

Chapitre 17

Les écosystèmes

Cours

PLAN DU CHAPITRE

- 1 Organisation des écosystèmes
- 2 Diversité des relations interspécifiques et ses conséquences
- 3 Fonctionnement des écosystèmes
- 4 Dynamique des écosystèmes

ZOOM

- | | |
|--|---|
| 1 Les prairies | 7 Parasites et hôtes |
| 2 La notion de trait fonctionnel | 8 L'effet Janzen Connell |
| 3 Les indices de biodiversité | 9 Facteurs abiotiques et production primaire |
| 4 Place des ruminants dans l'entretien de la prairie | 10 La minéralisation de la matière organique du sol |
| 5 Les relations interspécifiques d'un arbre | 11 Perturbations anthropiques des écosystèmes |
| 6 Prédateurs et proies | |

INTRODUCTION

L'unité écologique de la **biosphère** (zone superficielle de la terre dans laquelle la vie est présente) est l'**écosystème** dans lequel les êtres vivants, formant la **biocénose**, interagissent entre eux et avec leur milieu de vie, qui constitue le **biotope**. Les écosystèmes sont très variés (prairies, forêts, milieux marins...) et représentent l'un des niveaux d'organisation du vivant. Leur ensemble fonde la **biodiversité** écologique dans laquelle se distribue la diversité des espèces.

- ➔ Comment sont réparties les populations au sein de leur écosystème ?
- ➔ Quelles relations existent au sein de la biocénose et quelles en sont les conséquences sur le fonctionnement de l'écosystème ?
- ➔ Comment varie ce fonctionnement au cours du temps ?

1

Organisation des écosystèmes

La notion d'écosystème naît du choix de l'observateur (ou de l'expérimentateur) de subdiviser un système complexe, en l'occurrence la planète, en sous-ensembles d'apparence homogène, comme peuvent le sembler, sans l'être réellement, par exemple les océans, les prairies... La délimitation d'un écosystème dépend donc très largement de celui qui l'étudie.

L'écosystème prairial, qui sera notre modèle d'étude, représente des espaces ouverts dont la végétation est dominée par des espèces herbacées. Les prairies d'Europe occidentale constituent des écosystèmes particuliers, car elles sont liées aux activités d'élevage : ce sont des **agro-écosystèmes**. Leur milieu (biotope) et leur biodiversité (biocénose) ont été et sont encore fortement influencés par l'action de l'homme.

ZOOM 1

Les prairies

1.1 La biocénose : ensemble des communautés

a) Populations et groupes fonctionnels

• Diversité des populations

La **biocénose** est constituée de toutes les **populations** (ensemble d'individus de la même espèce occupant un même biotope). La biocénose présente une **diversité intraspécifique** (celle des différents individus de chacune de ses populations), et une **diversité interspécifique** (celle des différentes espèces animales, végétales et des microorganismes, bactéries et champignons qui la compose), ainsi que le **réseau d'interactions** que les êtres vivants entretiennent. La biocénose est donc définie pas sa composition (diversité des espèces et des individus des populations) et sa structuration (les relations entre individus et entre populations).

HÉTÉROTROPHES CONSOMMATEURS

Faune aérienne

mammifères : renards, belettes, campagnols, musaraignes, hérissons, ovins, bovins, équins, isards, moutons, chamois
oiseaux : buses, chouettes
reptiles : couleuvres
insectes : mouches, taons, criquets, sauterelles, abeilles, papillons
mollusques : escargots, limaces



	Poacées : produisent l'essentiel de la biomasse	Fabacées : fixent N ₂ atmosphérique	Dicotylédones diverses
Valeur fourragère	Dactyle aggloméré, Fétuque élevée, Fléole des prés, Fromental (ou Avoine élevée), Pâturin commun, Ray-grass anglais ...	Trèfle blanc, Trèfle violet ...	
	Agrostide vulgaire, Avoine pubescente, Fétuque rouge, Houlque laineuse, Trisetè jaunâtre, Vulpin des prés ...	Gesse des prés, Lotier corniculé, Luzerne lupuline, Trèfle douteux ...	Achillée millefeuilles, Plantain lancéolé, pissenlits ...
	Brize intermédiaire, Brome mou, Crételle des prés, Fétuque ovine, Flouve odorantes...		Centaurée des prés, Mouron des oiseaux, Rumex...
	Brachypode penné, Nard raide...		Toxiques : colchiques, narcisses, vébrates...

exploitation et fertilisation

productivité

diversité floristique

HÉTÉROTROPHES DÉCOMPOSEURS

Faune du sol ou pédofaune

vers nématodes
vers de terre (lombrics, enchytréides)
araignées, myriapodes
insectes : bousiers, fourmis...
acariens, collembolles

Microbiote du sol

ciliés
algues
eubactéries
champignons

Figure 17.1 La biodiversité des prairies.

La valeur fourragère d'une espèce est évaluée en regard de sa capacité à produire de la biomasse en quantité et en qualité (la finalité étant l'alimentation des animaux).



Voir chapitre 4,
Zoom 5.

La flore de la prairie est majoritairement constituée de **poacées** (encore appelées graminées), et d'une grande diversité d'autres angiospermes. L'association symbiotique des **fabacées** (encore appelées légumineuses) et de bactéries du genre *Rhizobium* permet à ces espèces prairiales (trèfles, luzernes) de fixer l'azote de l'air et ainsi de synthétiser des molécules organiques azotées. L'azote libéré dans le sol, lors de la décomposition de leur biomasse, enrichit le pool minéral et contribue à la nutrition des poacées. D'autres espèces riches en composées secondaires (tanins, polyphénols), présentent un intérêt de mieux en mieux décrit pour la nutrition animale, mais aussi humaine (indirectement à travers le lait et la viande consommée). À l'échelle de l'écosystème prairial, la composition botanique dépend des conditions de milieu (y compris les pratiques de gestion), mais également des interactions avec les autres êtres vivants (figure 17.1).

• Diversité des communautés

La place et le rôle des êtres vivants dans l'écosystème, leurs relations, permettent de définir des **communautés**, ensemble des populations constituant un réseau de relations particulières. On peut ainsi regrouper en une communauté, l'ensemble des populations de végétaux chlorophylliens (**photoautotrophes**), ou des animaux qui se nourrissent de ces végétaux ou d'autres animaux (**hétérotrophes consommateurs**), et enfin les animaux et les microorganismes qui se nourrissent des déchets et débris organiques du sol et contribuent ainsi au recyclage de la matière (**hétérotrophes décomposeurs**).

Les critères retenus peuvent être divers. On considérera que forme une communauté, l'ensemble des populations d'un niveau trophique donné rencontrées sur un biotope à peu près homogène. Ainsi, on regroupe dans des communautés différentes les espèces végétales des zones humides (espèces hydrophiles) ou plus sèches (xérophiles). De même on aura des communautés végétales spécifiques de zones fertilisées riches en nutriments (mésophiles à eutrophiles), ou de parcelles pâturées ou fauchées. Ces associations d'espèces ne se font pas au hasard, mais résultent de processus sélectifs liés aux conditions de milieu et aux stratégies fonctionnelles des espèces.

• Diversité des types fonctionnels

Comprendre les mécanismes et règles d'assemblage des espèces au sein d'une communauté reste une question importante en écologie. En effet, du fait de caractéristiques structurales et fonctionnelles analogues, différentes espèces d'une même communauté peuvent assurer des fonctions identiques dans l'écosystème. D'autres, en revanche, développent des complémentarités favorisant l'exploitation des ressources du milieu. On peut alors chercher à regrouper des espèces d'une même communauté, dont les fonctions dans l'écosystème sont similaires.

Pour caractériser ces **types fonctionnels**, il faut identifier des associations de **traits fonctionnels**, qui renseignent sur la façon dont les organismes assurent leurs fonctions. C'est ainsi qu'il a été proposé de distinguer différents **types fonctionnels** de poacées des prairies, qui se distinguent notamment par 3 traits fonctionnels permettant de caractériser leur **phénologie**, leur vitesse de croissance et leur intérêt pour l'alimentation du bétail (figure 17.2). L'association de diverses espèces d'un même type en un **groupe fonctionnel** est une modélisation de la biodiversité, qui est ainsi simplifiée autour de propriétés communes. Cela permet de limiter le nombre d'entités à prendre en considération (puisque'il y a moins de groupes fonctionnels que d'espèces), et de raisonner plus facilement sur leurs réponses aux variations de l'environnement et sur les conséquences de ces réponses sur le fonctionnement de l'écosystème. On a pu ainsi constater que les prairies « grasses » (à forte disponibilité en nutriments) présentent une moindre diversité d'espèces que les prairies « maigres » avec une prédominance du type fonctionnel (figure 17.2), car la fertilité du sol a favorisé le développement d'espèces très compétitrices, précoces et productives. Il en résulte une plus forte production de biomasse.

Voir chapitre 10,
tableau 10.2

ZOOM 2

La notion de trait
fonctionnel

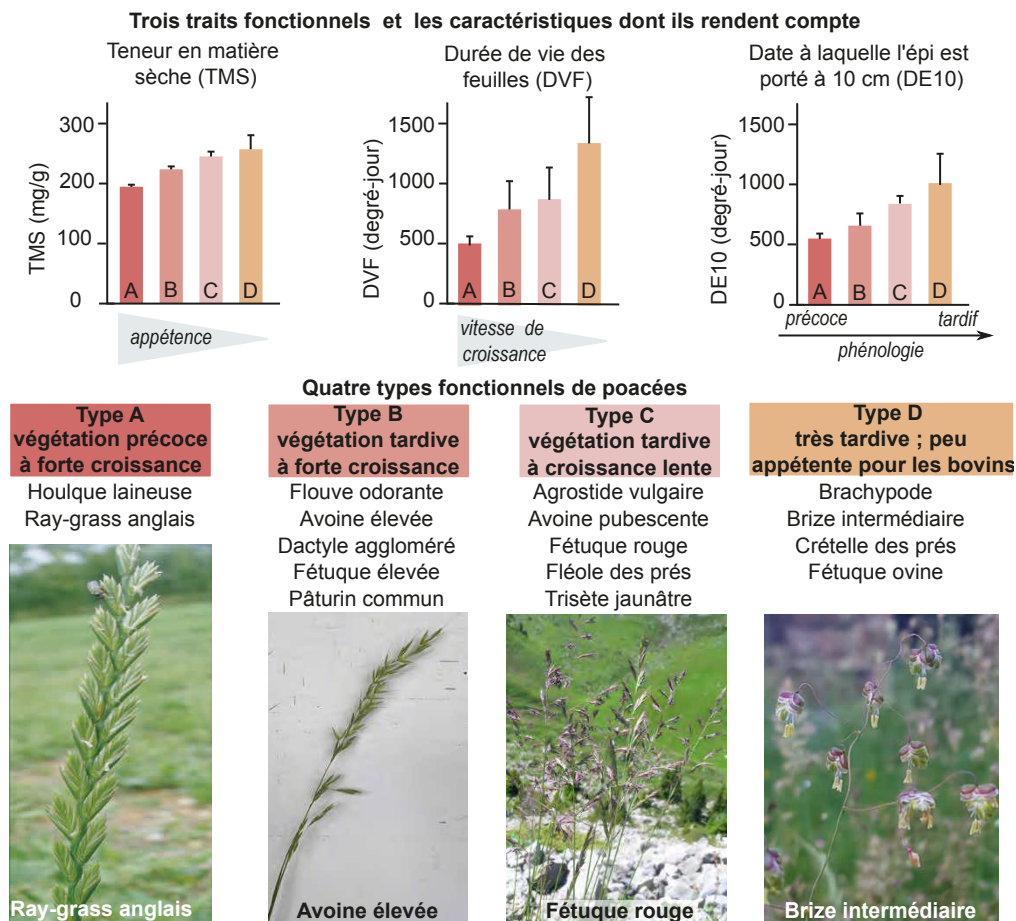


Figure 17.2 Diversité fonctionnelle des poacées fourragères.

(D'après P. Ansquer, & al. Fourrages, 2004, 179, 353-368/Fétuque rouge : Thomas Mathis © Wikimedia Commons ; Brize intermédiaire : Frédéric Celle).

Les durées en degré-jour correspondent à la somme des températures moyennes journalières

b) Richesse spécifique et diversité spécifique

Même si la description des diverses espèces qui constituent la biocénose ne suffit pas à la caractériser, c'est une étape importante en vue de comprendre les causes de la répartition des différentes espèces.

• Évaluer la diversité spécifique d'une biocénose ou d'une communauté

L'inventaire des espèces présentes dans un écosystème permet de quantifier la diversité interspécifique. Pour les espèces animales ou végétales, cela peut se faire avec les mêmes méthodes que celles qui permettent d'évaluer les effectifs d'une population. Plusieurs paramètres peuvent alors être déterminés.

- La **richesse spécifique** est égale au **nombre d'espèces (S)** d'un peuplement. Mais cela ne permet pas de distinguer, par exemple, deux communautés de même effectif ($N = 10$ sur la figure 17.3), qui serait réparti pour l'une entre 5 espèces toutes très communes et pour l'autre entre une espèce dominante et 4 autres minoritaires.

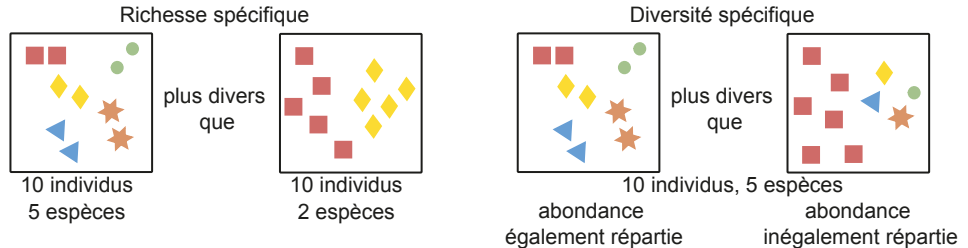
Voir chapitre 16,
Zoom 1

Voir TP13, § 1.1

ZOOM 3

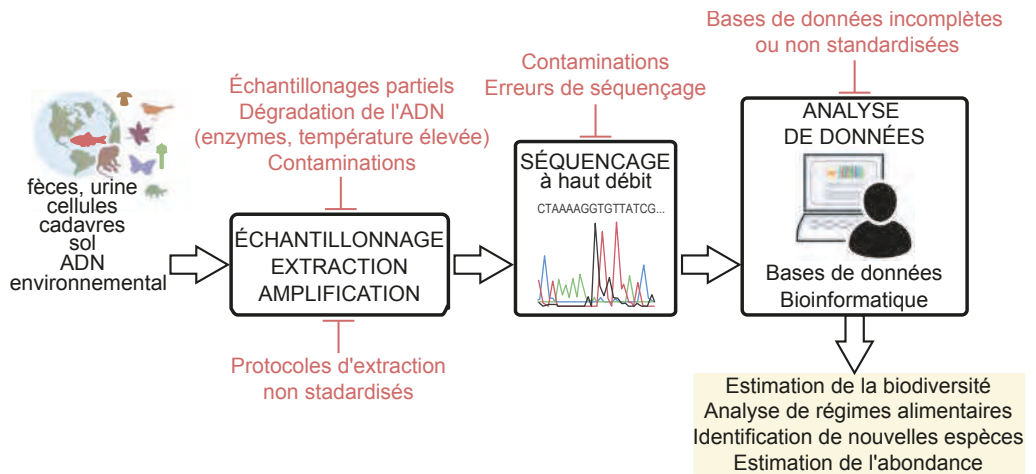
Les indices de biodiversité

- La **diversité spécifique** prend en compte le **nombre d'espèces** et l'**abondance relative** des différentes espèces. Elle se quantifie par des indices biologiques.
- À nombre de catégories égal, la diversité est maximale lorsque l'abondance est répartie de façon égale entre les catégories (équirépartition). D'autres indices mesurent la **régularité** (ou équitabilité, d'après un anglicisme) de la distribution de la fréquence des espèces.

**Figure 17.3** Richesse spécifique et diversité spécifique.

• **De nouvelles méthodes pour mieux approcher la diversité « réelle » des écosystèmes.**

Les méthodes précédentes ne s'appliquent que pour des organismes que l'on peut identifier, et qui sont classés dans un référentiel taxinomique. Pour décrire, sans *a priori* la diversité d'un écosystème, une méthode complémentaire basée sur l'identification de séquences d'ADN référencées est de plus en plus utilisée : celle de l'ADN environnemental (*metabarcoding*). Elle permet d'accéder à l'identification de groupes que les méthodes classiques ne peuvent que difficilement appréhender, comme les bactéries, nématodes, collemboles, voire certains arthropodes de la microfaune ou des algues unicellulaires. L'ADN environnemental est en plein développement et a de très nombreuses applications, en plus de la seule estimation de la biodiversité (figure 17.4)

**Figure 17.4** Apports des études de l'ADN environnemental (*metabarcoding*).

La biocénose est donc caractérisée par la diversité de ses populations qui varie d'un écosystème à un autre et peut être reliée au fonctionnement de l'écosystème.

1.2 Le biotope : facteurs abiotiques en interaction avec la biocénose

Le **biotope** correspond au cadre climatique et physico-chimique dans lequel évoluent les différentes populations de l'écosystème. C'est la composante abiotique de leur milieu de vie que l'on considérera d'abord comme relativement homogène sur l'aire de l'écosystème, tout en prenant en compte ses variations saisonnières.

a) Des facteurs physico-chimiques contrôlant la distribution des êtres vivants

• Intervalle de tolérance d'une population vis-à-vis de chaque facteur du biotope

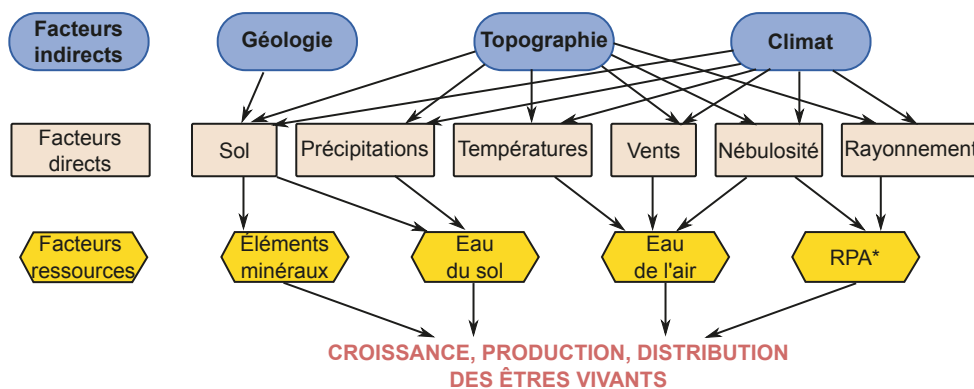
Le biotope d'un écosystème peut être défini par des intervalles de valeurs dans lesquelles varient les paramètres abiotiques (température, teneur en eau ou en minéraux du sol...). Pour chaque espèce de l'écosystème, on peut délimiter trois gammes de valeurs :

- celles qui ne sont pas compatibles avec la vie ou avec une physiologie normale ;
- celles qui permettent un fonctionnement optimal : c'est l'**optimum physiologique** ;
- entre les deux, les conditions de **tolérance**.

• Diversité des facteurs du biotope

Quatre grands types de facteurs du biotope ont été distingués en fonction de la façon dont les plantes leur répondent (figure 17.5) :

- les **facteurs indirects, multiples**, comme l'altitude, l'exposition, ont une influence physiologique par l'intermédiaire d'autres facteurs plus précis (la température de l'air, la quantité de lumière qui arrive au sol...) ;
- les **facteurs directs** (température de l'air, pH du sol...) influencent directement la physiologie sans représenter une ressource pour les plantes ;
- les **facteurs ressources** (eau, ions minéraux, lumière...) conduisent à l'augmentation du taux de croissance d'une population et sont exploités par les organismes ; ils dépendent beaucoup du substrat (sol pour les écosystèmes terrestres) ;
- les **facteurs de perturbation** (pâturage, feu...) induisent une perte de biomasse par la plante.



* RPA : rayonnement photosynthétiquement actif

Figure 17.5 Diversité des facteurs du biotope influençant le fonctionnement des plantes.

(D'après Garnier E. et Navas M.L., *Diversité fonctionnelle des plantes*. De Boeck, 2013).

Les variations des performances fonctionnelles d'une espèce en fonction des valeurs d'un des facteurs du biotope définissent un **gradient écologique**.

À un moment donné et à un endroit donné, les performances d'un organisme (ou d'un ensemble d'organismes) dépendent d'un ensemble de facteurs. La photosynthèse, par exemple, dépend de la température, la lumière, la disponibilité en eau... Pour un biotope donné, tous ces paramètres varient au cours des saisons. À chaque saison, chaque performance physiologique (la productivité, par exemple) repose sur une « loi » dite du minimum : elle dépend du facteur écologique qui est le plus éloigné de sa valeur optimale. Ce facteur est qualifié de **limitant**.

On qualifie de **stress** toute situation dans laquelle des facteurs directs ou des facteurs ressources limitent la production de biomasse (déficit en eau, températures inférieures à l'optimum...)

b) Diversité des réponses des biocénoses aux facteurs du biotope

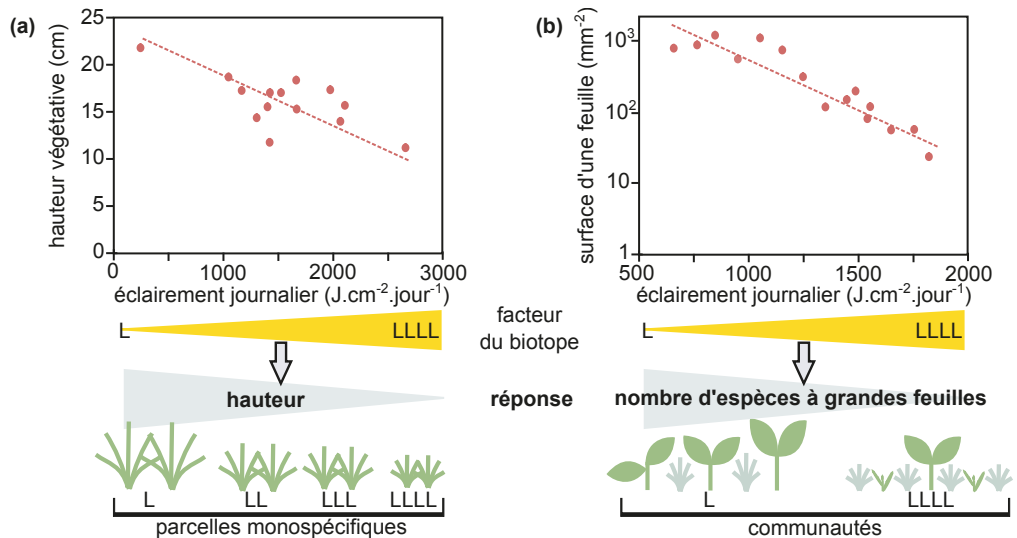


Figure 17.6 Réponses des plantes à des éclaircissements variables.

(D'après Garnier E. et Navas M.L., 2013).

Chaque point représente la valeur moyenne d'une parcelle. **(a)** Variabilité intraspécifique de la hauteur végétative en réponse à l'éclairement chez le brome cultivé dans des parcelles monospécifiques ; **(b)** variabilité interspécifique de la surface d'une feuille au sein de communautés sous différentes conditions d'éclairement.

L'étude de l'influence de différentes conditions d'éclairement sur le fonctionnement des plantes permet de distinguer deux niveaux de réponse.

- **Au sein d'une même population** de brome (poacée, [figure 17.6a](#)), on constate que plus la quantité de lumière reçue est élevée, plus la hauteur des plantes est faible.
- Le même type d'étude réalisée sur **différentes communautés** issues de milieux diversement éclairés ([figure 17.6b](#)) montre une augmentation de la surface foliaire moyenne lorsque l'éclairement du biotope diminue. Ceci résulte du remplacement des espèces à faible surface foliaire par des espèces à grandes feuilles.

Donc les facteurs du biotope influencent à la fois les réponses fonctionnelles des organismes de chacune des populations et la répartition des espèces dans les différentes communautés

c) Des facteurs du biotope influencés par la biocénose

Réciproquement, la biocénose influence l'écosystème et plus particulièrement le biotope. Par exemple, en Australie, le défrichement de 13 millions d'hectares de forêt d'eucalyptus a entraîné la disparition des nuages sur la zone, obligeant à l'irriguer, alors que les nuages sont toujours présents sur la zone forestière voisine. La végétation d'une forêt exerce ainsi une influence sur le cycle de l'eau.

L'effet des biocénoses sur le biotope est à la base du concept de « **solutions fondées sur la nature** » : des écosystèmes peuvent être gérés ou restaurés pour apporter des solutions à des enjeux sociétaux comme le changement climatique ou les risques naturels.

En résumé, les facteurs du biotope n'influencent pas seulement le fonctionnement des organismes de la biocénose. Ils exercent un effet filtrant, qui est représenté schématiquement sur la [figure 17.7](#) : parmi les différentes espèces prairiales que l'on peut rencontrer dans une zone géographique, les facteurs du biotope filtrent celles qui possèdent les traits de réponse correspondant aux conditions locales. En retour, ces communautés influencent le biotope et le fonctionnement de l'écosystème.

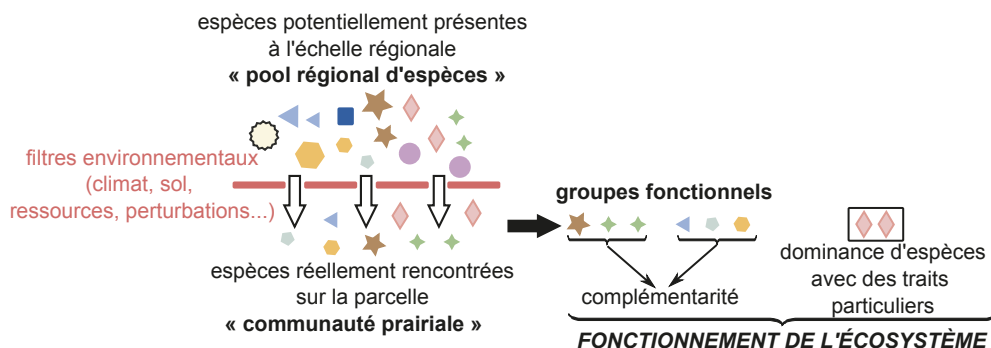


Figure 17.7 Influence de filtres abiotiques sur une communauté prairiale.

(D'après Jung V. et al., *Journal of Ecology* 2010, 98, 1134-1140).

Chaque forme géométrique représente une espèce végétale caractérisée par sa stratégie écologique, c'est-à-dire une combinaison de traits fonctionnels. Les facteurs du milieu agissent comme des filtres successifs qui s'exercent sur la diversité des espèces prairiales potentiellement présentes dans une région. Ainsi sur une parcelle donnée, on ne peut rencontrer que les individus porteurs des traits adaptés à la combinaison des facteurs de l'environnement. Il en résulte une communauté prairiale spécifique qui contrôle en retour le biotope et le fonctionnement de l'écosystème. Cette communauté d'espèces dépend à la fois de la diversité du pool régional et des filtres environnementaux.

1.3 Structuration spatiale de l'écosystème

Le biotope d'un écosystème donné a été envisagé jusqu'à présent comme relativement homogène. Il présente cependant une certaine hétérogénéité temporelle et spatiale, qui influence la structuration des biocénoses.

a) Stratification verticale

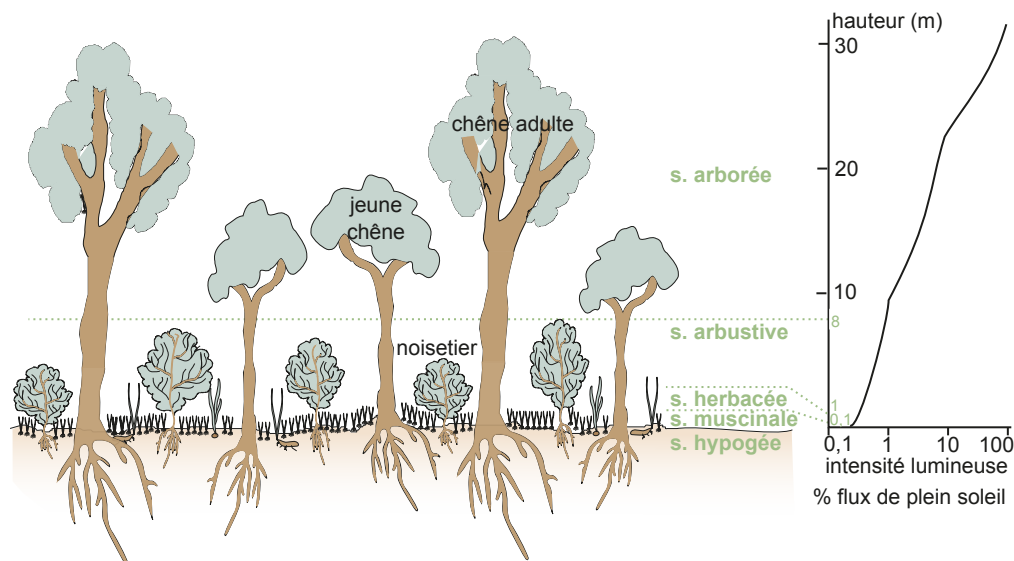


Figure 17.8 Représentation schématisée de la stratification verticale d'une forêt.

Au sein d'une **forêt**, les végétaux se répartissent de façon organisée et constituent des strates verticales, c'est-à-dire des couches d'épaisseur et de hauteur variables en fonction de leur taille.

Classiquement (figure 17.8), on considère 4 strates d'occupation verticale auxquelles s'ajoute la zone de sol superficielle (zone hypogée) qui abrite la litière et des organes souterrains (racines, organes de réserve et hivernants tels que rhizomes, tubercules, bulbes). Dans une **prairie**, qui est un milieu ouvert, seule les strates hypogée, muscinée (mousses) et herbacée sont présentes. Cette répartition verticale des végétaux conditionne en partie la distribution des animaux : beaucoup d'espèces ne fréquentent qu'une strate donnée, ce qui a pour conséquence de réduire les interactions entre espèces. En prairie pâturée, le carabe (insecte coléoptère) chasseur coureur est présent dans les zones basses et ouvertes, alors que les orthoptères brouteurs (criquets, sauterelles), se rencontrent dans les touffes hautes.

La répartition en strates verticales s'observe également dans les milieux aquatiques, en lien avec la pénétration de la lumière et la variation thermique.

b) Hétérogénéité horizontale

Dans un pâturage, lorsque la biomasse présente est supérieure à celle que les herbivores domestiques peuvent consommer ; il se forme des zones de refus. Dans ces zones, la végétation peut réaliser son cycle phénologique ; l'herbe y est plus haute et composée d'organes reproducteurs comme les tiges florales des espèces diverses ou les épis des poacées. Au contraire, dans les zones rases, les plus fortement exploitées, c'est la croissance végétative qui est favorisée (figure 17.9). Les espèces tolérantes au pâturage s'y développent et renouvellent rapidement la biomasse prélevée par les animaux. La forte pénétration de la lumière est également favorable à des espèces héliophiles comme le trèfle blanc (*Trifolium repens*), espèce traçante à stratégie d'évitement. Ainsi, le fourrage des zones rases, constitué de feuilles jeunes, digestes et riches en azote présente des valeurs nutritives élevées.

Voir chapitre 16,
figure 16.4

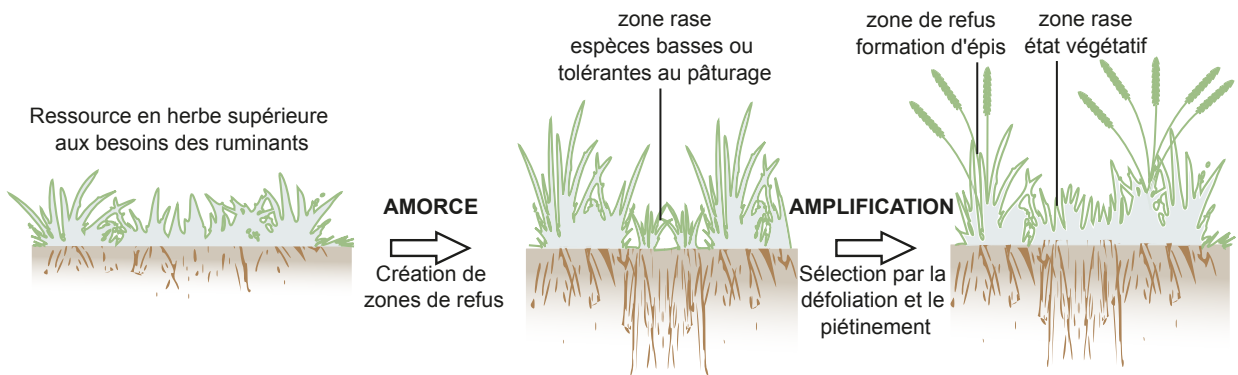


Figure 17.9 Hétérogénéité latérale d'un pâturage.

(D'après Innov'Herbe INRAE 2019).

L'hétérogénéité de distribution de la biocénose dans le biotope n'est pas seulement liée aux effets du biotope sur les organismes. Elle dépend largement des interactions au sein de la biocénose qui seront envisagées au § 2.

1.4 Une influence particulièrement marquée de certaines espèces

a) Influence des espèces ingénieuses

- Les effets des **herbivores** d'une pâture dépassent ceux du prélèvement de biomasse, puisque par leur sélectivité ils créent une hétérogénéité latérale du biotope. Ils modifient leur écosystème de bien d'autres façons :
 - leur piétinement favorise l'enfouissement des graines qui sont ainsi retenues sur la parcelle.

ZOOM 4

Place des ruminants
dans l'entretien de
la prairie

- les fèces servent d'aliments à des organismes coprophages (c'est-à-dire mangeurs d'excréments) comme les bousiers, mais parfois aussi de lieu d'accouplement et de ponte (pour les mouches). Tous ces organismes attirent à leur tour des prédateurs (oiseaux, blaireaux, hérissons...)
- De même, les **vers de terre** exercent sur le sol une influence essentielle, qui favorise le développement des végétaux (voir dans la partie « Réviser » le sujet sur documents 1) :
 - par leurs galeries, ils aèrent et structurent le sol ; ils l'enrichissent en ions minéraux et stabilisent son pH lors du passage dans leur tube digestif ;
 - ils enfouissent la matière organique morte déposée en surface ;
 - ils influencent la composition du microbiote du sol : leurs déjections contiennent moins de bactéries pathogènes que la terre ingérée.

Ainsi certaines espèces exercent sur le milieu davantage d'influence que d'autres. Les organismes qui, par leur présence et leur activité, modifient significativement l'habitat et les ressources disponibles pour les autres espèces sont qualifiées d'**espèces ingénieuses**.

b) Influence de l'homme par sa gestion des prairies

L'homme exploite les prairies pour en tirer une ressource destinée à l'alimentation des animaux d'élevage. De la biomasse en est extraite de manière régulière, par les herbivores qui pâturent ou par la fauche : cette exportation de matière hors de la prairie en fait un **système ouvert**, à la différence des écosystèmes qui dans leur définition même sont des **systèmes fermés**, c'est-à-dire se suffisant à eux-mêmes. En ce sens, la prairie constitue un **agroécosystème**. Les conséquences de l'intervention humaine sur les flux de matière seront vues au § 3.

La gestion de l'éleveur influence aussi la composition floristique des prairies, par l'intermédiaire de deux facteurs :

- le **niveau de perturbation** (*i.e.* facteurs entraînant la destruction de biomasse) dépend de la charge en animaux ou de la fréquence de fauche ;
- la **disponibilité du sol en nutriments** dépend des apports de fertilisants.

ZOOM 9

Facteurs abiotiques
et production primaire

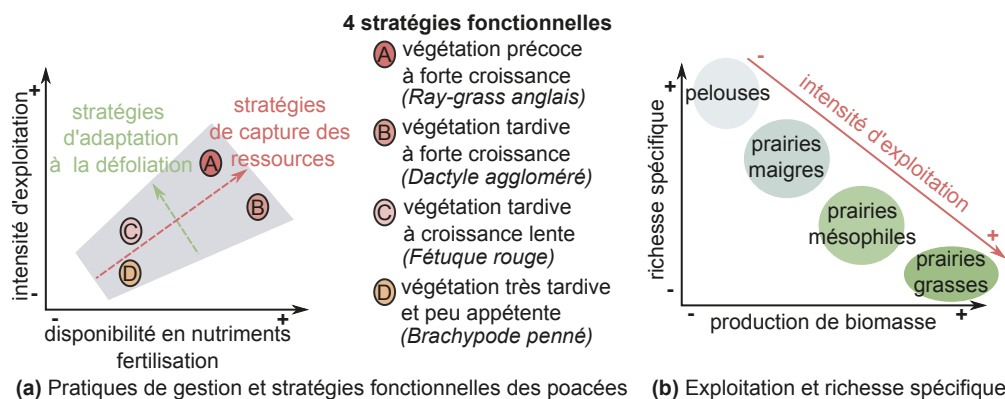


Figure 17.10 Influence de la gestion des prairies sur leur composition floristique.

(D'après Cruz P. et al., *Fourrages* 2010, 401, 11-17).

Les stratégies fonctionnelles ont été définies sur la figure 17.2.

Le mode de gestion en modifiant certains facteurs du milieu favorise la **dominance d'une des grandes stratégies fonctionnelles** de poacées (figure 17.10a). L'augmentation de la charge en animaux (en nombre/ha) de la prairie, favorise les poacées présentant des stratégies **d'adaptation à la défoliation** (bourgeons proches du sol et brève durée de vie des feuilles) ; l'augmentation de la disponibilité en nutriments favorise les espèces de forte productivité, à **stratégie**

de capture des ressources (feuilles fines qui captent efficacement la lumière, teneur en azote élevée, brève durée de vie de leurs organes). Une gestion intensive en sélectionnant les espèces les plus précoces et productives conduit à réduire la richesse spécifique. À l'inverse, une pelouse sur un sol pauvre présente un grand nombre d'espèces qui produisent peu de biomasse, et ne peuvent alimenter qu'un petit nombre d'animaux (figure 17.10b).

Ainsi l'action de l'homme **intensifie les effets des filtres liés au biotope** sur la composition floristique de la prairie. Celle-ci détermine en retour les usages qui peuvent être faits de la prairie.

- Les espèces végétales à croissance lente peuvent être exploitées plus tardivement dans la saison et constituent des réserves de fourrage sur pied (souplesse d'exploitation).
- Les communautés diversifiées favorisent l'équilibre nutritif des herbivores en associant des espèces riches en énergie (poacées précoces et à croissance rapide), des espèces riches en fibres qui favorisent le transit digestif, des fabacées à forte teneur en azote, ou d'autres dicotylédones riches en composés secondaires d'intérêt (tanins, polyphénols).

Une plus grande diversité floristique peut aussi être favorable à l'accueil d'espèces animales, comme les insectes pollinisateurs, ou d'autres herbivores, dont la présence soutient le réseau trophique.

2

Diversité des relations interspécifiques et ses conséquences

Voir chapitre 1, § 4
et chapitre 2, § 4

Voir chapitre 16,
§ 3.1a

ZOOM 5

Les relations
interspécifiques
d'un arbre

Voir ouvrage de
2^e année

Au sein d'une biocénose, les êtres vivants interagissent les uns avec les autres. Entre individus d'une même population, il s'agit de **relations intraspécifiques** (interactions liées à la reproduction, relation de facilitation, compétition intraspécifique). Les individus d'espèces différentes entretiennent diverses **relations interspécifiques**. Souvent, ces interactions modifient l'accès d'une population aux ressources nutritives (relation trophique). Elles régulent ainsi le fonctionnement des populations et ajustent leurs dynamiques.

2.1 Diversité des conséquences sur la valeur sélective des organismes

Une typologie des relations interspécifiques sera présentée à partir d'exemples issus de l'écosystème prairial. Elle est évidemment généralisable à d'autres écosystèmes comme une forêt. Dans le cas où les conséquences des interactions sont neutres pour les deux espèces, on parle de **neutralisme**. Dans d'autres cas, l'existence d'une relation entre un individu d'une espèce A et un individu d'une espèce B influence (positivement ou négativement) la **valeur sélective** (ou *fitness*) des partenaires, qui se mesure au nombre de leurs descendants respectifs. La figure 17.11 récapitule les conséquences des principales formes de relation interspécifique.

		conséquence pour l'espèce A		
		positive	neutre	négative
conséquence pour l'espèce B	positive	mutualisme	commensalisme ¹	prédation parasitisme
	neutre	commensalisme ¹	neutralisme	amensalisme ²
	négative	prédation parasitisme	amensalisme ²	compétition

Figure 17.11 Conséquences des relations entre deux espèces différentes.

¹ Un exemple de commensalisme : le moineau, qui se nourrit des restes alimentaires de l'homme, sans avoir d'influence sur lui, est un commensal de l'homme.

² Un exemple d'amensalisme : le piétinement exercé par de fréquents passages sur la pelouse d'un parc urbain détruit la végétation (conséquences négatives) sans procurer d'avantage sélectif aux piétons (conséquences neutres).

a) Relations +/+ : mutualisme

Le mutualisme est une interaction entre deux espèces, avec des **bénéfices réciproques**. Selon la durée de l'interaction, on distingue deux modalités de mutualisme.

• Relations mutualistes durables : symbioses

Le **tableau 17.1** récapitule des associations entre des êtres vivants de la prairie qui ont été déjà vues dans d'autres chapitres. Les organismes sont alors liés de façon **intime et durable** : ce sont des **symbioses**. Ces associations sont plus ou moins **spécifiques** : par exemple une espèce bactérienne de *Rhizobium* ne peut généralement infecter qu'un nombre restreint d'hôtes et les plantes ne peuvent entrer en symbiose qu'avec un nombre limité d'espèces de *Rhizobium*.

! Attention !

Le terme « symbiose » peut avoir un sens plus large, d'association intime et durable entre deux organismes d'espèces différentes, que les bénéfices soient réciproques ou non.

Tableau 17.1 Symbioses entre êtres vivants de l'écosystème prairie.

Bénéfices pour A	Bénéfices pour B	Particularités de la relation	Voir
Bovin <i>Digestion de la cellulose ; apport en azote</i>	Microbiote du rumen (bactéries, mycètes et ciliés) <i>Protection, apport de nutriments organiques</i>	La vache contamine son veau en le léchant	chapitre 1, Zoom 2
Racines des herbacées <i>Collecte de l'eau et des ions minéraux du sol</i> <i>Protection contre des pathogènes</i>	Champignons mycorrhiziens (<i>Glomus</i>) <i>Apport de nutriments organiques</i>	Colonisation des racines en développement	chapitre 4, Zoom 1
Fabacées Nutrition minérale azotée (NH_4^+)	<i>Rhizobium</i> <i>Protection, apport de nutriments organiques</i>	Colonisation des racines en développement Association relativement spécifique	chapitre 4, Zoom 5 ; TP6, § 3
Archées méthanogènes Approvisionnement en H_2 et CO_2 , substrats de la réaction méthanogène	Microorganismes fermentaires (ciliés, eubactéries) Levée de l'inhibition des fermentations par H_2 (produit de la réaction)	Nutrition d'une espèce grâce aux déchets du métabolisme d'une autre espèce : syntrophie .	chapitre 1, Zoom 2

L'association est obligatoire pour une espèce (en rouge) si aucun individu de l'espèce ne peut vivre sans cette association, facultative dans le cas contraire.

• Coopération transitoire

Lorsque l'association à bénéfice réciproque n'est établie que pendant une fraction du cycle de vie des partenaires, on parle de **coopération transitoire**, comme c'est le cas entre des angiospermes entomophiles, comme la sauge, et les insectes pollinisateurs qui contribuent à la fécondation croisée. En échange, les insectes pollinisateurs trouvent sur la plante une source de nourriture (pollen, nectar) et parfois même un lieu de ponte. La relation entre les animaux frugivores et les plantes dont ils disséminent les semences constitue un autre exemple de coopération transitoire.

• Différents échanges de services

Dans une relation mutualiste, les effets positifs d'une espèce sur une autre se réalisent à travers une augmentation de la disponibilité des ressources nutritives et de différentes autres manières :

Voir TP10, § 3.2

Voir ouvrage de 2^e année



- protection contre un facteur écologique contraignant de l'environnement (protection thermique pour les endosymbiontes d'animaux endothermes, contre O₂ de l'air pour les endosymbiontes anérobies, contre les pathogènes des plantes par les champignons mycorrhiziens) ;
- transport des structures reproductrices des végétaux (pollen, graines dans les toisons ou les bouses).

b) Relation trophique +/- : prédation (au sens large, s.l.)

On nomme **prédation**, au sens large, toute relation entre un organisme mangeur, le **prédateur**, et celui qui est mangé, sa **proie**. Ainsi, tous les hétérotrophes (*i.e.* consommateurs) autres que les décomposeurs (qui prélèvent de la matière organique morte) sont des prédateurs, qu'ils soient herbivores ou phytophages (ils se nourrissent de végétaux), carnivores ou zoophages (ils se nourrissent d'animaux) ou parasites (voir § 2.1c). Dans un sens plus restreint (sens strict, s.s.), le terme de prédation ne s'applique qu'à la relation entre un carnivore et sa proie. La relation entre un organisme animal herbivore et les végétaux qu'il consomme, est désignée par le terme de **phytophagie**. Les relations entre proie et prédateur déterminent le fonctionnement et l'organisation des réseaux alimentaires (voir § 2.4).

c) Relation durable +/- : parasitisme

La vache peut héberger divers organismes, sur sa peau (comme les tiques), ou dans son organisme (comme la douve du foie, ou des vers gastro-intestinaux appelés strongles). La luzerne ou le trèfle peuvent être infectés par des champignons (au sens écologique du terme, organismes hétérotrophes filamenteux) pathogènes. *Peronospora*, qui est l'agent de formes de mildiou, se développe ainsi dans les feuilles. Il s'agit là encore de relations trophiques ; cependant, contrairement au prédateur, le **parasite** interagit durablement avec l'organisme dont il tire sa nourriture, son **hôte**, sans le tuer, du moins pas immédiatement. Le **parasitisme** est une **relation durable**, dans laquelle le parasite tire un bénéfice (en se nourrissant, en s'abritant ou en se reproduisant) aux dépens de son hôte. Comme dans certaines endosymbioses, l'hôte parasité exprime un phénotype nouveau qui résulte de l'expression conjointe de son génome propre et de celui de l'organisme qu'il héberge.

! Attention !

Le parasitisme peut être vu comme une forme de symbiose, selon le sens large déjà signalé ci-dessus.

d) Relation -/- : compétition interspécifique

La **compétition** est une interaction entre deux espèces partageant des ressources limitées qui est négative pour au moins l'un des deux protagonistes. Quand la diminution de valeur sélective est plus importante pour l'une des deux espèces, la compétition est **asymétrique**. Lorsque l'une des espèces est totalement absente en situation de compétition, on parle de **d'exclusion compétitive**. On distingue deux modalités de compétition.

• Compétition par exploitation d'une ressource

Dans ce cas, la relation se fait, comme pour la compétition intraspécifique, par l'intermédiaire de la quantité de ressources encore disponible pour les individus d'une espèce A après consommation par les individus d'une autre espèce B.

Les espèces prairiales sont en compétition pour **la lumière ou pour l'azote**. Ainsi entre deux fauches, la végétation va s'accumuler progressivement et entraîner une fermeture du couvert à l'origine d'une compétition pour la lumière de plus en plus importante. Les espèces à croissance rapide (type fonctionnel A) auront un avantage compétitif et limiteront le développement des espèces à croissance plus lente (type fonctionnel C) ; la richesse spécifique diminue par rapport

ZOOM 6

Prédateurs et proies

ZOOM 7

Parasites et hôtes

Voir chapitre 16,
§ 3.1a

Voir chapitre 16,
§ 3.3

à celle de prairies pâturées. Ainsi, le mode de gestion de la prairie, qui influence la disponibilité des ressources (lumière, azote) pour les différentes espèces, détermine l'importance de la compétition interspécifique, tout comme celle de la compétition intraspécifique.

• Compétition par interférence

Certains microorganismes du sol (champignons, actinobactéries) sécrètent des substances **antibiotiques**, toxiques pour d'autres microorganismes susceptibles d'utiliser les mêmes ressources. Cette compétition, par interférence, est **asymétrique**.

L'émission dans le milieu de substances toxiques pour les autres espèces existe également chez les plantes ; elle est alors nommée **allélopathie**. En prairie, une espèce comme la piloselle (petite composée jaune avec des feuilles en rosette) émet par ses racines des toxines qui inhibent la croissance racinaire des autres espèces. L'allélopathie, associée à une importante multiplication végétative, lui permet de se développer rapidement en couvrant le sol et d'aboutir à un peuplement monospécifique.

e) Des relations parfois difficiles à caractériser

Sur la figure 17.12, seuls trois critères ont été retenus pour identifier une relation interspécifique : augmentation, diminution ou absence de modification de la valeur sélective de l'espèce. Il existe évidemment des intermédiaires ce qui rend parfois difficile leur caractérisation. Par exemple, une relation réputée mutualiste peut tendre vers le parasitisme, si l'un des partenaires en tire davantage profit que l'autre dans un contexte particulier (voir dans la partie « S'entraîner » le QCM sur documents).

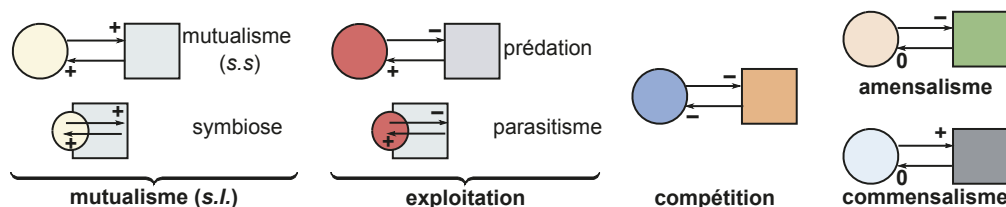


Figure 17.12 Les grands types de relations interspécifiques.

Effets sur la valeur sélective de l'espèce : + : augmentation ; - : diminution ; 0 : sans effet.

Les relations interspécifiques font partie, avec les facteurs du biotope, des facteurs extrinsèques aux populations qui influencent leur dynamique.

2.2 Les relations interspécifiques et la dynamique des populations

a) Influence sur les effectifs : fluctuations de population

Lorsque les relations sont dissymétriques (positives pour une population, négatives pour une autre), les influences réciproques peuvent conduire à des **fluctuations de population**, comme le prédit le modèle de Lotka et Volterra. Des raisonnements analogues permettent de modéliser l'influence du parasitisme ou de la compétition sur la dynamique des populations.

Dans un système trophique simplifié à trois niveaux comme celui de la figure 17.13, il y a deux modalités de contrôle des effectifs des populations :

- dans le cas d'un **contrôle ascendant, dit bottom-up**, la production végétale contrôle les effectifs des phytophages, qui contrôlent à leur tour ceux de leurs prédateurs ;
- dans le cas d'un **contrôle descendant, dit top-down**, c'est la prédation qui détermine la dynamique des phytophages dont dépend à son tour l'accumulation de biomasse végétale.

Ainsi par rétrocontrôle positif (qui tend à accentuer la variation initiale) ou négatif (qui tend à la freiner), un équilibre dynamique (ou métastable car perçu comme ne bougeant pas du fait

Voir chapitre 16,
Zoom 3

de la compensation de deux forces opposées qui s'équilibrent) s'installe peu à peu et régule le fonctionnement de l'écosystème. Une intervention extérieure modifiant l'équilibre préétabli peut alors générer des perturbations profondes. Ainsi, l'utilisation de produits chimiques visant à éradiquer des insectes jugés « nuisibles » pour les cultures, va aussi affecter leurs prédateurs ; ceux-ci disparaissant, ils n'assureront plus le contrôle *top-down* qui maintenait la population de phytophages à un niveau acceptable. L'écologie, en permettant d'identifier les mécanismes et processus régulant les interactions entre espèces contribue actuellement à proposer des solutions de gestion plus soutenables comme **l'agroécologie**.

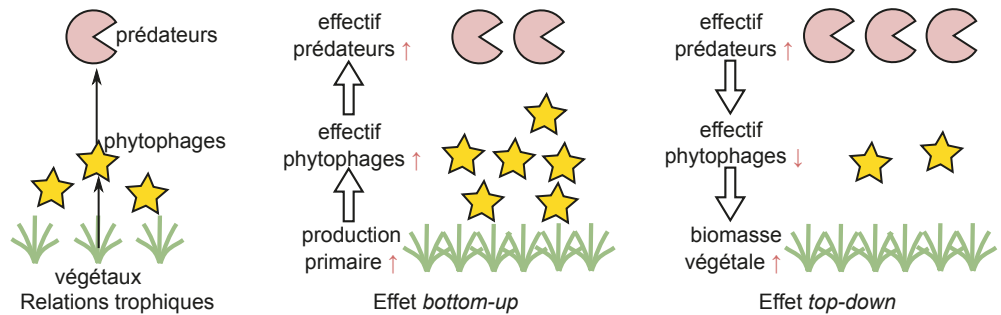


Figure 17.13 Contrôle des effectifs ascendants (*bottom-up*) ou descendants (*top-down*).

La variation à l'origine du contrôle peut être une augmentation (comme sur la figure) ou une diminution.

Les interactions hôtes-parasites ont des effets de dynamique des populations similaires à ceux des interactions prédateur – proie. Ces deux types de relations interspécifiques peuvent ainsi être utilisés dans le cadre de la **lutte biologique**.

Les interactions mutualistes ont quant à elles un effet positif sur la dynamique des populations.

b) Influence sur le polymorphisme génétique : pressions de sélection

Puisque les relations interspécifiques influencent la valeur sélective des individus qui interagissent, elles contribuent à exercer des **pressions de sélection**. Par exemple, la prédation en s'exerçant de façon préférentielle sur les phénotypes les plus visibles dans un milieu donné contribue à la sélection naturelle. De nombreuses relations dont la spécificité est élevée ont conduit à des **coévolutions** (par exemple d'une plante à fleur et de son insecte pollinisateur). L'importance des relations interspécifiques vient aussi de ce qu'elles contribuent à structurer l'écosystème.

2.3 Les relations interspécifiques et la niche écologique

La niche écologique désigne la place qu'occupent les individus d'une espèce dans l'écosystème ; elle prend en compte leur habitat, ainsi que les relations qu'ils ont avec le reste de l'écosystème (ce qu'ils y font). Elle définit ainsi les fonctions d'une espèce dans une communauté.

a) Niche écologique potentielle

Chaque population de la biocénose présente un intervalle de tolérance vis-à-vis des facteurs abiotiques (température, hygrométrie, lumière...). Cette approche peut être étendue à des facteurs biotiques de l'environnement, comme les préférences alimentaires ou le choix d'un habitat. La combinaison des intervalles de tolérance des facteurs abiotiques et biotiques définit la **niche écologique potentielle** (ou niche écologique fondamentale) de l'espèce. La figure 17.14 illustre cette notion pour quatre espèces d'oiseaux granivores. L'espèce D a des exigences moins strictes que les espèces A à C : D est une espèce stratège r (espèce généraliste, avec de larges intervalles de tolérance, mais une faible efficacité à les exploiter) ; A à C sont des stratèges K (intervalles

DÉCOUVERTE 1

La lutte biologique

Voir ouvrage de
2^e année

de tolérance étroites, mais grande efficacité d'exploitation de leur domaine spécifique). La niche écologique des stratégies r est donc plus large que celle des stratégies K.

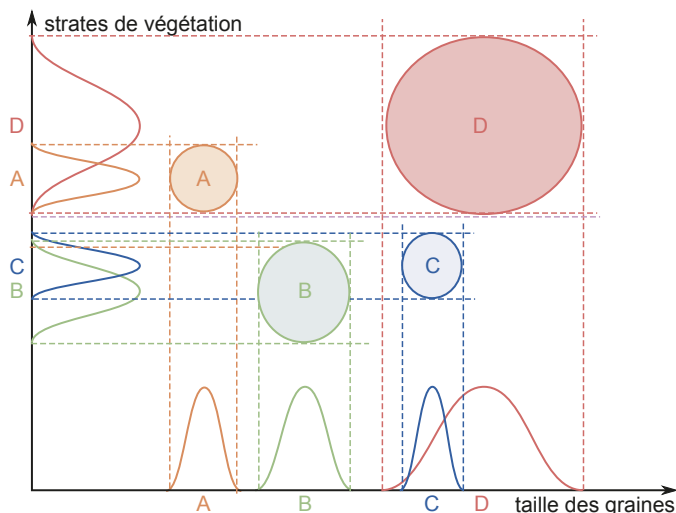


Figure 17.14 Intervalles de tolérance et délimitation de la niche écologique potentielle.

Pour simplifier la représentation, on suppose que deux facteurs suffisent à définir la niche écologique potentielle : l'habitat (strate de végétation occupée) et les préférences alimentaires (taille des graines consommées).

En résumé, la niche écologique potentielle réunit tous les composants et toutes les conditions environnementales nécessaires à l'existence d'une population dans l'écosystème.

b) Niche écologique réalisée

Plusieurs populations peuvent partager des conditions identiques de leur niche potentielle, ce qui signifie qu'elles sont susceptibles d'interagir entre elles. Cela est vrai pour les stratégies K, et à plus forte raison pour les stratégies r. Or, la définition de la niche écologique potentielle ne tient pas compte des interactions étudiées au § 2.1 (dont la compétition pour les ressources).

Les relations interspécifiques négatives (compétition, prédation, parasitisme) restreignent la niche écologique potentielle en une **niche écologique réalisée**. Par exemple, la compétition pour l'habitat entre les espèces A et D (figure 17.14) pourrait conduire l'espèce D à n'occuper que les strates les plus hautes de la végétation. Au contraire, une population entretenant des relations interspécifiques facilitatrices présente une niche réalisée plus large que sa niche potentielle. Ainsi la niche écologique réalisée est la niche effectivement occupée par l'espèce, compte tenu de ses relations interspécifiques. La niche réalisée traduit non seulement les conditions environnementales nécessaires à l'existence d'une population mais aussi sa position dans la biocénose. G.F. Gause, après ses expériences sur les effets de la prédation sur les populations de paramécies (en 1934) formule le **principe d'exclusion réciproque** : deux populations ne peuvent occuper la même niche écologique. De nombreuses expériences et observations de terrain attestent de la validité de ce principe. Cependant la biodiversité des écosystèmes ne peut être expliquée par la seule compétition interspécifique. Les interrelations entre biotope et biocénose et au sein de la biocénose sont beaucoup plus complexes. D'autres modèles tentent de les approcher, comme l'effet Janzen-Connell.

c) Relations interspécifiques et biodiversité des communautés

Un modèle de filtres successifs (figure 17.15) peut être utilisé :

- pour expliquer la biodiversité rencontrée à un moment donné sur un biotope donné ;

Voir chapitre 16,
§ 3.2b

ZOOM 8

L'effet Janzen-Connell

- pour caractériser la structure fonctionnelle des communautés (notamment végétales), c'est-à-dire la nature des traits fonctionnels rencontrés, et leur gamme de variabilité.

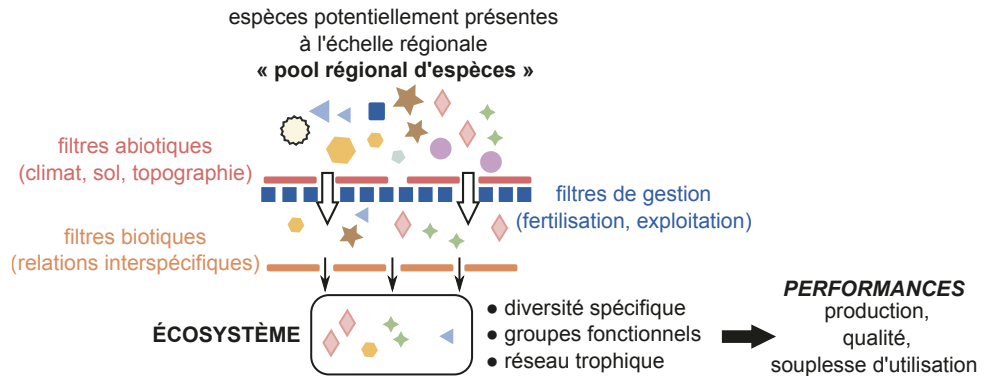


Figure 17.15 Théorie des filtres.

(D'après Jung V. et al., 2010).

Sur la diversité des espèces qui existent potentiellement à l'échelle d'une grande région géographique, s'exercent des filtres abiotiques (facteurs du biotope) et biotiques (relations interspécifiques) qui déterminent des combinaisons d'espèces porteuses des traits de réponse adaptés à la combinaison des filtres. Pour un agroécosystème comme la prairie, la façon dont elle est gérée par l'éleveur est un des éléments de ces filtres environnementaux.

En retour, les communautés qui résultent de ces filtres déterminent, par leurs traits caractéristiques, le fonctionnement et les performances de l'écosystème (quantité et qualité du fourrage produit, souplesse de son utilisation par l'éleveur). D'autres fonctions des écosystèmes seront vues au § 4.2.

2.4 Les relations interspécifiques et les réseaux trophiques

Les relations liées à l'alimentation (relations trophiques) ont un rôle fondamental parce qu'elles entraînent un flux de matière à travers l'écosystème. La complexité de ces relations est donc un indicateur fonctionnel important.

a) Niveaux trophiques

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 ») (figure 17.16).

Au départ des différentes chaînes trophiques, se trouvent les organismes autotrophes pour le carbone, qui peuvent tirer leur énergie du milieu physique et constituer leur matière organique à partir du CO_2 (carbone minéral oxydé). Dans la prairie, ces **producteurs primaires** (puisque'ils sont les premiers à synthétiser les molécules organiques) sont les végétaux chlorophylliens. C'est le premier **niveau trophique** de l'écosystème.

Les niveaux trophiques supérieurs sont constitués par les hétérotrophes qui tirent leur énergie et leur matière des molécules organiques d'autres êtres vivants. Ces hétérotrophes sont des **consommateurs** de rang variable. Les prédateurs phytophages sont des **consommateurs primaires** (C1) puisqu'ils se nourrissent des producteurs primaires. Les prédateurs zoophages sont des **consommateurs secondaires** de premier ordre (C2) s'ils mangent les herbivores (mésange, homme...) ou des consommateurs secondaires de second ordre (C3 et plus)

quand ils mangent également d'autres carnivores (buse, martre...). Au sommet se trouvent les super-prédateurs. Les parasites sont des consommateurs de rang variable en fonction du niveau trophique de leurs hôtes.

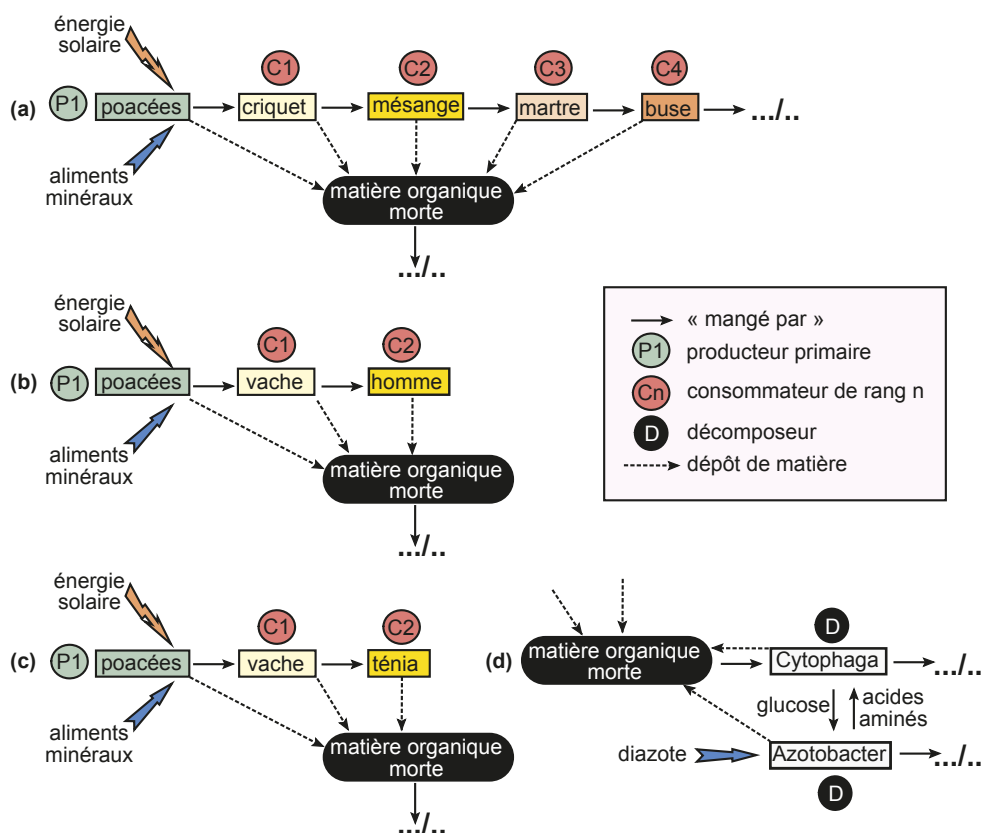


Figure 17.16 Quelques chaînes trophiques au sein d'une prairie pâturée.

D'autres hétérotrophes consomment de la matière organique morte présente dans la litière (débris végétaux, cadavres et déjections animales). Ce sont des décomposeurs, également qualifiés de **saprophages**. Ils contribuent à une dégradation progressive de la matière organique et à son recyclage, puisque les résidus de leur métabolisme sont des composés minéraux, qui sont à leur tour des ressources pour les autotrophes. Les décomposeurs de premier ordre (lombrics, larves d'insectes, bousiers...) réalisent une transformation mécanique de la matière (fragmentation) ; les décomposeurs de second ordre (champignons et bactéries) assurent des transformations chimiques.

Les flux de matière et d'énergie associés aux relations trophiques seront détaillés au § 3.

! Attention !

La consommation correspond à l'utilisation de matière organique par un être vivant. Le terme de consommateur peut donc désigner, comme ci-dessus, les niveaux trophiques occupés par les hétérotrophes. Mais il peut aussi désigner tous les acteurs de la biocénose (y compris les producteurs primaires) qui consomment et transforment des molécules organiques pour se procurer matière et énergie.

ZOOM 10

La minéralisation de la matière organique du sol

b) Réseaux trophiques

À l'échelle de l'écosystème, un même organisme peut être consommé par plusieurs autres qui, eux-mêmes ont des sources de nourriture diverses. L'ensemble des chaînes trophiques de la biocénose constitue un **réseau trophique**.

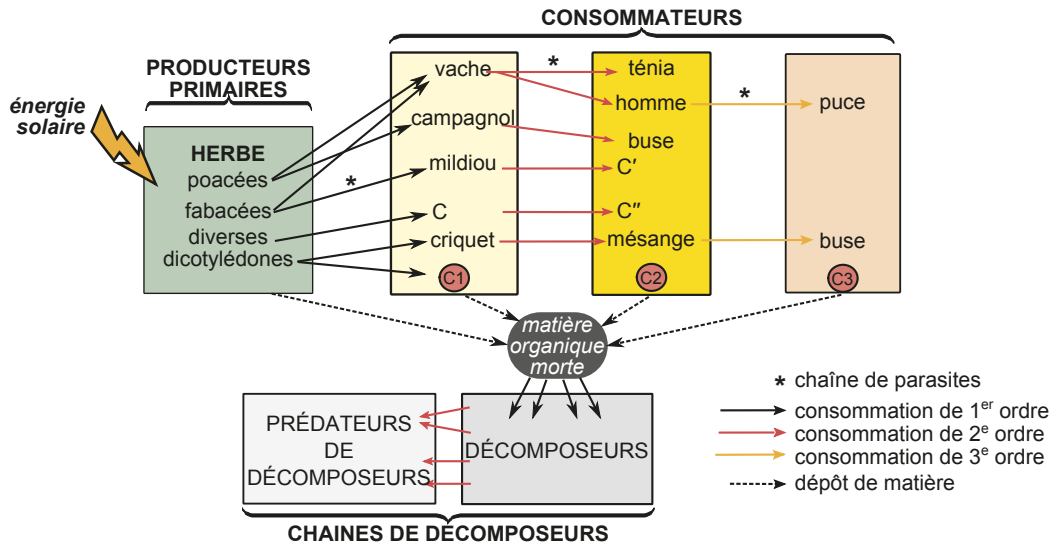


Figure 17.17 Représentation très simplifiée du réseau trophique d'une prairie.

Comme les relations de prédation ne sont pas très spécifiques, le réseau (figure 17.17) comprend des **nœuds** qui correspondent :

- soit à des organismes qui ont plusieurs sources de nourriture dans l'écosystème et peuvent occuper des niveaux trophiques différents ; ce sont des **polyphages** ;
- soit à des organismes qui sont les proies de consommateurs différents.

Les liens du réseau représentent les relations trophiques (phytophagie, prédation, parasitisme ou saprophagie).

Enfin, les décomposeurs microbiens (champignons et bactéries) se nourrissent à divers étages alimentaires également, grâce à la diversité de leur métabolisme. La prise en compte de ces microorganismes complexifie donc beaucoup les réseaux trophiques.

La structure d'un réseau trophique est caractérisée par le nombre de nœuds (*i.e.* d'espèces), le nombre de relations trophiques, la densité et l'organisation des liens trophiques. On définit la **connectance** d'un réseau par le rapport du nombre de ses relations trophiques sur le nombre maximal de relations possibles. La **complexité** du réseau, égale au produit du nombre d'espèces par la connectance, est un paramètre fonctionnel important de l'écosystème, qui influence notamment sa résilience (voir § 4).

2.5 Les espèces clés de voûte

La notion d'**espèce clé de voûte** a été introduite en 1969 par R.T. Paine, pour décrire la fonction d'une étoile de mer, un prédateur de nombreux animaux du littoral, dont l'élimination avait entraîné la perte de la richesse spécifique locale. Une **espèce clé de voûte** est indispensable à l'existence d'un écosystème et sa disparition en compromettrait fondamentalement la structure et le fonctionnement. Elle est caractérisée par la qualité, le nombre et l'importance des liens qu'elle entretient avec son habitat et les autres espèces. Il est fréquent que les espèces clés de voûte modifient aussi physiquement leur écosystème mais toutes les espèces ingénieuses ne sont pas des clés de voûte (par exemple le castor est une espèce ingénieuse mais pas une espèce clé de voûte).

ZOOM 4

Place des ruminants
dans l'entretien
de la prairie

Les espèces clés de voûte classiquement décrites sont des superprédateurs. Néanmoins certains aspects des effets des herbivores (sauvages ou domestiques) sur la prairie conduisent à les considérer comme des clés de voûte.

L'identification et la préservation des espèces clés de voûte sont un aspect fondamental de la conservation des milieux.

3**Fonctionnement des écosystèmes**

Le fonctionnement d'un écosystème est marqué des flux de matière et d'énergie dans lesquels interviennent producteurs primaires, consommateurs et décomposeurs, exploitant des sources de matières différentes.

3.1 Flux de matière à travers le réseau trophique**a) Les producteurs primaires : des autotrophes pour le carbone**

Dans la prairie, comme dans la majorité des écosystèmes, les **producteurs** primaires sont essentiellement les organismes chlorophylliens, qui utilisent l'énergie lumineuse pour réduire le carbone minéral du CO_2 de l'air en carbone organique (photosynthèse). Ce sont des **photolithoautotrophes**.

Certaines bactéries du sol comme *Nitrobacter* sont également autotrophes au carbone, en fixant le CO_2 et en le réduisant lors d'un cycle de Calvin qui se déroule dans leur cytosol, grâce à l'ATP et au pouvoir réducteur issu de l'oxydation exergonique de composés azotés réduits tels que NO_2^- (chimiosynthèse). Ces bactéries sont **chimiolithoautotrophes**.

La production des chimiolithotrophes de la prairie est négligeable devant celle des photolithotrophes ; mais dans certains écosystèmes sans lumière (aphotiques), comme les champs hydrothermaux océaniques, des bactéries chimiosynthétiques oxydant H_2S sont les seules sources de matière organique alimentant les réseaux trophiques.

La biomasse produite par les producteurs primaires (**production** primaire) dépend des facteurs abiotiques et relations interspécifiques (phytophagie, parasitisme ou mutualisme).

b) Les consommateurs : des hétérotrophes qui transforment la biomasse

Les hétérotrophes au carbone et à l'azote (prédateurs *s.l.* et parasites) qui se nourrissent de la matière organique vivante sont des **consommateurs**. Selon leur position dans la chaîne ils sont qualifiés de consommateurs primaires ou secondaires. Les consommateurs sont aussi des producteurs, puisqu'ils transforment la matière organique ingérée en de nouvelles biomolécules (de réserve ou de structure) qui constituent leur biomasse. Un consommateur de rang i est un producteur de rang $i+1$.

c) Les décomposeurs : des hétérotrophes qui dégradent la nécromasse

La **nécromasse** (matière organique morte) est constituée des débris et molécules abandonnés par les organismes, pendant leur vie ou après leur mort : cadavres et déjections des animaux ; fragments de branches, feuilles, racines mortes ; sécrétions (= exsudats) des racines qui peuvent représenter jusqu'à 30 % des photosynthétats. Elle comprend aussi des produits transitoires issus de la transformation des débris précédents par les champignons et les bactéries et qui forment l'**humus** (matière organique du sol que l'on ne peut pas identifier par l'examen de sa forme).

Les **décomposeurs** sont représentés par les animaux du sol (pédofaune), par les bactéries et champignons du microbiote du sol. Ils sont tous hétérotrophes pour le carbone. Leur intervention séquentielle conduit à décomposer la matière organique, d'abord par des hydrolyses des polymères organiques en monomères organiques (digestions) puis par des oxydations (catabolisme énergétique) qui transforment les biomolécules en molécules minérales (minéralisation).

Voir chapitre 10, § 5

ZOOM 9

Facteurs abiotiques
et production primaire

Voir chapitre 11,
§ 1 et § 2

Voir chapitre 11,
§ 3 et § 4

ZOOM 10

La minéralisation de
la matière organique
du sol

Voir ouvrage de
2^e année

Voir chapitre 11,
Zoom 2

La minéralisation de l'humus est très lente (de l'ordre du millier d'années). Le sol peut ainsi constituer un lieu de stockage du carbone (puits de carbone).

d) Consommateurs et décomposeurs contribuent à la minéralisation

Toutes les voies du catabolisme énergétique produisent du CO_2 .

- Au cours du cycle de Krebs, les dérivés des diverses molécules organiques (dont l'acétylcoenzyme A) sont totalement oxydés en CO_2 . Les coenzymes réduites lors de ce cycle sont oxydées par la chaîne respiratoire aérobie de la membrane interne des mitochondries des cellules eucaryotes, ou de la membrane plasmique de nombreuses bactéries.
- Au cours des fermentations cytosoliques, du CO_2 peut aussi être produit.
- Par ailleurs, le catabolisme des acides aminés produit des ions NH_4^+ (ammonisation).

La figure 17.18 résume les flux de matière à travers les réseaux trophiques de l'écosystème prairial.

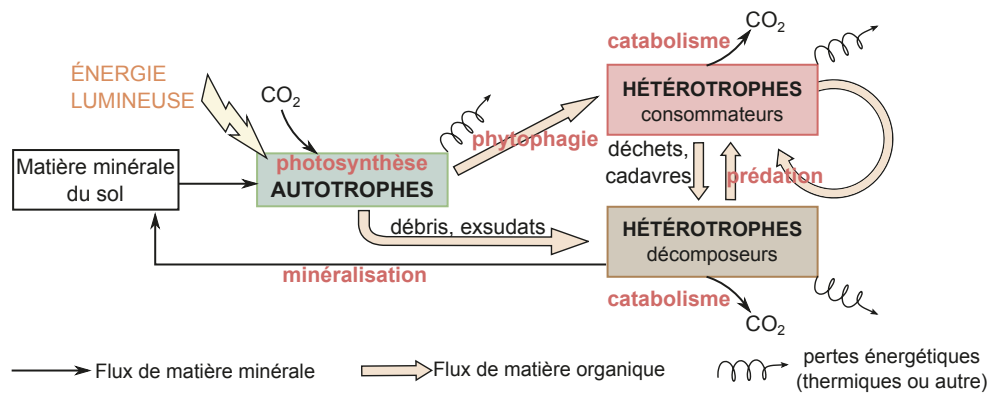


Figure 17.18 Flux de matière dans un écosystème.

3.2 Les paramètres caractérisant chaque niveau trophique

Les transferts de matière et d'énergie à travers le réseau trophique d'un écosystème peuvent être quantifiés en termes de **matière** (masse de matière fraîche ou sèche, masse de carbone) ou **d'énergie** en utilisant un équivalent énergétique de la matière : celui-ci peut être obtenu par la mesure calorimétrique de l'énergie libérée par combustion d'une masse donnée de matière. Par exemple, 1 g de matière sèche (MS) correspond à près de 20 kJ pour les végétaux terrestres.

Pour chaque niveau trophique, on cherche à quantifier les paramètres suivants :

- la **biomasse** est la masse de matière vivante à un moment donné dans un écosystème ou un niveau trophique donné, rapportée à une surface (unités : $\text{t} \cdot \text{ha}^{-1}$ ou $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$) ;
- la **production** est définie comme la vitesse d'augmentation de la biomasse : quantité de matière élaborée par une biomasse donnée par unité de temps et par unité de surface (unités : $\text{t} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$). Selon le niveau trophique, on distingue la production primaire, secondaire... ;
- la **productivité** est le rapport entre la production et la biomasse responsable de cette production (P/B) (unités : an^{-1}) ;
- le rapport inverse (B/P) est le temps de renouvellement ou **turn-over** ; il correspond au temps nécessaire pour renouveler la biomasse.

Les **pyramides écologiques** représentent l'importance quantitative relative de chaque niveau d'un réseau trophique (figure 17.19).

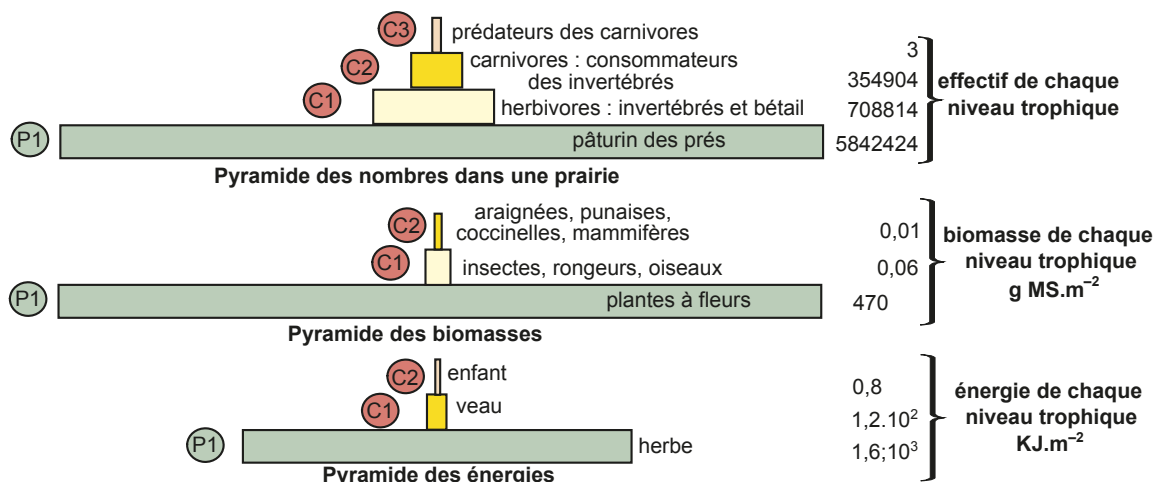


Figure 17.19 Exemples de pyramides écologiques (MS : matière sèche).

La pyramide des nombres rend compte du nombre d'individus présents à chaque niveau trophique ; ce nombre est en général décroissant en s'élevant dans la chaîne, avec des organismes de taille croissante. La forme de la pyramide des biomasses (représentation de la biomasse des différents niveaux trophiques) met en évidence la perte de matière accompagnant chaque transfert. La pyramide des énergies se déduit de celle des biomasses (énergie proportionnelle à la biomasse) ; le rapport entre deux niveaux traduit le rendement écologique (§ 3.3b).

3.3 Flux d'énergie dans l'écosystème prairie

Le flux de matière à travers un écosystème s'accompagne d'un flux d'énergie. L'énergie rentre dans les écosystèmes photiques sous forme de lumière, grâce aux végétaux chlorophylliens ; elle est alors convertie en énergie chimique (pouvoir réducteur et ATP) permettant de réduire les composés minéraux en molécules organiques. Chaque niveau de consommateurs convertit ensuite l'énergie chimique de ses aliments en énergie chimique de sa biomasse. Chaque niveau trophique est donc un système qui transforme la matière et l'énergie. Pour quantifier l'efficacité de ces transformations, on cherchera alors à calculer un **rendement**, rapport (sans unité) de la quantité d'énergie qui sort du système sur la quantité d'énergie qui y est rentrée

a) Conversion de l'énergie solaire par les photolithotrophes

La figure 17.20 montre que seulement 20 % de l'énergie du spectre visible parvient au sol et peut être utilisée par les feuilles. La conversion de l'énergie solaire en énergie de biomasse par les végétaux verts présente donc un très mauvais rendement.

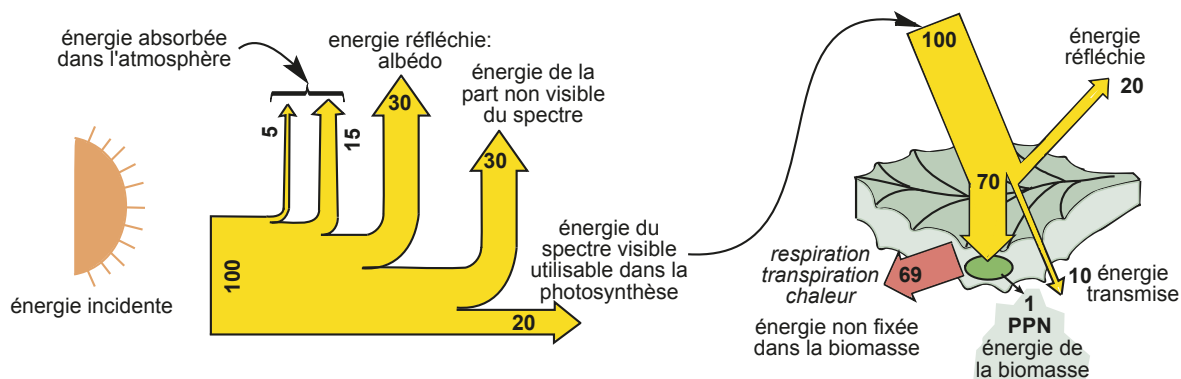


Figure 17.20 De l'énergie solaire à la biomasse des producteurs primaires.

À l'échelle mondiale, le **rendement de la photosynthèse** (production primaire nette de l'ensemble des écosystèmes rapportée à l'énergie solaire reçue au sol) est très faible, **de l'ordre de 1 %**.

Toute la biomasse produite par la photosynthèse des végétaux verts n'est pas mise à la disposition des phytophages. En effet, une fraction (R) est engagée dans le catabolisme (respiration, photorespiration, fermentations éventuelles). On distingue donc la production primaire brute (PPB, biomasse produite par photosynthèse) de la production primaire nette, PPN, qui prend en compte ces pertes : $PPN = PPB - R$. Une partie de PPN sert à l'alimentation du niveau suivant.

b) Transferts énergétiques entre niveaux trophiques

- **Le transfert de la production du niveau trophique i au niveau i+1 s'accompagne de pertes**

Toute la production du niveau i n'est pas consommée par le niveau i+1 (perte de la fraction non ingérée donc non utilisée, NU sur la figure 17.21) ; toute la matière ingérée par les consommateurs de rang i (*i.e.* le niveau trophique i+1, puisque le premier niveau est celui des autotrophes) n'est pas absorbée à travers le tube digestif (perte de la fraction non absorbée ou non assimilée, NA). Enfin, comme pour les producteurs primaires, une fraction de l'énergie assimilée par les consommateurs de rang i est perdue dans le métabolisme respiratoire et dans l'excrétion (R_i). La production du niveau trophique i+1 (PS_{i+1} , consommateurs de rang i) est reliée à la production du niveau inférieur par la relation : $PS_i = PS_{i-1} - NU_i - NA_i - R_i$.

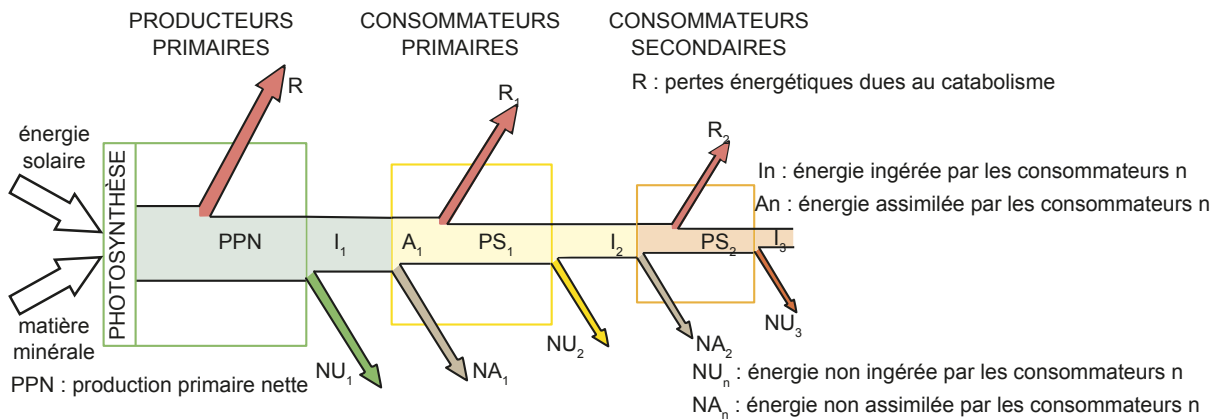


Figure 17.21 Transferts d'énergie dans un réseau trophique.

- Ces transferts sont quantifiés par des **rendements** ou **efficacités** qui peuvent concerner chacune des étapes du transfert de matière d'un niveau i au suivant (figure 17.22).

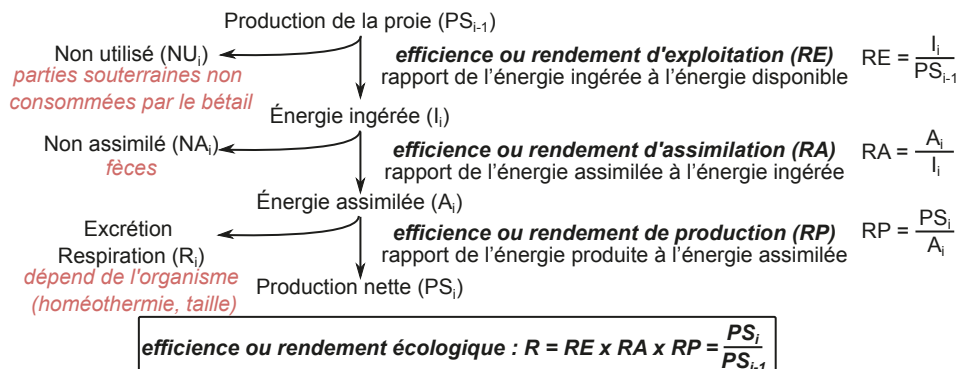


Figure 17.22 Rendements des transferts d'un niveau trophique au niveau supérieur.

La [figure 17.23](#) consigne les énergies mesurées dans une prairie pâturée à bovins de race normande. À partir de ces valeurs, il est possible de calculer les efficacités énergétiques associés à la production des bovins ([tableau 17.2](#)).

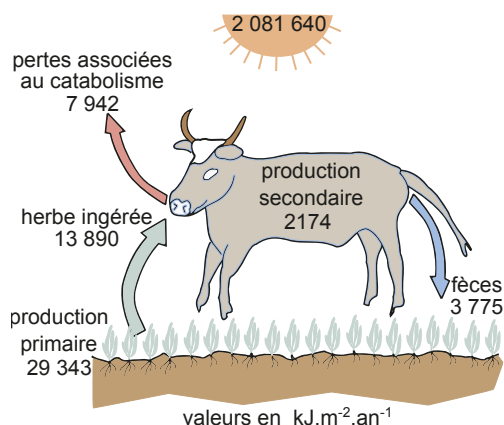


Figure 17.23 Bilan énergétique dans une prairie normande.
(D'après Ricou 1978).

Tableau 17.2 Efficacités écologiques calculées d'après les valeurs de la figure 17.23.

efficacité d'exploitation	efficacité d'assimilation	efficacité de production nette	efficacité écologique
$\frac{13\,890}{29\,343} \approx 50\%$	$\frac{13\,890 - 3\,775}{13\,890} \approx 70\%$	$\frac{2\,174}{13\,890 - 3\,775} \approx 20\%$	$\frac{2\,174}{29\,343} \approx 7\%$

L'efficacité écologique des consommateurs est **de l'ordre de 10 %** avec des variations selon les caractéristiques biologiques de l'espèce. Le rendement d'assimilation peut dépendre notamment du régime alimentaire : il est plus faible pour les herbivores que pour les carnivores. Le rendement de production nette dépend du métabolisme : il est plus élevé chez un organisme ectotherme que chez un organisme homéotherme (métabolisme plus élevé). Il dépend aussi de l'âge : il est d'autant plus élevé que l'organisme est jeune.

c) La symbiose : un court-circuit trophique

Les ruminants ne digèrent pas directement l'herbe. C'est le microbiote ruminal (bactéries, protozoaires, champignons, archées) qui produit les exoenzymes permettant la digestion de l'herbe. La symbiose abritée par le rumen est un fermenteur naturel qui réalise un **court-circuit trophique** : les micro-organismes y trouvent des conditions optimales pour un développement rapide, sans dépense d'énergie pour la recherche de nourriture ; la part de matière non utilisée (NU) et non assimilée (NA) est quasiment nulle. Les déchets de cette digestion (bouses) ont un rapport C/N bas, ce qui accélère le recyclage de la matière organique dans le sol.

3.4 Transferts d'énergie dans un écosystème ou un agrosystème

Dans un écosystème, la matière est recyclée par l'action des décomposeurs : du point de vue de la matière, un écosystème est un **système fermé**. Mais ce transfert cyclique de la matière s'accompagne de perte d'énergie vers le biotope (pertes thermiques notamment) : au moins 90 % de l'énergie de biomasse d'un niveau ne sont pas transférés au niveau suivant. Du point de vue énergétique, un écosystème est donc un **système ouvert**, dont le fonctionnement est entretenu par l'énergie solaire.

Voir chapitre 1, § 2.1

Dans un agroécosystème (ou agrosystème) comme la prairie, les rendements des transferts sont plus faibles que dans un écosystème.

- D'abord parce qu'une grande partie de la production est exportée par l'homme (alimentation ou autre utilisation qui est le plus souvent très sélective). C'est une situation particulière par rapport aux écosystèmes naturels dont la production est consommée ou décomposée sur place. Ces exportations déséquilibrent le cycle de la matière et rendent nécessaires des importations sous forme de fertilisants du sol notamment).
- L'énergie qui entre dans l'agrosystème n'est pas seulement d'origine solaire. Il s'y rajoute l'énergie du travail humain, des machines, celle du fonctionnement de l'exploitation agricole, ou celles de production des engrais, semences, irrigation, pesticides... Les différents apports nécessaires à la production de l'agrosystème constituent des **intrants**, dont la maîtrise est un enjeu économique et environnemental.

Voir ouvrage de
2^e année

En résumé, le fonctionnement des agrosystèmes demande d'injecter en permanence de l'énergie pour obtenir la production recherchée. Au final, les agrosystèmes ne sont pas nécessairement plus performants que les écosystèmes naturels si l'on tient compte de l'ensemble de ces apports (figure 17.24).

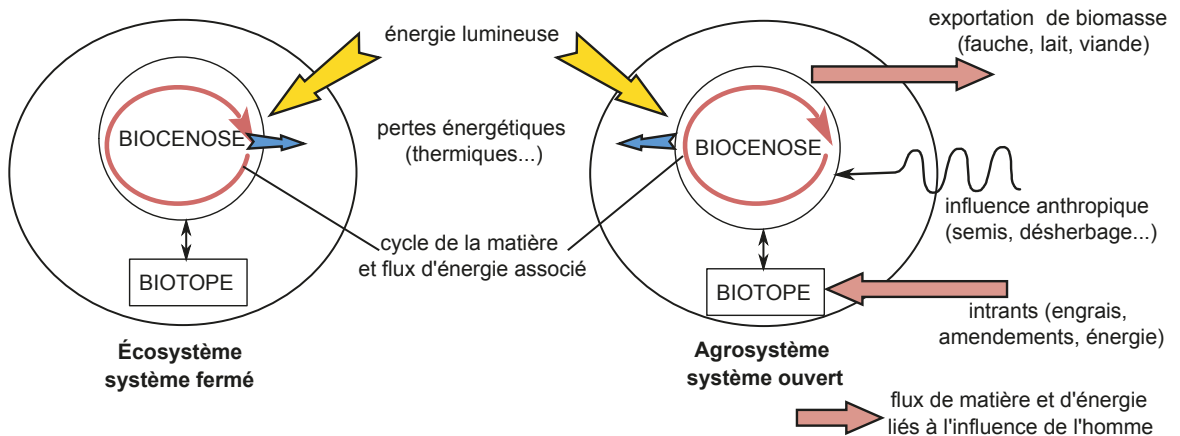


Figure 17.24 Comparaison écosystème/agrosystème.

Au-delà de l'échelle locale, un écosystème peut être connecté à d'autres par des flux variés. Par exemple, la nécromasse d'une forêt alimente la production secondaire d'une rivière qui la traverse ; et en retour les larves qui se développent dans cette rivière deviennent des adultes qui nourrissent les consommateurs insectivores de la forêt. Ce constat a conduit à la notion de **métaécosystème** (sur le modèle des métapopulations) définie comme un ensemble d'écosystèmes connectés par des flux de matière, d'énergie ou d'organismes à travers leurs frontières. Cette notion permet notamment de mieux prévoir les effets des perturbations sur la dynamique des écosystèmes.

4

La dynamique des écosystèmes

La plupart des prairies ne se maintiennent que par suite de l'exploitation de la biomasse produite par des herbivores, qu'ils soient sauvages (prairies natives des grandes plaines américaines ou des savanes africaines), ou domestiques (prairies d'Europe occidentale) ou si les conditions de milieux ne permettent pas le développement d'espèces ligneuses (ex. : les pelouse sub-alpines, ou les prairies halophiles). Ce prélèvement de biomasse régulier empêche

le passage à un stade de structuration plus complexe de la végétation. Ceci démontre que, comme tous les systèmes biologiques, les écosystèmes sont des systèmes dynamiques, qui tendent vers une complexification structurale optimale eu égard aux conditions du biotope. Des modifications naturelles ou d'origine anthropique peuvent faire évoluer leur état, d'une façon plus ou moins réversible.

4.1 Les écosystèmes : des systèmes dynamiques

a) Évolution progressive

• Une succession de stades de végétation

Les prairies natives s'inscrivent dans une succession de formations végétales. Sur un sol nu s'installe une **végétation pionnière** formée de lichens, de mousses et d'angiospermes annuelles ou bisannuelles qui contribuent à former un début de sol. Les espèces pionnières sont des strati-
gèmes r. En quelques années, la couverture végétale s'étend pour devenir une **pelouse**. Puis la pelouse laisse place à la **prairie**.

Par la suite, le nombre de strates augmente par le développement d'arbustes et buissons formant une **lande** : c'est la maturation du peuplement qui dure environ une dizaine d'années, en climat tempéré. Les arbres s'installent progressivement et l'on passe d'une lande arborée à une **forêt** en plusieurs dizaines d'années (figure 17.25a). Un **stade mature** métastable est atteint (on l'appelle aussi climax).

Cette évolution de la végétation entraîne une évolution de la faune et du sol.

• Évolution des caractéristiques des stades successifs

Cette succession écologique s'accompagne des changements suivants (figure 17.25b).

- La richesse spécifique augmente et les relations interspécifiques se complexifient.
- Les niches écologiques se diversifient (avec augmentation des espèces strati-
gèmes K).
- La biomasse augmente, suivant une loi logistique.
- La production est maximale aux stades juvéniles ; elle décroît ensuite pour devenir égale aux pertes cataboliques ; dans les stades matures, même si la production brute reste élevée, les pertes cataboliques le sont aussi, et l'accumulation de biomasse (production nette) est alors nulle. Du point de vue économique, l'exploitation d'un écosystème par l'homme est donc plus rentable si elle est faite à un stade juvénile qu'à un stade mature. C'est ce qui explique que de nombreux systèmes (pâturages rotatifs, taillis à courte rotation) sont conçus et développés sur ce mode. Mais ces systèmes très consommateurs de ressources sont fragiles, car gérés dans des conditions sub-limitantes et sans tenir compte de fortes variations du biotope comme les aléas climatiques.
- La productivité (rapport de la production sur la biomasse) décroît au cours du temps.

Les variations de ces différents paramètres au cours du temps montrent que le stade mature traduit l'**état le plus stable** pour les conditions de milieu donné. Mais cet état le plus stable n'en est pas pour autant immuable.

• Les facteurs contrôlant la dynamique spontanée de l'écosystème

Cette dynamique dépend des facteurs du biotope (facteurs du sol et du climat dont dépend la nature de la végétation native).

Cette dynamique dépend aussi des interactions au sein de la biocénose. Par exemple, dans une forêt d'épicéas de moyenne montagne, la strate arbustive est clairsemée, en raison de la faible quantité d'énergie lumineuse qui traverse la strate arborée. S'il se produit une coupe, ou une forte tempête, la densité des buissons comme le framboisier augmente notablement, car la limitation liée à la disponibilité lumineuse est alors levée.

ZOOM 1

Les prairies

Voir chapitre 16, § 2.2

ZOOM 1

Les prairies

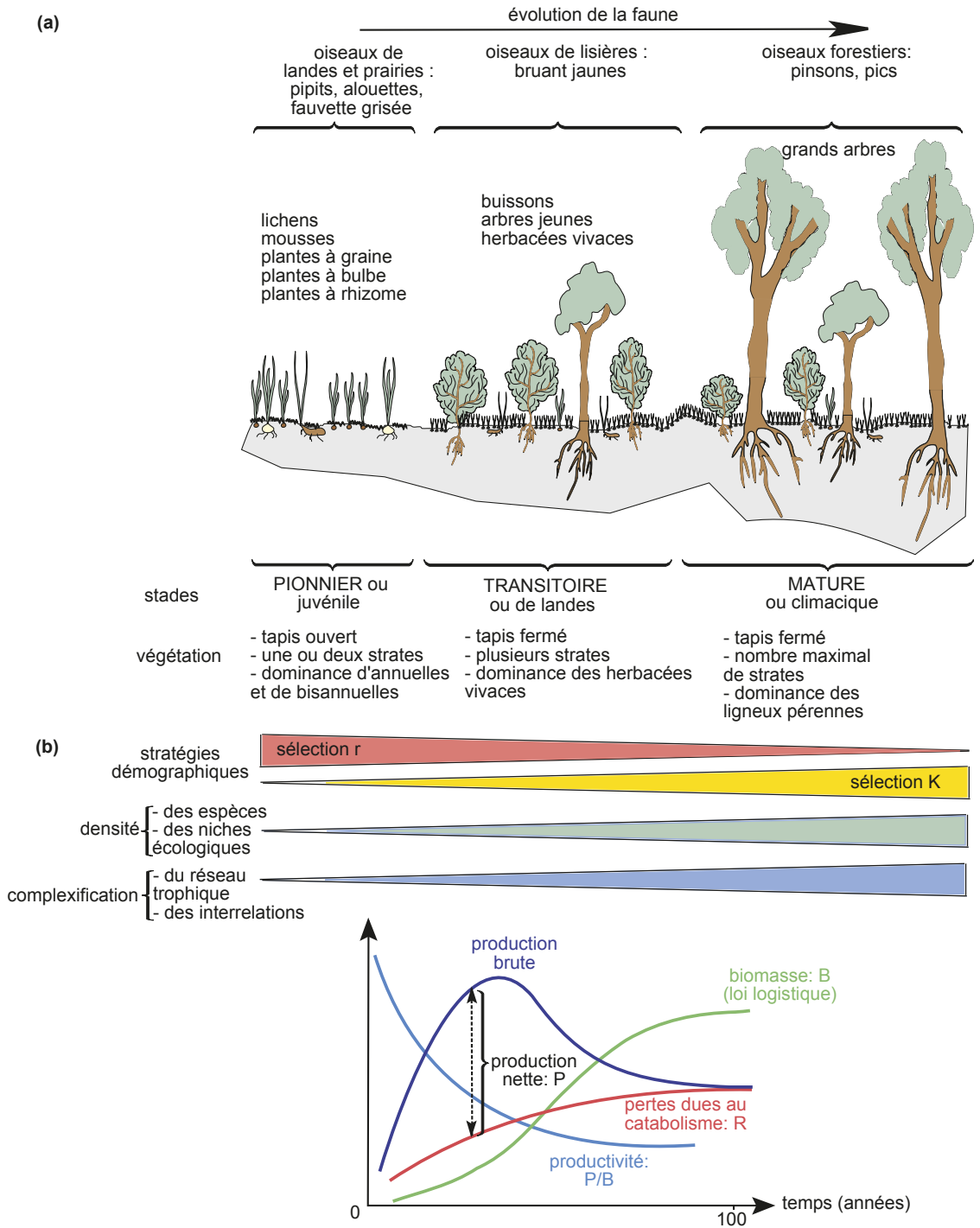


Figure 17.25 (a) Exemple d'une succession écologique progressive et de la variation de quelques paramètres associés ; (b) évolution de la biomasse, de la production et de la respiration au cours d'une succession écologique.

(D'après Odum E.P., *Fundamentals of Ecology*, Saunders, 1971).

b) Stabilité d'un écosystème et perturbation

À l'échelle humaine, les écosystèmes peuvent apparaître stables, mais cette caractéristique n'est qu'apparente, puisqu'ils sont engagés dans une succession écologique : ce sont des **systèmes métastables**. Les stades matures, plus stables que les stades juvéniles, sont aussi les plus durables. La stabilité est corrélée à la diversité spécifique de la biocénose. Plus cette diversité est grande, plus le réseau trophique est complexe et plus les possibilités de réponses aux variations du milieu sont importantes.

- **La stabilité de l'écosystème est menacée par des perturbations**

Une perturbation est un événement qui modifie les relations entre les composantes de l'écosystème (biotope et biocénose). Cette définition est quelque peu différente de celle donnée pour les communautés végétales au § 1.2b (facteurs de perturbation : ceux qui induisent une perte de biomasse par la plante).

La perturbation peut résulter d'une modification du milieu physique (érosion, induration du substrat...), d'une destruction de la biomasse (incendie, tempête...), d'une surexploitation (herbivores trop nombreux...) ou d'un afflux de ressources nutritives (prolifération d'algues ou marées vertes sur le littoral). Son origine peut être naturelle (origine climatique, géologique ou biotique) ou anthropique (causée par l'homme).

- **La résistance d'un écosystème mesure sa stabilité**

La résistance est la capacité d'un écosystème ou d'une communauté à maintenir son état initial suite à une perturbation. Par exemple, dans une forêt il est fréquent d'observer des arbres déracinés, par des causes exogènes (vent) ou endogènes (maladie, prise au vent augmentée par des épiphytes...). On nomme **chablis** ces perturbations de l'écosystème forestier. Tant que le nombre d'arbres déracinés reste limité, la forêt est résistante aux chablis puisque la composition de la biocénose et la production n'en seront pas globalement modifiées. D'ailleurs, ces zones de chablis sont des trouées de lumière qui peuvent être favorables à des processus de régénération de la biocénose.

La résistance d'un écosystème à une perturbation peut n'être qu'apparente car les effets sont parfois lents à apparaître : une résistance à court terme n'est pas incompatible avec des changements à long terme.

- **La stabilité d'un écosystème peut être renforcée par des perturbations périodiques**

Une grande variabilité temporelle des facteurs du biotope (climatiques notamment) induit une moindre diversité spécifique de la biocénose, ce qui diminue la stabilité de l'écosystème. Mais une hétérogénéité spatiale liée à des perturbations répétées et d'intensité limitée augmente la diversité spécifique et la stabilité. Par exemple, en forêt, l'hétérogénéité locale de la topographie qu'entraînent les chablis (dépression liée au déracinement d'un arbre) est très favorable à la biodiversité et le fait d'aplanir le sol après le chablis a des effets négatifs sur la régénération du couvert végétal et la qualité des sols. De la même façon, en prairie, l'hétérogénéité des zones rases bien pâturées et des zones de refus est favorable à la diversification des habitats, donc à la diversité globale à l'échelle de la parcelle.

c) Résilience d'un écosystème

- **Évolution régressive d'un écosystème**

Au-delà d'un certain seuil de perturbation, la résistance de l'écosystème est dépassée ; par exemple, si une tempête déracine une grande partie des arbres, alors il n'est plus possible de compenser les modifications de biotope et de fonctionnement induites par la perturbation. La diversité spécifique diminue : les espèces robustes à forte aptitude colonisatrice sont sélectionnées. Or ce sont celles des stades juvéniles de la succession ; l'écosystème retourne à un stade plus précoce. Une perturbation supérieure au seuil de résistance induit donc un rajeunissement de l'écosystème ; son évolution est régressive. Si la perturbation est récurrente, le système est maintenu juvénile comme

dans les savanes africaines soumises aux fréquents incendies d'origine naturelle et à la prédation des herbivores. Si la perturbation cesse, l'écosystème reprend son évolution progressive. La **résilience** de l'écosystème traduit sa capacité à revenir par étapes à son état d'équilibre initial après une perturbation (figure 17.26b). Si la perturbation est trop forte, l'écosystème ne revient pas à l'état initial, et il évolue sur une autre trajectoire, vers un nouvel état métastable (figure 17.26c). Après une déforestation d'origine anthropique par exemple, le retour aux forêts natives n'est pas possible, car le biotope a été profondément modifié, et certaines espèces ont disparu.

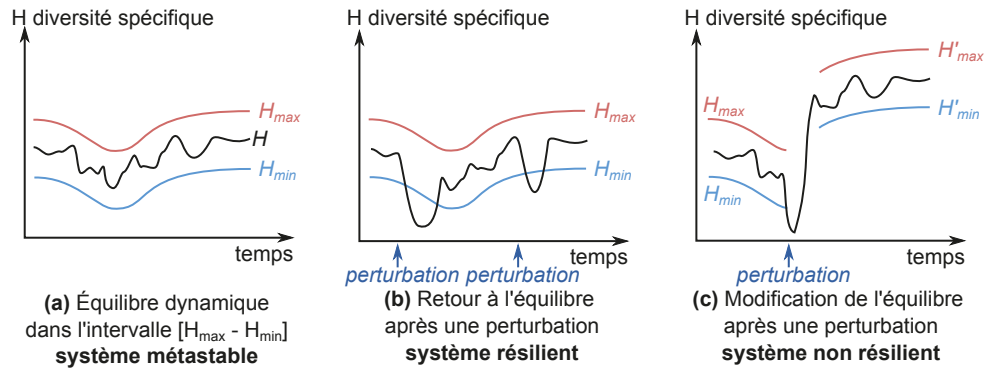


Figure 17.26 Résilience d'un écosystème.

• La biodiversité augmente la résilience

Pour un stade donné, la résilience est corrélée à la biodiversité intraspécifique (présence de génotypes et de phénotypes différents) et interspécifique (diversité spécifique et complexité des réseaux trophiques). Par exemple, face aux sécheresses dues au réchauffement climatique, les forêts tropicales sont plus résilientes pour la conservation de leur biomasse que les forêts tempérées. Dans un écosystème de biodiversité élevée, la richesse des interactions, donc la complexité des réseaux est gage de cette résilience, car si une interaction ou un nœud vient à être détruit, sa disparition peut être compensée par d'autres (ce qui laisse le temps de reconstruire sans handicaper fortement le fonctionnement de l'écosystème). Dans un système simplifié, les alternatives sont limitées et le fonctionnement plus facilement altéré.

L'étude de la stabilité des écosystèmes peut être rattachée à la notion de régulation vue pour l'organisme animal. La résilience peut être vue comme l'**homéostasie** à l'échelle de l'écosystème.

• Perturbation graduelle ou brutale

La plupart des perturbations induisent des changements graduels dans les écosystèmes, ce qui laisse la possibilité de fonctionner aux mécanismes de résilience et aux processus évolutifs (sélection, adaptation). On considère souvent que la résilience intègre une phase de résistance, puis une phase de récupération. Cependant, la résilience face à certaines perturbations très brutales (épidémies, prolifération d'algues, changement climatique régional consécutif à une déforestation...) est souvent faible. L'effondrement de l'écosystème (ou *collapsus*) est un scénario de crise majeure dans lequel la majorité des communautés disparaît et l'écosystème cesse de fonctionner pendant un temps plus ou moins long.

4.2 La gestion des écosystèmes

La gestion des écosystèmes est liée à la question fondamentale des interactions entre la nature et la société.

a) Importance de la gestion des écosystèmes

La prise en compte des différents niveaux de la biodiversité et de son devenir face aux influences anthropiques, revêt une double importance, à la fois économique et éthique.

Voir chapitre 1,
figure 1.15

Voir ouvrage de
2^e année

ZOOM 11

Perturbations
anthropiques des
écosystèmes

• Motifs économiques

La biodiversité est à la base de toute **production agricole**. Les produits alimentaires, des médicaments, des matériaux de construction sont issus de la production des végétaux et des animaux des agrosystèmes et des écosystèmes. Le **domaine des biotechnologies** (utilisant les productions des micro-organismes) est aussi un secteur économique majeur.

La biodiversité contribue à la **fertilité des sols**, à l'épuration des eaux, à la régulation des grands équilibres physico-chimiques de la biosphère.

Les milieux à forte naturalité contribuent à l'**attrait des paysages** et au développement des activités touristiques.

• Motifs éthiques et patrimoniaux

Le **principe d'équité entre les générations** devrait conduire à transmettre en bon état de fonctionnement l'héritage reçu, et à ne pas laisser aux générations suivantes les conséquences des perturbations causées aux écosystèmes.

La **préservation des différentes formes de vie** est aussi un devoir moral en même temps qu'elle contribue à faire comprendre leur importance dans les processus d'évolution.

b) Prise en compte de la notion de services écosystémiques

La gestion des écosystèmes peut être guidée par l'estimation des paramètres caractéristiques de l'écosystème étudiés dans ce chapitre : biomasse, production, productivité, rendement énergétique, diversité spécifique, complexité des réseaux trophiques.

La notion de service écosystémique permet de faire le lien entre le fonctionnement des écosystèmes et les avantages que les sociétés humaines en retirent ; elle permet ainsi des échanges entre les scientifiques et les acteurs économiques, qui interagissent avec les écosystèmes. Les **services écosystémiques** représentent l'ensemble des propriétés des écosystèmes contribuant au bien-être de l'homme. Les services sont la résultante de l'ensemble des processus associés au fonctionnement de l'écosystème qui définissent ses **fonctionnalités**. Le programme MEA (Évaluation des Écosystèmes pour le Millénaire) a défini en 2005 quatre grands types de services dont le [tableau 17.3](#) donne quelques exemples :

- services de provisionnement (production de bois, de fourrage ; pêche, cueillette...) ;
- services apparentés à la régulation (exemple des modifications climatiques) ;
- services culturels (esthétique des paysages) ;
- services de support ou auto-entretien (préservation des sols, régulation des cycles biogéochimiques comme celui du carbone).

Tableau 17.3 Quelques fonctionnalités et services liés aux pratiques agricoles.

Fonctionnalité	Service écologique
Utilisation des successions culturales, des effets allélopathiques	Réduction des pollutions liées à l'emploi d'herbicides dangereux et aux effets sanitaires associés
Utilisation de la biodiversité pour la lutte biologique et la lutte intégrée contre les ravageurs	Réduction des pollutions dues à des insecticides
Techniques culturales et aménagements du milieu pour favoriser l'infiltration des eaux et limiter le ruissellement	Fourniture de réserves en eau Amélioration de la filtration des eaux
Enrichissement de la biodiversité générale	Amélioration de la valeur écologique d'un sol Amélioration de la résilience de l'agrosystème



Les services écosystémiques sont ainsi associés aux fonctions des différentes communautés de l'écosystème ; ils entraînent des **avantages socio-économiques** pour l'homme. Ainsi les prairies offrent une grande diversité de services (fourniture de fourrage, stockage du carbone dans les sols, rétention de l'eau dans les sols, préservation de la diversité de la flore et des insectes pollinisateurs, agrément des paysages ruraux...) dont l'homme retire des avantages (alimentation satisfaisante en quantité et en qualité ; cadre de vie agréable et sûr ; augmentation de son bien-être en général...).

La compréhension de la contribution des écosystèmes et agroécosystèmes, dont la prairie, à la fourniture de services écosystémiques devient essentielle dans un contexte où nombre d'écosystèmes se trouvent profondément transformés par les activités humaines. Les exemples présentés dans ce chapitre illustrent l'importance, d'une part, de la diversité taxonomique et, d'autre part, de la diversité fonctionnelle de la végétation dans leurs rôles respectifs de fourniture de services. L'hypothèse écologique dominante actuellement est de considérer qu'au-delà du seul nombre d'espèces constitutives des communautés végétales et de leurs traits fonctionnels associés, ce sont la variabilité et la complémentarité de ces diversités qui maximisent l'aptitude des écosystèmes à fournir des services.

Cette analyse des fonctionnements des écosystèmes, de leurs dynamiques, et des synergies de services écosystémiques dont l'humanité peut tirer avantage doit se raisonner dans une approche intégrée et hiérarchisée de l'écosystème au paysage. Ainsi il conviendra de considérer non seulement le fonctionnement de la communauté végétale à l'échelle d'une parcelle, mais également les complémentarités des parcelles à l'échelle de l'exploitation, puis du territoire, lieu d'intégration des fonctionnements écologiques et des projets humains (y compris les politiques publiques en matière agricole ou d'environnement). Ce changement d'échelle permettrait de mieux intégrer la notion de multifonctionnalité associée aux écosystèmes et agroécosystèmes, voire d'imaginer une valorisation de ces fonctionnements écologiques (notion de paiement pour services environnementaux). Cette capacité à raisonner le fonctionnement des écosystèmes (et agroécosystèmes), et leurs propriétés de résistance, d'ajustement voire d'adaptation est cruciale dans le contexte changeant dans lequel nous vivons.

ZOOM 1

Les prairies

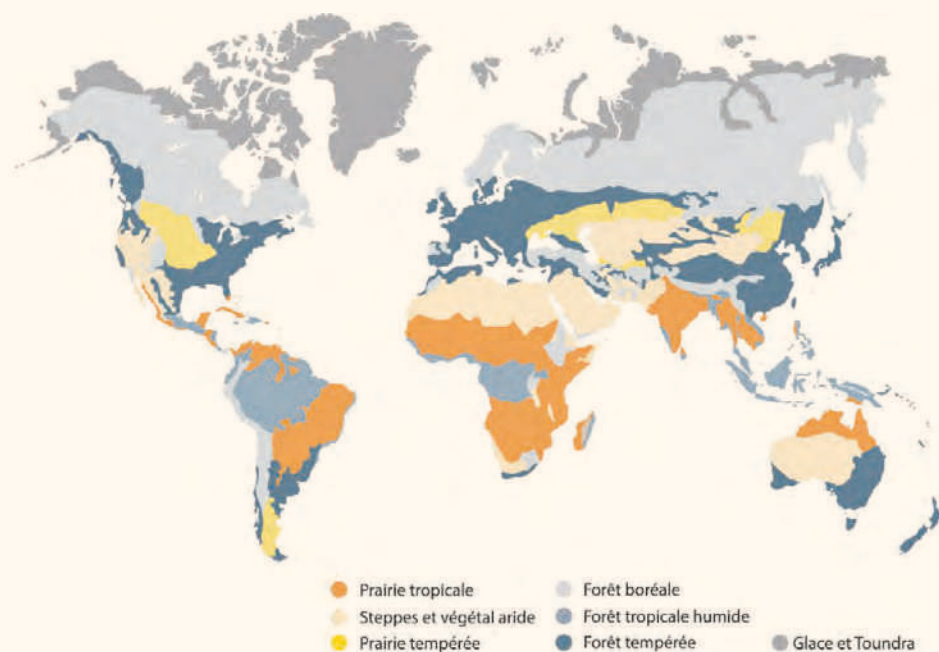
Le paysage naturel créé par les prairies est celui d'une immense étendue d'herbes. Leurs communautés végétales sont dominées par des espèces herbacées ; les ligneux en sont (quasiment) absents. Cette définition essentiellement basée sur une approche descriptive intègre une très grande diversité de milieux et d'écosystèmes.

Les prairies naturelles : un biome couvrant 40 % de la surface terrestre

Sur la surface du globe, la zonation climatique latitudinale et les accidents de relief permettent de distinguer des grandes formations naturelles d'aspects très différents : les **biomes** (déserts, forêts tempérées ou tropicales, steppes, toundra...). Un biome regroupe un ensemble d'écosystèmes présentant des similarités importantes, au niveau du climat et des espèces hébergées, et ayant atteint leur maturité au cours de l'évolution de la Terre, depuis les derniers grands bouleversements climatiques, en dehors de toute intervention humaine ; ce sont des **formations végétales natives**. En climat tempéré, les prairies naturelles sont décrites sous le nom de steppes (Eurasie), pampa (Amérique du sud), prairies (Amérique du Nord) ; en milieu tropical semi-aride, elles correspondent notamment aux savanes.

La végétation des prairies naturelles est **maintenue à l'état herbacé** par la prédation des herbivores sauvages, par des conditions environnementales (le froid et le vent en altitude), ou par des événements abiotiques tels les incendies d'origine naturelle (orages).

On distingue les « **pelouses** » à végétation vivace peu élevée, peu vigoureuse et peu dense (sol nu visible), que l'on rencontre sur des milieux plutôt pionniers avec des sols superficiels, des « **prairies** » qui se développent sur des sols enrichis en éléments nutritifs (prairies mésophiles). Les pelouses ont une production de biomasse assez faible ; elles sont souvent riches en espèces végétales adaptées à des conditions de fort ensoleillement, de sécheresse et à des milieux pauvres en nutriments. Les prairies mésophiles ont une biomasse plus abondante, dense recouvrant entièrement le sol, et souvent dominée par des espèces cespitueuses (en touffe) entre lesquelles se développent des espèces gazonnantes.



Les biomes prairies.

(Reproduit du Catalogue « Innov'Herbe », UCA, INRAE, VétAgro Sup, 2020. DR BU UCA).

Les prairies tempérées

En Europe occidentale, les prairies représentent environ 40 % de la surface agricole utile (SAU), alors qu'elles ne correspondent pas au biome natif. Ce sont des **formations végétales intimement liées aux activités d'élevage**. L'homme les exploite pour en tirer une ressource fourragère, ce qui bloque la dynamique végétale naturelle vers la forêt. Les prairies forment donc des écosystèmes semi-naturels fortement influencés par les activités humaines, des **agroécosystèmes**. Elles résultent d'interactions entre les **facteurs du milieu** et les **pratiques agricoles** qui influencent leur fonctionnement et les usages que l'on pourra en tirer. On en distingue deux types.

- Les **prairies temporaires**, semées par l'agriculteur et implantées pendant moins de cinq ans, entrent dans une rotation avec d'autres productions végétales. Parmi ces prairies temporaires, on distingue les prairies artificielles, ensemencées avec au moins 80 % de fabacées fourragères.

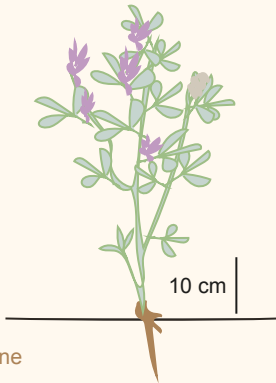
- Les **prairies permanentes** (1/3 de la SAU) correspondent du point de vue de la législation européenne à des surfaces qui ne sont pas retournées pendant au moins cinq ans ; ce sont des prairies de fauche (prés) ou des pâtures ; elles se ressèment naturellement ou non. Leur maintien en herbe s'explique soit par l'excellent équilibre de la composition botanique qui s'y est établi, résultat de longues années d'une exploitation adaptée, soit à cause de l'impossibilité de mettre en culture ces surfaces (surfaces non labourables). Elles contribuent à marquer l'identité d'un territoire. Dans les zones de montagne d'Europe tempérée, les prairies permanentes incluent aussi des systèmes semi-naturels issus d'une très ancienne activité humaine, qui pour développer des activités d'élevage et les cultures a entrepris des déforestations à grande échelle.

Les prairies permanentes sont des formations végétales relativement instables : si l'élevage est abandonné, elles évoluent vers une friche puis une forêt ; ou à l'inverse, vers une mise en culture après retournement du sol. Elles constituent un refuge pour nombre d'espèces dont les habitats naturels ont disparu ou sont en forte régression. Elles abritent aujourd'hui une diversité exceptionnelle qu'il convient de préserver.

ZOOM 2

La notion de trait fonctionnel

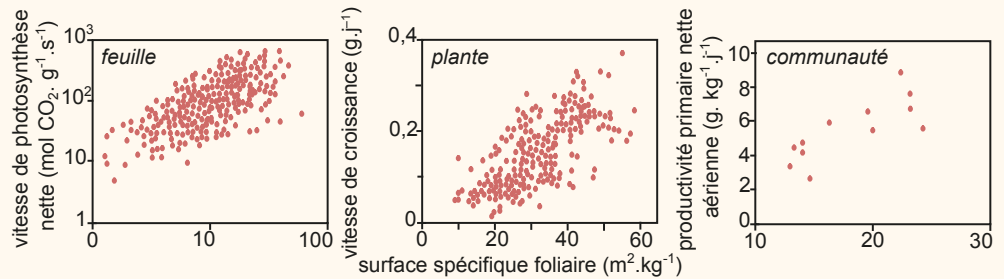
La réponse des populations ou des communautés aux conditions du milieu dépend de celle des individus qui les constituent. Ainsi pour appréhender la diversité du vivant, on a cherché à identifier un petit nombre de marqueurs, qu'il ne serait pas trop difficile de mesurer et qui pourrait être corrélés à la façon dont les individus réalisent leurs fonctions. La figure ci-dessous met en relation quelques fonctions d'une angiosperme et les descripteurs (ou traits fonctionnels) susceptibles d'en rendre compte.

Fonctions	Espèce végétale (luzerne, fabacée)	Traits fonctionnels
Fécondité Dispersion Installation dans le biotope Interception de la lumière Aptitude à la compétition Acquisition des ressources Croissance Stockage Absorption racinaire Aptitude à la compétition souterraine		Nombre de graines Hauteur des inflorescences Masse des graines Hauteur végétative Surface foliaire/masse sèche Hauteur Concentration foliaire en azote Surface racinaire/masse sèche Densité racinaire

Exemples de fonctions d'un plant de luzerne et des marqueurs fonctionnels associés.

(D'après Garnier E. et Navas M.L. 2011).

Il est possible de démontrer expérimentalement que certaines de ces caractéristiques sont bien corrélées à des performances physiologiques, à l'échelle de l'organe, de l'individu et même de la communauté. Par exemple, la surface foliaire spécifique (rapport de la surface foliaire à la masse sèche) est corrélée avec l'intensité photosynthétique nette des feuilles, avec le taux de croissance de la plante, et avec la productivité primaire de la communauté. C'est un trait fonctionnel.



Corrélations entre la surface spécifique foliaire et des processus physiologiques mesurés à différentes échelles.

(D'après Violle C. & al, Oikos 2007, 116 : 882-892).

Un **trait fonctionnel** est ainsi défini comme une caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique (*i.e.* liée à la succession des stades de développement au cours des saisons), mesurée à l'échelle de l'organisme, de ses organes ou de ses cellules, et qui affecte sa performance. On en distingue deux types :

- les **traits de réponse** sont associés à la façon dont les organismes répondent aux facteurs environnementaux. La hauteur végétative est un trait de réponse à la lumière ;
- les **traits d'effet** déterminent la façon dont les organismes affectent le fonctionnement de l'écosystème. Le taux de lignine des feuilles est un trait d'effet dont dépend leur vitesse de décomposition.

Définir un **type fonctionnel** revient à identifier des combinaisons de traits fonctionnels fréquemment associés et définissant des stratégies écologiques particulières. Regrouper les plantes d'un écosystème appartenant à un même type fonctionnel permet de caractériser un ensemble présentant les mêmes façons d'utiliser les ressources et de répondre à l'environnement local (donc possédant les mêmes traits).

ZOOM 3

Les indices de biodiversité

Quantifier la biodiversité est en partie un problème mathématique : il s'agit d'extrapoler la **distribution réelle** des populations d'une communauté, à partir de l'échantillon qui a pu être rassemblé lors de séances de collecte ou de capture.

La biodiversité dépend à la fois du nombre des espèces rencontrées (S) et de la répartition de l'effectif échantillonné (N) entre ces différentes espèces. Plusieurs types d'indices ont été proposés selon différents raisonnements mathématiques.

- **Indices basés sur une hypothèse de distribution des effectifs entre les différentes espèces**

Le nombre d'espèces rencontrées S croît avec l'effort d'échantillonnage, c'est-à-dire avec l'effectif échantillonné N. Différentes hypothèses peuvent être faites sur la relation entre S et N. L'indice de Gleason (I) repose, par exemple, sur l'hypothèse d'une relation logarithmique.

$$I = S - \frac{1}{\log_{10} N}$$



- **Indice de Shannon et Weaver (H)**

Il quantifie la diversité spécifique d'une communauté. Il est défini comme la somme des informations (exprimées en bits) apportées par la collecte des différents individus de l'échantillonnage. On peut démontrer que l'information apportée par la collecte des n_i représentants de l'espèce i parmi un échantillon total N est $\log_2 p_i$ où p_i est la fréquence relative de l'espèce i de la communauté ($p_i = \frac{n_i}{N}$). Si l'on considère que l'effectif total de la communauté est assez grand pour que tous les événements de capture soient indépendants, l'information totale apportée par l'ensemble de la collecte est : $H = -\sum_{i=1}^S p_i \cdot \log_2 p_i$

On utilise parfois d'autres bases de logarithme pour calculer l'indice, ce qui revient seulement à un changement d'unité.

L'indice n'a de signification que pour comparer des communautés d'espèces ayant une même probabilité de collecte dans l'écosystème (même échelle de taille, même modes de déplacement...)

- **Régularité (ou équitabilité)**

On peut alors calculer quelle serait la diversité spécifique maximale $H_{\max}$ d'une communauté qui aurait la même richesse spécifique S que celle que l'on étudie. $H_{\max}$ correspond à la situation où toutes les espèces ont la même fréquence relative. Alors $p_i = \frac{1}{S}$; d'où $H_{\max} = \log_2 S$.

Le rapport $E = \frac{H}{H_{\max}}$ mesure la **régularité**, de la distribution des fréquences des différentes espèces encore appelée équitabilité (d'après un anglicisme).

- **Indice permettant de comparer deux communautés**

Pour comparer deux communautés (considérées comme des ensembles) A et B, l'indice de similarité de Sørensen calcule le rapport du nombre des espèces communes à A et B au nombre d'espèces de l'union de A et B : $I = \frac{2[A \cap B]}{[A] + [B]}$.

Il est nul si les deux communautés n'ont aucune espèce en commun, et vaut 1 si toutes les espèces sont communes.

ZOOM 4

Place des ruminants dans l'entretien de la prairie

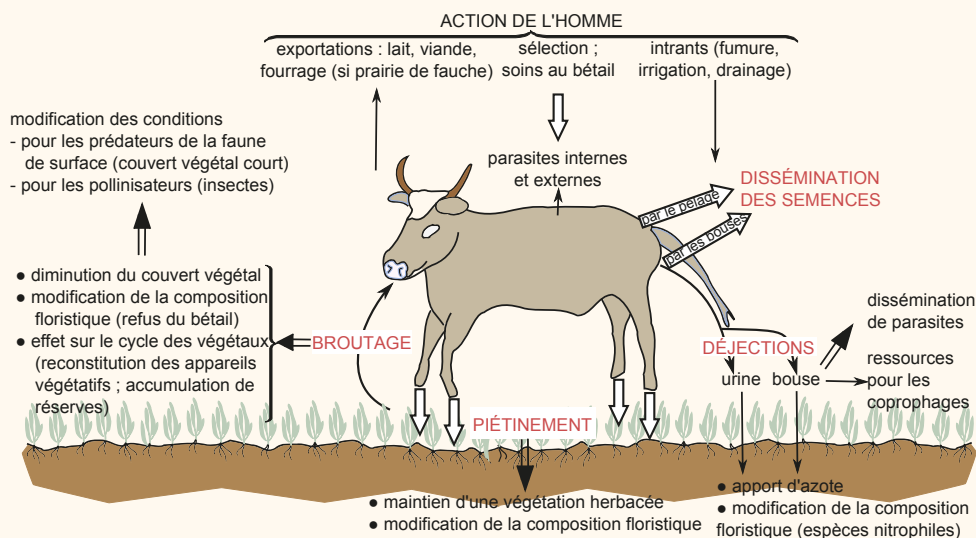
Le biotope et la biocénose des prairies ont été fortement modifiés par les pratiques de gestion liées à l'élevage. Par leur présence, les ruminants exercent des rôles spécifiques qui en font une espèce majeure de ces écosystèmes.

Des espèces ingénieuses

Les ruminants (bovin, ovins), par leur activité, changent le milieu où ils vivent et en font un nouveau milieu qui leur est spécifique.

- Ils modifient les conditions de vie d'un certain nombre d'organismes : par exemple, le broutage réduit la hauteur de l'herbe et les abris possibles pour les petits mammifères, les oiseaux...
- Ils influencent la composition floristique, du fait de leurs préférences alimentaires, de la sensibilité variable des végétaux au piétinement et en participant à la dissémination des semences.
- Leur comportement alimentaire engendre une hétérogénéité spatiale dans la prairie (zones broutées rases et vertes ; zones de refus hautes et formant des épis.)

- Ils fournissent des ressources pour d'autres organismes : bouses pour les insectes coprophages (coléoptères, diptères...), apport d'azote organique qui après minéralisation sera utilisable par les végétaux. Le faible rapport C/N de leurs fèces (conséquence des fermentations du rumen) accélère le recyclage de la matière organique.
- Ils constituent eux-mêmes une ressource pour des parasites externes (tiques) ou internes (vers de l'appareil digestif).



Rôles des ruminants (bovins, ovins) dans l'écosystème prairial.

Un contrôle de la biodiversité des prairies

Les effets exercés par les ruminants sur leur biotope font du pâturage un moyen de contrôle de la biodiversité des prairies. Une charge animale élevée de la pâture, surtout si elle est associée à une forte fertilisation, réduit la biodiversité, en favorisant les espèces les plus précoces et productives. Au contraire, une faible charge permet le développement phénologique des plantes et favorise l'hétérogénéité des habitats : la diversité floristique et celle des papillons augmentent alors.

Une espèce clef de voûte ?

La disparition des élevages de ruminants entraîne l'évolution des prairies vers des formations contenant davantage de végétaux ligneux (landes puis forêts). En ce sens, les ruminants peuvent être considérés comme une espèce clé de voûte de l'écosystème : une espèce dont la présence est indispensable à la maintenance de l'écosystème par l'action qu'elle exerce sur les autres espèces et dont le retrait conduit à des changements significatifs dans l'ensemble des interactions.

Ce point de vue se distingue de la définition initiale des espèces clefs de voûte qui sont plutôt des espèces de superprédateurs, dont l'action permet la coexistence de nombreuses autres espèces (comme les étoiles de mer dans les écosystèmes littoraux, qui ont conduit à définir cette notion). On reconnaît cependant un rôle clé dans le fonctionnement des écosystèmes à des espèces aux fonctions différentes (gros herbivores comme le chevreuil en forêt, pollinisateurs ou disperseurs de graines...).



ZOOM 5

Les relations interspécifiques d'un arbre

Un arbre est un végétal terrestre dont l'appareil caulinaire, au port élevé (plusieurs mètres), comporte un tronc (tige ligneuse très épaisse) qui à partir d'une certaine hauteur au-dessus du sol, se ramifie en branches portant les feuilles. L'ensemble du feuillage forme le houppier. La grande taille d'un arbre facilite l'analyse du réseau de ses diverses relations interspécifiques.

Commensalisme

Des lianes (plantes grimpantes à la tige souple) comme le lierre, ou la clématite utilisent le tronc et les branches de l'arbre comme support pour accéder à la lumière. On les qualifie aussi d'épiphytes. Le lierre s'accroche au tronc par ses racines crampons. Tant que le recouvrement de l'arbre par la liane n'est pas trop important, la relation est neutre pour l'arbre, positive pour l'épiphyte : c'est une relation de **commensalisme**. Le développement excessif du lierre peut aussi perturber la photosynthèse de l'arbre ou favoriser son déracinement en augmentant sa prise au vent (parasitisme).

Les lichens ou les mousses sont d'autres commensaux qui se développent sur l'écorce des troncs.

Mutualisme

Les arbres sont engagés dans les mêmes types de relations mutualistes que les herbacées. Leurs racines s'associent avec des champignons mycorhiziens (**ymbiose**). Certains arbres sont pollinisés par les insectes (arbres fruitiers notamment). Les animaux participent à la dissémination des semences soit en consommant des fruits charnus et en rejetant les graines dans leurs fèces (sorbier des oiseaux), soit en transportant des fruits secs épineux ou crochus sur leur plumage ou leur pelage, ou encore, comme les écureuils, en cachant les fruits secs (glands, noisettes) qu'ils ne retrouvent pas toujours. Il s'agit alors de **coopérations transitoires**.

Phytophagie

Les différents organes de l'arbre sont des ressources alimentaires pour de nombreux **consommateurs primaires**. Des papillons pondent dans les feuilles ; les chenilles qui sortent des œufs s'en nourrissent. Elles se déplacent parfois en procession sur les branches (chenilles processionnaires du chêne) ou au sol (processionnaires du pin). Des insectes comme les scolytes mangent le bois : ce sont des xylophages. De nombreux animaux comme les pics qui creusent le bois se nourrissent en réalité des insectes présents dans ce bois (entomophagie). Enfin des larves, comme celles du hanneton (ou ver blanc), se nourrissent des racines.

Parasitisme

Les agents des maladies des arbres sont souvent des champignons. La colonisation de l'hôte se fait selon deux modalités principales. Les **parasites biotrophes**, comme les érysiphes (agents des oïdiums qui forment un feutrage blanc à la surface des feuilles, des bourgeons ou des fruits), colonisent les tissus vivants. Les **parasites nécrotrophes** comme *Phytophthora cinnamoni*, agent de l'encre du châtaignier, tuent les cellules végétales par des toxines avant de les coloniser. Cette stratégie permet de neutraliser les défenses de l'hôte.

On observe parfois des boursouflures, ou **galles**, sur les feuilles, à la suite de la piqure d'un insecte ou d'un acarien qui y pond ses œufs. Les larves issues de ces œufs inhibent la destruction de l'hormone végétale qui stimule la croissance. Il se forme alors une enveloppe protectrice des larves qui se nourrissent d'un tissu spongieux à l'intérieur de la galle.

Compétition

Les arbres sont en compétition interspécifique (mais aussi intraspécifique) pour la lumière. La lumière est filtrée à travers la couronne des arbres. La surface et la densité du feuillage directement exposé au soleil (ou **canopée**) déterminent la quantité et la qualité de la lumière parvenant aux strates inférieures. En fonction des variations latérales de la canopée, la forêt forme une mosaïque d'espaces plus ou moins ouverts occupés par des essences différentes. Les espèces d'ombre (ou sciaphiles), comme le hêtre, se développent dans les espaces fermés, alors que le chêne rouvre demande des espaces ouverts (espèce héliophile).

Saprophagie

L'arbre génère de la nécromasse qui alimente la litière. Elle est d'abord fragmentée par les animaux de la pédofaune. Les champignons jouent un rôle essentiel dans la minéralisation puisque les agents de la pourriture du bois dégradent la lignine en cassant ce polymère de haut poids moléculaire à l'aide de radicaux libres.

ZOOM 6

Prédateurs et proies (au sens large)

Les prédateurs et leurs proies (au sens strict)

- Dans la prairie, des petits mammifères carnivores (belette, renard), les rapaces comme les buses, mais aussi les araignées, sont des **prédateurs** au sens strict (*s.s.*) : ils tuent leur proie pour la manger. Les prédateurs sont le plus souvent mobiles, avec des organes des sens permettant la détection des proies. Chaque prédateur possède une technique de chasse particulière (toiles des araignées), des organes de capture (canines du renard, serres et bec des rapaces...), et des systèmes enzymatiques adaptés à la digestion de la matière organique animale. La technique de chasse permet de capturer plus d'une espèce de proie et la relation prédateur/proie est en général peu spécifique. Les prédateurs sont souvent des **stratégues K**.
- Les **proies** présentent des structures ou des comportements de fuite ou de protection vis-à-vis des prédateurs. Ainsi, la rumination permet de limiter le temps pendant lequel les ruminants sauvages sont exposés aux prédateurs dans les zones découvertes où ils prélèvent l'herbe sans la mâcher, avant de se cacher pour ruminer. Les herbivores domestiques ont conservé en partie ce comportement, se positionnant sur les points hauts des parcelles pour ruminer.

Les phytophages et les plantes

- La vache, des rongeurs comme les mulots ou les campagnols, des insectes comme le criquet sont des **phytophages** dont l'appareil digestif présente des adaptations à ce mode de digestion. Contrairement aux prédateurs *s.s.*, ils ne consomment qu'une partie de leur proie végétale, qui reste alors vivante. Les aliments d'origine végétale ont une faible valeur énergétique et une faible teneur en azote ; beaucoup de phytophages consacrent la majeure partie de leur temps à se nourrir.
- L'herbivorie peut être limitée par des traits fonctionnels des plantes qui constituent des **traits de défense**. Le tableau ci-dessous distingue trois grands types de stratégies de défense.

Voir chapitre 1, § 2.1



Trois stratégies limitant les effets de l'herbivorie sur les plantes

Évitement	Défense	Tolérance
<i>Réduit la probabilité d'être trouvé par les phytophages</i>	<i>Réduit la qualité des tissus consommés par les phytophages</i>	<i>Réduit l'impact de la phytophagie sur la valeur sélective des plantes</i>
Production de plants de plus petite taille mais plus nombreux, port prostré en réponse à un prélèvement animal régulier (trèfle blanc)	Épines (chardon), poils, lignification (canche, nard raide) Composés chimiques toxiques (renoncule)	Activation de la croissance des végétaux broutés (<i>ray-grass anglais</i>). Activation, de la photosynthèse.

ZOOM 7

Parasites et hôtes

Des caractéristiques communes aux parasites

Contrairement à la relation prédateur – proie, la relation hôte-parasite est le plus souvent très spécifique : par exemple, des différentes espèces de *Peronospora*, agent du mildiou des fabacées, une seule (*P. trifolium*) infecte le trèfle ou la luzerne.

Le parasite mène, au moins pendant une partie de son cycle, une vie fixée en milieu biologique, que ce soit dans un organe de l'hôte pour les endoparasites (douve du foie, *Peronospora*), ou à la surface de celui-ci pour les ectoparasites (tiques et taons, vers nématodes du sol qui s'attaquent aux racines des plantes).

Tous les parasites présentent une grande prolificité, en associant souvent reproduction sexuée et asexuée, ce qui compense les difficultés qu'il y a à boucler leur cycle. Ce sont des **stratégies r**.

Ils présentent souvent des formes de résistance et de dissémination (spores chez *Peronospora* ; œufs de la douve du foie) et différentes stratégies d'infestation : directe pour *Peronospora* dont les spores libérées par une feuille vont directement infecter un autre plant ; indirect pour la douve du foie qui doit passer par un autre hôte animal (un gastéropode d'eau douce) entre deux hôtes ruminants.

Les défenses de l'hôte vis-à-vis du parasite

La première défense consiste à éviter l'infection par le parasite : ainsi, les vaches au pâturage se regroupent-elles pour faire face aux attaques des taons. Une fois l'infection réalisée, l'hôte peut chercher à éliminer le parasite, en le digérant ou en développant des réactions immunitaires qui peuvent se transmettre de la mère à son jeune chez les ruminants. Mais le parasite répond souvent à ces défenses. Ainsi les parasites intestinaux (par exemple les strongles) peuvent-ils vivre dans l'intestin sans être digérés.

Différents effets qui diminuent la valeur sélective de l'hôte

Les parasites détournent à leur profit une partie de la nourriture de leur hôte : ils exercent sur lui une **action spoliatrice**.

Le développement de *Peronospora* dans les feuilles de luzerne ou les strongles digestifs des bovins entraînent des lésions des organes de leur hôte ; cette **action mécanique** renforce la précédente.

D'autres parasites, comme les vers intestinaux, émettent des **substances toxiques** pour l'hôte. Il arrive même que le parasite agisse sur le système reproducteur de l'hôte et en diminue la fertilité.

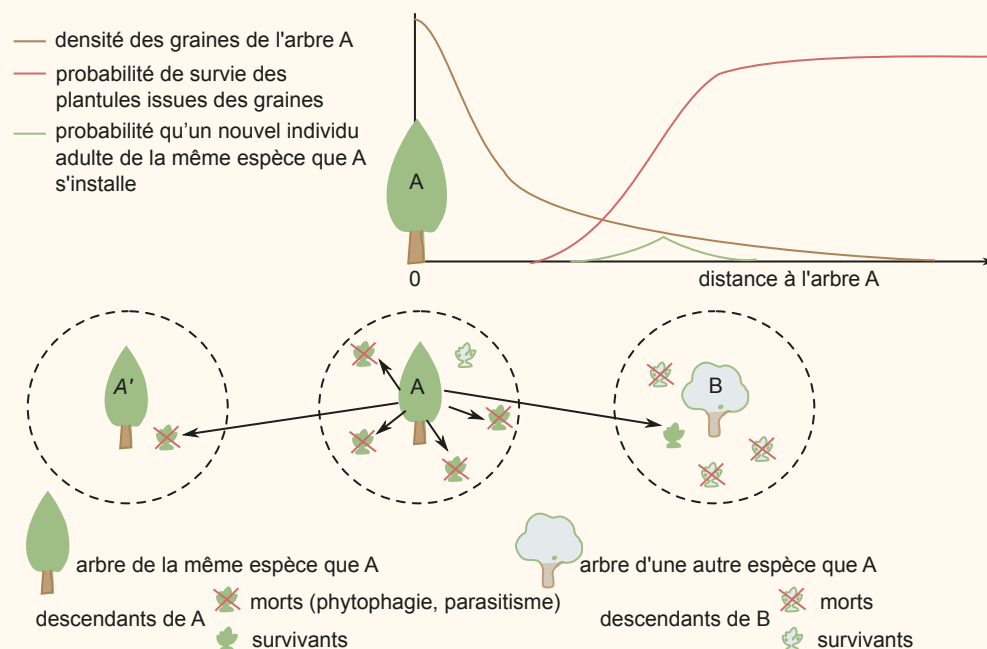
Si ces multiples effets négatifs peuvent s'avérer létaux à la longue, la mort de l'hôte ne survient qu'au terme d'une période de vie commune avec le parasite. Cependant, une forme de parasitisme apparaît comme une variante de la prédation : de nombreux insectes pondent dans le corps d'autres insectes, et leurs larves se développent en dévorant les organes de leur hôte de l'intérieur. On appelle ces animaux des parasitoïdes. Ils peuvent souvent être utilisés pour limiter les populations d'insectes ravageurs par une lutte biologique.

ZOOM 8

L'effet Janzen-Connell

Historique

Pour expliquer la très grande diversité des espèces d'arbres dans les forêts tropicales, D. Janzen (1970) et J. Connell (1971) ont proposé l'idée que certaines niches soient limitées par une succession d'interactions négatives aboutissant à ce que des arbres adultes inhibent le développement de jeunes plants de la même espèce dans leur voisinage.



Schématisme de l'hypothèse de Janzen-Connell.

Au voisinage d'un arbre d'une espèce A, on peut s'attendre à voir augmenter la densité des parasites et phytophages spécifiques de cette espèce. De ce fait, autour d'un arbre donné, l'espace est très défavorable à l'installation d'arbres de la même espèce ; elle est au contraire favorable à l'installation d'autres espèces. Ainsi l'abondance des espèces les plus communes diminue et de nouvelles s'installent, ce qui conduit à une diversité spécifique dans l'écosystème.



L'effet Janzen–Connell dans la prairie

Cet effet peut aussi s'exercer dans les prairies par l'intermédiaire du sol, qui est le support d'interactions entre les microorganismes et les plantes (négatives si les microorganismes sont des pathogènes mais aussi positives si les microorganismes sont engagés dans des relations mutualistes). La réduction (ou l'extension) de la niche de chaque espèce qui en résulte peut alors contribuer au maintien de la diversité spatiale des espèces dans l'écosystème, ou à une succession de communautés dans le temps, lorsque les micro-organismes pathogènes du sol entraînent un déclin d'une population et son remplacement par une autre population qui n'a pas les mêmes pathogènes.

ZOOM 9

Facteurs abiotiques et production primaire

Variations saisonnières de la production

La production primaire d'une prairie varie en fonction des saisons. À chaque saison, elle dépend de quelques **facteurs limitants**.

- En **hiver** la photosynthèse est avant tout limitée par la température et la faible intensité lumineuse.
- Au **printemps**, l'élévation de la température accroît l'absorption racinaire, la conductance stomatique dont dépendent la vitesse de circulation de la sève brute et l'intensité de la photosynthèse : la biomasse foliaire augmente. Le rythme d'apparition des feuilles, leurs vitesse et durée d'élongation sont augmentés. La multiplication végétative (tallage des poacées) est également favorisée. Le facteur limitant la productivité primaire reste la température. Chez la plupart des espèces prairiales, l'optimum thermique se situe entre 20 °C et 25 °C.
- En **été**, les températures excessives (supérieures à 25 °C) diminuent la photosynthèse : le stress hydrique entraîne la fermeture stomatique dans le cadre du maintien de l'équilibre hydrique.
- En **automne**, la baisse de la température, de l'éclairement ou de la durée des jours (photophase) peuvent être des facteurs limitants, en fonction des conditions météorologiques de l'année.

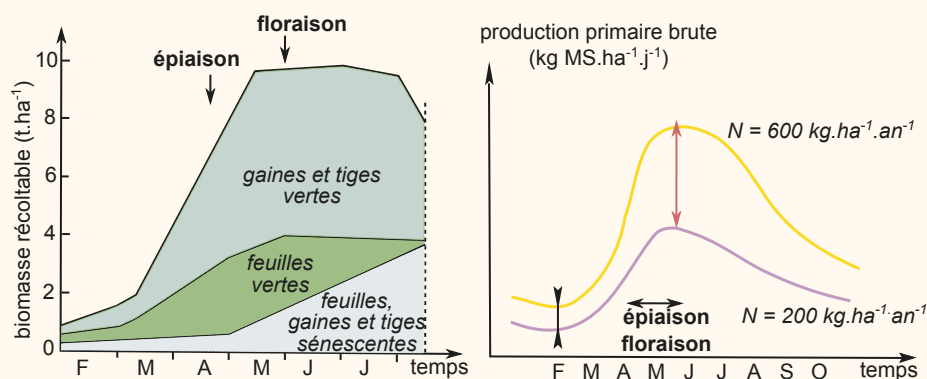
La production primaire n'est pas le seul paramètre qui intéresse l'éleveur. Tout au long de l'année, la digestibilité de l'herbe (notamment celle des tiges) et sa teneur en azote diminuent, du fait de la formation de tiges riches en cellulose durant la phase reproductive. L'exploitation des prairies doit ainsi prendre en compte les variations quantitatives et qualitatives de la production.

Modification de facteurs abiotiques par intervention humaine, la fertilisation

La fertilisation consiste à apporter à un agroécosystème des conditions favorables au développement des plantes, soit en améliorant la structure du sol (**amendement**), soit par apport de nutriment (**engrais**). Ces apports sont qualifiés d'**intrants**.

Les engrais apportent le plus souvent de l'azote sous forme d'ion nitrate (NO_3^-) ou ammonium (NH_4^+). L'azote est un macroélément constitutif des protides. Il favorise la croissance cellulaire, la synthèse des glucides et la constitution des réserves protidiques. L'efficacité des apports azotés sur la production primaire est maximale juste après la floraison (flèche rouge sur le graphique). Ces apports stimulent l'élongation des feuilles et l'efficacité de la photosynthèse.

Voir chapitre 16,
figure 16.4.



Production d'une prairie au cours d'une année et influence des apports en azote sur celle-ci.

MS : matière sèche ; épiaison : moment où l'inflorescence des poacées se dégage de la gaine de la dernière feuille ; floraison : mise en place de fleurs fonctionnelles

ZOOM 10

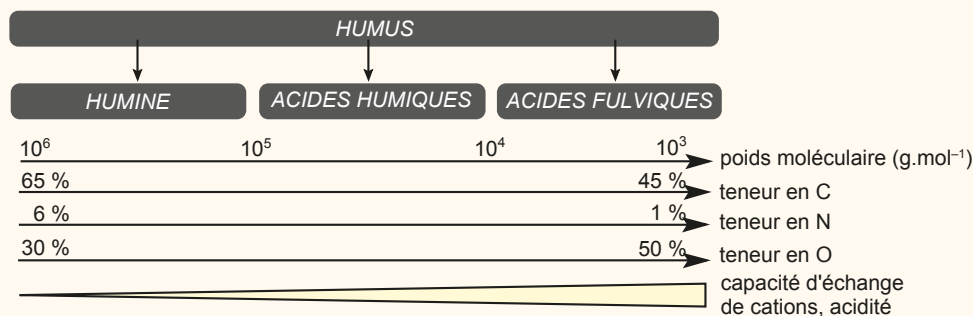
La minéralisation de la matière organique du sol

La matière organique du sol (hors fraction vivante) ou nécromasse

La couche superficielle dans laquelle des fragments végétaux sont encore identifiables est la **litière**.

Le reste de la nécromasse est constitué par des molécules organiques simples (oses, acides aminés...), par des biopolymères (amidon, cellulose, protéines, lignine...) et par les composés de l'**humus** (90 % de la matière organique du sol).

L'humus correspond à la matière organique spécifique du sol qui est représentée par des **composés de haut poids moléculaire**, avec notamment les acides fulviques, humiques et l'humine (de poids moléculaire croissant). Ces composés sont fréquemment associés à des particules argileuses, formant les **complexes argilo-humiques** déterminant pour la structure des sols. En effet, ces complexes sont chargés plutôt négativement et retiennent des ions qui peuvent être cédés aux végétaux.

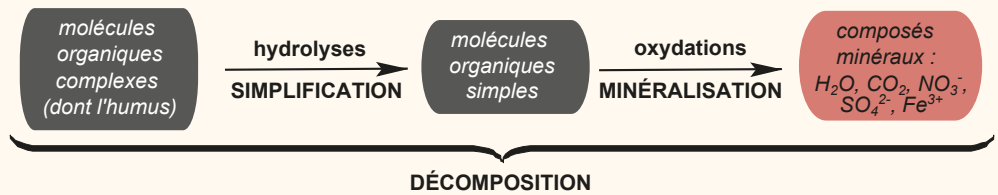


Caractéristiques des composés humiques.

La notion de décomposition

Fondamentalement, le terme traduit un retour de la matière organique dans laquelle les éléments (C, N) sont à l'état réduit à de la matière minérale dans lequel ils sont à l'état oxydé (CO_2 , NO_3^-) : la décomposition aboutit donc à une **minéralisation**. Elle associe deux processus très différents :

- la simplification moléculaire des polymères par **hydrolyse**, ce qui correspond à une digestion ;
- puis la minéralisation des composés simples obtenue par **oxydation** dans le catabolisme énergétique des organismes du sol.



Transformations associées à la décomposition de la matière organique.

Rôle de la biocénose du sol dans la décomposition de la matière organique

Le sol peut être considéré comme un véritable écosystème abritant une biocénose dont le réseau trophique dense est alimenté par la nécromasse.

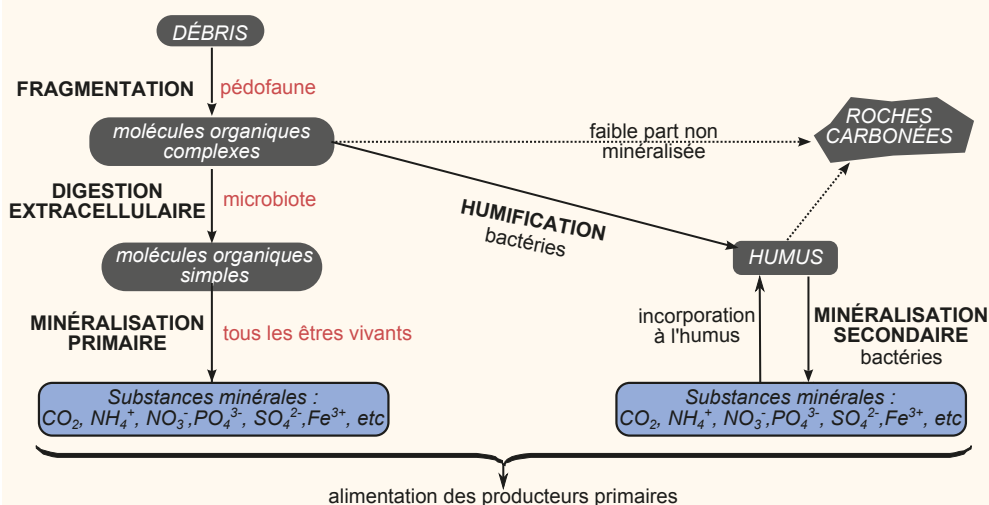
- La **pédofaune** correspond à l'ensemble des animaux vivant en surface ou dans la profondeur du sol. Selon la taille, on distingue différentes communautés (voir tableau).

Pédofaune d'une prairie pâturée.

Pédofaune	Phylums	Fonction principale	Régime alimentaire
Microfaune < 0,2 mm	Protozoaires Nématodes	Consommateurs de micro-faune ; stimulation de son renouvellement	Débris de végétaux, d'animaux (cadavres, déjections) Microflore
Mésafaune de 0,2 à 4 mm	Vers enchytréides Petits arthropodes : acariens, collemboles	Consommateurs de débris végétaux (fragmentation)	
Macrofaune > 4 mm	Lombrics Arthropodes de plus grande taille : araignées, myriapodes, insectes (fourmis, bousiers...)	« Ingénieurs de l'écosystème sol » : fragmentation de la matière organique, brassage et incorporation à la matière minérale ; porosité du sol	

Son action spécifique est double. Les animaux du sol **brassent la matière** dans l'ensemble du profil pédologique (exemple des lombrics) : ils augmentent la porosité du sol, et l'enrichissent en éléments minéraux. Ils préparent l'action des enzymes sécrétées par les microorganismes, en fragmentant les débris de la litière ce qui augmente les surfaces de contact. Les **détritivores** consomment les débris végétaux de toute sorte (feuilles, racines, bois mort) ; les **nécrophages** se nourrissent des cadavres des autres animaux ; les **coprophages**, des déjections animales (bouses, excréments).

Comme tous les êtres vivants de l'écosystème, ils contribuent à la minéralisation d'une partie de la matière organique par leur catabolisme énergétique.



Minéralisation et humification.

- Le **microbiote** (ou la microflore) comprend l'ensemble des micro-organismes du sol (bactéries et champignons).

Leur rôle est majeur dans la digestion des molécules organiques complexes, grâce à la sécrétion d'enzymes (hydrolases) dans le milieu extérieur (**exodigestion**). Leur diversité métabolique permet de digérer un grand nombre de molécules, dont les molécules des parois végétales (cellulose, hémicelluloses, pectates, lignine).

Ils réalisent aussi des **réactions minéralisatrices** diverses :

- par leur catabolisme énergétique (respiration ou fermentations diverses produisant CO_2) ;
- désaminations des acides aminés en ions ammonium (ammonisation qui ne correspond pas à une oxydation) ;
- oxydation des composés azotés dans des processus chimiosynthétiques (bactéries nitrifiantes) ;
- réduction des nitrates en N_2 dans les réactions de dénitrification (respiration anaérobie des bactéries dénitrifiantes dans laquelle NO_3^- est l'accepteur final des électrons).

Des synthèses bactériennes sont à l'origine de l'**humification**, ensemble de synthèses qui aboutissent aux composés de l'humus, molécules de plus en plus lourdes et complexes.

Une minéralisation en deux temps

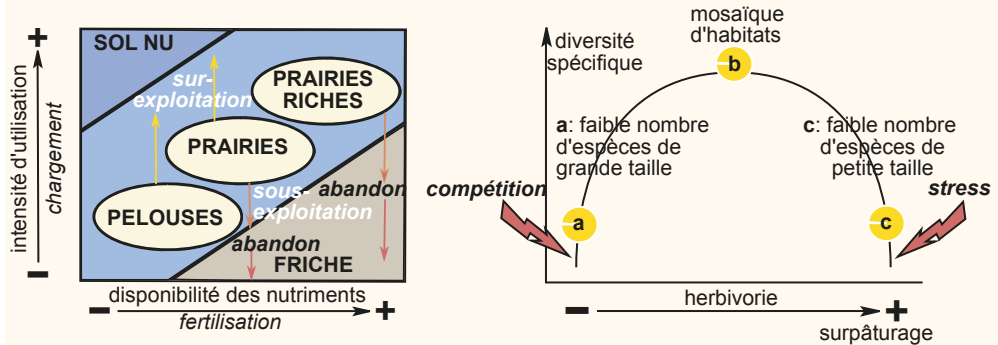
L'action séquentielle des décomposeurs aboutit à une minéralisation en deux temps. Tous les consommateurs de l'écosystème sol contribuent à la **minéralisation primaire rapide** (minéralisation annuelle d'environ 70 % de la matière d'un sol). Une **minéralisation secondaire lente** fait suite à l'humification : l'humus formé est lentement oxydé (1 % par an) par des actions bactériennes avec un temps de résidence de l'ordre de 1 000 ans du carbone humique. Les sols peuvent ainsi être des **puits de carbone**.

ZOOM 11

Perturbations anthropiques des écosystèmes

L'homme perturbe les écosystèmes en agissant sur les paramètres biotiques ou abiotiques.

Perturbation des écosystèmes d'origine biotique



Influence de la charge animale sur le devenir des prairies.

L'éleveur contrôle le niveau de perturbation de la prairie (« perturbation » au sens de destruction de biomasse). Le pâturage (ou la fauche) s'oppose à l'évolution progressive en éliminant les ligneux. À l'inverse, le **surpâturage** qui désigne une exploitation excessive de la prairie peut conduire à la dégradation de l'écosystème avec une perte importante de biodiversité (cas c sur la figure) et de son sol (retour à un sol nu susceptible de s'éroder). Cela peut aussi conduire à une modification du climat, avec une accentuation des mécanismes de désertification comme en zone sahélienne. Les effets du surpâturage dépendent bien sûr de l'importance du troupeau, mais aussi d'autres facteurs : une prairie dont le sol est riche (disponibilité des nutriments élevée) peut supporter une charge animale plus importante. À l'inverse, une sous-exploitation, du fait d'une importante compétition interspécifique diminue aussi la diversité spécifique (cas a de la figure). L'abandon du pâturage peut conduire à une friche et ainsi relancer une dynamique progressive.

De nombreuses espèces invasives introduites de manière volontaire ou involontaire dans les déplacements de l'homme, parviennent à établir des populations stables loin de leur biotope d'origine. On peut citer la renouée du Japon introduite depuis l'Asie, qui se développe sur les berges des rivières et dans les milieux humides et dont les populations denses éliminent localement les autres plantes.

Perturbation des écosystèmes d'origine abiotique

Les activités humaines peuvent aussi modifier les paramètres du biotope. Une importante fertilisation azotée ou l'épandage des déjections des animaux d'élevage, provoquent un enrichissement en nitrate des cours d'eau puis des zones littorales. Ces milieux aquatiques sont alors le siège d'un développement excessif des producteurs primaires aquatiques (phytoplancton, algues macroscopiques), ce qui correspond à l'**eutrophisation**. La décomposition de ces végétaux sous l'effet des oxydations bactériennes appauvrit les milieux aquatiques en dioxygène, ce qui entraîne la disparition des poissons. La putréfaction de ces algues, outre une mauvaise odeur, dégage des gaz à effet de serre (méthane) et de l'hydrogène sulfuré (H_2S) qui est très toxique voire mortel à forte concentration pour l'homme et des animaux domestiques. Ces rejets ont aussi de graves conséquences pour les acteurs locaux : impact négatif sur le tourisme et la valeur des biens immobiliers et dégradation de l'environnement des littoraux concernés.

DÉCOUVERTE 1

La lutte biologique

La lutte biologique consiste à s'attaquer à un être vivant cible, un ravageur des cultures, une plante dont on souhaite restreindre le développement, en utilisant des **auxiliaires choisis parce qu'ils interagissent négativement avec la cible**. La lutte biologique est souvent plus coûteuse, plus contraignante dans l'application et plus lente à se mettre en place que la lutte chimique, mais elle permet une gestion des agrosystèmes plus respectueuse de l'environnement.

Les auxiliaires utilisés

Ils peuvent être des **parasites** de la cible (virus, bactéries, champignons...) ; ce type d'auxiliaire présente souvent l'avantage d'être très spécifique de la cible. Les **insectes parasitoïdes** sont souvent utilisés : pour lutter contre la pyrale du maïs, on suspend des capsules libérant des millions de micro-hyménoptères, les trichogrammes, qui pondent dans les œufs de la pyrale ; les larves des trichogrammes tuent celles du ravageur. Les **prédateurs** (nématodes, arthropodes comme les coccinelles, mollusques, vertébrés), ou les **phytophages** dans le cas d'une cible végétale sont aussi des auxiliaires potentiels.

Trois approches différentes peuvent être distinguées.

La lutte biologique classique

Elle correspond à l'introduction d'auxiliaires spécifiques contre une cible qui peut être soit une espèce exotique envahissante (comme l'ambrosie, astéracée annuelle originaire d'Amérique du Nord), soit une espèce indigène qui pullule de façon cyclique (comme les pucerons, contre lesquels on commercialise des coccinelles). Une des difficultés consiste à s'assurer que les auxiliaires utilisés sont bien spécifiques vis-à-vis de la cible pour réduire le risque qu'ils ne s'attaquent à d'autres espèces.

La lutte biologique inondative

Elle fait appel à des biopesticides qui sont soit des bactéries ou des virus, soit des toxines produites par des organismes vivants (champignons, nématodes, bactéries). Ces produits sont capables de réduire à court terme la pullulation de la cible, sans persister à long terme dans les écosystèmes. Ainsi une bactérie très répandue dans les sols, le bacille de thuringe (*Bacillus thuringiensis*), qui produit une toxine insecticide (Bt), est l'insecticide le plus utilisé en lutte biologique. Les biotechnologies ont produit des plantes transgéniques, dites « Bt », capables de synthétiser elles-mêmes la toxine insecticide. Cependant, des études récentes montrent que la toxine Bt peut persister dans les écosystèmes et avoir des impacts sur des espèces non-cibles.

La lutte biologique par conservation

Cette approche plus récente vise à protéger les populations d'auxiliaires déjà présentes dans l'écosystème par l'aménagement de zones refuges. Par exemple, replanter des haies, aménager des perchoirs (piquets de clôture), ou des nichoirs pour les rapaces permet de développer leur population et de lutter contre les pullulations de campagnols terrestres, sources de gros dégâts aux prairies et aux cultures. « Reconstruire » ou favoriser le maintien de réseaux trophiques fonctionnels et complexes est le meilleur moyen de mettre en œuvre cette lutte biologique de conservation. C'est l'objet aussi de « solutions fondées sur la nature » qui cherchent à reproduire ces fonctionnements naturels pour réduire les conséquences d'événements négatifs sur l'homme.



Réviser

Résumé

L'**écosystème** est l'unité fonctionnelle de la biosphère dont les limites sont définies par celui qui l'étudie (observateur/expérimentateur). Une prairie est un écosystème, dont les producteurs primaires sont des plantes herbacées pérennes. La **biocénose**, ensemble des populations des différentes espèces, y compris microbiennes, forme avec le biotope les éléments de l'écosystème. La **richesse spécifique** est une mesure du nombre d'espèces. L'analyse de la diversité spécifique prend en compte l'effectif des espèces, leur nombre et la régularité (ou équitabilité) de distribution de l'effectif total entre les espèces de la biocénose. La structuration spatiale de l'écosystème dépend notamment de la stratification verticale de la végétation, des interactions avec le biotope et des interactions interspécifiques.

Au sein de l'écosystème, les espèces entretiennent entre elles des relations variées qui affectent notamment le fonctionnement des organismes et la structure de leurs populations. Ces relations peuvent être définies en fonction de leur effet sur la valeur sélective des organismes en interaction. On distingue ainsi le **mutualisme**, le **parasitisme**, la **prédation/phytophagie**, la **compétition** pour une ressource ou par interférence, le **commensalisme** et l'**amensalisme**. Il existe des formes d'interactions intermédiaires entre l'une ou l'autre de ces catégories. Ces relations interspécifiques restreignent (ou étendent pour les relations mutualistes) la niche écologique potentielle d'une espèce en une niche écologique réalisée.

Les facteurs du biotope et les facteurs biotiques agissent comme des filtres qui trient les espèces en fonction de la valeur de certaines de leurs caractéristiques, appelées **traits de réponse**. Il en résulte différents groupes fonctionnels au sein de la biocénose qui, par l'intermédiaire d'autres caractéristiques appelées **traits d'effet**, déterminent les propriétés des écosystèmes et les services qu'ils peuvent rendre aux sociétés humaines. Certaines espèces ont une importance particulière pour leur écosystème : les **espèces ingénieures** construisent le milieu ou modifient l'habitat pour d'autres espèces. Les **espèces clés de voûte** sont celles dont la disparition conduit à des modifications importantes de la structure des écosystèmes.

Les êtres vivants d'un écosystème sont les maillons de chaînes trophiques qui résument des relations de « mangeur à mangé ». Les diverses chaînes d'un écosystème sont interconnectées par le biais d'organismes polyphages en un **réseau trophique**. La complexité du réseau trophique est un indicateur de la biodiversité d'un écosystème. Différents niveaux trophiques sont distingués : **producteurs primaires**, **consommateurs** de rang divers et consommateurs décomposeurs. Divers paramètres caractérisent chaque niveau trophique : biomasse, production, productivité et rendements écologiques. Les bactéries et champignons du sol jouent un rôle primordial dans la décomposition de la matière organique morte, dont le stade ultime est la minéralisation. Le fonctionnement d'un écosystème naturel se traduit ainsi par un cycle de la matière. Lors des transferts d'énergie entre chaque niveau trophique interviennent d'importantes pertes (dissipation d'énergie thermique dans l'univers), responsables des faibles valeurs de rendements (au maximum 10 %). La symbiose, par les relations qu'elle instaure, optimise ces transferts en améliorant le couplage entre niveaux trophiques.

Les écosystèmes sont des structures dynamiques. Ils montrent une évolution naturelle progressive d'un stade pionnier à un stade mature, caractérisé par une formation forestière sous nos climats. Les paramètres fonctionnels évoluent également : la productivité d'un écosystème en équilibre est faible.

La structure et le fonctionnement d'un écosystème peuvent également être modifiés par l'action de l'homme. La résistance d'un écosystème est sa capacité à maintenir son état initial suite à une perturbation. La résilience désigne la capacité à retrouver un fonctionnement normal après une perturbation. Elle est fonction directe de sa biodiversité. Outre les aspects productifs, l'homme met en avant les services écosystémiques susceptibles d'améliorer son bien-être. La connaissance des aspects qualitatifs et quantitatifs des écosystèmes est un outil essentiel pour leur gestion.

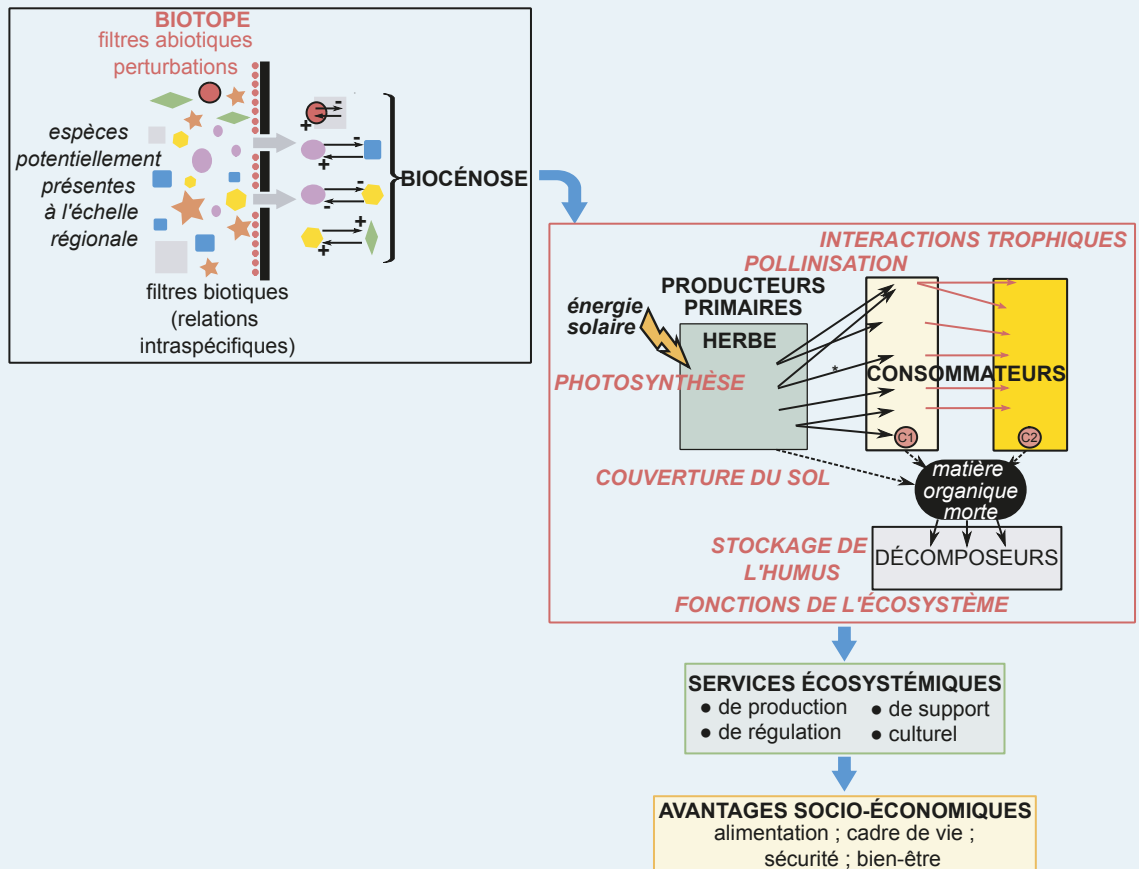


Figure de synthèse De la biodiversité fonctionnelle aux services écosystémiques.

Attention

- Ne confondez pas production et productivité, stress et perturbation dans la prairie ! Apprenez bien les définitions du vocabulaire spécifique de ce domaine nouveau pour vous.
- Réfléchissez aux conséquences d'une interaction interspécifique sur la valeur sélective des partenaires pour déterminer à quelle catégorie appartient cette interaction.
- Ne confondez pas une espèce ingénieure (ou architecte) et une espèce clef de voûte.
- Prenez conscience de l'importance des microorganismes dans les écosystèmes.
- Un écosystème est un niveau d'organisation du vivant : il possède une structure, un fonctionnement, des processus d'homéostasie.



S'entraîner

QCM de connaissances

- 1 Repérez les affirmations exactes à propos des poacées.
 - ☐ a. Ce sont des angiospermes dicotylédones.
 - ☐ b. Cette famille comprend seulement des plantes herbacées annuelles.
 - ☐ c. Elles se multiplient activement par multiplication végétative, encore appelée tallage.
 - ☐ d. Elles vivent en symbiose avec des bactéries qui fixent N_2 de l'air.
 - ☐ e. On en distingue plusieurs grands types fonctionnels dans les prairies.
 - ☐ f. Leur digestibilité par le bétail augmente au cours de la saison de végétation.
- 2 À la suite d'un prélèvement animal régulier, on constate que la masse des talles de ray-grass diminue alors que leur densité augmente.
 - ☐ a. Cette réponse réduit la quantité des tissus consommés par les phytophages ; c'est une réponse de défense.
 - ☐ b. Cette réponse diminue la probabilité d'une talle donnée d'être trouvée par un phytophage : c'est une réponse d'évitement.
 - ☐ c. Cette réponse réduit l'impact des phytophages sur la prairie : c'est une réponse de tolérance.
- 3 Identifiez les paramètres associés à leurs unités correctement exprimées.
 - ☐ a. Richesse spécifique : en euros.
 - ☐ b. Biomasse : en $t \cdot ha^{-1}$.
 - ☐ c. Production : en $t \cdot ha^{-1} \cdot an^{-1}$.
 - ☐ d. Productivité : en $t \cdot ha^{-1} \cdot an^{-1}$.
 - ☐ e. *Turn over* : sans unité.
 - ☐ f. Rendement écologique : sans unité.
 - ☐ g. Indice de Shannon : sans unité.
- 4 À propos du stade mature des successions écologiques.
 - ☐ a. Il correspond à ce qu'on appelle la végétation native.
 - ☐ b. Il est métastable.
 - ☐ c. Sa productivité est plus élevée que celle des stades juvéniles.
 - ☐ d. Sa biomasse est plus élevée que celle des stades juvéniles.
 - ☐ e. Sa biocénose comprend plus de stratégies r que celle des stades juvéniles.
 - ☐ f. En zone tempérée, il comprend 4 strates de végétation.
- 5 Soit deux écosystèmes A et B dont l'effectif est identique (100 individus) ; ils comprennent tous les deux 5 espèces. Dans l'écosystème A, l'effectif de chaque espèce est de 20 individus ; dans l'écosystème B, une espèce comprend 96 individus, et les quatre autres un individu chacune.
 - ☐ a. La richesse spécifique est identique pour les deux écosystèmes ; donc leur indice de Shannon et Weaver est identique.
 - ☐ b. La régularité (ou équitabilité) de l'écosystème A est égale à 1.
 - ☐ c. L'indice de Shannon et Weaver de l'écosystème B est égal à 32.

QCM à partir de documents

1 Effets de l'association avec des champignons mycorhiziens sur le chiendent.

Tableau 17.4 Comparaison de différents paramètres dans des cultures de chiendent mycorhizées ou non.

+ : augmentation pour les plants mycorhizés ; - : diminution pour les plants mycorhizés ; 0 : pas de différence entre les plants mycorhizés ou non

* L'efficacité d'utilisation de l'eau exprime le rapport de la matière sèche produite au volume d'eau transpiré pendant une période donnée

Variété	A	B	C	D	E
1. Biomasse des parties aériennes	0	0	0	0	0
2. Biomasse des racines	-	0	0	0	0
3. Largeur des feuilles	0	0	+	0	0
4. Concentration en phosphore dans les tiges	+	0	0	+	0
5. Concentration en phosphore dans les racines	0	0	0	0	0
6. Nombre de talles	0	0	-	0	+
7. Efficacité d'utilisation de l'eau*	+	0	+	-	0
8. Transpiration foliaire	0	0	0	0	0

1 Caractériser les relations interspécifiques entre différentes variétés de chiendent et les champignons mycorhiziens.

- ☐ a. L'association est bénéfique pour le champignon.
- ☐ b. L'association est positive pour la variété A : c'est du mutualisme.
- ☐ c. L'association est neutre pour la variété B : c'est du neutralisme.
- ☐ d. L'association est négative pour la variété C : c'est une compétition.
- ☐ e. L'association est positive pour la variété D : c'est du mutualisme.

2 À propos des rendements écologiques de ces deux consommateurs.

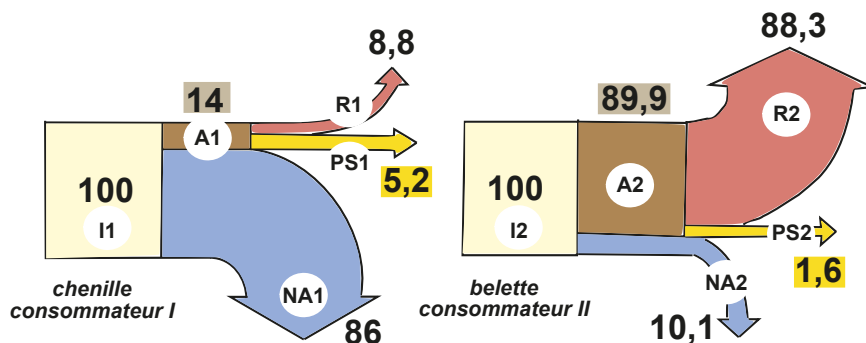


Figure 17.26 Rendements écologiques de deux consommateurs.

- ☐ a. Le rendement d'utilisation de la chenille est supérieur à celui de la belette.
- ☐ b. Le rendement d'assimilation de la chenille est de 8,8 %.
- ☐ c. La faible valeur du rendement d'assimilation de la chenille (environ 6 fois plus faible que celui de la belette) est liée au fait que la chenille est un phytophage.
- ☐ d. La faible valeur du rendement écologique de la belette (environ 3 fois plus faible que celui de la chenille) est liée au fait que la belette est un carnivore.

Sujets de synthèse

Structure et variations des niches écologiques.
L'évolution temporelle des écosystèmes.

Sujet sur documents (analyse et mise en relation)

1. Les vers de terre : des espèces ingénieuses

Les vers de terre constituent un groupe d'annélides dont font partie les lombrics et les vers du fumier (*Eisenia foetida*). Ils sont présents en abondance dans le sol (plusieurs centaines par m²). La présence de microorganismes dans un sol ingéré par un lombric a été évaluée et comparée à la composition de la terre dans son tractus digestif (Schönholzer F. & Hahn D., *FEMS Microbiology Ecology* 1999, 28 235-248).

- Pour les champignons du sol : sur $7\,700 \pm 1\,800$ µg ingérés, 900 ± 150 µg sont retrouvés dans l'œsophage mais aucun dans l'intestin ni les déjections.
- Pour les bactéries : le sol ingéré en contient $(50 \pm 1) \cdot 10^8$ contre $(63 \pm 8) \cdot 10^8$ dans l'intestin et les déjections ; il y a une réduction importante du nombre de bactéries pathogènes et une disparition totale des bactéries aérobies ingérées.

1 Quel est l'effet des vers sur le microbiote du sol ?

Des graines de concombre ont été mises à germer sous serre dans trois types de substrat : un compost de fumier de vache ensemencé par le ver *Eisenia*, un terreau sans ver et un mélange des deux précédents en volume 1:1. Plusieurs essais sont réalisés dans chaque condition et 150 graines sont mises à germer à chaque fois. Les résultats sont donnés dans le [tableau 17.5](#). Les incertitudes sont inférieures à 5 % dans tous les cas.

Tableau 17.5 Taux de germination de graines de concombre sur trois substrats.

Type de milieu	% germination à 10 jours	Longueur des plantes à 21 jours
Compost contenant <i>Eisenia</i>	95 %	15,3 cm
Mélange compost/terreau	92 %	13,7 cm
Terreau sans ver	75 %	8,9 cm

(D'après Hidalgo P. & al., <http://msucares.com/pubs/researchreports/tr22-6.htm>).

2 Quel est l'effet des vers sur la végétation qui se développe sur le sol ?

La porosité d'un sol reflète son aération. On constate une hausse de la porosité de 20 % dans un sol parcouru par des lombrics par rapport à un sol sans lombric.

Le pH d'un compost de fumier de mouton a été mesuré pendant 12 semaines avec ou sans ajout d'*Eisenia foetida*. Sans apport de vers, le pH, initialement de 9, a atteint la valeur de 8,2. En présence de ver de fumier, le pH mesuré au bout de 12 semaines est de 7,2.

La comparaison de la composition de la terre ingérée et des déjections de lombric est présentée par le [tableau 17.6](#).

3 Utilisez ces résultats pour expliquer les effets des vers sur la végétation et montrez qu'ils constituent une espèce ingénieuse.

Tableau 17.6 Concentration de quelques ions minéraux dans un sol et dans les déjections des vers qu'il abrite.

[Ion] ‰)	Masse dans le sol de surface	Masse dans les déjections de vers de terre
Mg ²⁺	0,162	0,492
NO ₃ ⁻	0,004	0,022
H ₂ PO ₄ ⁻	0,009	0,067
K ⁺	0,032	0,358

(D'après Albanell E. & al., *Biol Fertil Soil* 1988, 6 :266-269).

2. Dynamique de populations de trèfle blanc et de ray-grass associées dans une prairie

Dans les prairies, ray-grass anglais et trèfle blanc se trouvent fréquemment associés. La hauteur d'un plant de trèfle est comprise entre 5 et 15 cm ; celle d'un plant de ray-grass entre 10 et 50 cm. La dynamique des populations de ces deux espèces a été suivie pendant 5 ans sur des parcelles expérimentales dans lesquelles il était possible de mesurer les flux d'azote. Les semis de ray-grass anglais et de trèfle blanc, en culture pure ou en association, ont été réalisés au début de l'étude ; les parcelles étaient fauchées 4 fois par an. La figure 17.27 et le tableau 17.7 en présentent des résultats. La figure 17.28 présente les résultats d'une autre étude de la même association : le pourcentage de trèfle blanc dans l'association y est évalué lors de la repousse au printemps, en fonction de la production du ray-grass associé.

- 1 En mettant en relation les informations extraites de ces différents documents, caractérisez les interactions entre ray-grass et trèfle blanc.
- 2 Proposez un mécanisme susceptible d'expliquer la dynamique des populations de ces deux espèces mise en évidence par la figure 17.27.

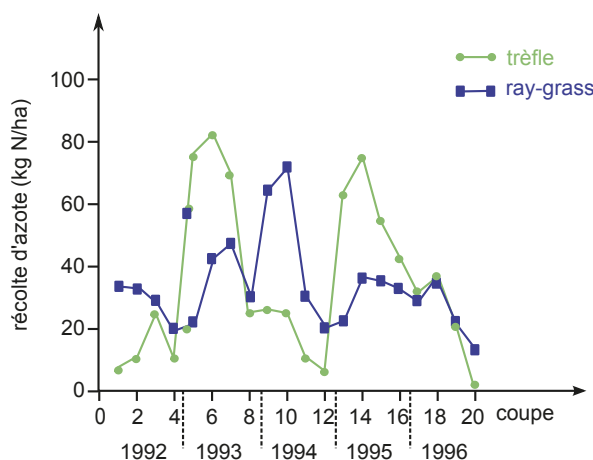


Figure 17.27 Récoltes d'azote dans le ray-grass et le trèfle associés.

(D'après Loiseau P. & al., Fourrages 2002, 169, 25-46). Résultats obtenus au cours de 20 coupes successives, sur une période de 5 ans après semis d'une association de ray-grass anglais et trèfle blanc.

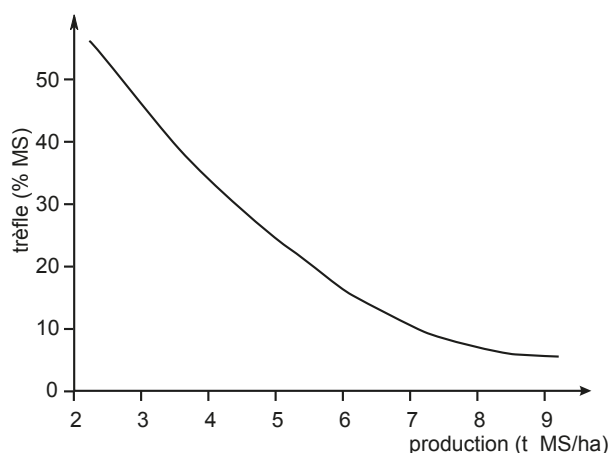


Figure 17.28 Évolution de la participation du trèfle en fonction de la production du ray-grass lors des repousses de printemps.

(D'après Leconte D. & Leau G, Fourrages 1993, 135, 383-387.)

Tableau 17.7 Récoltes annuelles d'azote obtenues sur les cultures pures ou associées.

	1992	1993	1994	1995	1996	Moyenne
Récoltes d'azote N (kg N/ha/an)						
Trèfle pur	220	380	256	468	218	277
Ray-grass pur	100	40	60	64	76	70
Trèfle associé	42	248	64	228	84	136
Ray-grass associé	112	140	184	124	96	132
Association	164	388	248	352	180	132
% trèfle dans l'association	25 %	64 %	26 %	65 %	47 %	51 %

(D'après Loiseau P. & al., Fourrages 2002, 169, 25-46)

Les populations et leur démographie

Activités pratiques

PLAN DU CHAPITRE

- 1 Étude expérimentale du modèle logistique
- 2 Modélisation informatique des variations d'effectifs d'une population

INTRODUCTION

La compréhension des mécanismes des variations démographiques d'une population vus dans le chapitre 16 nécessite :

- des relevés de terrain et des méthodes d'échantillonnage qui seront illustrées à propos de la végétation d'une prairie dans le TP 13 ;
- des suivis de populations simples en milieu contrôlé (culture d'*Escherichia coli*, § 1) afin de confronter les résultats expérimentaux et les modèles démographiques ;
- des modélisations numériques permettant de tester des hypothèses simples sur les facteurs de contrôle de la démographie et d'envisager des situations non réalisables *in vitro* (§ 2).

1

Étude expérimentale du modèle logistique

1.1 Mesures de la variation d'une population bactérienne en culture

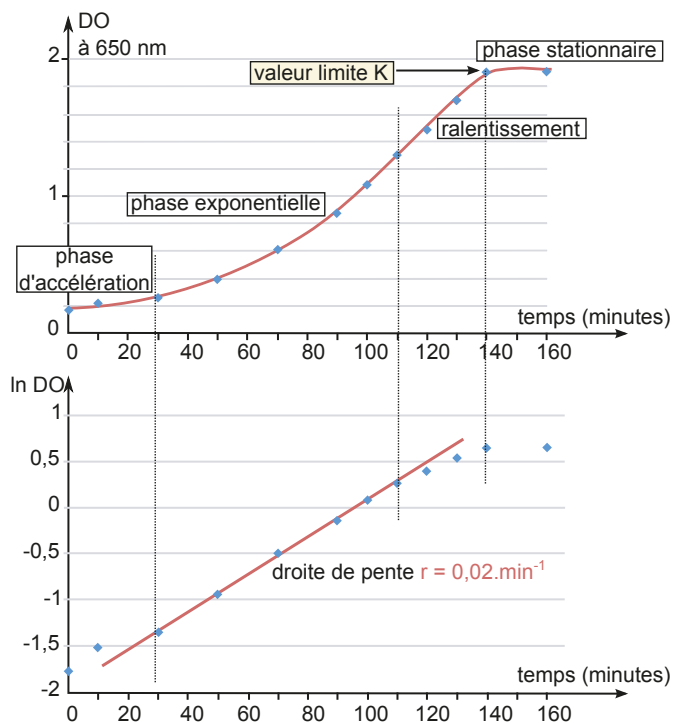
La souche *Escherichia coli* K12 ne présente aucun risque bactériologique et peut être mise en culture dans un milieu nutritif adapté (milieu cœur-cerveau). Le comptage des bactéries est alors réalisé indirectement grâce à la mesure de la densité optique de la culture.

Un erlenmeyer contenant 150 mL de milieu de culture est ensemencé au temps 0 avec 2 mL d'une suspension bactérienne fraîche et concentrée (environ 10^9 bactéries.mL⁻¹). L'erlenmeyer est placé dans un bain thermostaté à 40 °C. La densité optique (DO) est mesurée jusqu'à $t = 100$ min, puis toutes les 10 minutes jusqu'à $t = 140$, puis à $t = 160$ (tableau TP12.1) par spectrophotométrie à 650 nm. Jusqu'à une valeur de DO de 0,7, la mesure est proportionnelle à la concentration bactérienne : une unité de DO correspond à $7 \cdot 10^8$ bactéries.mL⁻¹. Il faut donc veiller à diluer la solution bactérienne si la DO excède 0,7. Les résultats sont rassemblés dans le tableau TP12.1.

Pour les mesures au-delà de 90 minutes, la solution bactérienne a été diluée d'un facteur 2 ou 3 avant mesure : la DO corrigée correspond à la DO mesurée multipliée par le facteur de dilution. Sur la courbe obtenue (figure TP12.1) on peut distinguer quatre phases : une phase d'accélération dans les premières 20 minutes, une phase de croissance rapide (de 30 à 110 minutes), un ralentissement conduisant à une phase stationnaire à partir de 140 minutes.

Tableau TP12.1 Mesures d'absorbance d'une culture de bactéries *E.coli* K12.

t (min)	0	10	30	50	70	90	100	110	120	130	140	160
DO mesurée	0,17	0,22	0,26	0,39	0,61	0,44	0,54	0,65	0,49	0,57	0,64	0,64
dilution	1	1	1	1	1	2	2	2	3	3	3	3
DO corrigée						0,88	1,08	1,30	1,47	1,71	1,92	1,92
ln DO	-1,75	-1,5	-1,33	-0,94	-0,5	-0,13	0,05	0,26	0,39	0,54	0,65	0,65

Figure TP12.1 Courbes de croissance logistique d'*Escherichia coli* K12.

La densité optique (DO) à 650 nm est proportionnelle à l'effectif de la population. Le calcul de $\ln DO$ permet de linéariser la courbe, ce qui facilite l'identification de la phase de croissance exponentielle.

1.2 Exploitation de la courbe et lien avec le modèle logistique

a) Croissance exponentielle et taux d'accroissement r

La courbe de la variation $\ln(DO) = f(t)$ est une droite entre 30 et 110 minutes. Cela signifie que la DO, donc la concentration bactérienne, augmente de **façon exponentielle** dans cet intervalle. L'effectif N augmente selon la relation : $N = N_0 \cdot e^{rt}$.

La droite $\ln(DO) = \ln(DO_0) + rt$ permet de déterminer r , égal à son coefficient directeur.

- **Calcul de r** : en prenant les deux points extrêmes de la droite à 30 et 110 minutes, on calcule

$$\text{le coefficient directeur : } r = \frac{0,26 - (-1,33)}{100 - 30} \approx 0,02 \text{ min}^{-1} \text{ soit } 1,2 \text{ h}^{-1}$$

- **Calcul du temps de génération** : c'est le temps nécessaire pour doubler la population.

Pendant la phase de croissance exponentielle, $N = N_0 \cdot e^{0,02t}$

Le temps de génération T est tel que $2N = N.e^{0,02T}$; donc $T = \frac{\ln 2}{0,02} \approx 35 \text{ min.}$

Dans les conditions de cette culture, un cycle de reproduction bactérienne dure en moyenne 35 minutes.

b) Capacité biotique du milieu K

À partir de 110 minutes, l'effectif tend vers un maximum : la population atteint la phase stationnaire. D'après la valeur de DO corrigée, qui vaut 1,92, on peut calculer la capacité biotique du milieu $K = 1,92 \times 7 \times 10^8 \approx 1,34 \times 10^9 \text{ bactéries.mL}^{-1}$.

2

Modélisation informatique des variations d'effectifs d'une population

Le logiciel *Populus* mis au point par l'Université du Minnesota (<https://cbs.umn.edu/populus>) regroupe différents modèles de simulation de la dynamique des populations.

2.1 Simulation d'une dynamique densité-dépendante

Utilisation du modèle logistique continu « Density-dependent growth » dans le menu « Single-species dynamics ».

On cherche d'abord à représenter la dynamique de deux populations de deux espèces différentes, sans interactions entre elles, en utilisant les paramètres du [tableau TP12.2](#) et un temps de simulation de 50 générations (temps exprimé en unité arbitraire u.a).

Tableau TP12.2 Paramètres démographiques de deux populations.

Population de l'espèce	N_0	K	r (u.a ⁻¹)
A	10	100	0,5
B	10	250	0,2

N_0 : effectif initial ; K : capacité biotique du milieu ; r : taux d'accroissement

La [figure TP12.2](#) est une capture d'écran du résultat de la simulation.

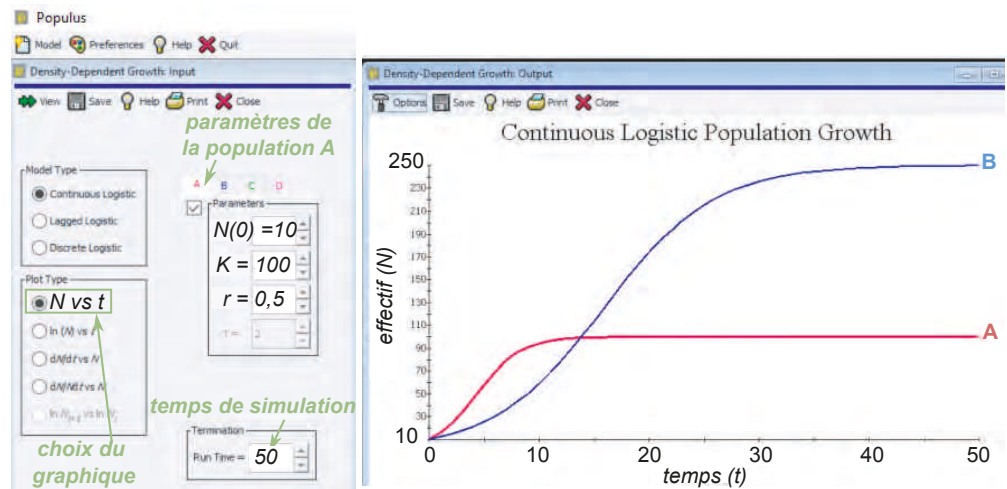


Figure TP12.2 Application du modèle logistique à 2 populations séparées (logiciel *Populus*).

La simulation B peut correspondre à la dynamique d'une **population à stratégie K**, si l'on néglige les variations d'effectifs autour de la capacité biotique du milieu lors de la phase stationnaire. La population A dont le taux d'accroissement r_A est supérieur à celui de B pourrait être à **stratégie r** ; cependant la simulation ne correspond pas à la situation réelle dans laquelle l'effectif d'une **population à stratégie r** reste toujours inférieur à la capacité biotique du milieu.

2.2 Simulation d'une compétition interspécifique

Utilisation du modèle Lotka-Volterra (« Lotka-Volterra Competition » dans le menu « Multi-species dynamics »).

a) Simulation de la compétition entre les populations de deux espèces différentes A et B

On cherche maintenant à simuler la dynamique des deux populations A et B qui seraient en compétition dans un environnement stable, selon un modèle logistique pour chacune, en ajoutant des coefficients de compétition interspécifique (notés α et β).

On utilise à nouveau les paramètres du [tableau TP12.2](#), et des coefficients de compétition $\alpha = \beta = 0,5$ (ce qui signifie que les populations A et B n'entrent en compétition que sur une partie des ressources) tout en conservant un temps de simulation de 50 générations.

La [figure TP12.3](#) est une capture d'écran du résultat de la simulation.

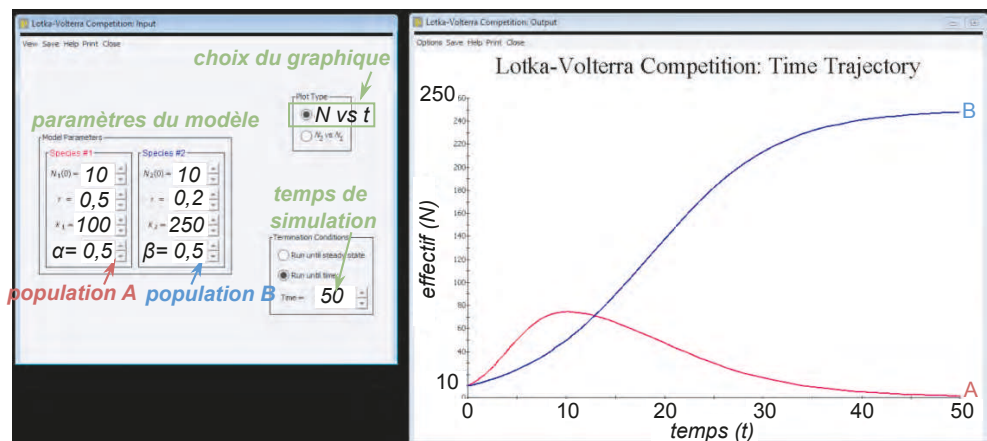


Figure TP12.3 Simulation d'une compétition interspécifique (*logiciel Populus*).

À la fin de la simulation, l'effectif de la population A est nul alors que celui de B a atteint la capacité biotique du milieu ($N_B = 250$). Il y a eu **exclusion compétitive** de A par B. Ce résultat pouvait être attendu : l'espèce B, stratégie K a une plus grande aptitude compétitive que l'espèce A, stratégie r.

b) Recherche par essais et erreurs des paramètres permettant une coexistence stable des deux populations

En faisant varier l'un après l'autre les paramètres démographiques, on peut chercher à simuler des situations dans lesquelles l'exclusion compétitive de la population A ne se produirait pas.

On peut ainsi faire varier successivement, le taux d'accroissement de la population A, la capacité biotique de B et les coefficients de compétition. Le [tableau TP12.3](#) donne le résultat de quelques simulations.

Tableau TP12.3 Résultats de diverses simulations de compétition interspécifique.

essai	valeurs des paramètres									
	Population de l'espèce A					Population de l'espèce B				
	$N_A(0)$	r_A	K_A	α	$N_A(\text{fin})$	$N_B(0)$	r_B	K_B	β	$N_B(\text{fin})$
1	10	0,5	100	0,5	0	10	0,2	250	0,5	250
2	10	0,05	100	0,5	0	10	0,2	250	0,5	250
3	10	0,5	100	0,5	0	10	0,2	200	0,5	200
4	10	0,5	100	0,5	20	10	0,2	180	0,5	170
5	10	0,5	100	0,5	40	10	0,2	150	0,5	130
6	10	0,5	100	0,1	80	10	0,2	250	0,1	240
7	10	0,5	100	1	0	10	0,2	150	1	150

N_A et N_B : effectifs ; r_A et r_B : taux d'accroissement ; K_A et K_B : capacités biotiques ; α et β : coefficients de compétition interspécifique.

En rouge, pour chaque essai, la valeur du paramètre qui a été modifié par rapport à l'essai 1 ; en vert, les effectifs finaux de la population A quand elle n'a pas été exclue par la compétition avec B.

- La comparaison des essais 1 et 2 montre que la **diminution du taux d'accroissement intrinsèque de la population A** (*i.e.* une compétition entre deux populations de stratégies K), ne permet pas la coexistence des populations des deux espèces : il se produit une exclusion compétitive de celle qui a la plus faible capacité biotique.
- La comparaison des essais 1, 3, 4 et 5 montre que la **diminution de la capacité biotique de la population de l'espèce B** (*i.e.* limitation accrue de la démographie de B par la compétition intraspécifique) permet d'obtenir la coexistence de A et B, si K_B est inférieur à 200.
- La comparaison des essais 1 et 6 montre que la diminution des **coefficients de compétition** (en restant dans l'hypothèse d'une compétition symétrique) permet aussi d'arriver à faire coexister les deux populations.
- À l'inverse, la coexistence n'est pas possible dans les conditions de l'essai 7, identiques à celle de l'essai 5 à l'exception des coefficients α et β qui ont été doublés. Donc deux populations qui n'exploitent que faiblement les mêmes ressources peuvent coexister plus facilement que deux populations dont les exigences sont très proches.

Ces simulations semblent montrer que la coexistence est possible à condition que **les effets de la densité-dépendance** (dont rend compte la capacité biotique K) sur la démographie d'une population **viennent limiter l'effet négatif qu'elle exerce sur l'autre population**.

c) Recherche des conditions de coexistence stable par la représentation

$$N_B = f(N_A)$$

On fixe les paramètres à des valeurs qui permettent d'obtenir un état stable avec coexistence des deux espèces (par exemple celles de l'essai 5 du [tableau TP12.3](#)). En choisissant le mode d'affichage « N_2 vs N_1 », on obtient, comme sur la courbe noire de la [figure TP12.4](#), la représentation des couples de valeurs prises simultanément par les deux effectifs N_A et N_B . Dans ce modèle, la relation utilisée pour simuler la variation d'effectif de la population A, s'écrit :

$$\frac{dN_A}{dt} = r_A N_A \frac{K_A - (N_A + \alpha N_B)}{K_A} \quad (\text{TP12.1})$$

Une condition nécessaire à la coexistence des deux populations, c'est que dN_A/dt soit nul, sans que N_A ne le soit. C'est le cas si le numérateur du membre de droite de l'égalité TP12.1 est nul.

On en déduit alors la relation affine entre N_A et N_B : $N_B = -\frac{1}{\alpha}N_A + \frac{K_A}{\alpha}$. C'est l'équation de la droite rouge de la figure TP12.4, qui donne les couples d'effectifs (N_A , N_B) pour lesquels la

population A est stable. De même la droite bleue donne les couples d'effectifs (N_A , N_B) pour lesquels la population B est stable. Une coexistence stable des 2 populations n'est possible que si les 2 droites se coupent (comme le montre la figure), donc si $K_B < K_A/\alpha$ (i.e. $K_B < 200$ dans cette simulation) et $K_A < K_B/\beta$ (i.e. $K_A < 300$). Pour parvenir à la coexistence de A et B, il est donc possible soit de moduler la charge biotique du milieu pour chaque population, soit l'intensité de la compétition entre les deux populations, comme cela a été montré par le tableau TP12.3.

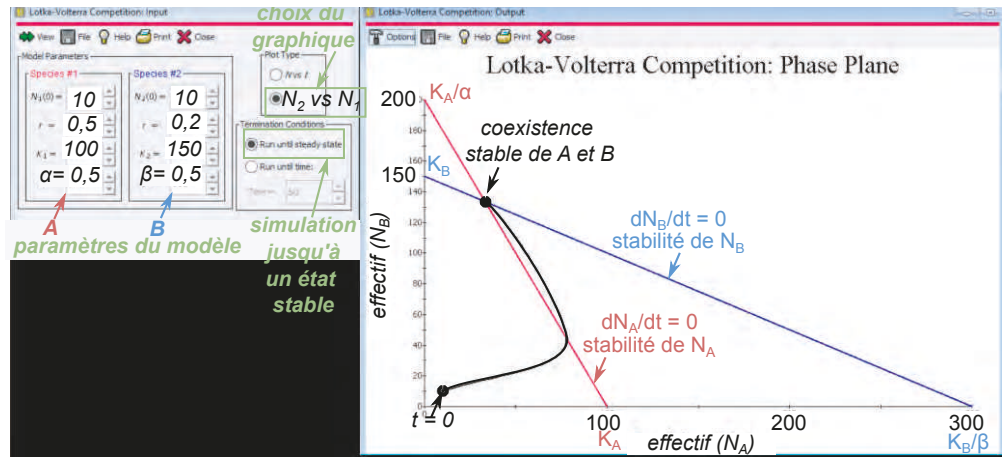


Figure TP12.4 Conditions de coexistence de 2 populations en compétition (logiciel Populus).

Ce modèle de simulation d'une compétition interspécifique est trop simpliste, d'abord parce qu'il modélise la compétition interspécifique par un coefficient constant, alors que les effets de cette interaction dépendent évidemment des effectifs respectifs des populations. Par ailleurs, la quantité de ressource disponible pour chaque population est elle aussi modélisée par une constante (la capacité biotique) alors que c'est une variable dynamique qui dépend de la consommation de chaque population et du renouvellement par le fonctionnement de l'écosystème.

Les écosystèmes

Activités pratiques

PLAN DU CHAPITRE

- 1 La diversité spécifique d'une prairie
- 2 Influence de la fertilisation azotée sur la biomasse des prairies
- 3 Production d'un écosystème et stockage de carbone

INTRODUCTION

L'étude des écosystèmes mobilise une diversité de méthodes dont des observations ou des prélèvements réalisés sur le terrain. Les données ainsi acquises constituent la base d'analyses pour évaluer les états ou les dynamiques des écosystèmes. Ce TP illustre la façon dont peuvent être exploités les données collectées :

- calculs d'indices pour caractériser la diversité spécifique d'une prairie (§ 1) ;
- calcul de la biomasse d'une prairie et de ses différents constituants (§ 2) ;
- estimation de la capacité d'un écosystème à stocker le carbone (§ 3).

L'influence de l'homme sur le fonctionnement des écosystèmes, par exemple via les pratiques de gestion, sera aussi envisagée à partir des différents exercices.

1 La diversité spécifique d'une prairie

Le **relevé botanique** permet de caractériser la végétation d'une prairie, en réalisant un inventaire des différentes espèces présentes, et en évaluant leur abondance relative à un moment donné sur une station écologique donnée. Ces données peuvent être exploitées en calculant des « **indices** » qui permettent de les agréger et d'en retirer des informations sur l'état de l'écosystème (indice de biodiversité) ou sur ses potentialités fonctionnelles (indice écologique).

Le relevé botanique se fait sur une zone considérée comme homogène à une saison où il est facile d'identifier les espèces (printemps ou début de l'automne). Comme il n'est pas envisageable de faire le relevé floristique de toute une prairie, on peut définir une aire minimale à étudier, censée contenir toutes les espèces représentatives de la parcelle, ou bien répartir des points de mesure aléatoirement ou en les espaçant régulièrement le long de lignes qui constituent des transects.

1.1 Influence d'un apport d'azote sur la diversité spécifique

Pour comparer l'impact des pratiques de fertilisation sur la végétation prairiale, on a procédé à des relevés floristiques (120 points de mesure) sur deux parcelles considérées comme équivalentes, à l'exception des apports en azote reçus : P1, témoin sans apport d'azote et P2, parcelle enrichie en azote. À chaque point de mesure, un coefficient d'abondance (entier compris entre 1 et 6) est attribué aux espèces présentes. La somme des coefficients attribués à chaque point de relevé est toujours égale à 6.

On note c_i , la somme des coefficients d'abondance d'une espèce i sur l'ensemble de la parcelle et C_{tot} la somme totale des coefficients attribués sur l'ensemble des points du relevé. C_{tot} est alors égal à 6 fois le nombre de points de mesure. Dans cette étude, $C_{\text{tot}} = 6 \times 120 = 720$. Le nombre d'espèces identifiées dans les parcelles, ou richesse spécifique, est noté S . Les données du relevé sont rassemblées dans le [tableau TP13.1](#).

Tableau TP13.1 Relevé floristique des deux parcelles.

	P1 : C_{i1}	P2 : C_{i2}	IS-VP (§ 1.2)
Agrostide commun	60	20	3
Crételle	15	0	2
Dactyle aggloméré	80	400	5
Fétuque rouge	70	0	2
Flouve odorante	35	0	1
Houlque laineuse	75	10	4
Pâturin commun	50	40	4
Ray-grass anglais	40	120	5
Vulpin des prés	10	0	3
Luzerne lupuline	10	0	3
Trèfle blanc	80	60	5
Achillée mille feuilles	40	10	2
Centauree jacée	15	0	0
Céraiste des champs	20	10	0
Grande oseille	10	30	0
Knautie d'Auvergne	10	0	0
Pissenlit	40	10	3
Plantain lancéolé	20	0	2
Stellaire	15	0	0
Véronique petit chêne	25	10	0
total C_{tot}	720	720	
richesse spécifique S	20	11	

IS-VP, indice de valeur pastorale est utilisé au § 1.2.

- À partir du tableau TP13.1, on peut évaluer la **diversité spécifique** de chacune des parcelles, en calculant l'**indice de Shannon et Weaver** : $H = - \sum_{i=1}^S p_i \cdot \log_2 p_i$; p_i est la fréquence relative de l'espèce i de la communauté.

Pour chaque espèce : $p_i = \frac{c_i}{C_{\text{tot}}}$.

En reportant les données du tableau TP13.1 dans un tableur, on obtient les résultats du [tableau TP13.2](#). L'indice de Shannon et Weaver est égal à l'opposé du total des colonnes 4 (P1) et 7 (P2).

Voir Chapitre 17,
Zoom 3

Tableau TP13.2 Calcul des indices de Shannon et Weaver des deux parcelles.

	Parcelle P1			Parcelle P2		
	p_i	$\log_2 p_i$	$p_i \cdot \log_2 p_i$	p_i	$\log_2 p_i$	$p_i \cdot \log_2 p_i$
Agrostide commun	0,08	-3,58	-0,30	0,03	-5,17	-0,14
Crételle	0,02	-5,58	-0,12	0,00		
Dactyle aggloméré	0,11	-3,17	-0,35	0,56	-0,85	-0,47
total	1,00		-3,99	1,00		-2,20

Le détail des calculs est donné à titre d'exemple pour les trois premières espèces du tableau TP13.1 ; les totaux de la dernière ligne sont calculés sur les vingt espèces.

On trouve ainsi un **indice de Shannon et Weaver beaucoup plus élevé pour la parcelle 1 sans apport d'azote ($H_1 = 3,99$) que pour la parcelle 2 enrichie en azote ($H_2 = 2,20$)**. Ceci s'explique par la richesse spécifique S plus forte de P1 ($S=20$) et la présence d'espèces avec un p_i faible (les valeurs très négatives de $\log_2 p_i$ conduisent alors à un indice H élevé).

- On calcule ensuite l'**indice de régularité** : $E = H/H_{\max}$ (tableau 13.3).

La diversité spécifique maximale $H_{\max}$ est celle d'une communauté qui aurait la même richesse spécifique S que celle que l'on étudie, avec une fréquence relative identique pour toutes les espèces. Alors p_i vaudrait $1/S$ et $H_{\max} = -\sum_{i=1}^S \frac{1}{S} \cdot \log_2 \frac{1}{S} = \log_2 S$.

Tableau TP13.3 Calcul des indices de régularité des deux parcelles.

	S	$H_{\max} = \log_2 S$	H	E
Parcelle P1	20	4,3	4,0	0,9
Parcelle P2	11	3,5	2,2	0,6

La régularité est elle aussi plus élevée dans la parcelle ne recevant pas d'apport en azote. Ces résultats tendent à montrer que l'apport d'azote diminue la diversité spécifique en sélectionnant un petit nombre d'espèces compétitrices qui exploitent à leur profit cet apport d'azote et excluent les espèces à croissance plus lente. **Les pratiques culturales augmentent l'effet de filtre** sur le pool d'espèces pouvant être présentes dans la région.

Voir chapitre 17,
figures 17.7 et 17.15

1.2 Indices écologiques

Pour caractériser une communauté prairiale par rapport à différents critères relatifs à son écologie ou à son utilisation, on définit des indices écologiques, basés sur la biologie des espèces présentes. Leur calcul nécessite deux types d'informations pour chaque espèce de la communauté : sa fréquence relative p_i (issue du relevé floristique) et un indice spécifique IS_i qui évalue ses performances au regard du critère choisi. Le **tableau TP13.1** donne ainsi, pour chaque espèce des deux parcelles, les indices spécifiques de « valeur pastorale » (IS-VP), qui intègrent la production, la valeur nutritive et l'appétibilité de l'espèce au regard de l'herbivore qui s'en nourrit. Ces indices ne reflètent en aucun cas la valeur intrinsèque de l'espèce qui, elle, est inestimable. L'IS-VP varie entre 0 (espèce sans valeur fourragère) et 5 (espèce à très fort potentiel fourrager). L'indice agrégé de valeur pastorale (VP) d'une parcelle reflète donc ses potentialités fourragères.

$$\text{Il se calcule par la relation : } VP = \frac{\sum_{i=1}^n (p_i \times 100) \cdot IS_i}{IS_{\max}}$$

Dans le cas des indices de valeur pastorale, $IS_{\max}$ est par construction égal à 5. En utilisant un tableur, on obtient les résultats suivants : $VP_1 = 61$ et $VP_2 = 89$.

La valeur pastorale de la parcelle P1 est assez bonne car elle contient à la fois des espèces bonnes fourragères (IS-VP = 5 ; dactyle, ray-grass, trèfle, pâturin) et des espèces considérées comme non fourragères (IS-VP = 0 ; centaurée, céraiste, etc.). La parcelle P2, où dominent les trois espèces dont l'indice spécifique est maximal, montre un excellent potentiel fourrager.

Ces résultats mettent en évidence **l'influence du mode de gestion sur la diversité spécifique** de la prairie et **l'influence de cette diversité sur les performances** de la prairie.

2 Influence de la fertilisation azotée sur la production primaire

2.1 Calcul de la biomasse sur pied à un stade phénologique donné

Début mai, cinq prélèvements de végétation sont effectués sur une surface de 0,25 m² dans chacune des deux parcelles. Deux sous-échantillons (SE) sont réalisés dans chaque prélèvement pour déterminer d'une part (SE1) la composition morphologique de la végétation à cette date, d'autre part (SE2) la proportion de matière verte dans la végétation. Le [tableau 13.4](#) donne les valeurs moyennes calculées sur les cinq prélèvements pour chaque parcelle.

Tableau TP13.4 Moyennes des masses sèches (MS) mesurées sur les deux parcelles.

	MS échantillon (g)	MS de SE1 (g)	MS limbes (g)	MS tiges et épis (g)	MS de SE2 (g)	MS vert (g)
Parcelle P1	72,24	10,84	4,81	2,88	9,16	6,71
Parcelle P2	137,44	20,62	5,12	11,14	9,38	6,65

Pour chaque prélèvement : MS de SE1 = MS limbes + MS tiges et épis + MS gaines (données non présentées) ; MS de SE2 = MS vert + MS matière sénescence (données non présentées).

- Les résultats de la colonne 2 du tableau TP13.4 permettent de calculer la **biomasse sur pied** B en t MS.ha⁻¹.

La biomasse sèche moyenne par échantillon est divisée par la surface échantillonnée (A = 0,25 m²) pour obtenir une biomasse sur pied en g MS.m⁻² qui est alors convertie en t MS.ha⁻¹ ([tableau 13.5](#) ; 1 t = 1.10⁶ g et 1 ha = 1.10⁴ m² ; d'où 100 g MS.m⁻² = 1 t MS.ha⁻¹).

Tableau TP13.5 Calcul de la biomasse sur pied des deux parcelles.

	MS moyenne (g)	A (m ²)	B (g MS.m ⁻²)	B (t MS.ha ⁻¹)
Parcelle P1	72,24	0,25	289	2,9
Parcelle P2	137,4	0,25	550	5,5

- Les résultats des colonnes 3 à 7 du tableau TP13.4 permettent le calcul la **masse des limbes verts** BV.

Des colonnes 3 et 4 du tableau TP13.4, on déduit le pourcentage moyen des limbes (%L_{moy}) dans la biomasse sur pied ; des colonnes 7 et 8, le pourcentage moyen de matière verte (%V_{moy}) par rapport à l'ensemble de la biomasse sur pied.

Il vient alors : $BV = B \times \%L_{moy} \times \%V_{moy}$.

Tableau TP13.6 Calcul de la biomasse des limbes verts des deux parcelles.

	%L _{moy}	%V _{moy}	BV (t MS.ha ⁻¹)
Parcelle P1	44	73	0,94
Parcelle P2	25	71	0,97



Voir chapitre 17,
Zoom 9

La biomasse de limbes verts est quasiment identique dans les deux parcelles bien que la biomasse totale de P2 soit deux fois plus importante que celle de P1. En effet, au début mai la parcelle P2, dont la végétation est dominée par les espèces plus productives et plus précoces, est à un stade phénologique plus avancé que la parcelle P1 : sa végétation comprend alors davantage de tiges et d'épis, moins digestes que celle de P1.

2.2 Influence de l'apport d'azote

Sachant que l'on a apporté 80 unités d'azote par hectare à la parcelle P2, on peut calculer l'augmentation de biomasse par unité d'azote : $\Delta B = \frac{BP_2 - BP_1}{\text{apport d'azote}}$. Le coût de l'unité d'azote est de 1 €, alors que la valeur d'un kg de MS d'herbe sur pied est de 0,10 €.

Une unité d'azote a donc permis un gain de biomasse d'environ 30 kg MS par hectare. Or économiquement, il faut un gain d'au moins 10 kg MS par unité d'azote pour que l'apport d'engrais soit justifié, ce qui semble le cas ici. Néanmoins, le § 1 a montré aussi que l'apport d'azote réduit la diversité floristique, ce qui impacte aussi les teneurs en composés secondaires (phénols, tanins, etc.) qui jouent sur les émissions de méthane ou les qualités organoleptiques et nutritionnelles des produits animaux. Des pratiques agroécologiques, consistant par exemple à favoriser les légumineuses, puis à restituer une partie de la matière organique à la biocénose du sol pour en favoriser le recyclage, pourraient être envisagées.

Ici la prairie P2 produit 5,5 tonnes en première coupe (tableau TP13.2), ce qui représente 2/3 de sa production ; sa production totale sera de 8 tonnes environ. On estime que la teneur en azote de cette biomasse est en moyenne de 1,5 % ; on exporte ainsi 120 unités d'azote chaque année. On estime que 15 à 20 % de légumineuses dans une prairie apportent de 80 à 120 unités d'azote par an. Comme il y a environ 8 % de trèfle dans biomasse (voir tableau TP13.1 : $60/720 = 8,33$), on peut considérer que les légumineuses apportent 40 à 50 unités d'azote, en plus des engrais. **Au final le bilan est globalement équilibré** : 120 unités d'azote exportées contre 120 unités d'azote apportés (80 par les engrais et 40 par la fixation par les légumineuses).

Le conseil sera de surveiller l'évolution du taux de trèfle qui peut vite baisser du fait de la compétition pour la lumière, et donc à terme déséquilibrer le bilan. Cet appauvrissement progressif se compensera par une baisse de production et permettra au trèfle de revenir ; inversement si l'exploitant augmente ses apports en azote il va accentuer la chute du trèfle et ne bénéficiera plus du service de fixation de l'azote ; son gain économique sera moindre (car il sera obligé d'apporter des engrais azotés). La compréhension du fonctionnement écologique permet d'affiner le conseil ; **la connaissance remplace les intrants** (base de l'agroécologie) !

3

Production d'un écosystème et stockage de carbone

3.1 Estimation de la production primaire nette d'une forêt

L'estimation de la production primaire d'un écosystème peut se faire par différentes méthodes.

- Des estimations successives de biomasse (figure TP13.1a) permettent de calculer la production en divisant la variation de biomasse par le temps qui sépare les deux mesures.
- Des tours à flux (figure TP13.1b) équipées de capteurs de CO₂ permettent la mesure en continu des échanges de carbone entre l'écosystème et l'atmosphère. Pendant la nuit (en l'absence de photosynthèse) on évalue ainsi la respiration de l'écosystème (R_e) ; pendant le jour, sont mesurés les échanges nets de carbone de l'écosystème (ENE).

On cherche à confronter les résultats du calcul de la production primaire nette obtenus à partir de ces deux types de données issues d'une plantation d'eucalyptus.

compartiment	variation de biomasse	production de litière
bois	8,6	1,4
feuilles	0,1	4,8
total aérien	8,7	6,2
total souterrain	2,4	5,1
total	PB = 11,1	PL = 11,3

1 tMS correspond à 0,5 tC

(a) Biomasse en tMS.ha⁻¹.an⁻¹

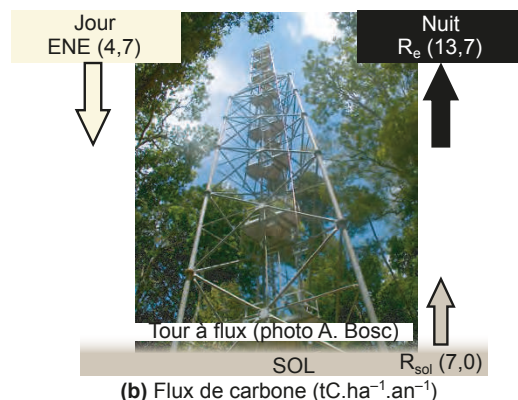


Figure TP13.1 Évaluation de la production d'une plantation d'eucalyptus au Congo.

(D'après Bonal D. & Saint-André L., *Les forêts : réservoir de carbone ?* SIA 2008)

PB : production de biomasse ; PL : production de litière ; ENE : échanges nets de l'écosystème ; R : respiration de l'écosystème (R_e), du sol (R_{sol}).

- À partir des mesures de biomasse (figure TP13.1a)

$PPN_a = PB + PL$; d'où $PPN_a = 22,4 \text{ t MS.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$, soit **$PPN_a = 11,2 \text{ tC.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$** .

- À partir des mesures de flux (figure TP13.1b) : $PPN_b = ENE + R_a$;

R_a, flux de carbone dû à la respiration des autotrophes, s'obtient par différence $R_a = R_e - R_{sol}$.

$PPN_b = ENE + (R_e - R_{sol})$, soit $PPN_b = 4,7 + (13,7 - 7,0) = \mathbf{11,4 \text{ tC.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}}$.

Les deux estimations PPN_a et PPN_b sont donc très proches. Le prélèvement de carbone dû à la photosynthèse des producteurs primaires est supérieur au rejet dû à la respiration de l'ensemble de la biocénose. Cet écosystème forestier se comporte comme un **puits de carbone**.

Voir ouvrage
de 2^e année

3.2 Stockage de carbone dans une forêt ou une prairie

En de nombreux endroits du globe, des forêts sont abattues et laissent la place à d'autres utilisations agricoles (cultures de soja, prairies...). Il est donc important de savoir si l'écosystème qui succède à la forêt présente la même capacité de compenser une partie des émissions anthropiques de CO₂.

La **figure TP13.2** permet de comparer cette capacité pour trois écosystèmes de Guyane française (une forêt native, une jeune prairie et une prairie ancienne).

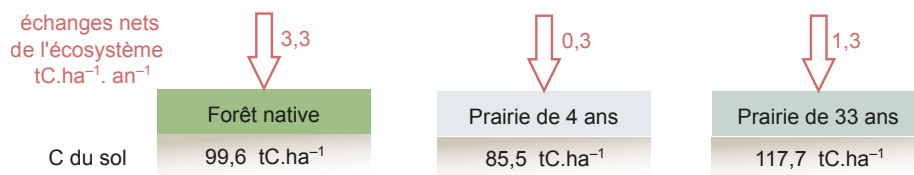


Figure TP13.2 Dynamique du stockage de carbone dans trois écosystèmes.

(D'après Stahl C. & al., *Global Change Biology* 2017, 3382-3392).

Ces résultats montrent que si la jeune prairie présente un bilan de carbone proche de la neutralité, la prairie ancienne est un puits de carbone, comme la forêt native, mais avec un flux annuel moindre. Cependant la quantité de carbone stockée dans son sol est plus importante que celle de la forêt. Ainsi, une gestion adaptée de l'écosystème qui remplace la forêt peut permettre de limiter les effets de la déforestation sur le cycle du carbone.