

Introduction

Lors d'une sortie sur le terrain, il est possible d'observer les différentes espèces qui vivent dans un même milieu et constituent la biocénose de l'écosystème étudié. Ces êtres vivants interagissent les uns avec les autres par l'intermédiaire de relations diverses : prédation, compétition ou encore parasitisme.

On peut aussi faire des mesures de quelques paramètres physico-chimiques sur le terrain étudié comme le pH et la nature du sol, les facteurs climatiques : température, précipitations, altitude, exposition. Ces paramètres physico-chimiques constituent le biotope de l'écosystème. Ils sont relativement homogènes.

Des interactions existent entre les êtres vivants et les facteurs physico-chimiques, qu'ils soient climatiques ou liés à la nature du sol. Chaque constituant de l'écosystème dépend de ses autres constituants, y compris du sol, de l'eau et de l'air, dont on ne peut les dissocier ; on peut parler d'interactions bio-géo-physico-chimiques.

Ex : la nature du sol conditionne la présence de certaines espèces. Pour une même altitude, une même exposition, la présence de fougères n'est observable que sur sol acide.

Inversement, la présence de certaines espèces peut modifier certains facteurs du biotope. **Ex :** une forêt limite la vitesse du vent ou encore les amplitudes thermiques.

Des relations complexes s'établissent donc entre biotope et biocénose.

0. 1. Nature d'un écosystème

La notion d'écosystème est complexe puisqu'aucune taille référentielle prédéfinie ne peut nous servir de repère.

Chaque espèce est inféodée à un écosystème qui lui est spécifique, mais cette spécificité peut être stricte ou élargie. Au sein d'un écosystème, chaque être vivant joue un rôle qui lui est propre mais complémentaire de ceux que jouent les autres espèces avoisinantes.

L'écosystème est formé d'un ensemble cohérent et équilibré capable d'autorégulation, il est comparable à un super organisme plus ou moins autonome.

Cependant, un écosystème n'est pas un milieu complètement fermé, il dépend aussi des autres écosystèmes qui l'entourent et avec lesquels il échange de la matière, grâce au vent, aux eaux de ruissellement et aux animaux de passage, c'est un système ouvert dans la mesure où il perd en permanence de l'énergie et de la matière.

0. 2. Constituants d'un écosystème

Un écosystème naturel est constitué d'un biotope et d'une biocénose. Son fonctionnement d'ensemble est permis par la productivité primaire qui, dans les écosystèmes continentaux, repose sur la photosynthèse des plantes vertes.

Chaque constituant de l'écosystème dépend de ses autres constituants, y compris du sol, de l'eau et de l'air, dont on ne peut les dissocier. Le milieu inerte représente le biotope, et les êtres vivants constituent la biocénose ; l'ensemble biotope/biocénose formant l'écosystème.

Le biotope englobe tout ce qui est inerte ou plutôt inorganique (non lié à la vie) ; par opposition, la biocénose comprend tous les êtres vivants (organique).

0. 2. 1. Biotope : il comprend la matière inerte et l'énergie (lumineuse et chimique) ; la matière (substances inertes d'origine minérale ou organique) circule en boucle dans l'écosystème (selon des cycles bio-géo-chimiques plus ou moins complexes), quant à l'énergie, elle, le traverse en flux continu et perdu.

0. 2. 2. Biocénose : On classe les différents éléments biocénotiques en fonction du rôle écologique qu'ils jouent dans leur écosystème ; ainsi, nous aurons des producteurs, des consommateurs et des décomposeurs. Ces trois catégories d'organismes s'unissent entre eux par des liens d'ordre alimentaire. Ces relations forment des séquences, où chaque individu mange le précédent et est mangé par celui qui le suit ; on parle de chaîne alimentaire.

Ex : Un papillon se nourrit du nectar des fleurs. Une libellule vient capturer un papillon pour le manger. Une grenouille attrape une libellule pour la manger. Un brochet attrape une grenouille pour la manger.

0. 3. Flux de la matière

À la base du réseau trophique se trouvent les producteurs primaires qui constituent la biomasse végétale, c'est-à-dire la masse de tous les individus présents à un instant ; les végétaux verts via la photosynthèse convertissent l'énergie solaire pour produire des molécules organiques à partir de matières minérales puisées dans le sol d'une part (eau et sels minéraux) et dans l'atmosphère d'autre part (dioxyde de carbone).

Cette matière végétale est consommée par les phytophages ou herbivores, eux-mêmes consommés par les zoophages ou carnivores. Herbivores et carnivores se nourrissent de matière organique pour fabriquer leur propre matière vivante.

Enfin, les décomposeurs se nourrissent des restes des êtres vivants et transforment la matière organique en matière minérale alors réutilisable par les producteurs primaires.

0. 4. Flux d'énergie

La matière organique fabriquée par les organismes d'un niveau trophique a quatre destinées différentes :

- Une partie sert au fonctionnement de l'organisme et est perdue sous forme de CO_2 et d'eau au cours de la respiration cellulaire.

- Une autre partie est représentée par les excréments, feuilles mortes, cadavres, elle est dégradée et recyclée par l'action des décomposeurs.
- Une partie sert à la croissance de la biomasse des organismes.
- Enfin une dernière partie est consommée par les organismes du niveau trophique supérieur.

1. Premières définitions (approfondissement)

L'écologie sert à étudier les êtres vivants dans leur milieu naturel (science de l'habitat), cette définition a évolué vers l'étude des interactions entre les organismes vivants et le milieu où ils vivent, et des organismes vivants entre eux, dans les conditions naturelles ou anthropisées. L'autoécologie concerne les réponses biologiques des espèces aux caractères physico-chimiques de l'environnement, en fonction de leurs physiologies propres et de leurs adaptations potentielles¹ ; au début il s'agissait d'expliquer la répartition des espèces en fonction du milieu à toutes les échelles de l'observation (micro-répartition jusqu'aux répartitions planétaires), ensuite il a fallu introduire pour l'explication de la répartition, la présence d'autres espèces dans le voisinage. Les espèces interagissent entre elles : relations proies – prédateurs, compétitions, facilitations ou inhibition, par lesquelles les populations se contrôlent mutuellement.

Des espèces servent d'aliments, de supports ou d'abris à d'autres espèces, des espèces interviennent dans le processus de la reproduction d'autres espèces. On est conduit à la synécologie. On ajoute encore que les populations ou les associations modifient le milieu physique (en consolidant ou en ameublissant leur support physique) favorisant l'installation d'autres espèces.

On aboutit au paradigme² d'un système d'interactions entre les ensembles d'espèces associées à leur milieu physique relayant³ la description des relations des espèces individuelles avec leur milieu. Ce système est appelé écosystème.

Le milieu physico-chimique dans lequel se développe un écosystème est appelé un biotope. La population est l'ensemble des individus d'une même espèce rapprochés dans l'espace et se reproduisant entre eux. On nomme peuplement l'ensemble des populations mono-spécifiques occupant en commun un biotope, si on veut mettre l'accent sur les interactions liant les populations entre elles on utilise le terme association d'espèces, communauté ou biocénose.

On a souvent avancé l'équation : « écosystème = biocénose + biotope ». Cette formulation peut être contestable car le signe « + » évoque une addition ou une juxtaposition, au lieu d'un

¹ Aptitude susceptible d'être développée.

² EN GRAMMAIRE mot donné comme modèle pour une conjugaison ou une déclinaison (forme particulière de présentation).

³ Retransmettant.

système interactif agissant entre tous les éléments de l'un et de l'autre sous – systèmes. On remplace la formulation précédente par : « écosystème = biocénose \otimes^4 biotope » ou même « écosystème = biocénose \otimes biotope \otimes biocénose ». Cette formulation introduit à la fois les interactions entre les diverses espèces, entre ces espèces et les divers éléments du biotope (Figure 1). De cet ensemble d'interaction complexe et très structuré, émerge des propriétés globales n'étant possédées en propre par aucun élément interactif isolément (le concept « d'émergence » se trouve au cœur de la théorie générale des systèmes).

Flux d'énergie et productivité des écosystèmes

1. Biomasse

On appelle biomasse (B) l'abondance des organismes présents dans l'écosystème au moment de l'observation ; on peut l'exprimer en nombre d'individus (densité), en poids (de préférence poids sec), en contenu d'énergie (calories), par unité de surface⁵.

A cette biomasse s'ajoutent des cadavres, qui, au niveau des phytocénoses terrestres, sont surtout des organes morts encore attachés aux plantes vivantes (bois mort « sur pied » dans les forêts, « mulch » de feuilles mortes dans les prairies) : on peut parler alors de nécromasse (N) (Kestemont, 1970). Enfin, au niveau du sol de l'écosystème peut s'accumuler de la matière morte, formée de la litière (L) des organes morts (feuilles, écales, branches, inflorescences, etc.), qui se décompose plus ou moins fortement en une masse noire, l'humus (H) ; à ceci s'ajoute la litière des racines mortes dans le sol.

Pour certains auteurs, la biomasse est l'ensemble de toute la matière organique, vivante ou morte, comprise dans l'écosystème. Il est préférable alors de parler de *matière organique totale de l'écosystème* (MOT) :

$$\text{MOT} = \text{B} + \text{N} + \text{L} + \text{H}.$$

Tout cet ensemble constitue la matière organique morte MOM.

La biomasse végétale (phytomasse) est d'une mesure plus fréquente et plus facile que la biomasse animale (zoomasse).

⁴ Produit tensoriel : tableau des interactions de chaque élément d'un des ensembles avec chaque élément de l'autre ;

⁵ Bien que l'on puisse en discuter interminablement, il semble que l'on doive considérer que la biomasse comporte la minéralomasse des cendres : il n'y aurait pas de vie sans bioéléments. Cependant, pour exprimer avec précision la quantité de matière organique produite, il convient de retirer la minéralomasse de la biomasse. Le concept de bioorganomasse (masse de matière organique des individus vivants) s'avère dans certains cas nécessaire.

La mesure de la phytomasse aérienne se fait par simple récolte de la végétation sur une surface déterminée ; le poids frais est transformé en poids sec par dessiccation à 85°C (ou à 105°C) ; le poids sec est ramené à l'unité de surface. La technique est particulièrement facile (fauchage) pour des végétations basses (prairies, landes, végétations cryptogamiques).

Pour des végétations arbustives ou forestières, la récolte intégrale est souvent trop consommatrice de temps pour être réalisable. On utilise une méthode d'analyse de dimensions dont les principes sont appliqués depuis longtemps par les forestiers lors du cubage des peuplements forestiers équiennes⁶ (tables de production, voir DELVAUX, 1971).

Le paramètre de base, véritable providence des écologistes, est le DBH, diamètre du tronc à 1,30m de hauteur (diameter breast heigh : diamètre à hauteur de poitrine) ; toutes les valeurs importantes de biomasse (tronc, branches, feuilles, etc.) sont, pour chaque arbre d'une forêt, proportionnelles à son DBH.

Il suffit de mesurer et de peser (en les découpant en catégories de diamètres déterminés, si l'on désire étudier les cycles des éléments minéraux) une quinzaine d'individus choisis dans toute l'amplitude de variation de la population étudiée, pour obtenir des courbes où l'on peut lire ensuite la caractéristique recherchée de chaque individu de la population (biomasse totale, biomasse des troncs, des branches, des feuilles, etc.) pour autant que l'on connaisse son DBH.

Il suffit donc de faire l'inventaire de la population étudiée en ce qui concerne le DBH de tous les individus qui la composent.

Cette méthode allométrique est plus précise que celle de l'arbre moyen, qui consiste à établir, sur l'inventaire, la catégorie d'arbres présentant les dimensions les plus moyennes et à couper et peser un de ces arbres, en multipliant ensuite la phytomasse obtenu par le nombre total d'arbres par unité de surface.

La phytomasse, exprimée en poids sec, peut être transformée en kcal par l'utilisation de coefficients déterminés.

Les organes souterrains doivent être déterrés, et la mesure de leur biomasse est longue et difficile.

⁶ Peuplement forestier composé d'arbre de même âge.

2. Productivité

La vitesse de production de la biomasse est la productivité. La productivité primaire est la vitesse avec laquelle l'énergie est emmagasinée par l'activité photosynthétique des producteurs (plantes vertes), sous forme de matières organiques pouvant constituer un incrément ou être utilisées comme aliments par les consommateurs.

On réserve le terme de productivité secondaire à la biomasse produite par les consommateurs ou les décomposeurs, détritivores⁷ ou parasites.

La phytocénose productrice ou système producteur de l'écosystème se compose :

- d'un système photosynthétique composé des organes assimilateurs qui, dans un écosystème terrestre, sont principalement les feuilles (F) ;
- d'un système non photosynthétique (tige, racines, organes de réserves, etc...), (NF).

On appelle productivité brute (PB) le produit de la photosynthèse totale du système photosynthétique (assimilation totale), y compris les assimilats brûlés dans la respiration de maintenance du système (RMF = respiration de maintenance des feuilles). La quantité de matière organique assimilée exportable vers le système non photosynthétique :

$PB - RMF = PS$, est la productivité de surplus.

Cette productivité de surplus, transloquée⁸ des feuilles vers le système non photosynthétique, doit assurer :

- la maintenance des organes NF existants,
- la construction des organes nouveaux,
- l'élaboration et le stockage de matières de réserve.

La maintenance des organes existants (tiges, racines) exige de l'énergie respiratoire, et une partie de PS est ainsi consommée sous forme de respiration de maintenance du système non photosynthétique (RMnF).

Il subsiste ainsi :

$PS - RMnF = PNA$.

Pour servir aux croissances nouvelles.

⁷ Se dit d'une espèce vivante qui se nourrit de débris animaux et végétaux. Synonyme de décomposeur.

⁸ Déplacée d'un endroit à un autre.

PNA, productivité nette d'assimilats, ne servira pas intégralement à ces croissances nouvelles : une partie fournira l'énergie respiratoire nécessaire à la construction d'organes nouveaux ou de matières de réserves nouvelles ; cette respiration de construction (RC) doit donc être déduite ; pour finir :

$$PN_1 = PNA - RC.$$

PN_1 productivité primaire nette (ou photosynthèse apparente) est la somme de tous les tissus formés pendant l'unité de temps choisie, et de toutes les matières nouvellement emmagasinées dans tous les organes.

C'est donc la vitesse de stockage, dans la phytocénose, de la matière organique formée en surplus de celle qui est perdue par la respiration.

$$PN_1 = PB - (RMF + RMnF + RC).$$

On peut désigner par RA (respiration des autotrophes) l'ensemble des pertes par respiration de la phytocénose productrice :

$$RA = RMF + RMnF + RC.$$

On obtient ainsi une formule simple :

$$PN_1 = PB - RA.$$

La productivité primaire nette est facile à mesurer à partir de mesures de biomasses.

La productivité nette (vitesse de production) peut être obtenue en mesurant la biomasse à deux époques successives t_1 et t_2 . Si, pendant cette période, la biomasse initiale B_a devient B_n , et si aucune perte par mortalité ou consommation ne s'est produite dans le système, on aura :

$$PN_1 = \frac{B_n - B_a}{t_2 - t_1}$$

Si on choisit $t_2 - t_1$ comme l'unité de temps, on a :

$$PN_1 = B_n - B_a = \Delta B.$$

C'est à dire que, en principe, la productivité primaire nette est égale à l'augmentation de biomasse.

Hélas, il est rare qu'entre t_1 et t_2 , une mortalité et une consommation d'organes ne produisent une perte de biomasse. De sorte que, le plus souvent, on a :

$$PN_1 > \Delta B.$$

La perte de biomasse est l'ensemble de ce qui est mort M (que l'on peut souvent estimer par la chute de litière L) et de ce qui a été consommé par les herbivores C, auquel, on doit le cas échéant ajouter ce qui a été exporté du système : Ex (sous forme de pollen, hydrocarbure volatils, foin, troncs d'arbres, etc.).

Ainsi :

$$PN_1 = \Delta B + M + C + Ex.$$

Les mesures de productivité primaire nette se font en pesant des récoltes. La mesure de la productivité brute se fait par des méthodes plus physiologiques mesurant l'O₂ dégagé ou le CO₂ absorbé par la photosynthèse, par unité de surface assimilatrice (volume s'il s'agit de plancton⁹). Une mesure indirecte de la productivité brute s'obtient par la mesure de la respiration des divers organes dans des respiromètres munis d'absorbants de CO₂ (à KOH) ; par sommation, on obtient RA ; on mesure également PN₁ par pesée :
 $RA + RN_1 = PB.$

⁹ Ensemble des animaux et végétaux flottant passivement dans les milieux aquatiques. (On distingue le plancton végétal, ou phytoplancton, et le plancton animal, ou zooplancton.)