pôle du froid » sibérien aux $+60^{\circ}\text{C}$ du « pôle du chaud » au Sahara oriental. Ce facteur est d'une importance capitale.

5.1.1. Importance de facteur thermique

La température conditionne la répartition de la totalité des espèces. Ce paramètre contrôle directement la respiration, la croissance, la photosynthèse, les activités locomotrices

Il faut considérer non seulement les températures moyennes mais également les valeurs extrêmes.

Les animaux et végétaux des contrées nordiques supportent bien de plus larges écarts de température que ceux des régions tempérées et tropicales. En milieu aquatique, les écarts sont moindres. L'eau peut stocker 500 fois plus de chaleur que le même volume d'air. C'est ainsi que l'eau se réchauffe moins vite que l'air au printemps.

5.1.2. Effet de la température sur le comportement biologique des bioagresseurs

Les arthropodes ainsi que d'autres invertébrés susceptibles d'être exposés à une phase de gel ou de chaleur excessive subissent des arrêts de développement (jeunes stades) ou d'activités (chez les adultes) pendant ces périodes défavorables.

De nombreuses espèces d'invertébrés présentent plusieurs générations par an. Leur nombre varie en fonction des conditions climatiques locales. On distingue les espèces :

Les espèces homodynames : pour lesquelles le nombre de générations par an varie selon les conditions climatiques locales (ex: mouche méditerranéenne des fruits - *Cecitites capitata*);

Les espèces hétérodynames : pour lesquelles le nombre de générations par an est constant quelles que soient les conditions climatiques.

Exemple : le carpocapse des pommes (*Cydia pomonella*) donne une génération par an dans la moitié nord de la France et deux dans la moitié sud.

La quiescence et la diapose :

Chez les espèces homodynames, les arrêts de développement provoqués par le froid ou la chaleur excessive, parfois la sécheresse, sont appelés des états de quiescence. Chez les espèces hétérodynames, ces arrêts obligatoires sont appelés diapause. Ce dernier état se caractérise par un arrêt de développement de plusieurs mois voire de plusieurs années. Chez les insectes, on peut distinguer des diapauses ovulaires, embryonnaires, larvaires, nymphales ou encore au stade adulte.

La **diapause** apparaît comme une adaptation du développement et de l'activité des êtres vivants au cycle des saisons. Elle intervient alors que les conditions écologiques sont encore favorables à l'espèce qui la subit.

L'hibernation

Chez les amphibiens et les reptiles, un état de quiescence dénommé hibernation apparaît en début d'hiver. De même, les espèces des déserts s'enfouissent au fond de galeries souterraines aux heures les plus chaudes de la journée. Les poissons adaptent également leur métabolisme

comme par exemple la carpe qui ne s'alimente guère en hiver. Il ne faut pas confondre "hiberner" et "hiverner", ce dernier terme désignant passer l'hiver sous quelque forme que ce soit (ex: l'hirondelle hiverne en Afrique).

Des animaux comme les chauves-souris, les rongeurs, les insectivores entrent également en hibernation. Leur température corporelle diminue, de même que leur rythme respiratoire et cardiaque.

L'ours ne serait pas un vrai hibernant : sa température corporelle reste élevée; il sort de sa tanière et reprend son activité lors du radoucissement de la température.

L'estivation

Il existe également pour certaines espèces une entrée en estivation (cas des poissons des rivières temporaires qui s'assèchent en zone tropicale, cas des reptiles des zones arides ou encore des escargots qui s'agglutinent tout au long de tiges,...).

On peut répartir les animaux en deux groupes quant à leur réaction à des fluctuations de température ambiante :

- les **poïkilothermes** ou animaux à sang froid (poissons, batraciens, reptiles);
- les **homéothermes** ou animaux à sang chaud pour lesquels leur température interne reste constante, indépendamment de la température extérieure (oiseaux, mammifères). Les espèces à sang chaud ont des adaptations telles que la couche de graisse chez les phoques.

Les espèces sténothermes et les espèces eurithermes

sténothermes : les espèces ne tolérant que des variations de faible amplitude autour de températures moyennes durant leur vie active : comprises entre 43°C et 18°C (**sténothermes "chauds"**) = macrothermes; comprises entre 18°C et 14°C (**sténothermes "tempérés"**); inférieures à 14°C (**sténothermes "froids"**) = microthermes.

Eurithermes : les espèces susceptibles de supporter des variations de grande amplitude entre une température inférieure à 13°C et une température supérieure à 43°C (flaques supralittorales);

Température optimale : température à laquelle le développement et les réactions métaboliques se déroulent de la meilleure manière possible avec le minimum de dépense énergétique (Fig.19).

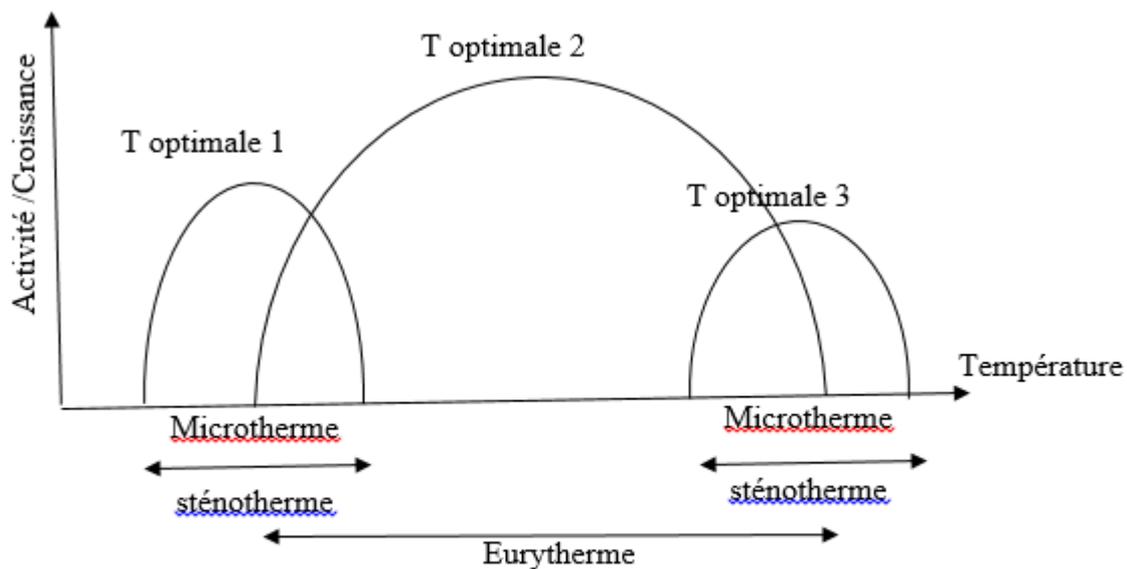


Fig. 19. Températures optimales des espèces eurytherme et des espèces sténotherme

C'est la T° qui est dans bien des cas responsable de la répartition géographique des espèces.

Températures limitantes

- La température basse
 - La température élevée
- Ex : *Glossina palpalis* n'habite que des régions dont la température moyenne annuelle dépasse 20°C .
- Température moyenne pour les mois les plus importants pour le cycle de l'espèce qui passera la mauvaise saison à l'état de vie ralentie.

Ex : le Criquet *Gomphocerus sibericus* vit où la T° moyenne de juillet est comprise entre 7 et 14°C .

Le Criquet *Locusta migratoria* a besoin d'une moyenne de juin supérieure à 20°C .

5.1.3. Influence de la température sur la vitesse de développement de l'embryon.

La vitesse à laquelle l'insecte effectue son développement embryonnaire varie considérablement selon la température.

Le développement embryonnaire s'accélère pour des températures croissantes dans une zone de viabilité de l'organisme. La durée du développement dépend donc de cette température.

5.1.4. Réactions aux conditions thermiques défavorables

a) La migration

b) L'hibernation

Le bioagresseur peut également entrer en diapause ou en quiescence, il peut le faire pendant sa vie embryonnaire, larvaire, nymphale ou imaginale

La diapause

L'insecte aborde la période difficile avec une préparation physiologique complexe :

- Arrêt des mitoses
- Déshydratation des tissus
- Ralentissement de la respiration
- Abaissement du métabolisme énergétique
- Augmentation de la teneur en lipide des tissus.

Chez une nymphe en diapause, la consommation en O₂ peut représenter 1,4% des besoins de la larve.

La diapause est donc une réponse aux stimuli de l'environnement qui annonce une détérioration du climat. Il y a donc de la part de l'insecte une prévision de l'arrivée de la période défavorable.

La diapause est en principe indispensable au bon déroulement du cycle vital de l'animal.

La quiescence

C'est un phénomène exogène par lequel l'insecte s'engourdit dans une sorte de repos transitoire.

Cas des Bourdons en hiver.

Remarques

- La photopériode est aussi un facteur déterminant l'entrée en diapause
- La diapause diffère du simple état de quiescence, car, contrairement à celle-ci, il ne suffit pas de remettre l'insecte en diapause dans des conditions climatiques favorables pour que le développement reprenne. Même si la diapause est une réponse aux conditions externes, l'insecte s'y met lui-même et s'y maintient par de mécanismes neuroendocrines et endocrines.

5.1.4. Mécanismes d'adaptation

Il existe trois schémas pour l'ensemble des mécanismes d'adaptation, ceux-ci sont essentiellement axés sur l'adoption d'un mode de vie ralenti.

- La déshydratation poussée à un très haut degré, jusque 8% dans certains cas, les températures supportées peuvent aller de -270°C à 106°C
- L'ajustement du métabolisme et du rythme d'activité au déroulement des saisons.
- La sélection des génotypes thermiquement les mieux adaptés. Apparition dans une même espèce de races physiologiques allopatriques.

5.2. La photopériode

La photopériode joue un rôle déterminant dans l'entrée en diapause (en régions tempérées, celle-ci est surtout induite par les jours courts). La rupture de la diapause est provoquée par l'exposition pendant un temps suffisant au facteur défavorable. Exemple: chez le coléoptère chrysomelide *Timarcha*, les oeufs peuvent être gardés à 15°C pendant six mois sans éclore. L'achèvement de l'embryogenèse exige une exposition préalable au froid pendant un à deux mois. La durée d'exposition au froid nécessaire à la reprise de l'activité varie en fonction de la température subie.

La diapause est donc l'arrêt obligatoire du métabolisme pendant certaines périodes alors que la quiescence est un arrêt non obligatoire qui a lieu sous l'influence de mauvaises conditions. La diapause intervient alors que les conditions sont encore favorables mais dépend surtout de la photopériode.

5.2.1. Lumière

La lumière a également des effets déterminants sur la physiologie animale (hibernation, maturation sexuelle). La lumière obéit à la loi de tolérance (borne inférieure ou carence mais aussi borne supérieure ou inhibition).

L'intensité lumineuse varie selon la latitude et la saison.

Notons que la quantité d'énergie reçue en été est égale entre 20° et 80° de latitude car la durée du jour est plus longue dans les contrées nordiques.

La vie animale est aussi dépendante de la photopériode (repos, alimentation, migration des oiseaux...). Ainsi, dans le cas des oiseaux, le départ à partir des zones boréales a lieu même si les conditions climatiques sont encore favorables et si la nourriture est suffisante.

5.2.2. Effet de la lumière sur la reproduction

La durée de sécrétion de mélatonine, chaque jour, est directement proportionnelle à la longueur de la nuit. La mélatonine a des effets importants dans l'intégration de la photopériode et affecte

les rythmes circadiens. Par conséquent, elle a des effets significatifs sur la reproduction, les cycles veille-sommeil et d'autres périodes du rythme circadien.

Les changements saisonniers de la photopériode ont de profonds effets sur la reproduction chez de nombreuses espèces, et la mélatonine est un acteur clé dans le contrôle de tels événements. L'effet de la mélatonine sur le système reproducteur peut se résumer en disant qu'il est anti-gonadotrope. Autrement dit, la mélatonine inhibe la sécrétion des gonadotrophines.

Une application pratique du rôle de la mélatonine dans le contrôle de la reproduction saisonnière se trouve dans son utilisation pour manipuler artificiellement les cycles reproducteurs saisonniers.

5.2.3. Classe d'espèce en fonction de la lumière

Sur le plan écologique, les bioagresseurs sont classés en **espèces héliophiles** et en **espèces sciaphiles** selon qu'ils sont attirés par la lumière ou par l'ombre. La sciaphilie apparente coïncide le plus souvent avec la recherche d'une température moins élevée ou d'une humidité ambiante plus forte.

5.2.4. Influence de l'alternance jour-nuit sur l'activité locomotrice de certaines espèces de bioagresseur

L'alternance du jour et de la nuit coïncide avec un rythme d'activité diurne et nocturne. Les comportements diffèrent selon les espèces et l'état phasaire. La décroissance rapide de la luminosité déclenche chez bon nombre d'espèces une tendance à l'envol. Exemple dans le cas des espèces grégariaptés (criquet). Les bandes larvaires et les essaims d'ailés grégaires se déplacent le jour, alors que les ailés solitaires des locustes ou les ailés des sauteriaux volent de préférence en début de nuit.

Exemple : Effet de la durée de jour sur les criquets

Les effets de la lumière sont très nets sur le déclenchement des arrêts de développement. Il semble que la durée du jour et le sens d'évolution de la photopériode agissent à des degrés différents. L'état biologique le plus sensible est celui des jeunes ailés femelles. Chez certaines espèces, celles-ci pondent des œufs produits à arrêt de développement si la durée du jour est inférieure à 12 heures. Il s'agit d'une diapause embryonnaire (ex : *Oedaleus senegalensis*). Il arrive aussi que le fonctionnement ovarien soit inhibé : on parle dans ce cas de diapause imaginaire (ex : *Nomadacris septemfasciata*).

Important :

Si l'on songe que les mêmes facteurs (froid et photopériodisme) règlent le développement dans beaucoup de cas chez les végétaux, on comprendra mieux comment le cycle biologique d'un insecte peut être synchronisé avec celui des plantes dont il se nourrit et avec les fleurs dans lesquelles il pond. On observe de même un accord entre le cycle d'un insecte parasite et celui des espèces dont il est l'hôte.

6. Rôle des actions anthropiques

Les actions anthropiques, conduisent généralement à un déséquilibre entre les différents niveaux trophiques. Ses actions peuvent provoquer une forte prolifération de certains ravageurs, suite aux modifications exercées sur leurs milieux naturels. De même l'action anthropique, détruits les ennemis naturels des bioagresseurs ce qui contribue significativement à l'augmentation de leur effectifs.

Chapitre 3 : Bio-écologie et traits d'histoire de vie des bioagresseurs

L'étude des traits de vie des bioagresseurs est essentielle pour une meilleure connaissance de l'interaction des espèces avec le milieu environnant.

Les traits de vie, comme la longévité, la fécondité et la taille, ont un lien direct avec la gamme de plantes-hôtes, l'aptitude à la compétition et les sensibilités aux facteurs biotiques et abiotiques du milieu. Les plantes-hôtes ont également un effet direct sur la survie et le temps de développement des larves.

1. Sélection, évolution et traits d'histoire de vie

Les différents traits de vie des bioagresseurs vont conditionner les interactions entre les espèces comme la compétition interspécifique ou la prédation, ainsi que les interactions avec les facteurs biotiques et abiotiques du milieu.

Ces facteurs permettent notamment de caractériser les niches écologiques des espèces et conditionnent leurs possibilités de coexistence, notamment pour les espèces de bioagresseurs envahissantes introduites dans une communauté déjà établie.

Les traits de vie comme la fécondité, la mortalité et les capacités de dispersion contribuent également à comprendre et à modéliser la dynamique temporelle et spatiale des populations de bioagresseurs sur le terrain (Fig.20).

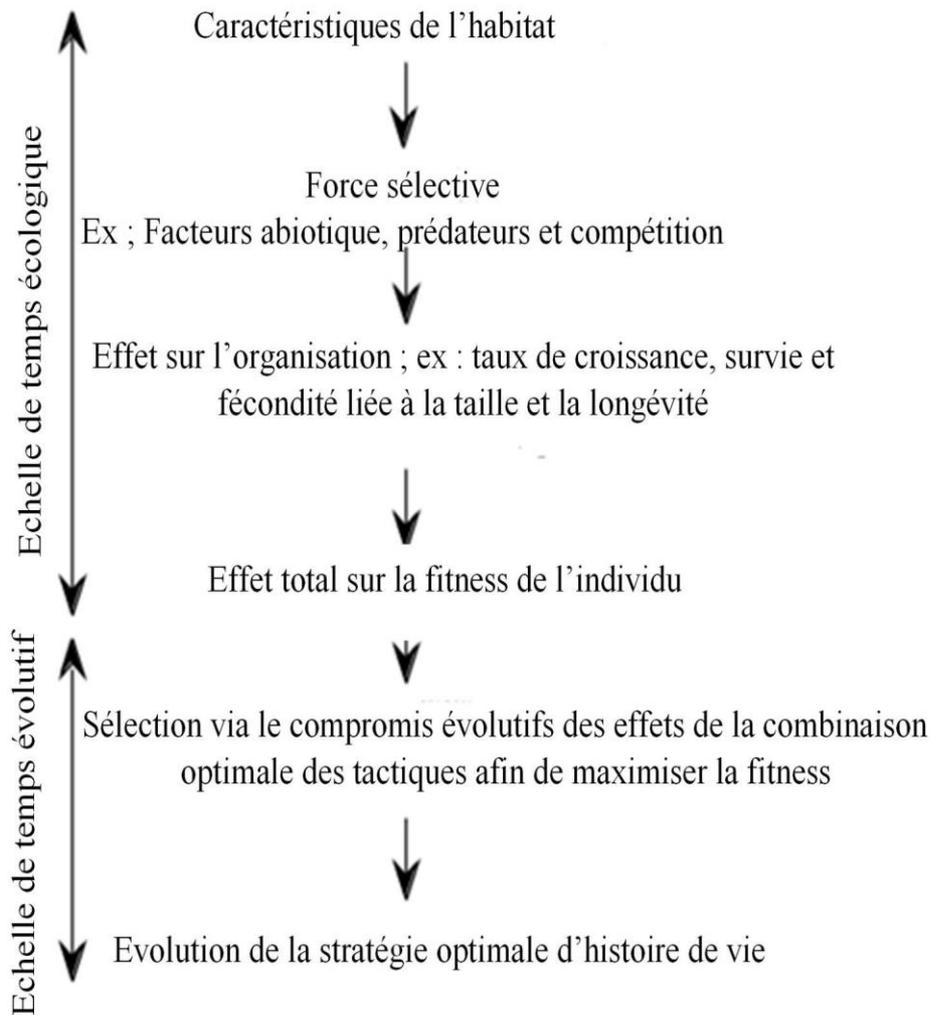


Figure.20. Synthèse de l'évolution des caractéristiques des espèces sous l'effet de l'habitat

1.1. Notions sur les traits de vie biochimiques

Au cours de leur vie, chaque espèce et chaque individu subit des pressions biotique et abiotique, ces pressions sont à l'origine de toute forme d'adaptation procurée à l'espèce suite à une série de réactions biochimiques et métaboliques.

1.2. Notions sur les traits de vie énergétiques

L'une des idées essentielles du concept de stratégie démographique est que les différents traits biologiques sont interdépendants.

Un point fondamental est de savoir comment et jusqu'où un organisme va investir dans chacune des options biodémographiques pour optimiser l'utilisation des ressources et leur répartition entre ses divers besoins fondamentaux.

En d'autres termes, sachant que tout organisme dispose d'un temps et d'une quantité d'énergie limités pour vivre et se reproduire, quel sera le partage idéal des ressources en temps et en énergie entre les besoins de croissance, de maintenance et de reproduction, afin que l'espèce optimise le succès de sa reproduction, par exemple ? Les théories actuelles considèrent que l'évolution des traits biologiques est dans une large mesure affaire de compromis. Un accroissement du temps (ou de l'énergie) consacré à une activité ne peut se faire qu'aux dépens d'autres activités. Ainsi, pour une disponibilité identique de ressources, un accroissement de l'investissement dans la production de gamètes se fera au détriment de la croissance et de la formation de réserves, ce qui induit certainement une probabilité de survie plus faible. Cette notion de compromis est particulièrement importante dans les théories actuelles concernant l'évolution des paramètres biologiques.

Dans un contexte écologique donné, un organisme aura la possibilité d'effectuer divers compromis. La théorie fait l'hypothèse qu'il choisira la solution optimale, c'est-à-dire celle qui lui conférera la meilleure adaptation possible aux conditions du milieu dans lequel il évolue.

La pression sélective de l'environnement va modeler la structure démographique d'une population, ainsi que les caractéristiques morphologiques et physiologiques des individus, et le pari est d'identifier les facteurs et les mécanismes responsables de la sélection de telle ou telle combinaison de traits biologiques ou démographiques

1.3. Notions sur les traits de vie de conditionnement

Les différents individus d'une même espèce peuvent rencontrer des conditions environnementales très variables. Ainsi, une plante poussant en plaine ne subit pas les mêmes contraintes climatiques qu'une plante poussant en montagne. De même, un animal vivant en zone urbaine, agricole ou en forêt n'aura pas accès aux mêmes ressources et ne sera pas exposé aux mêmes polluants... On parle alors de contraintes *abiotiques*, par opposition aux contraintes *biotiques*, liées aux interactions entre organismes vivants.

Les **contraintes environnementales** étant localement variables, des individus présentant des **traits** différents vont être sélectionnés localement. Un **trait adaptatif** est une caractéristique morphologique, physiologique, ou comportementale, qui procure un **avantage de survie ou de reproduction** aux individus qui présentent ce caractère, dans un

environnement donné. Cependant, tous les traits variables dans l'espace ne sont pas nécessairement adaptatifs.

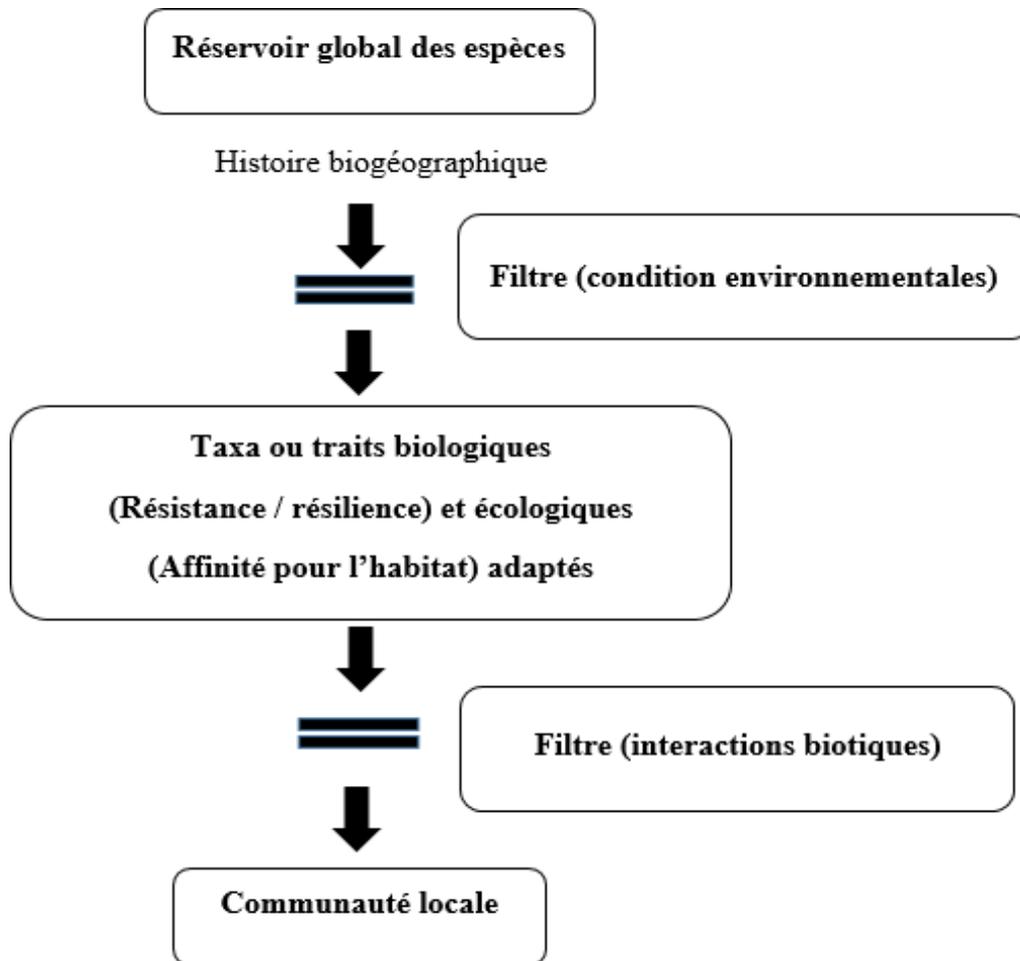


Figure 21. Schéma classique permettant d'aboutir à une communauté locale à partir d'un pool d'espèces régionales

2. Optimisation de l'investissement et coût de la reproduction

La sélection naturelle favorise les individus avec des traits qui ont un effet positif sur leur survie ou leur succès reproducteur.

Si ces traits ont une composante héritable et s'ils sont soumis à de la sélection directionnelle, ils devraient augmenter en fréquence au fil des générations. Les taux de survie et de reproduction spécifiques à un âge, les traits qui résument ces taux comme l'âge de primiparité

ou la longévité, ainsi que les traits qui les influencent directement comme la taille à la naissance, le taux de croissance, la date de reproduction ou la taille à la maturité, sont appelés « traits d'histoire de vie »

Un principe fondamental est que les traits d'histoire de vie sont reliés par de nombreux compromis énergétiques qui en contraignent l'évolution

Étant donné que l'énergie est limitée, un individu devra allouer son énergie aux fonctions somatiques (croissance, survie) et reproductrices de façon optimale afin de maximiser son aptitude phénotypique. Ainsi, la sélection se ferait sur une combinaison de traits intimement inter-reliés par des compromis et devrait résulter en un phénotype reproducteur optimal pour l'espèce.

Ce phénotype reproducteur peut varier selon le sexe de l'individu, mais chez plusieurs espèces, plusieurs phénotypes reproducteurs coexistent également à l'intérieur d'un même sexe. Cette variation pourrait provenir de stratégies de reproduction alternatives ou encore de différentes tactiques de reproduction s'inscrivant dans une même stratégie

La stratégie de reproduction est un programme de règles de décision ayant une base génétique qui régit l'allocation de l'effort reproducteur et somatique. Une stratégie peut donner lieu à différents phénotypes appelés tactiques de reproduction. Pour la plupart des espèces, il n'existe qu'une stratégie de reproduction par sexe, où la règle de décision pour le choix de la tactique dépend du statut de l'individu. Dans ce type de stratégie, appelée « conditionnelle », la tactique choisie devrait donner la meilleure aptitude phénotypique possible pour l'individu.

Par exemple, pour un mâle, une stratégie peut dicter d'utiliser la tactique de se battre contre les autres mâles s'il est de grande taille, ou d'utiliser la tactique du mâle furtif s'il est de petite taille. Se battre donnera certainement la meilleure aptitude phénotypique pour un mâle qui gagne, mais comme les petits mâles ont une faible probabilité de gagner, ils atteindront leur meilleure aptitude phénotypique en étant furtifs.

3. Dimension physiologique des compromis et des systèmes de gestion de la ressource

Les coûts énergétiques se traduisent fondamentalement par une augmentation du métabolisme due à la reproduction. Chez les mammifères, les femelles gravides en captivité et nourries ont des besoins énergétiques de 17 à 32% plus élevés que les femelles non reproductrices. Pour rencontrer ces besoins énergétiques accrus, certaines espèces, appelées « reproducteurs à revenu, augmentent leur apport calorique durant la période de besoin. D'autres espèces qu'on caractérise de « reproducteurs à capital » accumulent plutôt des ressources avant la

reproduction. Ces deux tactiques représentent en fait les extrêmes d'un continuum sur lequel se situent les espèces. Une tactique pour limiter l'impact de ces coûts énergétiques sur la valeur adaptative est la synchronisation de la reproduction avec la disponibilité des ressources. Les périodes les plus coûteuses du cycle de reproduction sont synchronisées avec les périodes où la disponibilité et la qualité des ressources sont maximales. Ainsi, les coûts peuvent être minimisés en limitant la reproduction aux moments où les coûts énergétiques peuvent être compensés soit grâce à l'augmentation de l'alimentation, soit grâce aux réserves accumulées.

4. Connexion entre effort reproducteur et coût de la reproduction

Puisque la reproduction est particulièrement déterminante pour la valeur adaptative et qu'elle est également très coûteuse en énergie, les compromis qu'elle engendre sont déterminants pour l'évolution des histoires de vie et sont au cœur de cette théorie. Ces compromis déterminent, entre autres, le nombre de rejetons par portée, le nombre de portées par année, le nombre d'événements de reproduction au cours de la vie de l'individu, l'espérance de vie de l'individu, la fréquence de reproduction et le moment de la première et de la dernière reproduction. Les effets négatifs des nombreux compromis entre la reproduction et les autres traits d'histoire de vie sont appelés «coûts de la reproduction». Ces coûts peuvent se mesurer à deux échelles temporelles bien différentes.

Les coûts à court terme résultant des changements physiologiques liés à la reproduction, par exemple l'effet sur la condition corporelle ou la croissance de l'animal, sont appelés « coûts énergétiques de la reproduction ». Les effets à moyen et à long terme de l'investissement parental sur la survie ou sur le succès reproducteur futur sont appelés «coûts de la reproduction sur la valeur adaptative ». Il est important de distinguer ces deux types de coûts, car la reproduction entraîne forcément des coûts énergétiques, mais ceux-ci ne se traduiront pas toujours par des coûts sur la survie ou sur le succès reproducteur futur s'ils sont compensés. Il importe donc de mesurer les coûts de la reproduction à plusieurs échelles afin de bien en comprendre les mécanismes, car la sélection agit sur la valeur adaptative.

Il est également important de définir les termes référant aux comportements des parents face à leurs jeunes et aux coûts et bénéfices reliés à ces comportements.

1) Les soins parentaux : désignent tout comportement de l'adulte qui aide les jeunes, dispensé avant ou après la naissance, sans nécessairement avoir un coût énergétique ou un impact sur l'aptitude future du parent (Hamel et al., 2010). D peut s'agir de la gestation ou de l'allaitement.

2) La dépense reproductrice (reproductive expenditure/allocation) désigne la quantité de ressources, en énergie et en temps, allouée à la reproduction. Elle ne fait pas non plus de

supposition sur l'aptitude future des parents. Elle peut être divisée en dépense d'accouplement et en dépense parentale, et s'appelle dépense maternelle quand elle concerne uniquement les femelles.

3) L'effort reproducteur : représente le ratio entre les ressources utilisées pour la reproduction et la quantité totale de ressources du parent, et implique un compromis dans l'allocation de ces ressources entre la maintenance et la reproduction.

4) L'investissement reproducteur sensu réfère à la partie des soins parentaux et de la dépense reproductrice qui a des conséquences négatives sur la survie ou le succès reproducteur des parents.

Références bibliographiques

1. Balachowsky A., Mesnil L., 1935. *Les insectes nuisibles aux plantes cultivées*. Tome 1. Busson, Paris, 627p.
2. Barbault R., 2003. *Ecologie générale, structure et fonctionnement de la biosphère*. Ed. Dunod, Paris, 326 p.
3. Bastaoui O., 1983. *Ennemis naturels et compétiteurs de *Lymantria dispar* (L.) en période de latence*. Rabat: Dép. Zool. Inst. agron. vét. Hassan II, Diplôme Ing. Phytiateur, 84 p.
4. Boudy P., 1955. *Description forestière de l'Algérie et de la Tunisie*. Ed. Larose, Paris, 483 p.
5. Bouhraoua R.T., 2003. *Situation sanitaire de quelques forêts de chêne-liège de l'ouest algérien. Etude particulière des problèmes posés par les insectes*. Thèse. Doct. Dept. Forest. Fac.Sci.,Univ.Tlemcen , 267p.
6. Chakali G., 2006. *Bioécologie de l'hylisine des pins *Tomicus destruens* Wollaston, 1865 (Coléoptera : Scolytidae) dans la forêt naturelle des Senalba Chergui (Djelfa-Algerie)*. Thèse Doc. Inst. Nati. Agro. El-Harrach. Alger. 139p.
7. Dajoz R., 1971. *Précis d'écologie*. Ed. Dunod, Paris, 434 p.
8. Dajoz R., 1980. *Ecologie des insectes forestiers*. Ed. Bordas, Paris, 489 p.
9. Dajoz R., 1996. *Précis d'écologie*, Ed. Dunod, Paris, 551 p.
10. Delassus M., 1925. La lutte contre le *Liparis dispar* dans le massif de l'Edough. *Rev. Agric. Afr. Nord*, 23:334-336.
11. Mecellem D., Chakali G., 2011. *Lymantria dispar: Écologie et biologie du Bombyx disparate dans les forêts de l'Atlas blidéen (Algérie)*.Ed. E.U.E. p116.
12. Ramade F., 1984. *Eléments d'écologie – Ecologie fondamentale*. Ed. Mc Graw-Hill, Paris, 397 p.
13. Ramade F., 2003. *Elément d'écologie : écologie fondamentale*, Ed. Dunod, Paris, 690p.