



CHAPITRE 57

Dynamique des écosystèmes

Aperçu du chapitre

- 57.1 Les cycles biogéochimiques
- 57.2 Le flux d'énergie dans les écosystèmes
- 57.3 Interactions au niveau trophique
- 57.4 Biodiversité et stabilité des écosystèmes
- 57.5 Biogéographie insulaire

Introduction

La Terre est un système relativement fermé pour ce qui concerne les substances chimiques. C'est cependant un système ouvert en termes d'énergie, parce qu'elle reçoit de l'énergie du Soleil aux longueurs d'onde visibles et proches du visible et qu'elle émet sans cesse de l'énergie thermique vers l'espace extérieur sous la forme de radiation infrarouge. Les organismes des écosystèmes interagissent de façon complexe en participant aux cycles des substances chimiques et en captant et dépensant de l'énergie. Tous les organismes, y compris les hommes, dépendent des activités spécialisées des autres organismes – plantes, algues, animaux, champignons et procaryotes, pour trouver les éléments essentiels à la vie. Les interactions entre les espèces définissent comment les agents chimiques et l'énergie se déplacent à travers les écosystèmes et comment les communautés se structurent.

57.1 Les cycles biogéochimiques

Objectifs

1. Définir les écosystèmes.
2. Citer quatre substances chimiques dont les interactions cycliques sont critiques pour les organismes.
3. Montrer comment les activités humaines perturbent ces cycles.

Un écosystème comprend tous les organismes vivant à un endroit particulier, ainsi que l'environnement abiotique (non vivant) à cet endroit. Les écosystèmes sont par essence dynamiques à plusieurs titres, comme la transformation de la matière et de l'énergie. Nous commencerons par la matière.

Les constituants atomiques des cycles de la matière au sein des écosystèmes

Au cours de la transformation biologique de la matière, les atomes qui la composent, comme le carbone et l'oxygène, conservent leur intégrité, bien qu'ils se retrouvent dans de nouveaux composés et que ces composés soient ensuite détruits. Il existe, sur la Terre, un nombre essentiellement fixe de chacun de ces atomes importants en biologie, et ils sont recyclés.

Tous les organismes édifient leur corps à partir d'atomes qui se trouvaient d'abord dans le sol, dans l'atmosphère ou dans d'autres organismes. Quand un organisme meurt, ses atomes ne sont pas altérés, ils sont disponibles pour d'autres organismes ou pour un retour à l'environnement abiotique. À cause du recyclage des atomes qui constituent la

matière, notre corps peut, au cours de notre vie, contenir un atome de carbone ou d'oxygène qui a fait partie un jour du corps de Jules César ou de Cléopâtre.

On dit que les atomes des différents éléments chimiques traversent les écosystèmes en passant par des cycles biogéochimiques, terme qui souligne le fait que les cycles des éléments chimiques n'impliquent pas seulement les organismes et les processus biologiques, mais aussi les systèmes et les processus géologiques (abiotiques). Les cycles biogéochimiques comprennent des processus se déroulant à des échelles très diverses, de la cellule à la planète, et ils peuvent aussi inclure des processus se déroulant sur diverses échelles de temps, de la seconde (réactions biochimiques) au millénaire (dégradation des roches).

Jusqu'à un certain point, les cycles biogéochimiques ne s'enferment pas dans des écosystèmes particuliers, mais ils franchissent généralement les frontières des écosystèmes. Par exemple, un écosystème peut importer ou exporter du carbone vers d'autres.

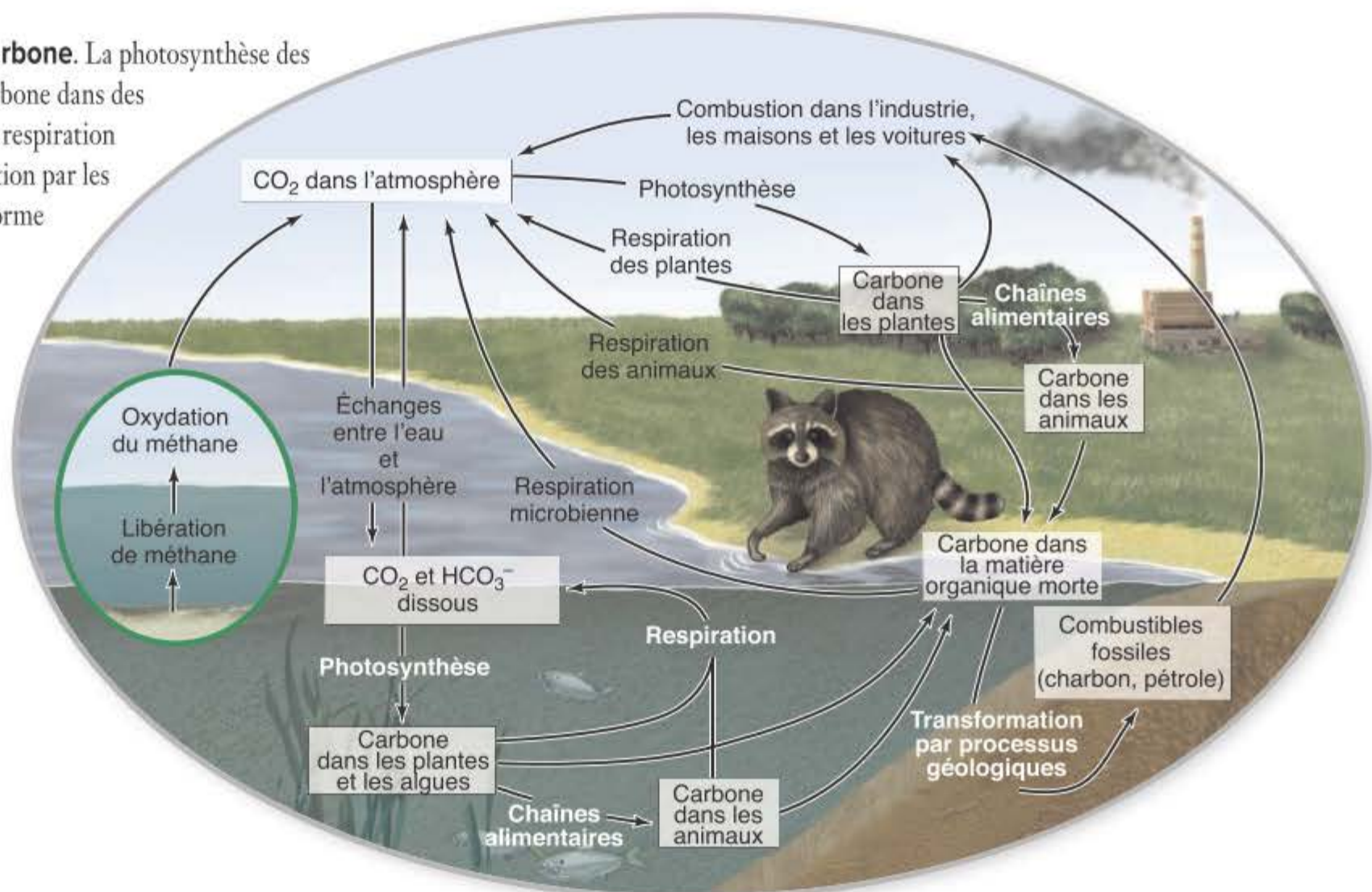
Dans cette section, nous envisageons les cycles des principaux éléments, ainsi que celui de l'eau. Nous donnerons aussi un exemple de cycles biogéochimiques dans un écosystème forestier.

Le cycle du carbone, base des composés organiques, intervient dans la plupart des écosystèmes

Le carbone est le constituant principal des organismes parce que ses atomes interviennent dans le squelette de toutes les molécules organiques (voir chapitre 3) ; le carbone représente près de 20 % du poids du corps humain. Pour la dynamique quotidienne des écosystèmes, le dioxyde de carbone (CO_2) est le composé carboné le plus important de l'environnement abiotique des organismes. Il représente 0,03 % du volume de l'atmosphère, ce qui signifie que l'atmosphère contient environ 750 milliards de tonnes de carbone. Dans les écosystèmes aquatiques, le CO_2 réagit spontanément avec l'eau pour former les ions bicarbonate (HCO_3^-).

Figure 57.1 Le cycle du carbone. La photosynthèse des

plantes et des algues incorpore le carbone dans des molécules chimiques organiques. La respiration aérobie des organismes et la combustion par les humains renvoient le carbone sous forme de dioxyde de carbone (CO_2) ou de bicarbonate (HCO_3^-). Les microbes méthanogènes vivant dans des microhabitats anaérobies, comme la vase du fond des étangs, peuvent produire du méthane (CH_4), gaz qui entre dans l'atmosphère et est graduellement oxydé en dioxyde de carbone (encadré entouré de vert).



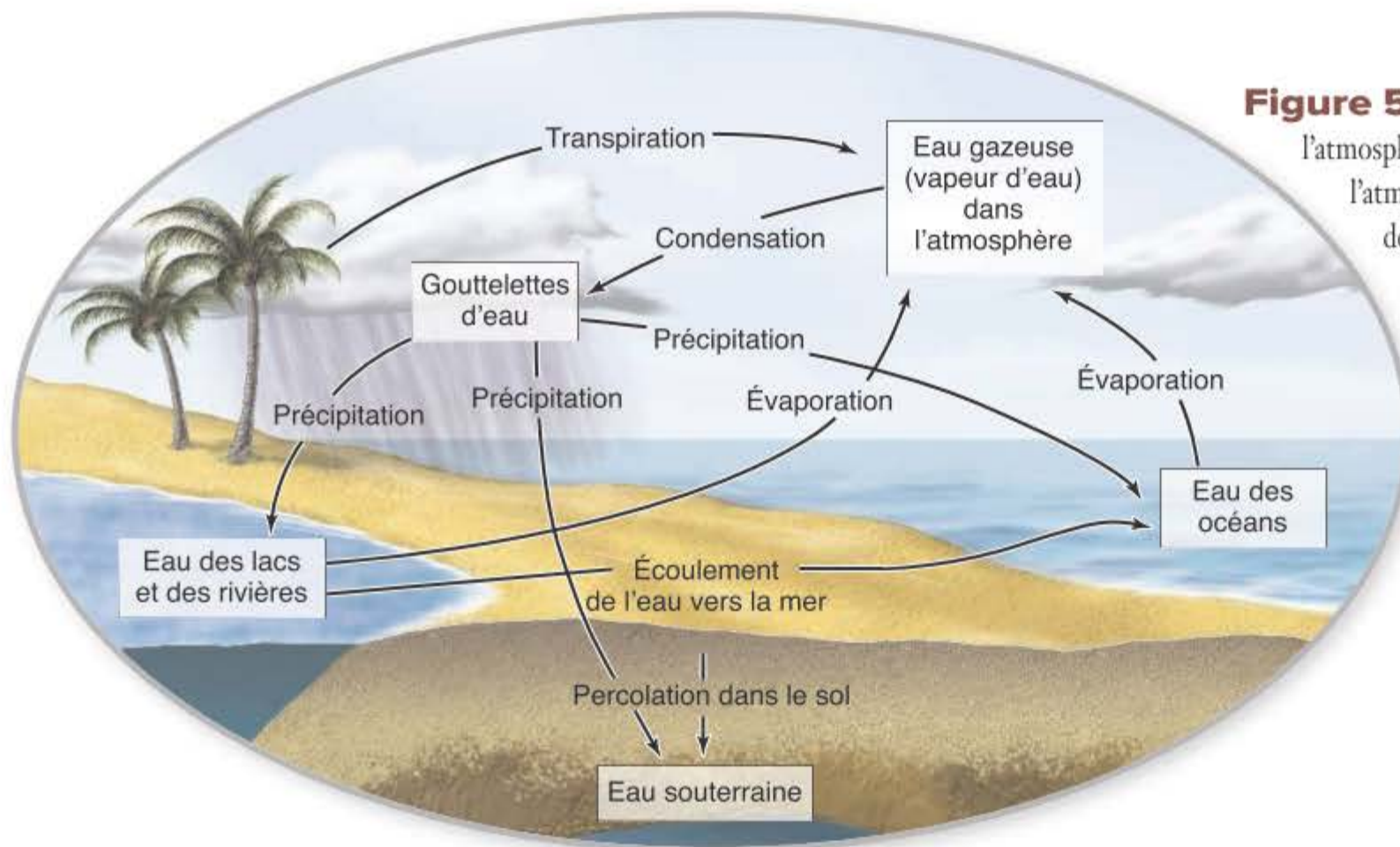


Figure 57.2 Le cycle de l'eau. L'eau va de l'atmosphère à la surface de la terre et retourne à l'atmosphère. Le soleil fournit la plus grande partie de l'énergie nécessaire à l'évaporation.

Le cycle de base du carbone

Comme le montre la figure 57.1, le cycle du carbone est simple. Dans les écosystèmes terrestres, les plantes et les autres organismes photosynthétiques prélèvent le CO_2 de l'atmosphère et l'utilisent dans la photosynthèse pour synthétiser les molécules organiques carbonées dont ils sont formés (voir chapitre 8). Ce processus est parfois désigné comme une fixation du carbone ; fixation se réfère aux réactions métaboliques qui transforment des composés gazeux en composés qui ne le sont pas.

Les animaux mangent les organismes photosynthétiques et édifient leurs propres tissus avec les atomes de carbone des composés carbonés ingérés. Pendant leur vie, les organismes photosynthétiques et les animaux obtiennent leur énergie en décomposant une partie de leurs molécules par la respiration cellulaire aérobie (voir chapitre 7). En même temps, ils produisent du CO_2 . La décomposition des organismes produit aussi du CO_2 . Revenus sous la forme de CO_2 , les atomes de carbone sont remis à la disposition de la photosynthèse pour produire de nouvelles molécules organiques (on parle de molécules « organiques » quand elles se trouvent au sein d'un organisme, tandis que les autres sont « inorganiques »).

Dans les écosystèmes aquatiques, le cycle du carbone est fondamentalement le même, sauf que le carbone inorganique est présent dans l'eau non seulement sous la forme de CO_2 dissous, mais aussi d'ions HCO_3^- , qui sont tous deux des sources de carbone pour la photosynthèse des algues et plantes aquatiques.

Les producteurs de méthane

Les microbes qui dégradent les composés organiques par respiration cellulaire anaérobie (voir chapitre 7) donnent une dimension supplémentaire au cycle global du carbone. Les méthanogènes, par exemple, sont des microbes produisant du méthane (CH_4) au lieu de CO_2 . Les écosystèmes humides où les méthanogènes vivent dans des sédiments privés d'oxygène sont une source importante de CH_4 . Le méthane entrant dans l'atmosphère est oxydé abiotiquement en CO_2 , mais le CH_4 isolé de l'oxygène peut persister longtemps.

Augmentation du dioxyde de carbone atmosphérique

Une autre dimension du cycle global du carbone est le fait que, sur le long terme, certaines parties du cycle peuvent se dérouler plus rapide-

ment que d'autres. Ces différences de vitesse ont en général été relativement faibles d'année en année ; sur une année, la quantité de CO_2 provenant de la décomposition des molécules organiques correspond à peu près à la quantité de CO_2 utilisée pour la synthèse de nouvelles molécules organiques.

De faibles décalages peuvent cependant avoir des conséquences graves s'ils se poursuivent pendant de nombreuses années. Les réserves de charbon actuelles du globe se sont constituées pendant les époques géologiques. Des composés organiques comme la cellulose se sont accumulés parce que leur synthèse était plus rapide que leur décomposition, et ils ont été transformés en combustibles fossiles par des processus géologiques. La plupart des scientifiques pensent que les réserves de pétrole du monde se sont constituées de la même manière.

Aujourd'hui, la combustion par l'homme des combustibles fossiles crée des déséquilibres importants dans le cycle du carbone. Le carbone qui a mis des millions d'années pour s'accumuler dans les réserves de combustibles fossiles revient rapidement dans l'atmosphère, élevant chaque année la concentration de CO_2 dans l'atmosphère et participant au risque de réchauffement global (voir chapitre 58).

La disponibilité de l'eau est fondamentale pour les écosystèmes terrestres

Le plus familier de tous les cycles biogéographiques est celui de l'eau, illustré à la figure 57.2. Toute vie repose sur la présence de l'eau. La plupart des organismes sont essentiellement composés d'eau – par exemple, l'eau représente environ 60 % du poids du corps adulte des humains. La quantité d'eau disponible dans un écosystème détermine souvent la nature et l'abondance des organismes présents, comme le montre la différence entre les forêts et les déserts (voir chapitre 58).

Tout cycle biogéochimique possède ses propres caractéristiques. Le cycle de l'eau se distingue par le fait que l'eau n'est pas un élément, mais un composé, et qu'elle peut donc être synthétisée et décomposée. Elle est synthétisée pendant la respiration cellulaire aérobie (voir chapitre 7) et scindée chimiquement pendant la photosynthèse (voir chapitre 8). Ces processus se déroulent généralement à peu près au même rythme, et la quantité d'eau dans la biosphère est donc relativement constante.

Le cycle de base de l'eau

Une partie essentielle du cycle de l'eau provient de l'évaporation dans l'atmosphère de l'eau liquide de la surface terrestre. Le passage de la forme liquide à la forme gazeuse de l'eau demande beaucoup d'énergie thermique, ce qui explique pourquoi l'évaporation est plus rapide quand le rayonnement solaire frappe une surface.

L'évaporation est directe à la surface des océans, des lacs et des rivières. Dans les écosystèmes terrestres, cependant, environ 90 % de l'eau qui arrive à l'atmosphère passe par les plantes. Les arbres, l'herbe et les autres plantes prélèvent l'eau du sol par leurs racines et l'eau s'évapore de leurs feuilles et d'autres surfaces par la transpiration (voir chapitre 37).

L'eau évaporée se trouve dans l'atmosphère sous une forme gazeuse. Elle peut cependant se condenser sous une forme liquide, surtout à cause du refroidissement de l'air. La condensation de l'eau gazeuse (vapeur d'eau) en gouttelettes ou en cristaux entraîne la formation des nuages et, si les gouttelettes ou les cristaux sont assez volumineux, ils tombent à la surface de la Terre sous la forme des précipitations (pluie ou neige).

L'eau du sol

Beaucoup moins évidente que l'eau de surface, que nous voyons dans les rivières, les lacs et les étangs est l'eau du sol. Cette eau se trouve dans les **aquifères**, couches souterraines perméables de roches, de sable et de gravier souvent saturées en eau. L'eau du sol est le plus important réservoir d'eau dans beaucoup de parties du monde : elle représente par exemple plus de 95 % de toute l'eau douce des États-Unis.

Il existe deux formes de l'eau du sol. Les couches supérieures constituent la nappe phréatique, où l'eau n'est pas confinée, en ce sens qu'elle s'écoule dans les rivières et est partiellement accessible aux plantes, mais on peut y accéder par des puits. Les parties inférieures sont confinées et généralement hors d'atteinte pour les rivières et les plantes. La nappe phréatique est rechargée par l'eau qui percole de haut en bas, entre autres à partir des précipitations. L'eau s'écoule beaucoup plus lentement dans les aquifères qu'en surface, de l'ordre de quelques millimètres à un mètre par jour.

Aux États-Unis, l'eau souterraine fournit environ 25 % de l'eau destinée à tous les usages et assure la fourniture d'eau potable à environ 50 % de la population. Dans les grandes plaines du centre des États-Unis, l'aquifère d'Ogallala est exploité de façon extensive comme source d'eau pour les besoins agricoles et domestiques. Cet aquifère s'épuise plus rapidement qu'il ne se recharge – déséquilibre local du cycle de l'eau –, ce qui constitue une menace grave pour la production agricole de la région. Les mêmes risques existent dans beaucoup de régions sèches du globe.

Modifications des écosystèmes provoquées par des changements du cycle de l'eau

L'eau est à ce point essentielle pour la vie que si sa disponibilité est modifiée dans un écosystème, la nature de celui-ci peut être radicalement altérée. Ces modifications ont été fréquentes au cours de l'histoire géologique du globe.

Prenons, par exemple, l'écosystème de la plaine de Serengeti en Tanzanie, bien connu pour ses étendues herbeuses apparemment sans fin occupées par de grands troupeaux d'antilopes et d'autres herbivores. Les savanes semi-arides actuelles étaient des forêts pluviales il y a 25 millions d'années. À partir de cette époque, des montagnes comme le Kilimanjaro se sont soulevées entre les forêts et l'Océan Indien d'où venait l'humidité.



Figure 57.3 La déforestation interrompt le cycle de l'eau.

La déforestation dans les régions tropicales a des conséquences graves, comme cette érosion à grande échelle dans la région amazonienne du Brésil.

dité. À cause de ces montagnes, les vents venant de l'Océan Indien ont été repoussés vers le haut, l'air s'est refroidi et la plus grande partie de l'eau est tombée sous forme de précipitations avant d'atteindre les forêts pluviales. Le pays est devenu beaucoup plus sec et les forêts se sont transformées en savanes.

Aujourd'hui, les activités humaines peuvent modifier le cycle de l'eau assez profondément pour entraîner des changements importants dans les écosystèmes. C'est le cas des déboisements dans les forêts pluviales. Dans les forêts pluviales tropicales en bon état, plus de 90 % de l'humidité qui tombe sous forme de pluie sont absorbés par les plantes et retournent à l'atmosphère par transpiration. Dans le vrai sens du terme, les plantes créent leur propre pluie. L'humidité qui retourne à l'atmosphère retombe sur les forêts.

Quand les hommes coupent ou brûlent la forêt pluviale dans une région, le cycle local de l'eau est rompu. L'eau qui tombe sous forme de pluie s'écoule dans les rivières au lieu de former des nuages et de revenir aux forêts. C'est ce qui se passe aujourd'hui dans beaucoup de forêts pluviales tropicales (figure 57.3). Dans de vastes régions du Brésil, par exemple, des forêts tropicales luxuriantes ont été transformées au vingtième siècle en désert semi-aride, privant beaucoup d'espèces végétales et animales rares de leur habitat d'origine.

Le cycle de l'azote dépend de la fixation de l'azote par des microbes

L'azote fait partie de toutes les protéines et acides nucléiques et tous les organismes en ont besoin en quantité importante ; les protéines contiennent 16 % d'azote en poids. Dans beaucoup d'écosystèmes, l'azote est l'élément chimique le moins disponible face aux besoins des organismes. C'est un paradoxe, puisque l'azote représente 78 % du volume de l'atmosphère.

Disponibilité de l'azote

Comment l'azote peut-il être aussi peu disponible alors que l'atmosphère en contient autant ? La réponse est que l'azote de l'atmosphère est sous sa forme élémentaire – des molécules d'azote gazeux (N_2) – et que la grande majorité des organismes, y compris toutes les plantes et les animaux, sont incapables de l'utiliser sous cette forme.

Pour les animaux, la source finale d'azote se trouve dans les composés organiques synthétisés par les plantes, les algues ou d'autres microbes. Les animaux herbivores, par exemple, consomment des protéines de plantes ou d'algues et utilisent les acides aminés contenant l'azote pour la synthèse de leurs propres protéines.

Les plantes et les algues utilisent plusieurs composés azotés simples comme sources d'azote pour la synthèse des protéines et des autres composés organiques azotés de leurs tissus. Deux sources d'azote fréquentes sont l'ammoniac (NH_3) et les ions nitrate (NO_3^-). Comme on l'a vu au chapitre 38, certains procaryotes peuvent synthétiser l'ammoniac et le nitrate à partir du N_2 de l'atmosphère et constituer ainsi une partie du cycle de l'azote qui ouvre aux plantes et aux algues l'accès à l'azote atmosphérique (figure 57.4). D'autres procaryotes transforment NH_3 et NO_3^- en N_2 et le rendent inaccessible. L'équilibre entre les activités de ces deux types de microbes détermine l'accessibilité de l'azote pour les plantes et les algues.

Fixation microbienne de l'azote, nitrification et dénitrification

La synthèse de composés azotés à partir de N_2 est la **fixation de l'azote**. La première étape de ce processus est la synthèse de NH_3 à partir de N_2 ,

et les biochimistes appliquent parfois spécifiquement ce terme de *fixation de l'azote* à cette première étape. Après la synthèse de NH_3 , d'autres procaryotes en oxydent une partie en NO_3^- : c'est la **nitrification**.

Certains genres de procaryotes sont capables de fixer l'azote grâce à un système enzymatique, le complexe de la nitrogénase (ou complexe de gènes *nif*; voir chapitre 28). La plupart de ces microbes sont autonomes, mais sur la terre ferme, certains ont des relations symbiotiques avec les racines des légumineuses, des aulnes, des myrtes et d'autres plantes.

D'autres procaryotes (bactéries et archées) sont capables de convertir l'azote de NO_3^- (ou d'autres gaz azotés comme N_2O) en N_2 : c'est la **dénitrification**. L'ammoniac peut être dénitrifié indirectement en étant transformé d'abord en NO_3^- , puis en N_2 .

Déchets azotés et utilisation des engrais

Quand ils décomposent les protéines par leur métabolisme, la plupart des animaux excrètent l'azote sous forme de NH_3 . Les humains et les autres mammifères excrètent l'azote sous forme d'urée dans leur urine (voir chapitre 50) ; plusieurs types de microbes transforment l'urée en NH_3 . Le NH_3 excrété par les animaux peut être repris par les plantes et les algues comme source d'azote.

Les populations humaines modifient radicalement le cycle global de l'azote en répandant des engrais sur les pelouses et dans les champs. Les engrais contiennent des formes d'azote fixé utilisables par les plantes, comme les sels d'ammonium (NH_4^+) fabriqués industriellement à partir de l'azote atmosphérique. En partie à cause de la fabrication des engrais, les humains ont pratiquement doublé les transferts de N_2 sous des formes utilisables dans les sols et les eaux.

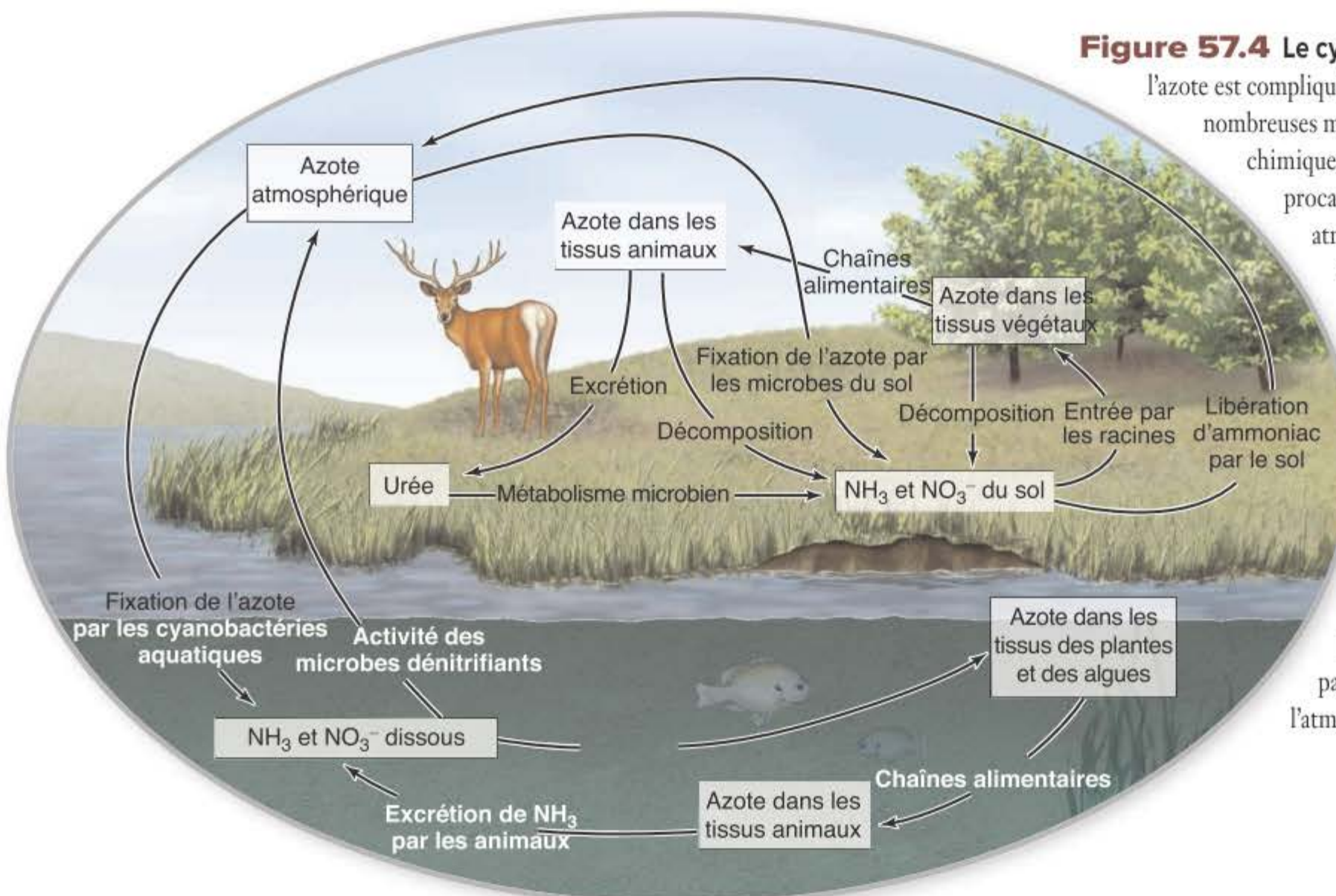
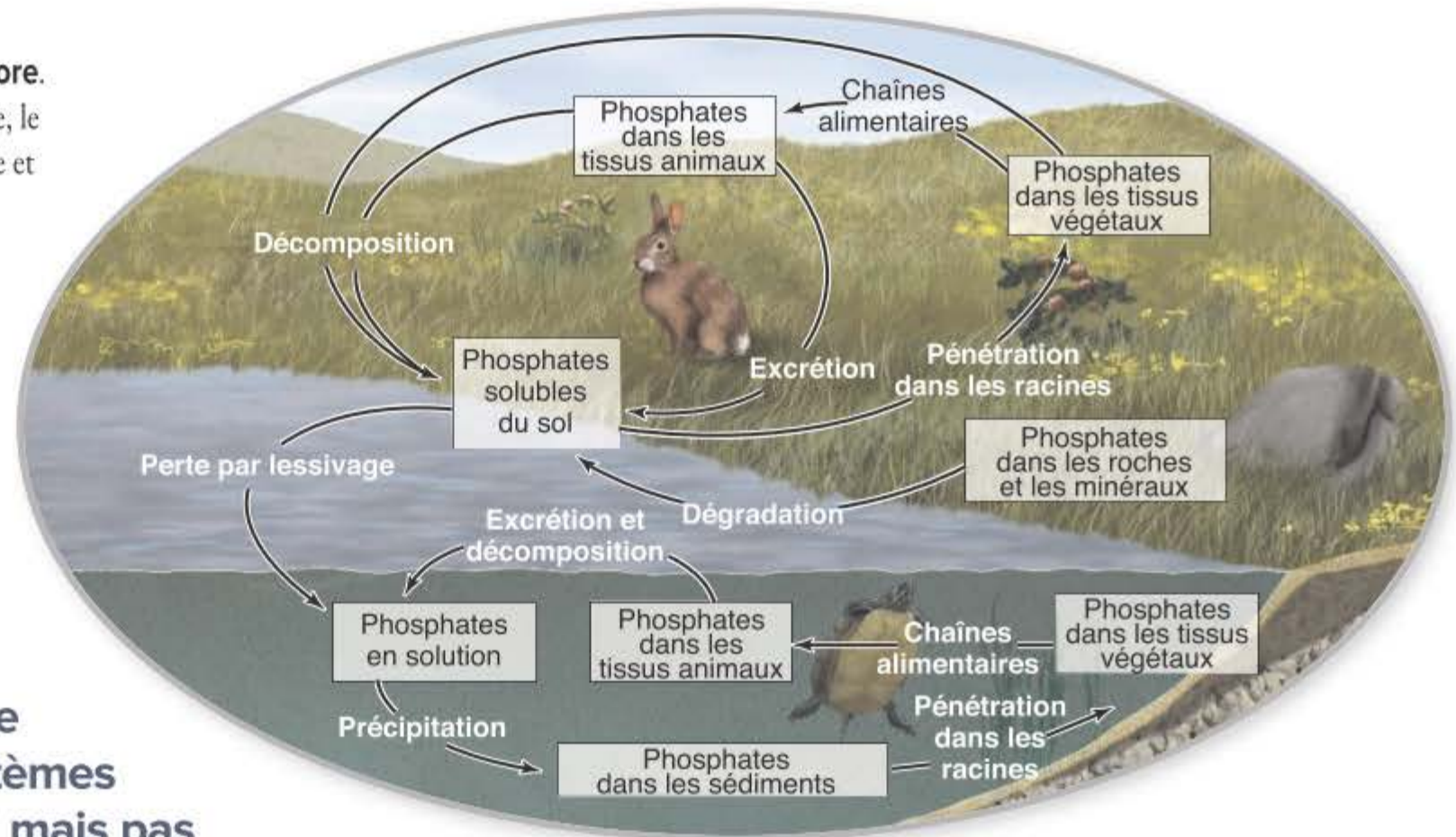


Figure 57.4 Le cycle de l'azote. Le cycle de l'azote est compliqué parce qu'il implique de nombreuses modifications de la forme chimique de l'azote. Certains procaryotes fixent l'azote atmosphérique (N_2) et le transforment en une forme utilisable par les plantes et les algues, comme l'ammoniac (NH_3) et le nitrate (NO_3^-). D'autres procaryotes renvoient l'azote dans l'atmosphère sous la forme de N_2 en décomposant NH_3 et d'autres composés azotés. L'ammoniac, un gaz, peut passer directement du sol à l'atmosphère.

Figure 57.5 Le cycle du phosphore.

Contrairement au carbone, à l'eau et à l'azote, le phosphore n'existe qu'à l'état liquide et solide et n'arrive donc pas dans l'atmosphère.



Le cycle du phosphore se déroule dans les écosystèmes terrestres et aquatiques, mais pas dans l'atmosphère

Tous les organismes ont besoin de quantités substantielles de phosphore : on le trouve dans les acides nucléiques, dans les phospholipides des membranes et dans d'autres composés essentiels, comme l'adénosine triphosphate (ATP).

Contrairement au carbone, à l'eau et à l'azote, le phosphore n'a pas de forme gazeuse importante et son cycle ne passe pas par l'atmosphère (figure 57.5). De ce point de vue, le cycle du phosphore est semblable à ceux du calcium, de la silice et de beaucoup d'autres éléments minéraux. Une autre caractéristique qui simplifie beaucoup le cycle du phosphore par rapport à celui de l'azote est le fait que le phosphore se trouve dans les écosystèmes uniquement sous une forme oxydée, le phosphate (PO_4^{3-}).

Disponibilité des phosphates

Les plantes et les algues utilisent le PO_4^{3-} inorganique libre du sol ou de l'eau pour synthétiser des composés organiques phosphorés. Les animaux tirent ensuite le phosphore des composés des plantes ou des algues pour fabriquer leurs propres composés phosphorés. À la mort des organismes, les microbes décomposeurs dégradent les molécules organiques dans leurs cellules par reminéralisation du phosphore et le libèrent comme PO_4^{3-} réutilisable par les plantes et les algues.

Le cycle du phosphore comporte des processus chimiques et physiques abiotiques critiques. Le PO_4^{3-} libre est très dilué dans le sol parce qu'il se combine à d'autres constituants du sol et parce qu'il a tendance à être lessivé par les cours d'eau. La dégradation de nombreux types de roches libère du PO_4^{3-} dans les systèmes terrestres, mais les cours d'eau l'emportent ensuite dans les bassins océaniques. Il existe un flux unidirectionnel de PO_4^{3-} des roches terrestres aux sédiments océaniques profonds.

Les engrais phosphatés

Les activités humaines ont fortement modifié le cycle global du phosphore depuis que les engrais sont utilisés en agriculture. Les engrais sont typiquement destinés à fournir du PO_4^{3-} dont les cultures seraient dépourvues ; le PO_4^{3-} des engrais provient le plus souvent de roches riches en phosphates broyées et d'os. Les détergents sont un autre responsable de l'ajout de PO_4^{3-} aux écosystèmes, mais la législation impose actuellement des détergents pauvres en phosphates dans une grande partie du monde.

Les nutriments limitants, dans les écosystèmes, sont ceux dont les approvisionnements sont faibles par rapport aux besoins

La résistance d'une chaîne dépend de son maillon le plus faible. Pour que les plantes et les algues puissent se développer dans un écosystème – et ainsi donner une nourriture aux animaux –, elles ont besoin de nombreux éléments chimiques différents. L'explication la plus simple est le fait que, dans tout écosystème, l'élément le moins disponible par rapport aux besoins des plantes et des algues est le facteur limitant – son maillon faible.

Le cycle d'un nutriment limitant est particulièrement important parce qu'il détermine à quelle vitesse ce nutriment devient disponible. Nous nous intéressons particulièrement à l'azote et au phosphore parce que ces éléments sont limitants dans beaucoup d'écosystèmes. L'azote est le facteur limitant dans les deux tiers environ des océans et dans beaucoup d'écosystèmes terrestres.

Le fer est le nutriment limitant pour les populations d'algues (phytoplancton) dans environ un tiers des océans du globe. Dans ces eaux, les poussières de sol transportées par le vent semblent souvent constituer la principale source de fer. Quand le vent apporte une poussière riche en fer, les populations d'algues prolifèrent et fournissent le fer sous une forme utilisable. C'est ainsi que les tempêtes de sable du Sahara, en augmentant la poussière dans les vents du globe, peuvent augmenter la productivité des eaux du Pacifique (figure 57.6).

On a étudié expérimentalement les cycles biogéochimiques dans un écosystème forestier

Une série de recherches, encore en cours, entreprises dans la forêt expérimentale du Hubbard Brook dans le New Hampshire a donné beaucoup d'informations sur le cycle des nutriments dans un écosystème forestier. Hubbard Brook est la rivière principale d'un vaste bassin versant qui draine les collines d'une région montagneuse couverte d'une forêt décidue tempérée. De nombreux affluents s'écoulent des collines vers le Hubbard Brook.

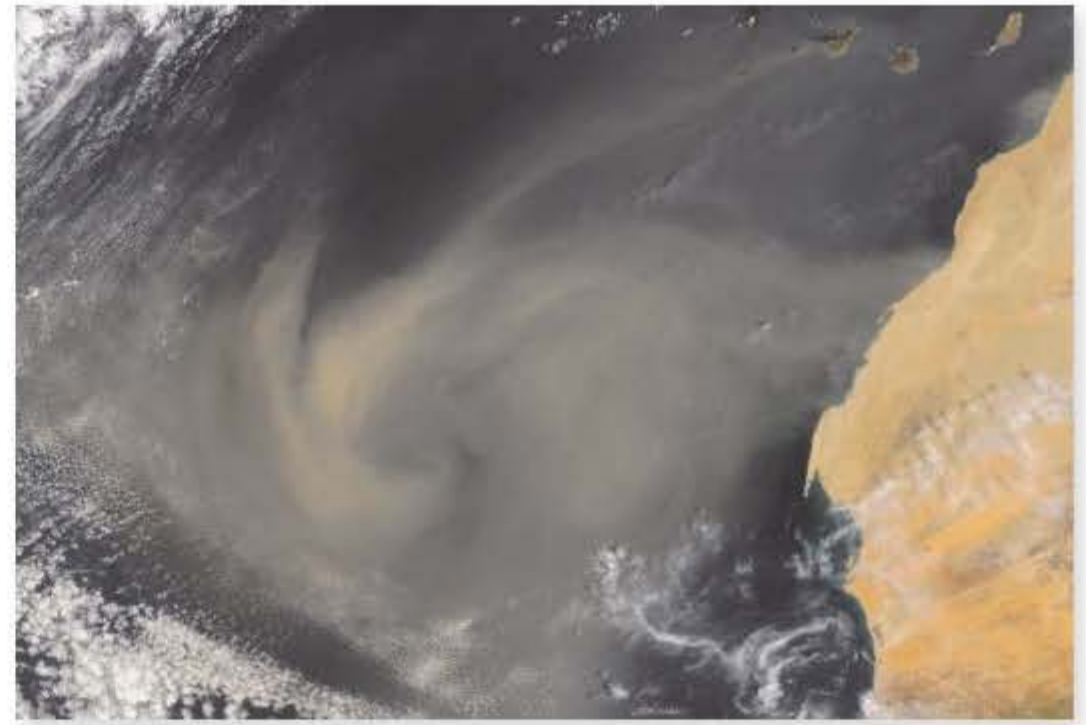
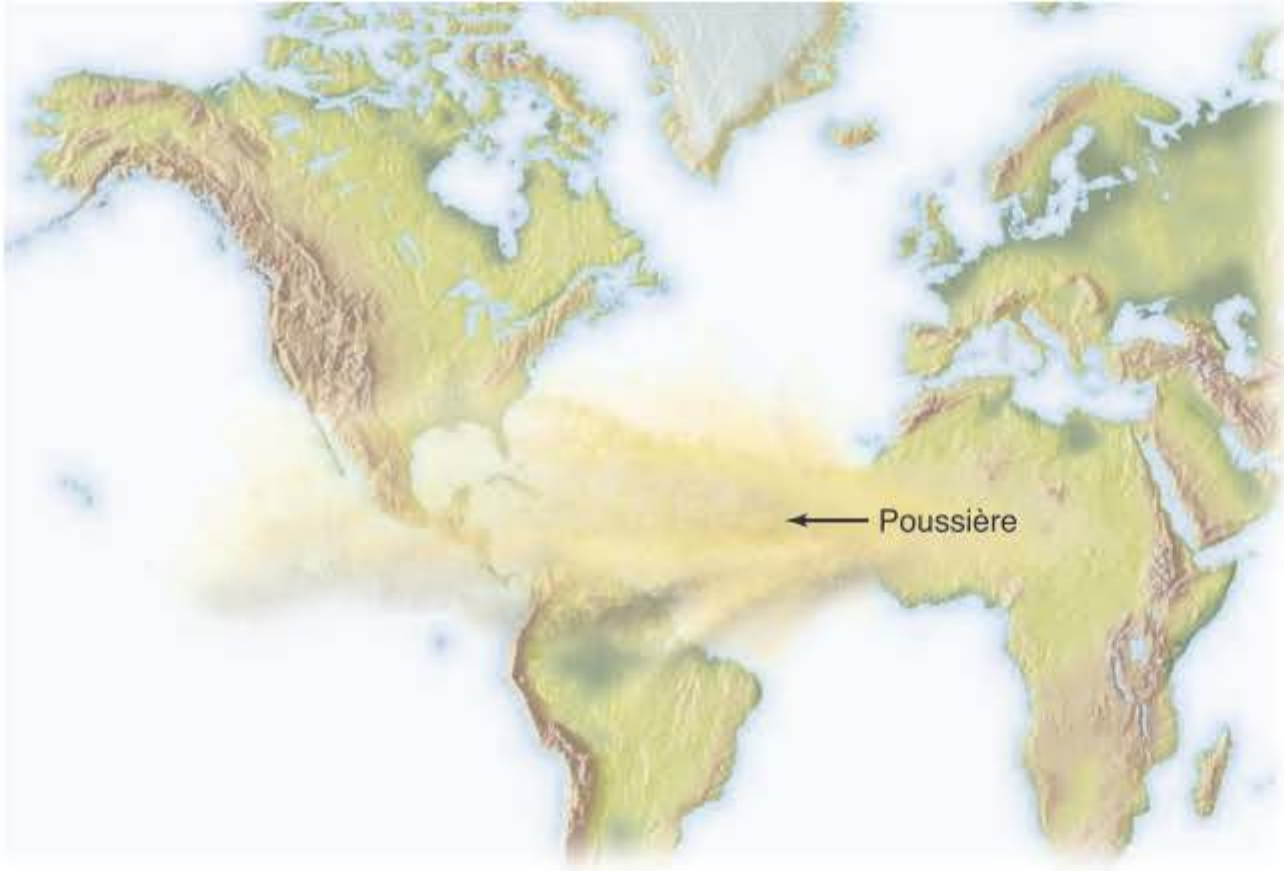


Figure 57.6 Un monde. Chaque année, des millions de tonnes de poussière riche en fer sont transportées vers l'ouest par les vents alizés à partir du désert du Sahara et des régions sahéliennes voisines. Pour beaucoup d'océanographes, c'est cette poussière qui fertiliserait une partie des océans, y compris certaines parties de l'Océan Pacifique, où le fer est un nutriment limitant. Les pratiques culturales en Afrique élargissent le désert d'Afrique du Nord et peuvent ainsi affecter les écosystèmes à l'autre bout du monde.

Six affluents, chacun drainant une vallée particulière, ont été équipés de systèmes de mesure au début de l'étude. Toute l'eau sortant des vallées devait passer par ces systèmes, où l'on a mesuré la quantité d'eau et la concentration des nutriments.

Les forêts intactes autour de Hubbard Brook retenaient efficacement les nutriments. Sur l'année, de faibles quantités de nutriments arrivaient dans la vallée depuis l'extérieur, principalement par les précipitations. Les quantités exportées par les cours d'eau étaient aussi très faibles. Quand nous disons « faibles », nous voulons dire que les entrées et les sorties ne représentent qu'une petite fraction de la quantité totale de nutriments dans le système – environ 1 % pour le calcium par exemple.

En 1965 et 1966, les chercheurs ont abattu tous les arbres et buissons d'un des six bassins versants et empêché le recru (figure 57.7a). Les conséquences furent dramatiques. La quantité d'eau s'écoulant de la vallée a augmenté de 40 %, montrant que l'eau, précédemment retenue par la végétation et évaporée dans l'atmosphère, s'écoulait à présent. Les

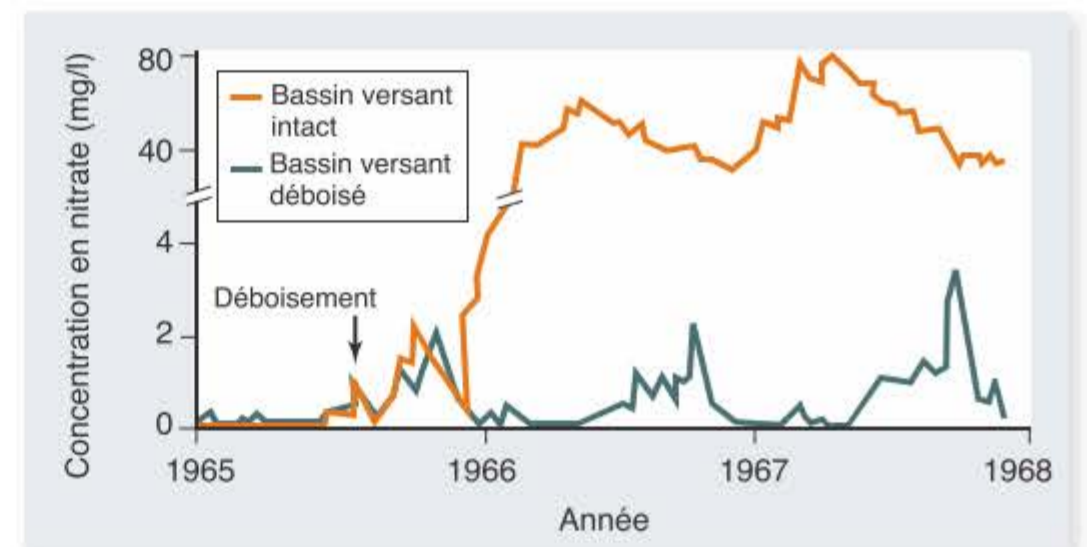
quantités de plusieurs nutriments perdues par le système ont aussi fortement augmenté. Par exemple, la perte de calcium fut neuf fois supérieure à ce qu'elle était auparavant. D'autre part, le phosphore n'a pas augmenté dans l'eau ; il était apparemment fixé dans le sol sous forme de composés insolubles.

Le changement du statut de l'azote dans la vallée perturbée était particulièrement frappant (figure 57.7b). La forêt non perturbée de cette vallée accumulait NO_3^- à un taux d'environ 5 kg par hectare et par an, mais, après déforestation, l'écosystème en perdait environ 53 kg. La concentration en NO_3^- dans l'eau s'est rapidement accrue et la fertilité de cette vallée a dramatiquement diminué, tandis que le lessivage des nitrates entraînait en aval la formation massive d'efflorescences d'algues et augmentait fortement le risque d'inondation.

Cette expérience est particulièrement instructive en ce début du vingt-et-unième siècle, alors que les territoires forestiers continuent à être rasés dans le monde entier (voir chapitre 58).



a.



b.

Figure 57.7 Expérience de Hubbard Brook. a. Un bassin versant de 20 hectares a été complètement déboisé et l'on a mesuré le ruissellement pendant plusieurs années. b. Le déboisement a fortement accru les pertes en minéraux dans l'eau de ruissellement provenant de l'écosystème. (Note : sur l'axe des y, la courbe a été interrompue [double trait] pour gagner de la place). La courbe orange représente les nitrates dans l'eau de ruissellement du bassin versant déboisé ; la courbe verte, la concentration des nitrates dans l'eau de ruissellement d'un bassin versant voisin non perturbé.



Analyse de données Combien de fois environ la concentration de nitrate est-elle plus élevée dans l'eau de ruissellement de la zone déboisée que dans la zone voisine non perturbée ?

Synthèse 57.1

Un écosystème est constitué de tous les composants vivants et non vivants d'un endroit particulier. Les cycles biogéochimiques décrivent la circulation des éléments parmi ces composants. Les cycles du carbone, de l'azote et du phosphore suivent des voies connues, de même que l'eau, qui est critique pour les écosystèmes. Les populations humaines perturbent ces cycles par l'usage des engrais, la déforestation, la diversion de l'eau et l'utilisation des combustibles fossiles.

- *La fertilisation par les engrais animaux entraînerait-elle moins de perturbations que l'utilisation des produits chimiques purifiés ? Pourquoi ?*

57.2 Le flux d'énergie dans les écosystèmes

Objectifs

1. *Décrire les différents niveaux trophiques.*
2. *Faire la distinction entre énergie et chaleur.*
3. *Expliquer comment l'énergie se déplace au travers des niveaux trophiques.*

La nature dynamique des écosystèmes implique la transformation de l'énergie et de la matière. L'énergie obéit cependant à des principes très différents de la matière. Elle n'est jamais recyclée. L'énergie solaire qui atteint la terre suit un sens unique passant par les écosystèmes de notre planète avant d'être transformée en chaleur et renvoyée dans l'espace, ce qui signifie que, pour l'énergie, la Terre est un système ouvert.

L'énergie ne peut être créée ni détruite, mais elle peut changer de forme

Pourquoi une telle différence entre l'énergie et la matière ? Une partie de la réponse est que l'énergie se présente sous plusieurs formes différentes : la lumière, l'énergie des liaisons chimiques, le mouvement et la chaleur. L'énergie n'est jamais créée ni détruite dans la biosphère, mais elle change souvent de forme (première loi de la thermodynamique).

Un second point important est que les organismes ne peuvent transformer la chaleur en d'autres formes d'énergie. Si les organismes transforment une énergie de liaison chimique ou lumineuse en chaleur, la transformation est à sens unique ; cette énergie ne peut revenir à sa forme initiale.

Les organismes vivants peuvent utiliser de nombreuses formes d'énergie, mais pas la chaleur

Pour comprendre pourquoi la Terre doit fonctionner comme un système ouvert pour ce qui concerne l'énergie, il faut tenir compte de deux autres principes. Le premier est que les organismes ne peuvent utiliser que certaines formes d'énergie. Pour vivre, les animaux ont surtout besoin d'une

énergie chimique, qu'ils trouvent dans leur alimentation. Les plantes ont besoin d'énergie sous forme de lumière. Les animaux et les plantes (et aucun autre organisme) ne peuvent utiliser la chaleur comme source d'énergie.

Le second principe est que, quand des organismes utilisent l'énergie chimique ou lumineuse, une partie est convertie en chaleur. Conformément à la seconde loi de la thermodynamique (voir section 6.2), qui stipule que l'entropie a tendance à croître avec le temps, une conversion partielle en chaleur est inévitable. Autrement dit, les animaux et les plantes ont besoin d'énergie chimique et lumineuse pour rester en vie mais, en utilisant ces formes d'énergie, ils les transforment en chaleur qu'ils ne peuvent plus recycler sous la forme initiale.

Heureusement pour les organismes, pour ce qui concerne l'énergie, la terre fonctionne comme un système ouvert. La lumière arrive chaque jour du Soleil. Les plantes et les autres organismes photosynthétiques utilisent cette lumière pour synthétiser des molécules organiques et rester en vie. Les animaux mangent ensuite les organismes photosynthétiques et utilisent l'énergie chimique de leurs molécules organiques pour rester vivants. La lumière et l'énergie chimique sont partiellement transformées en chaleur à chaque étape. En fait, ces formes d'énergie sont finalement transformées complètement en chaleur.

Les flux d'énergie qui atteignent la Terre et en sortent doivent correspondre pour maintenir une température globale constante. Le problème, c'est que les activités humaines modifient la composition de l'atmosphère en freinant l'émission – c'est l'*effet de serre*. La chaleur peut s'accumuler sur la terre et entraîner un réchauffement global (voir chapitre 58).

L'énergie passe par les niveaux trophiques des écosystèmes

Au chapitre 7, nous avons introduit les concepts d'autotrophes (« qui se nourrissent par eux-mêmes ») et d'hétérotrophes (« qui sont nourris par d'autres »). Les **autotrophes** synthétisent les molécules organiques de leur organisme à partir de précurseurs inorganiques comme le CO_2 , l'eau et NO_3^- , en utilisant l'énergie d'une source abiotique. Certains autotrophes utilisent la lumière comme source d'énergie et sont donc **photoautotrophes**, comme les plantes, les algues et les cyanobactéries. D'autres autotrophes sont **chimioautotrophes** et trouvent leur énergie dans des réactions d'oxydation inorganiques, comme les microbes utilisant le sulfure d'hydrogène des sources hydrothermales profondes (voir chapitre 58). Tous les chimioautotrophes sont procaryotes. Les photoautotrophes sont particulièrement importants dans la plupart des écosystèmes et nous nous intéresserons à eux dans la suite de ce chapitre.

Les **hétérotrophes** sont les organismes qui ne peuvent pas synthétiser des composés organiques à partir de précurseurs inorganiques, mais vivent en prenant des composés organiques synthétisés par d'autres. Ils obtiennent l'énergie nécessaire en décomposant une partie des molécules organiques dont ils disposent et libèrent ainsi de l'énergie chimique pour leur métabolisme (voir chapitre 7). Les animaux, les champignons et beaucoup de microbes sont hétérotrophes.

Dans leur milieu naturel, les espèces sont souvent organisées en chaînes au sein desquelles elles se mangent les unes après les autres. Par exemple, une espèce d'insecte peut manger des plantes, une musaraigne peut manger l'insecte et une espèce de faucon peut manger la musaraigne. La nourriture passe par quatre espèces dans la séquence plantes → insecte/musaraigne → faucon. Cette séquence d'espèces est une chaîne alimentaire.

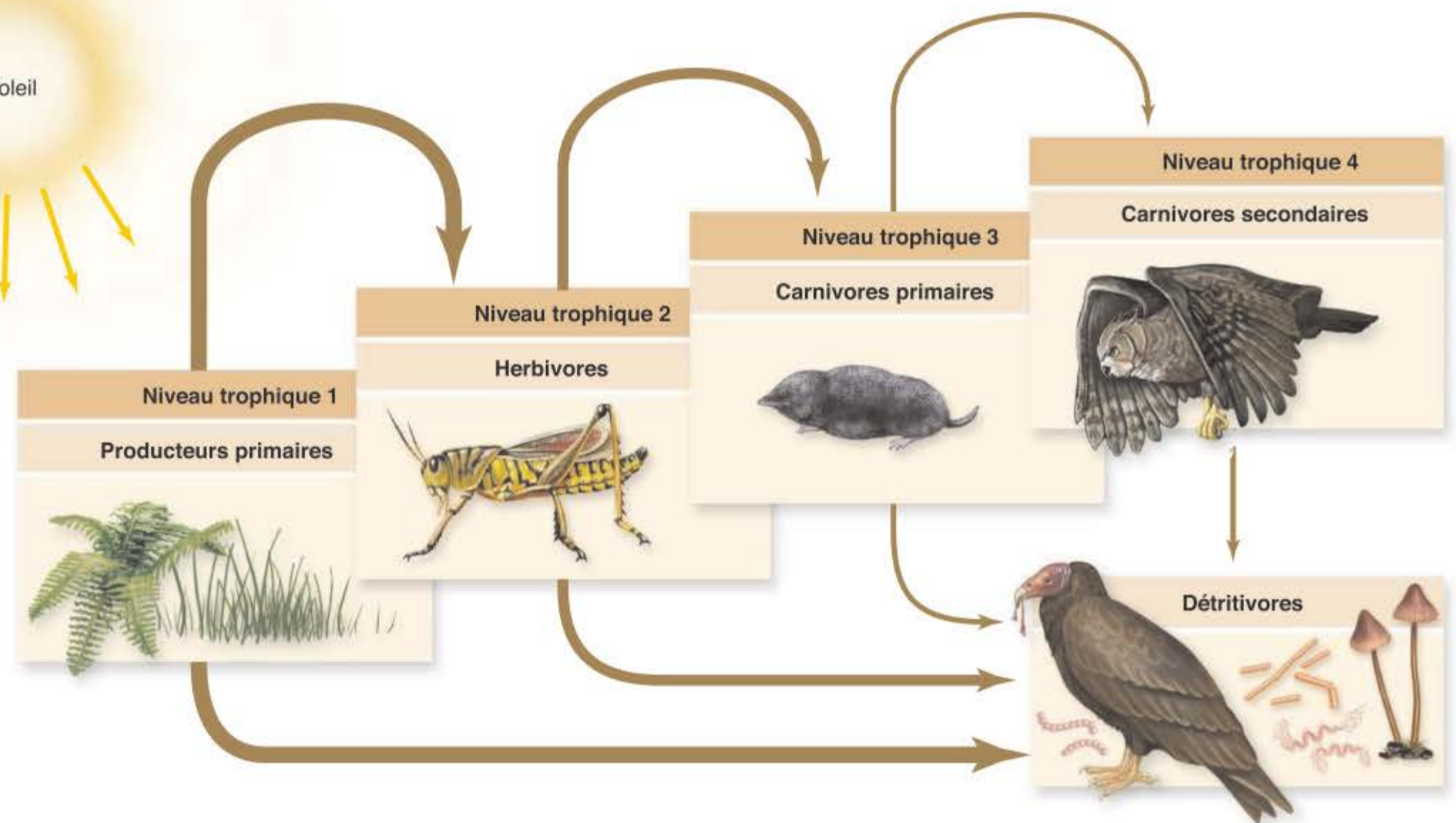


Figure 57.8 Les niveaux trophiques dans un écosystème. Les producteurs primaires obtiennent leur énergie directement du Soleil, les plaçant au niveau trophique 1. Les animaux qui mangent les plantes, comme les insectes phytophages, sont des consommateurs primaires, ou herbivores, et se situent au niveau trophique 2. Les animaux qui mangent les herbivores, comme les musaraignes, sont des carnivores primaires et se trouvent au niveau trophique 3. Les animaux qui mangent des carnivores primaires, comme les faucons, sont des carnivores secondaires du niveau trophique 4. Les différents niveaux trophiques sont illustrés par une espèce particulière, mais on y trouve toutes les espèces de l'écosystème qui se nourrissent de la même manière. Les organismes du niveau trophique des détritivores consomment la matière organique provenant de tous les autres niveaux trophiques.

Dans un écosystème complet, beaucoup d'espèces ont un même rôle ; il n'y a généralement pas une seule espèce dans chaque rôle. Par exemple, il n'y a pas qu'un seul insecte qui mange les plantes, mais peut-être 30 espèces d'insectes et 10 mammifères. Pour organiser cette complexité, les écologues identifient un nombre limité de **niveaux trophiques**, ou alimentaires (figure 57.8).

Définition des niveaux trophiques

Le premier niveau trophique d'un écosystème est celui des **producteurs primaires** : ce sont tous les autotrophes du système. Les autres niveaux trophiques comprennent les hétérotrophes – les consommateurs. Tous les hétérotrophes qui se nourrissent directement des producteurs primaires sont rassemblés dans le niveau trophique des **herbivores**. À leur tour, les hétérotrophes qui se nourrissent des herbivores (en les mangeant ou en les parasitant) sont les **carnivores primaires**, et ceux qui se nourrissent des carnivores primaires sont les **carnivores secondaires**.

Les travaux précis sur les écosystèmes doivent tenir compte du fait que les organismes ne suivent pas des séquences linéaires simples pour ce qui concerne leur alimentation ; par exemple, certains animaux mangent à la fois des producteurs primaires et d'autres animaux ; nous considérons ces animaux comme *omnivores*. De même, certains carnivores consomment aussi bien des herbivores que des carnivores du premier niveau. Néanmoins, une séquence linéaire de niveaux trophiques est souvent un principe pratique. Nous allons suivre ici cette voie, mais il ne faut pas oublier qu'il s'agit d'une simplification. Les espèces animales trouvant souvent leurs proies à de nombreux niveaux trophiques, les écosystèmes ressemblent plus à des réseaux qu'à des chaînes trophiques.

Un dernier niveau de consommateurs est celui des **détritivores**. Les détritivores diffèrent des organismes des autres niveaux trophiques par le fait qu'ils se nourrissent des restes d'organismes déjà morts ; les détritiques sont la matière organique morte. Une sous-catégorie de détritivores est celle des **décomposeurs**, surtout des microbes et autres petits organismes qui vivent dans la matière organique morte et la décomposent.

Concepts nécessaires pour décrire les niveaux trophiques

Les niveaux trophiques sont composés de populations d'organismes. Par exemple, celui des producteurs primaires rassemble toutes les populations de toutes les espèces autotrophes d'un écosystème. Les écologues ont proposé un certain nombre de termes pour désigner les propriétés des populations et des niveaux trophiques.

La **productivité** d'un niveau trophique est le taux auquel l'ensemble des organismes de ce niveau synthétise de la matière organique. La **productivité primaire** est celle des producteurs primaires. Une difficulté importante dans l'analyse des producteurs primaires est que non seulement ils synthétisent de la matière organique par la photosynthèse, mais ils dégradent aussi de la matière organique et libèrent de l'énergie par la respiration cellulaire aérobie (voir chapitre 7). Dans ce contexte, la **respiration** des producteurs primaires est le taux de dégradation des composés organiques. La **productivité primaire brute (PPB)** est simplement le taux de synthèse brute de nouvelle matière organique par les producteurs primaires ; la **productivité primaire nette (PPN)** est la PPB moins la respiration des producteurs primaires. La PPN représente la matière organique disponible pour les herbivores.

La productivité d'un niveau trophique hétérotrophe est la **productivité secondaire**. Par exemple, la nouvelle matière organique provenant de la croissance et de la reproduction des individus de tous les herbivores d'un écosystème est la productivité secondaire du niveau trophique des herbivores. Chaque niveau trophique hétérotrophe a sa propre productivité secondaire.

Comment les niveaux trophiques traitent l'énergie

La fraction de l'énergie solaire captée par les producteurs primaires est faible. Sur une année, quelque chose comme 1 % en moyenne de l'énergie solaire atteignant les forêts ou les océans est captée. Les chercheurs observent parfois des niveaux beaucoup plus bas, mais aussi parfois des valeurs atteignant 5 % dans certaines conditions. L'énergie solaire qui n'est pas captée sous forme d'énergie chimique est immédiatement transformée en chaleur.

Comme on l'a déjà noté, les producteurs primaires respirent et dégradent une partie des composés organiques de leur organisme pour libérer de l'énergie chimique. Ils utilisent une partie de cette énergie chimique pour la synthèse d'ATP, qui est à son tour utilisée dans des processus qui exigent de l'énergie. Finalement, l'énergie présente dans les liaisons chimiques libérée par la respiration devient de la chaleur.

Souvenez-vous que les organismes ne peuvent pas utiliser la chaleur pour rester en vie. Par conséquent, quand l'énergie se transforme en chaleur, elle perd tout ou grande partie de son utilité pour les organismes comme source d'aliment. Nous avons vu jusqu'ici qu'environ 99 % de l'énergie solaire arrivant à un écosystème se transforme en chaleur parce qu'elle n'est pas utilisée pour la photosynthèse. Une partie de l'énergie captée par la photosynthèse est ensuite transformée en chaleur à cause de la respiration des producteurs primaires. Tous les hétérotrophes de l'écosystème doivent se contenter de l'énergie chimique qui reste.

Exemple de perte d'énergie entre niveaux trophiques

Quand l'énergie chimique passe d'un niveau trophique hétérotrophe au suivant, une grande partie est perdue tout au long du chemin. Ce principe a des conséquences graves. Il signifie qu'à chaque moment, la quantité d'énergie chimique disponible pour les carnivores primaires est bien moindre que celle dont disposent les herbivores et que la quantité disponible pour les carnivores secondaires est encore bien plus faible.

Pourquoi l'énergie chimique diminue-t-elle d'un niveau trophique à l'autre ? Prenons comme exemple l'utilisation de l'énergie du niveau trophique des herbivores (figure 57.9). Quand un herbivore comme un insecte phytophage ingère sa nourriture, il produit des déjections. L'énergie chimique des composés des déjections ne passe pas au niveau trophique des carnivores primaires. Le reste de l'énergie chimique des aliments est assimilé par l'herbivore et utilisé pour plusieurs fonctions. Une partie de l'énergie assimilée est libérée par la respiration cellulaire pour la réparation des tissus, les déplacements de l'organisme et d'autres fonctions. L'énergie ainsi utilisée se transforme en chaleur et ne passe pas au niveau trophique des carnivores. Le reste de l'énergie chimique se retrouve dans les tissus de l'herbivore et peut servir de nourriture pour un carnivore. Une partie des herbivores meurent cependant de maladie ou d'accident et ne sont pas mangés par les prédateurs. Par conséquent, seule une partie de l'énergie chimique initiale provenant de la feuille arrive bien sûr dans les tissus des herbivores qui sont mangés par les carnivores primaires. La plus grande partie de cette énergie chimique initiale est cependant détournée en

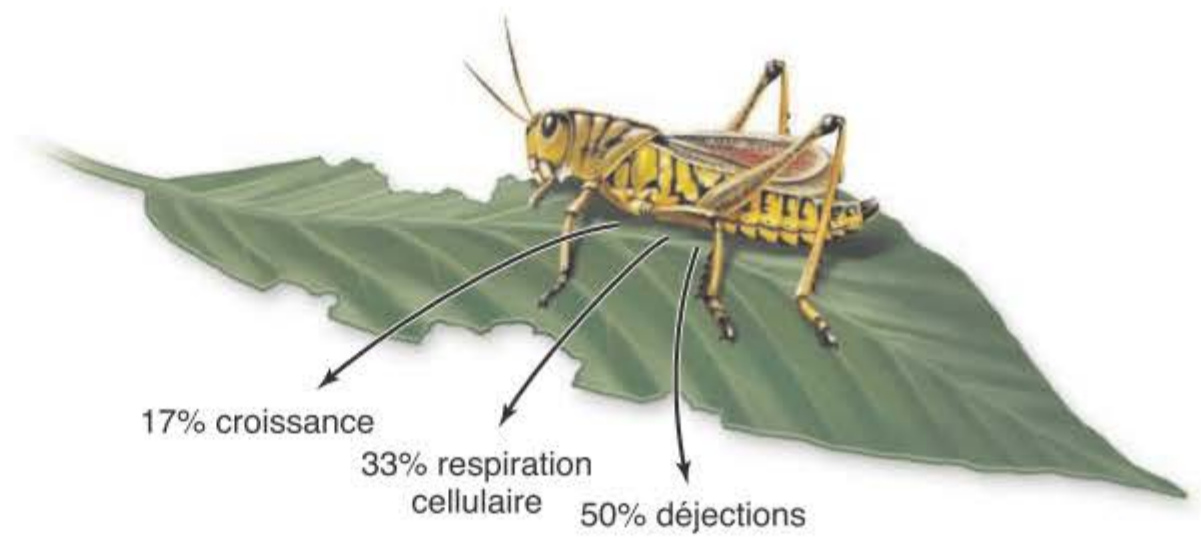


Figure 57.9 Destin de l'énergie chimique ingérée : pourquoi toute l'énergie ingérée par un hétérotrophe n'est pas disponible pour le niveau trophique suivant. Un hétérotrophe comme cet insecte herbivore n'assimile qu'une fraction de l'énergie qu'il consomme. Dans cet exemple, 50 % ne sont pas assimilés et sont éliminés dans les fèces ; cette énergie chimique éliminée ne peut être utilisée par les carnivores primaires. Un tiers (33 %) de l'énergie ingérée sert à alimenter la respiration cellulaire et est donc transformée en chaleur qui ne peut pas servir aux carnivores primaires. 17 % seulement de l'énergie ingérée est transformée en biomasse de l'insecte par la croissance et peut servir de nourriture au niveau trophique suivant, mais même ce pourcentage n'est pas certain d'être utilisé à cet usage parce que des insectes meurent avant d'être mangés.

chaleur, déjections et corps d'herbivores que les carnivores ne mangeront pas. Le même scénario se répète à chaque étape de la série de niveaux trophiques (figure 57.10).

Les écologues estiment que la quantité d'énergie chimique disponible pour un niveau trophique représente environ 10 % de ce qui était disponible au niveau précédent pendant la même période de temps. Dans certains cas, ce pourcentage est plus élevé, pour atteindre jusqu'à 30 %.

La chaleur est le produit énergétique final

Pratiquement toute l'énergie chimique captée par la photosynthèse dans un écosystème se transforme finalement en chaleur au cours de son utilisation aux différents niveaux trophiques. Pour se rendre compte de ce point important, il faut reconnaître que quand les détritivores de l'écosystème métabolisent tous les organismes morts, les déjections et les autres matériaux à leur disposition, ils produisent de la chaleur exactement comme les autres niveaux trophiques.

Écosystèmes productifs

La PPN des écosystèmes diffère beaucoup. Les zones humides et les forêts pluviales tropicales sont des exemples d'écosystèmes particulièrement productifs (figure 57.11) ; leur PPN mesurée en poids sec de matière organique produite, atteint souvent 2000 g/m²/an. En comparaison, les valeurs correspondantes pour d'autres types d'écosystèmes sont de 1200 à 1300 pour les forêts tempérées, 900 pour les savanes et 90 pour les déserts. (Ces grands types d'écosystèmes, ou *biomes*, sont décrits dans le chapitre suivant.)

Le nombre de niveaux trophiques est limité par la disponibilité de l'énergie

La quantité d'énergie chimique disponible pour les organismes des différents niveaux trophiques diminue exponentiellement à mesure qu'elle poursuit sa route des producteurs primaires aux herbivores puis vers les

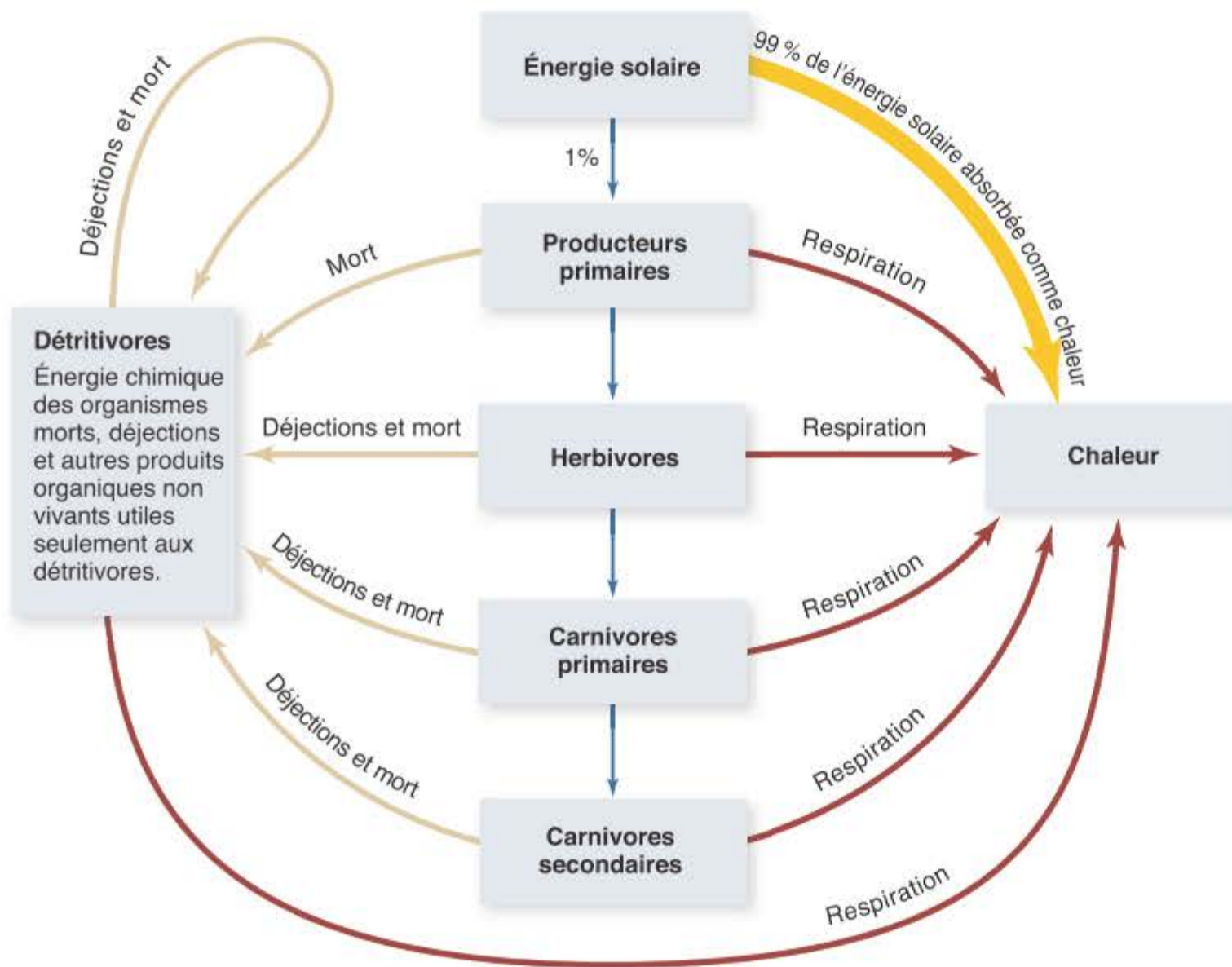


Figure 57.10 Flux d'énergie dans un écosystème. Les flèches bleues représentent le flux d'énergie qui entre dans l'écosystème sous forme de lumière et passe ensuite sous forme d'énergie chimique le long des niveaux trophiques successifs. Une partie de l'énergie est écartée à chaque étape, ce qui signifie que l'énergie chimique disponible pour chaque niveau trophique est moindre que celle du niveau précédent. Les flèches rouges représentent les pertes d'énergie en chaleur. Les flèches brunes représentent l'énergie perdue dans les fèces et d'autres matériaux organiques qui ne sont utiles que pour les détritivores. Ceux-ci peuvent être mangés par des carnivores, et une partie de l'énergie chimique retourne donc aux niveaux trophiques supérieurs.

différents niveaux de carnivores. Pour envisager ce point critique, supposez, pour simplifier, que les producteurs primaires d'un écosystème gagnent 1000 unités d'énergie chimique pendant une période de temps.

Si chaque niveau trophique reçoit 10 % de l'énergie du niveau précédent, les herbivores en ont 100 unités, les carnivores primaires 10 et les carnivores secondaires 1 pendant la même période.

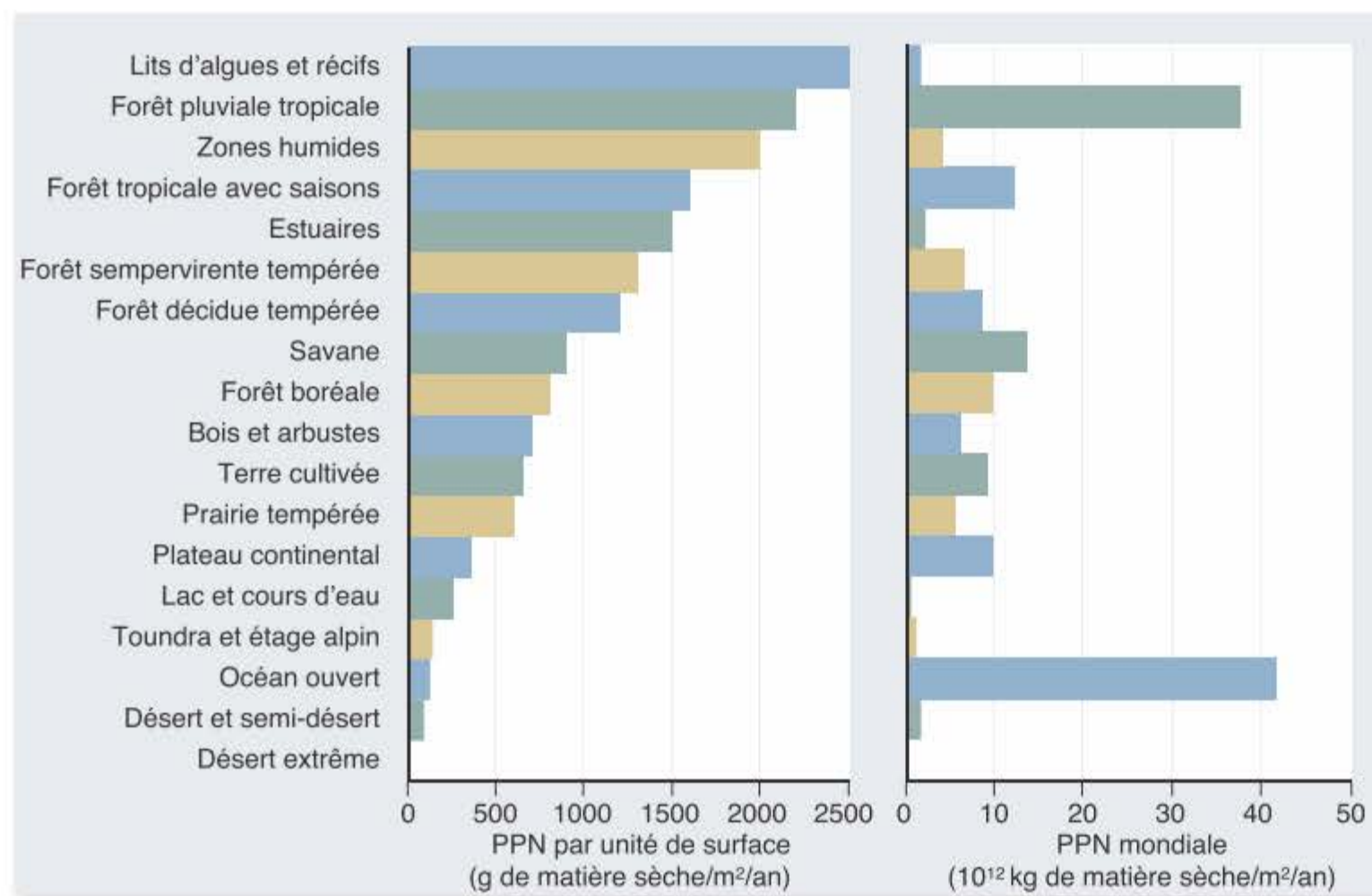


Figure 57.11 Productivité annuelle des écosystèmes. La première colonne montre la productivité primaire nette moyenne (PPN) par mètre carré et par an. La seconde colonne donne les valeurs globales : la production annuelle par mètre carré multipliée par la surface occupée par chaque écotype dans le monde. Notez qu'un écotype très productif n'a pas nécessairement une contribution importante à la production globale s'il est peu répandu, comme les terres humides. D'autre part, un écotype très répandu, comme l'océan, peut avoir une contribution importante, même si sa productivité est faible.



Analyse de données Existe-t-il une relation entre la PPN par unité de surface et la PPN mondiale en ce qui concerne les types d'habitats ?

Limites des carnivores du sommet de la pyramide

La réduction exponentielle de l'énergie chimique dans une chaîne trophique limite leur longueur et le nombre de carnivores au sommet que l'écosystème peut supporter. D'après notre mode de calcul, si l'écosystème comprend des carnivores secondaires, seulement un millième de l'énergie captée par la photosynthèse passe par tous les niveaux trophiques pour arriver à ces animaux et pouvoir être utilisée. Des carnivores tertiaires n'en recevraient qu'un dix-millième. On peut ainsi comprendre pourquoi les aigles et les lions n'ont pas de prédateurs.

La réduction de l'énergie chimique disponible explique aussi pourquoi le nombre d'individus des carnivores du dernier niveau de l'écosystème a tendance à être faible. L'ensemble de ce niveau trophique reçoit relativement peu d'énergie et ces carnivores ont souvent une grande taille. Ces individus de grande taille ont des besoins énergétiques importants. En raison de ces deux facteurs, le nombre de prédateurs du niveau le plus élevé est réduit.

C'est probablement dans les océans que les chaînes trophiques sont les plus longues. Certains thons et autres prédateurs ultimes des océans peuvent occuper le troisième ou le quatrième rang des carnivores. Il n'est pas facile d'expliquer ces longues chaînes trophiques.

Les consommateurs humains : une étude de cas

Le flux d'énergie dans le lac Cayuga, en amont de New York (figure 57.12) permet de voir comment l'énergétique des niveaux trophiques peut affecter l'approvisionnement pour l'alimentation humaine. À partir des propriétés effectives de cet écosystème, les chercheurs ont calculé que sur 1000 calories d'énergie chimique engrangées par les producteurs primaires du lac, environ 150 passaient dans les herbivores. De ces calories, une trentaine passaient dans le corps des éperlans, petits poissons qui étaient les premiers carnivores du système.

Si les humains mangent les éperlans, ils disposent d'environ 6 des 1000 calories qui sont entrées à l'origine dans l'écosystème. Si une truite mange les éperlans et que les humains mangent la truite, ils n'ont que 1,2 calorie. Pour les populations humaines en général, l'énergie disponible est plus importante quand on mange des plantes ou d'autres producteurs primaires plutôt que des animaux – et l'on dispose de plus d'énergie en consommant des herbivores que des carnivores.

Les pyramides écologiques illustrent les relations entre niveaux trophiques

Imaginez que les niveaux trophiques d'un écosystème soient représentés par des boîtes placées les unes sur les autres. Imaginez aussi que la largeur de chaque boîte soit proportionnelle à la productivité du niveau trophique qu'elle représente. La pile de boîtes aura toujours la forme d'une pyramide ; chaque boîte est plus étroite que celle qui précède à cause des règles inviolables du flux d'énergie. Ce schéma est une pyramide des flux d'énergie, ou pyramide de productivité (figure 57.13a). C'est un exemple de pyramide écologique.

Il existe plusieurs types de pyramides écologiques. Elles peuvent représenter la biomasse alimentaire (la biomasse de tous les individus en vie à un moment donné) ou le nombre d'individus, aussi bien que la productivité.

Dans une **pyramide de biomasse**, la largeur des boîtes est proportionnelle à la biomasse. À tout moment, la biomasse des niveaux peu productifs est généralement faible. La pyramide de biomasse est alors en général érigée, chaque boîte est plus étroite que celle d'en dessous (figure 57.13b). Une pyramide droite de biomasse n'est cependant pas

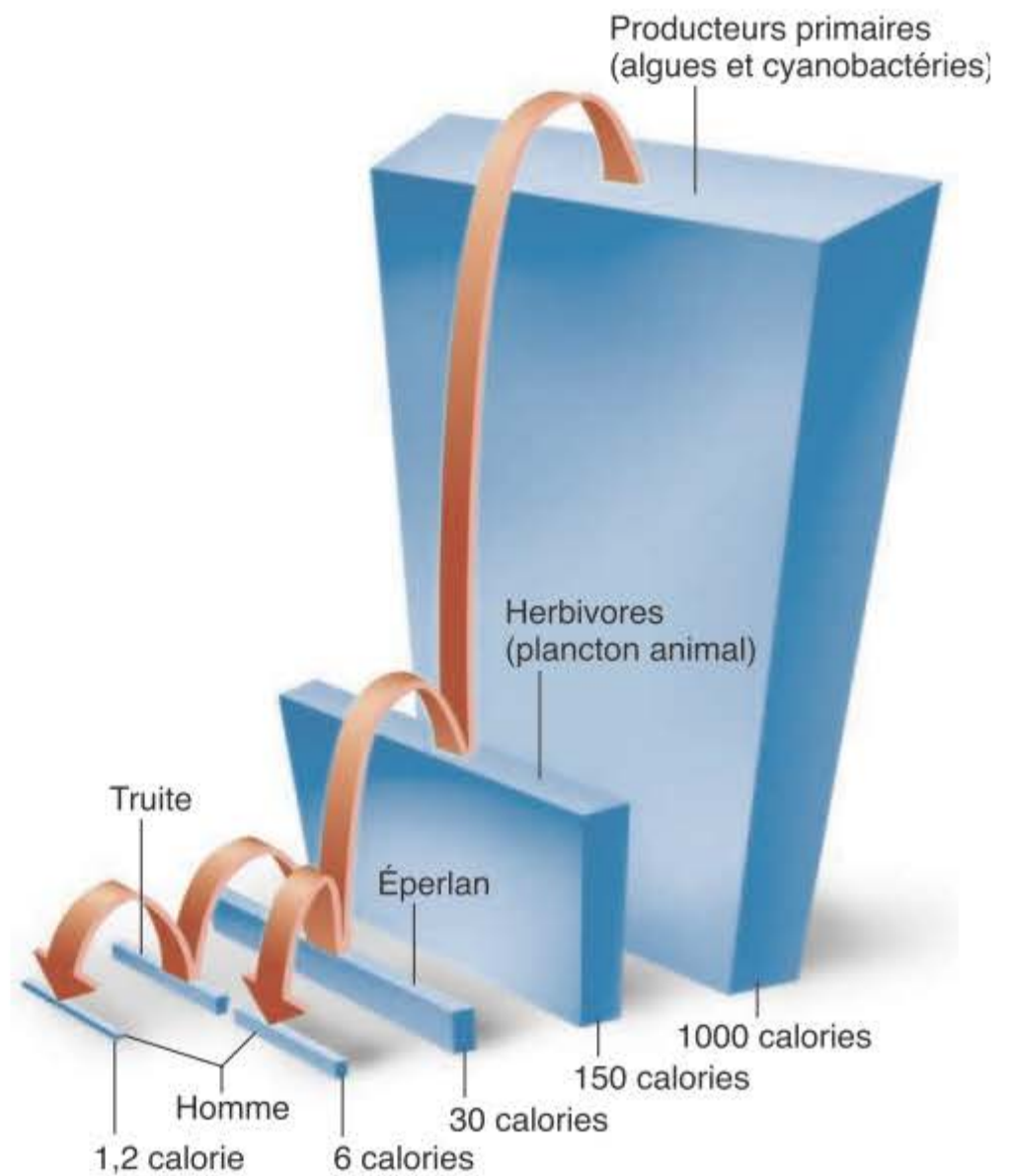


Figure 57.12 Flux d'énergie passant par les niveaux trophiques du lac Cayuga. Le plancton autotrophe (algues et cyanobactéries) fixe l'énergie solaire, les herbivores (plancton animal) s'en nourrissent et tous deux sont consommés par les éperlans. L'éperlan est mangé par la truite. La quantité de chair de poisson produite par unité de temps pour la consommation humaine est au moins cinq fois supérieure si l'on mange l'éperlan plutôt que la truite, mais les gens préfèrent généralement la truite.

Question Pourquoi faut-il tant de calories d'algues pour apporter si peu de calories aux humains ?

soumise aux règles fondamentales et inviolables d'une pyramide droite de la productivité. Dans certains écosystèmes, la pyramide de biomasse est **inversée**, ce qui signifie que la biomasse d'un niveau trophique au moins est supérieure à celle du dessous (figure 57.13c).

Comment une pyramide de la biomasse peut-elle être inversée ? Prenons un système aquatique commun dans lequel les producteurs primaires sont des algues unicellulaires (phytoplancton) et les herbivores sont des animaux de la taille d'un grain de riz (comme les copépodes) qui se nourrissent directement des cellules d'algues. Dans ce système, le renouvellement des cellules d'algues est souvent rapide ; les cellules se multiplient rapidement, mais la consommation par les animaux est également rapide. Dans ces conditions, les algues ne forment jamais de grandes populations ou une biomasse importante. Néanmoins, grâce à la forte productivité des algues, l'écosystème peut supporter une biomasse substantielle d'animaux, plus importante que celle de la population d'algues. En d'autres termes, même si la productivité des algues est bien plus forte que celle des copépodes, la biomasse de ces derniers est à tout moment supérieure à celle des algues.

Dans une pyramide des nombres, l'épaisseur des boîtes est proportionnelle au nombre d'individus aux différents niveaux trophiques (figure 57.13d). Ces pyramides sont généralement droites, mais pas toujours.

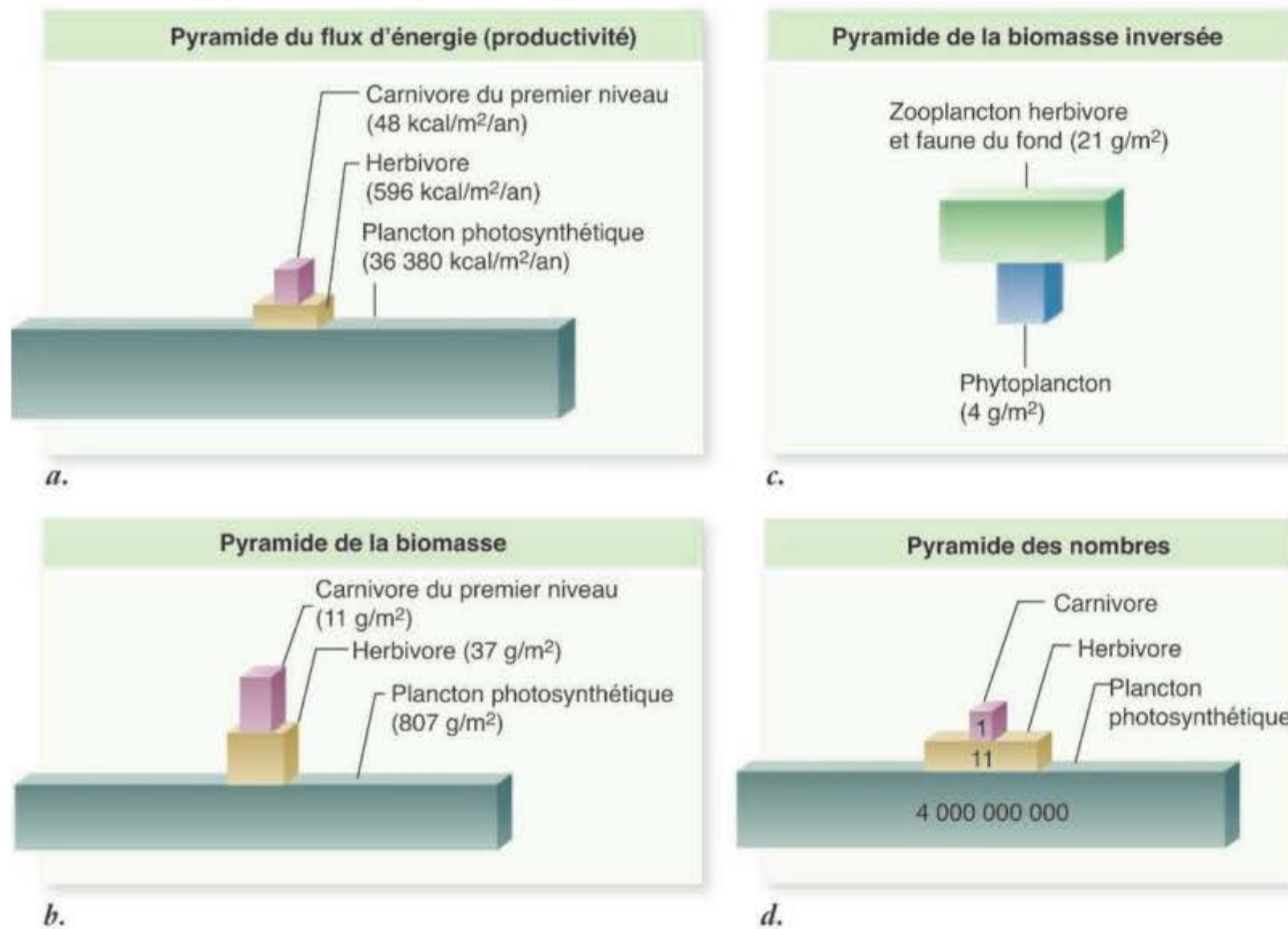


Figure 57.13 Les pyramides écologiques. Dans une pyramide écologique, les niveaux trophiques successifs de l'écosystème sont représentés par des boîtes empilées dont la largeur correspond à l'importance d'une propriété écologique dans les différents niveaux. Les pyramides écologiques peuvent représenter plusieurs propriétés. *a.* Pyramide du flux d'énergie (productivité). *b.* Pyramide de la biomasse, normal. *c.* Pyramide de la biomasse inversée. *d.* Pyramide des nombres.

? **Question** Comment expliquer l'existence de pyramides de la biomasse inversées ?

Synthèse 57.2

Les niveaux trophiques d'un écosystème comprennent les producteurs primaires, les herbivores, les carnivores primaires et les carnivores secondaires. Les détritivores consomment la matière morte et les déchets provenant de tous les niveaux. L'énergie passant d'un niveau à l'autre, une partie est inévitablement perdue sous forme de chaleur, qui ne peut être récupérée. Les producteurs photosynthétiques primaires captent environ 1 % de l'énergie solaire sous forme d'énergie chimique. En passant par les autres niveaux trophiques, une partie de cette énergie est perdue sous la forme de chaleur, fèces, et matériaux morts ; environ 10 % seulement sont disponibles pour le niveau suivant.

- Décrivez la voie suivie par la matière, par exemple les atomes de carbone, et l'énergie circulant dans les écosystèmes.

57.3 Interactions entre les niveaux trophiques

Objectifs

1. Expliquer ce que signifie la cascade trophique.
2. Distinguer les effets ascendants et descendants.

L'existence de chaînes alimentaires permet des interactions entre les espèces d'un niveau trophique et plusieurs autres. Les carnivores pri-

maires, par exemple, peuvent avoir une influence non seulement sur les espèces qu'ils mangent, mais aussi, indirectement, sur les plantes ou les algues mangées par leurs proies. Le processus, par lequel les effets d'un niveau trophique supérieur influencent deux ou plusieurs niveaux inférieurs est une **cascade trophique**. Les conséquences elles-mêmes sont des **effets descendants**.

Inversement, une augmentation de la productivité primaire ne fournit pas seulement plus de nourriture aux herbivores mais aussi, indirectement, aux carnivores. Quand les conséquences remontent dans une chaîne trophique, par exemple des producteurs primaires aux niveaux trophiques supérieurs, on a un **effet ascendant**.

On a des effets descendants quand des changements dans le niveau trophique supérieur affectent les producteurs primaires

L'existence d'effets descendants a été confirmée par des expériences contrôlées dans certains types d'écosystèmes, en particulier d'eau douce. Par exemple, dans une étude, on a isolé des sections d'une rivière par un filet empêchant l'entrée des poissons. Dans certains enclos, on a ajouté la truite brune – prédateur d'invertébrés – mais pas dans d'autres. Après 10 jours, le nombre d'invertébrés dans les enclos avec truites n'atteignait que les deux tiers de leur nombre dans les témoins (figure 57.14) À son tour, la biomasse des algues, dont les invertébrés se nourrissent, était cinq fois supérieure dans les enclos avec truites par rapport aux témoins.

La logique de cette cascade trophique permet de prédire que l'ajout d'un carnivore secondaire dans les enclos entraînerait aussi des effets en cascade. On peut s'attendre à ce que les carnivores secondaires contrôlent les populations de carnivores primaires, entraînent une profusion d'herbivores et une raréfaction des producteurs primaires.

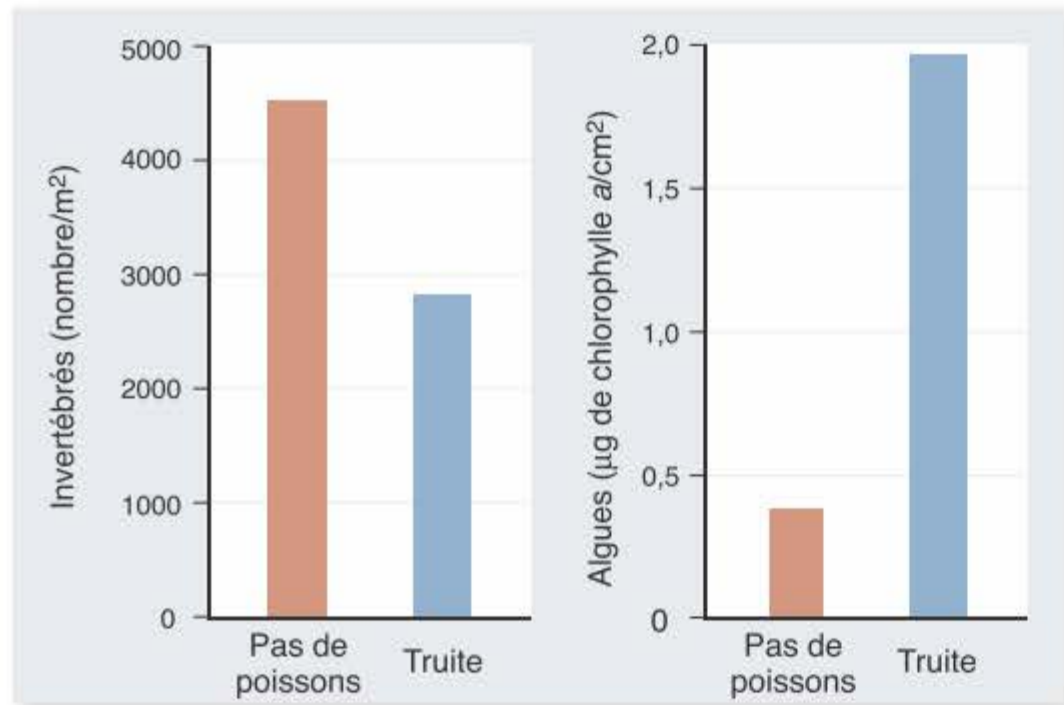


Figure 57.14 Démonstration des effets descendants par une expérience dans une cascade trophique simple. Dans une rivière de Nouvelle-Zélande, il y a moins d'invertébrés herbivores dans des enclos avec des truites (partie gauche de la figure) et plus d'algues dans les enclos sans truites (partie droite de la figure).

Question Pourquoi y a-t-il plus d'algues dans les rivières avec truites ?

Dans une expérience semblable à celle qui vient d'être décrite, des enclos ont été créés dans des rivières du nord de la Californie. Dans ces rivières, les principaux carnivores primaires étaient les larves (nymphe) de libellules. On a ajouté un poisson prédateur de ces nymphe et d'autres carnivores primaires dans certains enclos et pas dans d'autres.

Dans les enclos avec poissons, le nombre de nymphe de libellules a diminué, augmentant le nombre de leurs proies, comme les insectes herbivores, réduisant à son tour la biomasse des algues (figure 57.15).

Il est moins facile de vérifier expérimentalement les cascades trophiques dans les grands écosystèmes que dans les enclos de rivières, et les travaux sur ces cascades sont mal connus. Néanmoins, la plupart des écologues ont identifié certaines cascades dans de vastes écosystèmes. Une des plus intéressantes implique les loutres de mer, les oursins et les forêts d'algues brunes de la côte occidentale d'Amérique du Nord (figure 57.16).

Les loutres mangent les oursins et les oursins mangent les algues, empêchant le développement des forêts de *Macrocystis*. Quand les loutres sont abondantes, les forêts d'algues sont bien développées parce qu'il y a relativement peu d'oursins dans le système. Mais quand les loutres sont rares, les oursins sont nombreux et empêchent le développement des forêts d'algues. Les orques (baleines tueuses) interviennent aussi parce que, ces dernières années, elles sont devenues des prédateurs importants des loutres, diminuant ainsi leurs populations.

L'élimination des carnivores par l'homme entraîne des effets descendants

On pense que les activités humaines ont des effets descendants dans plusieurs écosystèmes, généralement en éliminant les carnivores du niveau supérieur. Le grand naturaliste Aldo Leopold a posé le principe de ces effets bien avant que l'hypothèse des cascades trophiques n'ait été scientifiquement formulée quand il écrivait dans le *Sand County Almanac* :

« J'ai vécu assez longtemps pour voir ce qui s'est passé après l'élimination des loups. J'ai observé les flancs de nombreuses montagnes qui ont récemment perdu leurs loups et j'ai vu les versants sud creusés d'une masse de pistes fraîches de cervidés. J'ai vu tous les arbustes et les plan-

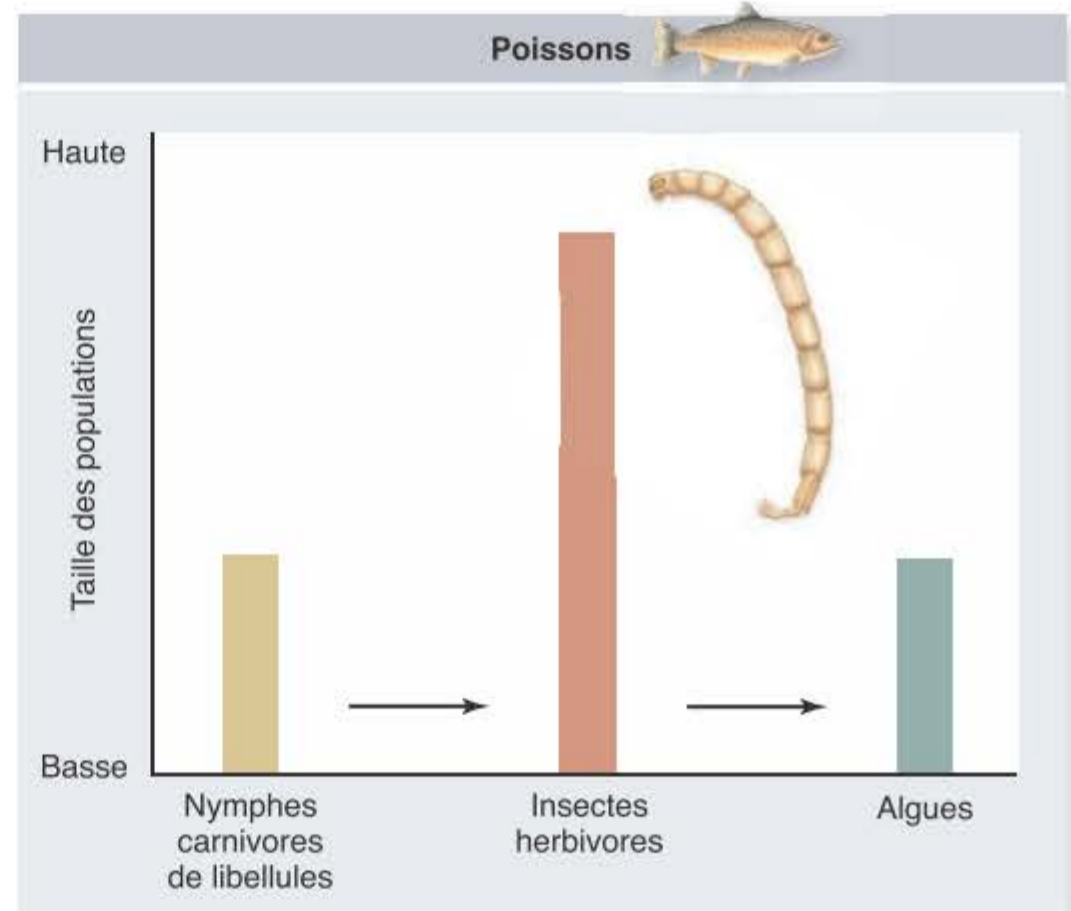
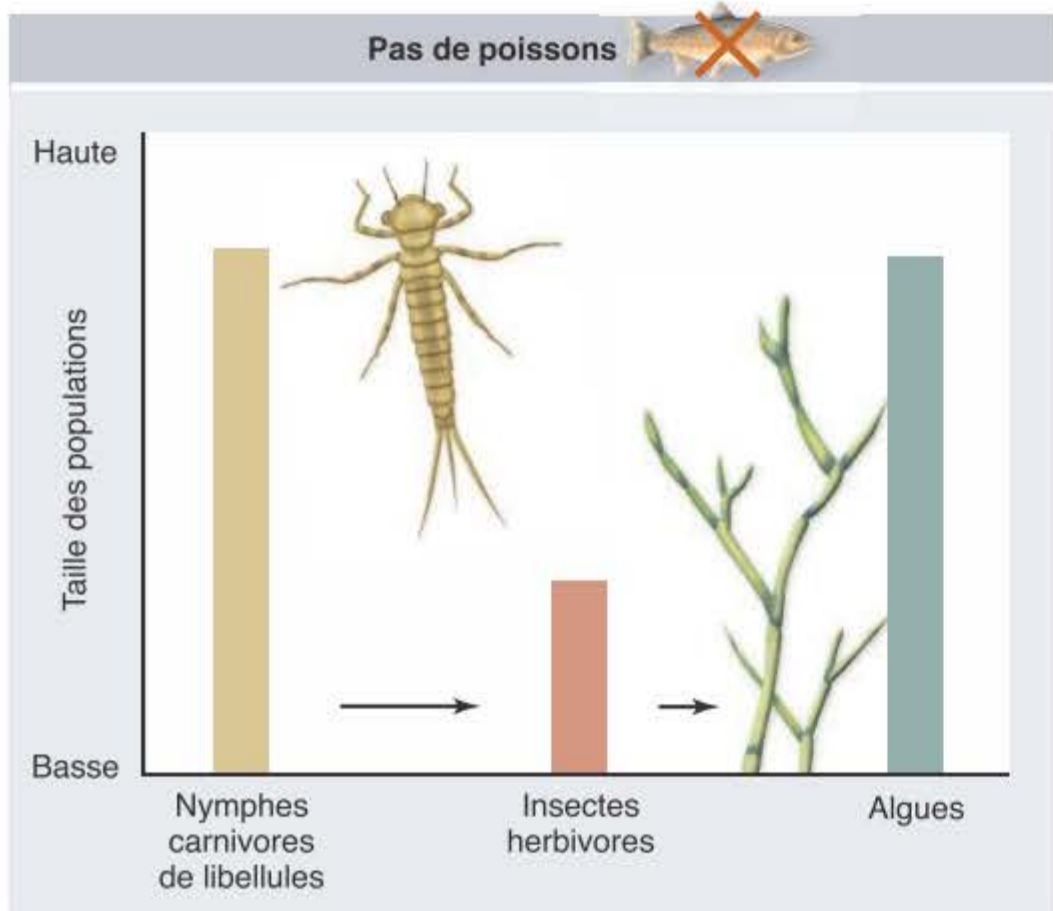


Figure 57.15 Démonstration des effets descendants dans une cascade trophique à quatre niveaux. Dans une rivière, les enclos contenant de grands poissons carnivores (à droite) ont peu de carnivores primaires, comme les nymphe de libellules, plus d'insectes herbivores (comme le montre le nombre de chironomides, une sorte d'insecte aquatique) et moins d'algues.

Question Expliquez pourquoi la présence des poissons entraîne une diminution des algues dans cette expérience et leur augmentation dans les essais de la figure 57.14. Quelles seraient les conséquences de l'introduction, dans les enclos, de serpents s'attaquant aux poissons ?

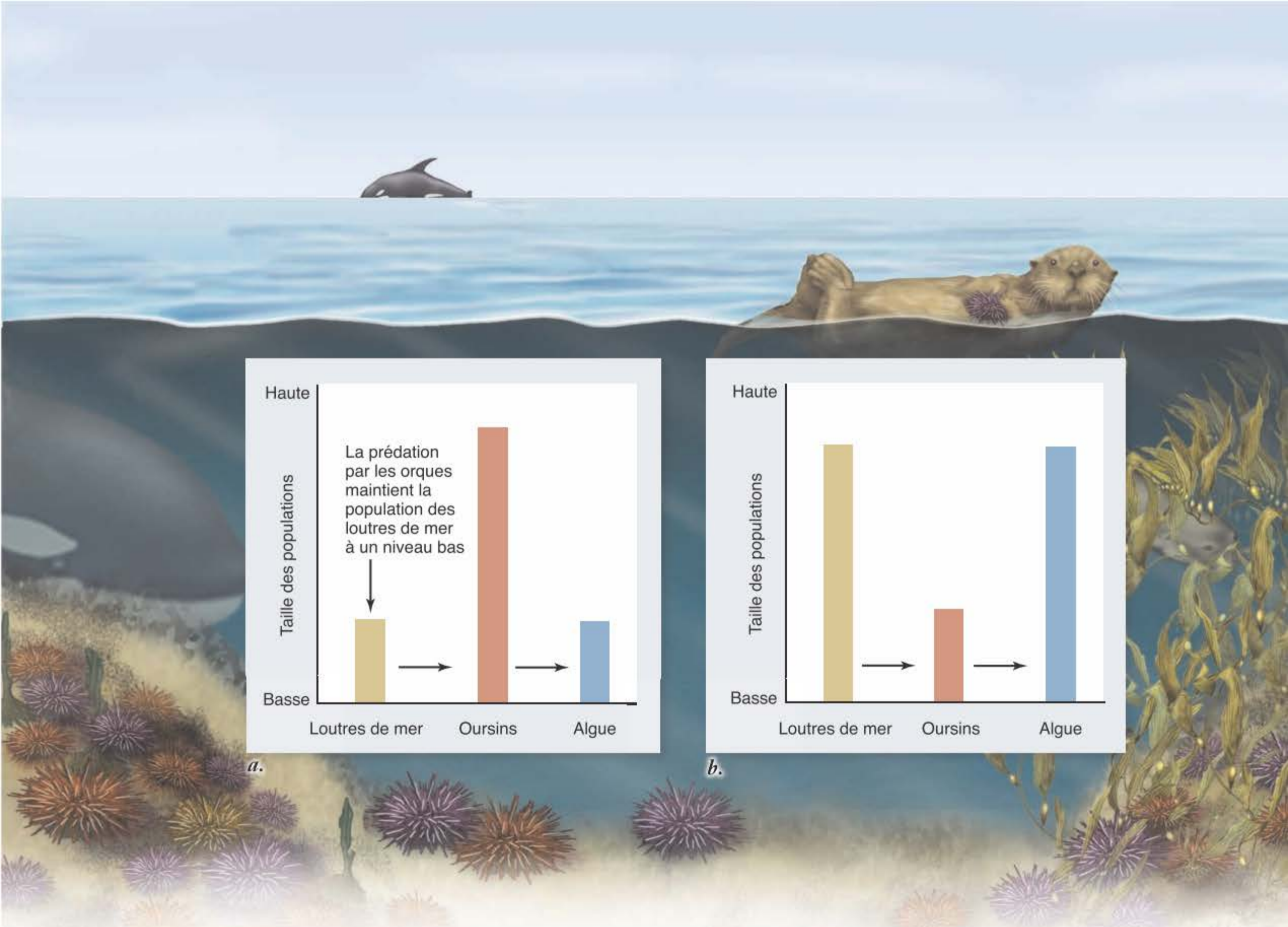


Figure 57.16 Cascade trophique dans un écosystème de grande taille. Le long de la côte occidentale de l'Amérique du Nord, il existe deux formes de systèmes loutre de mer/oursin/algue brune. Dans le schéma *a*, les populations réduites de loutres de mer autorisent de grandes populations d'oursins, qui éliminent les populations d'algues. Dans le schéma *b*, les grandes populations de loutres de mer contrôlent les oursins et autorisent une croissance abondante des algues. Selon une hypothèse récente, un changement de la prédation exercée à l'origine par les orques sur d'autres mammifères entraîne aujourd'hui les écosystèmes vers le schéma de gauche.

tules comestibles broutés, d'abord affaiblis, puis morts. J'ai vu tous les arbres sans feuilles jusqu'à hauteur des bois. »

Il existe beaucoup de ces exemples où l'élimination des prédateurs a eu des conséquences en cascade sur les niveaux trophiques inférieurs. Il n'y a pas de grands prédateurs comme les jaguars et les pumas sur l'île Barro Colorado, sommet de montagne devenu une île suite à la construction du canal de Panama au début du siècle dernier. Il en résulte que les petits prédateurs, dont les populations sont normalement tenues sous contrôle – comme les singes, les pécaris, les coatis et les tatous – sont devenus extrêmement abondants. Ces animaux mangent pratiquement tout ce qu'ils trouvent. Les oiseaux qui nichent sur le sol sont particulièrement vulnérables.

De même, dans les océans, les grands poissons prédateurs comme l'espadon et la morue ont décliné jusqu'à 10 % de leur nombre initial à cause de la surpêche dans pratiquement tous les océans du globe. Dans certaines régions, les proies des morues – comme certains crabes et crevettes – sont devenues plusieurs fois plus abondantes que précédem-

ment, et d'autres effets en cascade sont évidents à des niveaux trophiques encore inférieurs.

On a des effets ascendants quand des changements dans les producteurs primaires affectent les niveaux trophiques supérieurs

On observe des effets ascendants quand une augmentation de la productivité primaire remonte dans la chaîne alimentaire et améliore l'alimentation non seulement des herbivores, mais aussi des carnivores qui s'en nourrissent. Pour prévoir des effets ascendants, les écologues doivent tenir compte de l'historique des organismes en présence. Un schéma d'effets ascendants qui semble s'appliquer à un certain nombre de types d'écosystèmes est illustré à la figure 57.17.

D'après ce modèle, quand la productivité primaire est faible, les populations des producteurs ne peuvent supporter des populations importantes d'herbivores. Si la productivité primaire augmente, les populations d'herbivores deviennent une caractéristique de l'écosystème. L'augmentation de la production primaire est alors entièrement dévorée par les herbivores, dont les populations augmentent et empêchent la croissance des populations de producteurs primaires.

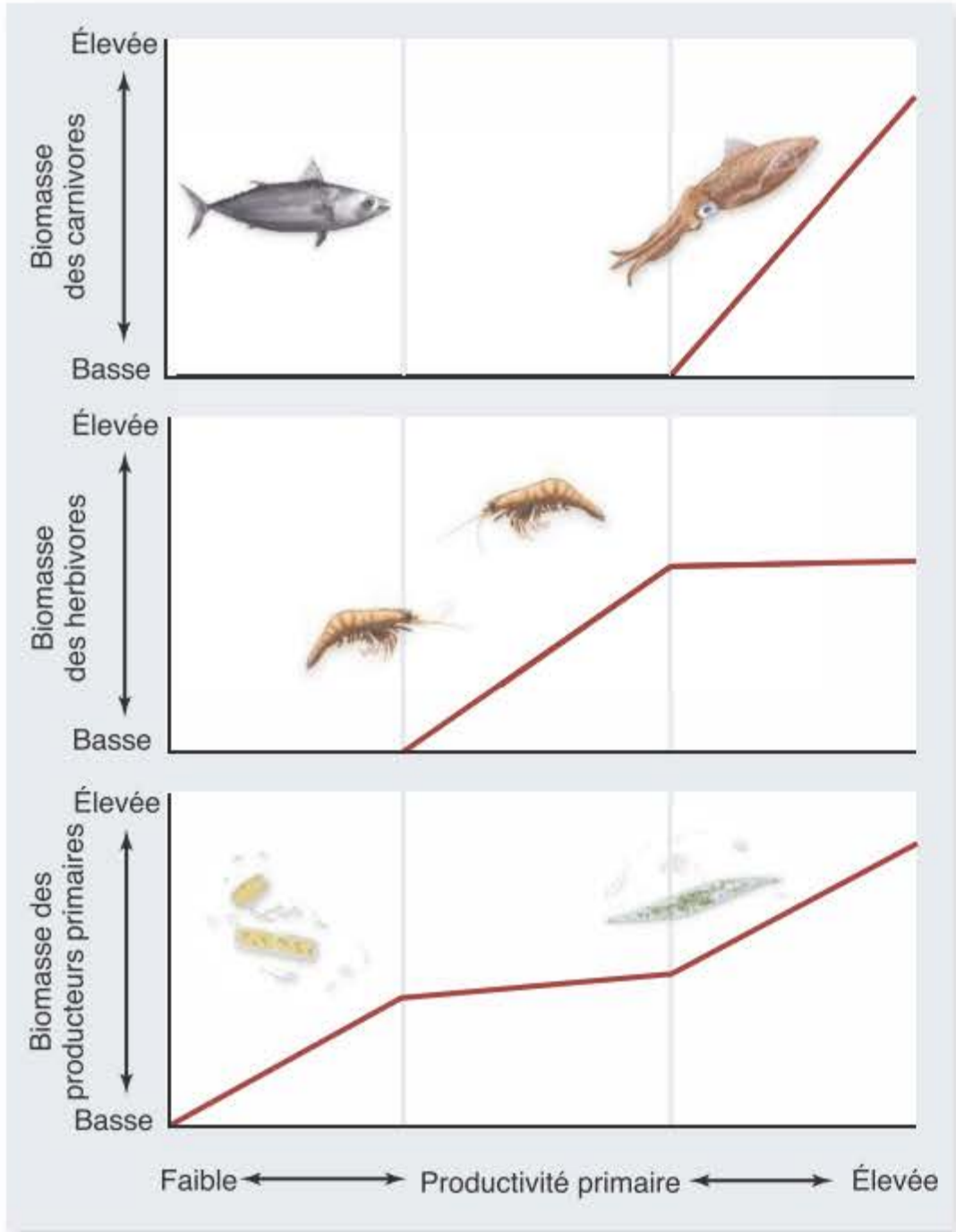


Figure 57.17 Effets ascendants. Quand la productivité primaire est faible, les populations d'herbivores ne peuvent trouver assez de nourriture pour se maintenir ; sans herbivores, la biomasse utilisable des producteurs primaires, comme ces diatomées, augmente avec la productivité. Au-dessus d'un certain seuil, l'augmentation de la productivité aboutit à une augmentation de la biomasse des populations d'herbivores ; la biomasse des producteurs primaires n'augmente plus avec la productivité parce qu'elle est consommée par les herbivores. Au-delà d'un autre seuil, des populations de carnivores primaires peuvent subsister. Si la productivité primaire dépasse ce niveau, les carnivores consomment l'excès de production des herbivores et la biomasse des populations d'herbivores reste relativement constante, tandis que celle des carnivores augmente. La biomasse des producteurs primaires n'est plus soumise à une contrainte par l'augmentation des populations d'herbivores et elle augmente donc aussi avec la productivité primaire. Pour comprendre ce modèle, il faut bien faire la distinction entre productivité et biomasse utilisable.

Question Comment est-il possible que la biomasse des producteurs primaires reste relativement constante quand la productivité primaire augmente ?

La productivité primaire augmentant encore, les populations d'herbivores deviennent suffisantes pour pouvoir supporter des carnivores primaires. De nouvelles augmentations de la productivité primaire n'entraînent plus un accroissement des populations d'herbivores, mais plutôt des populations de carnivores.

La preuve expérimentale du rôle des effets ascendants prévus par ce modèle a été donnée par un travail réalisé dans des enclos sur une rivière (figure 57.18). Les grands poissons (carnivores secondaires)

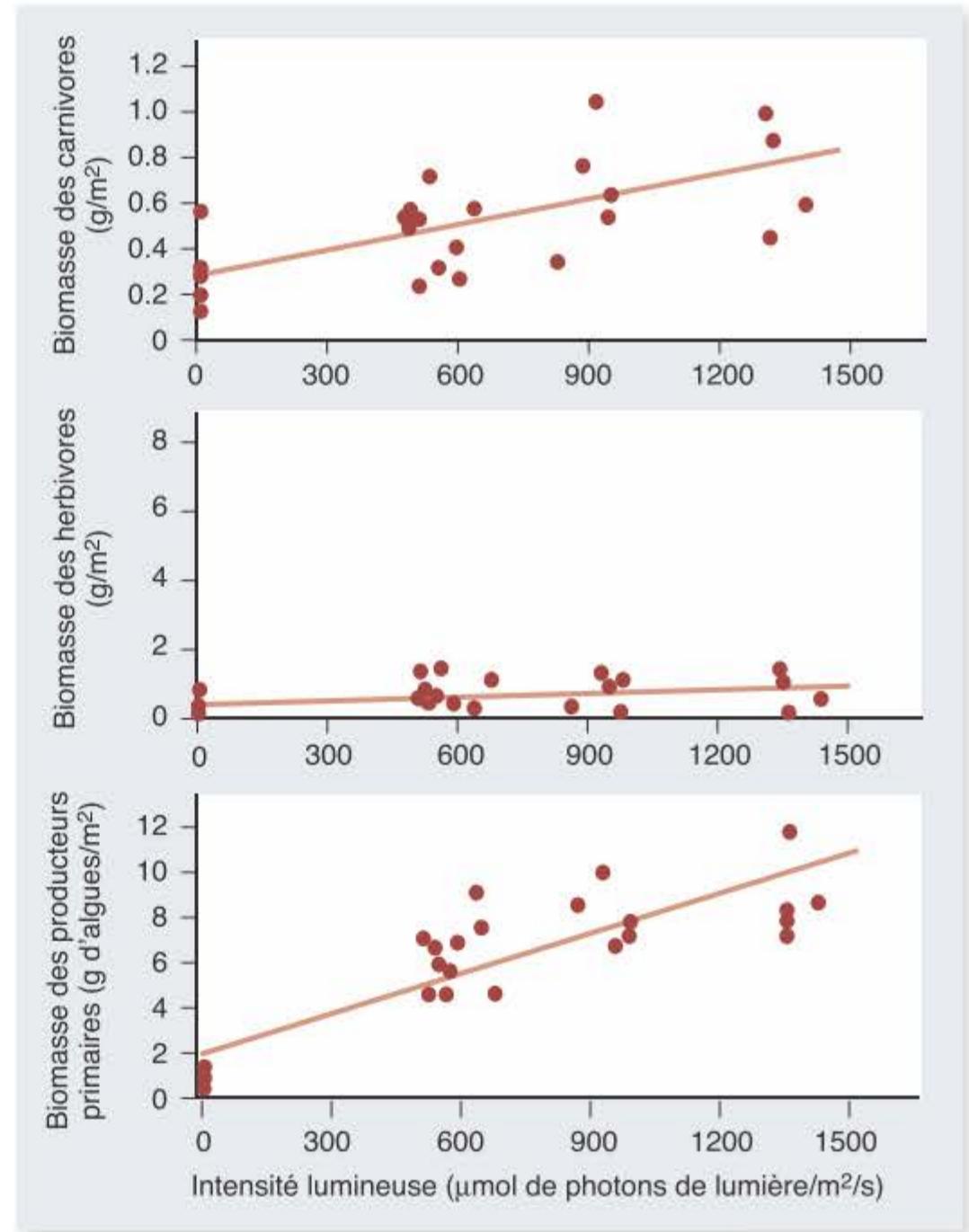


Figure 57.18 Étude expérimentale des effets ascendants dans un écosystème de rivière. Le comportement de ce système, étudié dans l'Eel River au nord de la Californie, est représenté par les traits rouges de la figure 57.17. L'augmentation de l'intensité lumineuse a causé une augmentation de la productivité primaire et de la biomasse des producteurs primaires. La biomasse des populations de carnivores a aussi augmenté. Cependant, la biomasse des herbivores n'a pas augmenté en même temps que la productivité primaire parce qu'elle était consommée par les carnivores.

Analyse de données Quelle est la signification de l'angle de la droite de régression dans ces trois graphiques ?

Question Supposons qu'il existe des carnivores secondaires à tous les niveaux d'éclairement dans cet écosystème expérimental. Comment pensez-vous que la biomasse des producteurs primaires, des herbivores et des carnivores primaires évoluerait avec l'augmentation de l'éclairement ?

étaient exclus de ces enclos. On avait placé un toit au-dessus de chaque enclos. Certains toits étaient transparents et laissaient passer la lumière, alors que les autres étaient plus ou moins teintés, pour que les enclos reçoivent des quantités différentes de lumière.

La productivité primaire était la plus importante dans les enclos à toit transparent et la plus faible pour les toits sombres. La productivité primaire augmentant parallèlement à l'éclairage, la biomasse des producteurs primaires augmentait, de même que celle des carnivores. Cependant, le niveau trophique intermédiaire, les herbivores, n'avait pas augmenté, comme le prévoyait le schéma de la figure 57.17 (trait rouge du graphique).

Synthèse 57.3

Les populations des espèces situées à des niveaux trophiques différents s'influencent mutuellement et ces effets peuvent se propager aux différents niveaux. On observe des effets descendants, ou cascades trophiques, quand les modifications des populations de carnivores affectent les niveaux trophiques inférieurs. On observe des effets ascendants quand des modifications de la productivité primaire affectent les niveaux trophiques supérieurs.

- Des effets descendants et ascendants pourraient-ils être simultanés ?

57.4 Biodiversité et stabilité des écosystèmes

Objectifs

1. Définir la stabilité des écosystèmes.
2. Décrire les effets de la richesse spécifique sur le fonctionnement des écosystèmes.
3. Citer les facteurs qui peuvent contribuer à la richesse spécifique sous les tropiques.

Au chapitre 56, nous avons parlé de la richesse spécifique – nombre d'espèces présentes dans une communauté. Les écologues ont longtemps débattu des conséquences des différences de richesse spécifique entre communautés. Selon une théorie, les communautés riches en espèces sont plus stables – leur composition est plus constante et elles résistent mieux aux perturbations. Cette hypothèse a été étudiée avec élégance par David Tilman et ses collègues de l'Université du Minnesota dans la Cedar Creek Natural History Area.

La richesse spécifique peut améliorer la stabilité : recherches à Cedar Creek

Ces chercheurs ont contrôlé 207 petites parcelles rectangulaires (de 8 à 16 m²) pendant 11 ans (figure 57.19a). Dans chaque parcelle, ils ont compté le nombre d'espèces de plantes des prairies et mesuré la biomasse végétale (la masse totale de toutes les plantes de la parcelle). Au cours de cette étude, on a observé une relation entre la richesse spéci-

DÉMARCHE SCIENTIFIQUE

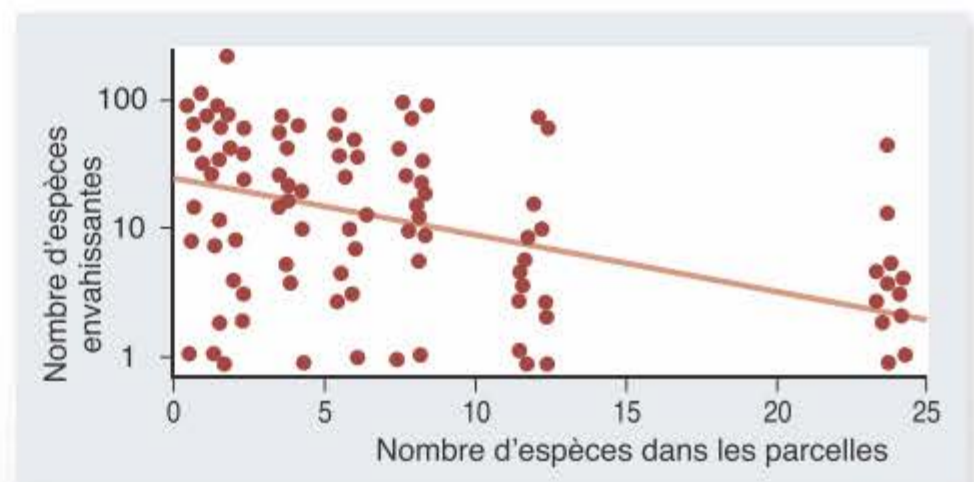
Question : la richesse spécifique a-t-elle une influence sur le risque d'invasion d'une communauté ?

Hypothèse : L'invasion sera plutôt lente dans les communautés les plus riches.

Expérience : ajouter le même nombre de semences d'une espèce étrangère à des parcelles expérimentales différant par le nombre d'espèces végétales.



a.



b.

Résultat : le nombre d'espèces qui réussissent à s'installer est très variable, mais l'invasion est en moyenne moins importante dans les parcelles comptant beaucoup d'espèces.

Interprétation : comment expliquer une telle variation du nombre d'espèces qui réussissent à s'installer dans des communautés de même richesse spécifique ?

Figure 57.19 Influence de la richesse spécifique sur la stabilité des écosystèmes. a. Une des parcelles expérimentales de Cedar Creek. b. On peut estimer la stabilité des communautés en examinant les conséquences de la richesse en espèces sur les possibilités d'invasion. Chaque point représente une parcelle expérimentale de Cedar Creek. Les parcelles les plus riches en espèces sont les plus difficiles à envahir par les espèces étrangères.

Analyse de données Jusqu'à quel point pouvez-vous prédire le nombre d'espèces invasives en vous basant sur le nombre d'espèces présentes dans une parcelle ?

fique et la stabilité des communautés – la biomasse différait moins d'une année à l'autre dans les parcelles contenant plus d'espèces. En outre, au cours de deux années sèches, on a noté une relation négative entre la diminution de la biomasse et la richesse spécifique – autrement dit, les parcelles contenant le plus grand nombre d'espèces étaient moins affectées.

Ces découvertes ont été confirmées ensuite par une expérience consistant à semer des nombres différents d'espèces dans les parcelles. De nouveau, la biomasse fut plus stable d'une année à l'autre pendant une période de 10 ans dans les parcelles les plus riches en espèces.

Dans une expérience voisine, quand des semences d'autres espèces de plantes ont été ajoutées à différentes parcelles, la possibilité d'installation de ces espèces était corrélée négativement avec la richesse spécifique (figure 57.19b). Autrement dit, les communautés plus diversifiées résistent mieux à l'invasion de nouvelles espèces, ce qui est une autre manière de mesurer la stabilité des communautés.

La richesse spécifique peut aussi influencer d'autres processus dans l'écosystème. Tilman et ses collègues ont contrôlé 147 parcelles expérimentales contenant un nombre variable d'espèces pour estimer la croissance et la quantité d'azote du sol utilisée par la croissance des plantes. Ils ont constaté que plus le nombre d'espèces était élevé dans la parcelle, plus grandes étaient la quantité d'azote prélevée et la production de biomasse. Dans cette étude, l'augmentation de la biodiversité améliore visiblement la productivité.

Des recherches en laboratoire sur des écosystèmes artificiels ont donné les mêmes résultats. Dans un travail précis, on a construit des écosystèmes d'un mètre carré dans des chambres de culture avec contrôle de la température, de la lumière, des courants d'air et de la concentration des gaz atmosphériques. Divers types de plantes, insectes et animaux ont été introduits pour construire des écosystèmes de 9, 15 ou 31 espèces, les traitements les moins diversifiés comprenant une partie des espèces des enclos les plus complets. Comme dans les expériences de Tilman, la quantité de biomasse produite était liée à la richesse spécifique, de même que la quantité de dioxyde de carbone consommé, autre mesure de la productivité de l'écosystème.

Tous les écologues n'adoptent cependant pas la conclusion de Tilman, pour qui la bonne santé des écosystèmes dépend de leur diversité. Les critiques portent sur la validité et la pertinence de ces recherches sur la biodiversité, et estiment que plus on ajoute d'espèces à une parcelle, plus il est probable que l'une d'elles sera très productive. Pour montrer qu'une productivité élevée dépend effectivement d'une grande richesse spécifique et non de la présence d'une espèce particulièrement productive, les parcelles expérimentales devraient avoir une « surproduction » ; en d'autres termes, la productivité des parcelles devrait être supérieure à celle de l'espèce la plus productive cultivée isolément.

Bien que ce point reste discuté, les travaux récents réalisés à Cedar Creek et ailleurs ont prouvé cette surproduction et confirmé que la richesse spécifique des communautés améliore leur productivité et leur stabilité.

La richesse spécifique est influencée par les caractéristiques des écosystèmes

On sait ou l'on suppose que plusieurs facteurs ont une influence sur la richesse spécifique d'une communauté. Nous en avons vu certains au chapitre 56, par exemple la disparition des espèces clés de voûte et les perturbations physiques modérées. Nous parlerons ici de trois autres : la productivité primaire, l'hétérogénéité du substrat et les facteurs climatiques.

La productivité primaire

La productivité des écosystèmes est très variable (voir figure 57.11). Certaines données montrent que la richesse spécifique est liée à la productivité primaire, mais cette relation n'est pas linéaire. Dans un certain nombre de cas, par exemple, les écosystèmes avec une productivité intermédiaire ont tendance à être les plus riches en espèces (figure 57.20a).

Pourquoi autant de discussion ? Il est possible que les niveaux de productivité soient liés au nombre de consommateurs. Quand on applique cette idée à la richesse en espèces végétales, si la productivité est faible, il y a peu d'herbivores, et les plantes les plus compétitives sont capables d'éliminer la plupart des autres espèces végétales. Au contraire, si la productivité est élevée, le nombre d'herbivores est tel que seules survivent les espèces végétales les plus résistantes au pâturage. En conséquence, c'est aux niveaux intermédiaires, aux points de vue nombre d'espèces végétales et pâturage, que le plus grand nombre d'espèces coexistent.

L'hétérogénéité de l'habitat

Les milieux abiotiques hétérogènes sont composés de nombreux types d'habitats – par exemple de types de sols. On peut s'attendre à ce que ces environnements hétérogènes abritent plus d'espèces végétales que les

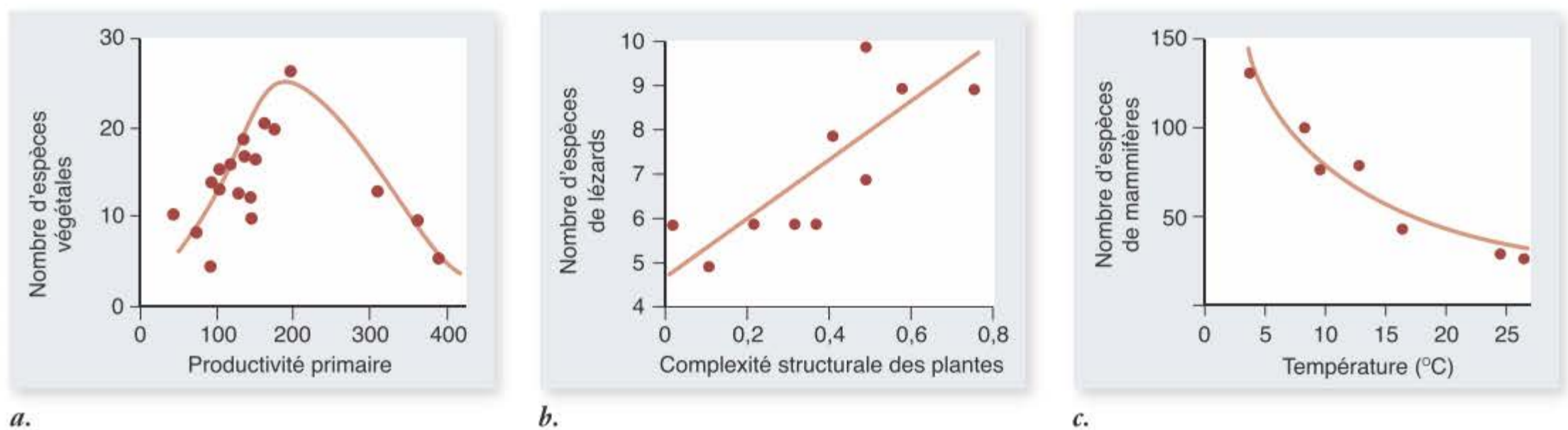


Figure 57.20 Facteurs influençant la richesse spécifique. *a. La productivité* : dans les communautés des régions montagneuses d'Afrique du Sud, la richesse en espèces végétales est maximale pour les niveaux intermédiaires de productivité (biomasse). *b. L'hétérogénéité spatiale* : il existe une corrélation positive entre la richesse en espèces de lézards des déserts et la complexité structurelle de la couverture végétale dans les sites désertiques du sud-ouest de l'Amérique. *c. Le climat* : il existe une corrélation négative entre la richesse en espèces de mammifères et les écarts de température mensuels moyens le long de la côte occidentale de l'Amérique du Nord.

Question (a) Pourquoi la richesse spécifique est-elle maximale aux niveaux intermédiaires de productivité ? (b) Pourquoi les régions où la structure est la plus complexe ont-elles plus d'espèces ? (c) Pourquoi y a-t-il plus d'espèces dans les régions où la température est moins variable ?

milieux homogènes. Qui plus est, la richesse en espèces animales doit être le reflet de la richesse en plantes. La figure 57.20b montre un exemple de cet effet : le nombre d'espèces de lézards à différents endroits du sud-ouest de l'Amérique reflète la diversité structurale des plantes dans la région.

Les facteurs climatiques

Il est plus difficile d'estimer le rôle du climat. D'un côté, on peut s'attendre à la coexistence d'un plus grand nombre d'espèces lorsqu'il existe des saisons que sous un climat constant, parce que les changements climatiques peuvent favoriser des espèces différentes aux différentes époques de l'année. D'un autre côté, les milieux stables peuvent convenir à des espèces spécialisées qui seraient incapables de survivre si les conditions fluctuaient. Le nombre d'espèces de mammifères le long de la côte occidentale de l'Amérique du Nord est inversement proportionnel aux variations locales de la température – il y a d'autant moins d'espèces que la variation est plus grande – ce qui confirme ce point de vue (figure 57.20c).

La diversité est la plus grande dans les régions tropicales, mais les raisons ne sont pas claires

Depuis longtemps, les biologistes ont constaté qu'il existe plus d'espèces animales et végétales dans les régions tropicales que dans les régions tempérées. Pour de nombreux types d'organismes, la richesse spécifique augmente fortement de l'arctique aux tropiques. Ce gradient de la diversité spécifique en fonction de la latitude a été signalé pour les plantes et les animaux, y compris les oiseaux (figure 57.21), les mammifères et les reptiles.

Pendant près d'un siècle, les écologues ont été embarrassés par ce cline de la diversité spécifique entre l'arctique et les tropiques. La diffi-

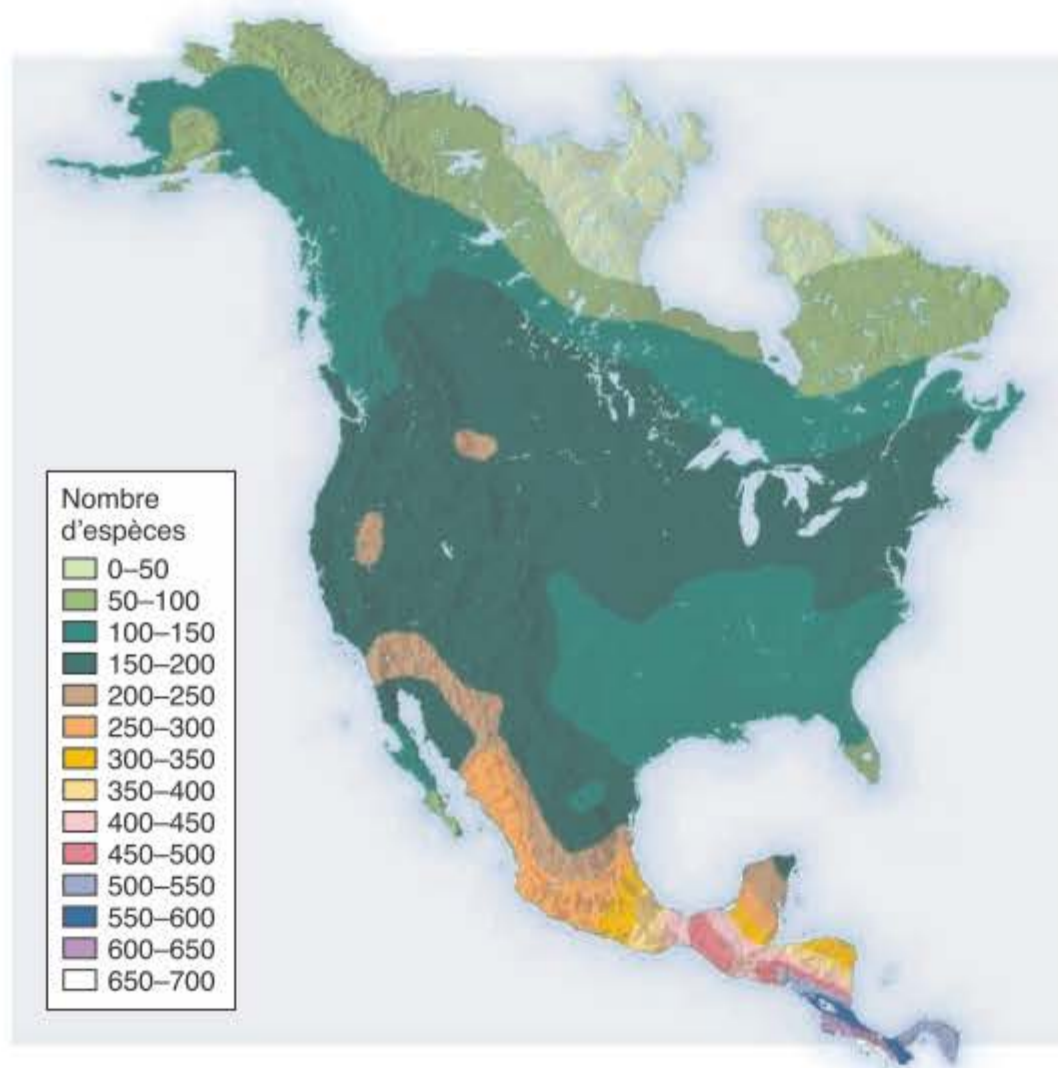


Figure 57.21 Gradient de la richesse en espèces en fonction de la latitude. Le nombre d'espèces d'oiseaux augmente quand on se dirige vers les tropiques, en Amérique du Nord et Centrale. On trouve moins de 100 espèces dans l'arctique, alors que plus de 600 vivent dans le sud de l'Amérique Centrale.

culté n'était pas de proposer une hypothèse raisonnable expliquant pourquoi les espèces sont plus nombreuses sous les tropiques, mais de faire un choix parmi ces nombreuses hypothèses raisonnables. Nous allons voir cinq des suggestions le plus souvent proposées.

L'âge évolutif des régions tropicales

Les scientifiques ont souvent supposé que les régions tropicales sont plus riches en espèces que les régions tempérées parce qu'elles n'ont pas été perturbées pendant de longues périodes, alors que les régions tempérées ont été soumises à des glaciations répétées. Le plus grand âge des communautés tropicales aurait permis la coévolution, en leur sein, d'interactions complexes favorisant une diversité plus grande des plantes et des animaux.

Un travail récent suggère que la longue stabilité des communautés tropicales a été fortement surestimée. L'étude des pollens dans des carottes de sol non perturbé montre qu'au cours des glaciations, les forêts tropicales se sont réduites à quelques petits refuges entourés de savanes. On en déduit que les communautés tropicales ne sont pas restées stables pendant de longues périodes, contrairement à ce que présuppose cette hypothèse.

D'un autre côté, des recherches phylogénétiques récentes (voir chapitre 23) font penser que beaucoup de plantes et d'animaux ont évolué sous les tropiques, et qu'elles ont ensuite colonisé les régions tempérées. Ces groupes sont donc restés longtemps sous les tropiques et leur plus grande richesse spécifique est peut-être simplement le reflet d'une diversification plus longue.

Productivité plus grande

Selon une deuxième hypothèse souvent proposée, les régions tropicales possèdent plus d'espèces parce que cette partie du globe reçoit plus de rayonnement solaire que les régions tempérées. La quantité supérieure d'énergie solaire, couplée à une période de végétation couvrant toute l'année, augmenterait fortement l'activité photosynthétique globale des plantes tropicales.

Si nous représentons l'ensemble des ressources de la forêt tropicale par une tarte et ses niches spécifiques par des quartiers de tarte, nous pouvons voir qu'une plus grande tarte permet d'obtenir plus de quartiers. Cependant, comme on l'a déjà signalé dans cette section, beaucoup de recherches de terrain ont montré que la richesse spécifique la plus grande correspond aux niveaux de productivité intermédiaires. On devrait donc s'attendre à ce que la productivité accrue réduise la richesse spécifique, plutôt que de l'augmenter.

Stabilité/constance des conditions

Bien qu'il existe des saisons sous les tropiques, elles sont en général beaucoup moins marquées que dans les régions tempérées. Ces plus faibles différences saisonnières pourraient favoriser la spécialisation, grâce à une subdivision des niches en fonction des ressources et ainsi une réduction de la compétition. Le résultat attendu serait l'augmentation du nombre d'espèces spécialisées sous les tropiques effectivement observée. Beaucoup de tests de terrain ont été entrepris pour vérifier cette hypothèse, presque tous la confirment et montrent que les niches sont plus nombreuses et plus étroites dans les communautés tropicales que dans les tempérées.

La prédation

Beaucoup de rapports indiquent que la prédation peut être plus intense sous les tropiques. En théorie, une prédation plus forte pourrait réduire l'importance de la compétition, permettre une plus grande superposition des niches et favoriser ainsi la richesse spécifique.

L'hétérogénéité spatiale

Comme on l'a déjà vu dans cette section, l'hétérogénéité spatiale favorise la richesse spécifique. En vertu de leur complexité, les forêts tropicales créent des microhabitats variés et peuvent ainsi favoriser un plus grand nombre d'espèces. La longue colonne verticale de végétation parcourue par la lumière dans une forêt tropicale est peut-être à l'origine d'une large gamme de fréquences et d'intensités lumineuses créant des milieux lumineux très divers et favorisant ainsi la diversité spécifique.

Synthèse 57.4

Un écosystème est stable si sa composition reste relativement constante et s'il peut supporter des perturbations. Les recherches expérimentales en champ confirment que les communautés riches en espèces résistent mieux à l'invasion d'autres espèces et produisent plus de biomasse au niveau primaire, mais tous les écologues ne sont pas d'accord avec ces conclusions. La richesse spécifique est plus grande en régions tropicales à cause de la diversité des habitats, du meilleur ensoleillement, de la plus longue stabilité du climat et des saisons.

- Quelles pourraient être les conséquences, pour la productivité primaire, d'une diminution de la lumière solaire arrivant à la surface terrestre à cause de la pollution ?

57.5 Biogéographie insulaire

Objectifs

1. Décrire la relation espèces-surface.
2. Expliquer comment la surface et l'isolement influencent les taux de colonisation et d'extinction.

En écologie, un des modèles les plus sûrs est la présence d'un plus grand nombre d'espèces dans les grandes îles que dans les petites. En 1967,

Robert MacArthur, de l'Université de Princeton, et Edward O. Wilson, de l'Université Harvard, ont suggéré que cette relation espèces-surface était le résultat de l'effet de la surface géographique et de l'isolement sur les probabilités d'extinction et de colonisation des espèces.

Le modèle de l'équilibre suppose que l'extinction et la colonisation atteignent un point d'équilibre

Pour MacArthur et Wilson, les espèces sont constamment disséminées dans les îles et celles-ci ont donc tendance à accumuler de plus en plus d'espèces. Cependant, en même temps que de nouvelles espèces arrivent, d'autres s'éteignent et disparaissent. Quand le nombre d'espèces augmente sur une île initialement déserte, la vitesse de la colonisation doit diminuer avec l'épuisement du pool d'espèces susceptibles d'y participer et qui ne sont pas encore présentes sur l'île. En même temps, le taux d'extinction devrait augmenter – la probabilité de disparition augmentant avec le nombre d'espèces sur l'île.

Par conséquent, à un certain moment, les extinctions devraient être aussi nombreuses que les colonisations et le nombre d'espèces devrait alors rester constant. Chaque île d'une taille donnée aurait donc, à l'équilibre, un nombre caractéristique d'espèces qui aurait tendance à rester stable au cours du temps (point d'intersection à la figure 57.22a) – bien que la composition spécifique se modifie par l'extinction de certaines espèces et par l'arrivée d'autres.

Selon le modèle de l'équilibre de MacArthur et Wilson, la richesse spécifique des îles correspond à un équilibre dynamique entre colonisation et extinction. L'étendue des îles et leur éloignement du continent affecteraient la colonisation et l'extinction. Nous devrions nous attendre à des taux d'extinction plus élevés sur les petites îles parce que la taille de leurs populations serait en moyenne plus faible. Cela se traduit par le niveau supérieur de la courbe qui représente le rapport entre le nombre d'espèces et le taux d'extinction dans les petites îles (figure 57.22b). Nous devrions aussi nous attendre à l'arrivée de colonisateurs moins nombreux sur les petites îles situées à l'écart du continent, et la courbe représentant la relation entre le nombre d'espèces et le taux de colonisation doit être plus basse pour les îles éloignées du continent (figure 57.22b).

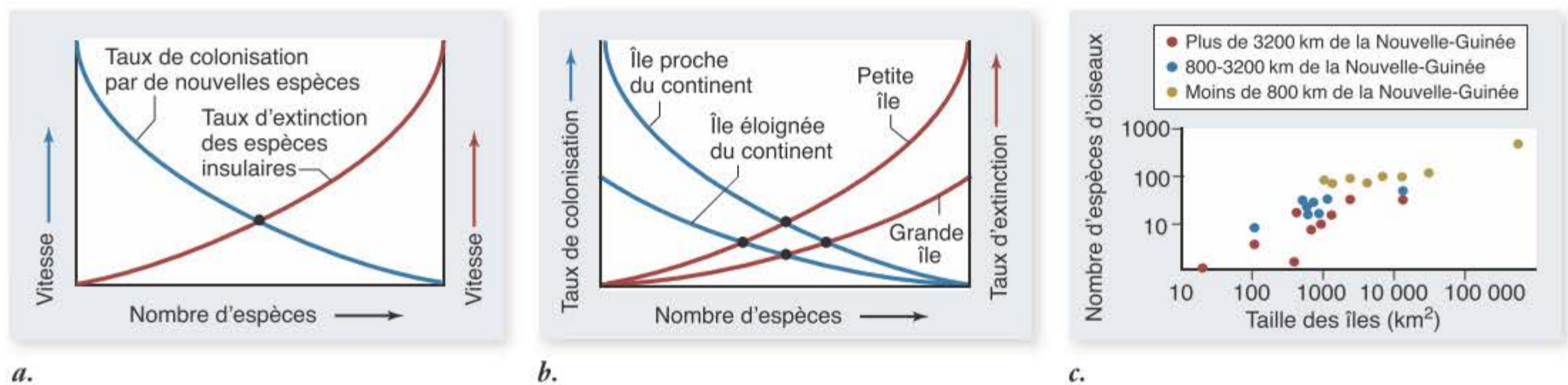


Figure 57.22 Modèle de l'équilibre dans la biogéographie des îles. *a.* La richesse spécifique atteint un équilibre (point noir) quand le taux de colonisation est égal au taux d'extinction sur l'île. *b.* L'équilibre se déplace en fonction du taux de colonisation, de la taille de l'île et de sa distance par rapport aux sources de colonisateurs. Il existe une corrélation positive entre la richesse spécifique et la taille des îles et une corrélation négative avec la distance du continent. Les taux d'extinction sont plus élevés sur les petites îles et le point d'équilibre est déplacé vers la gauche. De même, les taux de colonisation sont plus faibles pour les îles éloignées du continent, ce qui déplace aussi le point d'équilibre vers la gauche. *c.* L'influence de la distance d'une île plus grande, source potentielle d'espèces colonisatrices, est bien visible. Comparées aux îles proches de taille identique, les îles éloignées comptent moins d'espèces.

La richesse spécifique s'équilibre quand les courbes représentant les colonisations et les extinctions se croisent – toute modification de l'une ou l'autre courbe conduira à un nouveau point d'équilibre. Les petites îles éloignées du continent auraient donc le plus faible nombre d'espèces et les grandes îles proches du continent seraient les plus riches (figure 57.22b).

Les prédictions basées sur ce modèle simple correspondent bien aux résultats obtenus sur le terrain. Pour les espèces d'oiseaux de la région Pacifique d'Asie (figure 57.22c) il existe une corrélation positive entre la richesse spécifique et l'étendue des îles, mais une corrélation négative entre cette richesse et la distance par rapport aux sources de colonisateurs.

On vérifie encore le modèle de l'équilibre

Encore étudiants, Wilson et Dan Simberloff ont entrepris leurs premiers travaux au milieu des années 1960 sur des petites îles couvertes de mangrove dans les Florida Keys. Ces îles furent recensées, toute vie animale fut éliminée par fumigation, puis on laissa la recolonisation se dérouler, avec des recensements à intervalles réguliers. Ces recherches de terrain et d'autres ont tendance à confirmer le modèle de l'équilibre.

Cependant, les travaux de longue durée sur le terrain suggèrent que la situation est plus complexe que ne l'avaient envisagé MacArthur et Wilson. Leur modèle prédit un turnover spécifique

important par la disparition de certaines espèces et l'arrivée d'autres. Mais des recherches sur les oiseaux et les araignées des îles indiquent un très faible turnover au cours des années. En outre, parmi les espèces qui arrivent et qui partent, beaucoup n'ont jamais formé des populations importantes. Beaucoup d'espèces paraissent représentées constamment par des populations importantes et disparaissent rarement.

Ces recherches n'ont été poursuivies que pendant une période de temps relativement courte. Il est possible que, sur des siècles, le modèle de l'équilibre donne une description correcte de ce qui détermine la richesse spécifique des îles.

Synthèse 57.5

La relation espèces-surface montre que les îles les plus vastes portent le plus d'espèces. La richesse spécifique des îles semble correspondre à un équilibre dynamique entre colonisation et extinction. La distance par rapport au continent affecte aussi la vitesse de la colonisation et de l'extinction, et l'on devrait donc trouver moins d'espèces sur les petites îles isolées loin du continent.

- Dans quelles circonstances peut-on s'attendre à trouver plus d'espèces sur une petite île que sur une grande ?



Résumé

57.1 Les cycles biogéochimiques

Les constituants atomiques des cycles de la matière au sein des écosystèmes.

Les atomes des éléments chimiques circulent dans les écosystèmes au cours des cycles biogéochimiques.

Le cycle du carbone, base des composés organiques, intervient dans la plupart des écosystèmes.

Le cycle du carbone implique généralement le dioxyde de carbone, fixé par la photosynthèse et libéré par la respiration. Le carbone se trouve aussi sous la forme d'ions bicarbonate et de méthane. La combustion des combustibles fossiles a créé un déséquilibre dans le cycle du carbone (figure 57.1).

La disponibilité de l'eau est fondamentale pour les écosystèmes terrestres.

L'eau arrive à l'atmosphère par évaporation et transpiration et revient à la surface de la terre sous forme de précipitations. Elle est décomposée pendant la photosynthèse et également produite pendant la respiration cellulaire. Une grande partie de l'eau sur terre, y compris l'eau souterraine des aquifères, est polluée et les activités humaines interviennent dans la disponibilité de l'eau aux écosystèmes (figure 57.2).

Le cycle de l'azote repose sur la fixation de l'azote par des microbes.

L'azote est généralement l'élément qui fait le plus défaut alors que N_2 représente 78 % de l'atmosphère. Il doit être transformé en formes utilisables par des micro-organismes fixateurs de l'azote. L'utilisation par l'homme des nitrates dans les engrais a multiplié par deux l'azote disponible (figure 57.4).

Le cycle du phosphore se déroule dans les écosystèmes terrestres et aquatiques, mais pas dans l'atmosphère.

Autre nutriment limitant, le phosphore est libéré par la décomposition des roches ; il s'écoule dans les océans, où il se dépose dans les sédiments profonds. Les humains utilisent aussi des phosphates comme engrais (figure 57.5).

Dans les écosystèmes, les nutriments limitants sont ceux qui sont présents en trop faible quantité par rapport aux besoins.

Le cycle d'un nutriment limitant, comme l'azote, détermine le taux de sa mise à disposition.

On a étudié expérimentalement les cycles biogéochimiques dans un écosystème forestier.

Des expériences en cours montrent que la perturbation grave d'un écosystème entraîne un épuisement des minéraux et le ruissellement de l'eau.

57.2 Le flux d'énergie dans les écosystèmes

L'énergie ne peut être créée ni détruite, mais elle peut changer de forme.

La lumière, l'énergie des liaisons chimiques, le mouvement et la chaleur sont des formes de l'énergie. De l'énergie est perdue à chaque transformation.

Les organismes vivants peuvent utiliser de nombreuses formes d'énergie, mais pas la chaleur.

Selon la seconde loi de la thermodynamique, chaque fois qu'un organisme utilise de l'énergie chimique ou lumineuse, une partie est inévitablement transformée en chaleur et ne peut être récupérée.

L'énergie passe par les niveaux trophiques des écosystèmes.

Les composés organiques sont synthétisés par les autotrophes et sont utilisés par les autotrophes et les hétérotrophes. Quand l'énergie passe d'un organisme à un autre, chaque niveau correspond à un niveau trophique et la séquence des niveaux trophiques successifs constitue une chaîne alimentaire (figure 57.8).

Le niveau trophique de base comprend les producteurs primaires ; les herbivores qui consomment les producteurs primaires sont le niveau suivant. Ils sont à leur tour mangés par les carnivores primaires qui peuvent être consommés par les carnivores secondaires. Les détritivores se nourrissent des déchets et des restes d'organismes morts.

Environ 1 % seulement de l'énergie solaire frappant la terre est captée par la photosynthèse. En passant par les différents niveaux trophiques, il reste très peu (environ 10 %) de l'énergie du niveau trophique précédent (figure 57.10).

Le nombre de niveaux trophiques est limité par l'énergie disponible.

La décroissance exponentielle de l'énergie entre les niveaux trophiques limite la longueur des chaînes alimentaires et le nombre de carnivores du sommet qui peuvent être entretenus.

Les pyramides écologiques illustrent les relations entre niveaux trophiques.

Les pyramides écologiques basées sur le flux d'énergie, la biomasse et le nombre d'organismes sont généralement droites. Des pyramides inversées de la biomasse et des nombres sont possibles si la biomasse ou le nombre d'organismes d'au moins un niveau trophique est supérieur à celui du niveau inférieur (figure 57.13).

57.3 Interactions entre les niveaux trophiques

On a des effets descendants quand des changements dans le niveau trophique supérieur affectent les producteurs primaires.

On a une cascade trophique, ou effet descendant, quand une modification d'un niveau trophique supérieur affecte un niveau inférieur (figure 57.15).

L'élimination des carnivores par l'homme entraîne des effets descendants.

L'élimination des carnivores augmente l'abondance des espèces aux niveaux inférieurs, comme une augmentation des populations de cervidés après la destruction des loups et autres prédateurs.

On a des effets ascendants quand des changements dans les producteurs primaires affectent les niveaux trophiques supérieurs.

Un accroissement des producteurs peut entraîner une augmentation des herbivores ; cependant, un accroissement supplémentaire des producteurs peut entraîner une augmentation des carnivores, sans augmentation comparable des herbivores (figure 57.17).

57.4 Biodiversité et stabilité des écosystèmes

La richesse spécifique peut améliorer la stabilité : recherches à Cedar Creek.

Les recherches à Cedar Creek montrent qu'une grande richesse spécifique entraîne une faible variation annuelle de la biomasse et une meilleure résistance à la sécheresse et à l'invasion par des espèces étrangères.

La richesse spécifique est influencée par les caractéristiques des écosystèmes.

La production primaire, l'hétérogénéité des habitats et des facteurs climatiques affectent le nombre d'espèces dans un écosystème (figure 57.20).

La diversité est la plus grande dans les régions tropicales, mais les raisons ne sont pas claires.

La plus grande diversité dans les régions tropicales peut traduire la longue durée de l'évolution, la forte productivité due à l'insolation plus grande, la moindre variation saisonnière, la prédation plus importante réduisant la compétition ou l'hétérogénéité spatiale (figure 57.21).

57.5 Biogéographie insulaire

La relation espèces-surface signifie qu'il y a moins d'espèces sur les grandes îles que sur les petites.

Le modèle de l'équilibre suppose que les extinctions et les colonisations atteignent un point d'équilibre (figure 57.22).

Il y a moins d'espèces sur les petites îles à cause de taux d'extinction supérieurs. Les îles proches du continent ont plus d'espèces que celles qui en sont éloignées à cause de taux de colonisation supérieurs. Un équilibre est atteint quand le taux d'extinction correspond au taux de colonisation.

On vérifie encore le modèle de l'équilibre.

Des recherches à long terme sont nécessaires pour clarifier tous les facteurs impliqués.

Questions

COMPRÉHENSION

- Laquelle des propositions suivantes concernant l'eau du sol n'est PAS correcte ?
 - Aux États-Unis, l'eau du sol fournit 50 % de l'eau potable nécessaire à la population.
 - L'eau du sol s'épuise plus vite qu'elle ne se recharge.
 - L'eau du sol est de plus en plus polluée.
 - L'élimination des polluants de l'eau du sol est facile.

- Les organismes photosynthétiques
 - fixent le dioxyde de carbone.
 - libèrent le dioxyde de carbone.
 - fixent l'oxygène.
 - (a) et (b) sont corrects.
 - (a) et (c) sont corrects.
- Certaines bactéries sont capables de "fixer" l'azote. Cela signifie qu'elles
 - transforment l'ammoniac en nitrites et nitrates.
 - transforment l'azote atmosphérique gazeux en formes d'azote biologiquement utiles.

- c. dégradent les composés riches en azote et libèrent des ions ammonium.
 - d. transforment les nitrates en azote gazeux ;
4. Laquelle des propositions suivantes concernant le cycle du phosphore est correcte ?
- a. Le phosphore est fixé par les plantes et les algues.
 - b. La plus grande partie du phosphore libéré des roches est transportée à l'océan par les rivières.
 - c. Les animaux ne peuvent obtenir leur phosphore en mangeant des plantes et des algues.
 - d. L'emploi des engrais n'a pas affecté le budget global du phosphore.
5. L'azote est souvent un facteur limitant dans de nombreux écosystèmes
- a. parce qu'il y a beaucoup moins d'azote que de carbone dans l'atmosphère.
 - b. parce que l'azote élémentaire est très rapidement utilisé par la plupart des organismes.
 - c. parce que la pollution due à l'utilisation des engrais réduit la disponibilité de l'azote.
 - d. parce que la plupart des organismes sont incapables d'utiliser l'azote sous sa forme élémentaire.
6. De façon générale, quelle est l'énergie perdue lors du passage de l'énergie d'un niveau trophique au suivant ?
- a. 1 %
 - b. 10 %
 - c. 90 %
 - d. 50 %
7. Les pyramides écologiques inversées des systèmes réels impliquent généralement
- a. le flux d'énergie.
 - b. la biomasse.
 - c. le flux d'énergie et la biomasse.
 - d. aucun de ces choix n'est correct.
8. Les effets ascendants sur les structures trophiques découlent
- a. d'une limitation de l'énergie passant au niveau trophique supérieur suivant.
 - b. de l'action des prédateurs du sommet sur les niveaux trophiques inférieurs.
 - c. de perturbations climatiques sur les consommateurs du sommet.
 - d. de la stabilité des détritivores des écosystèmes.
9. La diversité des espèces
- a. augmente avec la latitude quand on s'éloigne de l'équateur vers l'arctique.
 - b. diminue avec la latitude quand on s'éloigne de l'équateur vers l'arctique.
 - c. reste la même quand on s'éloigne de l'équateur vers l'arctique.
 - d. augmente avec la latitude quand on va de l'équateur vers le nord et diminue avec la latitude quand on va de l'équateur vers le sud.
10. Le modèle de l'équilibre pour la biogéographie des îles suggère tout ce qui suit *sauf*
- a. il y a plus d'espèces sur les grandes îles que sur les petites.
 - b. la richesse spécifique d'une île dépend de la colonisation et de l'extinction.
 - c. l'extinction est moindre sur les petites îles.
 - d. la colonisation est plus importantes sur les îles proches du continent.

APPLICATION

1. D'après les résultats des travaux réalisés dans la forêt expérimentale de Hubbard Brook, quelles seraient les conséquences prévues de l'abattage des arbres sur un bassin versant ?
 - a. Pertes d'eau et de nutriments plus importantes par ruissellement.
 - b. Pertes d'eau et de nutriments plus faibles par ruissellement.
 - c. Plus grande disponibilité du phosphore.
 - d. Plus grande disponibilité des nitrates.
2. D'après l'hypothèse des cascades trophiques, l'élimination des carnivores d'un écosystème peut entraîner
 - a. une diminution du nombre d'herbivores et de la végétation.
 - b. une diminution du nombre d'herbivores et une augmentation de la végétation.
 - c. une augmentation du nombre d'herbivores et de la végétation.
 - d. une augmentation du nombre d'herbivores et une diminution de la végétation.
3. Dans la *Cedar Brook National History Area*, les parcelles expérimentales ont montré une réduction du nombre d'envahisseurs avec l'augmentation de la diversité.
 - a. suggérant que la faible diversité spécifique augmente la stabilité des écosystèmes.
 - b. suggérant que la stabilité des écosystèmes ne dépend que de la productivité primaire.
 - c. confirmant la théorie qui veut que les perturbations intermédiaires entraînent la meilleure stabilité.
 - d. Aucun de ces choix n'est correct.

RÉVISION

1. Étant donné que les ectothermes n'utilisent qu'une petite fraction de l'énergie alimentaire ingérée pour maintenir une température élevée et constante, à quoi ressembleraient des chaînes alimentaires de systèmes dominés par des herbivores et carnivores ectothermes comparés à des systèmes dominés par des herbivores et carnivores endothermes ?
2. Étant donné qu'en général la consommation d'énergie est la plus importante au niveau trophique inférieur (producteurs primaires) et diminue au fur et à mesure des transferts par les niveaux trophiques, comment est-il possible que, dans beaucoup de lacs, la biomasse du zooplancton herbivore soit beaucoup plus grande que celle du phytoplancton qu'il consomme ?
3. Les écologues se soucient souvent des conséquences possibles de la disparition des espèces (due, par exemple, à la pollution, à la dégradation des habitats ou à d'autres facteurs d'origine humaine) dans un écosystème pour d'autres raisons que la seule perte directe des espèces. En vous basant sur la figure 57.17, expliquez pourquoi.
4. Expliquez les différents moyens précis d'accroître la complexité structurale des plantes qui pourraient entraîner une plus grande richesse spécifique des lézards (figure 57.20b). Pourrait-on tester certaines de ces idées. Comment ?