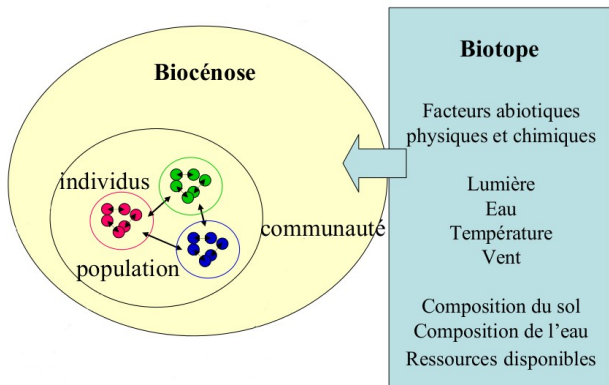


Les écosystèmes, leur structure et leur fonctionnement

I- LA STRUCTURATION DES ÉCOSYSTÈMES PAR LE COUPLAGE BIOTOPE-BIOCÉNOSE

A- L'écosystème, un système biologique aux limites relatives fixées par un observateur



Au sens strict, le terme de « communautés » est synonyme de biocénose. Cependant, dans la pratique, les écologues, l'utilisent dans une acception plus restreinte pour désigner des entités constituant des sous ensembles fonctionnels de la biocénose (par ex : les communautés des saprophages, des herbivores ...)

B- L'écosystème est structuré spatialement

1- Observations : la répartition des organismes est généralement non uniforme dans l'espace

• La stratification forestière

Type de strate	Hauteur	Exemples
Strate arborée	> 8m	arbres
Strate arbustive	1 à 8m	arbustes, buissons
Strate herbacée	5 cm à 1m	fougères, bruyères, Poacées....
Strate muscinée et lichénique	0 à 5 cm	mousses, lichens, champignons et jeunes plantules
Strate hypogée	Sous la surface	flore et faune souterraines, racines, organes de réserves

• La stratification prairiale

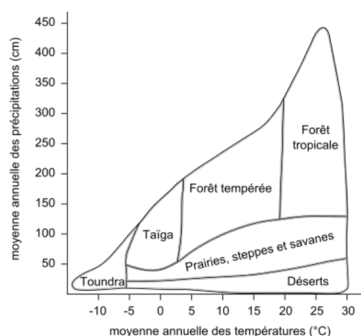
Écosystème étudié = pâture des bovins en zone tempérée. Les prairies couvrent en Europe environ 20% des surfaces continentales, mais sont en déclin progressif depuis 25 ans du fait de leur mise en culture ou de leur abandon (retour à la friche ou à la forêt).

• La distribution horizontale ou zonation

2- Les communautés d'organismes sont sélectionnées par un filtre : le biotope

- a- Les caractéristiques physiques et chimiques (= abiotiques) du biotope peuvent constituer un filtre
- b- Influence des facteurs climatiques dans la répartition des êtres vivants

Doc : La répartition des biomes est fonction des facteurs climatiques (température, précipitations)

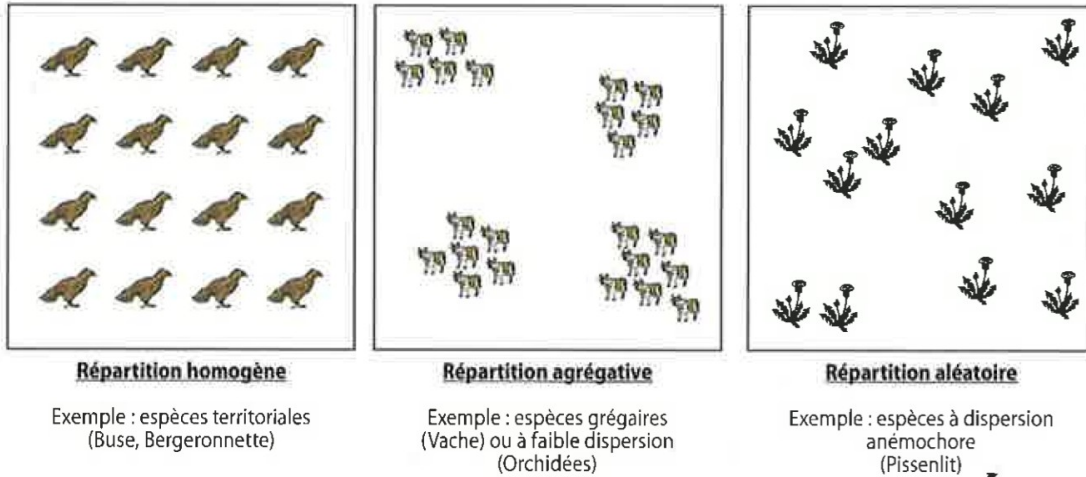


Notion de biome: Un biome (du grec bio = vie), appelé aussi macroécosystème, aire biotique, écozone ou écorégion, est un ensemble d'écosystèmes caractéristique d'une aire biogéographique et nommé à partir de la végétation et des espèces animales qui y prédominent

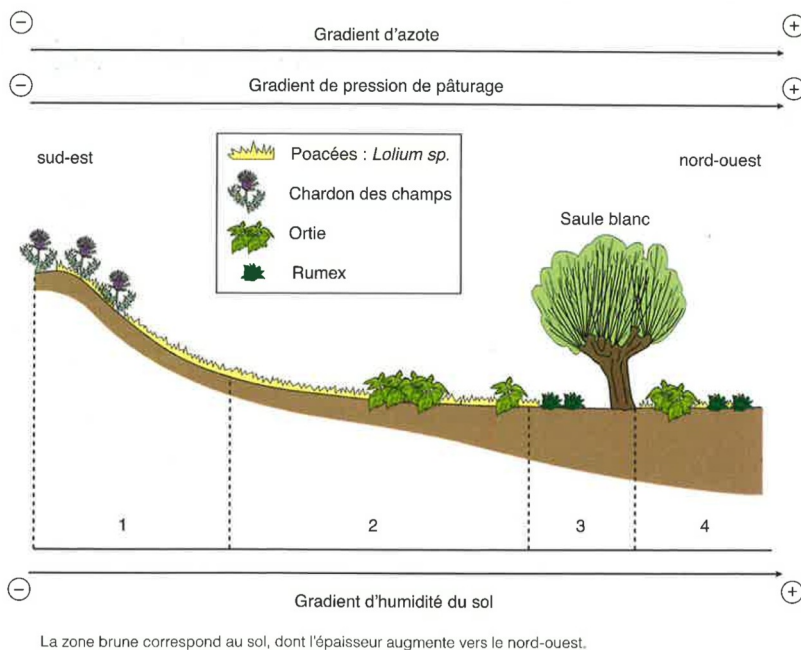
c. Importance des facteurs édaphiques (nature du sol)

3- La distribution des organismes est déterminée par des facteurs abiotiques et/ou biotiques : exemple de la prairie

- **La distribution des organismes peut être fonction de facteurs biotiques et/ou abiotiques** : distribution en agrégats (ressources non uniformes ou comportement grégaire), distribution uniforme (compétition) ou distribution aléatoire



- **La structure horizontale d'une prairie peut être déterminée par des facteurs abiotiques et biotiques**



- **La structuration spatiale peut évoluer au cours du temps, elle n'est pas figée.**

II- AU SEIN DE L'ECOSYSTEME, LES RELATIONS INTERSPÉCIFIQUES AFFECTENT LE FONCTIONNEMENT DES ORGANISMES ET LA STRUCTURE DES POPULATIONS

A- **Les relations trophiques interspécifiques, symétriques ou asymétriques, sont caractérisées par leur effet sur la valeur sélective des partenaires impliqués**

1. **Le mutualisme, positif pour les deux partenaires, augmente la valeur sélective des partenaires**

Définition

Le mutualisme désigne une relation à bénéfice réciproque pour les deux espèces considérées.

Cela comprend la symbiose, relation durable, nécessaire la plupart du temps à la survie des 2 partenaires (faux pour algues des lichens), impliquant généralement un contact rapproché entre ces 2 partenaires, et la coopération, relation transitoire établie pendant une fraction du cycle de vie des partenaires qui n'est pas nécessaire à la survie mais qui apporte un « plus » à chacun.

a- La symbiose, une association mutualiste durable

- Etude d'exemples

Ex 1 : Symbiose entre la vache et les micro-organismes du rumen

Apports du ruminant	Échanges	Apports des microorganismes
Milieu constant, anoxique et réducteur T= 40 °C pH = 6,5	----->	
Brassage du contenu de la panse	-----> ←-----	Microbrassage
Macromolécules glucidiques	----->	Digestion Fermentations
acides gras volatils	←-----	
Molécules azotées (protéines végétales, urée) NH ₃ , vitamines, protéines	-----> ←-----	Digestion ; synthèses
Eau	----->	

Apports des partenaires de la symbiose

- Bénéfice **mutuel**
- Le léchage par la mère transmet les microorganismes au veau
- Association **intime** (panse) et **durable** (toute la vie)
- **Obligatoire** (la vache n'a pas de cellulase, les archéobactéries méthanogènes ont besoin d'un milieu réducteur)

Ex 2 : les mycorhizes et les plantes : cf cours nutrition et TP diversité morpho-fonctionnelle

Ex 3 et 4 : Lichen et Rhizobium/ Fabacées : cf cours et TP diversité morpho-fonctionnelle

- Les relations symbiotiques sont généralement spécifiques

b- La coopération, une association mutualiste transitoire

- Etude d'exemples

Ex 1 : vache /arbre

Apports nutritifs par bouse et urine / apports nutritifs feuilles et fruits

Protection soleil et pluie

Ex 2 : Insectes pollinisateurs et fleurs à nectar et pollen : cf cours reproduction 1^{ère} année

Ex 3 : Animaux frugivores et fruits disséminés

- Les coopérations sont généralement peu spécifiques

c. Dans le mutualisme, les partenaires augmentent leurs valeurs sélectives respectives

◆ Exemple d'une symbiose

- **Fétuque élevée** (*Festuca arundinacea*) européenne, envahissante aux USA.

Héberge un **champignon endophyte** *Acremonium* qui réalise l'essentiel de son cycle dans la plante, dans les espaces intercellulaires, sans dommages.

Le champignon augmente la résistance au stress hydrique ...

et aux herbivores ! Mycotoxines -> Intoxication du bétail, parfois mortelle

- Association rare en Europe mais très fréquente aux USA -> envahissante : champignon favorisé

⇒ **augmentation de la fitness pour les 2 partenaires**

◆ Exemple d'une coopération : Insecte pollinisateur / Fabacée

Insecte = relation trophique (nectar <- nectaires ; pollen)

- Fabacée -> fécondation croisée -> limite l'homozygotie -> « vigueur hybride »

⇒ **augmentation de la fitness pour les 2 partenaires**

2. Le parasitisme, positif pour le parasite et négatif pour l'hôte, modifie la fitness des partenaires

Définition : Le parasitisme est une relation plus ou moins durable à bénéfice unilatéral : effet négatif pour l'hôte, le parasite vit aux dépens, et rend malade ou moins fertile l'hôte.

En l'absence d'hôte, le parasite ne peut survivre.

a- Etude d'un exemple : mildiou ou trypanosome : cf TP + cours diversité fonctionnelle

b- Les avantages et les inconvénients pour le parasite

☛ Avantages du parasitisme

☛ Inconvénients du parasitisme

c- Les particularités du parasitisme

d. Dans le parasitisme, le parasite diminue la valeur sélective de l'hôte

* Spoliation

* Action mécanique

* Toxicité

3. La prédation et la phytophagie sont positifs pour le prédateur ou le phytophage et négatif pour la proie ou le végétal et modifient la fitness des partenaires

a- La prédation (s.s) : une relation mangeur-mangé

• Définition

Définition s.s : Un prédateur est un organisme vivant qui met à mort des proies pour s'en nourrir ou pour alimenter sa progéniture. En général les prédateurs s'en prennent aux animaux faibles ou malades.

• Le prédateur possède des structures et des comportements différents de la proie

• Le prédateur est généralement un stratège K alors que la proie est souvent un stratège r.

• Dans la prédation, la valeur sélective de la proie diminue, mais seulement si la population de proies est faible

☛ **Schéma 1 : Représentation schématique des effets de la prédation sur une population de proies, pour 2 densités de leur population**

b- La phytophagie : une autre relation mangeur-mangé

• Définition

La phytophagie correspond à une relation entre un animal herbivore et les végétaux qu'ils consomment. Le phytophage a un régime alimentaire quasi uniquement constitué de végétaux. Dans les faits la grande majorité des herbivores ingère des insectes, des champignons, des œufs, des limaces, des protistes...

- La majorité de ces substrats sont riches en cellulose, voire en lignine, molécules que la plupart des herbivores (mammifères comme insectes) sont incapables de digérer... sauf s'ils possèdent des symbiotes.

- **Faible apport nutritif** des végétaux -> nécessité d'ingurgiter de grande quantité -> beaucoup de temps pour prélever la biomasse végétale -> **risque de prédation**.

La rumination de phytophages comme les vaches ou les moutons permet de **limiter le temps pendant lequel ces animaux sont exposés aux prédateurs** : les ruminants restent moins longtemps en zone découverte où ils prélèvent l'herbe sans la mâcher.



• Particularités de la phytophagie et influence sur la composition floristique

• **En cas de phytophagie régulière (pâturage), la valeur sélective des petites herbacées à croissance rapide augmente**

- Mesure de densité et masse de talles de ray-grass anglais dans des prairies fauchées ou pâturées



	Hauteur de coupe	Densité talles.m ⁻²	Masse de matière sèche des talles en g.m ⁻²
Fauchage	30 – 50 cm	8 330	548
Pâturage	3 cm	43 464	44
	6 cm	33 765	106
	9 cm	20 132	202
	12 cm	14 311	332

• Dans la phytophagie, les dispositifs de défense des plantes augmentent leur fitness

Coévolution : des plantes ont des défenses contre les phytophages

✿ Épines ex: Acacia, chardons

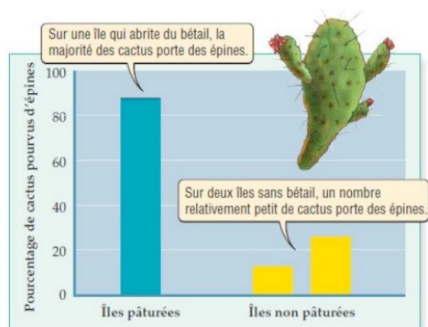
✿ Poils glanduleux urticants (Ortie) ou trop odorants (Labiées)

✿ Limbe coriace (houx)

✿ Les molécules peu métabolisables : l'oxalate en grande concentration dans le feuillage des Rumex, Amaranthes et Rhubarbe. Les bovins peuvent consommer une petite quantité d'oxalate, parce qu'il est métabolisé par les microbes du rumen. En cas d'excès, la molécule est absorbée dans la circulation sanguine. L'oxalate, en se combinant au calcium du sang, forme des cristaux d'oxalate de calcium qui peuvent obstruer les vaisseaux sanguins des reins et, à la limite entraîner la mort.

✿ alcaloïdes toxiques : la renoncule âcre (*Ranunculus acris*) ou « bouton d'or », contient un alcaloïde qui est irritant pour la bouche et le système digestif des bovins lorsqu'elle est consommée à l'état frais; cette substance disparaît toutefois une fois séchée sous forme de foin. Les animaux l'évitent dans les pâturages. Nicotine, Strychnine, curare, belladone, etc.

Exemple



Rq : Cette même phytophagie n'ont pas de dispositifs de défense aussi efficaces

augmentation de fitness n'a lieu que si les autres plantes broutées par le

4- Il peut également exister une compétition interspécifique

La compétition : deux espèces se disputent des ressources essentielles à leur survie et leur reproduction.

a- La compétition pour la lumière chez les végétaux : exemple d'un écosystème forestier

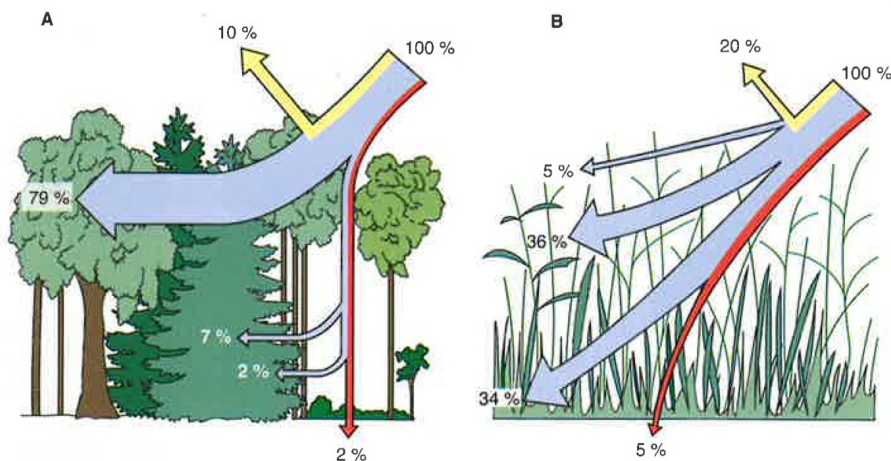
- Les plantes sont en compétition pour la lumière car les frondaisons absorbent une grande partie de la lumière « utile »

Doc : Les feuilles font obstacle à la diffusion de la lumière

Tableau 8 : éclairage relatif sous le couvert forestier pour diverses essences (d'après Kimmins 1987)		
	Hiver	Été
	(%)	(%)
Hêtre	26 - 66	2 - 40
Chêne	43 - 69	3 - 35
Frêne	39 - 80	8 - 60
Bouleau	non mesuré	20 - 30
Forêts tropicales humides	0,2 - 2,0	
Pin		11 - 13
Épicéa		2 - 3
Sapin		2 - 20

- L'effet de la couverture végétale est marqué en forêt

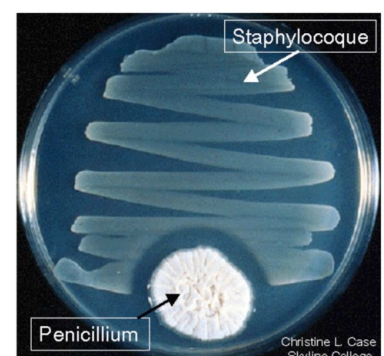
Doc : Energie solaire et effet de la couverture végétale, en forêt d'arbres à feuilles décidues et pinophytes (A) et en prairie (B)



- La compétition pour la lumière limite la croissance des espèces héliophiles en sous-bois
- La compétition pour la lumière détermine les successions végétales forestières : cf IIIA

b- Les micro-organismes entrent en compétition par antibiose

La découverte accidentelle du premier antibiotique : en 1928, le docteur **Alexander Fleming**, de retour de vacances, retrouve son laboratoire, à Londres. Il constate que les boîtes de pétri, où il faisait pousser des staphylocoques, ont été envahies par des colonies d'un blanc verdâtre. Elles ont été contaminées par les souches d'un champignon microscopique, le *Penicillium notatum*, qu'utilise son voisin de pailleuse!



Avant de les jeter, Fleming s'aperçoit qu'autour des colonies, le staphylocoque ne pousse pas ! Il émet alors l'hypothèse qu'une substance sécrétée par le champignon en est responsable. Il l'appelle aussitôt « pénicilline », mais il ne pense pas à l'utiliser en médecine.

Howard Walter Florey découvre ses propriétés médicales en 1940, et elle commence à être produite aux USA en grande quantité durant la seconde guerre mondiale, selon le procédé du chimiste **Ernst Chain**.

Les trois hommes ont eu **le prix Nobel en 1945**.

☛ **Schéma 2 : l'antibiose, une action négative d'un micro-organisme sur un autre par émission de substances toxiques**

c- La compétition interspécifique modifie la fitness des partenaires et peut aboutir à l'exclusion compétitive.

5- Il existe d'autres formes de relations trophiques : amensalisme (ou interférence), commensalisme, neutralisme

☛ **Tableau bilan : L'effet de la relation interspécifique sur la valeur sélective (fitness) des partenaires permet de définir la nature de cette relation**

Type de relation interspécifique	Fitness de l'espèce A	Fitness de l'espèce B
Exploitation : parasitisme/prédation	+ (prédateur, parasite)	– (proie, hôte)
Mutualisme et symbiose	+	+
Commensalisme	+	0
Compétition	–	–
Amensalisme	0 (source)	– (cible)
Neutralisme	0	0

B- Les relations interspécifiques modulent la niche écologique : niche écologique potentielle et niche écologique réalisée

1- La niche écologique, résultante des interactions avec le milieu

• **Définition : 1957 : Hutchinson = ensemble des conditions biotiques et abiotiques dans lesquelles vit et se perpétue la population d'une espèce.**
La NE d'une espèce dans un écosystème rend compte de ses exigences physiologiques vis à vis des facteurs abiotiques, de ses exigences alimentaires et de ses exigences reproductives.
La niche ne rend pas seulement compte de l'habitat de l'espèce, mais aussi de ses fonctions et de ses relations au sein de son écosystème. 2 axes : besoins de l'espèce et fonctions de l'espèces (actions sur le milieu biotique et abiotique, rôles dans écosystèmes)
La niche écologique est propre à chaque espèce (critère écologique de définition de l'espèce).

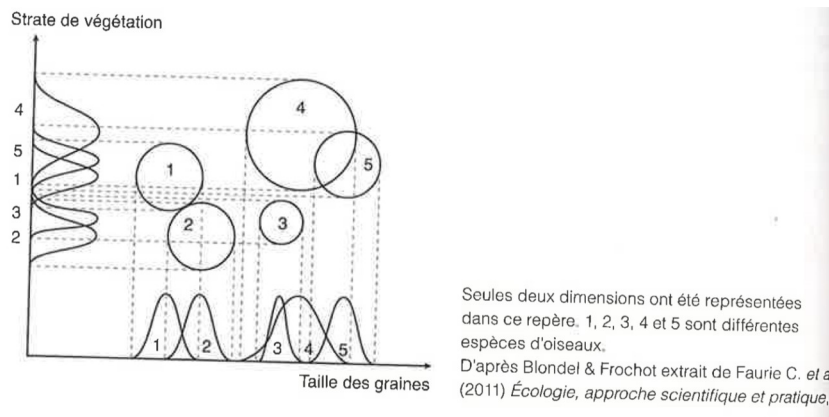
Ex : les Fabacées et les Poacées vivent dans le même biotope mais ne l'utilisent pas de la même manière (azote) donc elles n'ont pas la même niche écologique.

• **Représentation schématique de la niche écologique d'une espèce**

La niche écologique est schématisée par un diagramme comportant **n axes représentant la variation d'un paramètre** (humidité, pH, température, taille des particules alimentaires, altitude, profondeur, sites de nidification ou de reproduction ...) sur lesquels on reporte les **zones de tolérance et d'optimum écologique** des organismes étudiés. La niche est alors un « **hypervolume** » défini par toutes les conditions.

Les axes de la niche montrent une grande variabilité, mais incluent le plus souvent un **axe trophique**, un **axe spatial** et un **axe temporel** (activités et rythme circadien, rythme des saisons).

Exemple : représentation des niches écologiques de différentes espèces d'oiseaux granivores

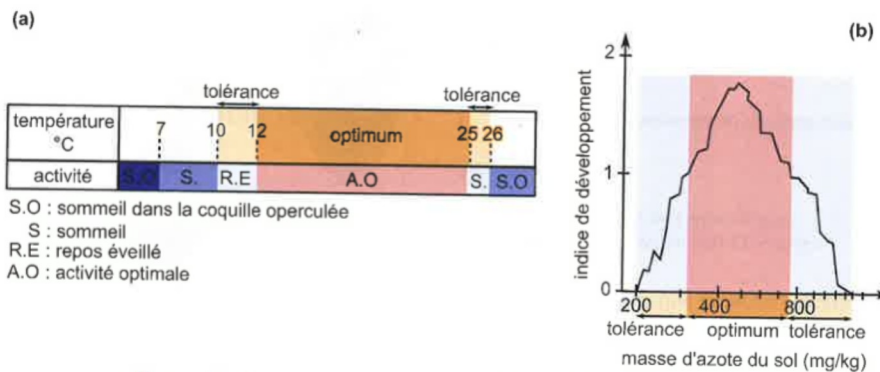


- Chaque espèce ne peut être rencontrée que dans l'espace correspondant à sa zone de tolérance.

Doc : Influence de paramètres abiotiques sur la physiologie de 2 êtres vivants dans la prairie

(a) influence de la T°C sur l'activité de l'Escargot

(b) Influence de la teneur en azote du sol sur l'Alysson blanc, Brassicacées



- La NE d'une espèce à stratégie K est étroite, contrairement à celle d'une espèce à stratégie r

2- La niche écologique, un espace contraint par les relations interspécifiques : niche écologique potentielle (NEP) et niche écologique réalisée (NER)

• Définition :

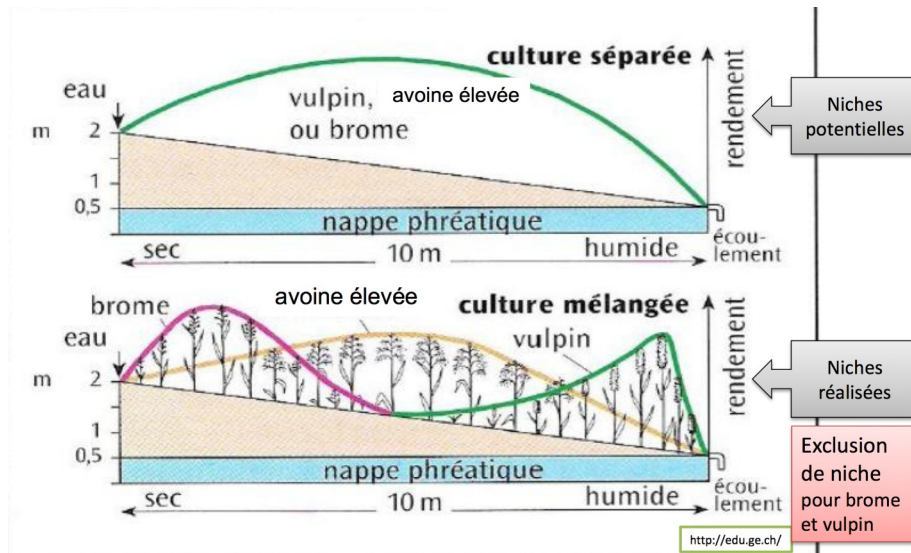
- La niche écologique fondamentale ou potentielle (NEP) regroupe l'ensemble des ressources qu'une espèce peut utiliser dans son milieu lorsque les conditions sont idéales;
- La niche écologique réelle ou réalisée (NER) regroupe l'ensemble des ressources réellement utilisées par une espèce en conditions naturelles sous l'effet des interactions interspécifiques qui limitent ou déplacent l'exploitation des ressources. C'est la niche réellement occupée par l'espèce.

- Propriété : généralement NER < NEP

mais il est possible que NER > NEP s'il existe des interactions interspécifiques positives

☛ Schéma 3 : Représentation schématique des niches écologiques potentielle et réalisée

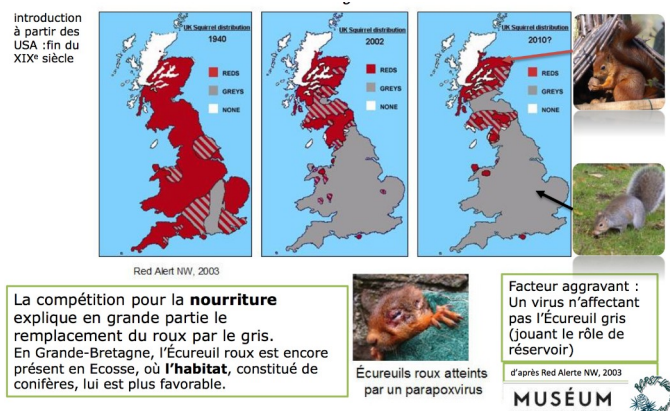
- Exemple : Comparaison NEP/NER pour le Vulpin, l'Avoine élevée et le Brome, culture mixte :



- Application : 2 espèces ayant la même niche réalisées ne peuvent pas coexister dans l'écosystème : c'est l'exclusion compétitive.

Exemple 1 : Cf Expérience de GAUSE (1934)

Exemple 2: Remplacement de l'Ecureuil roux (Sciurus vulgaris) par l'Ecureuil gris (Sciurus carolinensis) en Grande Bretagne :



C- Les relations interspécifiques structurent la biocénose en maintenant la diversité des espèces dans l'écosystème : l'effet Janzen-Connell

- La théorie de Janzen (1970) et Connell = mécanisme de régulation densité-dépendante, appelé effet Janzen-Connell prouvé en forêt tropicale

- Partant du constat qu'ils n'observaient pas de **patches importants d'arbres de même espèce dans les forêts tropicales**, D. Janzen et J. Connell ont cherché à expliquer **le maintien de cette forte diversité spécifique**.

- Les interactions négatives entre espèces peuvent être à l'origine du maintien de la grande diversité d'espèces d'arbres observée dans les forêts tropicales.

- Conséquences de l'effet Janzen-Connell dans la prairie :

→ cet effet induit une **rotation annuelle des types de plantes en un lieu**

→ **principe ancien et intuitif des rotations de cultures** visant en fait chaque année à limiter l'effet de concentration des bio-agresseurs (pathogènes, phytophages) spécifiques d'une culture.

☛ Schéma 4 : effet Janzen-Connell en écosystème prairial

L'importance de l'effet Janzen Connell dans la structure des biocénoses fait encore l'objet de nombreuses études aujourd'hui et n'a pas été prouvée dans tous les écosystèmes.

D- Certaines espèces « clef de voûte » sont essentielles au maintien d'un écosystème : exemple des bovins

1- Les bovins : espèces « architectes » ou « ingénieurs » façonnent le biotope et modulent la disponibilité des ressources pour d'autres espèces

Définition : Les espèces ingénieur de l'écosystème ou espèces architectes (Jones et al 1994) : espèces qui directement ou indirectement, modulent la disponibilité des ressources pour d'autres espèces en modifiant les conditions abiotiques de leur environnement. Ils modifient, maintiennent ou créent des habitats.

a- Par ses bouses : création d'un habitat et d'une ressource nutritive et dommages à certains végétaux

b- Par son piétinement : dommages aux végétaux mais enfouissement des graines et enracinement du trèfle

c - Par son prélèvement sélectif de parties végétatives des végétaux : sculpte les arbustes et la base des arbres, détermine la hauteur des herbacées, détermine quelles herbacées sont broutées.

d- Par la consommation d'organes reproducteurs (voire de parties végétatives) : peut affecter la floraison et la production de graines.

e- Par la création de trouées (liées du piétinement voire au creusement pour la recherche de sels minéraux par exemple ou liées à la mort des plantées causées par les déjections) : **accroissement du recrutement des plantules au sein du couvert.**

f- Par dissémination des graines : transport des graines sur leur fourrure ou le dépôt de leurs fèces.

2- Les bovins sont des espèces clef de voute dans l'entretien d'un stade intermédiaire dans les successions végétales

- **Constat** : effets de la disparition des Bovins dans les pâtures des Alpes du Nord depuis la dernière guerre mondiale

- **une colonisation par l'Aulne vert** (semences ailées + multiplication végétative par rejets = éléments facilitant cette colonisation)

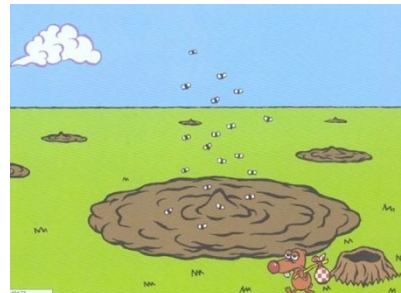
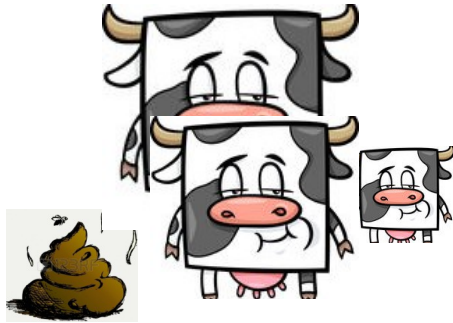
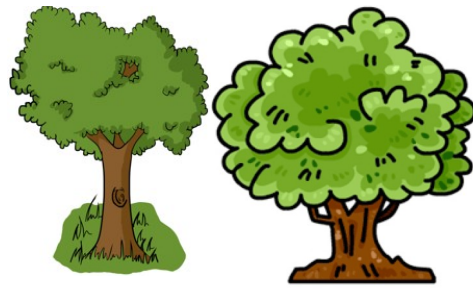
- **qui conduit à un couvert végétal très dense** avec un appareil végétatif très ramifié

- ce qui inhibe les concurrents potentiels

- et diminue le nombre d'espèces d'herbacées (= espèces sciaphiles) et d'Arthropodes

- Espèce « clé de voûte » - Définition de PAINE 1969 : *une espèce clé de voûte détermine par son activité et son abondance l'intégrité de la communauté et sa persistance inaltérée au cours du temps, c'est à dire sa stabilité.*

➡ **Schéma 5 bilan : la vache, animal architecte de l'écosystème prairial et espèce clef de voute dans l'entretien d'un stade intermédiaire dans les successions végétales**



- Ouverture : Les lombricidés sont également des organismes architectes et clef de voute des écosystèmes

E- La compétition pour les ressources est un moteur de la sélection naturelle : Cf cours évolution

II- L'ECOSYSTEME EST UN SYSTÈME OUVERT : FLUX D'ÉNERGIE ET TRANSFERTS DE MATIÈRE EN PARTIE CYCLIQUES

A- On peut représenter les interactions trophiques au sein d'un écosystème par des chaines trophiques

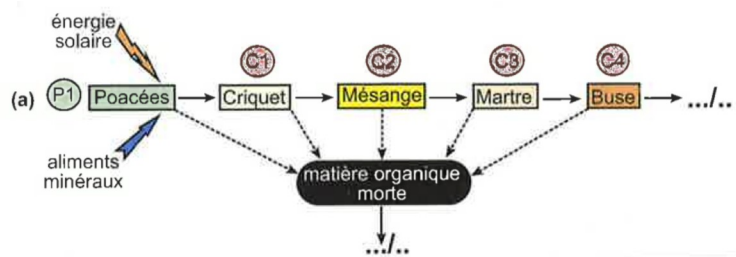
1- Représentation des relations trophiques au sein d'un écosystème : chaine alimentaire et niveau trophique

- Définitions :

→ **Chaîne alimentaire** = **chaîne trophique** = suite d'organismes où chaque maillon de la chaine, mange celui le précède et est mangé par celui qui le succède. La flèche signifie : « est mangé par ».

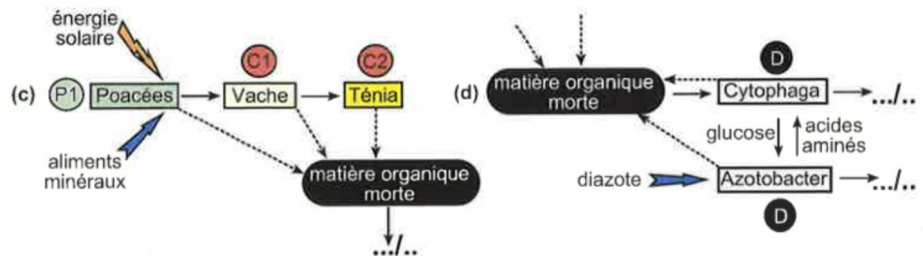
→ **Niveau trophique** = position occupée par un organisme dans une chaine alimentaire (producteur 1^{ère}, consommateur...)

• Chaînes de prédateurs : (a) exemple :



• Chaîne de parasites (c) et de détritivores (d)

Exemples :



2. Les limites de la notion de niveau trophique

- Certaines espèces ont un large **spectre de ressources**. **Polyphages** = organismes exploitant des ressources appartenant à des groupes taxonomiques différents. **Omnivores** = organismes à la fois **herbivores** et **carnivores**.
- La vache **omnivore** mais à l'échelle de l'écosystème prairie, l'impact des vaches sur la structure de la biocénose est lié essentiellement à l'occupation du niveau 2 en tant que **consommateur herbivore**.
- Enfin, certains organismes **changent de ressources alimentaires au cours de leur cycle de vie**.

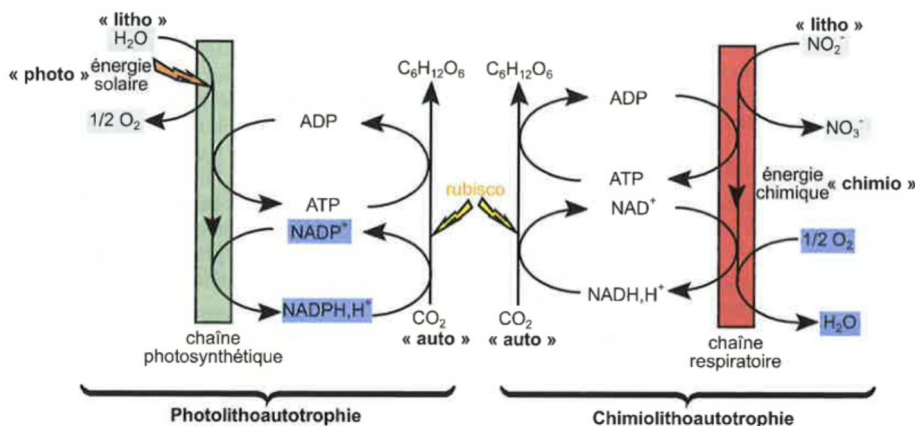
B- Les flux de matière et d'énergie entre les niveaux trophiques successifs s'accompagnent de pertes

L'énergie lumineuse est captée et convertie en énergie chimique par les producteurs primaires phototrophes. Les relations trophiques conduisent à des **flux de matière et d'énergie sous forme chimique**. Tous les êtres vivants convertissent l'énergie chimique et la dissipent finalement en **chaleur** au cours des différentes réactions du métabolisme.

1- L'entrée de l'énergie dans la biosphère

a- Processus mis en jeu : photolithoautotrophie et de la chimiolithoautotrophie des producteurs I^{aires}

→ **production I^{aire}** = synthèse de matière organique (= biomasse) par les producteurs primaires = végétaux ou bactéries photolithoautotrophes au C, bactéries chimiolithoautotrophes au C



- **production primaire brute** = quantité de matière organique élaborée par les producteurs I^{aires}
- **Production I^{aire} nette** = production I^{aire} brute à laquelle on soustrait les pertes respiratoires :

PPN = PPB -R

b- Flux et rendements énergétiques des producteurs primaires

• Définitions :

→ productivité = rapport : Production/biomasse

→ taux de renouvellement de la biomasse = turnover = temps de séjour = rapport : biomasse / production

• Temps de séjour et productivité : comparaison de différents écosystèmes

Écosystème	Production primaire nette (g.m ⁻² .an ⁻¹)	Biomasse (g.m ⁻²)	Temps de séjour (années)	Productivité
Forêt tropicale pluvieuse	2000	45 000	22,5	0,044
Forêt tempérée	1 200	30 000	25,0	0,04
Prairie tempérée	500	1 500	3,0	0,333
Lacs et rivières	500	20	0,04 (15 jours)	25
Plein océan	125	3	0,024 (9 jours)	41,667

D'après Whittaker et Likens (1973)

• De l'énergie lumineuse à l'énergie chimique chez les producteurs primaires : de nombreuses pertes énergétiques

➡ Schéma 6 BILAN : Représentation schématique du bilan énergétique au niveau d'un organisme angiosperme

• Les poacées de la prairie n'ont pas la même productivité

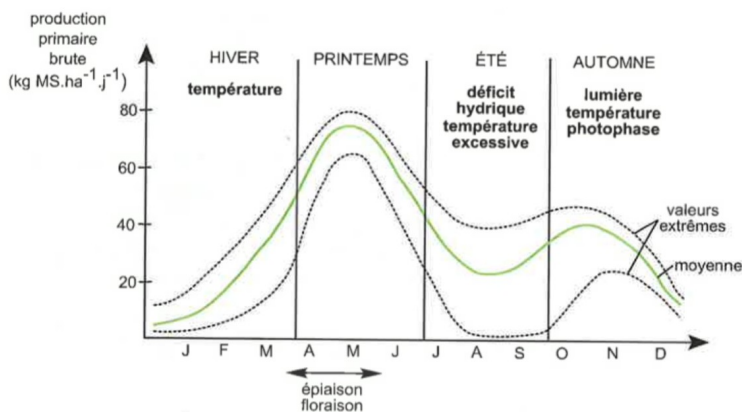
Toutes ces espèces n'ont pas les mêmes usages, en prairie permanente ou temporaire ; selon le sol, le climat local, la saison.. On distingue :

Espèces à productivité forte	Ray-grass d'Italie, Ray-grass anglais, Fétuque des prés, Fétuque élevée, Dactyle aggloméré, Fléole des Prés
Espèces à productivité moyenne	Paturin des prés, Brome inerme, Vulpin des Prés
Espèces à productivité faible	Brome mou, Houllue lainesue, Crételle des prés, Flouve odorante

• L'importance des facteurs abiotiques (facteurs physico-chimiques du milieu) sur la production primaire

- Loi du facteur limitant

- Les variations saisonnières de la productivité : Productivité primaire brute d'une prairie tout au long de l'année



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

- **Des variations qualitatives de la production** : tout au long de l'année, la **digestibilité de l'herbe et sa teneur en azote** diminuent. Ce qui est lié à une augmentation de **l'assimilation carbonée/assimilation azotée** tout au long du printemps

• **Les modifications des facteurs abiotiques par l'intervention humaine dans l'agrosystème : les intrants**

- **Les intrants** représentent ce que l'Homme introduit dans le milieu de culture pour en **améliorer la productivité**.

→ **Fertilisation par apport d'engrais** : améliore exclusivement la **composition chimique** du sol.

La fertilisation doit couvrir les besoins de la plante **sans effet néfaste**. Le bénéfice d'un apport azoté **varie suivant la saison**. C'est surtout pendant la phase de croissance et celle de reproduction que les apports sont les plus efficaces.

- **Engrais azotés**

➡ **N** = macroélément **constitutif des protéines** ; il favorise la croissance cellulaire, les synthèses et la constitution de réserves protéiques. Il stimule l'élongation des feuilles directement responsables de la productivité. D'où carence en N → ➡ de la biomasse.

➡ **A faible indice foliaire** (indice foliaire = **surface totale des feuilles / surface de la parcelle**), **N stimule aussi le tallage**

➡ **Un apport d'azote raisonné** : l'apport d'azote **doit être moindre** si la prairie comporte au moins 30% de Fabacées fixatrices de N₂. Il peut se faire sous la forme de **lisier** (à action rapide) ou de fumier de bovins ou de compost à action plus lente.

- **Les autres engrais** : Phosphore sous forme de P₂O₅, Potassium sous forme de K₂O, Ca, S, Mg, Se...

→ **Un amendement module la qualité du sol = support physique de la plante**, milieu de développement et de vie de l'appareil racinaire (il agit parfois aussi sur la composition chimique du sol)

Sable : allège les sols lourds	
Chaulage : apport de carbonates de Ca et de Mg, basiques	- →pH : favorise le complexe argilo-humique - améliore la structure du sol, son aération , la vie microbienne

2- La répartition de la matière et la dissipation de l'énergie chez les organismes consommateurs

Pertes conséquentes au cours du transfert de matière et d'énergie d'un niveau à l'autre chez les **organismes consommateurs**.

a- **Les différents rendements et l'efficacité écologique**

- rendement d'exploitation = $I / P_n^{-1} (x100)$
- rendement d'assimilation = $A / I (x100)$
- rendement de production nette = $P_n / A (x100)$
- rendement de production brute = $P_n / I (x100)$
- rendement écologique = efficacité écologique = $P_n / P_n - I (x100)$

🔴 Schéma 7

b- **Représentation des pertes énergétiques au cours du transfert de matière et d'énergie au travers d'une population de consommateur**

Docs : différents rendements énergétiques exprimés en pourcentage au niveau de populations naturelles susceptibles d'occuper une prairie

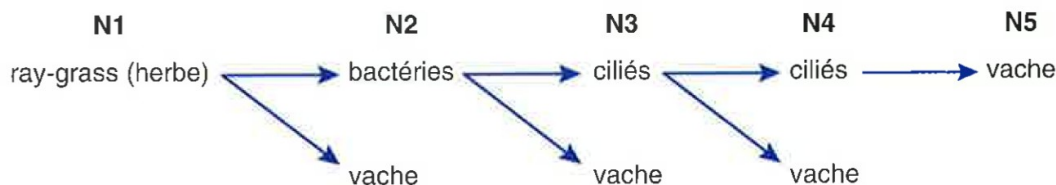
Populations	Rendement d'exploitation (I/P _{n-1})	Rendement d'assimilation (A/I)	Rendement de production nette (P _n /A)	Rendement de production brute (P _n /I)	Rendement écologique (P _n /P _{n-1})
Criquets (herbivores, ectothermes : niveau 2)	1,4	33	11,6	3,8	0,05
Vaches (herbivores, endothermes : niveau 2)	46	73	21	15,6	7,1
Lézards (carnivores, ectothermes : niveau 3)	4,4	76	13,2	10	0,44
Faucons crécerelles (carnivores, endothermes : niveau 3 et 4)	34	78,5	2,4	2	0,64

- Le rendement écologique dépend également de l'âge du consommateur.

👉 Schéma 6 BILAN

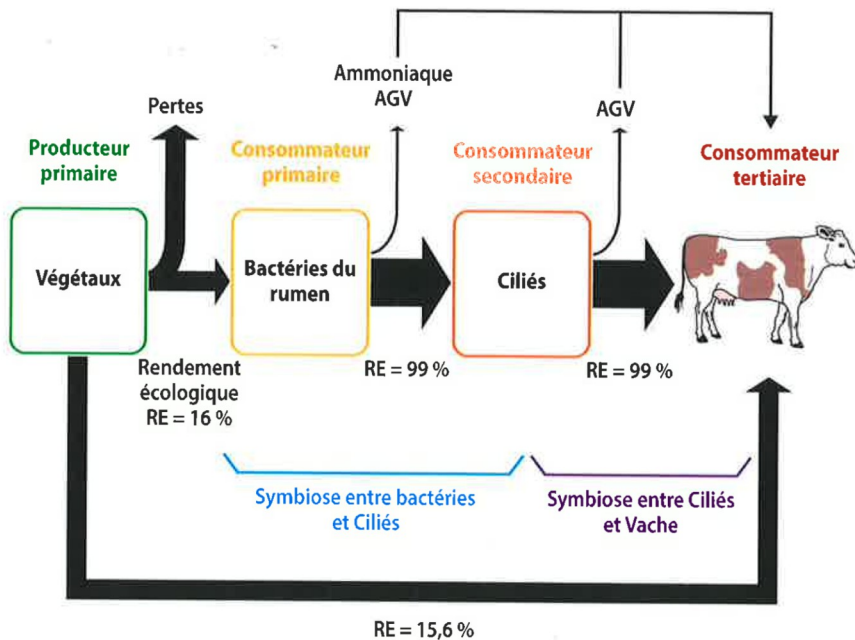
3- La place de la vache dans les pyramides de production et les effets de la symbiose sur les transferts de matière et d'énergie

- La vache occupe les niveaux 2 (consommation d'herbe), 3 (absorption d'AGV et consommation de bactéries phytophages), 4 (consommation de ciliés prédateurs de bactéries) voire 5 (consommation de ciliés prédateurs de ciliés).



- Les flux de matière relativement complexes parcourant ce réseau trophique original s'accompagnent de **rendements énergétiques élevés**. On peut modéliser les transferts de matières et d'énergie entre la vache et ses différents symbiotes.

👉 Schéma 8 : La symbiose dans le système digestif de la vache optimise le rendement écologique



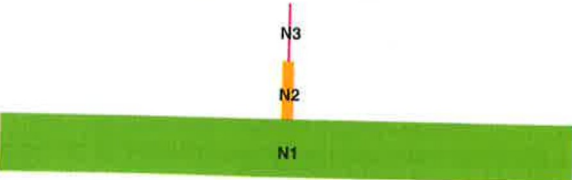
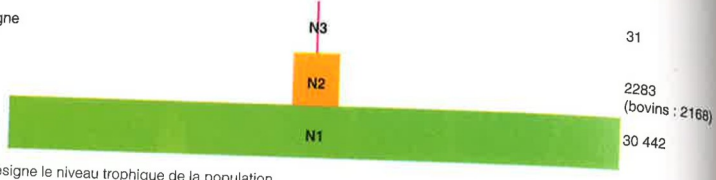
C. On peut évaluer les transferts d'énergie et de matière entre niveaux trophiques : les pyramides écologiques

- Les pyramides écologiques : importance quantitative relative de chaque niveau trophique d'une chaîne trophique et efficacité des transferts entre niveaux trophiques et des pertes.

- Différentes pyramides écologiques sont construites selon les variables prises en compte.

Construction : hauteur constante, base proportionnelle à la quantité représentée (choisir une échelle adaptée).

	Analyse - Remarques
Pyramide des nombres Nb d'individus/1000 m² présents en été pour une prairie et une forêt tempérée ex. : faucon crécerelle, renard ex. : musaraigne, lézard ex. : bovin, criquet ex. : poacées B ex. : buse variable ex. : mésange ex. : chenille ex. : chêne Nx désigne le niveau trophique de la population. D'après Odum E. (1971).	- Souvent le nombre décroît d'un niveau à l'autre pyramide inversée : forêt, chaîne de parasites (nb de parasites >> nb d'hôtes) - Ne montre pas que la taille croît généralement avec le rang dans la chaîne des consommateurs - Pas de véritable information quant au flux de matière et d'énergie
Pyramide des biomasses → biomasse = quantité de matière vivante (donc de matière organique) en mmf (masse de matière fraîche) ou en mms (masse de matière sèche), pour un niveau trophique. Masse en poids frais exprimée en g/m² dans un champ non exploité	- D'un niveau trophique au suivant la biomasse décroît, - Intègre mieux les pertes de matières organiques au cours des transferts d'un niveau à l'autre_ - Existe exceptions : milieu marin : pyramide inversée car biomasse du phytoplancton + faible que la biomasse du zooplancton compte tenu du fort taux de

ex. : musaraigne ex. : criquet ex. : poacées  Nx désigne le niveau trophique de la population. D'après Odum E. (1971).	renouvellement du phytoplancton.
Pyramide des énergies Exemple = pyramide des énergies d'une prairie pâturée en KJ/m²/an ex. : musaraigne ex. : bovins, criquet ex. : poacées, trèfle  Nx désigne le niveau trophique de la population. Données de Ricou G. et al. (1978) extrait de Dajoz R. (2006), <i>Précis d'écologie</i>, 8^e édition Ici, part importante de la productivité primaire orientée vers la production bovine. On pourrait rajouter à la base l'énergie solaire reçue pour caractériser les pertes au niveau des prairies.	- Masse de poids frais produit à chaque niveau trophique ou quantité d'énergie produite sous forme de MO au cours du temps - Permet de mieux caractériser le fonctionnement d'un écosystème. Nombreuses approximations cependant - Allure pyramidale : d'une manière générale : chaque niveau représente en moyenne 10% du niveau précédent ! Pertes énormes

Remarque : Pyramide des biomasse et des productivités dans un écosystème aquatique.

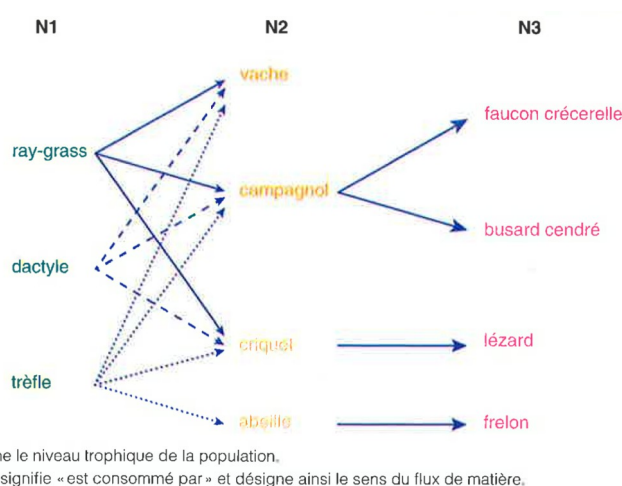
D- Les chaînes trophiques sont interconnectées en un réseau trophique. Le fonctionnement de ces réseaux contribue au recyclage de la biomasse au sein de l'écosystème (cycle de la matière).

1- Une approche de la structure des biocénoses : le réseau trophique

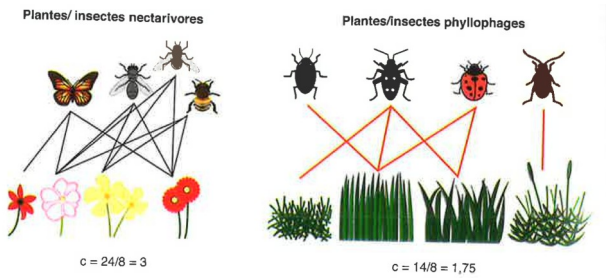
→ **réseau trophique** = ensemble de toutes les chaînes alimentaires qui constituent un réseau complexe d'**interactions alimentaires** au sein de la biocénose, à l'échelle de l'écosystème

Les chaînes trophiques au sein des réseaux sont liées entre elle par les consommateurs polyphages.

Exemple : réseau trophique partiel d'une prairie



- L'abondance de la polyphagie au sein d'un réseau trophique influence la structure de ce réseau



c = complexité d'un réseau = L/S
(L = nb total de liens ; S = nb d'espèces)

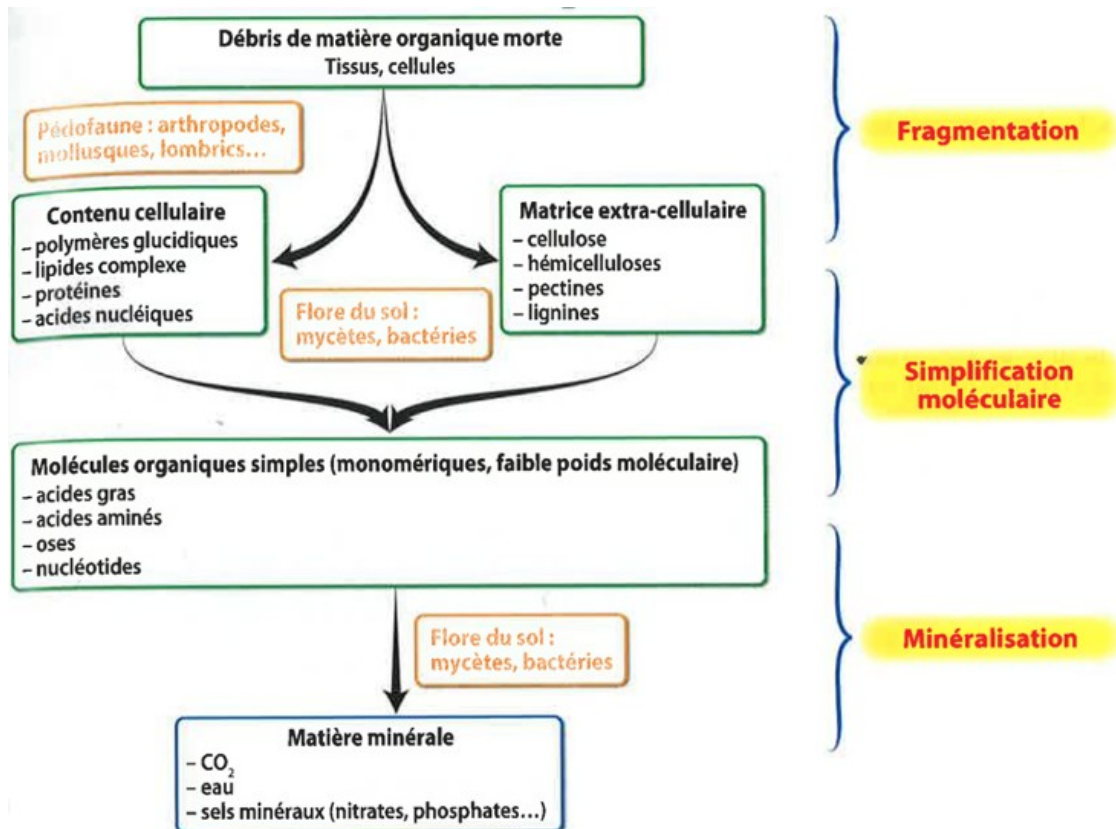
2- Le catabolisme de tous les consommateurs (y compris microbiens) aboutit à une minéralisation

a. Minéralisation par les chaînes trophiques du système herbivore

La respiration est un processus de minéralisation de la matière : le carbone (mais aussi des éléments tels que l'hydrogène, l'oxygène, l'azote ...) passe de la forme organique à la forme minérale :

b. Décomposition et minéralisation par les chaînes du système détritivore

- Le réseau de décomposeurs du sol exploitant la MO et l'énergie contenue dans les détrit.



E- Bilan : les écosystèmes et les agrosystèmes, des systèmes ouverts

III. L'ÉCOSYSTEME EST UN SYSTEME DYNAMIQUE : LES ÉCOSYSTÈMES ÉVOLUENT DE FAÇON PLUS OU MOINS RÉVERSIBLE

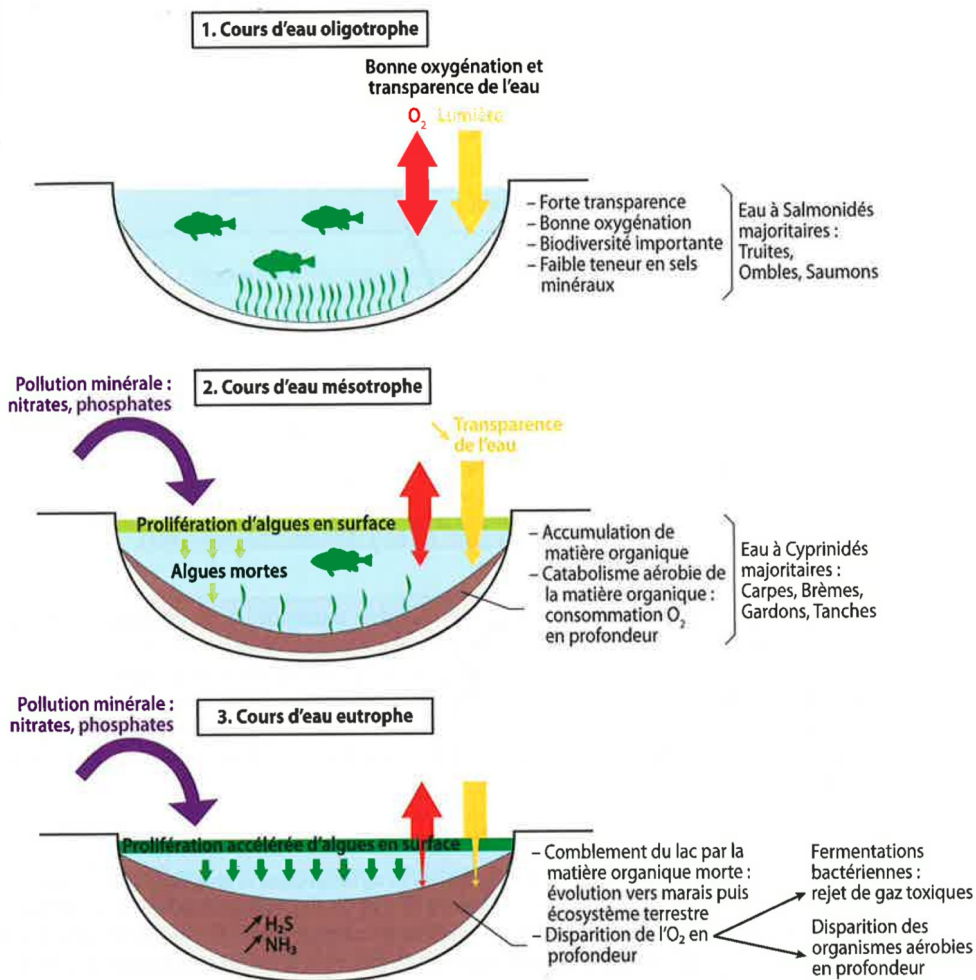
A- La dynamique naturelle des écosystèmes : notion d'évolution progressive et de succession écologique : exemple d'une prairie naturelle en milieu tempéré

➔ Schéma 9 : Evolution d'une prairie vers le stade climacique et quelques caractéristiques associées

B- Évolution d'un écosystème par modification naturelle d'un paramètre abiotique : étude de l'eutrophisation en milieu aquatique

- **L'eutrophisation est un processus naturel, lent (plusieurs siècles), d'enrichissement en éléments minéraux d'un biotope. Les éléments minéraux sont issus de l'érosion et transportés sous forme dissoute par les ruisseaux et les rivières.**

- Les lacs sont caractérisés par une profondeur qui permet d'avoir une tranche d'eau supérieure parfaitement oxygénée et une tranche d'eau inférieure moins oxygénée qui reçoit moins de 1 % de l'énergie lumineuse: on parle de **stratification estivale** (c'est l'été qu'elle se manifeste).



C- Dynamique des écosystèmes et activités humaines : notions de perturbation et de résilience

1- L'eutrophisation est fortement accélérée par les activités humaines

2- Les effets du surpâturage sur la dynamique de l'agro-écosystème prairie

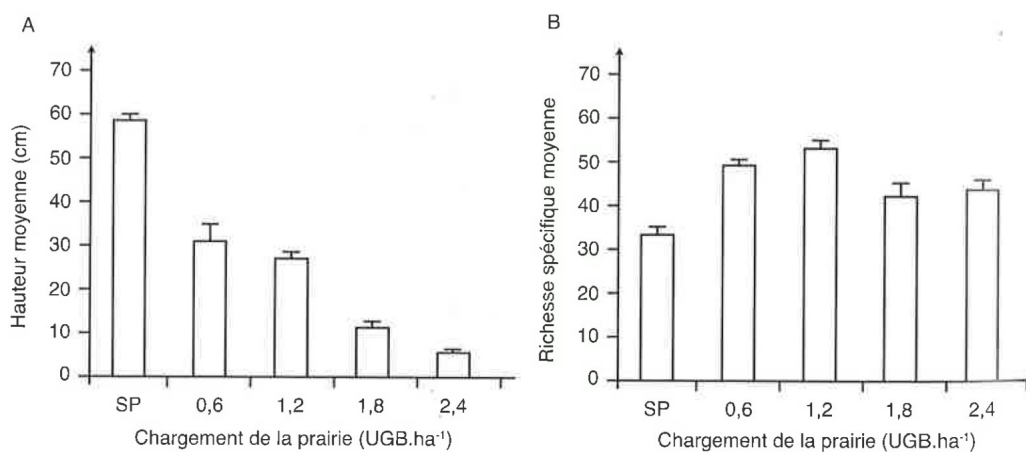
a- Les effets du surpâturage sur les communautés de producteurs I^{aires} de l'agro-écosystème prairie

- L'intensité du pâturage par les bovins sur une surface donnée de l'agro-écosystème prairie (appelée chargement) peut être quantifiée en utilisant la notion d'unités gros bétail ou UGB. Dans cette échelle normalisée, la valeur référence d'une UGB correspond à une vache allaitante âgée de plus de 36 mois, d'une masse de 600 kg. Ainsi, en considérant à la fois le gabarit et l'âge des animaux constituant le troupeau, la pression exercée par ces grands herbivores sur l'écosystème est définie quantitativement.

- La figure présente les résultats de suivi et de relevé de végétation dans le marais poitevin sur des prairies soumises à des intensités de pâturage croissantes.

A : hauteur de l'herbe

B : richesse spécifique



La richesse spécifique est le nombre d'espèces pour une surface donnée (moyenne réalisée sur 20 quadrats de 25 cm de côté pour chaque condition expérimentale).

SP: sans pâturage, 0,6 - 1,2 - 1,8 - 2,4: chargement exprimé en UGB.ha⁻¹

Le surpâturage est atteint pour un chargement à 2,4 UGB.ha⁻¹.

Les barres verticales correspondent aux erreurs standards.

D'après Loucougaray G. (2003) *Régimes de pâturage et hétérogénéité de la structure et du fonctionnement de la végétation prairiale (Marais Poitevin)*, thèse de doctorat université de Rennes 1

b- Les effets du surpâturage sur les communautés de consommateur de l'agro-écosystème prairie

- **Exemple de l'avifaune** : Suivant la période de l'année pendant laquelle la prairie est pâturée par les bovins, le succès reproducteur des canards inféodés à la prairie varie de façon significative. La présence des bovins en période de nidification engendre des piétinements des nids. Ce risque est d'autant plus grand que le chargement en bovins est important.

L'influence du pâturage sur la structure de la végétation a aussi des impacts indirects. La défoliation modifiant la hauteur de végétation, la nidification se trouve donc fragilisée si les sites se retrouvent exposés à la vue des prédateurs.

De plus la hauteur de végétation influence l'abondance des arthropodes dont peuvent se nourrir les oiseaux : l'allocation d'énergie pour la reproduction s'en trouve diminuée chez l'avifaune.

3- Les espèces envahissantes perturbent la dynamique des écosystèmes

a- Étude d'un exemple: le Solidage glabre

➡ Schéma 10 : Conséquences de l'invasion par une EEE (Solifrage) sur la biodiversité et par conséquent sur quelques aspects du fonctionnement d'un écosystème (ici la prairie).

b- La notion d'espèce exotique envahissante (EEE) et l'action de l'homme sur la dispersion

- Stratégie et modification de la niche écologique
- L'action de l'Homme sur la dispersion

4- Résistance des écosystèmes aux perturbations : la notion de résilience

- Tilman, de l'Université St-Paul (USA), étudie l'influence de la biodiversité dans les prairies, à partir de 1982, en mesurant la productivité de 207 parcelles plantées d'espèces locales contrôlées. Certaines parcelles sont **monospécifiques**, les autres comportent des **quantités croissantes d'espèces végétales**, réalisant différentes associations.

En 1988, une très grave sécheresse a affecté la région des prairies, anéantissant toutes les récoltes.

Le chercheur constate alors que **certaines parcelles ont spectaculairement résisté à la sécheresse**. Il s'agit **toujours des parcelles les plus riches en biodiversité**.

La productivité de parcelles n'abritant qu'une ou deux espèces de plantes est six fois moindre que celles des parcelles composées de 15 à 25 espèces. Cela confirme l'importance des associations d'espèces adaptées, les unes captant mieux l'azote de l'air, d'autres l'eau de profondeur, etc.

- Les perturbations d'origine anthropique peuvent être réversibles (arrêt du pâturage, limitation du phénomène d'eutrophisation). De même il existe des perturbations d'origine naturelle réversibles (éboulement, incendie, tempête ...).

La résilience : est la capacité d'un écosystème à retrouver un fonctionnement normal (services écosystémiques restaurés) après avoir connu une ou des perturbations dont la fréquence et l'intensité sont déterminantes. Cette propriété des écosystèmes repose sur l'existence de groupes fonctionnels redondants et complémentaires. Les écosystèmes se caractérisent ainsi par leur stabilité dynamique.

Les résultats tendent à montrer une meilleure résilience des stades juvéniles que climaciques. De plus la biodiversité augmente la résilience

5- Les perturbations biotiques réduisent les services écosystémiques

Le Millenium Ecosystem Assessment a défini en 2005 la notion de service écosystémique : ensemble des services fournis par les écosystèmes en lien notamment avec les besoins et les activités humaines.

Ils sont organisés en plusieurs catégories

Service d'approvisionnement	Services de régulation et de support des écosystèmes	Services culturels
• Nourriture • Bois et fibres • Carburants • Ressources génétiques • Molécules • Eau potable	• Régulation du climat, locale et globale • Purification des eaux et de l'air • Régulation des flux hydriques • Atténuation des perturbations environnementales (crues, cyclones, tsunamis, etc.) • Contrôle de l'érosion • Pollinisation • Contrôle biologique (ravageurs, etc.) • Résistance aux épidémies et invasions biologiques • Production primaire • Formation et entretien des sols fertiles • Cycle des nutriments	• Loisirs • Écotourisme • Éducation à la biodiversité • Esthétique

- aux services de provisionnement
- aux services apparentés à la régulation et au support (soutien)
- aux services culturels

- Le tableau propose des exemples pour chacune des catégories.

- La biodiversité représentée au sein d'un écosystème peut donc être largement perturbée par le surpâturage ou par un processus d'envahissement par une espèce d'origine régionale ou exotique.

L'écosystème prairie ne fournit plus correctement son service d'approvisionnement en nourriture pour le bovin et donc par extension pour l'homme.

Les modifications des conditions du biotope couplées à des modifications des interactions biotiques expliquent l'évolution de la biodiversité constatée dans les écosystèmes perturbés et leurs conséquences sur la réduction de services écosystémiques.

Ouverture : Prairies et stockage du carbone : une **part importante du carbone est stockée dans le sol essentiellement sous forme organique**. Les activités agricoles susceptibles de favoriser le stockage du carbone sont celles qui permettent d'accroître les entrées de matières organiques et celles qui ralentissent la minéralisation.

Certaines pratiques agricoles, comme **le passage d'une culture annuelle à une végétation pérenne**, cumulent plusieurs effets. Elles favorisent le stockage de carbone, par une incorporation accrue au niveau racinaire.

La **conversion des terres labourées en prairies permanentes favorise un flux de carbone vers le sol** (estimé à $0,50 \pm 0,25 \text{ t C / hectare / an}$ pour une durée moyenne de stockage de 20 ans).

Une **prairie permanente est un puits de carbone** : en début d'année, la prairie peut être une source de carbone mais très rapidement au cours de la saison végétative le puits devient efficace.

L'organisme vache au sens strict assimile des matières organiques d'origine différente:

- digestion de la biomasse produite par les ciliés (P ciliés);
- digestion de la biomasse bactérienne non ingérée par les protistes (nl protistes); digestion directe de la biomasse végétale (non figurée sur la figure);
- produits de la fermentation microbienne, les acides gras volatils (AGV) qui représentent environ 70% des apports énergétiques de la vache. Les AGV sont des «déchets métaboliques» et constituent une perte énergétique pour les micro-organismes de la panse.

Ainsi, la vache **assimile non seulement la production du dernier niveau trophique microbien (les ciliés), mais également une bonne partie de l'énergie perdue sous forme de matière organique par les populations microbiennes. Les pertes énergétiques globales de la chaîne trophique sont ainsi minimisées.**

La vache présente ainsi un **très bon rendement d'assimilation** pour différentes raisons :

- la ressource végétale a été soumise à une grande diversité d'organismes aux capacités d'assimilation variées (notamment cellulose) et complémentaires;
- une grosse partie des pertes énergétiques au niveau des micro-organismes, notamment sous formes d'acides gras volatils (AGV), est assimilée par la vache;
- les micro-organismes en aval de la panse sont bien digérés par les enzymes d'origine bovine.

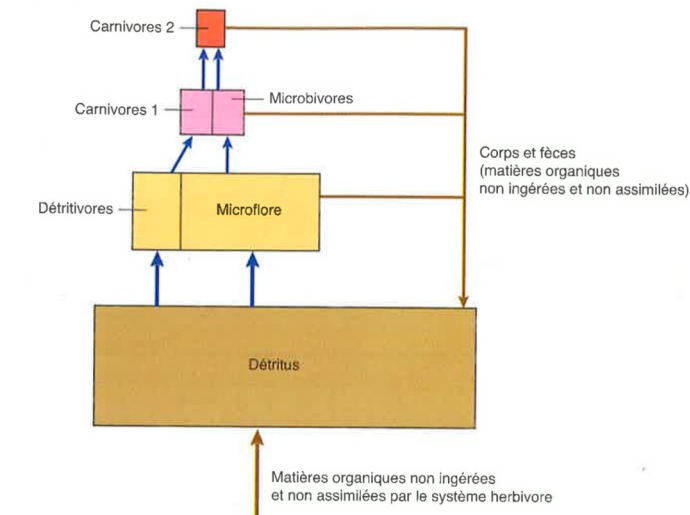
Des pertes existent néanmoins au niveau de la panse, il s'agit de l'énergie potentielle contenue dans les biomolécules non assimilées (nA) et le méthane (CH₄), ainsi que les pertes calorifiques générées par le métabolisme des micro-organismes.

On peut également rappeler qu'une partie de l'urée, déchet du métabolisme des molécules organiques azotées, chez la vache est sécrétée dans la salive et mise à disposition des microorganismes autotrophes pour l'azote de sa panse. Ce mécanisme constitue un véritable court-circuit du cycle de la matière et contribue à l'efficacité de la relation symbiotique.

Pour conclure, si l'on considère la vache comme une succession de trois niveaux trophiques de consommateurs emboîtés (bactéries, protistes, vache) les rendements lors des transferts d'énergie entre ces niveaux apparaissent exceptionnellement élevés. En effet avec un rendement de production brute (P_{vache/l}) de 15,6 % pour la vache. Entre vache et herbe : 2 à 3 niveaux trophiques : rendement devrait être proche de 1. 10⁻³ voire 10⁻⁴

La symbiose permet aux populations protagonistes d'optimiser l'exploitation de la ressource, en particulier grâce à des couplages limitant les pertes de matière et d'énergie d'un niveau à l'autre.

Structure trophique du système détritifique dans une prairie pâturée



Les flèches représentent le flux de matières organiques (la surface des rectangles n'est pas ici directement proportionnelle à des valeurs numériques mais est un indicateur grossier de la taille relative des compartiments).

Rq : Au cours de leur passage au travers des chaînes du système détritifique, les détritus sont dégradés et **minéralisés**. Toutefois à chaque maillon de ces chaînes **la minéralisation n'est pas totale**, des matières organiques non ingérées et non assimilées retournent dans le pool des détritus. Ainsi certaines matières organiques empruntent ce chemin plusieurs fois avant d'être totalement minéralisées

❶ Les **détritivores** sont les premiers à exploiter les détritus.

- les saprophages utilisent les matières organiques d'organismes morts (exemple: vers de terre).
- les coprophages consomment des excréments.

Ces animaux fragmentent les détritus et augmente considérablement la surface globale du substrat disponible pour la colonisation par les bactéries et les champignons ainsi que l'action de leurs exoenzymes. Ils **accélèrent ainsi considérablement la vitesse de dégradation de la litière**.

Ils **minéralisent également une partie** des détritus

❷ Les **bactéries et les champignons** = « **microflore** » : regroupement fondé sur leur **rôle écologique**.

En effet, ils exploitent les agrégats de matière organique et libèrent des **exoenzymes**. Ces populations sont considérées comme les **décomposeurs ultimes de la matière organique**. Ils se nourrissent par **absorbotrophie**. Au sein de la grande diversité bactérienne des sols (de l'ordre de 10^4 espèces), on distingue des groupes fonctionnels associés à des **métabolismes particuliers**. En effet certaines bactéries occupent des places cruciales dans le **recyclage des éléments**, par exemple les bactéries impliquées dans la **minéralisation de l'azote**, plus particulièrement sa transformation en ion nitrate (NO_3^-).

❸ Les **microbivores** (microphages), qui consomment des bactéries et des champignons du sol (exemple: collemboles, ciliés, nématodes).

❹ Des **carnivores** (zoophages), qui consomment notamment des détritivores et des microphages (exemple: acariens).

- On distingue deux temps dans la minéralisation des détritus :

→ une **minéralisation primaire relativement rapide** par dégradation des molécules organiques. Environ **60 % de la matière organique** contenue dans les détritux est ainsi minéralisée en **un an** au cours de cette étape, **le reste est transformé en humus**;

→ une **minéralisation secondaire plus lente**, pouvant mettre **plusieurs centaines d'années en fonction du climat et de la végétation par dégradation de l'humus**. De l'ordre de 1 à 3 % de l'humus est minéralisé par an au cours de cette étape.

3- Les consommateurs microbiens sont capables d'utiliser les matériaux complexes (lignine, cellulose)

→ **Cellulose** rarement dégradée par les organismes vivants : Escargots, microorganismes des Ruminants, des Chevaux, des Rongeurs et des insectes xylophages (protozoaires ciliés)... et surtout **Champignons** (Penicillium, Aspergillus, Basidiomycètes) possèdent la cellulase.

La dégradation de la cellulose demande une source d'azote minéral, fourni en général par les bactéries libres fixatrices d'azote comme Azotobacter au métabolisme intense. Augmentation de la fixation de N_2 ⇔ augmentation de la minéralisation du C.

Si la température < 5°C et pH < 6 : **pas de minéralisation de l'azote et pas d'activité cellulolytique**.
Tourbe = **immobilisation du C**.

→ **Lignine** : 20 % de la masse sèche. **Polymères de phénylpropane**. Attaquée uniquement par certaines **bactéries et champignons**. **Ligninolyse = processus aérobie** ; si anaérobiose ⇔ formation de kérogènes, charbons, houilles. T_p° élevée et pH plutôt acide exigés.

Cellulose et lignine sont dégradées et consommées après actions **d'exoenzymes spécifiques** (dont cellulase et phénol-oxydase) ; les décomposeurs décomposent également les molécules organiques dont la dégradation est moins complexe.

Rq : Les cires, la subérine du liège, ralentissent l'action des enzymes par leur barrière imperméable. Certains arbres riches en composés phénoliques (noyau benzène) sont quasiment imputrescibles (Cyprès).

SCHEMA 9 BILAN