

SV-J-2 poly 02

Texte du cours

Partie J : Populations et écosystèmes

Chapitre 2 : Les écosystèmes : structure, fonctionnement et dynamique

Les espèces vivant dans un milieu donné forment une **biocénose**.

L'ensemble des paramètres abiotiques du milieu de vie est le **biotope** :

- climat (pluviométrie, températures)
- caractéristiques pédologiques (= du sol)
- caractéristiques géographie (relief, cours d'eau...) etc.

Ces différentes caractéristiques sont fréquemment en lien les unes avec les autres.

L'**écosystème** désigne l'ensemble de la biocénose et du biotope, c'est-à-dire les liens que les espèces établissent entre elles et avec leur environnement.

Les **limites d'un écosystème sont définies par un observateur**, c'est une notion subjective. On peut décrire un écosystème miniature (ex : contenu du rumen) ou bien très grand (ex : océan profond).

La notion de biodiversité décrit donc la diversité du vivant alors que l'écosystème prend en compte son fonctionnement et sa dynamique. Toutefois, par abus de langage, l'échelle supraspécifique est appelée « biodiversité écosystémique ».

Comment caractériser un écosystème ? Comment les interactions entre les êtres vivants et leur milieu déterminent-elles le fonctionnement et l'évolution des écosystèmes ?

Les écosystèmes sont parcourus par des **flux de matière et d'énergie**. En particulier, il existe des relations « de mangeur à mangé », les **réseaux trophiques**.

Ces écosystèmes sont également influencés par les **conditions physico-chimiques du milieu**, qui peuvent évoluer au cours du temps et/ou subir des **perturbations**. Ce sont donc des entités **dynamiques**, dans leur structure et dans leur fonctionnement.

*Comment s'organisent les réseaux trophiques au sein d'un écosystème ?
Comment un écosystème peut-il réagir face à une perturbation du milieu ?*

I. L'organisation des écosystèmes

A. Description de la biocénose

1. Différentes échelles de biodiversité

Le terme « **biodiversité** » désigne l'étude de la diversité biologique à trois échelles :

- La **biodiversité spécifique** : nature et abondance des espèces présentes à un endroit donné y compris les espèces microbiennes (bactéries, unicellulaires eucaryotes tels que des levures, ciliés etc.);
- La **biodiversité intraspécifique** : **polymorphisme génétique** au sein d'une population appartenant à une espèce donnée ;
- La diversité des **groupes fonctionnels**. Un groupe fonctionnel est une association d'espèces présentant des modes de vie proches et affectant le milieu de manière comparable, exemple « les décomposeurs du sol ».

2. La prairie tempérée

Nous allons essentiellement nous focaliser sur les biomes de type **prairie tempérée**. Les prairies sont des espaces ouverts à végétation basse, majoritairement herbacée. Les espèces ligneuses (arbres et arbustes) ne dépassent pas 30% de recouvrement. Leur état ouvert est maintenu par des conditions climatiques ne permettant pas l'émergence des forêts, par exemple des précipitations ou températures trop faibles ou encore entretenu artificiellement par la fauche ou le pâturage.

Les quatre principaux **groupes fonctionnels de végétaux de la prairie** sont :

- (1) les **Poacées** (= Graminées) qui présentent des racines fasciculées retenant bien le sol et dont le pollen est dispersé par le vent : ivraie (= raygrass), fétuque, brome, dactyle... ;
- (2) les **Fabacées** fixant le diazote atmosphérique grâce à leur association symbiotique avec des bactéries *Rhizobium* : trèfle, luzerne, mélilot... ;
- (3) d'autres Dicotylédones herbacées (« **les autres petites fleurs** ») : pâquerette, renoncules, orchidées... ;
- (4) les **espèces ligneuses** : arbres et arbustes.

Il est possible de subdiviser les groupes fonctionnels de manière plus précise. C'est le cas par exemple pour les Poacées, que l'on peut subdiviser en fonction leur précocité, croissance et appétence pour les bovins.

B. Quantification de la biodiversité

1. Les indices permettant de quantifier la biodiversité

a. Richesse spécifique

La **richesse spécifique** est une mesure du nombre d'espèces dans l'écosystème.

Elle ne suffit pas à la description de la biodiversité, car elle ne tient pas compte de l'abondance relative des espèces présentes. Par exemple, il peut y avoir un grand nombre d'espèces (richesse spécifique élevée) mais que l'une d'entre elles soit surreprésentée en termes de nombre d'individus.

b. Indices de biodiversité

Les formules des indices de biodiversité ne sont pas à mémoriser.

Il existe d'autres **indices de biodiversité** tenant compte de l'**abondance** et de l'**équité** des différentes espèces.

Par exemple, l'**indice de Shannon** fait intervenir à la fois le nombre d'espèces, et le nombre d'individus au sein de chaque espèce.

$$H' = -\sum_{i=1}^S p_i \cdot \log_2 p_i$$

Dans cette formule, $p_i = n_i/N$ où n_i est le nombre d'individus de l'espèce i et N le nombre total d'individus (en considérant toutes les espèces). Cet indice **varie de 0** (dans le cas où l'aire étudiée ne contient qu'une espèce, ou une espèce très largement dominante sur les autres) à **$\log_2 S$** (lorsque toutes les espèces ont la même abondance).

La valeur de cet indice est dépendante de la richesse spécifique de l'aire étudiée. Pour comparer l'équité de deux aires d'étude présentant des richesses spécifiques différentes, l'indice de Shannon est souvent couplé à un indice d'équité, appelé **indice d'équité de Pielou**, qui permet de mesurer l'équité indépendamment de la richesse spécifique :

$$J = H' / H_{max}$$

Cet indice varie de 0 (dominance d'une espèce) à 1 (espèces équitablement réparties) et peut être utilisé pour mesurer l'effet de perturbations dans un type d'environnement donné. En effet, on constate souvent qu'une pollution par exemple favorise la prolifération d'une ou quelques espèces résistantes, au détriment des autres : un indice d'équité proche de 0 peut donc être utilisé pour caractériser la pollution d'un écosystème.

c. Diverses méthodes pour mesurer la biodiversité

Pour évaluer la biodiversité dans un lieu donné, on peut effectuer des **comptages** (exemple : méthodes des quadrats) ou encore **séquencer tout l'ADN** présent dans un échantillon de ce milieu et se servir des résultats pour identifier des espèces : c'est le **métaséquençage** associé au **barcoding** (voir annexe).

Il est possible de représenter la **richesse spécifique en fonction du nombre d'échantillons** pris en compte pour l'estimation. On trace alors une **courbe de saturation**. Lors des premiers comptages, l'indice augmente très vite car plus on échantillonne, plus on trouve d'espèces différentes. Au bout d'un certain nombre de comptages, on finit par retomber toujours sur les mêmes espèces : on atteint alors un plateau de saturation.

A l'inverse, si l'on a une idée de la forme de la courbe de saturation dans un milieu donné, par exemple dans une forêt tempérée, on peut s'en servir pour estimer le nombre d'échantillons nécessaires pour échantillonner une certaine fraction de la richesse spécifique (par exemple, 90 ou 95%) et ainsi avoir des données suffisamment **représentatives**.

2. Les espèces ingénieurs (= architectes)

D'un point de vue fonctionnel, l'importance des espèces est variable. Certaines espèces jouent un rôle capital : ce sont les **espèces ingénieurs, ou architectes**.

Les **organismes ingénieurs** aussi appelés **organismes architectes** sont des espèces qui construisent le milieu et / ou modifient l'habitat pour d'autres espèces.

Par exemple, la **vache** est une espèce architecte de l'écosystème prairie pâturée : elle broute les jeunes arbres/arbustes et son piétinement favorise le développement des Poacées. Elle est donc responsable du maintien du milieu ouvert de la prairie.

De même, le **lombric**, dont l'activité aère le sol et modifie ses propriétés physiques.

Autre exemple, les castors réalisent des barrages sur les cours d'eau et créent ainsi des plans d'eau artificiels qui servent de milieu de vie à de nombreuses autres espèces.

Les végétaux aussi peuvent être des espèces architectes, on parle alors plutôt de **facilitation**. Par exemple, le **jonc de Gérard** qui pousse dans les marais rend le sol plus accueillant pour d'autres espèces. Il prévient l'accumulation de sel en réduisant l'évaporation. En transportant l'O₂ dans les couches souterraines, les joncs préviennent aussi l'anoxie des sols. Les chercheurs ont constaté qu'un retrait expérimental des joncs provoque une perte de biodiversité végétale de 50%.

C. La distribution spatiale des composants de l'écosystème

Les écosystèmes sont structurés à la fois horizontalement et verticalement.

1. Structuration horizontale

Par exemple, les paysages présentent généralement une mosaïque d'écosystèmes : champs, zones urbaines, fleuve, forêts etc. Il y a donc une **structuration horizontale**.

Cette structuration horizontale peut être la conséquence d'une hétérogénéité dans les ressources présentes.

Elle peut aussi être due à une espèce architecte : Dans une prairie, si la biomasse est supérieure à ce qui peut être consommé par les herbivores, on observe alors la mise en place de « zones de refus ». Les herbivores y consomment peu ou pas les plantes, ce qui permet à ces dernières de réaliser leur cycle biologique de manière complète (floraison et formation des fruits).

2. Structuration verticale

Dans une **forêt**, la **litière** (feuilles mortes posées sur le sol) est un écosystème très différent de la **canopée** (sommet des arbres). Il y a donc une **structuration verticale**. Certains animaux exploitent uniquement certaines strates (exemples : collemboles de la litière), d'autres sont plus mobiles et retrouvées dans différentes strates (ex : écureuils).

D'une manière générale, du point de vue de la végétation, on peut décrire **les strates herbacée, arbustive et arborescente** (ou arborée). Dans l'écosystème prairial, les strates arborescente et arbustive sont peu ou pas représentées, et la strate herbacée majoritaire profite de la forte luminosité due à l'ouverture du milieu.

Le **sol** constitue un milieu de vie et contient les ressources nécessaires au développement de nombreux êtres vivants, notamment les ions minéraux absorbés par les racines des végétaux. Il résulte des influences réciproques entre **la roche mère, les facteurs climatiques et la biosphère** ; le sol est donc également **stratifié**. Dans le sol, la répartition verticale des êtres vivants est principalement gouvernée par **l'oxygénation, la teneur en eau ou encore la luminosité** (voir BCPST2, chapitre « Les sols »).

3. Répartition des individus dans l'écosystème

Au sein d'un écosystème, les **espèces présentent différents types de répartition** :

- Homogène
- Agrégative : cas des espèces animales grégaires, ou végétales à faible dispersion
- Aléatoire : cas, par exemple, des espèces végétales anémochores (dispersion des fruits par le vent)

L'écosystème est un ensemble limité par l'observateur, constitué du biotope et de la biocénose, cette dernière pouvant être caractérisée par le calcul d'indices de biodiversité. Au sein de l'écosystème, l'hétérogénéité des conditions du biotope, mais également les modalités de dispersion des individus au cours des générations, induit une répartition spécifique des organismes.

Les ingénieurs conditionnent également la structure spatiale de l'écosystème, structure notamment caractérisée par une stratification verticale.

II. La diversité des interactions interspécifiques au sein de l'écosystème

A. La notion de fitness = valeur sélective

Au sein d'un écosystème, chaque individu présente une valeur sélective, ou *fitness*, notée w . Cette valeur prend en compte à la fois la survie et la reproduction :

$$\text{Fitness} = \text{viabilité} \times \text{fécondité}$$

(noté en abrégé $w = v.f$)

Une **relation interspécifique** donnée peut avoir des conséquences en termes de viabilité et/ou de reproduction, et donc **jouer sur la fitness** de chacun des deux partenaires.

Par exemple, un individu consommé par un prédateur avant d'avoir pu se reproduire ne pourra pas transmettre son patrimoine génétique à la génération suivante. Le prédateur, lui, bénéficiera de l'apport nutritif issu de la consommation de la proie, et aura donc davantage de chance de transmettre son patrimoine génétique.

B. Les relations interspécifiques sont décrites d'après la façon dont elles affectent la fitness

Au sein de l'écosystème, les espèces entretiennent entre elles des relations variées qui affectent la valeur sélective (*fitness*) des organismes et la structure de leur population.

On distingue différents types de relations interspécifiques en fonction de leur effet respectif sur le fitness des deux partenaires.

1. Les relations à bénéfices réciproques

Mutualisme : relation à bénéfices réciproques **au sens large**, qui ne dure pas forcément toute la vie des deux partenaires. Les bénéfices apportés peuvent l'être sur le plan nutritif, reproductif, de protection...

Exemple : pollinisation des plantes à fleurs par les insectes.

Symbiose : type de mutualisme où les deux espèces établissent des **liens physiques intimes et durables**.

Exemple : vache/microbiote ruminal ou Rhizobium/Fabacée.

On rappelle qu'un hôte et l'ensemble de ses symbiontes constitue un **holobionte**. Une symbiose peut être plus ou moins **spécifique** : par exemple, certains Rhizobium ne s'associent qu'avec une espèce très précise de Fabacée.

2. Le commensalisme

Commensalisme : relation au bénéfice d'un partenaire, sans léser l'autre partenaire.

Exemple des lichens poussant à la surface des arbres. Le lichen est un organisme résultant d'une symbiose entre un champignon et une algue. Le lichen utilise l'arbre comme support mais l'arbre n'en est pas affecté. D'une manière générale, les organismes qui se développent sur des végétaux (en les prenant comme supports) sont appelés **épiphytes**.

Autre exemple : les moineaux se nourrissent de restes alimentaires de l'Homme ; le moineau est un commensal de l'Homme.

3. L'amensalisme

Amensalisme : relation au détriment d'un partenaire, sans bénéfice pour l'autre partenaire

Exemples : un grand arbre empêche le développement d'un petit en le privant de lumière ; le piétinement dans un parc urbain détruit la végétation, sans procurer d'avantage sélectif pour les promeneurs.

4. Les relations d'exploitation

On les décompose en 4 catégories suivant leur **durée** et leur **léthalité**.

Phytophagie : les herbivores détruisent des végétaux en les broutant (ex vache broute le trèfle).

Prédation : exemple la buse mange la souris.

Le **parasitisme** est un cas particulier de relation d'exploitation dans lequel une interaction durable et intime s'établit entre le parasite, qui ne tue pas son hôte, et l'hôte qui constitue à la fois un milieu de vie et une source de nourriture pour le parasite, et dont le phénotype, notamment les modalités de la reproduction, peut être modifié par l'interaction (comportement, forme...). Exemple : ténia du bœuf.

Le mode de vie particulier des parasites aboutit à des **convergences évolutives**. Les animaux parasites par exemple présentent souvent une réduction des organes locomoteurs, sensoriels et digestifs, des structures d'adhérence et de prélèvement de ressources sur l'hôte (pièces buccales de type piqueur-suceur de la tique, couronne de denticules du ténia), des défenses spécifiques mises en place contre l'hôte (variation des motifs antigéniques chez le *Plasmodium*), un fort potentiel reproductif qui compense la faible probabilité de rencontre d'un nouvel hôte, une possibilité d'autofécondation palliant la faible chance de rencontre d'un partenaire.

Parasitoïde : parasite finissant par tuer leur hôte, exemple des guêpes parasites qui pondent dans un autre insecte et dont la larve le dévore de l'intérieur.

5. La compétition interspécifique

On distingue deux types de relations de compétition :

- Lorsque **deux individus exploitent la même ressource**, la valeur sélective de chacun des deux acteurs est diminuée, la portion exploitée par l'un n'étant plus disponible pour l'autre : on parle de compétition par exploitation. Dans une forêt par exemple, il existe une compétition entre les végétaux pour l'accès à la lumière.
- Dans la **compétition par interférence**, l'un des acteurs présente une activité qui empêche directement l'autre d'exploiter la ressource.
Par exemple, dans le sol, de nombreux micro-organismes émettent des composés toxiques pour d'autres espèces : c'est la compétition par **antibiose**.
Ce processus existe également chez certains végétaux comme le noyer ou l'ailante qui émettent via leurs racines des composés limitant la croissance d'autres espèces : c'est l'**allélopathie**.

6. Les cas limites

La typologie des relations interspécifiques présente des **cas limites** qui, pour un couple d'espèce donné, peuvent dépendre du stade et du contexte écologique.

Par exemple, de nombreuses Orchidées prélèvent une partie de la matière organique à leurs champignons mycorhiziens qui sont supposés être symbiotiques. La relation Orchidée/champignon est donc un **continuum** entre symbiose et parasitisme. Certaines Orchidées vont jusqu'à perdre leur chlorophylle et devenir albinos : elles reposent alors intégralement sur le champignon pour assurer leur apport en matière organique.

C. Les relations interspécifiques affectent la niche écologique

1. Niche écologique potentielle et réalisée

a. Niche écologique potentielle

Les conditions pour lesquelles une population peut persister dans un environnement constitue la **niche écologique théorique ou potentielle** de cette population, et prend en compte les caractéristiques de l'**habitat**, les **ressources** exploitables **mais sans considérer les interactions avec les autres populations de l'écosystème**.

Pour chaque paramètre considéré pour la définition de la niche, il existe une gamme de **valeurs optimales**, pour lesquelles l'activité ou la productivité est maximale. Cet optimum est encadré par des gammes pour lesquelles l'organisme peut se développer mais de façon non optimale : c'est la **gamme de tolérance**. En dehors de ces valeurs, le paramètre considéré n'est pas compatible avec la survie de l'individu. Les paramètres à considérer sont très divers : température, quantité de ressources présentes, concentration en pesticides... La niche potentielle est considérée comme un hypervolume à n dimensions.

Par exemple, l'un des facteurs limitant pour la croissance est le taux d'azote dans le sol, plus rarement le taux de phosphore. En effet, les ions NO_3^- (nitrates) et PO_4^{3-} (phosphates) du sol sont facilement **lessivés** (voir cours sur le sol de BCPST2). Lorsqu'on augmente la disponibilité du **facteur limitant du milieu** pour une espèce donnée, l'effectif de la population de cette espèce augmente. C'est pourquoi, en **apportant des engrais nitrates ou phosphatés** aux cultures, on **augmente le rendement**.

b. Niche écologique réalisée

La **niche écologique réalisée** prend en compte les effets des interactions avec les autres populations, qui amènent bien souvent une espèce à occuper une portion restreinte de sa niche ou une niche différente.

Si deux espèces aux niches écologiques très semblables (exploitation des mêmes ressources, croissance dans les mêmes conditions physico-chimiques), sont placées dans le même écosystème, elles déplacent leur niche écologique : C'est le **principe d'exclusion compétitive** ou **principe de Gause**.

Une autre stratégie réside dans l'**élargissement de la niche écologique**, qui permettra à l'espèce d'exploiter une plus grande diversité de ressources.

2. L'effet Janzen-Connell accentue la diversité de certains écosystèmes

La compétition interspécifique à elle seule ne peut expliquer la **diversité** observée dans un écosystème. En effet, la compétition devrait aboutir à la dominance de l'espèce ayant la valeur sélective la plus élevée.

L'étude de la répartition des espèces dans une forêt tropicale a amené D. Janzen et J. Connell à postuler l'existence d'un mécanisme de **régulation densité-dépendante** du développement des individus : c'est l'**effet Janzen-Connell**.

Cet effet, maintenant démontré dans d'autres écosystèmes comme la prairie, stipule **qu'autour d'une espèce végétale donnée s'accumulent des pathogènes spécifiques de celle-ci**. Ces pathogènes **diminuent le taux de survie des plantules de la même espèce**, laissant le terrain libre à d'autres espèces insensibles. Cet effet explique en partie la grande diversité spécifique observée dans les forêts tropicales.

3. Les espèces clés de voûte jouent un rôle essentiel dans les écosystèmes

Les **espèces clés de voûtes** sont celles dont la disparition conduit à des modifications importantes de la structure des écosystèmes.

Par exemple, les loups au parc de Yellowstone jouent un rôle essentiel. En leur absence, les cerfs broutent toutes les jeunes plantules et empêchent le développement de la forêt. On n'observe alors qu'une végétation rase et dégradée.

La **vache** constitue une **espèce clé de voûte** de l'**écosystème prairial**.

En broutant les jeunes arbres susceptibles de s'implanter dans la prairie, elle maintient le milieu ouvert, et conditionne ainsi la présence de nombreuses autres espèces (autres espèces consommateurs d'herbacées, prédateurs de ces mêmes consommateurs, etc.).

Si la vache est supprimée de l'écosystème, celui-ci évolue naturellement vers des stades plus fermés dans lesquels les strates arbustives et arborescentes se développent au détriment de la strate herbacée. **La vache entretient donc un stade intermédiaire dans une succession écologique.**

Attention !

*Il ne faut pas confondre espèce **ingénieur (architecte)** et espèce **clé de voûte**.*

Une espèce ingénieur structure le biotope mais pas forcément la biocénose. Par exemple, le castor est une espèce ingénieur de l'écosystème car il peut entraîner l'évolution d'une rivière vers un lac par exemple, mais sa présence ou son absence n'a que peu d'impact sur les autres espèces. C'est le cas également du lombric dans la prairie. La vache constitue à la fois une espèce ingénieur (car elle maintient l'ouverture du milieu) et clé de voûte (car elle conditionne le peuplement biologique de l'écosystème).

Inversement, une espèce clé de voûte n'est pas forcément une espèce ingénieur, c'est le cas des grands prédateurs dans la savane ou la forêt.

III. Les réseaux trophiques structurent les écosystèmes

Les écosystèmes sont parcourus par des **flux de matière et d'énergie**. En particulier, il existe des relations « de mangeur à mangé », les **réseaux trophiques**.

A. Les chaînes trophiques, des interactions « de mangeur à mangé »

La façon la plus simple de rendre compte de ces relations trophiques, consiste à recenser des **chaînes alimentaires**, ou **chaînes trophiques**, suite d'organismes où chacun, constituant un maillon de la chaîne, mange celui qui le précède (relation trophique de « mangeur à mangé »)

Dans ces chaînes, on distingue différents **niveaux trophiques** :

- Les **producteurs primaires**, qui sont autotrophes au carbone et réduisent le CO₂ en matière organique. Ce sont essentiellement les **organismes photosynthétiques** : les **végétaux chlorophylliens** ainsi que le **phytoplancton** (cyanobactéries, diatomées...). Dans les écosystèmes sans lumière, comme le sol ou les fonds abyssaux, les producteurs primaires sont des **bactéries chimiosynthétiques**.
- Les **consommateurs primaires** sont des animaux herbivores : phytophages, granivores, frugivores... Ils consomment des végétaux (ou, plus rarement, des bactéries photosynthétiques). Par exemple, les escargots ou les souris sont des consommateurs primaires.

- Les **consommateurs secondaires** mangent les consommateurs primaires, ce sont des animaux carnivores : buse, libellules, requins... *On peut aussi parler de consommateurs secondaire de second ordre, lorsque l'animal consomme au moins en partie des consommateurs secondaires de premier ordre (et ainsi de suite...).*
- Les **décomposeurs du sol** (champignons, bactéries, lombrics...) participent à la **décomposition** et à la **minéralisation** de la matière organique, c'est-à-dire à sa transformation en CO_2 et en ions minéraux utilisables par les végétaux (NO_3^- , SO_4^{2-} ...).

On remarque qu'une espèce peut avoir un régime alimentaire varié (on parle de polyphage = omnivore) et donc appartenir à plusieurs niveaux trophiques différents. Les différentes chaînes s'associent ainsi en **réseaux trophiques**.

De même, tous les consommateurs participent à la décomposition et à la minéralisation de la matière organique. Les parasites sont des consommateurs de rang variable en fonction de l'organisme parasité.

B. Les échanges de matière entre niveaux trophiques

1. Les producteurs primaires

Par leur métabolisme, les producteurs primaires sont à la base des réseaux trophiques.

Les écosystèmes sont des **systèmes thermodynamiques ouverts**, qui ont besoin d'énergie pour fonctionner. Cette énergie peut avoir deux origines différentes. On distingue ainsi les **photolithotrophes** (= photosynthétiques), qui utilisent l'énergie lumineuse pour transformer la matière minérale en matière organique, et les **chimolithotrophes** (bactéries chimiosynthétiques) qui utilisent l'énergie chimique contenue dans certaines molécules minérales.

L'analyse du fonctionnement des écosystèmes passe par la caractérisation de paramètres :

- La **production**, donnée en **masse.surface⁻¹.temps⁻¹** constitue la **quantité de matière organique synthétisée par un niveau trophique par unité de temps, pour une biomasse donnée**.
C'est une grandeur assimilable à un flux. C'est en général la production primaire (quantité de matière organique formée par les producteurs primaires par unité de temps) qui est utilisée pour caractériser un écosystème.
- La **productivité** est définie comme la **production divisée par la biomasse responsable de la production, en temps⁻¹**.
Ainsi, un écosystème dans lequel la biomasse est faible mais rapidement renouvelée comme la prairie présente une forte productivité. En revanche, dans la forêt où la biomasse est très grande, la productivité est plus faible.

Les **paramètres abiotiques** jouent sur la production primaire.

Par exemple, un **climat favorable** peut accroître considérablement la productivité d'un agrosystème. D'une manière générale, la productivité des zones tropicales humides ou équatoriales est plus élevée que celle des zones arctiques. De même, **l'apport de fertilisants** à un sol (exemples : cas des engrais nitrates ou phosphates) a pour effet d'augmenter la productivité des cultures.

Parmi l'ensemble de la biomasse produite par les producteurs primaires, une proportion est utilisée par l'organisme dans des réactions. Ainsi, on distingue la **production primaire brute (PPB)**, qui est la quantité totale de matière produite par la photosynthèse, et la **production primaire nette (PPN)**, quantité de matière produite et non utilisée par le catabolisme.

On peut donc écrire :

$$\text{PPB} = \text{PPN} + \text{matière utilisée pour le catabolisme (= respiration cellulaire)}.$$

Le **rendement de la photosynthèse** est d'environ **1%**, c'est-à-dire que sur 100 unités d'énergie lumineuse incidentes, une seule sera utile pour la production primaire nette.

2. Les consommateurs

a. Cas général, sans symbiose

Tous les consommateurs réalisent une **décomposition** de la matière consommée et une **minéralisation** d'une partie de cette matière, par respiration cellulaire.

On peut définir le **rendement écologique (RE)** entre deux niveaux trophiques : c'est le rapport entre la production d'un niveau N du réseau trophique (P_N) et celle du niveau inférieur (P_{N-1}), exprimé en pourcentage.

$$\text{RE} = \frac{P_N}{P_{N-1}} \times 100$$

Le **rendement écologique** dépend :

- De l'**efficacité d'assimilation** de l'énergie du niveau trophique inférieur : Un consommateur primaire présente une efficacité d'assimilation faible, car une proportion importante de la matière ingérée est difficilement digérable (lignine, cellulose) et évacuée dans les fèces. En revanche, un consommateur secondaire ingère des molécules plus facilement assimilables.
- De l'**efficacité de production nette** : Un organisme endotherme, c'est-à-dire capable de générer de la chaleur interne, utilise une grande proportion de l'énergie ingérée pour maintenir sa température stable via des réactions cataboliques. Par exemple, chez l'Homme, 90% de ce qu'on mange sert à maintenir notre température corporelle de 37°C ! À l'inverse, un ectotherme, dont la température est directement dépendante de celle de son environnement, dissipera moins d'énergie par respiration.

On observe qu'à chaque fois que l'on monte d'un cran dans la chaîne trophique, le **rendement écologique est autour de 10%** (il peut varier de 5 à 15%). Le **reste est perdu** lors du transfert entre niveaux trophiques : il s'agit soit de **matière non assimilée** et éliminée dans les excréments (fèces), soit de matière utilisée pour assurer le **catabolisme oxydatif** de l'individu (= respiration cellulaire). Cela veut dire que pour 100 g de feuilles mangées par un animal phytophage, il grossira de 10 g seulement. C'est l'une des raisons pour lesquelles il n'existe que très peu de consommateurs tertiaires, ils nécessiteraient de trop grandes quantités d'énergies initiales...

b. Cas de la Vache, avec symbiose

Le cas de la **vache** est un peu particulier car elle se nourrit « indirectement » de l'herbe ingérée : Cette herbe est d'abord métabolisée par les micro-organismes de son rumen. On devrait donc considérer la vache comme un consommateur secondaire, et le rendement de digestion de l'herbe par la vache devrait être faible, de l'ordre de 1%...

Mais ce n'est pas le cas, ce rendement est de l'ordre de **15%**.

Il y a plusieurs raisons à cela :

- Les micro-organismes vivent dans des **conditions abiotiques optimales** pour leur développement (40°C, milieu stable, anoxique, riche en nutriments) ;
- Ils utilisent une partie des **déchets** de la vache (ex : urée) et celle-ci utilise en retour les **déchets** du métabolisme des micro-organismes (ex : acides gras volatils) ;
- Comme les symbiontes vivent directement dans le rumen de la vache, il y a **très peu de pertes** lors du transfert « microbes vers vache ».

Dans le système herbe-vache, la symbiose avec les micro-organismes et l'utilisation croisée des déchets des partenaires augmentent ainsi le rendement entre échelons trophiques.

3. Les décomposeurs

Les **décomposeurs et les bactéries du sol** ont un rôle clé de **décomposition** et de **minéralisation de la matière**, c'est-à-dire de transformation de matière organique en éléments minéraux simples, à nouveau disponibles pour la nutrition végétale. Par exemple, les **bactéries nitrifiantes** du sol comme *Nitrobacter* ou *Nitrosomonas*, à métabolismes **chimolithotrophes**, transforment les ions ammonium (NH_4^+) en nitrites (NO_2^-) puis en nitrates (NO_3^-), ces nitrates étant la forme privilégiée d'azote pour la nutrition végétale. Très souvent, les nitrates constituent l'élément limitant du sol pour la croissance végétale.

Les décomposeurs et les chimolithotrophes du sol contribuent au recyclage des ressources minérales.

C. Les pyramides de biomasse et d'énergie

Le fonctionnement de l'écosystème repose sur un **flux de matière et d'énergie**. Le fonctionnement des chaînes trophiques peut donc être représenté quantitativement par des **pyramides de nombre, de biomasse et d'énergie**.

Les **pyramides de nombres** comptent simplement le nombre d'individus présents à chaque niveau trophique, mais elles ne prennent pas en compte les différences de taille parfois colossales entre les individus.

Les **pyramides de biomasse** présentent la biomasse contenue dans chaque niveau trophique. Les **pyramides d'énergie** représentent la quantité d'énergie contenue dans chaque niveau trophique.

Les **pyramides d'énergie** sont toujours **triangulaires et posées sur leur base** : l'énergie ne peut qu'être dissipée lors du passage d'un niveau trophique à l'autre. Cette dissipation se fait par émission de chaleur, par production de déchets organiques etc.

En revanche, les **pyramides de nombre et de biomasse** peuvent présenter des formes variables. Souvent, elles sont de forme triangulaire, mais en milieu océanique ce n'est pas toujours le cas. Il y a souvent plus de zooplancton (hétérotrophe) que de phytoplancton (autotrophe). Cela ne s'observe pas dans les pyramides de biomasse en milieu terrestre (prairie, forêt...). Comment l'expliquer ?

- D'une part, il est fréquent que toutes les cellules des organismes autotrophes aquatiques soient photosynthétiques, alors qu'en milieu terrestre le tronc, les racines et les branches ne sont pas photosynthétiques. La biomasse des autotrophes en milieu terrestre est donc artificiellement augmentée par toutes les cellules non chlorophylliennes que l'on comptabilise dedans.

- D'autre part, le phytoplancton prolifère bien plus rapidement que ne le font les végétaux terrestres. Le turnover est très rapide.

Au sein des réseaux trophiques, il existe des **régulations d'effectifs** qui s'effectuent de manière ascendante (*bottom-up*) ou descendante (*top-down*).

D. Les régulations bottom-up et top-down

1. Bottom-up

« Plus d'herbe, plus de lapins. Plus de lapins, plus de renards »

Dans le cas du **contrôle bottom-up**, la production primaire conditionne les échelons trophiques supérieurs. Une augmentation de la production primaire permet une augmentation de la biomasse à des niveaux trophiques supérieurs.

Par exemple, les saules couchés présentent plus de feuilles que les saules droits. Dans les zones riches en saules couchés, on observe aussi plus d'insectes phytophages et plus d'insectes prédateurs.

2. Top-down

« Plus de renards, moins de lapins. Moins de lapins, plus d'herbe »

Dans le cas du **contrôle top-down**, les prédateurs contrôlent les échelons trophiques inférieurs.

Exemple de ce type de contrôle dans les Aléoutiennes : en 1987, les loutres sont abondantes et mangent les oursins, qui broutent moins le kelp. Les forêts de kelp sont abondantes. En 1997, les orques arrivent et mangent les loutres. Les oursins prolifèrent et réduisent les forêts de kelp.

Un autre exemple très documenté de contrôle *top-down* est celui des **loups de Yellowstone**.

L'éradication du loup dans les années 1920 s'est traduite par une prolifération des grands herbivores et une diminution de certains peuplements végétaux. La réintroduction du loup dans les années 1990 s'est accompagnée d'une modification drastique des effectifs de population des autres espèces, par effet *top-down*. Ainsi, on peut considérer le loup comme une **espèce clé de voûte**.

Bilan :

L'écosystème est un système ouvert qui tire son énergie du Soleil (organismes photosynthétiques) ou, plus rarement, de réactions chimiques (organismes chimiolithotrophes). Son fonctionnement repose sur un flux de matière et d'énergie qui parcourt les réseaux trophiques, depuis les producteurs jusqu'aux consommateurs de niveaux supérieurs. Le flux de matière est cyclique alors que celui d'énergie est à sens unique. Ces flux peuvent être représentés quantitativement par des pyramides de biomasse ou d'énergie.

IV. La dynamique des écosystèmes

Les écosystèmes sont des systèmes **dynamiques** dans leur structure et leur fonctionnement. On peut par exemple partir de l'observation d'un sol nu (coulée de lave, friche industrielle abandonnée...) pour analyser son évolution.

A. Le changement d'un paysage au fil du temps : notion de succession écologique

On observe au fil du temps une **succession d'espèces, d'habitats et de biocénoses**. Une telle **succession écologique** « naturelle » est qualifiée d'**autogénique** ou encore de **succession primaire**.

1. Exemple de succession écologique autogénique

- **Stade pionnier** (1 à 3 ans) : installation de lichens, de tapis d'algues et de mousses qui commencent à digérer la roche nue : une fine couche de sol apparaît.
- **Tapis herbacé** (= pelouse, 5 à 10 ans) : apparition de petites plantes herbacées robustes : pâquerettes, pissenlit, véronique, renoncule... Beaucoup d'entre elles sont des **espèces à stratégie r**, c'est-à-dire vivant peu de temps mais investissant beaucoup dans la production d'un grand nombre de descendants dont seule une faible proportion suffit. Ces espèces produisent ainsi de nombreuses graines légères, facilement dispersées par le vent.

- **Lande arbustive** (10 à 20 ans) : installation de buissons peu exigeants (ronces, framboisiers, genêts) puis d'arbres de type bouleau, appréciant les milieux ouverts et ayant besoin de beaucoup de lumière (espèce aimant le soleil = héliophile). Y vivent des animaux de milieux ouverts, comme le lapin de garenne, le busard, le renard...
- **Forêt** (> 30 ans) = stade ultime de la succession, aussi appelé **climax** ou **stade climacique**. En France métropolitaine, il s'agit généralement de forêt de chênes ou de hêtres (si la pluviosité est élevée), ou de sapins (en climat continental). Les grands arbres sont des espèces à **stratégie K** : ils vivent longtemps et produisent moins de fruits, mais des fruits plus gros qui ont une faible distance de dispersion et germent rapidement (glands, châtaignes...). Lorsque ces arbres s'installent, ils **bloquent la lumière** pour les autres espèces : le **milieu se ferme**. Des espèces animales forestières s'installent : sangliers, cerfs, pics noirs... Seules quelques arbustes et herbacées sciaphiles (= aimant l'ombre, comme la jacinthe des bois) arrivent à se développer sous le couvert végétal.

Au fur et à mesure de la succession, le **sol s'épaissit** et change de structure, voir BCPST2. Des **réseaux mycorhiziens** se mettent en place et font communiquer les arbres de la forêt, par leurs racines (échanges trophiques et peut-être aussi informationnels).

Par ailleurs, les **réseaux trophiques se complexifient** et la **biodiversité augmente** globalement au fur et à mesure de la succession écologique.

La succession de stades écologique aboutit ainsi à un stade ultime, appelé climax : Il s'agit de l'état d'équilibre vers lequel tend spontanément un écosystème.

On remarque qu'une succession peut être artificiellement **bloquée à un stade préclimacique**, par exemple par le **pâturage**. Le bétail piétine et broute la prairie et empêche son évolution vers un stade forestier.

2. Les origines des successions écologiques : entre facilitation et compétition

Les stades pionniers **digèrent la roche**, par leurs racines qui exercent une action mécanique et libèrent des acides organiques dissolvant en partie la roche. Ils contribuent ainsi à « **créer le sol** ».

De plus, certaines plantes ont une **action facilitatrice**. Elles favorisent l'installation d'autres plantes, par exemple en maintenant le sol humide, en protégeant grâce à des épines, en enrichissant le sol en certains composés...

Par exemple, les Fabacées contribuent à l'implantation d'autres végétaux en accumulant de l'azote minéral dans le sol via leur association avec *Rhizobium*.

Toutefois, les successions écologiques sont aussi dominées par une forte **compétition pour la lumière**. C'est d'ailleurs pour accéder à la lumière que les arbres doivent investir dans la production de troncs si élancés.

Un exemple typique de cette compétition est celle du **chêne et du hêtre**. En effet, le chêne est héliophile : Sa croissance et sa germination sont favorisés par un fort ensoleillement. Le hêtre lui est plutôt sciaphile en début de croissance : Il tolère un éclaircissement plus faible. Le chêne présentant une croissance plus rapide, il s'installe avant le hêtre dans l'écosystème. Le hêtre, dont la croissance est plus lente, peut germer et croître à l'ombre des chênes, jusqu'à dépasser celui-ci. Le hêtre limite alors la croissance des chênes héliophiles et la germination de nouvelles pousses, et prolifère donc au détriment du chêne qui est peu à peu remplacé.

3. Deux exemples de successions écologiques liées à l'Homme

Retenir les grandes lignes d'un des deux exemples, pour pouvoir argumenter.

a. Série régressive

Il s'agit de la **transformation par l'Homme** d'un écosystème forestier (au climax) en écosystème ouvert, suite au défrichement et à l'exploitation pour l'élevage. Dans certaines régions où l'exploitation par l'Homme est très ancienne, l'action conjuguée de la hache, du feu et du surpâturage a progressivement transformé les forêts primitives de chênes en formations arbustives dégradées (garrigues sur sols calcaires et maquis sur terrains siliceux). Le terme ultime de cette régression est une pelouse à graminées capables de se développer sur un sol dénudé, voir même un sol à nu.

b. Eutrophisation

L'eutrophisation : L'eutrophisation est une succession écologique dans une étendue d'eau douce fermée (lac, étang...) dans laquelle les apports en nutriments minéraux augmentent. La pollution de l'eau par des nitrates, des phosphates ou de la matière organique déclenche et/ou accélère le processus.

La succession est constituée de différents stades :

- Un stade jeune pendant lequel le plan d'eau est relativement pauvre en éléments minéraux, la biomasse produite est faible, les eaux sont claires et il y a peu de sédimentation ;
- Un stade intermédiaire lorsque les apports minéraux par les cours d'eau augmentent. La production primaire augmente et il y a un accroissement du phytoplancton, du zooplancton, des insectes et des poissons. Les eaux deviennent plus turbides, réduisant

l'épaisseur de la zone où pénètre la lumière. L'accumulation des organismes morts en profondeur entraîne l'apparition d'un sédiment sur lequel s'installent (sur les rives) des végétaux supérieurs (roseaux).

- Un stade de vieillesse, durant lequel le processus s'accélère. Les eaux de surface sont le lieu d'une multiplication intense du phytoplancton. On a alors une décomposition des organismes en profondeur qui induit une désoxygénation totale des couches sous-jacentes. L'épaisseur de sédiments augmente. Les végétaux progressent sur la zone littorale.

La succession se termine par le comblement de l'écosystème. De lacustre, il devient marécageux puis une prairie humide, etc.

B. La réaction d'un écosystème face à une perturbation

Un écosystème, quel que soit son stade, peut être victime d'une **perturbation** biotique ou abiotique.

Les **perturbations** subies par les écosystèmes peuvent être :

- **Abiotiques** : par exemple un incendie ou une tempête qui déracine de nombreux arbres.
- **Biotiques** : exemple de l'arrivée d'une espèce exotique envahissante ou encore perturbation anthropique (piétinement, fauchage, abattage d'arbres...).

Une perturbation peut être décrite par :

- Sa **fréquence** : par exemple, les incendies sont fréquents en région méditerranéenne ;
- Son **intensité** : par exemple, une pelouse urbaine peut être plus ou moins piétinée.

La stabilité d'un écosystème est définie par sa **résistance** et sa **résilience**.

La **résistance** d'un écosystème est sa capacité à **maintenir son état initial** suite à une perturbation.

Par exemple les forêts à Niaouli de Nouvelle-Calédonie sont résistantes au feu, car l'écorce du Niaouli, très épaisse, ne brûle pas. Les Poacées repoussent rapidement après un incendie, et l'écosystème reste inchangé.

La résistance d'un écosystème est bien souvent associée à une **redondance des espèces présentant un rôle fonctionnel précis** : Comme plusieurs espèces assument la même fonction dans le maintien de l'écosystème, celui-ci ne sera que peu perturbé suite à la disparition de l'une d'entre elles.

La **résilience** d'un écosystème est sa **capacité à revenir à son état initial après avoir subi une perturbation**.

Certaines espèces, de par leurs caractéristiques, participent à la résilience des écosystèmes. Le pin d'Alep par exemple, produit des graines dont la germination est favorisée par le feu. Ainsi une forêt de pins d'Alep repousse rapidement après un incendie. Les études montrent qu'en général, les écosystèmes présentant une biodiversité importante sont plus résistants et résilients face aux perturbations.

Si la perturbation a été de grande ampleur, on peut observer le **départ d'une nouvelle succession écologique**, dite **allogénique** ou encore **succession secondaire**. Par exemple, si la forêt a été éliminée par un incendie, on repart du stade pionnier...

C. La gestion des écosystèmes

Les écosystèmes procurent à l'humanité des bénéfices appelés **services écosystémiques**. Il peut s'agir de **services de prélèvement** (fourniture de nourriture, de bois...), **de régulation** (régulation du climat, cycle de l'azote...) **ou culturels** (visée récréative, spirituelle, détente...).

La **gestion des écosystèmes** nécessite **d'intégrer leurs dynamiques suite à des perturbations**. Dans le cas de la prairie pâturée, l'Homme est à la fois déclencheur de la perturbation et gestionnaire de l'écosystème consécutif à cette perturbation. En effet, l'installation de grands mammifères herbivores comme la vache dans une parcelle constitue une perturbation car ceux-ci modifient l'écosystème et le maintiennent dans un état différent du climax. L'exploitation de l'écosystème prairial pour des services de prélèvement (foin, lait, viande) nécessite une gestion annuelle permettant à la fois de maintenir l'état perturbé, et de favoriser une productivité importante.

Bilan :

Les écosystèmes sont des systèmes dynamiques dans leur structure et leur fonctionnement : on y observe notamment des successions écologiques. Des perturbations peuvent modifier le fonctionnement des écosystèmes. La stabilité d'un écosystème est alors définie par sa résistance et sa résilience, et dépend grandement de la biodiversité qui l'occupe. La gestion des écosystèmes nécessite de prendre en compte ces perturbations.