

Chapitre 1 : Structure trophique des écosystèmes

1.1 Introduction

Si l'on considère que la structure d'un écosystème comprend notamment les facteurs physico-chimiques de l'environnement, la biodiversité et les interactions entre espèces au sein de cet écosystème, et que le fonctionnement d'un écosystème recouvre des aspects aussi variés que la biomasse, la production de matière, la stabilité ou encore la résistance de l'écosystème aux invasions biologiques, alors la relation entre structure et fonctionnement des écosystèmes peut se décomposer en de nombreuses relations.

1.2 Biosphère

La partie de la terre où se manifeste la vie est appelée biosphère. Elle comprend trois compartiments différents :

- lithosphère concerne le milieu terrestre ;
- atmosphère concerne le milieu aérien ;
- hydrosphère concerne le milieu aquatique.

La vie se rencontre dans les deux premiers compartiments de la biosphère, lithosphère et hydrosphère, par contre dans l'atmosphère aucun organisme ne vie en permanence. Théoriquement la limite supérieure de l'atmosphère se situe aux alentours de 10 km d'altitude. On connaît encore des spores de bactéries, de champignons et des kystes de protozoaires transportés par les courants aériens. La limite inférieure serait les fossés océaniques.

1.3 Biomes (Structure spatiale de la biosphère)

On peut subdiviser l'environnement naturel de la terre en plusieurs communautés naturelles appelées les biomes. La diversité de l'environnement naturel est très grande et donc y faire des groupes de choses qui se ressemblent nous aide à l'étudier.

On peut choisir plusieurs caractéristiques pour subdiviser l'environnement naturel. Par exemple la quantité d'eau qu'il y a, la température qu'il y fait, les plantes et les animaux qui y vivent. Les groupes sont différents selon les caractéristiques qu'on choisit pour les faire.

On distingue dans la biosphère plusieurs grandes formations végétales réparties en communauté marine et terrestre appelée biome tel que : Savane, désert...etc

La diversité de ces biomes et leurs distributions a la surface de la biosphère définissant la structure spatiale de la biosphère à la surface du globe (fig.1).

Ainsi du pôle à l'équateur se succèdent une bande en parallèle de grandes types de formations végétales caractéristiques de grandes zones climatiques de la biosphère.

Une zone climatique donne un type de biome ; la phytocénose constitue avec la biocénose animal qui leur est associée constitue le biome.

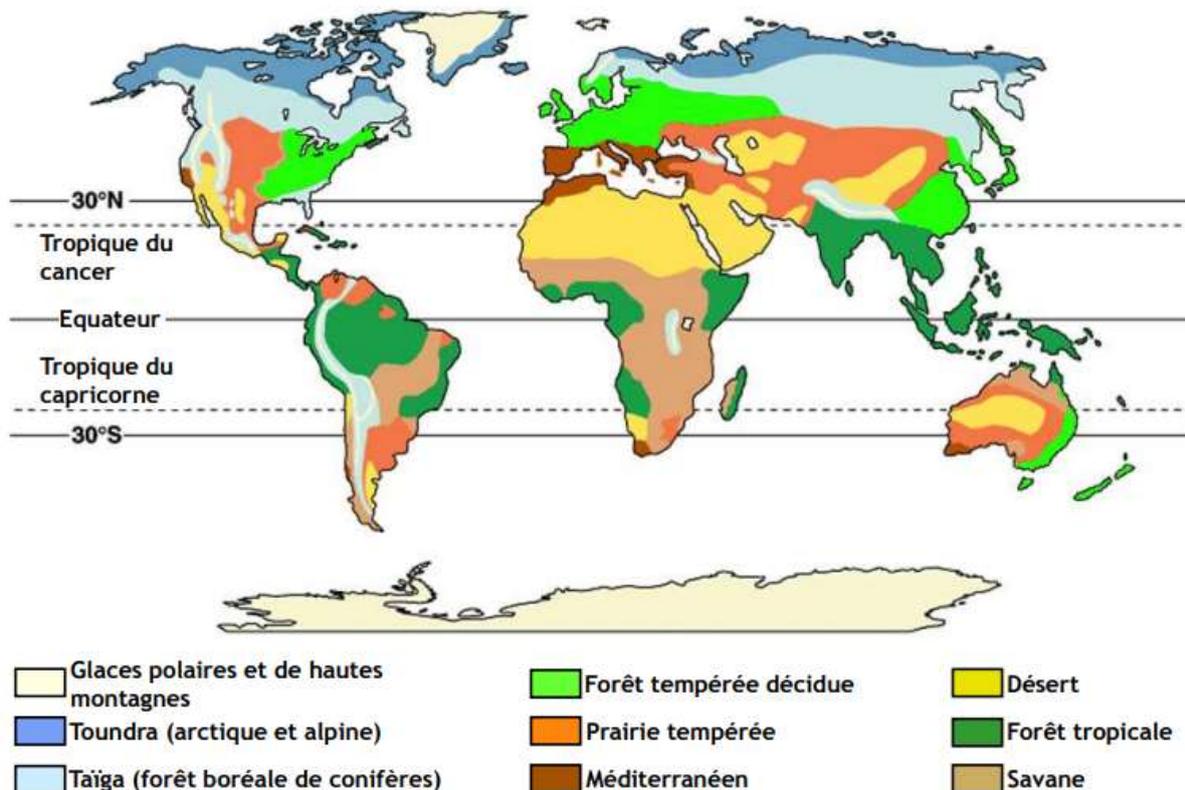


Figure 1 : Carte des biomes (7 types habitats terrestres, 2 types d'habitats aquatiques. et les zones couvertes de glace) (https://cours-examens.org/images/Etudes_superieures/).

1.4 Notion d'un système écologique

Immédiatement donné ou accessible au naturaliste est l'individu. Les individus, que l'on perçoit d'abord comme isolés dans la nature, n'ont de sens, pour l'écologie, qu'au travers du système de relation qui les lie, d'une part à d'autres individus, et d'autres parts à leur environnement physico-chimique. Les populations naturelles ne sont jamais isolées, elles peuvent présenter entre elles des interactions diverses de prédation, de compétition, de coopération, et sont soumises aux facteurs physico-chimique du milieu (fig. 2).

Un système écosystème inclut donc :

- le biotope, facteurs physico-chimiques du milieu (par exemple les paramètres abiotiques du sol et du climat : structure physique, température, intensité lumineuse, humidité, teneur en éléments chimiques. . .) ;
- la biocénose, ensemble des êtres vivants ;
- les relations entre les êtres vivants (interactions biotiques) ;
- les relations entre les êtres vivants et leur biotope ;
- les relations entre l'écosystème et son environnement.

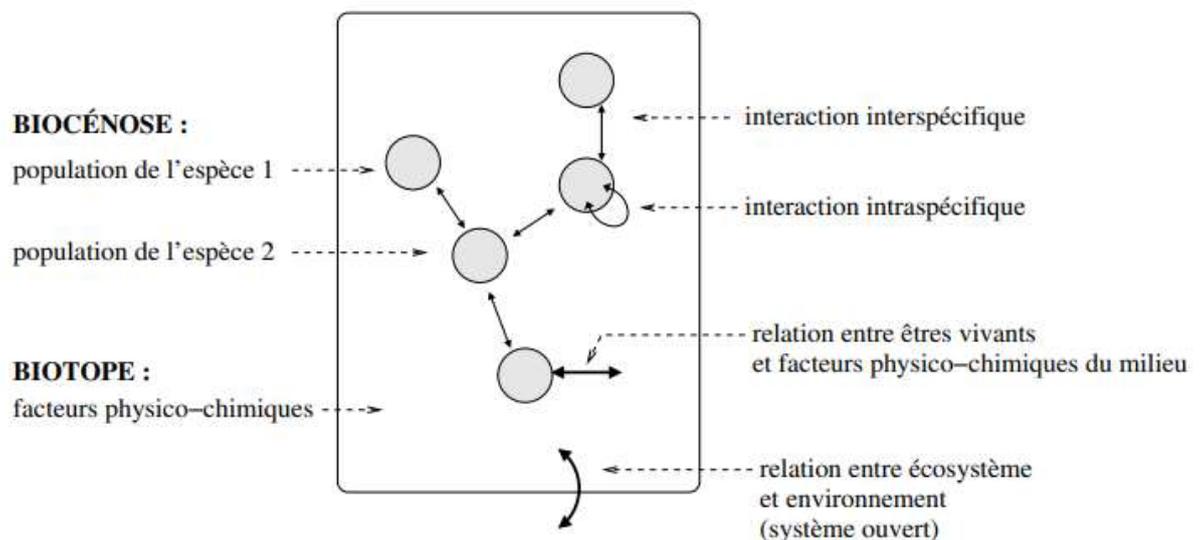


Figure 2 : Interaction au sein d'un système écologique (Goudard A, 2007)

1.5 L'Ecosystème – un réseau d'interaction

L'unité étudiée par l'écologie est l'écosystème. Le terme a été proposé en 1935 par le botaniste anglais Arthur Tansley, le concept s'est structuré à partir des années 1940. L'écosystème est un ensemble relativement homogène et stable (en l'absence de perturbations) constitué par une communauté d'êtres vivants (animaux, végétaux, champignons, microbes) appelée biocénose, en relation avec un biotope (facteurs physicochimiques déterminés par le climat, la topographie, la nature du sol, l'humidité, etc.) (fig.3). Un écosystème évolue, en l'absence de perturbation d'origine naturelle ou humaine, vers un état d'équilibre appelé climax. Cependant, la plupart des écosystèmes terrestres ou aquatiques sont perturbés par les activités humaines. On parle de perturbation d'origine anthropique.

Une interaction (intraspécifique ou interspécifique) peut être établie directement entre deux individus ou deux espèces, ou indirectement, via des interactions avec un troisième individu ou espèce, ou via des interactions avec un facteur du milieu. Il s'agit alors d'une interaction indirecte. Lorsque l'impact d'une espèce sur une autre espèce nécessite la présence d'une troisième espèce, l'effet indirect peut être transmis par variation d'abondance le long de la chaîne d'interactions ou par modification des traits des espèces en interaction (Wootton 1994, Abrams 1995).

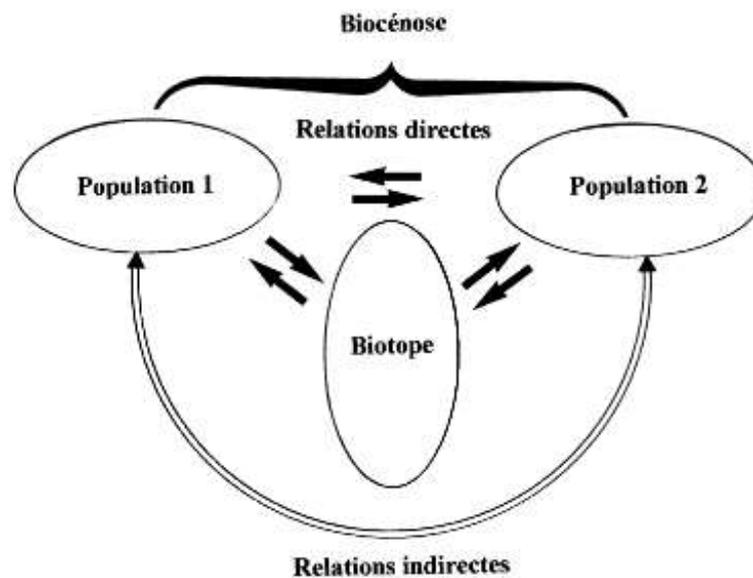


Figure 3 : Propriétés systématique explique le fonctionnement des écosystèmes (d'après *Frontier et Pichod-Viale*).

1.5.1 Le cadre physico chimique (biotope)

L'écosystème n'est pas réductible à sa biocénose. Il comporte aussi un milieu physique et chimique qui intervient non seulement dans la biologie de chaque espèce mais aussi dans la structure et la dynamique de la biocénose toute entière (partie sera bien développée dans le chapitre II). A l'inverse, le fonctionnement et la transformation de la composition et de la structure des biocénoses peuvent modifier les caractères du milieu.

Un biotope est le milieu physique et chimique dans lequel vivent les végétaux et les animaux. Ce milieu est l'élément non vivant, ou abiotique, de l'écosystème. Il renferme la totalité des ressources nécessaires à la vie. Le biotope varie selon les écosystèmes. Dans un étang, il est composé d'eau et de substances dissoutes (oxygène, gaz carbonique et sels minéraux).

Dans un écosystème forestier, le biotope est constitué par le sol qui permet l'enracinement des plantes et qui leur procure l'eau et les sels minéraux indispensables, et par l'atmosphère qui fournit l'oxygène et le gaz carbonique également indispensables.

1.5.2 La biocénose

Le second élément de l'écosystème comprend l'ensemble des êtres vivants, végétaux, animaux et micro-organismes, qui trouvent dans le milieu des conditions leur permettant de vivre et de se reproduire. L'ensemble de ces êtres vivants constitue une communauté (terme surtout employé en Amérique) ou une biocénose (terme surtout utilisé en France). La biocénose est un ensemble plus ou moins riche en espèces entre lesquelles existent des liens d'interdépendance qui se manifestent par la compétition, les relations trophiques (les uns mangent les autres), la symbiose, etc. Les trois catégories d'organismes d'une biocénose sont les producteurs (les végétaux chlorophylliens), les consommateurs (animaux herbivores et carnivores), les décomposeurs (champignons, bactéries et certains animaux).

1.6 Structure de l'écosystème

Tout écosystème possède une structure particulière qui permet de le reconnaître. La structure correspond à la disposition des individus des diverses espèces les uns par rapport aux autres, soit dans le plan horizontal, soit dans le plan vertical.

La répartition dans le plan vertical correspond à la stratification, plus ou moins marquée selon les écosystèmes. Elle est bien visible dans la forêt, où il est possible de reconnaître une strate cryptogamique au niveau du sol, de quelques centimètres au maximum, constituée par des cryptogames, mousses et lichens ; une strate herbacée formée d'herbes pouvant atteindre parfois 1 m de hauteur ; une strate arbustive jusqu'à 8 m de hauteur ; une strate arborescente comprenant les arbres les plus hauts (plus de 50 m dans certaines forêts). À cette stratification se superpose une stratification des animaux qui peuvent vivre au sol ou, comme les oiseaux ou les insectes, s'installer dans les diverses strates du sous-bois. La stratification existe aussi dans le sol où elle est marquée par un étagement des racines des diverses plantes à divers niveaux (fig.4).

La stratification existe même dans un écosystème simple comme la prairie. On peut y distinguer une strate souterraine formée par les racines et les animaux du sol comme les vers de terre, une strate de la surface du sol composée des animaux qui vivent parmi les débris végétaux, et une strate aérienne formée par les animaux qui vivent dans l'herbe à différentes hauteurs.

Dans le plan horizontal, la structure des écosystèmes se manifeste, en forêt, par une hétérogénéité de la végétation, la présence de clairières ou d'arbres d'âges et de hauteurs différentes.

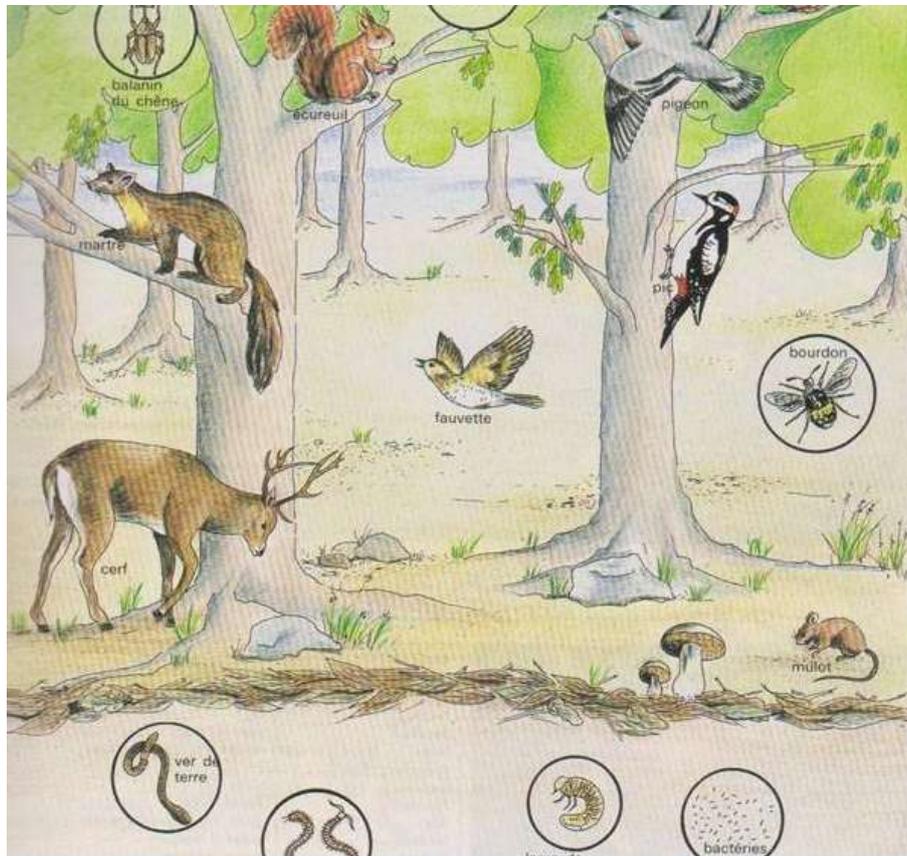


Figure 4. Répartition des différentes espèces végétales et animales dans le plan horizontal dans un écosystème donné (<http://mdevmd.accesmad.org/mediatek/mod/>) consultée le 28/01/2019

1.6.1 Structure spatiale de l'écosystème

Les écosystèmes ne s'étalent pas, uniformes et homogènes, dans l'espace : ils possèdent une certaine structure, définissable horizontalement et verticalement. Pour s'en tenir à des considérations très générales il est commode de distinguer les cas où la structure spatiale de l'écosystème est définie à partir des seuls facteurs abiotiques, de ceux où les composants biotiques sont pris en compte. Ainsi peut-on caractériser la structure spatiale d'un écosystème aquatique, lac, rivière, zone océanique, à l'aide des seules variables physico-chimiques du milieu.

Les écosystèmes peuvent être décrits, au niveau de leur trame biologique (biocénose), par la simple énumération de leur composition spécifique.

Un tel inventaire qui doit théoriquement inclure toutes espèces présentes (micro-organismes, plantes, animaux, se heurte à de sérieuses difficultés (repérage et détermination de ces espèces) et n'a guère d'intérêt :

Dès lors que l'on s'intéresse à la structure et au fonctionnement de l'écosystème, celui-ci ne saurait être réduit à une collection informe d'espèces.

Dans le cas des écosystèmes terrestres une première description intégrée est généralement donnée à partir de l'analyse de la végétation qui permet de définir la structure spatiale de l'écosystème.

Dans le cas des écosystèmes aquatiques, la structure spatiale est plus aisément définie à partir des variables physiques du milieu.

D'une manière générale, il convient de ne jamais négliger l'étude de cadre physique chimique, partie intégrante de tout écosystème.

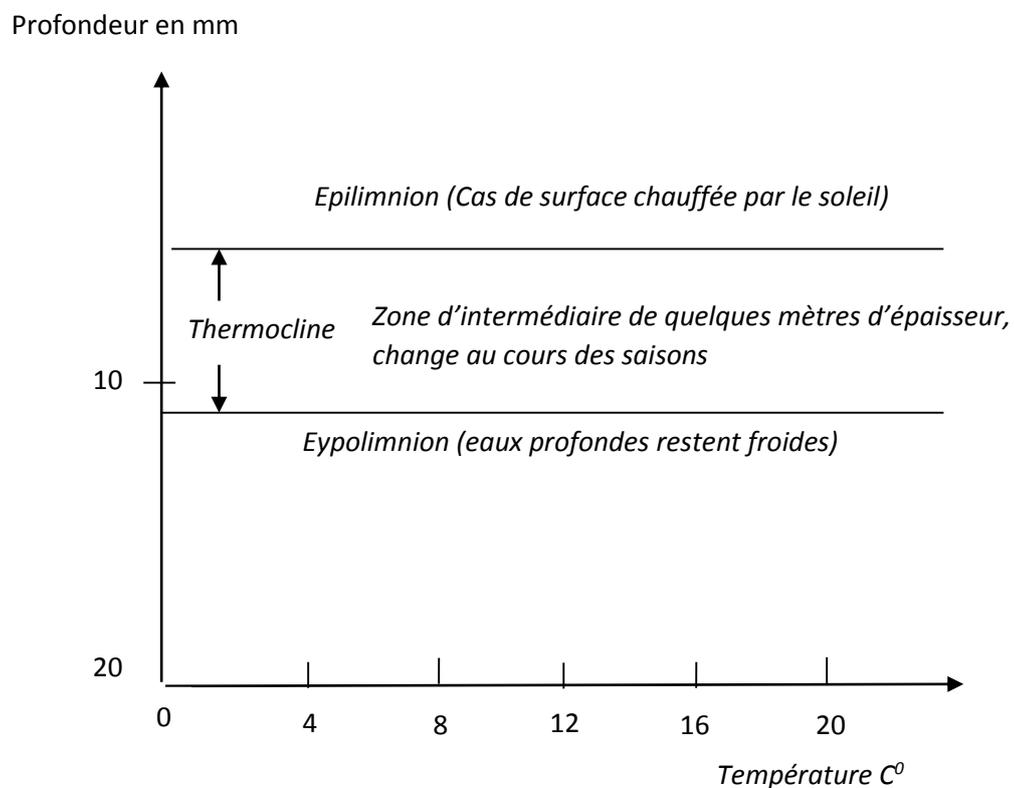


Figure 5 : Stratification thermique d'un lac tempéré en été (Ramad F, 2006)

1.6.1.1 Biodiversité et dominance

La notion de biodiversité peut se retrouver à différentes échelles :

- l'échelle moléculaire (fondée sur la diversité génétique, variabilité génétique entre individus d'une population et entre populations d'une espèce) ;
- l'échelle des espèces (diversité des espèces ou diversité spécifique) ;
- l'échelle des écosystèmes (diversité des écosystèmes).

La dominance et la diversité sont deux attributs des biocénoses. Il y a dominance lorsqu'une ou quelques espèces contrôlent les conditions de milieu qui influent sur les autres espèces. Dans une forêt, l'espèce dominante est un arbre comme le chêne ou le hêtre. Dans une biocénose marine située à proximité du littoral, l'espèce dominante peut être un animal comme la moule. La diversité est difficile à mesurer. On peut l'évaluer en déterminant tout simplement le nombre d'espèces présentes. Une meilleure estimation consiste à calculer un indice de diversité qui tient compte à la fois du nombre d'espèces et de l'abondance numérique de chacune.

La relation entre diversité et fonctionnement des écosystèmes s'étudie à l'échelle d'un écosystème et concerne donc principalement la diversité des espèces. À chaque échelle, la biodiversité a des composantes à la fois quantitatives et qualitatives. Ainsi, la diversité spécifique peut être décrite de manière quantitative, par le nombre d'espèces par exemple, ou de manière qualitative, par la composition spécifique.

Donc, l'étude de la relation entre structure et fonctionnement des écosystèmes, et en particulier la relation diversité spécifique – fonctionnement, tester l'effet de la richesse spécifique permet de déterminer l'impact du nombre d'espèces dans la communauté, quel que soit leur abondance relative, et donc de prendre en compte les effets, non négligeables, de certaines espèces peu abondantes.

1.6.1.2 Productivité, Diversité, Stabilité, Résilience

A. Productivité

L'une des caractéristiques fondamentales des écosystèmes, en relation avec leur fonctionnement, est la productivité. Toute l'organisation des écosystèmes dépend en définitive, de la quantité d'énergie captée par les producteurs primaires. Aussi a-t-on tenté de caractériser les divers types d'écosystèmes par leur production annuelle brute ou nette.

On appelle productivité la biomasse formée pendant un temps déterminé, donc la productivité dans un niveau donné c'est la biomasse élaborée par unité de temps, cette productivité dépend dans une large mesure, des deux grands variables climatiques (température et pluviométrie).

$$P = \text{Biomasse végétale (Kcal/an)}.$$

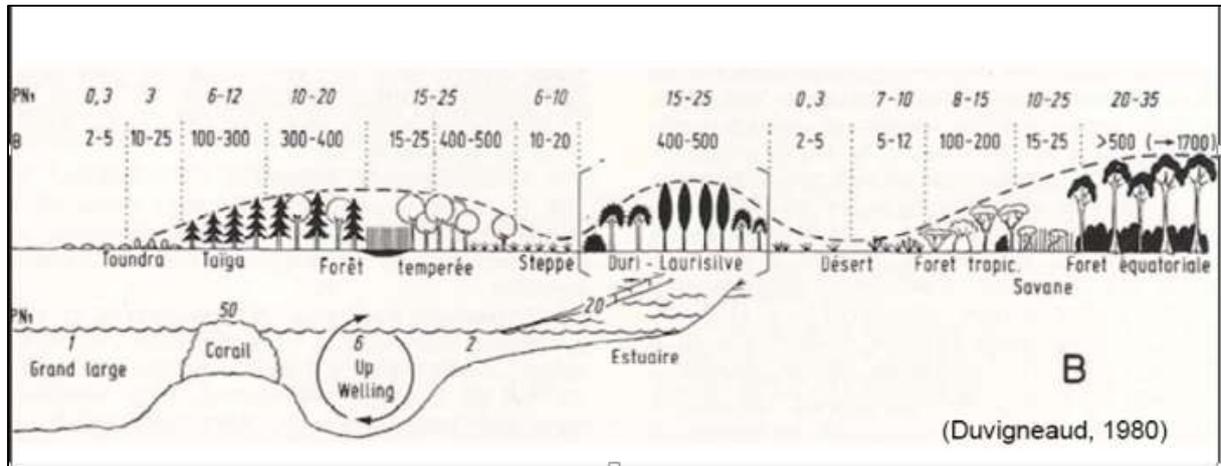


Figure 5 : Ordre de grandeur de la biomasse (t/ha) et de la production primaire (t/ha/an) dans les grands types de biomes (Duvigneaud, 1980)

B. Diversité

Lorsqu'on parle de la diversité d'un écosystème on désigne généralement sa richesse spécifique, c'est-à-dire le nombre le plus au moins élevé d'espèces lorsqu'il comprend (notions de richesse et de diversité spécifique sont déjà prises).

C. Stabilité et Résilience

Les écosystèmes sont d'autant plus stables qu'ils sont diversifiés (à diversité spécifique élevée). Si l'on constate en effet que les écosystèmes naturels deviennent avec le temps, après une perturbation à la fois plus riche et plus stables, on reste ébranlé par le fait que tout accroissement de diversité introduit dans différents modèles mathématiques d'écosystèmes tend à réduire et non à accroître leur stabilité.

Il existe deux composantes essentielles dans la stabilité : **la première, statique**, que l'on peut appeler stabilité au sens strict, désigne les propriétés de constances ou de persistance des écosystèmes, éventuellement liées à la permanence des conditions environnementales ;

la seconde, dynamique, que l'on peut appeler résilience ou homéostasie, correspond à l'aptitude des écosystèmes à revenir à l'état d'équilibre après une perturbation.

Ces propriétés de stabilité et de résilience sont évidemment des caractéristiques clés des systèmes écologiques, naturels ou exploités. L'exploration des mécanismes qu'elles mettent en œuvre et l'évaluation de leur efficacité (résistance aux perturbations, vitesse de retour à l'équilibre, seuil de dégradation irréversible) sont en vérité un des objectifs majeurs de l'écologie.

1.6.2 Structure fonctionnelle

Il est possible de définir une structure fonctionnelle fondamentale reconnaissable à quel endroit de la biosphère où l'on se trouve. En effet la biosphère comprend des éléments vivants et d'autres éléments non vivants.

D'un point de vue fonctionnel la multitude des espèces qui peuplent la terre et les mers peuvent être réparties en quatre principaux ensembles constituant autant de compartiments fondamentaux du système biosphère : Les producteurs primaires, les consommateurs primaires, les consommateurs secondaires et de rang supérieur, les décomposeurs.

Sont les producteurs primaires (végétaux autotrophes, plantes vertes sur terre, algues et phytoplanctons dans les eaux, qui utilisent l'énergie solaire pour la photosynthèse. Ce dernier permet au végétal chlorophyllien de transformer la matière minérale en matière organique (former des substances organiques complexes à partir de substances inorganiques simples).

L'opération fondamentale de la photosynthèse, rappelons-le, est la production de molécules de glucose et d'oxygène à partir de gaz carbonique et de l'eau :



Ce processus fait pénétrer la carbone atmosphérique dans le cycle des éléments, à l'inverse de la respiration qui l'en expulse, constituant ainsi à l'élaboration de produits organiques. Il constitue le premier maillon du cycle de la matière et par conséquent celui de l'énergie.

Les animaux qui se nourrissent aux dépens des producteurs primaires sont des herbivores (C1), ils dépendent totalement des producteurs car ils produisent eux aussi de la matière organique (croissance, reproduction), mais à partir de la matière organique déjà élaborée, on les appelle producteurs secondaires (C2).

Les consommateurs secondaires(C2), les carnivores : Tous les organismes qui se nourrissent aux dépens d'autres animaux vivants pour une analyse plus précise on verra qu'il convient de subdiviser cet ensemble en consommateurs secondaires (mangeurs d'herbivores), en consommateurs tertiaires(C3), qui se nourrissent des précédents, etc. En fait, beaucoup d'espèces ne se plient pas facilement à cette classification par niveaux trophiques et peuvent appartenir à plusieurs compartiment- consommateurs primaires et secondaires (espèces omnivores), consommateurs secondaires et tertiaires (prédateurs ou parasites d'herbivores et de carnivores), etc.

Les décomposeurs, sont les invertébrés, champignons et bactéries qui se nourrissent de la matière organique morte-cadavres, litière, etc

Les éléments non vivants de la biosphère peuvent être rassemblés en deux compartiments différents : Matière organique morte et éléments minéraux.

Les divers compartiments du système biosphère sont liés par des transferts de matière et d'énergie. Trois processus fondamentaux en résument le fonctionnement :

- Le processus de consommation, ingestion de matière organique ;
- Le processus de production, synthèse de matière organique ;
- Le processus de décomposition ou de minéralisation, recyclage de la matière.

1.6 .2.1 Structure trophique

Les écosystèmes sont alimentés en énergie par le soleil. Le premier compartiment trophique de tout écosystème est celui qui réunit les organismes autotrophes, algues, et végétaux chlorophylliens capables de fixer l'énergie solaire et de synthétiser leurs tissus à partir d'éléments minéraux. Ce sont des producteurs primaires

Tout écosystème repose sur la production primaire. La matière organique vivante ainsi produite est source de matière et d'énergie pour les herbivores, ou phytophage, insectes, mollusque, vertébrés, mais aussi certains végétaux parasites. Ces organismes sont les premiers consommateurs de matière organique vivante si l'on suit le flux d'énergie dans l'écosystème : Ce sont des consommateurs primaires naturellement, ces organismes synthétisent aussi leurs propres tissus pour croître et se multiplier : ce sont donc des producteurs secondaires. Les herbivores sont la proie de nombreux consommateurs prédateurs et parasites qui sont eux même source de nourriture pour les consommateurs tertiaires, victimes à leur tour d'éventuels consommateurs quaternaires.

Cette chaîne trophique n'est pas illimitée. A chaque étape, à chaque transfert d'énergie, il y a des pertes importantes, de sorte qu'à partir des consommateurs de troisième ordre, la quantité de matière exploitable devient rare, dispersée et difficilement utilisable, sauf pour quelques superprédateurs et surtout parasites. Cela apparaît bien dans la présentation classique des pyramides trophiques (partie sera bien développée dans le chapitre qui suit). La chaîne trophique alimentée par les végétaux est un système incomplet : y manque un processus essentiel, le recyclage de la matière, sous lequel les végétaux seraient privés d'éléments minéraux (la source pédogénétique étant largement insuffisante).

Ce recyclage de la matière organique (décomposition, minéralisation) est assuré par les organismes saprophytes, micro-organismes principalement (bactéries, champignons) mais aussi associé un système « décomposeur ». Ceux-ci sont à leur tour source de nourriture pour des consommateurs secondaires (protozoaires, arthropodes, petit vertébrés). Eux-mêmes proie des consommateurs tertiaires... etc.

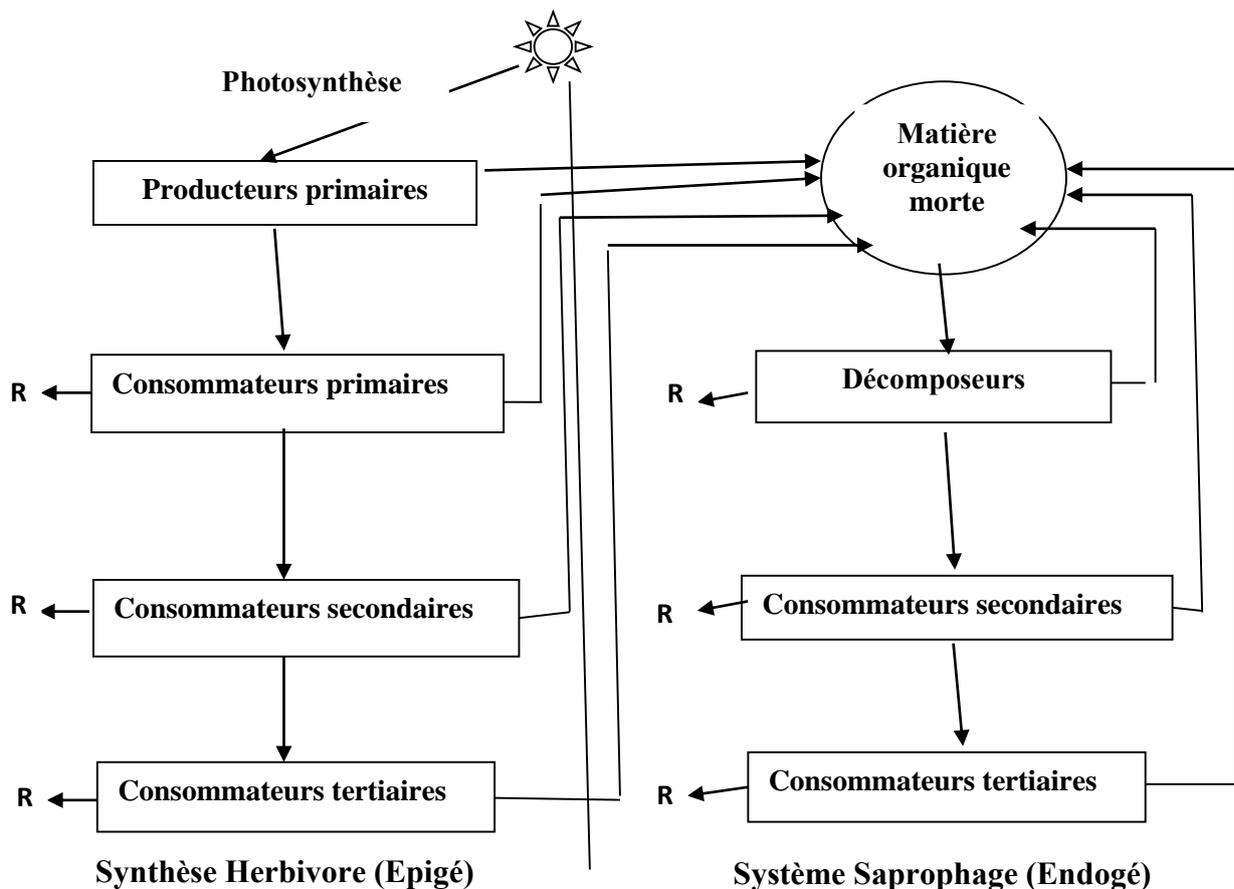


Figure 6 : Représentation schématique de la structure trophique d'un écosystème (Boulaine J, 1996)

1.6.1.2 Représentation graphique des chaînes trophiques

La schématisation de la structure des biocénoses est généralement conçue à l'aide de pyramides écologiques, qui correspondent à la superposition de rectangles horizontaux de même hauteur, mais de longueurs proportionnelles au nombre d'individus, à la biomasse ou à la quantité d'énergie présentes dans chaque niveau trophique. On parle alors de pyramide des nombres, des biomasses ou des énergies.

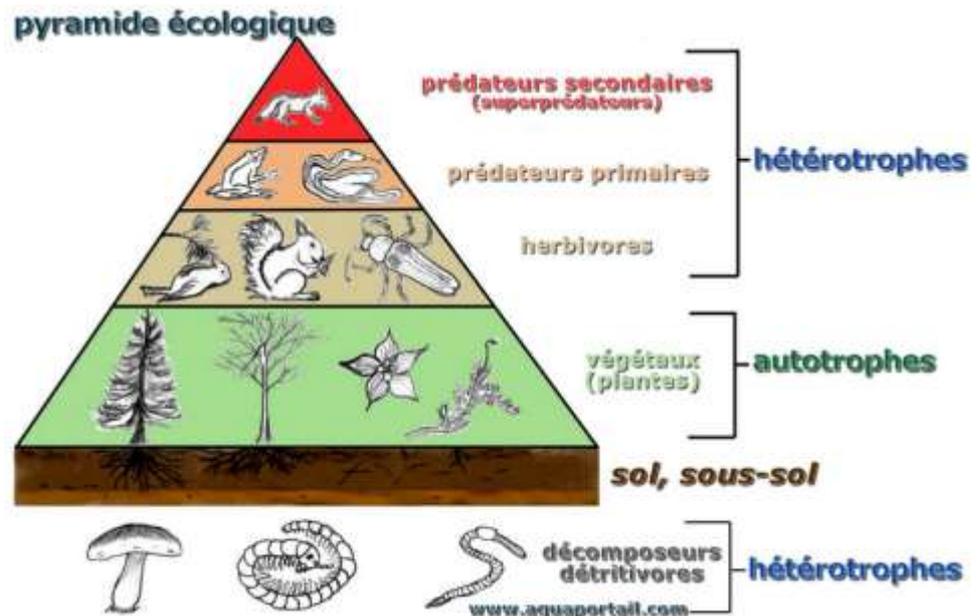


Figure 7 : Représentation graphique d'une chaîne trophique terrestre

(<https://www.aquaportail.com/>)

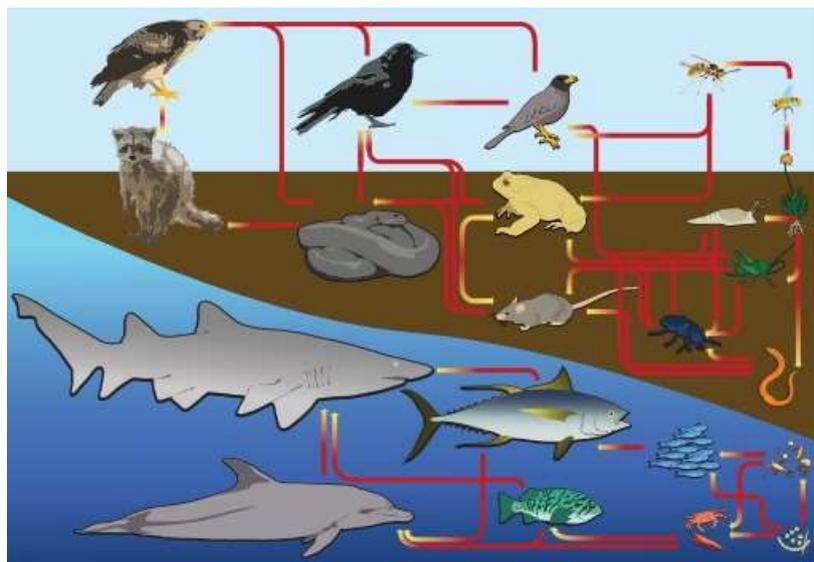


Figure 8 : Représentation graphique d'une chaîne trophique entre mer, terre et air

(LadyofHats, 2013) <http://www.fcps.edu/ecology-on-islandcreeks>, CK-12 project)

La base qualitative d'une pyramide écologique est une chaîne alimentaire, c'est-à-dire une partie de la chaîne alimentaire d'un écosystème, communément appelée la chaîne trophique. L'assignation d'un certain type à un niveau trophique est une abstraction qui simplifie quelque peu les conditions réelles. Les saprobiontes (y compris les charognards) et les destructeurs ne sont pas inclus dans la liste des pyramides alimentaires. La raison la plus importante en est que, contrairement aux herbivores, ils n'ont aucune influence directe sur leur base alimentaire. Les parasites sont généralement laissés sans considération. La pyramide écologique ne forme pas l'ensemble de l'écosystème, mais seulement une fraction de celui-ci.

Il y a essentiellement trois types de chaînes trophiques :

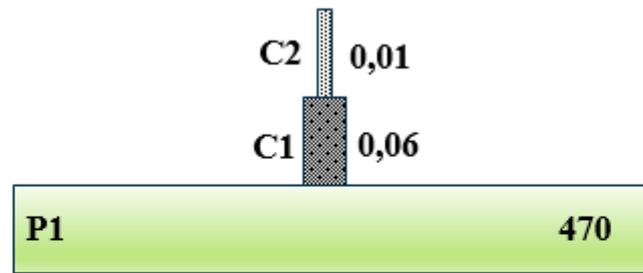
Tableau 1 : Les principaux types de chaîne alimentaire : Chaîne des parasites, des prédateurs et chaîne des détritivores ou des saprobies ou décomposeurs.

Chaîne de parasites	Chaîne prédateurs	Chaîne décomposeurs
MOV Part de grand organisme vers les plus petits Exp : Vache → Tiquais Arbre → Puceron	MOV Part de plus petit organisme vers les plus grands Exp : herbe → lapin → lion	MOM Organisme devient de plus en plus petit vers de plus en plus nombreux Exp : champignons, insecte, bois mort.

Dans la nature ces chaînes sont généralement mixtes. En effet une chaîne de détritivores (saprobie) peut mener vers une chaîne des prédateurs. Un même producteur peut servir d'aliments à des herbivores divers.

A. Pyramide de biomasse

Lorsque l'on s'élève, depuis la base d'un système trophique vers le sommet, on constate le nombre des individus dans les chaînes de prédateurs est de moins en moins important d'un maillon à un autre, mais par contre leurs tailles augmentent :



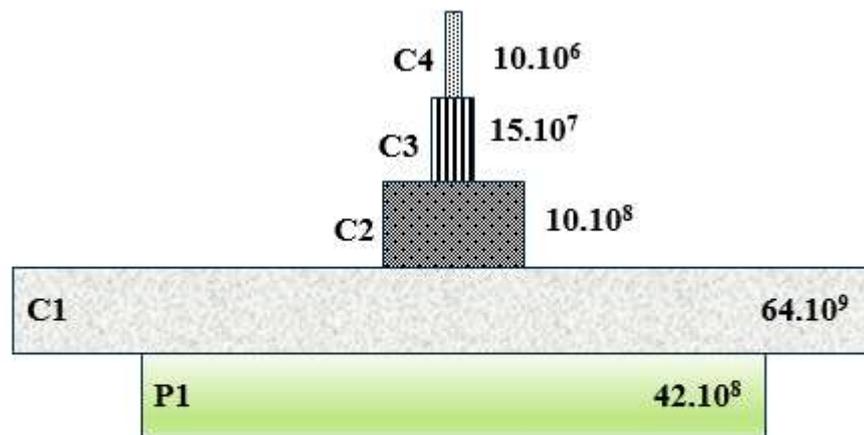
P1: Plantes phanérogames

C1: Insectes, Rongeurs, Oiseaux

C2: Araignées, Punaises, Réduvidés, coccinelles, Mammifères

Les chiffres correspondent à la biomasse des individus exprimée en $\text{g/m}^2/\text{an}$

Figure 9 : Pyramide des biomasses dans un champ abandonné (Odum, 1976).



P1: Phytoplancton

C1: Zooplancton

C2: Poissons planctonovores

C3: Poissons carnivores

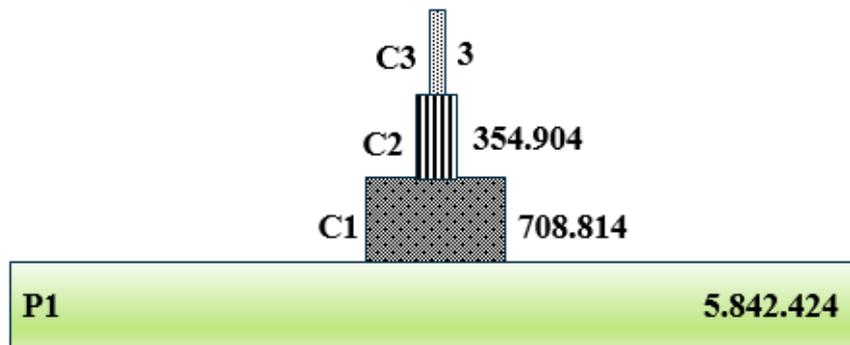
C4: Poissons supercarnivores (Thon)

Les chiffres exprimée en tonnes

Figure 10 : Pyramide des biomasses dans l'écosystème océan (Duvigneaud, 1980).

B. Pyramide de nombre

Le principe consiste à comptabiliser le nombre des individus présents dans chaque maillon trophique d'un milieu donné, le nombre des individus dans les chaînes des prédateurs, est de moins en moins important d'un maillon trophique à un autre. Bien que la pyramide des nombres ne montre pas la taille des individus, cette réduction des nombres est compensée par une augmentation de la taille. Les herbivores sont plus grands que les Poacées qu'ils consomment, les carnivores plus gros que leurs proies.



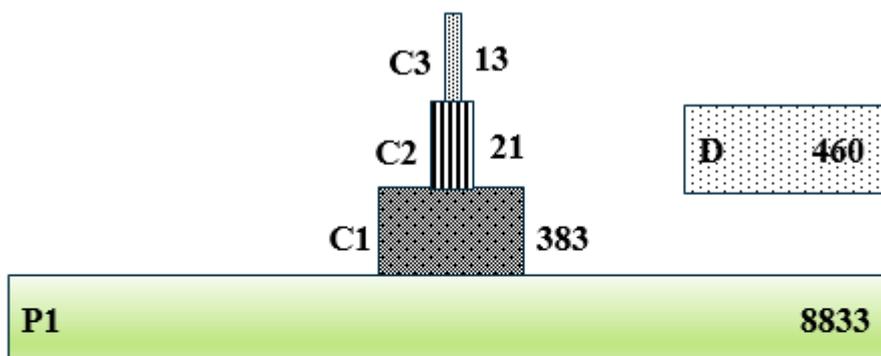
P1: Producteurs primaires
 C1: Herbivores: Invertébrés et Bétail
 C2: Carnivores: Consommateurs des invertébrés
 C3: Prédateurs de carnivores
 Les chiffres correspondent au nombre d'individus

Figure 11 : Pyramide des nombres dans une prairie (Odum, 1976).

Remarque : La pyramide des nombres pour les parasites est inversée par rapport à celle des prédateurs. **Exemple :** un chien qui a des puces ; les poux qui envahissent la tête des humains.

C. Pyramide des énergies

C'est la représentation la plus satisfaisante car la seule qui mette vraiment en évidence les pertes métaboliques. Pour la construire, il faut évidemment convertir la biomasse des tissus en valeurs énergétique. Généralement, l'unité utilisée est la kilocalorie, sachant que 1kcal équivaut à 4,18kJ.



P1: Producteurs primaires : Phanérogames aquatiques
 C1: Herbivores aquatiques: Tortues, Poissons, Crustacées, Gastéropodes, Insectes
 C2: Carnivores primaires: Poissons, Batraciens, Oiseaux
 C3: Carnivores secondaires: Poissons, reptiles
 D: Décomposeurs
 Les chiffres sont exprimés en kcal/m²/an

Figure 12 : Pyramide des énergies dans les sources en Floride (Odum, 1976).

1.7 Le réseau trophique

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

Exemple1 d'un réseau trophique : Figure 13

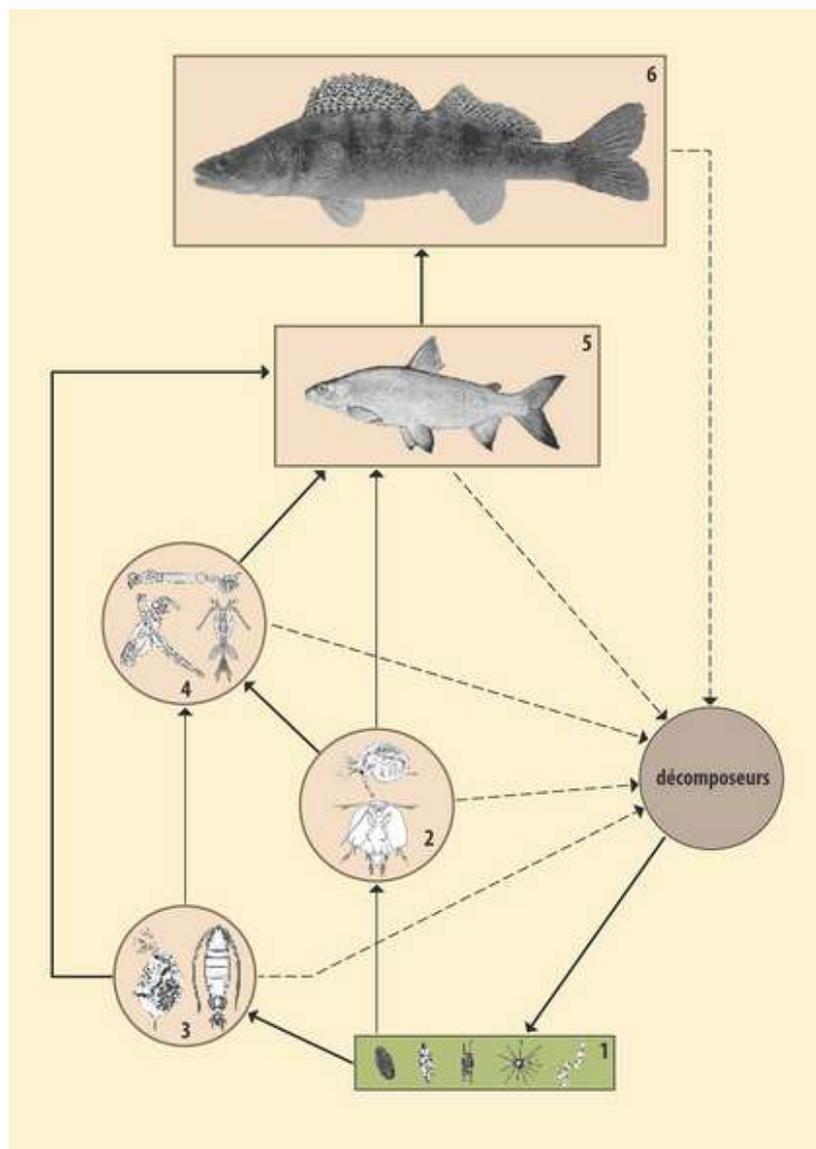


Figure 13 : Réseau trophique (d'après. Lacroix G, 1991).

Dans cet exemple d'écosystème aquatique, le plancton végétal ou phytoplancton (1) est consommé par le plancton animal herbivore de petite taille (2) et de grande taille (3). Le plancton animal herbivore sert à son tour de nourriture au zooplancton carnivore (4) ou aux poissons planctonophages (5, dont les stades jeunes de toutes les espèces de poissons), eux-mêmes consommés par les poissons piscivores (6). Une fois morts, tous ces organismes alimentent les micro-organismes décomposeurs. L'épaisseur des flèches représente l'importance des transferts de matière d'un niveau trophique à l'autre.

Exemple 2 d'un réseau trophique : Figure 14

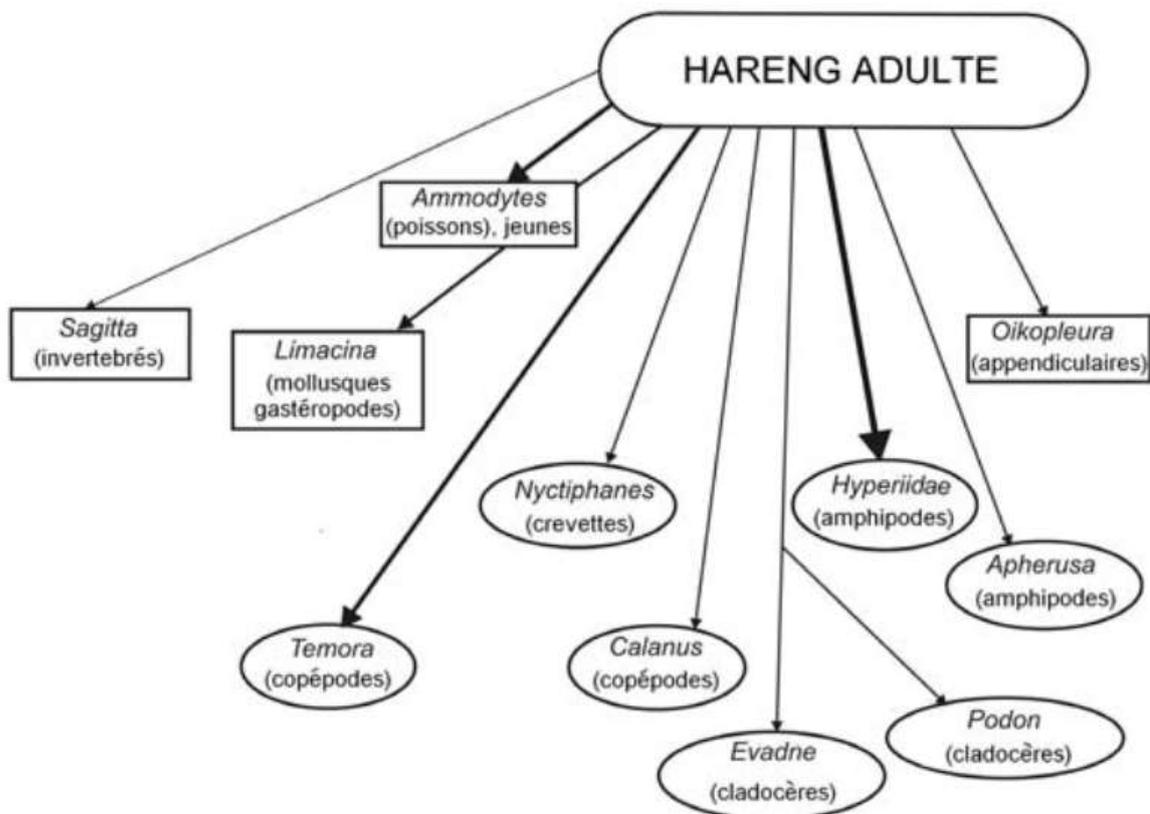


Figure 14 : Fragment du schéma du réseau alimentaire du hareng

(Modifié d'après Hardy, 1924).

Le hareng adulte – l'un des "nœuds" du réseau alimentaire. Les flèches indiquent les proies consommées par le hareng adulte. Leurs noms sont ceux donnés par Hardy (1924) avec leur position taxonomique en français entre parenthèse. L'épaisseur des flèches est proportionnelle à l'importance de chaque espèce dans la ration alimentaire du hareng adulte.

Chapitre II : Les cycles biogéochimiques et leur perturbation

2.1 Nature et constitution des cycles biogéochimiques

En principe, un cycle évoque un circuit fermé, l'élément considéré devant revenir à l'état initial après avoir suivi un parcours constitué par les différentes étapes de son histoire. Dans le cas qui nous préoccupe ici, cela à un sens si l'on envisage le fonctionnement global du système terre, donc si l'on s'intéresse au bilan, aux transferts et aux stocks d'éléments à toutes les échelles de temps et d'espace ; c'est ce que l'on désigne alors par le terme cycle global.

Le cycle biogéochimique représente un mécanisme fondamental pour maintenir l'homéostasie de la biosphère, C'est un flux continu de matière qui circule entre les organismes vivant, chaîne alimentaire et le milieu ; ce qui a pour conséquence de faire passer de nombreuse éléments de l'état minéral à l'état organique et inversement. De sorte que, les divers compartiments du système biosphère sont liés par un transfert de matière et d'énergie.

On distingue habituellement dans le cycle général, trois sous-cycles qui sont en interaction :

- le sous-cycle biologique proprement dit, qui correspond à la circulation des éléments entre le sol et la plante (prélèvement), puis entre la plante et le sol (restitutions par les litières aériennes et souterraines, exsudats radiculaires, sécrétion) ;
- le sous-cycle biochimique, qui recouvre la redistribution des éléments au sein des plantes pérennes ; il s'agit des translocations internes des éléments des tissus âgés vers les organes en croissance, qui donnent à la plante une certaine autosuffisance, diminuent la demande au sol et contribuent à une certaine résilience par rapport aux contraintes de l'environnement ;
- le sous-cycle géochimique, qui correspond à l'ouverture des cycles précédents d'un côté vers l'atmosphère avec les rejets atmosphériques et la fixation symbiotique ou non de d'azote, et de l'autre vers les eaux de surface et les nappes phréatiques par suite des pertes par drainage au-delà de la zone radiculaire. Le plus actif des trois est le sous-cycle biologique.

En bio géochimie, et notamment en agrochimie, on le désigne aussi quelque fois sous le nom de cycle interne, car il correspond à la circulation en permanence des éléments minéraux (en provenance des sols et des roches) vers les êtres vivants (micro-organismes et végétaux notamment).

Puis après la mort de ces derniers au sein des matières organiques inertes qui s'accumulent à la surface des sols (litières–rhizosphère) avant d'être minéralisées à leur tour (on parle quelquefois de reminéralisation) et de constituer dès lors des nutriments pour les êtres vivants.

2.2 Rôle du « système écologique »

Ce système correspond au domaine spécifique des êtres vivants, notamment des micro-organismes (hétérotrophes) et des végétaux (autotrophes), le développement de ces derniers reposant dans les zones terrestres sur deux interfaces :

- d'une part, les organes foliaires du couvert aérien (phyllosphère) très liés aux flux en eau et en carbone (CO₂) ;
- d'autre part, l'appareil racinaire souterrain (rhizosphère), qui assure la nutrition minérale par l'intermédiaire du sol (azote, phosphore, potassium, soufre. . .).

Entre ces deux interfaces, il ne faut pas oublier d'indiquer qu'une redistribution générale des éléments chimiques est aussi assurée par voie interne entre tous les organes de la plante (cycle biochimique). Au total, la circulation des éléments repose sur trois processus :

- les transferts entre l'atmosphère et la plante ; ils relèvent du domaine de la bioclimatologie, qui est essentiellement de type physico hydrique en relation avec les phénomènes d'évapotranspiration ;
- les redistributions entre les différents organes de la plante, donc au sein même du végétal. Reposant sur des processus biochimiques, ce genre de circulation s'intègre dans le domaine de l'écophysiologie fonctionnelle ; ce dernier ne sera pas, non plus, traité directement, même si en de nombreuses occasions il y sera fait allusion ;
- enfin, les transferts sol-plante, qui sont à la base de la nutrition minérale des végétaux et donc de la production de biomasse. Ils sont typiquement biogéochimiques, puisque ceux-ci mettent en jeu à la fois des processus biochimiques liés aux organismes vivants et aux matières organiques résiduelles et des processus géochimiques associés aux constituants minéraux (primaires et secondaires). C'est ce dernier domaine, intermédiaire entre le monde minéral et le monde vivant, qui sera privilégié dans ce rapport consacré aux cycles biogéochimiques des écosystèmes continentaux.

2.3 Importance du facteur sol et ses conséquences dans le domaine biogéochimique

Au sein de la biosphère terrestre, le sol, qui constitue le nœud du système biogéochimique, est un objet infiniment plus complexe et moins homogène que l'air et les eaux. De nature organo-minérale, il est en effet meuble, poreux, hydraté, tout en abritant de nombreux micro-organismes. C'est la raison pour laquelle, il constitue un bioréacteur de premier plan, ce qui lui permet d'assurer de nombreuses fonctions, dont entre autres :

- la régulation permanente des phénomènes biologiques et notamment le développement de la végétation ;
- le recyclage en continu de nombreux éléments chimiques, suite à la décomposition par les micro-organismes telluriques, des composés organiques, que ceux-ci soient naturels ou artificiels et qu'ils soient bénéfiques ou nocifs ; ce qui donne au sol, à condition de ne pas dépasser les capacités de recyclage, un certain pouvoir épurateur, qui est connu depuis le début de l'humanité. Mais par ailleurs, du fait de son « pouvoir absorbant » caractéristique, le sol constitue aussi un réceptacle tout indiqué pour capter divers éléments minéraux introduits ou disséminés, en relation avec l'activité humaine ;
- Les éléments considérés comme nutriments pour les plantes, le carbone, l'azote, le phosphore, le soufre et le potassium sont les plus importants quantitativement. Les dysfonctionnements de leurs cycles liés aux activités humaines posent également les plus graves problèmes.

2.4 Illustration des cycles biogéochimiques

Le fonctionnement général de la biosphère, et notamment de la biosphère continentale repose avant tout sur la maîtrise des cycles géochimiques des différents éléments chimiques qui participent à la vie de la planète ; et ceci résulte de plusieurs constatations :

1. seuls en effet les cycles biogéochimiques permettent d'avoir une vision globale du comportement dynamique des éléments chimiques dans l'environnement, aussi bien à travers les divers compartiments (biotiques et abiotiques) de la planète qu'au cours des différents âges qui ont marqué son évolution ;
2. seuls, ils sont à même de conduire l'homme à prendre conscience de son action trop pressante sur des milieux où il doit continuer à vivre ;

3. seuls, ils permettent d'apprécier le degré de sollicitation que ce dernier fait peser sur des systèmes naturels en évolution permanente ;

4. seuls enfin, ils sont susceptibles de lui suggérer des modalités en vue de la gestion des écosystèmes ou encore de lui apporter des formules permettant la régénération des environnements perturbés.

Donc l'unité de la biosphère apparaît particulièrement lorsque l'on considère le cycle des divers éléments nécessaires à la manifestation et au déploiement de la vie. Pour l'illustrer on présentera le cycle de l'eau puis les cycles du carbone, l'azote, phosphore, le soufre et le silicium.

2.4.1 Le cycle de l'eau

L'eau est un constituant essentiel de la biosphère : la vie apparut dans l'océan ; les êtres vivants sont constitués d'eau pour 70% de leur poids en moyenne ; l'eau est le substrat fondamental des activités biologiques.

La biosphère renferme environ 1390 millions de km³ d'eau dont la majeure partie (97%) constitue les océans et est salée. L'eau douce ne représente donc que 41,7 millions de km³ ; dont 33 immobilisés dans les glaciers. L'atmosphère en renferme 13000 km³ sous forme de vapeur alors que, la biomasse animale et végétale renferme seulement 400 km³. Ainsi, la part des réserves d'eau de la biosphère présente dans les êtres vivants est absolument infime (0,00005% !).

Les principaux flux qui constituent le cycle de l'eau sont schématisés dans la figure 15.

L'énergie solaire provoque une évaporation annuelle de 425000 km³ au-dessus des océans et une évapotranspiration à la surface des continents de l'ordre de 111000 km³ par an. Cette eau retombe sous forme de précipitations mais le bilan est négatif pour les océans (385000 km³/an), positif pour les continents (71000 km³/an). Le surplus terrestre revient aux océans par les fleuves (28000 km³/an), et plus lentement, par infiltration (12000 km³/an),

Le cycle de l'eau comporte deux parties principales :

- la partie atmosphérique : Transport d'eau par les vents, essentiellement sous forme de vapeur.
- la partie terrestre du cycle, représentée par l'écoulement superficiel ou souterrain des eaux.

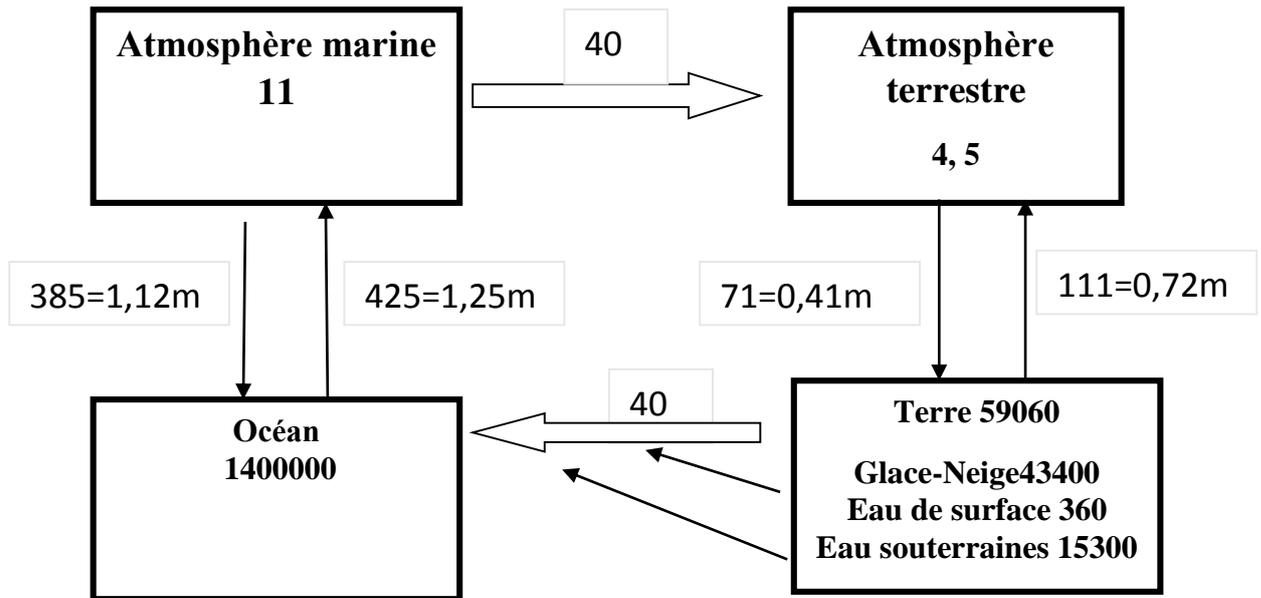


Figure 1 5 : Cycle de l'eau (Boulaine J, 1996)

2.4.2 Le cycle du carbone

Le carbone C représente 49% du poids sec des organismes et 24,9% de la composition par atomes de la biosphère. C'est, à égalité avec l'oxygène, le second élément constitutif de la biosphère, après l'hydrogène (49,8% de la composition atomique de la biosphère).

Les voies et mécanismes fondamentaux du cycle du carbone faisant intervenir des êtres vivants sont rappelés dans la figure 16.

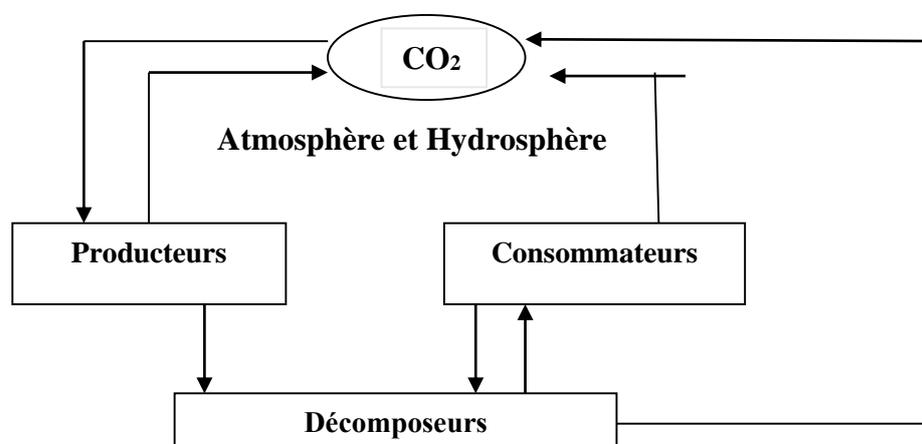


Figure 16 : Voies et mécanismes fondamentaux du cycle de carbone impliquant les êtres vivants (Boulaine J, 1996)

Le principal réservoir du carbone impliqué dans le fonctionnement de la biosphère est constitué par le CO_2 dissous (ions carbonates) dans les mers et les océans (38000 milliards de tonnes de carbone) mais le réservoir atmosphérique (750 milliards de tonnes) est évidemment essentiel à l'existence des organismes terrestres. Ces réservoirs sont régulièrement alimentés par le gaz carbonique produit par la respiration des êtres vivants (combustion biologique) mais et la combustion industrielle.

2.4.3 Le cycle de l'azote

A la différence du carbone l'atmosphère est riche en azote (79%), mais peu d'organismes sont capables de l'utiliser sous cette forme (N_2). Du point de vue biologique le principal réservoir d'azote est constitué par l'azote organique (urée, protéine, acide nucléique) et minéral (ammoniac, nitrite, nitrate). Le cycle de l'azote implique une série de transformations chimiques qui sont l'œuvre d'un petit nombre d'organismes spécialisés (fig17).

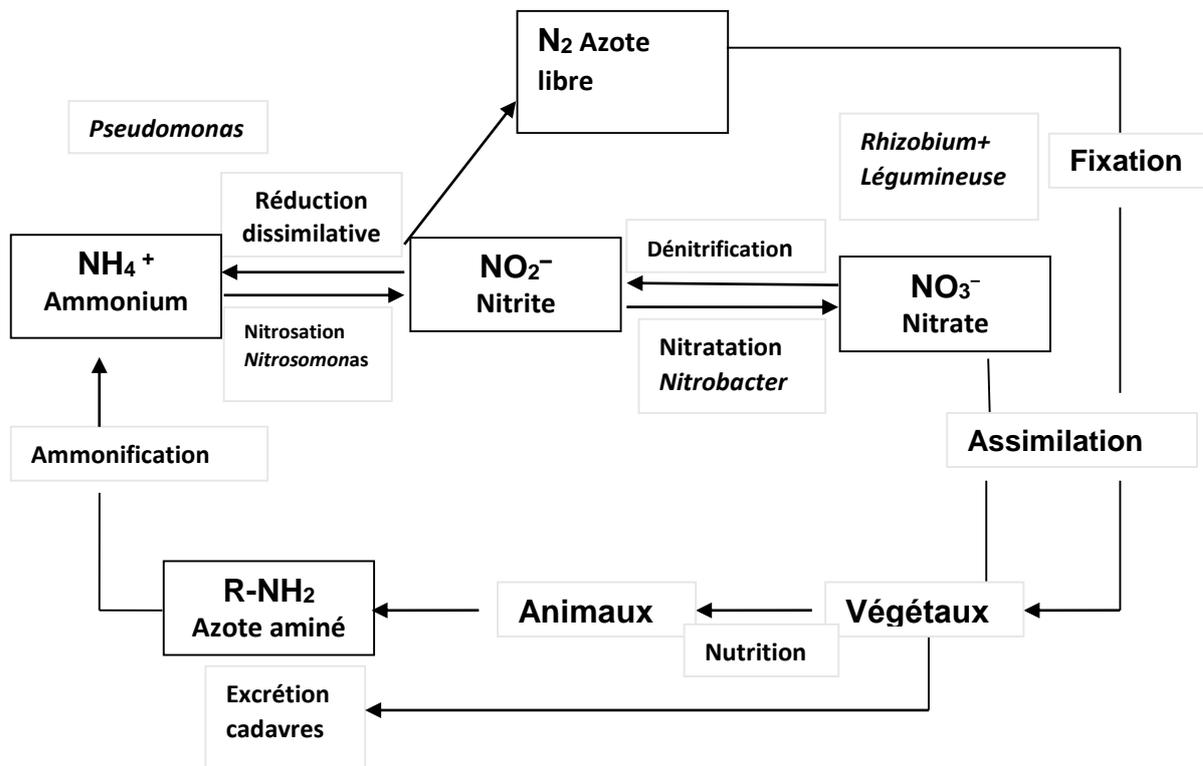


Figure 17 : Voies et mécanismes fondamentaux du cycle de l'azote impliquant les êtres vivants ((Boulaine J, 1996)

Fixation de l'azote : Pour devenir biologiquement utilisable l'azote doit être fixé sous forme de molécules inorganiques telles que l'ammoniac (NH_4) et les nitrates (NO_3^-). Cette fixation peut résulter de processus physico-chimiques. La quantité de nitrates ainsi produite annuellement s'élève à quelque 7,5million de tonnes. Bien que importante est la fixation biologique qui est estimée à 44million de tonnes par an. En fin il ne faut pas oublier la synthèse industrielle d'engrais qui atteignait déjà 30 million de tonnes par an à la fin des années soixante et qui n'a cessé de croître depuis.

La fixation biologique d'azote est le fait des bactéries, d'algues bleues et de certains champignons. La majeure partie fait intervenir des formes symbiotiques, telles que les bactéries du genre *Rhizobium* qui forment des nodules dans les racines de légumineuses. Il existe aussi des formes libres capables d'effectuer cette opération, soit en condition d'aérobiose (*Azotobacter*), soit en condition d'anaérobiose (*Clostridium*).

L'ammonification : Le métabolisme des êtres vivants implique l'élimination de déchets azotés. Les cadavres constituent aussi partiellement une source de matière azotée organique. De nombreux organismes hétérotrophes, bactéries, actinomycètes et champignons, vivent de ces substrats organiques en libérant de l'azote inorganique (NH_4^+). C'est un processus de minéralisation appelée ammonification. L'énergie est utilisée par les bactéries.

La nitrification : La plupart des organismes ne peuvent utiliser l'azote sous forme d'ammonium et celui-ci doit être transformé en nitrate. Cette nitrification se déroule en deux étapes :

- la nitrosation (conversion de l'ammonium en nitrite)
- et la nitrification (conversion de nitrite en nitrate).

Chacune est contrôlée par des micro-organismes spécifiques, tels que les Nitrosomonas dans le premier cas et les Nitrobacter dans le second.

La dénitrification : La nitrification rend l'azote utilisable pour le métabolisme des êtres vivants. Cependant, certains organismes sont capables de couper le cycle en convertissant les nitrates en nitrites puis les nitrites en ammonium.

2.4.4 Le cycle du phosphore

Le phosphore, élément important de la matière vivante, est un constituant de l'ADN, de l'ARN et de l'ATP. Il est plus rare que l'azote dans la biosphère et son réservoir principal est constitué par diverses roches qui cèdent peu à peu leurs phosphates aux écosystèmes.

Dans le milieu terrestre la concentration en phosphore assimilable est souvent faible et joue le rôle de facteur limitant. Une partie importante du phosphate est entraînée en mer où elle peut se retrouver immobilisée dans les sédiments profonds. Lorsqu'il n'existe pas de courants ascendants permettant la remontée des eaux en surface, la pénurie de phosphore est un facteur limitant. Le passage de l'état organique à l'état inorganique est assuré par des bactéries. Le phosphore entre dans les chaînes alimentaires marines par l'intermédiaire du plancton et des poissons. Les oiseaux marins piscivores assurent son retour, au moins partiel, dans le milieu terrestre. Les engrais phosphatés excédentaires et les divers produits contenant des phosphates comme les lessives sont, comme les nitrates, emportés dans les eaux de surface et souterraines où ils contribuent à l'eutrophisation.

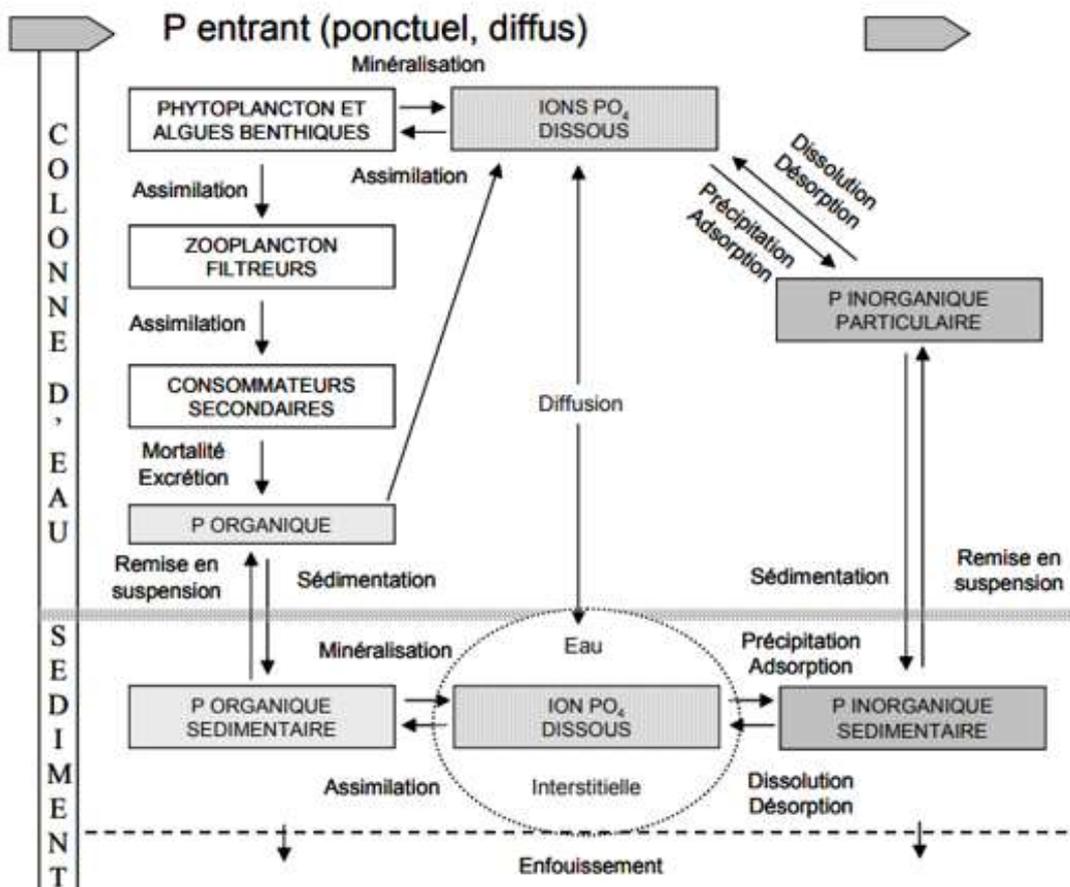


Figure 18 : Cycle du phosphore (La Jeunesse, 2001 cité par Némery J, 2003)

2.4.5 Le cycle du soufre

Le cycle biogéochimique de cet élément n'est surtout bien connu que par le phénomène des pluies acides où il se combine à l'action des oxydes d'azote. Comme les autres éléments le soufre est présent sous les deux formes, minérale et organique.

Comment se forme l'ion sulfate ?

En milieu aérobie : Si la quantité d'O₂ est suffisante, l'ion sulfate se forme dans l'eau et le sol par oxydation du soufre. Au même temps de l'hydrogène sulfuré qui s'échappe aux sédiments anaérobies profonds réintégrant le cycle ; d'autre part, le H₂S formé s'oxyde pour donner du soufre par chimiosynthèse. Si le milieu reste encore ambiant (oxygénation) et le soufre sera en nouveau transformé en SO₄²⁻ pour d'autre organisme.

En milieu anaérobie ; Aux endroits où on rencontre des SO₄²⁻ dans des conditions anaérobies exp : vase noire, boue...etc

Les bactéries réductrices qui transforment sels en H₂S, ce gaz remonte et il est à son tour oxydé.

Le soufre existant dans les sols provient de la décomposition de la roche mère. Le soufre du sol est absorbé par les racines des plantes qui l'incorporent dans les acides aminés sulfurés.

Il est restitué au sol lorsque les plantes meurent. Sous l'action des microorganismes dont certains réduisent le soufre organique en H₂S et dont d'autre oxydent ces produits de décomposition en soufre ou en sulfate. Ces derniers sont repris par les racines des plantes et assurent la continuation du cycle. En dehors du soufre d'origine organique fourni par les plantes, il peut s'introduire dans le cycle des quantités importantes de soufre apportées par l'atmosphère et l'eau de pluie des régions industrielles (combustion, volcans...etc).

Selon le schéma ci-dessous, présentant le cycle du soufre, on peut résumer les réactions de transformation du soufre en :

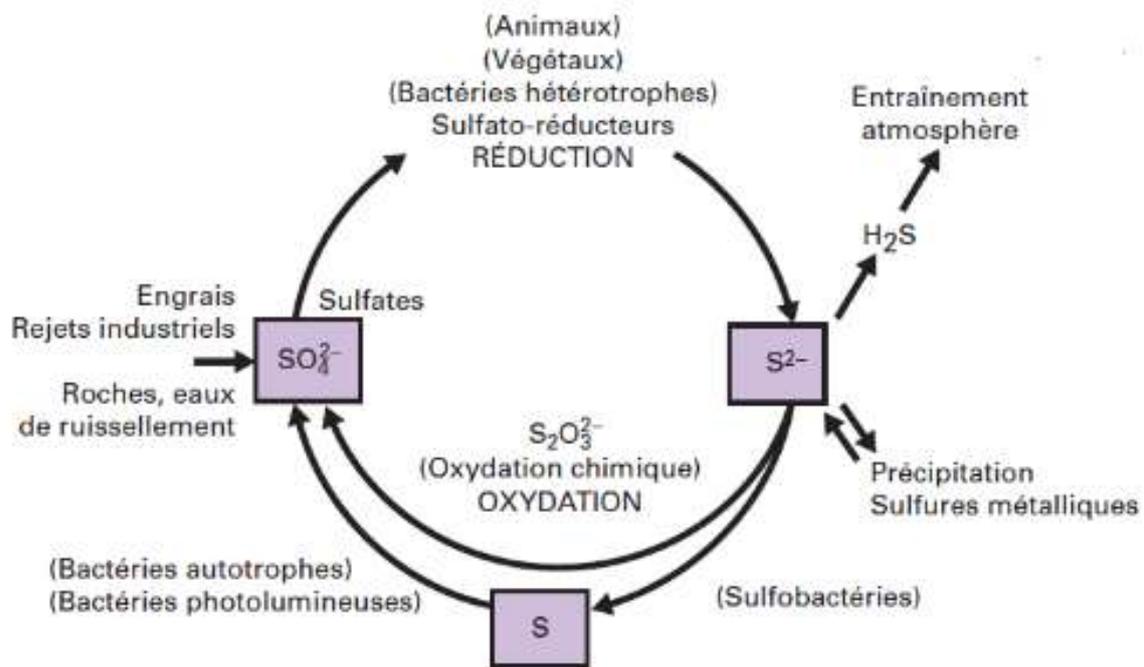
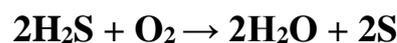


Figure 19 : Cycle du soufre (Memento Dégrement, 1990)

- Réactions simples d'oxydoréduction chez :

- les **Leucothiobactériales** (ou bactéries sulfuraires incolores), comme *Beggiatoa* ou *Thiothrix* :



- certaines **Protobactériacées**, comme *Thiobacillus thiooxydans* qui oxyde ensuite le soufre en acide sulfurique :



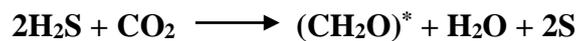
En milieu aérobie, le terme final peut donc être l'apparition de sulfates.

En revanche, en milieu anaérobie, ceux-ci peuvent être réduits par d'autres bactéries (*Desulfovibrio desulfuricans*, certains *Clostridium*...) qui sécrètent des sulfatoréductases capables de catalyser la réaction globale :



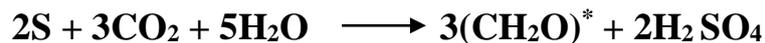
Certaines de ces bactéries interviennent dans les phénomènes de corrosion des canalisations en fonte, acier ou en béton.

- Réactions **photosynthétiques** chez les **Rhodothiobactériales** (ou bactéries sulfuraires pourpres) comme *Chromatium*, *Thiospirillum* ou *Thiopedia*, de même que chez les **Chlorothiobactériales** (ou bactéries sulfuraires vertes) comme *Chlorobium* ou *Chlorobacterium* ; le soufre réduit joue le rôle de donneur d'électrons pour transformer le carbone minéral (CO₂) en matière organique et il y a formation de soufre élémentaire :



* Dans ces réactions (CH₂O) symbolise la matière organique synthétisée.

Le soufre produit est soit stocké dans la cellule bactérienne, soit excrété, suivant les espèces. Ultérieurement, il peut être transformé en acide sulfurique :



La réaction globale peut alors s'écrire



2.4.6. Le cycle du silicium

Le silicium, l'élément le plus abondant de la croûte terrestre après l'oxygène, constitue sous forme de tétraèdres [SiO₄] la charpente de la silice, l'oxyde le plus répandu à la surface de la terre, et des minéraux silicatés (feldspaths, amphiboles, pyroxènes) qui représentent plus de 75 % des roches exposées à la surface de notre planète.

Le cycle global du silicium comporte trois compartiments, continental, océanique et atmosphérique, aux stocks très inégaux : considérant les trois premiers mètres de roche, le stock continental est de l'ordre de 3,8 10¹⁷kg, le stock océanique est de l'ordre de 2,5 10¹⁵kg et le stock atmosphérique est limité aux particules présentes dans les aérosols.

Le silicium est presque toujours présent parmi les produits libérés par l'altération des roches. Il est relativement soluble dans l'eau ($\approx 10^{-2,7} \text{ mol.kg}^{-1}$ à 20°C), sa concentration dans les eaux des sols et des nappes est contrôlée par les cinétiques de dissolution des minéraux des roches et par les dissolutions /précipitations des minéraux secondaires des sols, majoritairement des argiles. Il est transféré des continents vers les océans sous forme dissoute ($\approx 157 \text{ 10}^9 \text{ kg.an}^{-1}$) et dans les particules détritiques ($\approx 4 \text{ 400 10}^9 \text{ kg.an}^{-1}$). Sous forme dissoute, dans des conditions usuelles des eaux naturelles (pH 3-8), le silicium est essentiellement sous forme d'acide silicique H_4SiO_4 . Il se complexe peu avec les matières organiques naturelles, mais peut se combiner avec l'aluminium dans toutes les gammes de pH pour former des monomères et polymères aluminium-silicium.

Bien que le silicium soit fortement recyclé par de nombreuses espèces de plantes, ce n'est que depuis peu de temps que les agronomes s'y intéressent.

Il n'est avéré comme nutriment essentiel que pour certaines espèces, mais son utilisation comme fertilisant est bénéfique pour de nombreuses espèces, monocotylédones aussi bien que dicotylédones. Il augmente la qualité et la productivité des cultures aussi variées que le riz et la canne à sucre ou la laitue.

La teneur moyenne en silicium dans les phytolithes de plantes, d'après Blecker et al. (2006), est de 39.7% en poids sec. Une fois le végétal mort, ces phytolithes, sont ensuite libérés par dégradation des matières organiques dans les litières et peut être ensuite transférés aux sols ou évacués par voies aériennes ou hydrographiques. Ce cycle biogéochimique du silicium en milieu terrestre est représenté sur la figure 6 qui suit :

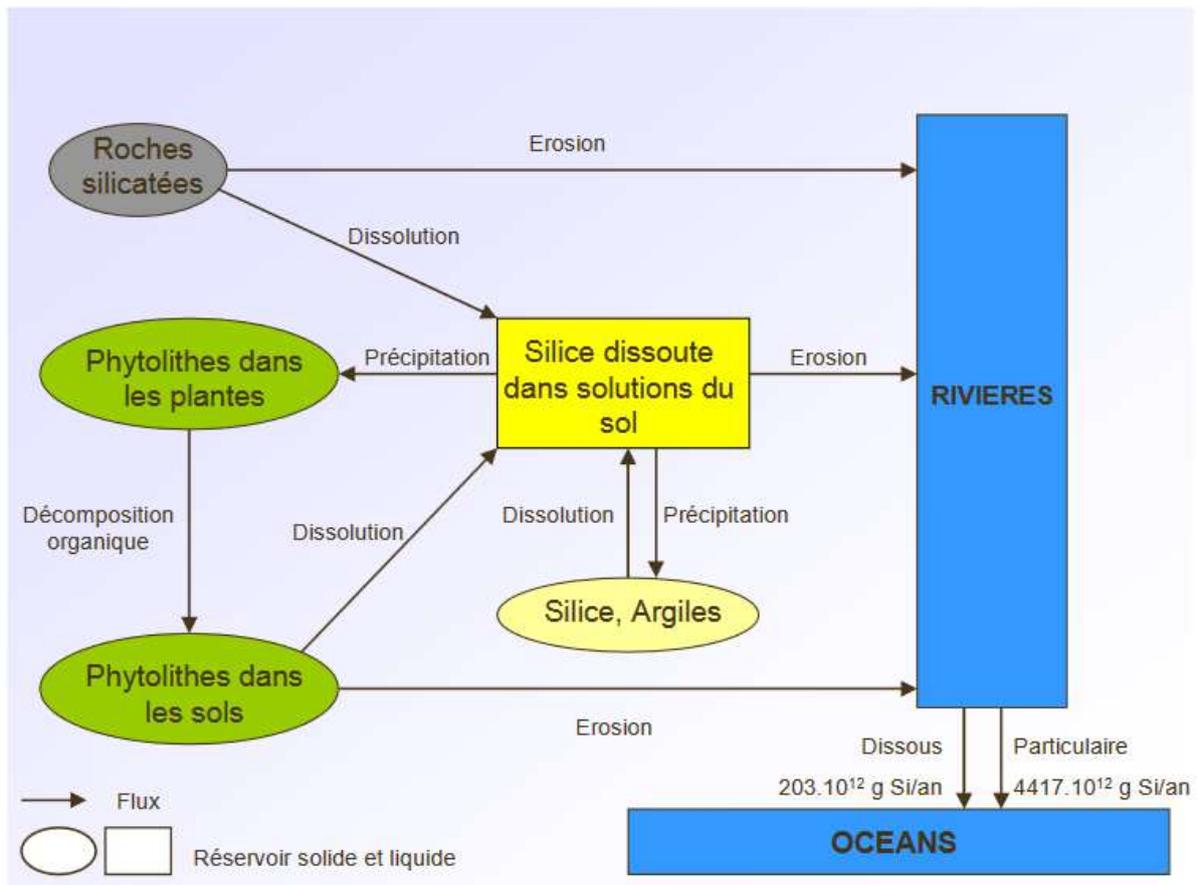


Figure 20 : Cycle biogéochimique du silicium en milieu terrestre (Meunier et *al.*, 2001).

2.5. Perturbation des cycles biogéochimiques

Les activités humaines se traduisent par le rejet dans la biosphère de nombreuses substances dont la présence perturbe les cycles biogéochimiques et est la cause de pollutions très diverses. Les polluants peuvent être des substances toxiques et non biodégradables qui s'accumulent dans les écosystèmes. Il peut aussi s'agir de substances qui sont présentes normalement dans la biosphère mais en faibles quantités. Ces substances ne peuvent plus être contrôlées par les cycles biogéochimiques quand elles deviennent trop abondantes. La pollution des eaux par les matières organiques, l'accumulation dans l'atmosphère de CO_2 et de méthane qui augmentent l'effet de serre sont des exemples de pollutions provoquées par des substances normalement présentes en faibles quantités dans la biosphère.

Les pesticides, les métaux lourds sont des exemples de polluants non ou peu biodégradables normalement absents dans la biosphère.

Ainsi, le dépérissement des forêts tempérées a été attribué à des pollutions atmosphériques d'origine industrielle (SO_4^{2-} , NO_3^- , . . .) conduisant à une acidification des milieux ; d'où le nom de « pluies acides » donné à ce phénomène.

À l'instar de l'azote, le phosphore est également un nutriment indispensable à la croissance des plantes. La modification de son cycle biogéochimique, causée par l'agriculture (fertilisants, effluents d'élevage) et par les eaux usées urbaines (excréments et détergents), affecte la capacité de la biosphère à le séquestrer et entraîne l'eutrophisation des eaux douces.

Les flux de silicium des rivières sont en diminution, principalement en conséquence de l'eutrophisation et de la construction de barrages qui permettent le développement de diatomées d'eau douce consommatrices de silicium. L'exportation par les cultures est elle-même susceptible de participer à la diminution des flux de silicium. Ce dernier étant un nutriment limitant en milieu marin, il peut en résulter une perturbation notable de la production phytoplanctonique marine.

Ces changements environnementaux résultent d'un côté de l'augmentation de la capacité technologique humaine (développement industriel et urbain, fabrication de nouveaux composés, intensification de la production végétale, concentration de l'élevage dans certaines régions, . . .) et d'un autre de la nécessité de leur mise en œuvre du fait de l'accroissement sans précédent de la pression démographique qui impose au monde d'assurer une production de biomasse de plus en plus élevée.

C'est ainsi, entre autres, que l'homme a été amené :

- à remettre en circuit du carbone provenant des combustibles fossiles (qui était jusque-là soustrait) et à libérer de grandes quantités de CO_2 ne provenant pas de la biomasse ; sans oublier le carbone émis dans l'atmosphère à la suite des opérations de déboisement, puis du labourage répétitif des terres à des fins agricoles, et ce depuis le néolithique ;
- à perturber le cycle de l'azote en fabriquant, puis en utilisant des engrais azotés et en accentuant dans les régions tempérées et tropicales de la planète, les problèmes d'acidification des terres ;

- à contribuer à la salinisation des sols dans les régions arides sous l'influence d'une irrigation régulière des cultures ;
- à modifier la redistribution de divers éléments (phosphore, potassium, chlore. . .) ou composés que l'on a introduit dans le circuit agronomique pour compenser les exportations par les récoltes ;
- à provoquer la dissémination de nombreux métaux en relation avec le développement de la métallurgie et de l'agronomie (cuivre, zinc, nickel, étain, plomb, mercure. . .) ou encore des molécules biocides de synthèse utilisées dans les traitements phytosanitaires ;
- à mettre en circulation des radionucléides à longue durée de vie en rapport avec l'utilisation de l'énergie nucléaire ;
- à produire de grandes quantités de déchets (industriels, agricoles et urbains) qu'il s'agit maintenant de résorber.
- Le cycle du carbone est fortement modifié par la fuite annuelle vers l'atmosphère de 6 à 8 Pg (peta gramme = 10^{15} g) par an de C provenant de la combustion des hydrocarbures fossiles et par le déstockage du C contenu dans la biomasse végétale et les sols. Le cycle de l'azote est affecté par l'addition de 200 Tg (tera gramme = 10^{12}) par an d'azote assimilable apporté sous forme d'azote fixé dans les agrosystèmes et les engrais chimiques ; cet apport qui représente le double des apports de l'ère préindustrielle (estimés à 90-130 tera grammes par an) n'est qu'en partie dénitrifié et l'azote assimilable s'accumule dans les écosystèmes terrestres et aquatiques. La dénitrification est en elle-même une source de pollution atmosphérique significative.

Chapitre III : Flux d'énergie et productivité des écosystèmes

3.1 Introduction

Les écosystèmes sont des objets bio-physico-chimiques qui peuvent être caractérisés par une organisation et une dynamique, comme les autres niveaux d'organisation (individu, population, communauté) de l'écologie. La description et la quantification des interactions alimentaires entre les organismes, supports de la circulation de la matière et de l'énergie dans les écosystèmes, sont parmi les moyens les plus souvent utilisés pour représenter les écosystèmes. L'organisation et le fonctionnement des écosystèmes déterminent, pour une part importante, la qualité de notre environnement et la disponibilité d'une partie de nos ressources, notamment biologiques. Ces services écologiques rendus par les écosystèmes qu'il faut aujourd'hui préserver, restaurer et optimiser, contribuent à dynamiser l'écologie des écosystèmes.

3.2 Élément de bio-énergétique

De nombreuses formes d'énergie sont indispensables au fonctionnement des écosystèmes et l'on sait depuis fort longtemps que la photosynthèse n'est pas le seul processus métabolique susceptible d'assurer la formation de matière organique à partir d'éléments minéraux. Toutefois, le flux radiatif solaire constitue incontestablement l'essentiel de la source du flux énergétique dans la plupart des écosystèmes. Donc, la vie est apparue et perpétue ses structures dans un flux d'énergie dont la source première est le soleil.

3.3 Notion de flux d'énergie

L'énergie solaire captée par les chloroplastes des végétaux verts est partiellement stockée sous forme d'énergie chimique. C'est la production primaire nette (PPN). L'énergie ainsi accumulée par les plantes chlorophylliennes (Producteurs primaires) est utilisable par les animaux phytophages(C1). Une fraction de l'énergie assimilée par les C1, retenue sous forme chimique (production secondaire), devient accessible à une nouvelle catégorie d'organisme. Ce flux dépend d'abord du rayonnement solaire incident. Mais aussi de l'efficacité avec laquelle les organismes qui se succèdent dans la chaîne alimentaire exploitent leurs ressources trophiques et les convertissent en biomasse.

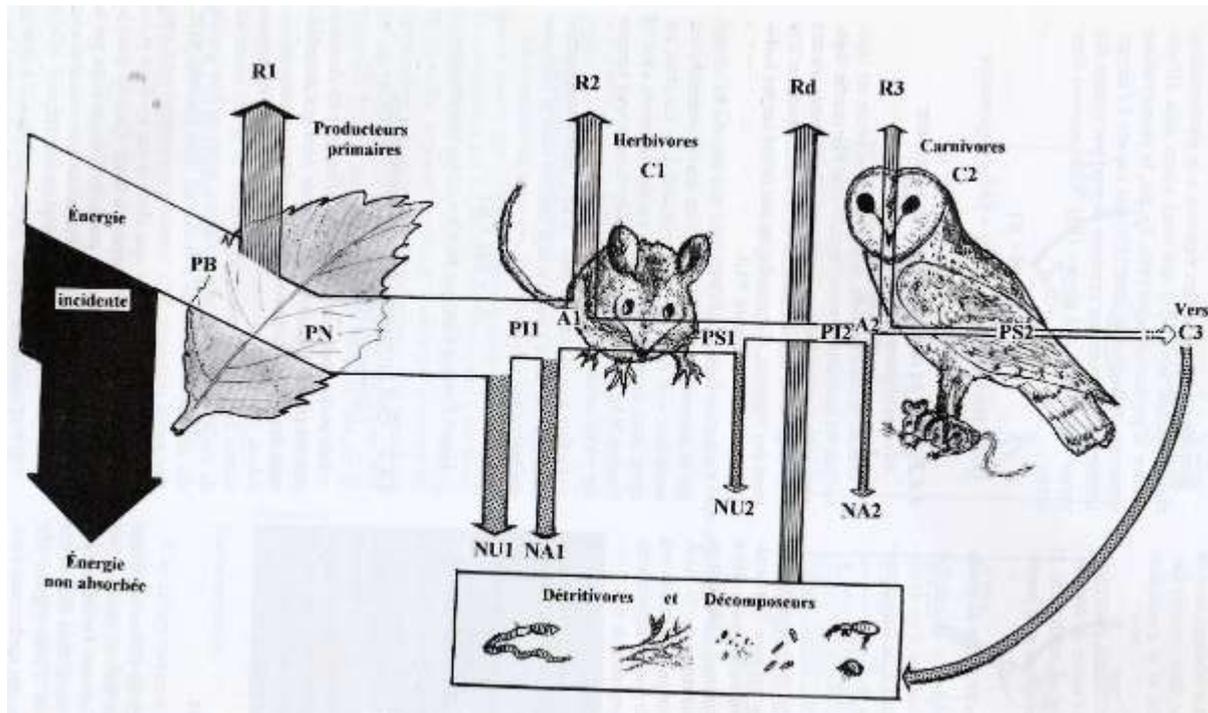


Figure 21 : Flux d'énergie à travers un réseau trophique (Fauri et al., 2012).

3.4 Energie solaire

3.4.1 Spectre des longueurs d'onde du rayonnement solaire

Le flux solaire est le taux d'énergie de toutes longueurs d'ondes qui traverse une unité de surface et par unité de temps. Elle est évaluée à $2\text{cal}/\text{cm}^2/\text{m}$ dans la haute stratosphère. Cette énergie est pour plus de 99% concentrée dans une étroite bande spectrale de longueur d'onde comprise entre $0,2\ \mu$ et $4\ \mu\text{m}$, dont près de la moitié se situe dans le spectre visible ($0,38$ à $0,75\ \mu$) et le reste est surtout compris soit dans l'ultraviolet proche, soit dans l'infrarouge.

3.4.2 Energie incidente

Mesurée au sommet de l'atmosphère, la quantité d'énergie incidente est, en moyenne, de $350\ \text{w}/\text{m}^2$, soit $7,2 \times 10^6$ calorie/ m^2/jour .

Le rayonnement électromagnétique est composé d'ondes se propageant à la vitesse de la lumière ($c=3 \times 10^8\ \text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ dans le vide). On peut les distinguer par leur longueur d'onde λ ou leur fréquence ν , reliées par $c = \lambda\nu$. On rencontre également le nombre d'onde $\nu = 1/\lambda$.

Le rayonnement visible occupe une bande étroite du spectre, aux longueurs d'ondes comprises entre $0,4$ et $0,76\ \mu\text{m}$ (figure 1).

Les longueurs d'ondes plus courtes (fréquences plus élevées) forment le rayonnement ultraviolet, puis X et γ . Les longueurs d'onde plus longues que le visible forment le rayonnement infrarouge puis micro-onde.

A chaque étape du flux, de l'organisme mangé à l'organisme mangeur et à l'intérieur de chacun d'eux, de l'énergie est perdue, on peut donc caractériser les divers types d'organismes, du point de vue bioénergétique, par leurs aptitude à réaliser les divers transferts d'énergie de niveau trophique en un niveau trophique.

3.5 Notions de bilan et de rendements énergétiques

L'énergie qui traverse un organisme, une population ou un écosystème peut être convertie d'une forme à une autre (énergie lumineuse en énergie chimique, d'énergie chimique en travail, etc.), mais elle n'est jamais ni créée ni détruite. Il est donc possible d'établir le bilan énergétique des systèmes écologiques en quantifiant l'énergie qui y entre, celle qui en sort et celle qu'ils contiennent.

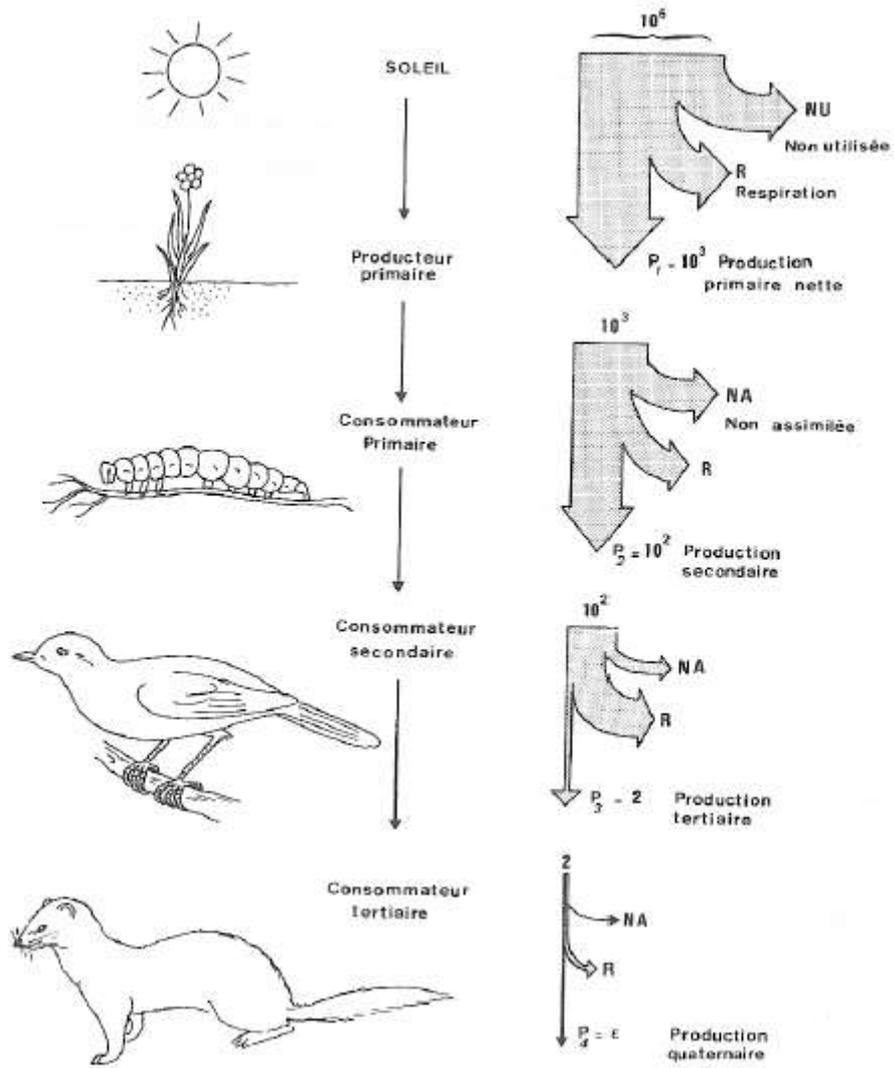


Figure22. Exemple schématique d'une chaîne alimentaire montrant le flux d'énergie de niveau trophique en niveau trophique

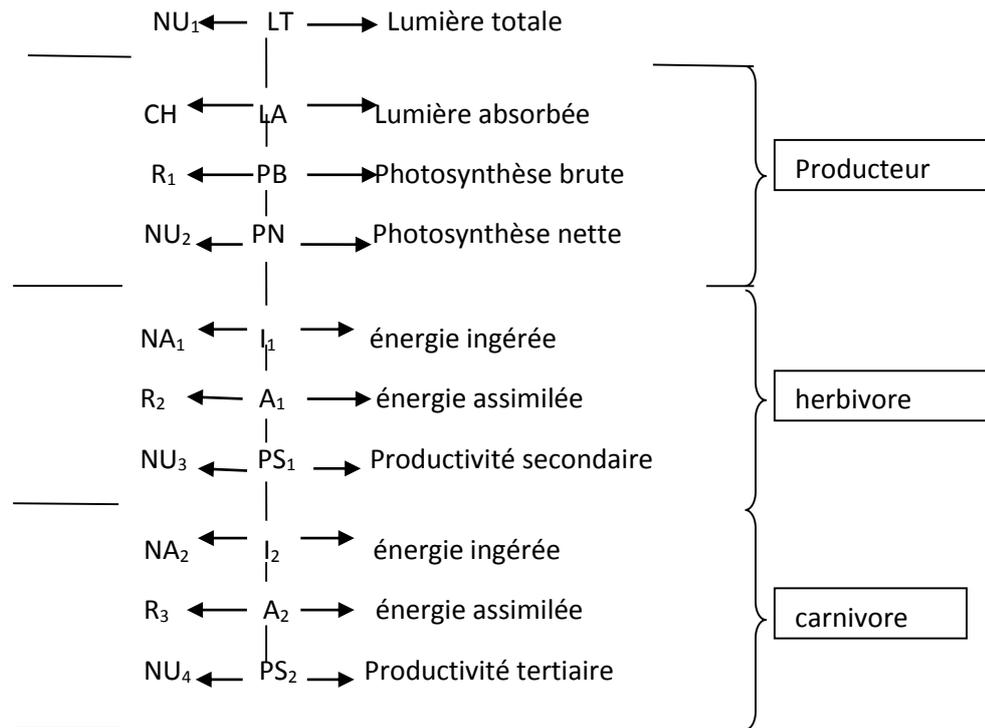


Figure 23 .Transferts d'énergie dans le cas de trois niveaux trophiques : un producteur (végétal autotrophe), un consommateur herbivore et un carnivore (**Boulaine J, 1996**).

A chaque étape du flux, de l'organisme mangé à l'organisme mangeur et à l'intérieur de chacun d'eux, de l'énergie est perdue, on peut donc caractériser les divers types d'organismes, du point de vue bioénergétique, par leurs aptitude à réaliser les divers transferts d'énergie de niveau trophique en un niveau trophique.

Ceci permet de définir un certain nombre de rendements (fig24) :

- **Le rendement écologique (R_{ec})**, correspond au rapport entre productivité au niveau $n+1$ et la productivité au niveau n , ce rendement est égal à $(PS_1 / PN) \times 100$;
- **Le rendement d'exploitation (R_{ex})**, est le rapport de l'énergie ingérée à l'énergie disponible (production nette de la proie), ce rendement est égal à $(I_1 / PN) \times 100$;
- **Le rendement d'assimilation (R_a)**, rapport de l'énergie assimilée (A) à l'énergie ingérée (I), ce rendement est égal à $(A_1 / I_1) \times 100$;
- **Le rendement de production nette (R_p)**, correspond au rapport de la production (P) à l'assimilation (A), ce rendement est égal à $(PS_1 / A_1) \times 100$.

Donc, nous remarquons que $Rec = Rex \times Ra \times Rp$.

On calcule parfois le rendement de croissance qui est le rapport entre la productivité et l'énergie soit $(PS/I) \times 100$.

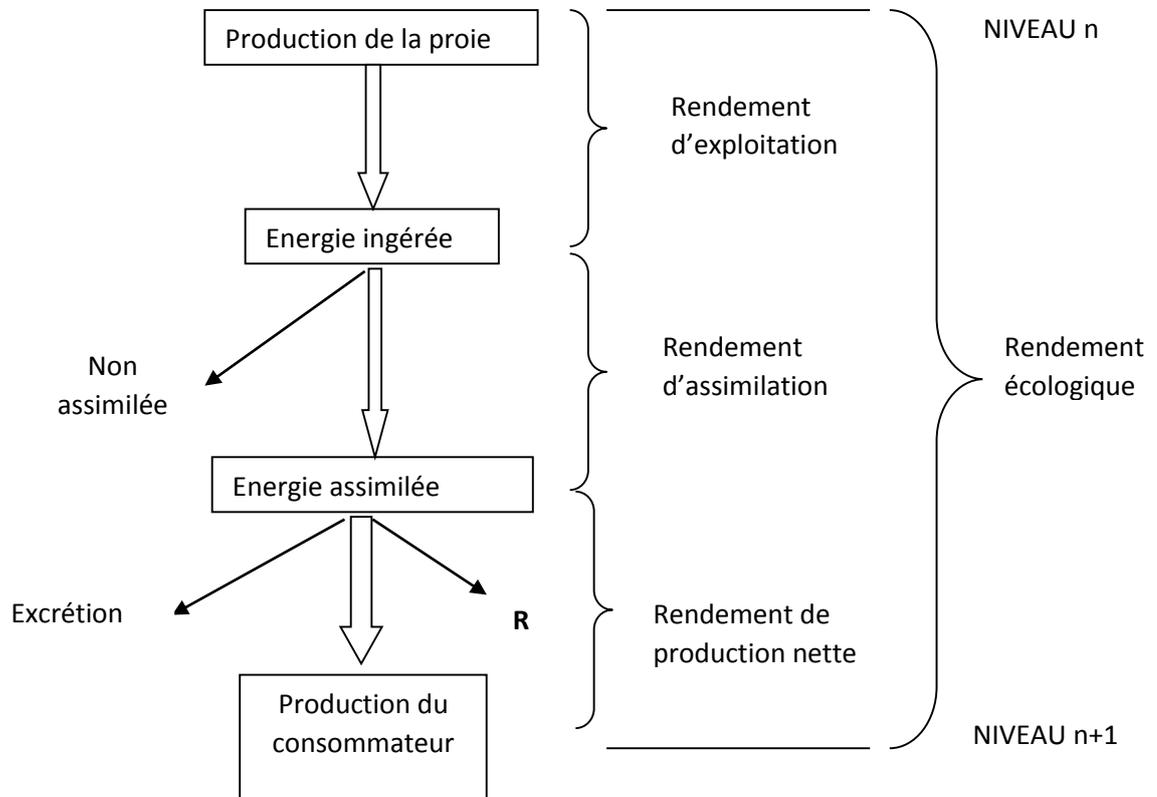


Figure 24 : Définition des principaux types de rendements ou d'efficacité énergétique utilisés en écologie (Boulaine J, 1996).

En effet les systèmes obéissent au principe de la conservation de l'énergie (thermodynamique) comme à dit l'Avoisier : "Rien ne se perd rien ne se crée tout se transforme" : Donc l'énergie qui traverse un organisme, une population, une biocénose est convertie d'une forme à une autre : de l'énergie lumineuse en énergie chimique après en travail... Il est donc possible de quantifier l'énergie qui y entre, celle qui en sort, et celle qui contiennent.

3.5.1 La biomasse

Est le poids ou le nombre d'individu au moment de l'observation, donc la biomasse est l'ensemble de la matière organique vivante ou matière organique morte comprise dans l'écosystème, on parlant donc de la matière organique totale de l'écosystème dans une unité de surface et de temps.

MOT = B (matière organique vivante) + (N+L+H) matière organique morte.

B : biomasse, N : nécromasse (matière organique morte mais encore attachée à l'organisme),
L : litière (matière organique morte non décomposé), **H : humus** (matière organique morte décomposée).

La biomasse est exprimée en poids sec peut être transformé en kcal par l'utilisation de coefficient déterminée (tableau1, coefficient de conversion).

Tableau 2 : Coefficients de conversion

Éléments en g	Energie kcal	Éléments en g	Energie kcal
1g glucide	4	1g bois de tronc	4,5
1g protide	4	1 g feuilles sèche de poicées	4,2
1g lipide	9	1g d'algue	4,5
1g d'insecte	5,4	1g vertébrés	5,6
1g d'invertébré	5,4		

3.5.2 La phytomasse

Est une mesure plus pratique et plus facile que le zoomasse. Ainsi la mesure de la phytomasse aérienne se fait par une simple récolte de la végétation sur une surface déterminée (m²) le poids frais et sec. Concernant le poids sec par dessiccation à 85C° ou 105C°, le poids sec est ramené à l'unité de surface.

Pour la végétation basse (strate herbacées), la technique est facile « fauchage » exp : prairie. Alors que pour la strate arbustive ou forestière, on utilise une méthode de dimension dont le paramètre de base est le D.B.H (diameter at breast height, diamètre à la hauteur de poitrine), diamètre à la hauteur de 1,30 m de hauteur. En effet toute les valeurs importante de biomasse (tronc, branche, feuille) sont pour chaque arbre d'une forêt proportionnelle pour DBH. La biomasse d'une une forêt peut être lue sur des abaqués qui donnent la masse des arbres. Il a été constaté que pour une région déterminée non seulement la courbe d'une espèce déterminée est valable pour les différents écosystèmes où on la trouve mais aussi il existe un abaque valable à la fois à toutes les essences ligneuses.

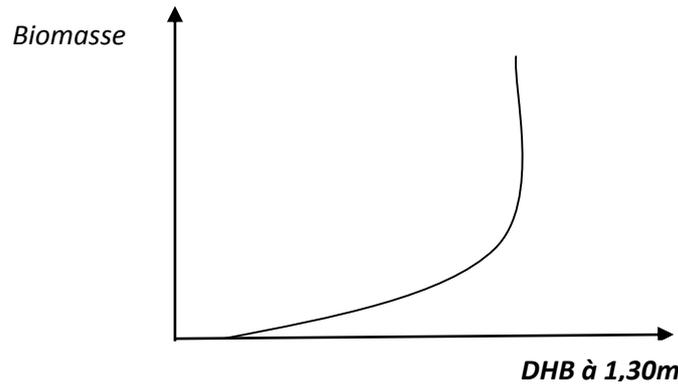


Figure 25 : Abaqués permettant évolution de diamètre en fonction de la biomasse (Boulaine J, 1996).

3.6 La productivité

La productivité est la vitesse de production de la biomasse. Ainsi la productivité primaire est la vitesse avec laquelle l'énergie est emmagasinée par l'activité photosynthétique des producteurs (autotrophes) sous forme de matière organique. Cette productivité primaire est limitée par l'importance du rayonnement solaire reçu et par les pertes respiratoires qui peuvent être plus au moins importantes (fig26).

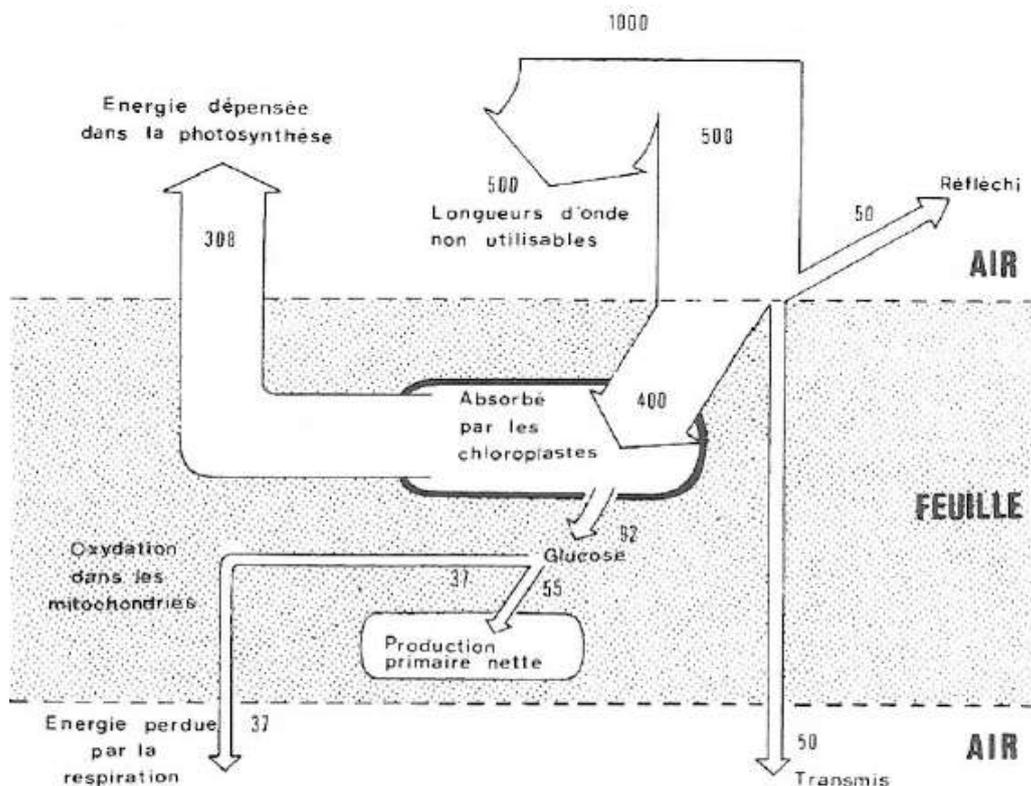


Figure 26 : Bilan énergétique d'un végétal chlorophyllien cultivé isolément (Dalbavie T, 1987)

Les mesures de la productivité primaire nette (PN_1) se fait en pesant les récoltes. La productivité brute ou photosynthétique brute se mesure par des méthodes physiologiques.

$$PN_I = PB - R_I \text{ (Productivité primaire nette)}$$

La productivité secondaire (PS) est la biomasse produite par les consommateurs par unité de surface et de temps. L'étude de la productivité secondaire est délicate car elle nécessite la mesure de nombreux paramètres dont les principaux sont le flux d'énergie (A) qui traverse une population ou un niveau trophique ; la valeur énergétique (I) de la nourriture ingérée ; la quantité d'excréta (non assimilée) NA ; la productivité (PN) ; la respiration (R). Ces diverses valeurs ne sont pas indépendantes. Le flux (A) peut être obtenu en calculant soit : $A = I - NA$, soit $A = PN + R$

Les valeurs de A obtenues par ces deux méthodes peuvent parfois différer largement. Dans le cas d'une population de chenilles de *Diurnea fagella* qui se nourrissent des feuilles du chêne, l'estimation de A est de $14,9 \cdot 10^3$ kcal/ha /an si on utilise la relation $A = PN + R$ et de $25,7 \cdot 10^3$ kcal si on utilise la relation $A = I - NA$.

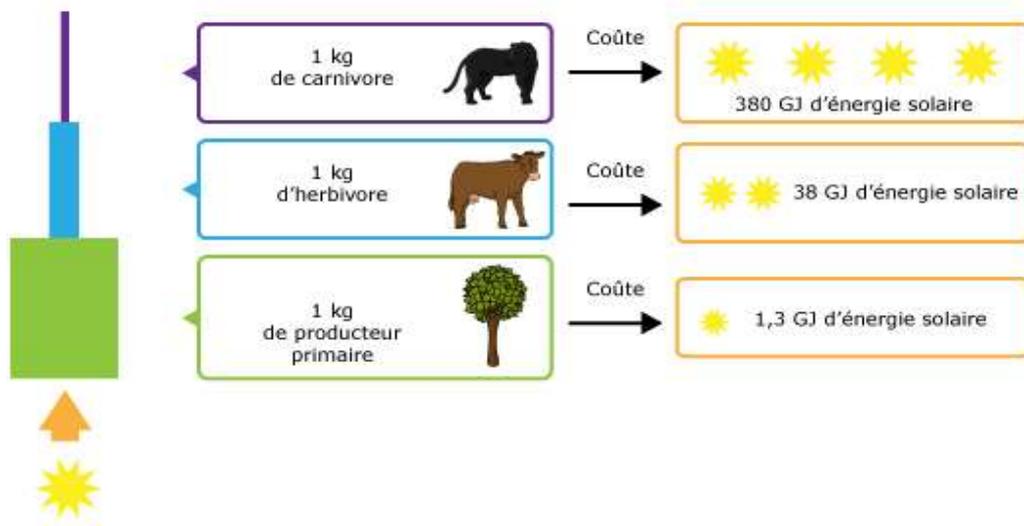


Figure 27 : Estimation de la quantité d'énergie de production de la matière organique dans une chaîne trophique

(<https://www.maxicours.com/se/cours/le-fonctionnement-d-un-ecosysteme-naturel>)

Selon la figure ; le coût en énergie de la production de matière organique par un être vivant dépend donc de sa place dans la pyramide de productivité.

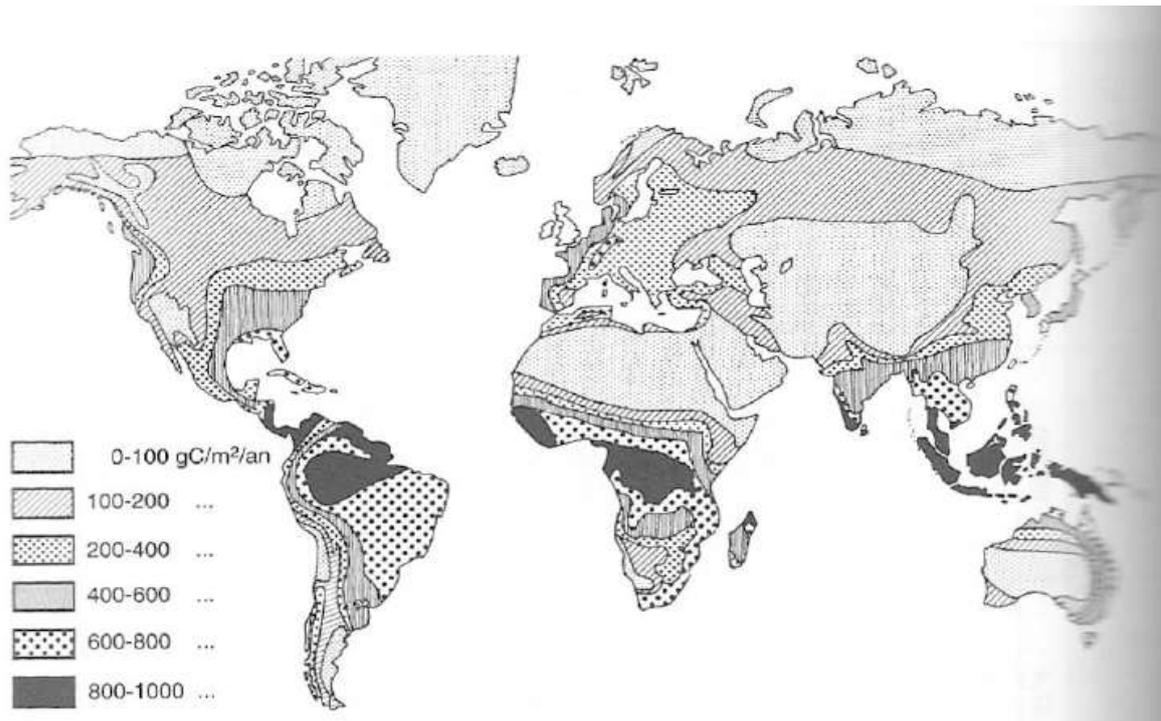


Figure 28 : Production des écosystèmes continentaux (Georges, 2007)

Tableau 4 : Des exemples de production primaire selon les écosystèmes, comparée à deux agrosystèmes :

		Productivité
Quelques résultats obtenus pour des écosystèmes naturels	Tourbière à sphaignes	2 à 10 t matière sèche/ha/an
	Forêt de Pin sylvestres	6,5 t matière sèche/ha/an
	Forêt de hêtres	8 à 13 t matière sèche/ha/an
	Forêt d'épicéas	8 à 32 t matière sèche/ha/an
	Marais à roseaux	Jusqu'à 52t matière sèche/ha/an
A titre de comparaison	Prairie artificielle à fétuque	15 t matière sèche/ha/an
	Prairie artificielle à trèfle coupée trois fois par an	2 à 10 t matière sèche/ha/an
		22,4 t matière sèche/ha/an

3.7 Le bilan énergétique

Déterminer les régimes alimentaires et la qualité nutritionnelle des apports énergétiques des individus renseigne le chercheur sur l'écologie de ces espèces et sur les besoins en nutriments des individus en fonction des saisons, de leur état reproducteur, de leur âge et de leur statut social.

Plusieurs méthodes, associant des observations de terrain, des mesures de disponibilités alimentaires et des analyses nutritionnelles, permettent d'appréhender l'écologie nutritionnelle des populations étudiées (Laurent Tarnaud et al., 2010).

3.7.1 À l'échelle des écosystèmes

Les êtres vivants échangent de la matière et de l'énergie avec leur environnement (milieu, autres organismes). Les organismes pluricellulaires hétérotrophes reçoivent des molécules organiques d'autres êtres vivants en les consommant ou en établissant des relations de type symbiotique (Figure 19).

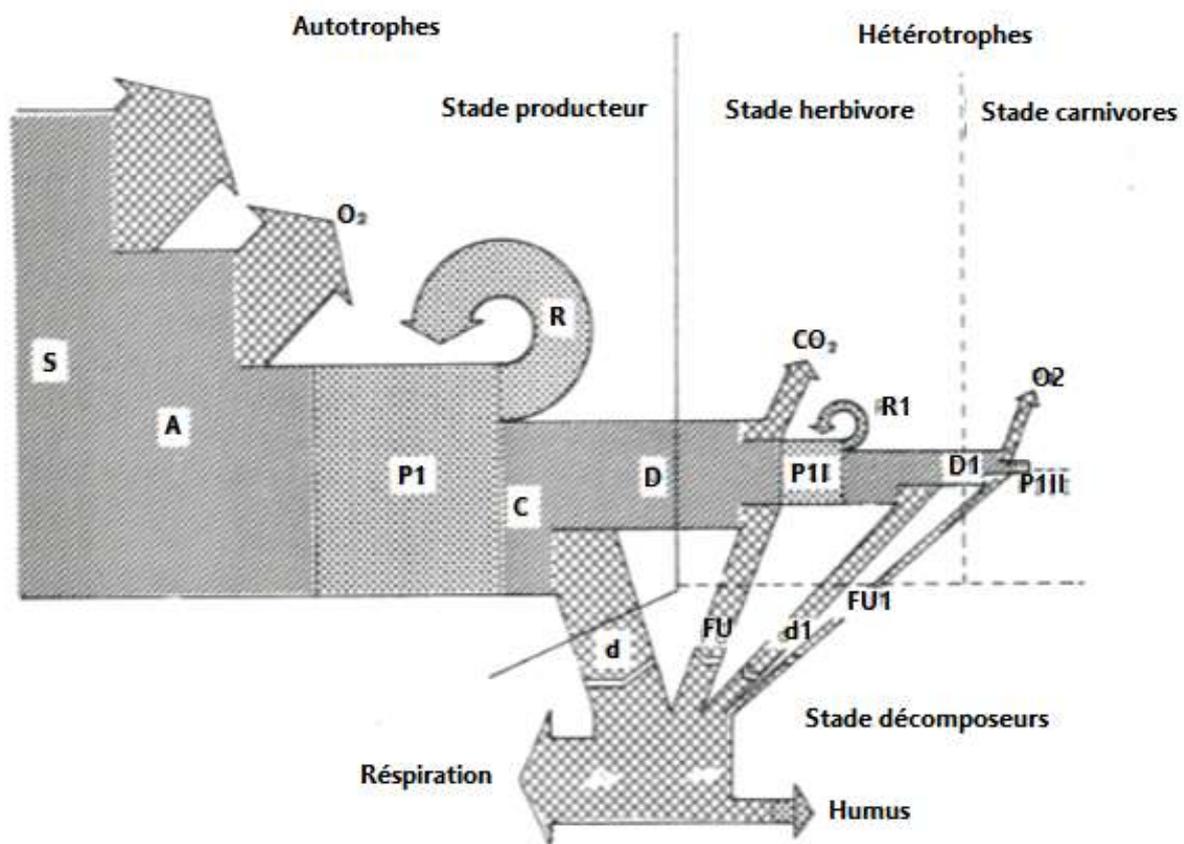


Figure 30 : Transfert du flux d'énergie entre quatre niveaux trophiques (Georges, 2007)

- | | |
|---|------------------------------------|
| S : Énergie disponible du soleil | Fu : Urine |
| A : Énergie lumineuse absorbée par les tissus chlorophylliens | P1I : Productivité secondaire |
| P1 : Productivité primaire | R1 : Constitution de nouveau tissu |
| R : Tissus persistants en fin de production | DI : Ingérée par carnivores |
| C : Support à hétérotrophe | P1II : Productivité tertiaire |
| d : Déchets- gaspillage | |
| D : Énergie ingérée par les herbivores | |

La figure 30 : schématise le passage du flux d'énergie à travers les 4 niveau d'un écosystème idéalisé dont la biocénose serait réduite à une chaîne trophique simple composée d'une communauté végétale productrice et une population d'un consommateurs de premier ordre (herbivore=lapin) d'un consommateur de second classe (carnivore=renard) et d'un décomposeur(bactérie).

On suppose que chaque consommateur se nourrit entièrement du seul aliment qui lui est donné par cette chaîne simplifiée. En effet celui-ci ira en décroissant rapidement car dans la nature l'efficacité de production (rendement écologique) d'un niveau trophique successif soit $E = P_N/P_{N-1} \times 100$ est mauvaise souvent plus proche de 1% que de 10% que l'on considère souvent une valeur moyenne.

3.7.2 À l'échelle d'un organisme pluricellulaire photosynthétique

Les flux de matière et d'énergie existent entre les organes, les tissus, les cellules. Par exemple, il y a des transferts de molécules organiques (énergétiques) ou minérales par l'intermédiaire de structures spécialisées comme les vaisseaux conducteurs de sève.

Tout animal, ou végétal, doit ingérer une certaine quantité de nourriture pour vivre. Établir le bilan énergétique d'un individu relève de l'autoécologie (ou écophysiologie) et passe par le calcul de deux paramètres essentiels : le rendement écologique de croissance et le rendement d'assimilation de l'individu en question.

3.7.2.1 Le rendement écologique de croissance

On évalue la fraction d'énergie utilisée pendant la croissance du sujet étudié pour assurer ses fonctions biologiques (fabriquer de nouveaux tissus, se reproduire et émettre des sécrétions). Ce rendement dépend de l'âge de l'individu et peut même s'annuler à un certain âge chez les mammifères et les oiseaux. Chez les poissons il ne s'annule pas, bien que diminuant significativement. Comme il a été fait remarquer plus haut, le rendement de croissance est meilleur chez les animaux à sang froid que celui des animaux à sang chaud. On comprend très bien qu'une part de l'énergie consommée par un mammifère sert à maintenir une température corporelle stable (homéostasie thermique).

3.7.2.2 Le rendement d'assimilation

Tient compte du rapport entre l'énergie réellement utilisée (assimilée) pour assurer les fonctions biologiques de l'individu et de l'énergie totale consommée lors d'un repas, dont il y aura des pertes. De fait, certains consommateurs sont économes quand d'autres sont gaspilleurs – mais tous tiennent un rôle au sein de l'écosystème... Ce rendement est donc variable :

- 80% chez les carnivores,
- de 15 à 75% chez les herbivores,
- 5 à 10% chez les détritivores (pseudo-scorpions, mille-pattes...) et les géophages (lombrics....).

D'autre part, les petits mammifères sont relativement plus dépensiers en énergie que les gros. Ainsi, une musaraigne dépense 70 fois plus qu'un éléphant (3474 J/g/jour contre 50 J/g/j).

Chapitre IV : Classification des écosystèmes : La biosphère et les écosystèmes

4.1 Introduction

Les écosystèmes, qui sont des ensembles formés par un groupe d'êtres vivants et leur milieu de vie, peuvent être classés de différentes façons. Il existe deux sortes de classements des écosystèmes : selon le biotope (milieu de vie) ou selon la biocénose (les êtres vivants).

Le mode de classement le plus largement utilisé est celui qui est réalisé à partir du biotope, autrement dit le milieu. Par exemple, le milieu marin donne les écosystèmes océaniques. Un biotope (ou milieu) se décompose en autant d'écosystèmes qu'il y a de groupes d'êtres vivants y vivant en communauté. L'exception à ce mode de classement est l'écosystème des humains qui fait référence à la biocénose et non au milieu.

Tableau 3 : Classification des écosystèmes selon le biotope

Milieus se trouvant sur les continents	Ecosystèmes terrestres ou continentaux
Forêts tempérées, forêts humides, forêts tropicales	Ecosystèmes forestiers
Prairies, steppes et savanes	Agroécosystèmes
Rivières et fleuves	Ecosystèmes lotiques
Lacs et étangs	Ecosystème lentiques
Océans et mers	Ecosystèmes océaniques

4.1.1 Les écosystèmes aquatiques

4.1.1.1 Ecosystème d'eau douce (Ecosystème limnique)

A. Les conditions du milieu liquide

Les propriétés physicochimiques des écosystèmes aquatiques sont fort différentes de celles du milieu terrestre ; La densité de l'eau est 775 fois plus grande que celle de l'air. Pratiquement tous les bioéléments connus existent dans les eaux mais N et P, en concentration très faible, sont limitant (Sédimentation de N et P à la profondeur).

Le pH est important, il est stable dans les océans (± 8), et varie de 3 à 10 dans les eaux douces.

La consommation de l'O₂ par la matière organique en décomposition des végétaux morts peut mener à l'asphyxie de la faune dans les écosystèmes fermés (lacs) (Eutrophisation).

B. La distribution des organismes

- **La vie pélagique** (nageante ou flottante) comporte les communautés suivantes :

Necton : animaux nageant (Poissons, céphalopodes, Décapodes, Mammifères);

Neuston : Organismes nageant dans le microclimat de l'interface eau-air ;

Seston : Ensemble des particules et organismes flottants dans l'eau ; se subdivise en :

- **Plancton** : organismes microscopiques : nanoplancton, phytoplancton, bactérioplancton, zooplancton ;
- **Tripton** : débris d'origine organique ;

Pleuston : organismes de surface poussés par le vent.

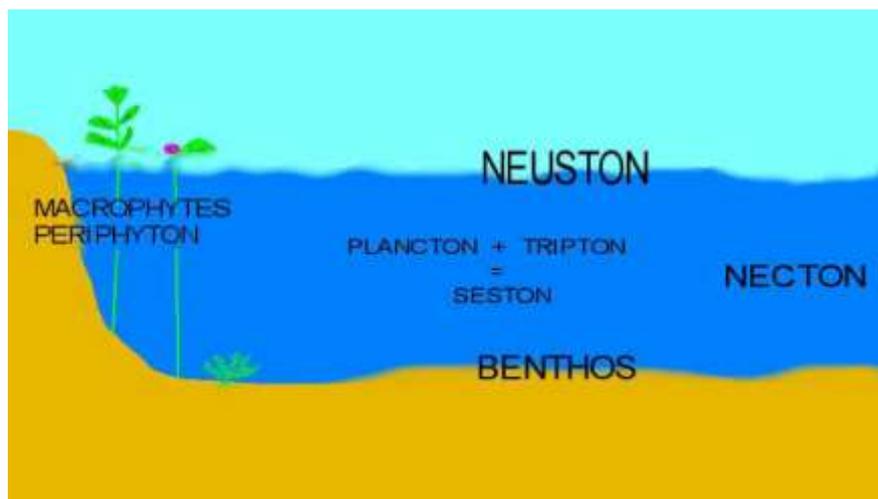


Figure 31 : Composition de la biocénose d'un lac d'après Stéphan Jacquet MF1, CAH 2B / jacquet.stephan.free.fr/Faune_Flore_lacs_alpins.pdf

- **La vie benthique** est liée au fond de l'eau : formes fixées, mobiles ou nageantes ; phytobenthos, bactériobenthos, zoobenthos, poissons benthivores. D'une manière plus spécifique, on peut classer les organismes du benthos en fonction de leur inféodation :
 - **Rhizomenon** : plantes aquatiques fixées par racines ;
 - **Biotecton** : communautés recouvrant le substrat solide tel que pierres, débris ;
 - **Épiphyton** : communautés fixées sur plantes aquatiques ;

- **Psammon** : regroupe les espèces animales et végétales suffisamment petites pour vivre dans l'eau des espaces interstitiels des sédiments ou des sables du lit des rivières, du fond des étangs ou des lacs, des plages et des fonds littoraux.

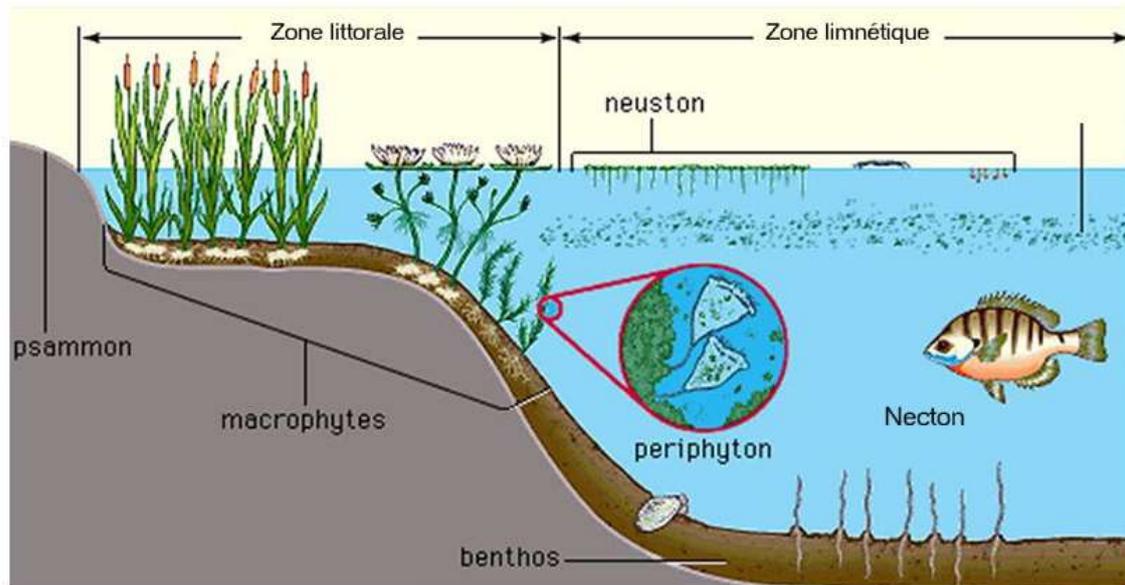


Figure 32 : Zonation spatiale d'un lac profond (Guyard, 1997).

4.1.1.2. Ecosystèmes aquatiques continentaux

Ce sont des écosystèmes de terre : écosystème limnique, désignant l'ensemble des eaux continentales courantes, lacustres ou stagnante, ils sont subdivisés en :

4.1.1.2.1. Ecosystème lentique

Concerne les eaux continentales à renouvellement d'eau lent (lacs, étangs, marées), ils sont caractérisés par une richesse en plancton et une pauvreté en oxygène, vulnérable à la pollution par la matière organique (eutrophisation).

A. Structure selon les propriétés physicochimiques : sont subdivisés en quatre régions distinctes ; il y a :

- **Zone littorale**, se trouve du part et d'autre de la pièce d'eau ;
- **Zone limnique**, correspond à la couche superficielle où la photosynthèse est supérieure à la respiration des autotrophes (colonisation par phytoplancton : Diatomées, Cyanobactéries, et zooplancton) ;
- **Zone profonde**, correspond à la zone où la photosynthèse est absente, zone sombre et obscure ;
- **Zone benthique**, correspond au fond de la pièce d'eau.

B. Les organismes limniques (structure trophique)

i. Les producteurs

- **En zone littorale**, sont représentés en végétaux supérieurs (macrophytes émergentes, fragmites, etc... ;
- **En zone limnique**, la production primaire est assurée par le phytoplancton exp : diatomées et par les algues filamenteuses.

ii. Les consommateurs : les consommateurs de la biocénose benthique appartiennent à trois groupes distincts :

- **Zooplancton**, est constituée par des microcrustacées et autres ;
- **Necton**, représenté par les insectes, les amphibiens et les poissons ;
- **Neuston**, représenté par certains insectes exp : coléoptères

iii. Les décomposeurs : appelés benthos qui désigne une biocénose particulière constituée en détritiques ou en décomposeurs, elle est constituée les nombreux saprophages, microphages, etc...

Les groupes dominants sont les nématodes et les protozoaires.

C. Classification des lacs : On à 3 grandes catégories selon la richesse en matière organique.

- **Lacs oligotrophes**, Ce sont des lacs ayant des eaux très pures une grande transparence, leur productivité et leur biomasse est très faible ;
- **Lacs mésotrophes**, moyennement pure, productivité moyenne ;
- **Lacs eutrophes**, lac riche en éléments nutritifs, sont trop productif et ont une bonne biomasse.

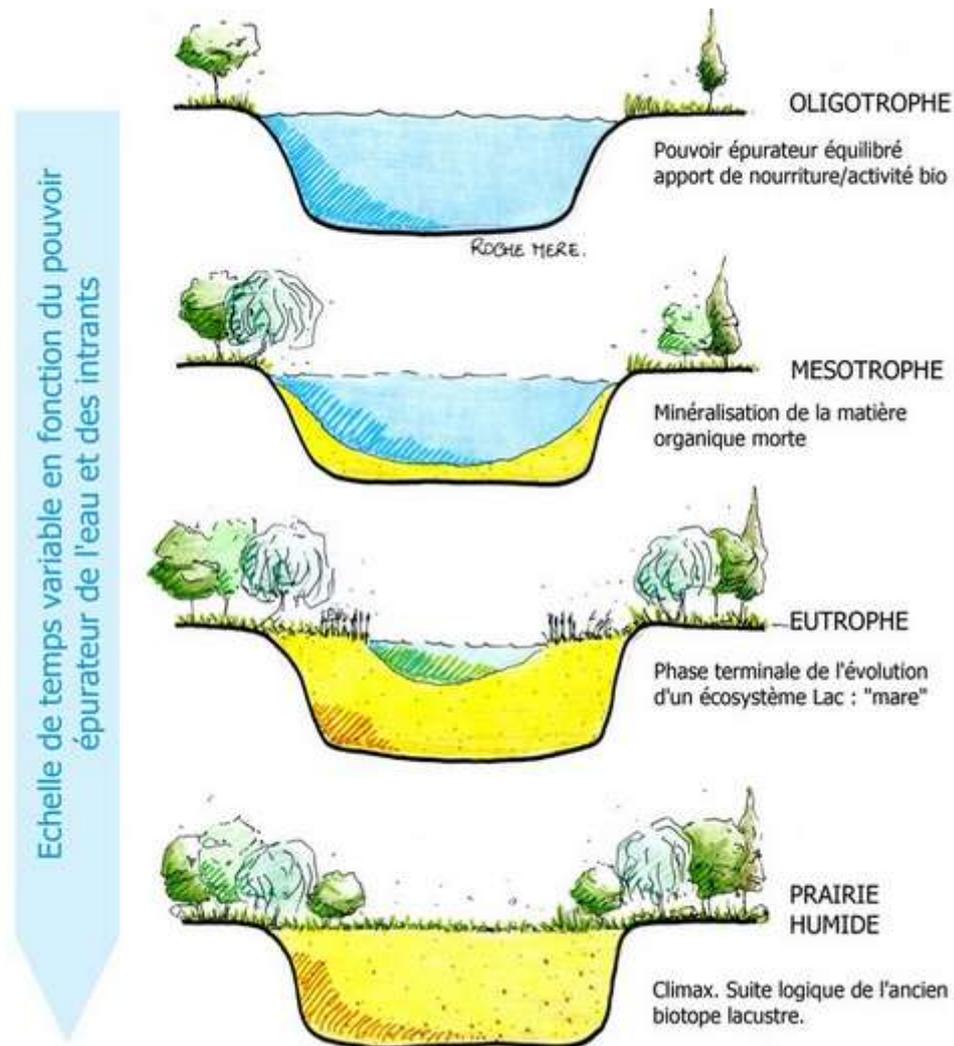


Figure 33 : Evolution naturelle d'un écosystème lenticque

[http://obio-paysage.fr/pages/un cosyst me lentique](http://obio-paysage.fr/pages/un_cosyst_me_lentique)

4.1.1.2.2. Ecosystèmes lotiques

Ce sont des écosystèmes aquatiques continentaux où le renouvellement de l'eau est rapide, ils ont une bonne oxygénation pauvre en matières organiques exp : oued, rivière, fleuve.

La structure des écosystèmes lotiques comportent 4 régions distinctes et d'altitude décroissante (de l'amont vers l'aval) :

- 1) **Crénon**, Correspond à la région la plus élevée où se trouvent les sources et leur émissaire il s'agit de biotope à caractère (torrentiel) (eau très rapide), souvent située dans les zones montagneuse.

- 2) **Rhitron**, constitue la partie supérieure des coins d'eau à forte pente et rapide, eau bien oxygénée.
- 3) **Potamon**, zone inférieure, à faible pente et courant lent.
- 4) **Estuaire**, est la dernière région des écosystèmes lotiques c'est une zone de mélange des eaux fluviales et marine, elle présente une augmentation graduelle de la salinité vers l'aval et une turbidité importante des eaux chargés des sédiments possédant une grande productivité biologique par la suite de l'apport en éléments nutritifs parvenant du lessivage et de l'érosion des parties supérieurs du bassin versant.



Les écosystèmes lotiques : ce qu'ils sont e...
oceanium.org



Écosystème lentique — Wikipédia
fr.wikipedia.org



Les écosystèmes lotiques : ce qu'ils sont ...
oceanium.org



Principes lentiques pour mare | Milieux natur...
humanite-biodiversite.fr

Figure 34 : Les écosystèmes lotiques et lentiques

4.1.1.3 Ecosystème Océanique

Un **océan** est souvent défini, en géographie, comme une vaste étendue d'eau salée. En fait, il s'agit plutôt d'un volume, dont l'eau est en permanence renouvelée par des courants marins. Approximativement 70,7 % de la surface de la Terre est recouverte par l'océan mondial, communément divisé en cinq océans et en plusieurs dizaines de mers.

L'océan mondial génère plus de 60% des services écosystémiques qui nous permettent de vivre, à commencer par la production de la majeure partie de l'oxygène que nous respirons.

Tableau 4 : Caractéristiques des différents types d'océans

Nom	Superficie	% des océans	Remarques
Océan Pacifique	165 250 000 km ²	43,5	Il est le plus grand et le plus profond des océans puisqu'il recouvre 1/3 de la surface de la planète. Le volcanisme aérien ou sous-marin y est important dans sa partie centrale et occidentale. Il est très ouvert au sud vers l'océan Atlantique et quasiment fermé au nord par le détroit de Béring
Océan Atlantique	106 400 000 km ²	28,0	Il est le 2 ^e océan par sa superficie. Il s'étend du nord au sud sur une largeur de 5 000 km de moyenne et présente peu de volcanisme. Le fond de cet océan est jeune et il reçoit une grande quantité d'eau douce avec les nombreux fleuves qui s'y jettent comme l'Amazone, le Congo, le Saint-Laurent, etc.
Océan Indien	73 556 000 km ²	19,4	Il est situé au sud de l'Asie entre l'Afrique et l'Australie. Il n'est quasiment présent que dans l'hémisphère Sud.
Océan Antarctique	20 327 000 km ²	5,4	Il entoure le continent antarctique et ses limites sont moins nettes que les autres océans.
Océan Arctique	14 090 000 km ²	3,7	Il est centré sur le pôle Nord et est de petite taille et peu profond. Il est entouré de nombreuses terres et recouvert d'une épaisse couche de glace

Chaque océan est à son tour découpé en mers, golfes, baies, détroits, etc. ; le Pacifique et l'Atlantique sont aussi divisés en portions nord et sud, au niveau de l'équateur. Il existe également des étendues d'eau salée prises à l'intérieur des continents, comme la mer Caspienne, la mer d'Aral, Grand lac salé ou encore la mer morte. Mais, bien que certains soient nommés « mers » en raison de leur taille ou de leur salinité, à proprement parler ils ne sont pas des mers mais des lacs salés, puisqu'ils ne communiquent pas directement avec l'océan.

Tableau 5 : Les principaux constituants de l'eau de mer

Cations	g/l	Anions	g/l
Na	10,75	Cl	19,34
K	0,39	Br	0,06
Mg	1,29	F	0,001
Ca	0,41	Sulfat	2,70
Sr	0,01	Bicarbonate	0,14

L'océan mondial possède une remarquable constance dans ces facteurs physicochimique, en particulier dans sa salinité et sa température

a) **Zonation horizontale et verticale** : Voir figure 35 et 36

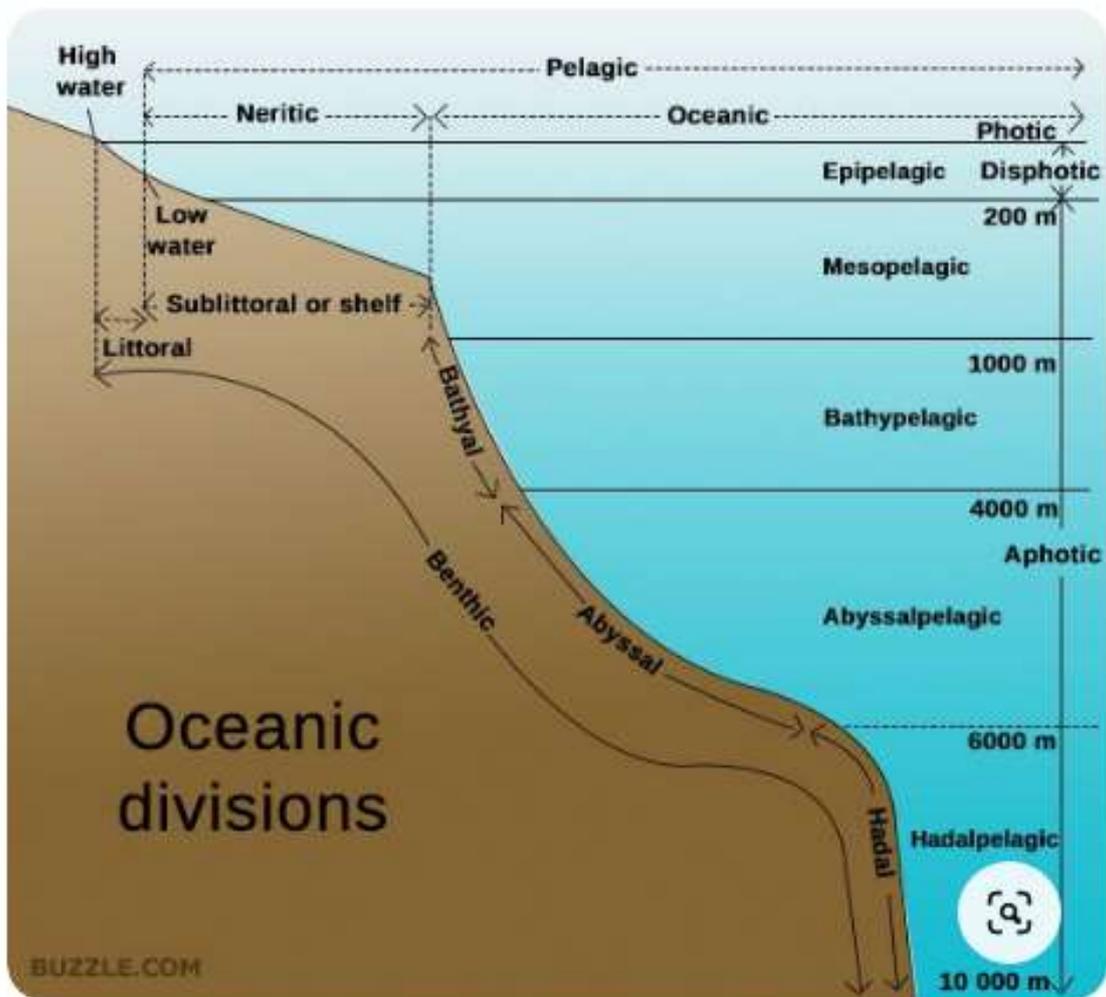


Figure 35 : Zonation horizontale et verticale des océans

<http://www.buzzle.com/articles/understanding-the-ocean-ecosystem.html>

Les figures 35 et 36 montrent deux domaines :

1. **Domaine pélagique** : Représente la zone de pleine eau, elle-même divisée en plusieurs sous-unités correspond à l'eau libre est subdivisé en fonction de la profondeur en zone horizontale.

Représenté par : Le plateau continental, zone bathyale, zone abyssale et zone hadale.

2. **Domaine benthique** : se définit comme le domaine où les organismes sont plus ou moins liés au sédiment. correspond au fond de la pièce d'eau subdivisé verticalement en étage Représenté par deux provinces :

- i. **Province néritique** ; correspondant à la zone d'eau peu profond et en limite de plateau continental (200m). abrite les 2/3 des espèces connues des poissons, riche en profondeur (phytoplancton).
- ii. **Province océanique** ; s'étend au-delà de la néritique et représente les eaux du grand large.

Remarque : il est évident que pour chaque biotope, il existe une biocénose donnée, ainsi la faune épipélagique comporte plusieurs milliers de poissons. **exp.** balein, thon...etc

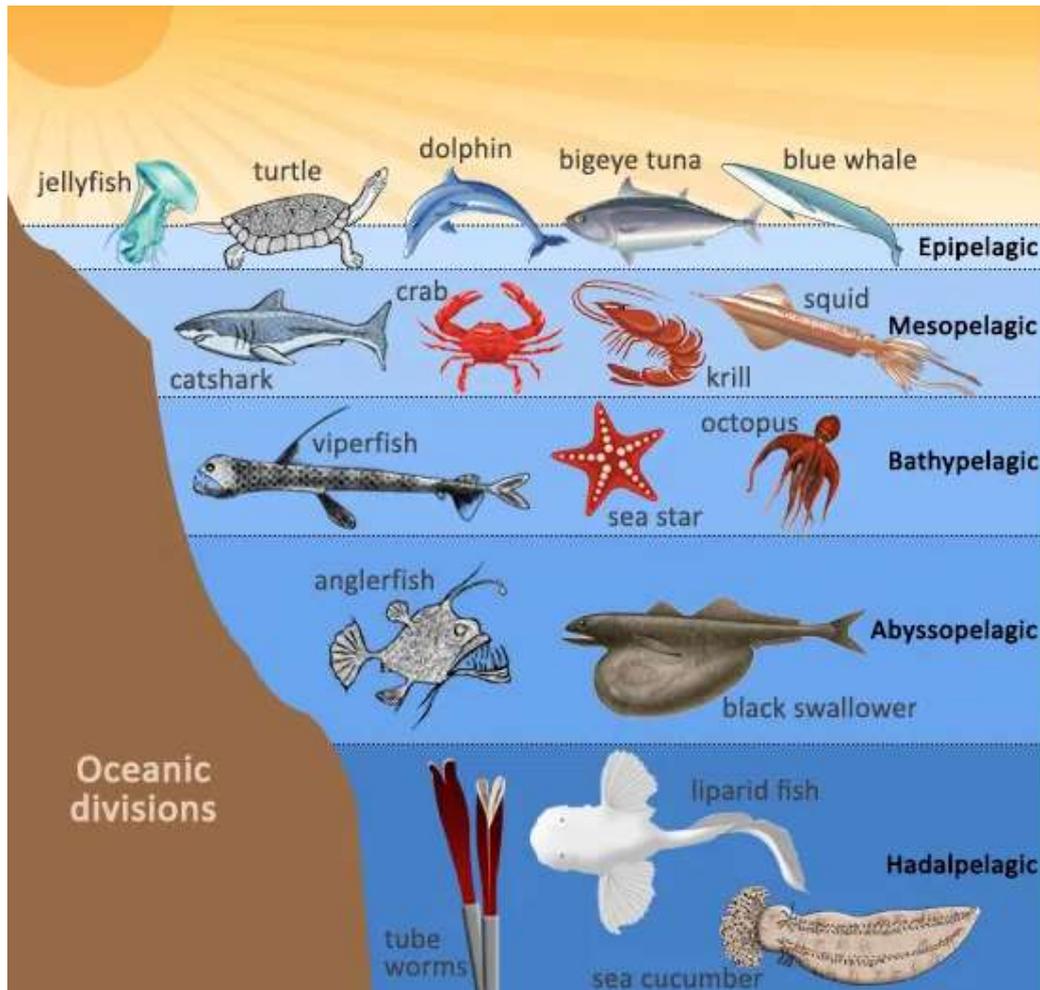


Figure 36 : Biocénoses des stratifications océaniques

<http://www.buzzle.com/articles/understanding-the-ocean-ecosystem.html>

C. La structure trophique

Le phytoplancton constitue la prairie marine, il est consommé par des herbivores de petite taille formant le zooplancton (consommateurs primaires). Le zooplancton sert de nourriture à un premier groupe de carnivores (crustacés et aux poissons dont ils sont des consommateurs secondaires qui sert à leur tour à des carnivores de second ordre ou consommateurs de 3^{ème} ordre représentés par de grand prédateur tel que le thon, requin qui vivent au dépend du Necton.

Les décomposeurs dans l'écosystème océanique sont représentés par une série saprophytes qui se nourrissent de cadavre. Ainsi, dans cette dernière phase de cycle, les cadavres sont transformés en sels minéraux par une série d'invertébrés qui réduisent la matière organique et

par les bactéries qui réalisent la minéralisation. Les bactéries représentent l'élément bioréducteur dans le milieu marin.

D. Productivité

Le niveau des producteurs est occupé presque de phytoplancton en milieu marin qui constitue principalement la production primaire.

La production secondaire est assurée dans la zone pélagique par le transfert des organismes phytoplanctoniques vers les organismes zooplanctoniques herbivores puis vers les consommateurs des niveaux plus supérieurs.

La production secondaire des biocénoses pélagiques dépend de la production phytoplanctonique et de l'efficacité des eaux marines. Ainsi, la province néritique qui ne représente que 8% de la surface mondiale des océans assure à elle seule au moins la moitié de la production secondaire : zone peu profonde implique photosynthèse importante ce qui donne une productivité importante.

Actuellement 96% des prises de pêche mondiale provient du plateau continental. A l'opposé de la province océanique qui recouvre 92% de la surface mondiale des océans ne présente que 4% des prises de pêche ou de la production halieutique.

Remarque : Une profondeur importante donne une diminution de la photosynthèse, donc diminution de la productivité primaire suivit automatiquement par une diminution de la productivité secondaire.

Tableau 6 : Organisation schématique des chaînes alimentaires marines

Niveau trophique	Fonction	Groupe d'organisme
N ₁	Producteur	Phyto+macrophyte
N ₂	Herbivore	Zoo (Crevette, petits crustacés)
N ₃	Carnivore1	Zoo/Necton, microphage
N ₄	Carnivore2	Necton, macrophage (poissons)
N ₅	Carnivore3	Superprédateurs (Requins)

La productivité secondaire supérieure de la productivité primaire : l'efficacité écologique dépend de la longueur de la chaîne trophique. Ainsi, les sardines, Anchois, Hareng (famille des Clupéidés), figure au premier rang des espèces de poids c'est-à-dire d'intérêt économique de leur haute productivité secondaire, en effet, le Hareng possède une efficacité

élevée, car il est situé au bout de la chaîne trophique relativement courte, cependant, même dans ce cas, la productivité potentiel disponible pour la pêche n'attend que 2%.

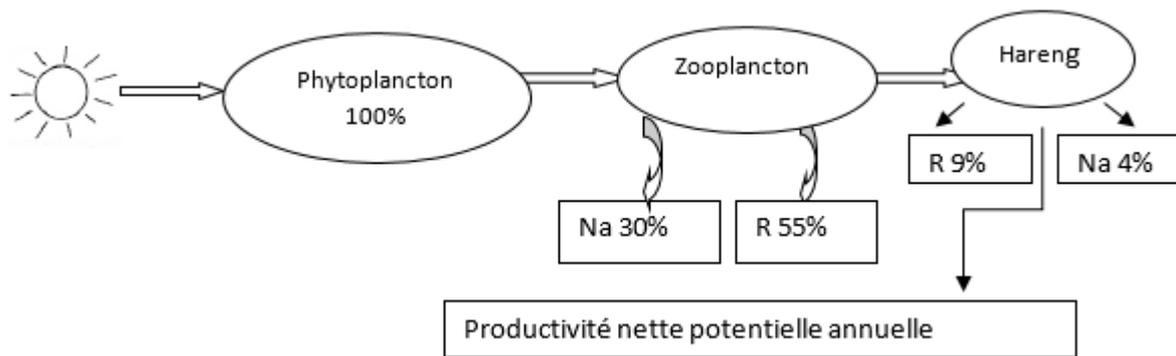
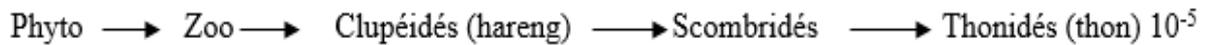


Figure 37 : Schéma d'une chaîne trophique du Hareng en mer du nord

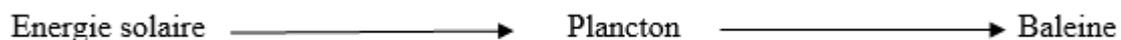
A l'opposé, efficacité écologique des super prédateurs comme le thon qui est très faible de l'ordre de 10^{-5} à la production primaire.

Chaîne trophique du thon



En conclusion chaque stade de la chaîne trophique des écosystèmes océaniques se caractérise ainsi par une perte d'énergie se traduisant par une diminution de la biomasse produite. Ainsi, une grande quantité de phytoplancton conduit à une très faible quantité de biomasse (ex : thon 10^{-5}), mais, il existe dans l'océan des chaînes trophiques très courtes ex : Baleine. En effet, malgré sa taille considérable, ce mammifère marin se nourrit de micro-organisme planctoniques, donc, la perte d'énergie est faible et la biomasse est considérable ce qui a un intérêt économique important.

Chaîne trophique de la baleine



4.1.2. Ecosystèmes terrestres

4.1.2.1. Le Sol, structure et fonctionnement

Le sol occupe dans le fonctionnement des écosystèmes terrestres une position clé, il représente le milieu où transite obligatoirement toute la matière vivante, il est l'entité biologique qui illustre le mieux la complexité des écosystèmes. La surface du sol reçoit constamment les déchets du métabolisme (cadavre, racine morte ...), l'ensemble de ces débris forme la litière.

Le premier niveau trophique dans le sol est représenté par les constituants à l'état inorganique (cycle biogéochimique).

Les activités de diverse population animale et microbienne du sol se complètent mutuellement pour utiliser l'énergie qui arrive sous forme de débris et fournissent un bon exemple d'interaction, organisme, milieu.

A. Principaux types d'organismes du sol :

- **Faune du sol** : La majorité de la faune du sol se localise là où se trouve le potentiel énergétique.

Meyer et Maldoque ont trouvé dans le sol de Zaïre que 80% de la faune du sol était confiné dans l'horizon de fragmentation, de la litière était de 2,5cm.

D'autre part, Athias Josens et Lavelle (1974) ont constaté dans les sols de savane de Côte d'Ivoire une diminution progressive des animaux jusqu'à 50cm de profondeur.

D'autre part, dans le sol, la faune peut être soit : **Géobiantes** (espèces qui passent leurs cycle de vie dans le sol ex : vers de terre), soit **Géophiles** (espèces qui passent une partie de leur cycle de vie dans le sol ex : larve de Diptère, Papillon).

D'autre part, nous pouvons classer la faune du sol selon leur localisation, en effet, les espèces peuvent être :

- I. **Epiédaphique (Epiédaphon)** : Ce sont les espèces qui demeurent à la surface du sol ex : Mollusques ;
- II. **Emiédaphiques (Emiédaphon)** : qui existent dans la litière et l'horizon organique ex ; Collemboles ;

- III. **Euédaphiques (Euédaphon)** : ce sont des espèces qui vivent dans la profondeur du sol et présentant généralement de nombreux caractères adaptatifs ex : reptile

En outre, on peut classer suivant la dimension des individus :

- I. **Microfaune** : Individus de taille inférieure à 0,2 mm souvent hydrophile et qui peuvent présenter des résistances à la sécheresse, on les trouve dans les capillaires les plus fins du sol ex : Protozoaires et les Nématodes ;
- II. **Mésafaune (Meiofaune)** : Des individus mesurant entre 0,2 à 4mm, l'essentiel de la mésafaune est constituée par deux grands groupes : microarthropodes qui sont les Acariens et les Collemboles ;
- III. **Macrofaune** : Les individus mesurent 4mm à 8mm constitués surtout par les vers de terre et les mollusques ;
- IV. **Mégafaune** : désigne l'ensemble des espèces animales de grande taille ; va de 80mm à 1,60m ex : Crustacées, Reptiles, lapin ... etc ;

- **Microflore du sol (flore bactérienne)** : Elle est représentée par les bactéries et les champignons. Cette microflore a une grande richesse en équipement enzymatique et joue un rôle essentiel dans le métabolisme du sol.

B. Rôle des organismes du sol :

- i. **Rôle de la faune** : Le rôle des animaux du sol est complexe :

- Fragmentent par broyage des débris végétaux et les rendent plus accessibles aux micro-organismes ex : une aiguille de pin de 180 mm² après fragmentation par des lombriques, Acariens puis Nématodes, aboutira à une fragmentation de 1,8 mm², soit 10000 fois la surface initiale ;
- L'étape de fragmentation de la litière comporte simultanément le lessivage des composées hydrosolubles par les eaux de pluie ;
- Selon les espèces et leur équipement enzymatique, les animaux digèrent les parties différentes de la litière, les produits ainsi digérés sont transformés en substances humiques ce qu'on appelle **l'humus coprogène** ;
- Les digestions des animaux forment des agrégats dans laquelle la matière organique est intimement mêlée à la fraction argileuse du sol ;
- Les grandes formes fouisseuses comme les vers de terre, les termites aèrent le sol et le rend plus perméable jouant ainsi le rôle d'un établissement d'une structure

ex : rôle des vers de terre est exemplaire, Ainsi, il existe dans un sol de prairie moyenne de 800 terriers/m² dont les parois développent une surface totale de 3m². Ces voies sont des passages privilégiés d'échange de matière organique entre les différents horizons du sol, les racines s'installent aussi le déplacement de petits organismes n'est pas négligeable.

- ii. **Rôle de la microflore ou flore bactérienne :** Une évaluation du métabolisme du sol d'une prairie montre bactéries et les champignons produisent 87 % de l'énergie totale.

Il est vraie que le maximum d'efficacité est dû au rôle des animaux qui fragmentent les débris végétaux et qui par leur mobilité disséminent les spores bactériens et fongique permettent ainsi la colonisation de nouveaux substrats.

Tableau 6 : Participation des organismes à la décomposition de la matière organique

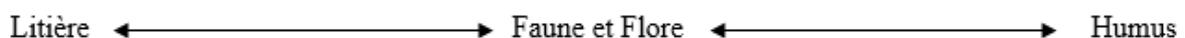
Localités	Flore bactérienne	Vers de terre	Autre animaux
Forêt décidus (perte feuilles au printemps)	83	2 ,5	14,5
Savanes	80	9,5	10,5

Remarque : le rôle des invertébrés est faible dans la décomposition mais leur présence est capitale.

Reiseinger et Kilbertus (1975), ont montré que l'attaque par les microorganismes se fait selon une séquence constante :

- 1) Les levures se trouvent déjà sur les feuilles dès qu'elles tombent dans le milieu ;
- 2) Les champignons s'installent ensuite et au bout de quelques mois la masse fongique devienne importante ;
- 3) Un accroissement brutal de la fore bactérienne apparait au printemps et les champignons cèdent la place.

1. La décomposition de la litière :



Les produits finaux de la transformation de la litière sont : CO₂ d'une part des produits de la fermentation et respiration et d'autre part l'humus, une matière organique résiduelle incorporée au sol.

La minéralisation et l'humification sont sous la dépendance de l'activité biologique qui est sous la dépendance d'un grand nombre de facteurs extérieurs et internes qui réagissent ensembles.

iii. Bilan énergétique dans le sol :

A titre d'exemple, et selon une étude réalisée dans une forêt des états Unis où le métabolisme respiratoire a été mesuré en 1977, il a été montré que les principaux budgets énergétiques sont les suivant :

Microflore : Biomasse = 124g/m² PS ; Respiration = Production CO₂ = 2291g/m² /an de CO₂

Faune du sol : Biomasse = 21g/m² ; Production CO₂ = 246,1g/m² /an de CO₂

Conclusion : On constate que la respiration du sol est due aux microorganismes qui sont beaucoup plus grand actif que les animaux.

Le rôle de la décomposition est surtout prise en charge par la flore bactérienne, mais la participation des animaux est importante (tab 6).

4.1.3 L'écosystème forêt

4.1.3.1 Introduction (Forêt tempérée Caducifoliée)

La forêt est l'écosystème qui présente la distribution la plus vaste au sein de la biosphère. La forêt caducifoliée tempérée forme le climax dans la région tempérée. Elle présente l'existence d'un hiver rude, une alternance très tranchée de phénophases feuillée et défeuillée.

Liens trophiques (Galoux, 1957) : L'énergie solaire est utilisée par les végétaux verts autotrophes, organisés en divers strates. Cette énorme masse de producteurs ligneux et herbacés sert de nourriture à des consommateurs de premier ordre. Ces derniers sont représentés par les animaux herbivores : grands et petits mammifères (cerf, chevreuil, Sanglier, lapin, campagnol, écureuil) se nourrissant de feuillage, graminées, racines, et bulbes ,fruits et graines par des oiseaux frugivores et granivores (Ramier, Geai, Faisan). Par aussi des insectes se nourrissant de pollen et de nectar (Bourdon, Abeille, Syrphé,

Chrysomèle) et jouant ainsi un rôle dans la fécondation des Tilleuls, Erables, Merisier, etc ; Insectes parasites ravageant les plantes de la strate herbacée et de la strate ligneuse (Cynips, Tordeuse verte, Scolyte, vivant aux dépens, respectivement, des feuilles, fruits et du bois d'une même essence forestière : le Chêne). Ces herbivores sont consommés par un nombre de carnivore de premier ordre tel que l'ours, loup, renard, belette, la martre qui se nourrit d'autres mammifères par contre la troupe, le pic l'araignée sont des insectivores, ces carnivores du premier ordre sont eux même consommés par des carnivores du deuxième ordre comme les rapaces nocturnes comme le hibou ou par des rapaces diurnes tel que l'épervier. Ensuite ces carnivores du deuxième ordre sont consommés par les carnivores du troisième ordre.

La mort des producteurs et des consommateurs entraîne le retour au sol d'une grande masse de matière organique constituant la litière. Celle-ci alimente une quantité considérable d'animaux saprophages : coléoptères (Bousier, Carabe, Staphylin) et larves de Coléoptères (Scarabée), Collemboles, Protoures, Japygides et Campodéides (insectes aptères et décolorés, adaptés à la vie hypogée), Myriapodes (Scolopendre et Géophile parmi les Chilopodes et les Glomeris parmi les Diplopodes), Acariens, Nématodes et surtout Lombricides, vers de terre dont la masse constitue l'essentiel de la pédofaune des bons sols forestiers.

Cette **pédofaune**, décompose la litière en produits organiques complexes, à leur tour métabolisés par les champignons, Actinomycètes et bactéries du sol. Ces saprophytes microscopiques constituant la **pédoflore** possèdent un catabolisme dont une des fonctions essentielles réside dans la transformation respiratoire des composés complexes hydrocarbonés en CO₂ « aliment » de la photosynthèse des végétaux chlorophylliens.

Ces organismes restituent également des éléments biogènes comme l'N, P, S, Ca, K, etc... qui sont repris dans l'édification de la matière vivante.

Parmi les chaînes trophiques les plus simples parcourant le système forestier on' à :

Chaîne cellulose

Bois (producteurs) → Scolytes(CI) → Pic (CII)

Chaîne plantes vertes Herbe(P) → Lapin(CI) → Renard (CII)

La chaîne Racine - larve d'insecte → Musaraignes → Hibou

Les chaînes fleurs ou feuilles

→ Hanneton(CI) → Fauvette(CII) → Rapace diurne (CIII)

Les rapports trophiques sont généralement plus complexes, faisant intervenir un nombre considérable de végétaux et d'animaux de tous les niveaux, qui se contrôlent mutuellement, formant un réseau trophique très étendu.

La forêt est un écosystème caractérisé par le milieu dans lequel il se trouve, le biotope, et par la communauté d'êtres vivants qui l'habitent, la biocénose.

4.1.3.2 Les différentes strates de la forêt

Le peuplement végétal de la forêt (la phytocénose) se caractérise par différentes strates verticales :

l'hypogée : dans le sol, avec le mycélium des champignons et les bactéries, plus toute la faune des décomposeurs, les organes souterrains des végétaux (racines, bulbes...) et la litière (feuilles mortes et débris végétaux) et animaux divers (l'endofaune);

- la strate muscinale (des mousses) et fongique (des champignons) n'excède pas quelques centimètres de haut ;
- la strate herbacée, disons jusqu'à 1 mètre de haut (herbes, fougères, sous arbrisseaux et jeunes pousses) ;
- la strate arbustive de 1 à 7 m de haut formée par les arbustes.
- la strate arborescente à plus de 7 m est souvent divisée entre une strate arborescente basse (pas plus de 15 m) et haute au-delà ;
- l'épifaune occupe les quatre dernières strates ;
- la lisière ou l'orée dont la composition, aussi bien en végétaux qu'en animaux peut être assez différente de la forêt elle-même.

4.1.3.3 La biomasse des forêts

La biomasse forestière est une ressource renouvelable, et a de nombreuses utilisations (chauffage, bois d'œuvre, industrie du papier, etc.). Ces différents besoins nécessitent donc une gestion durable et ambitieuse de la biomasse.

La biomasse d'origine forestière comprend : le bois d'œuvre, le bois de trituration destiné à l'industrie du papier et des panneaux, et le bois énergie. Mais il faut également intégrer les déchets, sous-produits et coproduits provenant de l'industrie du sciage, ainsi que les produits en bois en fin de vie .
Les besoins pour les différents usages du bois nécessitent d'être vigilants sur les équilibres entre les filières et nécessitent des politiques ambitieuses de mobilisation de la biomasse.

Cet écosystème représente une biomasse importante, voici quelques chiffres (indicatifs seulement) donnant le nombre de kilos à l'hectare pour une forêt de chênes et de hêtres d'une centaine d'année : ces chiffres montrent à quel point la part (en biomasse) des consommateurs est faible comparée à celle des producteurs et des décomposeurs (pyramide alimentaire) :

i. Producteurs

Plantes ligneuses : 274.000 kg

Plantes herbacées : 1.000 kg

ii. Consommateurs

Grands Mammifères (sanglier, chevreuil, cerf) 2 kg

Petits Mammifères (rongeurs, carnivores, insectivores) 5 kg

Oiseaux 1,3 kg

iii. Décomposeurs

Vers de terre 600 kg

Autre faune du sol 400 kg

Le nombre d'espèces animales et végétales de la hêtraie, par exemple, donne une petite idée de la diversité d'une forêt.

Espèces animales

Mammifères 27 ,Oiseaux 70 , Reptiles 5 , Amphibiens 7 , Escargots 70 , Araignées 560 , Mille-pattes 60.

Coléoptères 1500, Papillons 1300, Autres Insectes 2360, Crustacés 26, Vers 380, Unicellulaires 350.

Espèces végétales

Plantes à fleurs 200, Fougères 15, Mousses 150, Champignons supérieurs 800, Autres champignons 2495, Algues 160.

Ces chiffres ne sont là qu'à titre indicatif, il est évident qu'ils varient fortement suivant la situation de la forêt considérée.