

# *Chapitre 3*

## *Flux d'énergie et productivité des écosystèmes*

## Chapitre 3. Flux d'énergie et productivité des écosystèmes

### 3.1. Qu'est-ce que le flux d'énergie dans un écosystème ?

Le flux d'énergie dans un écosystème fait référence au transfert de l'énergie du soleil à travers divers organismes par le biais de la chaîne alimentaire ou du réseau trophique, et à sa perte éventuelle sous forme d'énergie thermique. Il illustre la façon dont l'énergie est acquise et utilisée au sein des communautés écologiques. Ce mouvement continu soutient la vie, maintient l'équilibre écologique et alimente la dynamique des communautés écologiques.

#### 3.1.1. Principes clés du flux d'énergie

Pour comprendre la dynamique du flux énergétique, il faut se familiariser avec plusieurs principes fondamentaux qui expliquent comment l'énergie se déplace et se transforme au sein des écosystèmes.

**Première loi de la thermodynamique :** L'énergie ne peut être ni créée ni détruite ; elle change seulement de forme. Dans un écosystème, cela signifie que l'énergie qui entre dans le système est convertie et finit par en sortir, le plus souvent sous forme de chaleur.

**Deuxième loi de la thermodynamique :** dans chaque transfert d'énergie, une partie de l'énergie est perdue sous forme de chaleur, ce qui augmente l'entropie. Cela explique pourquoi le flux d'énergie est unidirectionnel et pourquoi les niveaux trophiques supérieurs reçoivent moins d'énergie.

**Règle des 10 % :** Généralement, seulement 10 % environ de l'énergie d'un niveau trophique est disponible pour le niveau suivant. Cette perte explique en grande partie pourquoi les chaînes alimentaires n'ont pas beaucoup de niveaux.

Ce cadre permet de tracer le parcours de l'énergie à travers les niveaux trophiques et de comprendre l'efficacité de son transfert.

#### 3.1.2. Éléments de bio-énergétique

La vie est apparue et perpétue ses structures dans un flux d'énergie dont la source première est le Soleil. Toute l'énergie solaire n'arrive pas à la surface de la Terre :

- 30% des radiations solaires sont réfléchies dans l'espace par l'atmosphère ;
- 20% des radiations solaires sont absorbées par l'atmosphère ;

- 50% des radiations solaires sont absorbées par le sol, l'eau, la végétation et utilisées sous forme de chaleur.

La lumière n'est pas répartie de façon homogène en fonction de la latitude. L'énergie totale reçue à l'équateur est égale à 2.5 fois celle reçue aux pôles.

### **3.1.2.1. Mécanismes de la photosynthèse**

La lumière du soleil joue un rôle central dans les flux d'énergie des écosystèmes, agissant comme la source d'énergie initiale et la plus importante pour pratiquement tous les écosystèmes de la planète.

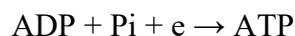
La photosynthèse, réalisée par les plantes et certains autres organismes, capte la lumière du soleil et la convertit en énergie chimique. Ce processus sert non seulement de base au réseau alimentaire, mais facilite également les cycles de l'oxygène et du carbone (processus essentiels à la vie sur Terre). Essentiellement, la lumière du soleil entraîne la production d'énergie utilisable au sein des écosystèmes, ce qui en fait la pierre angulaire du flux d'énergie écologique.

La première phase du processus de la photosynthèse se déroule à la lumière et comporte quatre événements fondamentaux :

1) les pigments des chloroplastes absorbent une partie de la lumière incidente, ce qui provoque le saut d'électrons vers des orbites supérieures ;

2) l'énergie fixée passe, sous forme d'électrons excités, des molécules du pigment à d'autres molécules ;

3) en même temps, une partie de cette énergie est utilisée pour produire de l'adénine triphosphate (ATP) à partir d'adénine diphosphate (ADP) et de phosphore inorganique (Pi) :



et d'autres molécules organiques, stables, à pouvoir réducteur ;

4) il y a enfin clivage de molécules d'eau, avec d'une part production d'oxygène, d'autre part libération d'électrons qui vont remplacer ceux perdus par les pigments.

La deuxième phase du processus correspond principalement à la fixation puis à la conversion du CO<sub>2</sub> en composés organiques complexes. La lumière n'intervient pas directement dans ces opérations mais celles-ci utilisent l'énergie piégée dans la première phase.

On connaît actuellement trois voies de fixation du CO<sub>2</sub> et de synthèse des glucides. La principale, décrite par Calvin, est celle de la plupart des végétaux. L'accepteur de CO<sub>2</sub> est le ribulose

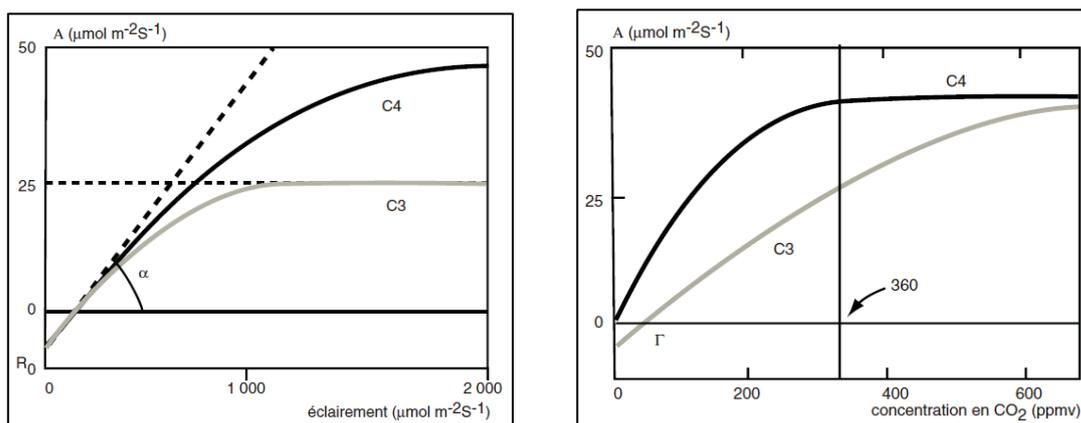
diphosphate (Ru DP) et le premier composé synthétisé est un acide organique à trois atomes de carbone, l'acide phosphoglycérique (PGA). Les plantes qui présentent ce cycle sont appelées plantes « en C3 ».

Chez certaines plantes tropicales ou subtropicales, telles que le maïs, le sorgho et la canne à sucre, l'accepteur de CO<sub>2</sub> est le phosphoénol-pyruvate dont la carboxylation aboutit à la formation d'acides oxaloacétiques, à quatre atomes de carbone. Cette voie « en C4 » a été découverte par Hatch et Slack (on parle de cycle de Hatch et Slack).

À la différence des plantes en C3, qui existent depuis plusieurs centaines de millions d'années, les C4 sont apparues il y a seulement trente ou quarante millions d'années, en réponse à la baisse de la teneur en gaz carbonique de l'air.

Les plantes en C4 ont l'avantage de pouvoir utiliser les faibles concentrations en dioxyde de carbone de l'air avec plus d'efficacité que les plantes en C3, mais cela à un coût : la fixation supplémentaire de dioxyde de carbone par la PEP-carboxylase (enzyme absente chez les plantes en C3) nécessite un surplus d'énergie, fourni par la photosynthèse ce qui limite les plantes en C4 aux régions à fort ensoleillement.

La figure 1 montre comment varie la photosynthèse de ces deux types de plantes en fonction de l'éclairement et de la teneur en CO<sub>2</sub> de l'air. Certains végétaux autotrophes, bactéries photosynthétiques et algues bleues, peuvent utiliser l'énergie fixée pour réduire, grâce à une nitrogénase, l'azote atmosphérique en NH<sub>3</sub>. L'ammoniac est ensuite oxydé en nitrite puis en nitrate.



**Fig.1. Variation de la photosynthèse en fonction de l'éclairement (en haut) et de la teneur en gaz carbonique de l'air (en bas) chez les plantes en C3 et les plantes en C4 (d'après Saugier, 1996)**

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.

### **3.1.2.2. Le rôle des producteurs dans la conversion de l'énergie**

Les producteurs, ou autotrophes, sont des organismes qui synthétisent leur propre nourriture à partir de substances inorganiques en utilisant la lumière (photosynthèse) ou l'énergie chimique (chimiosynthèse). Ils jouent un rôle central dans la conversion de l'énergie, en transformant l'énergie solaire ou chimique en composés organiques qui deviennent accessibles aux autres organismes de l'écosystème. L'efficacité de ces producteurs à convertir l'énergie solaire en biomasse influence la disponibilité globale de l'énergie dans l'écosystème. Cette conversion sert de point de départ au flux d'énergie, ce qui fait des producteurs la passerelle énergétique fondamentale pour le reste du réseau alimentaire.

### **3.1.2.3. Comment les consommateurs affectent le mouvement de l'énergie**

Les consommateurs, ou hétérotrophes, sont des organismes qui ne peuvent pas produire leur propre nourriture et qui dépendent d'autres organismes pour leur énergie. Ils se divisent en consommateurs primaires, secondaires et tertiaires, qui se nourrissent respectivement de producteurs et d'autres consommateurs. Cette consommation entraîne le mouvement de l'énergie vers le haut de la chaîne alimentaire, des niveaux trophiques inférieurs aux niveaux trophiques supérieurs.

### **3.1.2.4. Les décomposeurs et leur place dans le cycle énergétique**

Les décomposeurs, tels que les bactéries et les champignons, jouent un rôle crucial dans le cycle de l'énergie au sein des écosystèmes. Ils décomposent la matière organique morte, la reconvertissant en composés inorganiques qui peuvent être réutilisés par les producteurs. Ce recyclage des nutriments assure la continuité du flux d'énergie, favorisant ainsi la durabilité des écosystèmes. Les décomposeurs facilitent également la libération dans l'écosystème de l'énergie stockée dans les organismes morts. Grâce à leurs activités, ils veillent à ce que l'énergie ne soit pas enfermée, mais qu'elle soit au contraire rendue disponible pour une nouvelle croissance. Ce rôle fait des décomposeurs des éléments essentiels au maintien du flux d'énergie et de l'équilibre écologique.

Dans les écosystèmes terrestres la quantité de matière organique qui retourne au sol chaque année sous forme de feuilles, de racines ou de bois mort peut aller de quelques tonnes à quelques dizaines de tonnes par hectare (Tab.1). Par l'action d'une multitude d'organismes cette matière est plus ou moins rapidement recyclée, c'est-à-dire fractionnée, transformée, décomposée, minéralisée :

elle redevient disponible pour les producteurs primaires et utilisable pour la synthèse de nouvelles molécules organiques.

**Tab.1. Apports au sol de matière organique par les grands types d'écosystèmes naturels du globe (d'après Rodin et Bazilevitch, 1967 in Lemée, 1977)**

	Chute de litière de feuilles t/ha/an	Bois morts et racines mortes t/ha/an	Matière organique morte sur le sol t/ha
Toundra arctique	0,26	0,74	3,5
Forêt d'épicéas (taïga)	2,6	1,9	32,5
Forêt de chênes	4	2,5	15
Steppe subaride d'URSS	1,5	2,7	1,5
Semi-désert à armoises	0,1	1	-
Savane herbeuse (Inde)	2,9	4,4	-
Forêt tropicale caducifoliée	14	7	10
Forêt équatoriale sempervirente	16,5	8,5	2

### 3.1.2.5. Transfert d'énergie dans les chaînes alimentaires

Les chaînes alimentaires illustrent le flux linéaire d'énergie d'un niveau trophique à l'autre, en commençant par les producteurs et en terminant par les prédateurs du sommet. Chaque maillon de cette chaîne joue un rôle essentiel dans le maintien de la dynamique énergétique de l'écosystème. Chaque étape des niveaux trophiques entraîne une diminution de l'énergie disponible en raison de la perte d'énergie sous forme de chaleur au cours des processus métaboliques.

### 3.1.2.6. Le concept d'efficacité énergétique entre les niveaux trophiques

L'efficacité énergétique entre les niveaux trophiques fait référence à la proportion d'énergie qui est transférée d'un niveau à l'autre. Généralement, seule une petite fraction de l'énergie consommée par les organismes est convertie en biomasse et mise à la disposition du niveau trophique suivant. Le concept d'efficacité énergétique est souvent quantifié par la règle des 10 %, qui suggère qu'en moyenne, seuls 10 % environ de l'énergie d'un niveau trophique sont transférés au suivant. Cette inefficacité explique pourquoi les pyramides énergétiques s'effilent vers le haut, avec moins d'énergie disponible aux niveaux trophiques supérieurs. Des facteurs tels que les taux métaboliques, la qualité de la biomasse consommée et les conditions écologiques peuvent influencer cette efficacité, entraînant des variations dans les taux de transfert d'énergie.

La compréhension de ce concept est cruciale pour les études écologiques, car il a un impact sur la biodiversité, la dynamique des populations et le flux global d'énergie à travers les écosystèmes. En analysant l'efficacité énergétique entre les niveaux trophiques, les scientifiques peuvent prédire les changements dans la structure et la fonction des écosystèmes en réponse à diverses pressions environnementales.

### **3.1.3. Les notions de bilan et de rendements énergétiques**

Du point de vue énergétique les systèmes biologiques (cellules, organismes, populations, écosystèmes, biosphère) obéissent strictement aux lois générales de la thermodynamique. Ainsi, conformément au principe de conservation, l'énergie totale de ces systèmes et de leur environnement est maintenue constante. L'énergie qui traverse un organisme, une population ou un écosystème peut être convertie d'une forme en une autre (d'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.

Etablir le bilan énergétique d'un organisme c'est quantifier le flux d'énergie qui le traverse pendant une période déterminée.

- **Flux d'énergie au niveau des producteurs primaires (P1)**

Une partie de la lumière solaire absorbée par le végétal est dissipée sous forme de chaleur. Le reste est utilisé pour la synthèse de substances organiques (Photosynthèse) et correspond à la **Productivité primaire Brute (PB)** qui est définie comme la quantité d'énergie solaire assimilée dans des molécules de sucre au cours de la photosynthèse. Elle s'exprime en énergie capturée par unité de surface et par unité de temps. Les producteurs comme les plantes utilisent une partie de cette énergie pour leur métabolisme (respiration cellulaire) et leur croissance (construction de tissus).

Une partie de la production primaire brute est utilisée (perdue) lors de la respiration des plantes (**R1**), ce qui génère de la chaleur. La portion qui n'est pas utilisée dans la respiration constitue la production primaire nette (**PN1**). Ainsi, nous avons l'équation : **PPN1 = PB1 - R1**.

**La production primaire nette (PPN)** correspond donc à la différence entre la production primaire brute et l'énergie perdue dans le métabolisme et la maintenance. En d'autres termes, c'est la quantité d'énergie fixée sous forme de biomasse par les plantes ou les autres producteurs primaires et mise à disposition des consommateurs de l'écosystème.

La production primaire nette est utilisée pour diverses fins, notamment la croissance des plantes (T1), la formation de litières de feuilles mortes (L1) et la nourriture des herbivores (C1).

Donc, l'équation est : **PN1 = T1 + L1 + C1**.

En général, les plantes capturent et convertissent à peu près 1.3 -1.6 % de l'énergie solaire qui atteint la surface de la Terre et utilisent environ un quart de l'énergie capturée pour leur métabolisme et le maintien de leurs tissus. Ainsi, environ 1% de l'énergie solaire qui arrive à la surface de la planète (par unité de surface et de temps) prend part à la production primaire nette.

La production primaire nette varie selon les écosystèmes. Elle dépend de nombreux facteurs, tels que la quantité d'énergie solaire, la température, les niveaux d'humidité et de dioxyde de carbone, la disponibilité en nutriments et les interactions entre communautés (par exemple, les herbivores qui broutent). Ces facteurs affectent le nombre d'organismes photosynthétiques présents pour fixer l'énergie lumineuse et l'efficacité avec laquelle ils peuvent remplir ce rôle. Dans les écosystèmes terrestres, la production primaire varie d'environ 2000 g/m<sup>2</sup>/an dans les forêts tropicales et les prés-salés très fertiles à moins de 100 g/m<sup>2</sup>/an dans certains déserts.

La figure 2 donne, à titre d'exemple, le bilan d'énergie d'une plante cultivée. On voit que 40% de l'énergie incidente est absorbée par les chloroplastes des feuilles mais que 23 % seulement de cette énergie « ingérée » est fixée sous forme chimique (production primaire brute), le reste étant dépensé dans l'opération de photosynthèse. Près de 60 % de cette énergie chimique est investie dans la synthèse de nouveaux tissus (production primaire nette).

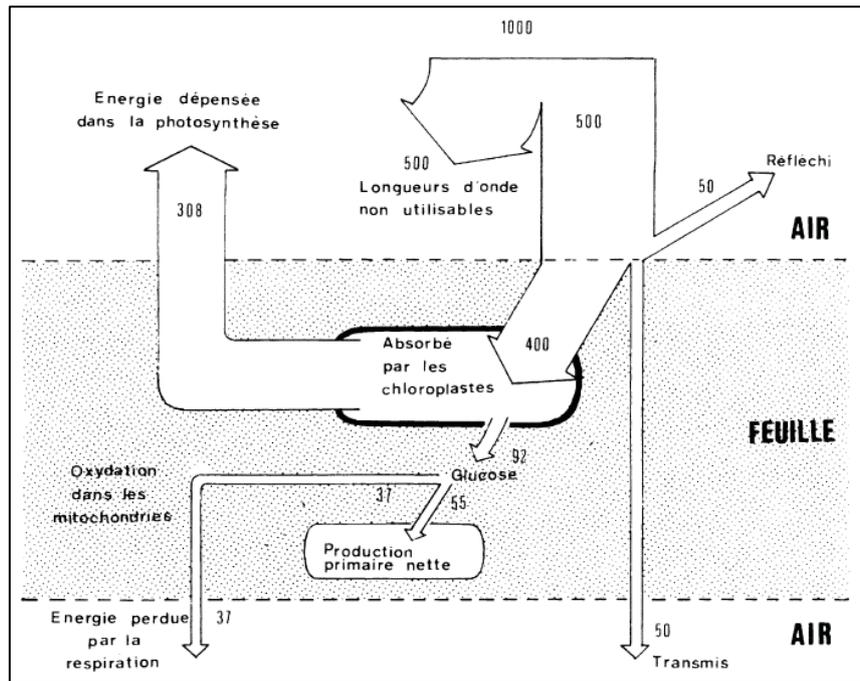


Fig.2. Bilan énergétique d'une plante verte cultivée (d'après Hall, 1979)

Le flux d'énergie qui traverse les écosystèmes dépend de la quantité d'énergie fixée sous forme chimique par les végétaux autotrophes. Cette production primaire est limitée en amont par la quantité de rayonnement solaire capté par les chloroplastes (production primaire brute) et par le rendement de production nette (PPN/PPB).

- **Flux d'énergie au niveau des consommateurs herbivores (C1)**

- Une partie seulement de la production végétale est ingérée par les herbivores qu'on appellera **Partie Ingérée (PI1)**.

- Tout le reste est mis à la disposition des détritivores et décomposeurs à la mort des végétaux. Comme il n'est pas utilisé par les herbivores nous le nommerons **(NU1)**.

- La quantité d'énergie ingérée (**Partie Ingérée (PI1)**) correspond à ce qui est réellement utilisé ou **Assimilé (A1)** par l'herbivore (Par digestion), **plus** ce qui est rejeté (**Non Assimilée (NA1)**) sous forme d'excréments et de déchets : **PI1= A1+ NA1**

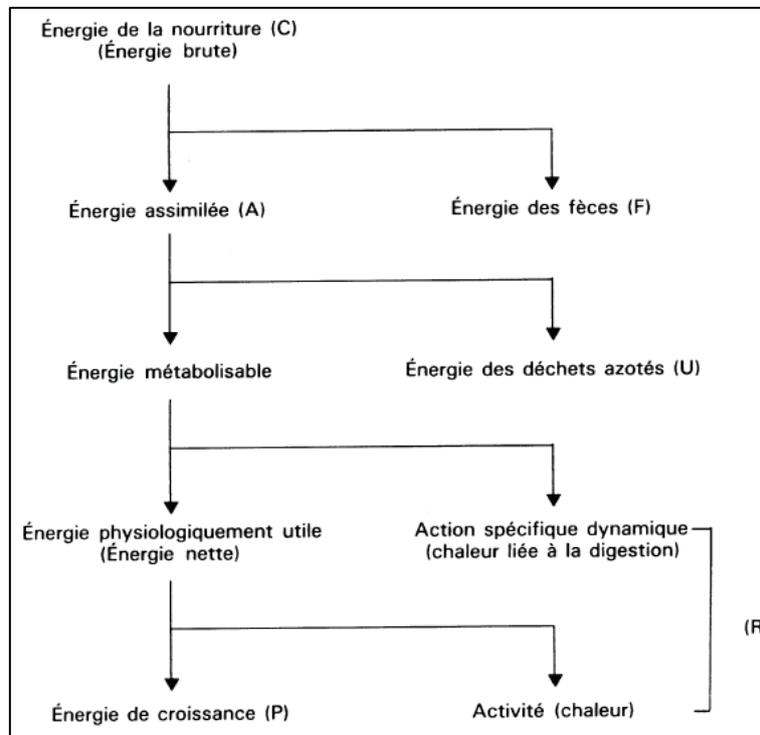
- La fraction assimilée (**A1**) sert d'une part à la **Productivité Secondaire (PS1)** et d'autre part aux dépenses **Respiratoires (R2)** : **A1=PS1+R2**.

Dans le cas des animaux (Fig.3), partant de l'énergie consommée, C (contenue dans les aliments), on distingue ensuite l'énergie assimilée, A (telle que  $A = C - F$ , F étant l'énergie contenue dans les fèces), l'énergie métabolisable ( $A - U$ , U représentant l'équivalent énergétique des déchets

azotés), et l'énergie effectivement investie dans la croissance et la production de gamètes (P). Les différents bilans peuvent se résumer comme suit :

$$C = A + F$$

$$A = P + R + U$$



**Fig.3. Flux et partage de l'énergie chez l'animal**

- **Flux d'énergie au niveau des consommateurs carnivores (C2)**

- Une partie seulement de l'énergie fixée par les consommateurs primaires sera ensuite utilisée pour le fonctionnement des organismes carnivores ou consommateurs secondaires. Nous l'appellerons **(PI2)**.

- Bon nombre de proies mourront de vieillesse et leurs cadavres seront livrés au bon vouloir des décomposeurs **(NU2)**.

- Une partie seulement de la biomasse consommée sera assimilée, soit **(A2)**.

- Tout ce qui sera éliminé par les fèces et les sécrétions diverses correspondra à **(NA2)**.

- Comme dans le niveau précédent, une bonne partie de l'énergie fixée par la digestion va servir au métabolisme des carnivores et sera éliminée sous forme de pertes respiratoires **(R3)**.

- Si (PS2) représente l'énergie gagnée qui s'ajoute à celle de la biomasse existante, le flux au niveau des carnivores est alors le suivant :  $A2 = PS2 + R3$ .

- Le processus se poursuit de la même manière si la chaîne trophique s'allonge à des niveaux de supracarnivores.

Quant aux détritivores et aux décomposeurs, ils interviennent également dans le flux d'énergie qui traverse l'écosystème. Ce sont eux qui récupèrent l'énergie stockée dans tout ce qui n'est pas utilisé (NU1, NU2, NU3...). Ils en tirent tout ce qui est nécessaire à leur métabolisme et à l'accroissement de leur biomasse, et comme les autres consommateurs, perdent de l'énergie par le catabolisme respiratoire ou les fermentations.

Ainsi, du soleil aux consommateurs (1<sup>er</sup>, 2<sup>ème</sup> ou 3<sup>ème</sup> ordre), l'énergie s'écoule de niveau trophique en niveau trophique, diminuant à chaque transfert d'un chaînon à un autre. On parle donc de flux (écoulement) d'énergie. Le flux d'énergie qui traverse un niveau trophique donné correspond à la totalité de l'énergie assimilée à ce niveau, c'est-à-dire à la somme de la productivité nette et des substances perdues par la respiration. Dans le cas des producteurs primaires, ce flux est :

$$PB = PN + R1.$$

Le flux d'énergie qui traverse le niveau trophique des herbivores est :  $A1 = PS1 + R2$ .

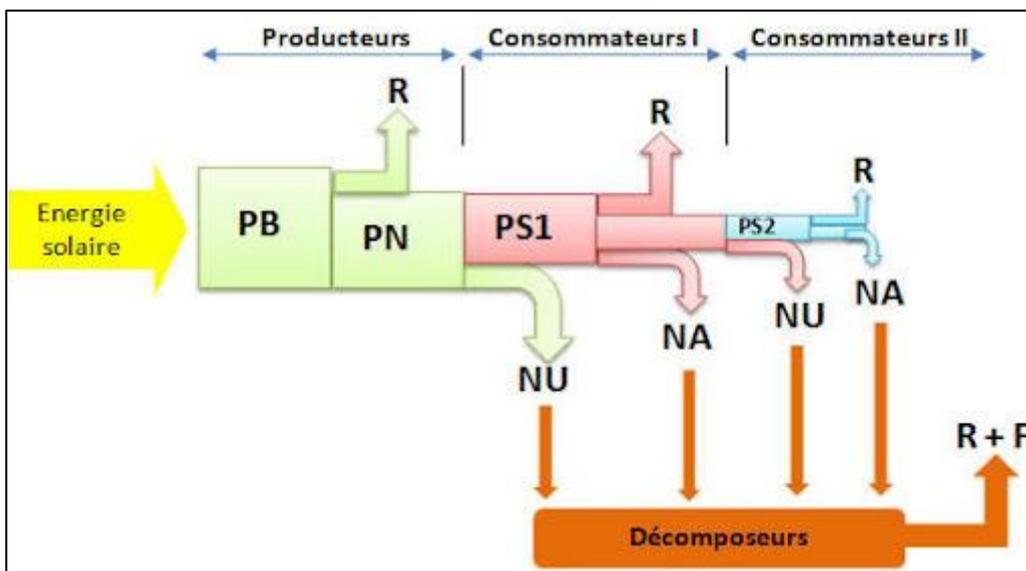


Fig.4. Flux d'énergie à travers un réseau trophique

### 3.1.3.1. Rendements énergétiques

À 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 leur aptitude à réaliser les divers transferts d'énergie de niveau trophique en niveau trophique.

Le rendement énergétique (ou efficience) est défini pour un niveau trophique comme le rapport entre le flux énergétique retenu et le flux entrant, c'est-à-dire le rapport « énergie fixée/ énergie reçue ». C'est le rapport de la production de la population de rang **n** à la production de la population de rang **n-1**. On peut donc caractériser les divers organismes du point de vue bioénergétique par leur aptitude à diminuer ces pertes d'énergie. Cette aptitude est évaluée par les calculs de rendements :

**Rendement écologique (RE) :** De loin le plus intéressant car c'est le seul rendement qui mette en évidence les pertes énergétiques quand on passe d'un niveau alimentaire à un autre. C'est le rapport de la production nette du consommateur à la production nette du niveau trophique consommé. Ce rendement est égal à : **RE= (PS1 /PN) x100 ou (PS2/PS1 x 100)**.

**Rendement (efficience) de consommation ou d'exploitation (RC) :** rapport de l'énergie ingérée à l'énergie disponible (production nette de la proie). C'est à dire le rapport entre l'énergie ingérée par un consommateur et celle qui est contenue dans la nourriture dont il dispose. Pour un prédateur ce sera la part de l'énergie contenue dans une proie qui sera effectivement ingérée. Toute la production nette mise à la disposition du consommateur n'est pas exploitée. Un herbivore n'exploitera pas toute la production nette d'un végétal. Il délaissera par exemple les racines ou les parties ligneuses et préférera les pousses tendres. Un carnivore abandonnera les os et les phanères, qui contiennent pourtant de l'énergie. Ce rendement est égal à : **RC = (I1/PN) X100**.

**Rendement (efficience) d'assimilation (RA) :** rapport de l'énergie assimilée (A) à l'énergie ingérée (C), **RA = (A1 /I1) x100**. Lorsque les aliments sont ingérés par un consommateur, ils sont soumis au cours du transit dans le tractus digestif à des processus mécaniques et chimiques de digestion. Une partie seulement traversera la muqueuse intestinale pour passer dans le sang, ce sont les nutriments. Le reste ne sera pas assimilé et sera éliminé avec les fèces. Le rendement d'assimilation est donc le rapport entre l'énergie assimilée des nutriments et l'énergie ingérée des aliments.

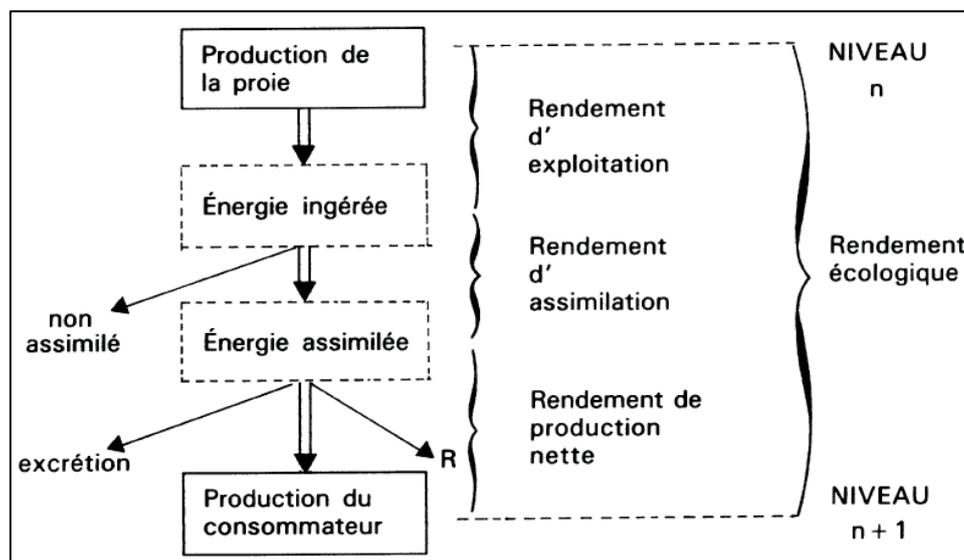
L'efficience ou rendement d'assimilation dépend dans une large mesure de la qualité des aliments consommés. D'une manière générale les nourritures animales sont mieux assimilées que les substances végétales, riches en cellulose et lignine indigestes (Tab.2). Le rendement d'assimilation des prédateurs varie de 60 à 90 %, et les valeurs les plus faibles s'observent chez les insectivores.

**Tab.2. Rendements moyens d'assimilation dans divers populations naturelles (d'après Brafield et Llewellyn, 1982). (Le nombre de populations considérées figure entre parenthèses)**

Groupe	Hétérothermes			Homéothermes	
	Herbivores	Carnivores	Détritivores	Herbivores	Carnivores
A/C	39 % (9)	77 % (2)	38 % (4)	65 % (10)	88 % (4)

L'efficacité d'assimilation des herbivores est en moyenne de 39 % chez les invertébrés étudiés et paraît généralement plus élevée chez les vertébrés homéothermes, variant autour d'une moyenne de 65 %. Il existe toutefois de grandes différences selon le type de végétal ou d'organe de la plante consommé, les valeurs maximales étant observées chez les granivores (A/C = 80 %).

**Rendement (efficacité) de production nette (RPN) :** rapport de la production (P) à l'assimilation (A),  $RPN = (P/A) \times 100$ . Ce rendement intéresse les éleveurs, car il exprime la possibilité pour une espèce de former la plus grande quantité possible de viande à partir d'une quantité donnée d'aliments, vu que tout ce qui est assimilé ne participe pas à l'élaboration de la biomasse du consommateur. Une part importante de la biomasse de l'énergie assimilée ne sera pas fixée car elle est mise à profit pour couvrir les besoins métaboliques qu'exigent la respiration, l'excrétion ou l'homéothermie... Ce rendement est le rapport de la production nette à l'énergie assimilée.



**Fig.5. Définition des principaux types de rendements ou d'efficacité énergétique utilisés en écologie (d'après Ricklefs, 1980)**

### 3.1.3.2. Performances énergétiques et biomasse

Plusieurs auteurs dégagent des relations générales entre les variables du bilan énergétique, difficiles à obtenir mais essentielles (Production P, Assimilation A) et des variables plus accessibles

telles que le poids moyen des individus (W) ou la biomasse moyenne par hectare (B) de la population considérée.

En comparant les performances métaboliques de nombreuses espèces de tailles variées il a été montré qu'il existait, dans chaque groupe zoologique étudié, une bonne relation générale entre le taux métabolique basal, M (énergie temps<sup>-1</sup>) et le poids des individus, W, de forme :

$$M = a W^{0,75}$$

La constante « a » revêt des valeurs distinctes selon les groupes considérés, en fonction des caractéristiques métaboliques propres de ceux-ci. Il était raisonnable de penser que les principales composantes du bilan énergétique des organismes (P, R, A) étaient, elles aussi, une fonction de W. Ceci est confirmé à l'échelle d'une large comparaison interspécifique, qui permet de dégager une fonction puissance  $y = xW^z$ , avec z compris, selon les groupes taxonomiques, entre 0,69 et 0,82 c'est-à-dire proche de 0,75 (Lavigne, 1982). Dans ces conditions le taux de production, rapport de la production à la biomasse moyenne (P/B), devrait être proportionnel à  $W^{-0,25}$ .

À partir d'une centaine de bilans énergétiques suffisamment complets pour autoriser cette recherche, Humphreys (1981) a pu dégager des relations significatives entre la production et l'assimilation d'une part et l'index simple d'autre part :

$$Im = \frac{\text{Biomasse annuelle moyenne (cal } m^{-2})}{(\text{Poids vif maximum en mg})^{0,75}}$$

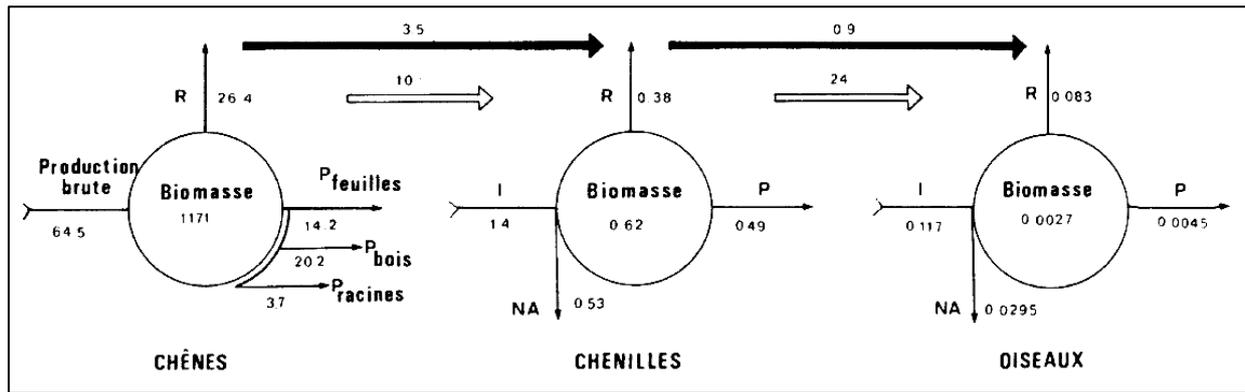
### **3.2. Exemples de flux d'énergie dans les écosystèmes**

Les gammes de biomasse par hectare et de productivité primaire des principaux types d'écosystèmes terrestres et aquatiques sont donnés, avec les valeurs moyennes correspondantes, dans le tableau 3. Les productions les plus élevées sont observées dans les forêts ombrophiles tropicales, les marécages, les récifs coralliens et les herbiers d'algues (PPN moyenne égale ou supérieure à 2 000 g/m<sup>2</sup>/an).

**Tab.3. Biomasse végétale et production primaire nette dans divers types d'écosystèmes (d'après Whittaker et Likens in Ramade, 1981)**

Type d'écosystème	Biomasse en t/ha		Production en g/m <sup>2</sup> /an	
	Gamme	Moyenne	Gamme	Moyenne
Forêts ombrophiles tropicales	60- 800	450	1 000-3 500	2 200
Forêts tropicales caducifoliées	60- 600	350	1 000-2 500	1 600
Forêts tempérées de conifères	60-2 000	350	600-2 500	1 300
Forêts tempérées caducifoliées	60- 600	300	600-2 500	1 200
Forêts boréales (Taïga)	60- 400	200	400-2 000	800
Savanes	2- 150	40	200-2 000	900
Steppes tempérées	2- 50	16	200-1 500	600
Toundra	1- 30	6	10- 400	140
Déserts buissonnants	1- 40	7	10- 250	90
Déserts extrêmes, zones polaires	0- 2	0,2	0- 10	3
Agroécosystèmes	4- 120	10	100-3 500	650
Marécages	30- 500	150	800-3 500	2 000
Lacs et fleuves	0- 1	0,2	100-1 500	250
Océan (au large)		0,03		125
Zones d'Upwelling	0,05- 1	0,2	400-1 000	500
Plateau océanique continental	0,01- 0,4	0,1	200- 600	360
Récifs coralliens et herbiers d'algues	0,4-40	20	500-4 000	2 500
Estuaires	0,1-60	10	200-3 500	1 500

L'énergie emmagasinée sous forme chimique par les végétaux chlorophylliens est devenue utilisable pour les organismes hétérotrophes. Cependant une grande partie de celle-ci sera perdue sous forme de chaleur à chaque transfert de niveau trophique en niveau trophique. L'efficacité d'exploitation, rapport de l'énergie ingérée à l'énergie disponible (production nette de la population-proie), est de 10 % pour les chenilles et de 24 % pour les oiseaux. Le rendement écologique du système, rapport de la production du niveau trophique  $n + 1$  à la production du niveau  $n$  est de 3,5 % entre les feuilles de chênes les chenilles (1,3 % si l'on considère la production totale des chênes) et de 0,9 % entre les chenilles et les oiseaux (Fig. 6).



**Fig.6. Flux d'énergie le long d'une chaîne trophique simple dans la forêt de Niepolomice, Pologne (d'après Medwecka-Kornàs et al., 1974) (Les chiffres sont en kcal. 106.hab<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup>)**

L'ensemble des données disponibles montre que ces résultats ont une valeur assez générale. L'efficacité d'exploitation des consommateurs primaires est presque toujours comprise entre 1 et 10 % dans les écosystèmes terrestres (Tab.4), à l'exception des milieux pâturés par des troupeaux d'herbivores domestiques où elle peut atteindre 65 %. Des valeurs aussi élevées peuvent être trouvées en milieu océanique.

**Tab.4. Exploitation par les consommateurs primaires de la production primaire nette (d'après Wiegert et Owen, 1971 et Ricou, 1978)**

Ecosystème	Caractéristiques	Exploitation en %
Forêts décidues	Arbres	1,5 à 2,5
Champ de 30 ans au Michigan	Lent renouvellement Herbes pérennes	1,1
Marais de Géorgie	Renouvellement moyen Herbacées pérennes	8
Champ de 7 ans en Caroline du Sud	Renouvellement moyen Herbes annuelles	12
Savane africaine	Renouvellement moyen Herbes pérennes	28 à 60
Ranch	Renouvellement rapide Herbes pérennes	(mammifères) 30 à 45 (bovins)
Prairie pâturée de Normandie*	Renouvellement rapide Herbes pérennes	65 (bovins)
Océans	Renouvellement rapide Phytoplancton	6 (invertébrés)
	Renouvellement très rapide	60 à 99

### 3.2.1. Bilan énergétique d'un écosystème forestier

Le bilan d'énergie de la forêt de Hubbard Brook (États-Unis) est illustré dans la figure 07. Le rayonnement solaire reçu par cet écosystème d'érables, de hêtres et de bouleaux est de 1254000 kcal/m<sup>2</sup>/an. De cette énergie incidente, 0,8 % seulement sont fixés par photosynthèse (10400 kcal/m<sup>2</sup>). Plus de la moitié est utilisé pour les besoins métaboliques des plantes dont la production nette est de 4684 kcal/m<sup>2</sup>. Cela correspond à un rendement de 0,4 %. Toutefois, si l'on considère que la période

de croissance de la végétation n'est que de 4 mois et si l'on ne prend pas en compte l'énergie solaire véhiculée par des longueurs d'onde non absorbables par les chloroplastes, le rendement réel de production nette atteint 2 %.

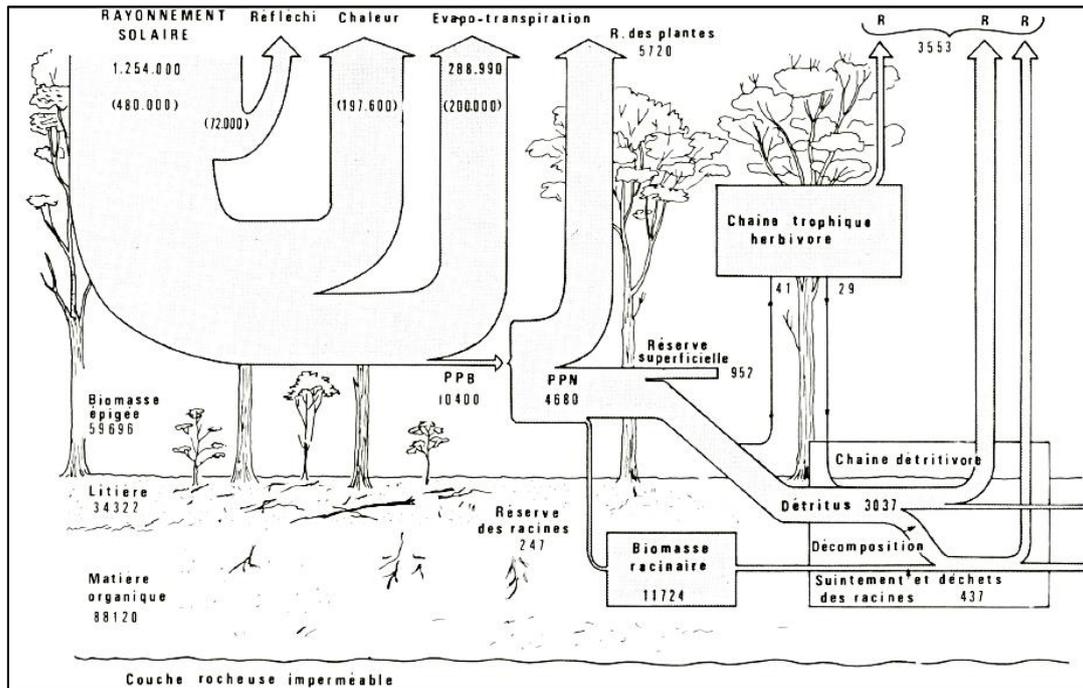
Si la part de rayonnement solaire effectivement converti en matière organique est faible cela ne signifie pas pour autant que le reste soit biologiquement inutile ou perdu. La chaîne produite par une grande partie du rayonnement solaire est nécessaire au déroulement normal des métabolismes et de la photosynthèse elle-même.

En outre, une importante quantité de chaleur (288990 kcal/m<sup>2</sup>/an, c'est-à-dire 23 % environ de l'énergie solaire rayonnée annuellement) est consommée pour l'évapotranspiration de la végétation — évapotranspiration liée au flux d'eau indispensable à la vie et à la croissance de celle-ci.

Sur une production primaire totale de 4680 kcal/m<sup>2</sup>/an, la majeure partie (3481 kcal) entre dans les chaînes des herbivores et des détritivores, le reste étant emmagasiné dans la biomasse végétale (952 kcal/m<sup>2</sup>/an au-dessus du sol, 247 kcal/m<sup>2</sup>/an dans l'appareil racinaire).

En 1970, la biomasse végétale de l'écosystème représentait 71420 kcal/m<sup>2</sup> (dont 59 696 au-dessus du sol). Il faut souligner que la matière organique de la litière forestière et du sol est nettement plus importante, correspondant respectivement à 34322 et 88120 kcal/m<sup>2</sup>. Ces chiffres soulignent l'importance des détritiques dans l'organisation de cette forêt, comme vraisemblablement de la plupart des forêts tempérées.

Les animaux phyllophages consomment entre moins de 1 % la plupart des années et jusqu'à 44 % certaines années (pullulation de la chenille *Heterocampa guttivita*) de la production nette de feuilles de la forêt de Hubbard Brook. En moyenne, c'est 75 % de la PPN qui s'accumule chaque année sur le sol (3505 kcal/m<sup>2</sup>) et entre dans le système détritivore : une partie de cette matière organique est utilisée par les bactéries, les champignons et divers invertébrés tandis qu'une autre vient enrichir les réserves du sol (Fig. 7).



**Fig.7. Bilan d'énergie d'une forêt de feuillus (Hubbard Brook). Les chiffres représentent les apports et les dépenses d'énergie en kcal/m<sup>2</sup>/an (D'après Gosz et al., 1978, simplifié.)**

### 3.2.2. Bilan d'énergie d'une prairie pâturée

Les flux d'énergie, de matière et de nutriments minéraux dans une prairie normande ont été étudiés par Ricou et son équipe (1978). Le rayonnement solaire reçu par la prairie est de 996000 kcal/m<sup>2</sup>/an. La production primaire nette, égale à 7323 kcal/m<sup>2</sup>/an<sup>3</sup> équivaut à 0,7 % de l'énergie solaire. Le troupeau de bovins (3,2 vaches par ha) consomme 3323 kcal/m<sup>2</sup>/an, soit 65,3 % de la production épigée (5 083 kcal/m<sup>2</sup>/an). Une faible fraction de cette production est consommée par les invertébrés phytophages (303 kcal/m<sup>2</sup>/an, soit 5,9 % de la PPN épigée) tandis que le reste va constituer la litière et retourner au sol.

La production secondaire est de 518,6 kcal/m<sup>2</sup>/an, pour les bovins, de 27,6 pour les invertébrés phytophages. Ces valeurs représentent un rendement écologique global, pour les consommateurs primaires, de 10,7 % (par rapport à la seule production épigée). Entre les invertébrés phytophages et les consommateurs secondaires qui s'en nourrissent, le rendement écologique atteint près de 27 % (PS2/PS1 = 7,4 kcal/27,6 kcal).

Les lombrics, dont la densité est en moyenne de 180 individus par m<sup>2</sup>, jouent un rôle important dans le recyclage de la matière organique : ils ingèrent près de 55 % de la production de litière. Le travail de décomposition de la matière organique du sol est finalement réalisé par les bactéries et les champignons qui assurent l'équilibre de la quantité d'humus.

### 3.2.3. Le cas d'écosystèmes aquatiques

Du point de vue bioénergétique le fonctionnement des écosystèmes aquatiques n'est pas différent de celui des écosystèmes terrestres. On résumera ici dans le tableau 5 les principaux éléments du flux énergétique dans un lac du Minnesota, et dans un petit écosystème aquatique de Floride. On remarque la productivité primaire plus forte et les rendements de production nette plus faibles en Floride, en relation sans doute avec la localisation plus méridionale de cet écosystème et ses eaux plus chaudes.

**Tab.5. Comparaison des flux énergétiques pour le lac de Cedar bog, Au Minnesota (Lindeman, 1942) et pour Silver springs, en Floride (Odum, 1957)**

	Cedar Bog Lake	Silver Springs
Rayonnement solaire en kcal/m <sup>2</sup> /an	1 188 720	1 700 000
Production primaire brute en kcal/m <sup>2</sup> /an	1 113	20 810
Rendement photosynthétique en %	0,10	1,20
Rendement de production nette en %		
Producteurs I	79,0	42,4
Consommateurs I	70,3	43,9
Consommateurs II	41,9	18,6
Efficiencé d'exploitation (*) en %		
Consommateurs I	16,8	38,1
Consommateurs II	29,8	27,3
Rendement écologique en %		
Consommateurs I	11,8	16,7
Consommateurs II	12,5	4,9