

Claude Faurie
Christiane Ferra
Paul Médori
Jean Dévaux
Jean-Louis Hemptinne

6^e édition

Écologie

Approche
scientifique
et pratique



Editions
TEC
& **DOC**

Lavoisier

Première partie

*Les écosystèmes :
organisation, fonctionnement,
approche pratique*



(cliché Faurie)

Filet à plancton utilisé par J. Dévaux pour l'étude du lac Pavin.

Comment fonctionne un écosystème ?

1

1. Notion d'écosystème

La notion d'écosystème est née de notre esprit cartésien, qui nous conduit à subdiviser tout système complexe, en l'occurrence la planète, en sous ensembles d'apparence homogène. Nous identifions ainsi les systèmes forêt, prairie, lacs, rivières, océans... Pourtant, parmi ceux-ci, beaucoup ne présentent pas le caractère d'homogénéité que nous leur attribuons (rivières et océans par exemple).

Le terme présente toutefois un intérêt conceptuel évident, dans la mesure où il nous est impossible, d'un point de vue pratique, d'étudier globalement l'ensemble du globe terrestre.

1.1. Définitions préliminaires

Dans tout système naturel, il est possible de distinguer deux grandes composantes :

- un ensemble de conditions physiques et chimiques, relativement homogènes sur une aire géographique donnée, à un instant t (les conditions climatiques, par exemple, variant bien évidemment selon les heures de la journée et des saisons), qui constitue le **biotope** ;
- un certain nombre d'êtres vivants peuplant ce biotope – Bactéries, Champignons, végétaux, animaux – que nous nommerons **biocénose**.

Pour l'écologie, l'unité de base de cet ensemble est constituée par la **population**, celle-ci étant définie comme l'ensemble des organismes appartenant à la même espèce. Nous nommerons **peuplement**, l'ensemble des populations. Il existe une certaine ambiguïté entre les termes de peuplement et de biocénose. En fait, l'usage courant a consacré le terme de biocénose pour définir la totalité des organismes peuplant un biotope, celui de peuplement étant additionné d'un qualificatif qui précise la nature des espèces considérées. On parle ainsi du peuplement de Mammifères herbivores, de Poacées, de Poissons ichtyophages...

1.2. L'écosystème – un réseau d'interactions

Partant de ces définitions, nous pourrions être tentés, comme l'ont fait de nombreux auteurs depuis Tansley (1935), de définir l'écosystème par l'équation suivante :

$$\text{Écosystème} = \text{Biotope} + \text{Biocénose}$$

Cette formulation apparaît aujourd'hui comme totalement erronée. Pour s'en persuader, prenons l'exemple, volontairement caricatural, d'un parc zoologique d'Europe du Nord.

Grâce à la mise en place d'une station météorologique, nous pouvons disposer, tout au long de l'année, de données relatives aux conditions climatiques : vitesse et direction du vent, température de l'air, pluviométrie... Celles-ci constituent autant de paramètres du biotope, que nous qualifierons de paramètres abiotiques, car ils ne sont pas influencés par les êtres vivants peuplant le système. Forts de ces mesures, nous constatons que, la température en hiver est de $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$, que le vent y souffle à 100 km/h et que les précipitations s'effectuent durant plusieurs mois sous forme de neige.

Munis d'un guide de détermination de la faune, nous pourrions identifier sans peine dans ce parc les espèces suivantes : Hyènes, Antilopes, Girafes, Éléphants, Lions et autres Rhinocéros...

Est-ce à dire que sur une aire géographique où il fait $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ et où il neige l'hiver vivent régulièrement les animaux précités, alors que nous n'observons pour eux aucune migration saisonnière ? Bien évidemment non !

En fait, l'erreur introduite par l'équation précédemment mentionnée provient du signe mathématique $+$. Depuis que nous avons appris à compter, nous connaissons ce signe et savons que $1 + 1 = 2$. Or tel n'est pas le cas dans **un écosystème qui ne doit pas être réduit à la simple addition d'un biotope et d'une biocénose**.

Dans le cas d'un parc zoologique, nous savons très bien que ces animaux, pour la plupart d'origine africaine, ne subsistent que grâce à l'intervention de l'homme. Le gérant

les place en hiver dans des abris chauffés et les nourrit artificiellement toute l'année. Comme le fait remarquer Margalef, si on ouvrait les cages d'un zoo, la biocénose serait très rapidement simplifiée, se limitant à un dernier Lion obèse d'avoir trop mangé, mais destiné à mourir de faim, et à un Rhinocéros car... il est immangeable !

Livrée à elle-même, la biocénose d'un parc zoologique n'est pas viable, à la différence d'une biocénose naturelle. Or la seule différence entre les deux types de communautés réside dans l'apport artificiel de matière (nourriture) et d'énergie (calorifique et chimique) par l'homme dans le cas d'un zoo. Dans un milieu naturel, les biocénoses n'ont à leur disposition que l'énergie solaire et les ressources alimentaires locales.

C'est grâce à l'instauration de multiples interactions, détaillées dans la suite de ce manuel, entre biotope et biocénose, et au sein de la biocénose entre organismes, que se met en place un **système fonctionnel** ou **écosystème** pouvant être décrit dans la figure 1.

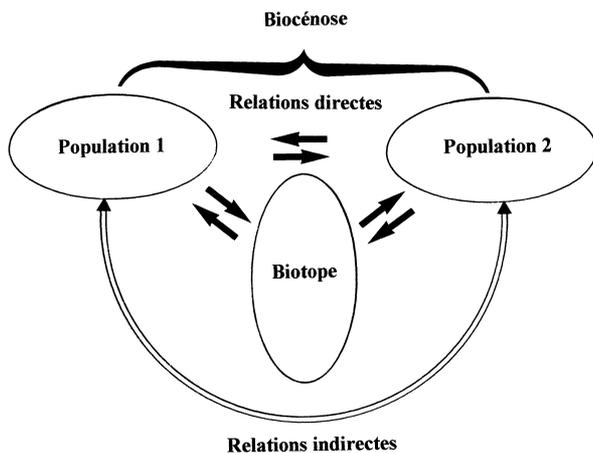


Figure 1 ■ Schéma du fonctionnement d'un écosystème (d'après Frontier et Pichod-Viale).

1.3. Notion d'écocomplexes

Cette notion de **réseau fonctionnel d'interactions** se retrouve, en fait, à tous les niveaux d'organisation de la matière vivante. Une cellule n'est pas la simple addition de macromolécules ; un organisme la somme de cellules ou d'organes ; une population la seule juxtaposition d'individus n'ayant aucune relation entre eux ni avec les populations avoisinantes.

L'écosystème n'est d'ailleurs pas le plus haut niveau d'intégration connu dans la nature. Les écosystèmes sont en effet très largement interdépendants. À titre d'exemple, envisageons le cas d'un lac, écosystème d'eau stagnante et le bassin-versant qui l'entoure. Sur ce dernier, il est possible de distinguer deux types d'écosystèmes :

- des écosystèmes terrestres (prairies, forêts, landes...);
- un ou des écosystèmes aquatiques d'eau courante (une ou plusieurs rivières affluentes).

Comme nous le détaillerons ultérieurement dans le chapitre 4, le développement de la biocénose lacustre est, comme dans tout système naturel, largement dépendant de la quantité de végétaux. Ces organismes se développent par photosynthèse. Leur croissance est régulée par la teneur des eaux en éléments minéraux dont la plupart (azote, phosphore, silice...) sont apportées au lac par le ruissellement. Les eaux de pluies, dissolvent en effet les roches et les sols du bassin-versant. Le développement de la biocénose lacustre est donc très largement conditionné par les apports de matière en provenance des écosystèmes voisins.

Ces échanges ne sont toutefois pas à sens unique, en effet :

- nombre d'organismes qui, au stade adulte, appartiennent à la biocénose des écosystèmes terrestres du bassin-versant (Insectes, Batraciens...) présentent une phase larvaire qui se développe dans le lac ;

- à l'opposé, certaines populations de la biocénose terrestre tirent une large part de leur alimentation de l'exploitation d'organismes aquatiques (Oiseaux migrateurs ichtyophages, Loutres, Couleuvres...).



Libellule.

Il existe donc entre le lac et son bassin-versant tout un réseau d'interactions fonctionnelles (figure 2). « Cet assemblage d'écosystèmes interdépendants ayant entre eux des échanges de matière et d'organismes vivants sont dénommés des **écocomplexes** » (Blandin et Lamotte, 1988).

En fait, par le biais des mouvements d'air et d'eau engendrés par les processus physiques que nous détaillerons plus loin, et grâce aux déplacements dont sont capables la plupart des êtres vivants (migrations, transport de pollen, de graines et de fruits), tous les écosystèmes sont en interrelation étroite au sein d'un très vaste ensemble appelé **Biosphère**.

Celle-ci peut être définie comme l'espace de la planète renfermant l'ensemble des êtres vivants et dans lequel la vie est possible en permanence. Ce terme recouvre donc, partiellement, les trois grands compartiments qui composent la terre : la lithosphère, l'hydrosphère et l'atmosphère.

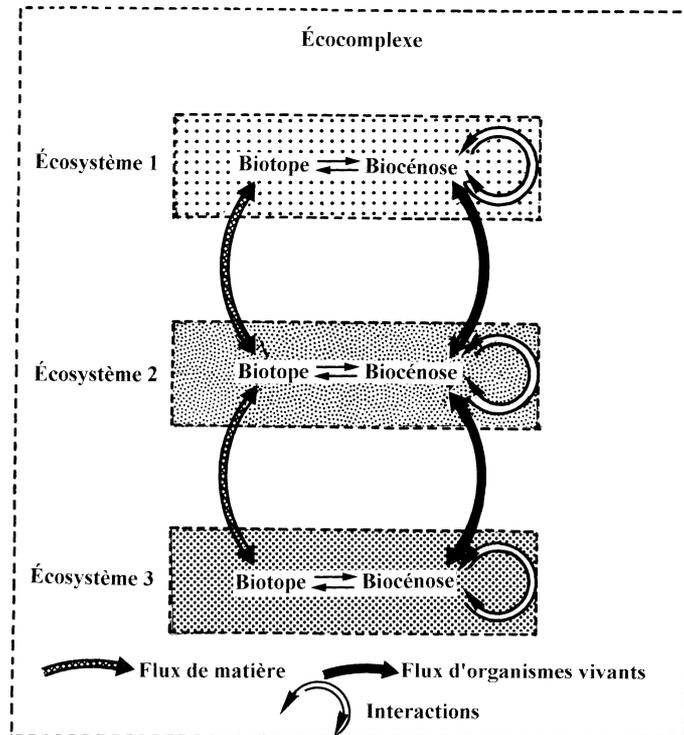


Figure 2 ■ Représentation schématique d'un écocomplexe (d'après Blandin et Lamotte, 1988).

« Les divers écosystèmes qui se répartissent sur un territoire ne sont pas totalement indépendants les uns des autres... Les interactions entre écosystèmes n'en existent pas moins en ce qui concerne les facteurs physiques et chimiques... De la même façon, beaucoup d'espèces ne sont pas limitées à un seul écosystème et leur vie peut exiger des milieux différents plus ou moins distants... Sur chaque territoire, il existe un assemblage d'écosystèmes interdépendants, ayant entre eux des échanges de matière et d'organismes vivants... De tels assemblages d'écosystèmes s'appellent des écocomplexes ».

phère (Ramade, Dictionnaire encyclopédique de l'écologie, 1993).

2. Principales caractéristiques des systèmes naturels

2.1. Notion de système

Ainsi que nous l'avons indiqué précédemment, un écosystème doit être considéré comme un réseau fonctionnel d'interactions entre ses composantes. En cela, il constitue un système, sujet d'étude de la systémique. Cette discipline s'attache à comprendre en quoi les propriétés d'un ensemble sont très différentes de la somme des propriétés de chacun des éléments qui la composent.

Pour comprendre cette particularité des systèmes, prenons un exemple très schématique. Des études de physiologie végétale, menées en laboratoire, peuvent permettre de déterminer la vitesse de croissance de la Carotte. Il suffit pour cela d'analyser la teneur du sol en eau et en éléments nutritifs (azote, phosphore, potassium...), la température ambiante, l'éclairage et la photopériode. De la même façon, des études de physiologie animales, effectuées sur le Lapin nous conduiront à tout connaître de la nutrition, de la reproduction et du métabolisme de ce Mammifère Lagomorphe.

Imaginons que nous placions un couple de Lapins dans un enclos extérieur relativement vaste, quelques centaines de m², planté de Carottes. Compte tenu des caractéristiques physico-chimiques du sol et des conditions météorologiques, le physiologiste végétal, fort de ses connaissances de laboratoire, va émettre des hypothèses quant à l'importance du développement des Carottes. De la même façon, connaissant les conditions climatiques et la quantité de Carottes, donc l'importance de la ressource alimentaire disponible, à un instant t, le physiologiste animal va prédire quel sera l'accroissement pondéral de chacun des deux Lapins ainsi que la fécondité du couple.

L'observation, à l'échelle de quelques années (temps t + 1), aussi bien de la quantité des Carottes que de celles des Lapins, montrera rapidement aux deux spécialistes que leurs pronostics, basés sur leurs connaissances acquises en laboratoire, sont totalement erronés. La mise en contact, dans l'enclos, des deux entités que sont la nourriture (Carotte) et le consommateur (Lapin) a initié un nouveau niveau d'interactions (le prélèvement pour la consommation) qui modifie toutes les données du problème.

Bien qu'irréaliste et caricatural, cet exemple permet d'illustrer les trois grandes propriétés qui caractérisent les systèmes, propriétés résumées comme suit par Frontier et Pichod-Viale (1991) : dépendance des éléments entre eux, globalité de l'écosystème, réaction de l'ensemble sur les éléments.

2.1.1. Interdépendance des éléments

En se multipliant, les Lapins consomment de plus en plus de Carottes. À un certain niveau de densité, leur prélèvement devient supérieur aux capacités de reproduction du végétal. Ceci s'accompagne :

- d'une diminution de l'effectif des Carottes alors, qu'*a priori*, toutes les conditions nécessaires à leur développement sont réunies ;
- d'une sous-alimentation du Mammifère entraînant, chez nombre d'individus, des déséquilibres métaboliques, une diminution de la fécondité et, éventuellement, une importante mortalité.

2.1.2. Propriétés globales des écosystèmes

Les nouvelles interactions créées par la mise en contact de la source de nourriture avec son consommateur, dans d'autres cas d'une proie avec son prédateur, conduisent à l'apparition d'une nouvelle entité. Celle-ci présente des propriétés globales non prévues, que la connaissance des propriétés de chacune des composantes ne permettait pas d'envisager. D'où le désappointement de nos deux physiologistes !

2.1.3. Réaction de l'ensemble sur les éléments constitutifs

Il est clair, à partir de notre exemple, que les propriétés d'un élément sont fondamentalement différentes selon que cet élément est isolé, ce qui est d'ailleurs impossible dans les conditions naturelles, ou qu'il est inclus dans un système. Nous pourrions à l'image de Clément résumer l'ensemble de ces interactions par les trois mots « **Action, Coaction, Réaction** ».

2.2. Organisation des systèmes naturels

L'analyse des systèmes démontre, dans la plupart des cas, que chacun de ses éléments est, en lui-même, un système et qu'il appartient, de plus, à un système plus vaste et plus complexe.

Dans notre exemple précédent, la Carotte doit être considérée comme un système composé de macromolécules, d'organites, de cellules, d'organes... Ce système fait lui-même partie d'un ensemble plus vaste englobant les conditions abiotiques du sol (granulométrie, teneur en eau, en éléments nutritifs...). Il peut même contribuer, par son activité métabolique, à modifier ce dernier (assimilation d'eau, d'éléments nutritifs, excréments racinaires entraînant localement des variations de pH...). L'ensemble de ces caractéristiques est, par ailleurs, largement influencé par les conditions climatiques, la prédation, les excréments animales, la décomposition des cadavres végétaux et animaux...

Nous en arrivons donc à un système de type « poupées russes » où chaque élément est inclus dans un système plus vaste, lui-même en relation avec d'autres systèmes complexes.

2.3. Aspect thermodynamique

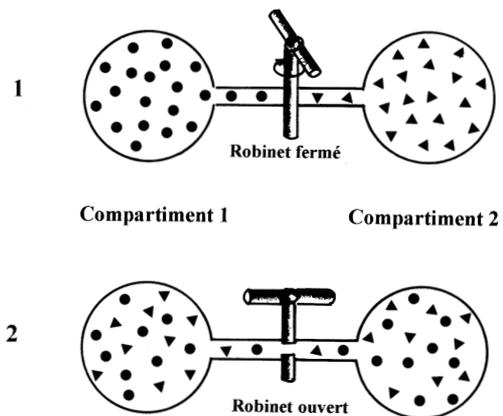
Nous ne détaillerons pas ici cet aspect très complexe du fonctionnement des écosystèmes. Il est toutefois indispensable d'évoquer l'originalité de certains systèmes dont font partie tous les systèmes naturels.

La thermodynamique est une discipline de la physique s'attachant à l'étude des relations existant entre les réactions qui s'exercent entre les composés et la quantité de chaleur que ces réactions mettent en jeu. On parle de réactions exothermiques lorsqu'elles dégagent de la chaleur et de réactions endothermiques lorsqu'elles en consomment. Les différentes lois régissant ces relations ont été établies à la fin du XIX^e siècle et au début du XX^e siècle à partir de l'étude des phénomènes au sein de récipients clos et isolés de tout apport énergétique.

Le second principe de la thermodynamique nous enseigne que dans les systèmes chimiques en équilibre, les structures et les différences ont spontanément tendance à s'estomper.

Ce principe peut être illustré de manière simple par l'expérience suivante (figure 3). Soit deux ballons contenant chacun un gaz de nature différente reliés entre eux par un tube muni d'un robinet. Tant que le robinet est fermé, les deux systèmes sont distincts et différents de par la nature des molécules qu'ils contiennent. Si nous ouvrons le robinet nous constatons que, par diffusion, il y a passage d'une part des molécules gazeuses d'un ballon à l'autre et homogénéisation des concentrations de chacun des deux gaz au sein des récipients. Les différences de composition chimique entre les deux ballons s'estompent et finissent par disparaître. Dans chacun des deux récipients le mélange gazeux devient homogène, la répartition des molécules étant celle qui est statistiquement la plus probable.

Il en va tout autrement dans les systèmes naturels (êtres vivants, mais également biotope avec lequel ils sont en interaction permanente). Ceux-ci sont traversés en permanence par un flux d'énergie et de matière qui les maintiennent très éloignés de l'équilibre thermodynamique et autorisent la création de structures complexes.



- 1 Les deux compartiments différents sont séparés (robinet fermé)
- 2 Mélange par homogénéisation entre les deux compartiments mis en contact

Figure 3 ■ Illustration du second principe de la thermodynamique (d'après *Alpha encyclopédie*).

Bien qu'il existe de nombreuses formes d'énergie indispensables au fonctionnement des écosystèmes, cette caractéristique peut être illustrée par l'utilisation, par les végétaux, du flux énergétique solaire. L'activité photosynthétique, propre aux organismes chlorophylliens, est un processus métabolique, entraînant la fixation momentanée d'une partie de l'énergie lumineuse reçue sous forme de liaisons chimiques.

Cette activité métabolique est indispensable, non seulement à la survie du végétal, mais également à sa croissance avec différenciation de structures multiples (racines, tronc, branches, tiges, feuilles). L'énergie chimique que nous récupérons lorsque nous faisons un feu de bois, sera, dans la nature, transmise en partie aux herbivores qui l'utiliseront pour leur propre métabolisme. Ce nouveau stockage d'énergie sera ensuite utilisé par les carnivores...

Il existe donc bien un flux d'énergie et de matière traversant l'ensemble de la biocénose. Ce flux est à l'origine de la création de très nombreuses structures. Toute étude d'écosystème doit donc s'orienter vers une connaissance satisfaisante de l'importance de ces flux ainsi que des voies de transferts.

3. Flux d'énergie et fonctionnement des écosystèmes

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.

3.1. Énergie solaire

3.1.1. Spectre des longueurs d'onde du rayonnement solaire

Les radiations solaires parvenant à la limite supérieure de l'atmosphère ont des longueurs d'onde comprises entre 10^{-4} μm et plusieurs kilomètres. Cependant 99 % de l'énergie est véhiculée par des longueurs d'onde comprises entre 0,2 et 4 μm , 42 % l'étant par la partie visible du spectre lumineux dont les longueurs d'onde sont comprises entre 0,38 et 0,75 μm .

3.1.2. Énergie incidente

Mesurée au sommet de l'atmosphère, la quantité d'énergie incidente est, en moyenne, de 350 W/m^2 , soit $7,2 \times 10^6$ calories/ m^2 /jour, soit 30×10^6 Joules/ m^2 /jour (sachant que $1 \text{ W} = 1 \text{ J/seconde}$). Deux raisons font qu'une part importante de cette énergie ne parvient pas jusqu'au sol.

La première résulte du fait que les rayons ultraviolets (UV), dont la longueur d'onde est comprise entre 0,2 et 0,38 μm , sont pratiquement tous absorbés par la couche d'ozone (O_3) située à 25 km d'altitude. Bien que ces UV ne représentent que 9 % de l'énergie totale, les photons qui

leur sont associés sont de très haute énergie et altèrent les molécules organiques. C'est pourquoi, s'ils parvenaient en totalité à la surface de la terre, toute vie serait impossible. Ces UV étant absorbés lors de la traversée de quelques mm d'eau, il est vraisemblable que c'est la raison pour laquelle la vie est apparue dans le milieu aquatique. Cette couche d'ozone, très mince, formée grâce à la production d'oxygène par les organismes photosynthétiques aquatiques du précambrien (Algues et certaines Bactéries) a permis l'apparition de la vie dans les écosystèmes terrestres.

La seconde c'est que les molécules de l'air, les poussières, les aérosols et les gouttes d'eau composant les nuages en absorbent ou en diffusent dans toutes les directions une quantité importante.

En moyenne, les valeurs variant beaucoup selon les latitudes, 50 % seulement de l'énergie lumineuse mesurée au sommet de l'atmosphère parviennent à la surface de la planète.

L'énergie reçue est en grande partie :

- soit réfléchi par la surface réceptrice, cette fraction constituant l'*albédo* ;
- soit absorbée par cette surface.

Les rayonnements infrarouges (IR), de longueurs d'ondes comprises entre 0,75 et 4 μm , sont particulièrement absorbés par l'eau qu'ils ne peuvent traverser que sur quelques centimètres. Cela entraîne trois conséquences :

- un échauffement du milieu récepteur induisant une évaporation de l'eau ;
- l'apparition de mouvements d'air et d'eau en raison d'une inégale répartition de ces élévations de température en fonction de latitude et de la saison ;
- l'émission d'un rayonnement par les surfaces et particules réceptrices.

Ce rayonnement est en général de longueurs d'onde plus longues (10 à 15 μm) que celles ayant été absorbées. Ces infrarouges, dénommés thermiques, sont très rapidement absorbés par les gouttelettes d'eau des nuages et le dioxyde de carbone de l'air. Cette absorption entraîne un échauffement de l'atmosphère connu sous le nom d'effet de serre.

L'apport moyen d'énergie varie de $80\text{-}90 \text{ W/m}^2$ aux pôles à $200\text{-}290 \text{ W/m}^2$ dans les régions équatoriales soit de $7,6 \times 10^6 \text{ J/m}^2$ à $17,3 \times 10^6 \text{ J/m}^2$.

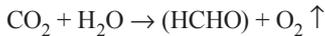
3.2. Rôles biologiques de l'énergie lumineuse

3.2.1. La photosynthèse

Nous n'étudierons pas ici le mécanisme de ce processus physiologique qui sera développé au début du chapitre 3. Néanmoins, pour comprendre le rôle biologique de l'énergie lumineuse, il nous faut dès maintenant préciser quelques notions indispensables.

Dans la biosphère, la plus grande partie des êtres vivants *autotrophes*, c'est-à-dire capables de synthétiser eux-mêmes leur matière organique à partir d'éléments minéraux et d'un apport énergétique, sont des végétaux. Grâce à leur chlorophylle, ces organismes captent de

l'énergie solaire en réalisant une réaction catalytique dont l'équation globale très simplifiée est la suivante :



Le terme (HCHO) représente l'élément de base d'un glucide. Au sens chimique du terme, cette oxydoréduction nécessite l'apport de 468 kJ par mole (12 g) de carbone assimilé (ou 44 g de dioxyde de carbone) et (32 g) de dioxygène dégagé. Nous verrons plus loin comment s'effectue la conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique, momentanément stockée dans la matière vivante.

La chlorophylle n'utilise toutefois pas la totalité de l'énergie solaire parvenant à la surface de la planète. Globalement, les radiations utilisables par la photosynthèse ne représentent que 21 % du flux radiatif total parvenant à la surface de la terre.

La lumière blanche, visible à nos yeux, émise par une source lumineuse, soleil ou lampe électrique, est composée d'un spectre de plusieurs radiations dont les longueurs d'onde varient de 0,38 à 0,75 μm . En interposant un prisme sur un faisceau lumineux, on décompose la lumière blanche en un spectre de radiations qui sont celles observées dans un arc-en-ciel : violet, indigo, bleu, vert, jaune, orangé, rouge. Toutes ces radiations n'ont pas la même efficacité vis-à-vis de la photosynthèse.

3.2.1.1. Spectre d'absorption de la chlorophylle

Réalisons un montage expérimental simple. Interposons une petite cuve à faces parallèles contenant une solution de chlorophylle brute sur le faisceau d'une lumière blanche. Plaçons ensuite un prisme sur le trajet du faisceau qui sort de la cuve. Nous constatons alors que le spectre des longueurs d'onde qui ont traversé la cuve n'est pas complet. L'absorption est essentiellement concentrée dans les parties bleues, de 0,38 à 0,44 μm , avec un maximum à 0,43 μm et dans les parties rouges du spectre, de 0,62 à 0,68 μm avec un maximum pour 0,63 μm . Les longueurs d'onde correspondant au jaune et surtout au vert ne sont donc pratiquement pas absorbées et traversent les feuilles sans être arrêtées par les chloroplastes. C'est pour cette raison que les végétaux apparaissent à notre vue de couleur verte dominante (*figure 4*).

En fait, si la chlorophylle est bien le seul pigment à réaliser le processus de la photosynthèse, l'absorption de l'énergie lumineuse est favorisée par d'autres pigments. Les cellules végétales, comme nous le montrerons au chapitre 3 en réalisant une chromatographie, contiennent, outre la chlorophylle, des carotènes, des xanthines, des xanthophylles... qui diffèrent suivant le groupe systématique végétal.

Ces pigments exercent un rôle de « réflecteur » en transmettant par résonance à la chlorophylle une part de l'énergie qu'ils ont eux-mêmes captée. Cela conduit à des spectres d'absorptions réels, pour certaines cellules végétales, qui diffèrent de celui de la chlorophylle brute de la *figure 4*. Ainsi, le spectre d'absorption d'Algues *in vivo* (*figure 5*) montre un accroissement de l'utilisation des rayonnements situés dans le bleu comparativement à celle observée pour la partie rouge du spectre. La plupart des

pigments accessoires captent l'énergie associée au rayonnement de courtes longueurs d'onde.

3.2.1.2. Spectre d'action de la chlorophylle

Plaçons dans un cristalliseur plein d'eau des Élodées sous un entonnoir de verre. Le but est de récupérer et de comptabiliser la quantité de dioxygène dégagée dans le tube par ces plantes aquatiques. Pour ce faire, éclairons les Élodées avec un faisceau lumineux sur le trajet duquel nous interposerons successivement des filtres colorés correspondant aux radiations du spectre de la lumière blanche.

Comptons alors les bulles d'oxygène rejetées pendant le même temps avec chaque filtre coloré. Nous constatons logiquement que c'est avec les radiations qui ont été absorbées par la chlorophylle que nous avons le maximum d'efficacité de la photosynthèse, matérialisée par un maximum de bulles. Cela correspond aux longueurs d'ondes situées dans les 630 $\text{m}\mu$, soit 0,63 μm pour les radiations rouges et dans les 430 $\text{m}\mu$, soit 0,43 μm pour les radiations bleues. Les radiations vertes traversent purement et simplement la chlorophylle sans « travailler ». Ceci reste en fait très général et en réalité le spectre d'action de la chlorophylle varie selon les organes et l'âge de la plante.

3.2.2. Adaptation des végétaux à l'énergie lumineuse incidente

Si l'apport énergétique du flux radiatif solaire est indispensable à la réalisation du processus photosynthétique, celui-ci n'est pas d'autant plus intense que la quantité d'énergie est importante.

Pour tout végétal, l'activité photosynthétique s'intensifie avec l'augmentation de l'énergie lumineuse reçue jusqu'à un seuil d'intensité optimale (I_{opt}) au-delà duquel la photosynthèse diminue en raison d'un phénomène de photo-inhibition (*figure 6*).

Les multiples expériences réalisées en ce domaine démontrent que les valeurs de I_{opt} varient considérablement selon les espèces. Nous montrerons plus loin comment il est possible d'établir un gradient d'exigences en énergie incidente, depuis les plantes d'ombre jusqu'aux plantes de lumière, et pourquoi cette particularité est à l'origine de la distribution spatiale et temporelle des essences végétales.

3.2.3. Rythmes d'éclairement et activité biologique

La lumière n'exerce pas uniquement une influence sur les êtres vivants par son intensité ou sa qualité. Elle intervient également par sa périodicité énergétique ou *photopériode*. Nous étudierons plus loin l'influence de ce dernier paramètre sur le comportement et la physiologie des êtres vivants, ce qui est le sujet de la **chronobiologie**.

L'activité des animaux ou des plantes à l'égard de l'énergie lumineuse reçue en un point de la planète obéit à ces rythmes. Selon la durée des cycles biologiques concernés, nous distinguerons plusieurs catégories de rythmes.

Les plus courts sont les **rythmes journaliers**.

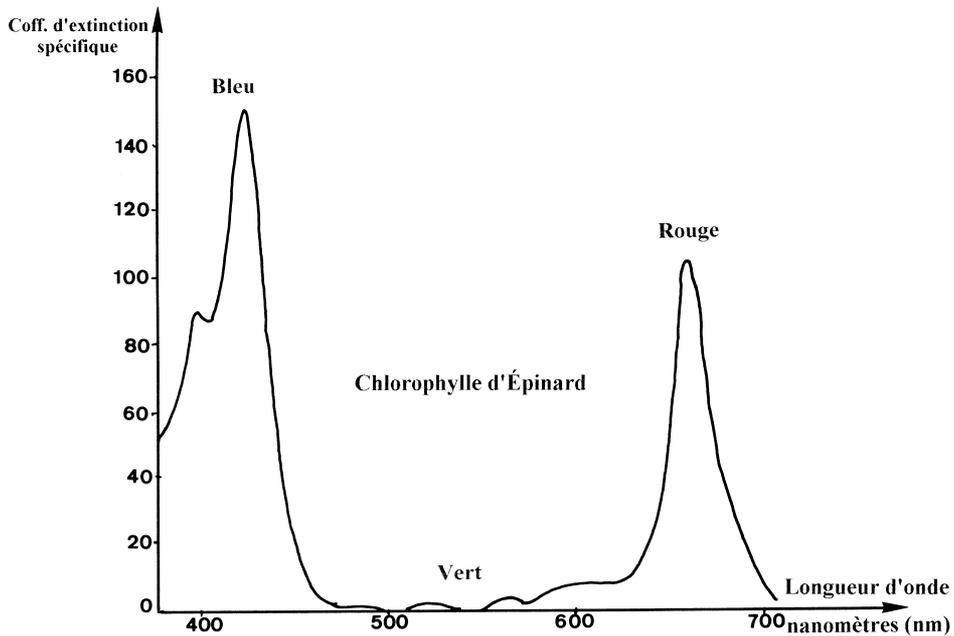


Figure 4 ■ Spectre d'absorption de la chlorophylle brute.

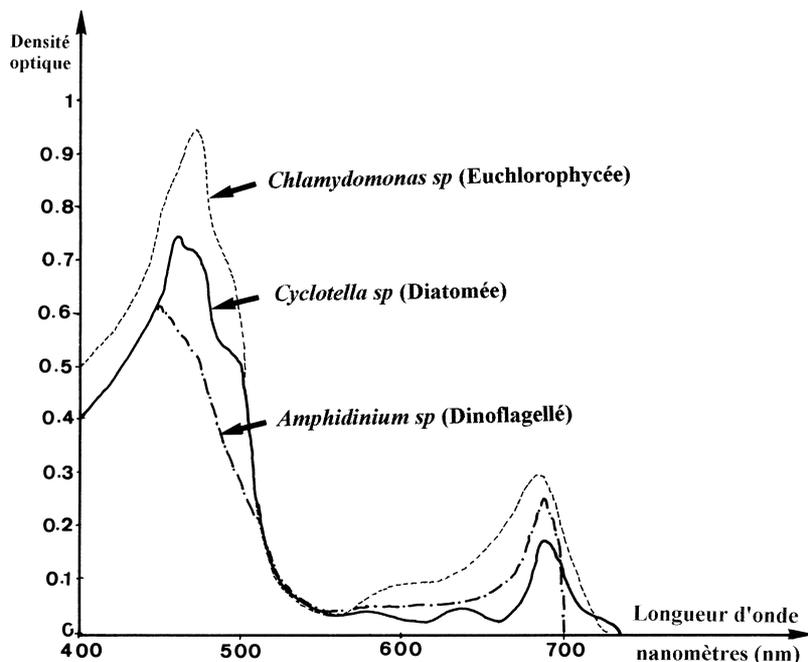


Figure 5 ■ Spectre d'absorption d'Algues planctoniques *in vivo* (d'après Yentsch, 1960) in Dévaux J, 1977 *Dynamique des populations phytoplanctoniques dans deux lacs du Massif Central*.

– Ils peuvent être *circadiens*, lorsqu'ils obéissent à une périodicité de 24 h, comme par exemple l'alternance de l'activité et du sommeil. Dans ce cas ils persistent même si on place les individus dans des conditions photopériodiques différentes. Par exemple, si l'on élève des Moutons dans une bergerie éclairée en permanence, leur activité continue à s'exercer comme s'ils étaient placés dans des conditions naturelles.

– Ils peuvent être *nycthéméraux* lorsqu'ils sont liés à l'alternance des jours et des nuits. La plupart des espèces

dans les conditions naturelles présentent une alternance activité/repos réglée sur un rythme journalier, comme si leur organisme obéissait à une sorte d'horloge biologique bien réglée. Dans les écosystèmes aquatiques, cette rythmicité circadienne de l'activité métabolique des organismes constitue un paramètre fonctionnel de première importance.

D'autres sont plus longs, comme les **rythmes saisonniers** ou les **rythmes annuels**. Ces rythmes déclenchent de nombreux phénomènes physiologiques : floraison des

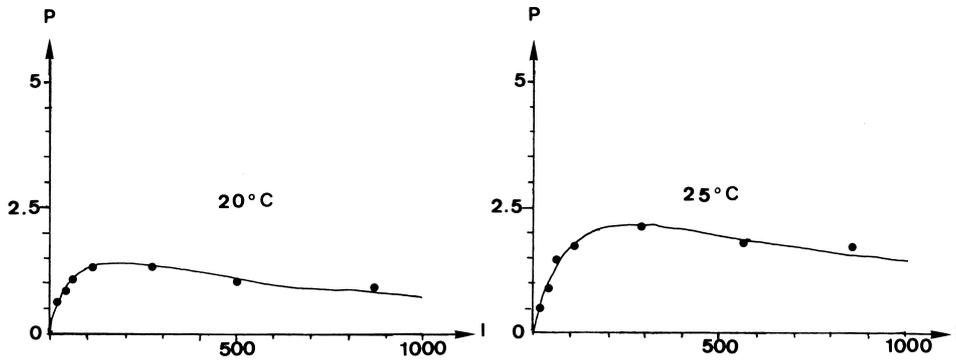


Figure 6 ■ Relation Intensité lumineuse (I en $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}^1$) et température – Activité photosynthétique (P en mg de carbone assimilé par heure et par mg de chlorophylle), par m^3 d'eau pour l'Algue *Fragilaria crotonensis*.

plantes, diapause de nombreux Invertébrés, hibernation des Vertébrés, reproduction des Oiseaux, des Poissons et de certains Mammifères, migrations animales...

3.3. L'énergie auxiliaire

Lorsque nous avons indiqué que la synthèse d'une mole d'élément de base d'un glucide par voie photosynthétique demandait un apport de 468 kjoules, nous ne considérons que la seule énergie nécessaire à cette biosynthèse.

Or, si la plante ne recevait que ce seul apport énergétique, elle serait dans l'incapacité totale de synthétiser sa matière organique. En fait, d'autres quantités d'énergie, ne transitant pas par la matière organique sont tout aussi indispensables au fonctionnement des écosystèmes. Nous ne présenterons pas ici toutes les formes d'énergie auxiliaire impliquées dans la bonne marche des systèmes naturels. Nous démontrerons simplement leur rôle essentiel à partir de quelques exemples.

3.3.1. Transport de matière

3.3.1.1. Photosynthèse des plantes terrestres

L'équation globale de la photosynthèse donnée antérieurement est volontairement extrêmement simplifiée, les végétaux n'étant pas composés que de glucides. Pour qu'une plante se développe, elle doit disposer non seulement de lumière mais aussi d'éléments minéraux : azote, phosphore, potassium, calcium, magnésium...

Pour être utilisés par le végétal, ces éléments doivent être dissous dans l'eau, interstitielle du sol sous forme de solutions salines, puis après absorption racinaire, être véhiculés jusqu'aux feuilles, où ils sont intégrés dans la matière organique par la photosynthèse. Chez les plantes, dont certaines atteignent plusieurs dizaines de mètres de hauteur, il n'y a pas de « cœur » pour pomper la sève brute. La montée de celle-ci dans les vaisseaux du bois s'effectue par une succion de l'eau du sol, suite à la transpiration réalisée au niveau des feuilles (figure 7).

La nature et l'importance de l'énergie impliquée dans le processus de succion de la solution saline du sol peuvent être

démonstrées à partir d'un exemple emprunté à Frontier et Pichod-Viale (1991). Depuis de nombreuses années, les agronomes ont établi la notion de coefficient transpiratoire. Il s'agit de la quantité d'eau qui doit traverser la plante pour qu'elle synthétise une quantité donnée de matière organique.

Il est classiquement admis que la production de 20 t de matière fraîche végétale par hectare de prairie nécessite un apport de 2000 t d'eau. Le coefficient transpiratoire est alors de $2000/20 = 100$.

Si nous estimons, conformément à l'équation globale de la photosynthèse, que la composition de la matière végétale est (HCHO), le carbone représente environ 40 % du poids sec (poids après dessiccation) d'une Graminée. Comme ces plantes contiennent 80 % d'eau, ce poids sec ne représente que 20 % du poids frais. La teneur en carbone du végétal frais est donc de $0,40 \times 0,20$ (40 % de 20 %) = 0,08, soit 8 %. Une Graminée contient donc 0,08 g de carbone par gramme de poids frais.

Le coefficient transpiratoire étant de 100, il faut donc 100 g d'eau transpirée pour permettre l'assimilation de 0,08 g de carbone par la plante. Ceci conduit à calculer que, pour l'incorporation de 1 g de carbone dans la matière végétale, il faut $100/0,08 = 1250$ g d'eau.

La quantité d'eau transpirée représente donc, en terme de masse, 1250 fois la quantité de carbone fixé. Toutefois, comme nous le détaillerons ultérieurement, il s'agit d'un calcul très théorique, le carbone considéré ici étant celui retrouvé dans la plante lors de la récolte. En fait, le végétal a fixé environ 2 fois plus de carbone. 50 % ont été perdus dans le milieu extérieur, durant la vie de la plante, par respiration et excrétion de molécules organiques. L'eau transpirée représente donc $1250/2 = 625$ fois la masse de carbone assimilé par voie photosynthétique pendant la même période.

D'un point de vue énergétique, nous savons que l'activité photosynthétique demande un apport de 470 joules pour 12 g de carbone assimilé. L'incorporation de 12 g de carbone dans la matière organique végétale s'accompagne donc de l'évaporation de $12 \times 625 = 7500$ g d'eau. Sachant que l'évaporation de 1 g d'eau demande un apport de chaleur de 2,26 joules, l'énergie nécessaire à l'évaporation des 7500 g d'eau sera donc de $7500 \times 2,26 = 17$ kilojoules.

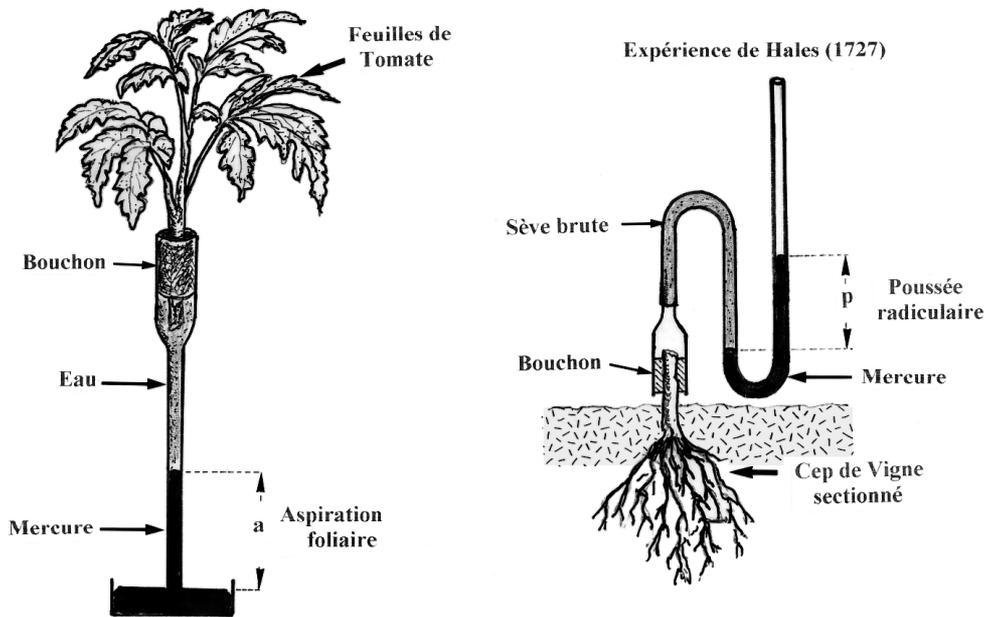


Figure 7 ■ Expériences simples montrant l'aspiration foliaire et la poussée radiculaire.

Il apparaît ainsi que l'incorporation dans la matière végétale de 12 g de carbone nécessite un apport énergétique de :

- 470 joules pour la seule réaction photosynthétique ;
- 17 kilojoules pour l'évaporation de la quantité d'eau indispensable à la montée de la sève brute.

La plante utilise donc 17/0,47, soit environ 36 fois plus d'énergie pour transpirer, donc pour faire parvenir aux feuilles les éléments minéraux indispensables à ses biosynthèses, que pour la réaction photosynthétique proprement dite. Cette énergie, non prise en compte dans le bilan énergétique des réactions métaboliques, est totalement indispensable au fonctionnement du système.

L'évaporation de l'eau, au niveau des feuilles, est initiée par l'échauffement local, c'est-à-dire par un processus d'ordre purement physique. Cet échauffement est essentiellement lié à l'absorption préférentielle des rayonnements infrarouges par les gouttelettes d'eau transpirées. Ces longueurs d'onde transmettent 48 % du flux énergétique solaire global, alors que les rayonnements utilisés par la réaction photosynthétique n'en représentent que 21 %. Cela fait un rapport de l'ordre de 2 entre les deux groupes de longueurs d'onde. On voit qu'en fait, le système utilise les infrarouges de manière beaucoup plus efficace que la partie visible du spectre lumineux.

Par ailleurs, le processus d'évapotranspiration d'eau par les végétaux, que nous venons d'évoquer, ne pourrait perdurer s'il n'y avait renouvellement de l'air au contact des feuilles. En effet, il apparaîtrait, très rapidement, à l'interface feuille-atmosphère :

- une saturation de l'air en vapeur d'eau bloquant toute évaporation supplémentaire, donc toute montée de sève brute ;

- une saturation en oxygène provenant de la photosynthèse, ce qui inhiberait la poursuite de ce processus métabolique ;

- un épuisement du dioxyde de carbone de l'air, source de carbone indispensable à la réalisation des biosynthèses.

Le vent arrache les molécules d'eau à la surface des feuilles et permet l'évacuation de l'oxygène produit et un apport de dioxyde de carbone. Il constitue également une énergie auxiliaire indispensable au métabolisme des plantes. Aucune vie ne serait possible dans un biotope où l'air ne serait pas renouvelé !

3.3.1.2. Fonctionnement des écosystèmes aquatiques

Un écosystème lacustre reçoit de son bassin-versant, par le biais d'une ou plusieurs rivières affluentes, des eaux de drainage, de ruissellement et de percolation. Ces eaux se sont enrichies en éléments minéraux indispensables à la synthèse de matière organique par les végétaux aquatiques. Ceux-ci sont essentiellement des êtres unicellulaires (Protistes) chlorophylliens en suspension dans l'eau constituant le phytoplancton.

Il se développe dans la zone superficielle de la colonne d'eau. Sa distribution varie, suivant les écosystèmes, de quelques mètres à près de 100 m, pourvu que la quantité d'énergie lumineuse soit suffisante pour la photosynthèse.

En été, la faible pluviométrie réduit considérablement les apports exogènes d'éléments minéraux. Comme les Protistes sont placés dans des conditions lumineuses très favorables, ils utilisent très rapidement les éléments minéraux dissous. De ce fait, la biosynthèse de matière organique par voie photosynthétique devrait devenir extrêmement faible,

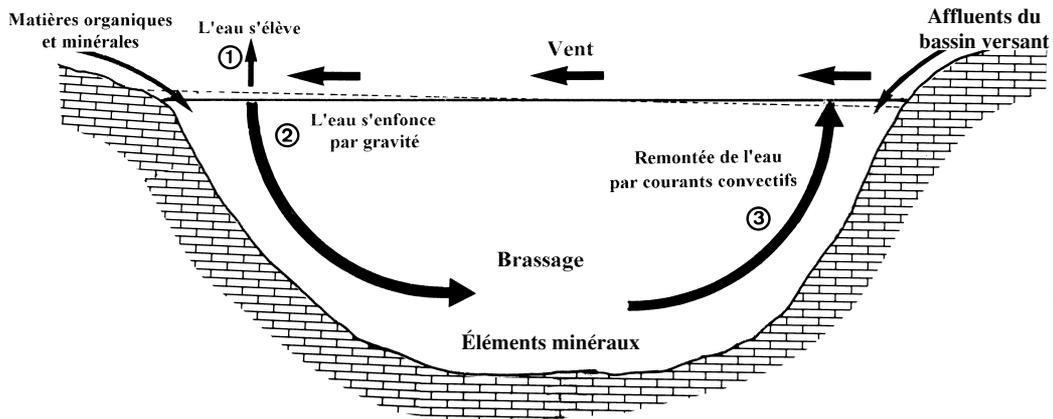


Figure 8 ■ Brassage de l'eau dans un lac en période hivernale.

voire nulle, puisqu'il n'y a plus d'apport de sels minéraux par le bassin-versant. Cette éventualité ne se présente pour tant pas, voici pourquoi (figure 8).

Pour des raisons que nous évoquerons au chapitre 4, il existe un stock important d'éléments minéraux dans la zone profonde des lacs ou de l'océan. Comme cette zone ne reçoit pas de lumière, la photosynthèse y est impossible. Ces éléments sont toutefois susceptibles d'être remontés, en toute saison, dans la zone éclairée grâce à des apports d'énergie d'ordre cinétique, c'est-à-dire des énergies véhiculées par des mouvements de fluides (air et eau).

Le plus perceptible pour l'observateur est l'énergie cinétique du vent. Chacun peut remarquer qu'en soufflant sur un bol de café pour refroidir le liquide, il est possible de le faire déborder alors que le récipient est placé sur une surface horizontale. Cela signifie que la surface du liquide n'est plus, elle, horizontale. C'est donc que l'énergie créée par le souffle pousse le liquide, cette poussée étant due au frottement entre l'air déplacé et le liquide.

Il en est de même pour les lacs sur lesquels le vent engendré par les différences locales de pression atmosphérique, pousse l'eau superficielle. Celle-ci a alors tendance à « monter » sur la rive opposée à la source d'énergie. Ne pouvant s'élever très haut, pour de simples raisons de pesanteur, l'eau de surface va s'enfoncer. Elle crée ainsi un courant descendant qui va immédiatement initier la naissance d'un contre courant ascendant depuis une zone dont la profondeur est dépendante de l'intensité de l'énergie cinétique éolienne.

Ceci entraîne l'apparition de mouvements convectifs provoquant la remontée, dans la couche superficielle éclairée, d'eaux profondes riches en éléments minéraux. Ainsi, l'activité photosynthétique va être stimulée en période estivale, malgré l'absence d'apports minéraux par le bassin-versant.

La figure 9, inspirée de **Mortimer**, 1975, qui compare la genèse des ondes stationnaires dans un lac entre l'été et l'hiver apporte des éléments de compréhension intéressants. Dans les deux cas, il y a intervention du vent.

En hiver, à l'exception de la période éventuelle de prise en glace, la colonne d'eau est homéotherme et présente une

isodensité sur toute sa hauteur. Dès que le vent souffle, il pousse les eaux de surface qui vont plonger en profondeur, créant un contre courant ascendant. Ce dernier fait remonter en surface les eaux profondes, riches en éléments nutritifs accumulés au fond. À l'arrêt du vent, les oscillations de la surface se poursuivent, tout en s'atténuant. Ceci conduit à une homogénéisation totale de la composition chimique des eaux sur toute la hauteur de la colonne.

En été, en revanche, les eaux de surface sont plus chaudes, donc moins denses que les eaux de profondeur, ce qui entretient une stratification thermique. Ces deux masses d'eau sont séparées par une zone de quelques mètres d'épaisseur, la *thermocline*, (voir page 210) présentant un fort gradient de densité, qui constitue une interface eau-eau. Les eaux superficielles, bien éclairées, sont le siège d'une intense activité photosynthétique. Ceci conduit à un épuisement des teneurs en éléments nutritifs, car les apports par le bassin-versant sont très limités en cette saison de faible pluviométrie. À l'opposé, les eaux profondes s'enrichissent en nutriments, sous l'effet de l'activité microbienne de décomposition de la matière organique ayant sédimenté.

Lorsque le vent souffle, il pousse les eaux de surface qui plongent, mais viennent « buter » sur la barrière que constitue la thermocline. Celle-ci ne se déstructure pas mais s'incline (figure 9), créant ainsi un contre courant qui fait remonter les eaux profondes vers la surface. À l'arrêt du vent, grâce à l'inertie qu'elle a acquise, la thermocline présente encore, autour de son point nodal (o), des oscillations, qui, bien que s'amortissant, vont permettre une remontée très significative d'eaux profondes, riches en nutriments, dans la zone éclairée. L'activité photosynthétique peut se poursuivre. Ce phénomène est très important car il empêche le plan d'eau de « mourir » pendant la période estivale. Un cycle complet d'oscillation est ainsi reconstitué. La thermocline, seulement présente en été, est visualisée dans le schéma de droite par la ligne « o ».

L'énergie cinétique véhiculée par le courant d'une rivière, lors de son entrée dans un lac, provoque, de la même façon, des turbulences engendrant un mélange entre les eaux superficielles et les eaux profondes.

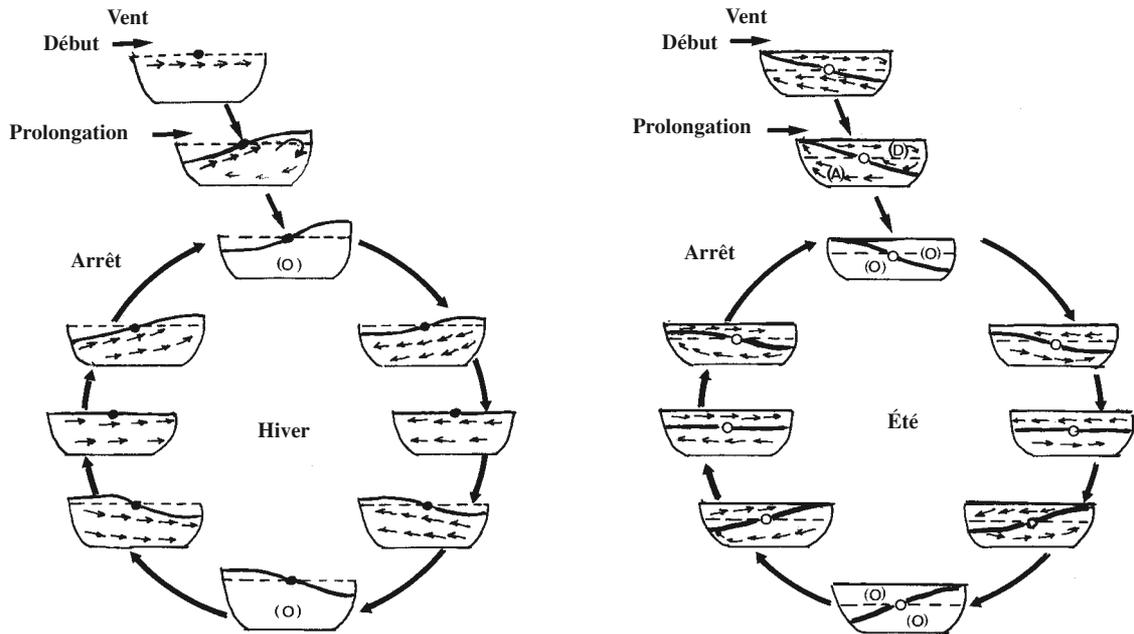


Figure 9 ■ Génèse des ondes dans un lac — Comparaison entre l'été et l'hiver (d'après Mortimer, 1975).

(A) = courant convectif ascendant — (D) = Courant convectif descendant — (O) = absence d'écoulement.
La ligne horizontale en tirets représente la position d'équilibre des interfaces (air-eau et eau-eau).

3.3.1.3. Énergie auxiliaire animale

Les animaux eux-mêmes consacrent une partie de leur énergie à la réalisation de déplacements aux conséquences multiples pour le fonctionnement des écosystèmes. Ainsi, quand un Ver de terre creuse ses galeries, il participe à l'oxygénation du sol et remonte en surface des particules fines auxquelles est associée la majeure partie des éléments minéraux. Il permet ainsi le développement des plantes qui, sans cette intervention, verraient leurs ressources nutritives s'éloigner de leurs racines, en raison de leur percolation dans les couches profondes.

L'Homme lui-même, est à l'origine de l'introduction dans les écosystèmes qu'il cultive (les agrosystèmes) d'une quantité d'énergie auxiliaire. Il ne cesse en effet d'investir de l'énergie dans la fabrication et l'épandage d'engrais ou de pesticides, dans la sélection de variétés nouvelles, dans l'irrigation ou dans les travaux des champs. Les engins modernes, de plus en plus puissants, sont en effet de gros consommateurs de combustibles fossiles, même si le fuel qu'ils brûlent est détaxé ! C'est ce qui a fait dire à Odum (Écologie 1976) « L'agriculture est un exemple d'écosystème alimenté par l'énergie solaire et subventionné par l'Homme ».

3.3.2. Conclusion

Ces énergies, qu'elles soient liées à la succion ou à l'évapotranspiration, qu'elles soient véhiculées par les mouvements des fluides, qu'elles incombent aux déplacements des animaux ou à l'action de l'Homme ne sont pas prises en compte dans le bilan énergétique de la photosynthèse.

Elles sont toutefois indispensables à la synthèse de matière organique en permettant la mise en contact des éléments minéraux et de l'organisme utilisateur, la plante.

4. Transfert d'énergie et de matière

Le flux énergétique dû à l'apport du rayonnement solaire à la surface de la planète est à l'origine de deux phénomènes très complémentaires.

Il permet d'abord une mise en contact des cellules végétales avec les éléments minéraux dissous dans l'eau des océans, des lacs ou des solutions salines du sol. Cela aboutit logiquement à l'assimilation cellulaire.

Il assure ensuite un apport d'énergie nécessaire à la chlorophylle pour synthétiser de la matière organique, donc de la matière vivante.

4.1. La production primaire – Autotrophie

Définition

La production primaire traduit la vitesse à laquelle se forme, par unité de temps, une quantité donnée de matière organique, à partir de matière minérale et d'un apport d'énergie. Elle s'exprime en masse de carbone assimilée par unité de temps et a donc, au sens mathématique du terme, la dimension d'un flux.

Elle est réalisée par des organismes **autotrophes** ou **producteurs primaires**, qui constituent le premier maillon ou **niveau trophique** de ce qui est communément dénommé *la chaîne alimentaire*. Nous démontrerons ulté-

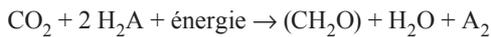
rièvement qu'il s'agit en fait d'un réseau très complexe entre les organismes de divers *niveaux trophiques*, ceci étant défini à partir de la nourriture ingérée.

Les autotrophes les plus connus sont les végétaux qui synthétisent leur matière par photosynthèse, donc à partir de photons. Ce sont les *phototrophes*. Il existe toutefois des micro-organismes autotrophes tirant l'énergie nécessaire à leur synthèse dans des réactions chimiques. Aussi les qualifie-t-on de *chimiotrophes*.

4.1.1. Mécanismes biochimiques de la production de matière organique

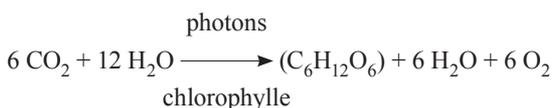
4.1.1.1. La photosynthèse

La production primaire de matière organique peut être résumée de manière très simplifiée par l'équation générale suivante :



où H_2A est un donneur d'électrons.

Pour l'essentiel, les organismes autotrophes étant des végétaux, la production primaire s'effectue par voie photosynthétique et nous verrons plus loin que A est un déchet, le dioxygène. L'équation générale devient alors :



4.1.1.2. La chimiosynthèse

Toutefois, certaines Bactéries sont également des autotrophes. Leur développement s'effectue par *chimiosynthèse*, avec des processus indépendants de l'apport énergétique lumineux. Une grande partie de cette production non photosynthétique est probablement couverte par les Sulfobactériales. Ce groupe de Bactéries métabolise en particulier l'anhydride sulfureux présent dans les sources hydrothermales. Dans le cas présent, A est alors le soufre. Si la source d'énergie est ici une oxydation du H_2S , on trouve aussi nombre de réactions chimiosynthétiques faisant appel à des fermentations anaérobies.

La découverte récente d'une vie sans lumière, avec d'importantes biocénoses au voisinage des sources hydrothermales des fosses abyssales marines apporte de nouveaux exemples de chimiosynthèse. Bien que l'importance relative de ce dernier processus soit encore mal appréciée, il est vraisemblable qu'elle n'excède pas 1/1 000 de la production planétaire de matière organique.

Nous considérerons donc, dans la suite de cet ouvrage que la photosynthèse constitue la voie métabolique principale de la production autotrophe. Par voie de conséquence, nous assimilerons la production primaire aux organismes chlorophylliens.

4.1.2. La photosynthèse génératrice de matière organique

Nous ne développerons pas ici les rouages détaillés du mécanisme biochimique conduisant à la synthèse photo-

synthétique, une place importante lui sera en effet réservée au début du chapitre 3. Nous mettrons quand même l'accent sur deux points essentiels.

Le premier est que, grâce aux chaînes atomiques et moléculaires de transporteurs d'électrons impliquées lors de la phase lumineuse de la photosynthèse, *l'énergie solaire se transforme en énergie chimique*. Cette *conversion* est liée à la synthèse de molécules énergétiques, présentes dans tous les organismes, les nucléotides adényliques (ATP, ADP, AMP).

Le second réside dans le fait qu'au cours de la phase obscure, le cycle de Calvin conduit à la synthèse de molécules carbonées, glucides, protides, lipides, porteuses d'énergie potentielle. En d'autres termes, le processus photosynthétique correspond à une *transformation de l'énergie lumineuse en énergie chimique stockée dans des molécules organiques*. Ces dernières constituent la **biomasse végétale**. On désigne ainsi *la masse de matière vivante végétale, présente à un moment donné dans un milieu donné*.

4.1.3. Rendement de la photosynthèse et productivité

Selon leurs objectifs, les spécialistes différencient plusieurs types de rendements que nous définirons plus loin. Toutefois le seul critère objectif est le critère énergétique. La notion de rendement correspond donc au rapport entre l'énergie retenue par les végétaux pour fixer leur biomasse et l'énergie mise à leur disposition.

4.1.3.1. Efficacité énergétique de la photosynthèse

C'est le rapport entre la quantité d'énergie stockée dans la biomasse végétale produite et la quantité d'énergie disponible du rayonnement solaire nécessaire pour la synthèse de cette biomasse.

Tous les photons qui arrivent au contact d'un végétal ne sont pas utilisables. La chlorophylle et les pigments accessoires ne captent qu'une part de l'énergie lumineuse. C'est celle qui est transmise par la partie visible du spectre lumineux (0,38 à 0,75 μm). La fraction utilisable ne représente ainsi qu'environ 20 % du flux radiatif total reçu à la surface de la planète, soit au maximum 35 W/m^2 (en fait de 17,5 à 35).

La production primaire moyenne à la surface de la terre a été estimée à 0,35 g de carbone assimilé/ m^2 /jour. Sachant que la fixation de 12 g de carbone nécessite un apport énergétique de 0,158 W/m^2 , le rendement de la photosynthèse est donc compris entre 0,45 et 0,9. Il s'agit ici d'une valeur moyenne calculée pour l'ensemble de la planète, calottes glaciaires et déserts compris. Cette efficacité de l'ordre de 1 % varie selon les plantes et la région du globe. Elle est donc extrêmement faible (*figure 10*).

Nous voyons qu'au départ, l'énergie ne constitue pas un facteur limitant de la production primaire à la surface du globe puisque plus de 99 % ne sont pas utilisés. Ceci signifie également qu'une part importante de l'énergie reçue par les producteurs primaires est perdue dès la première étape des réseaux trophiques par la conversion photosynthétique.

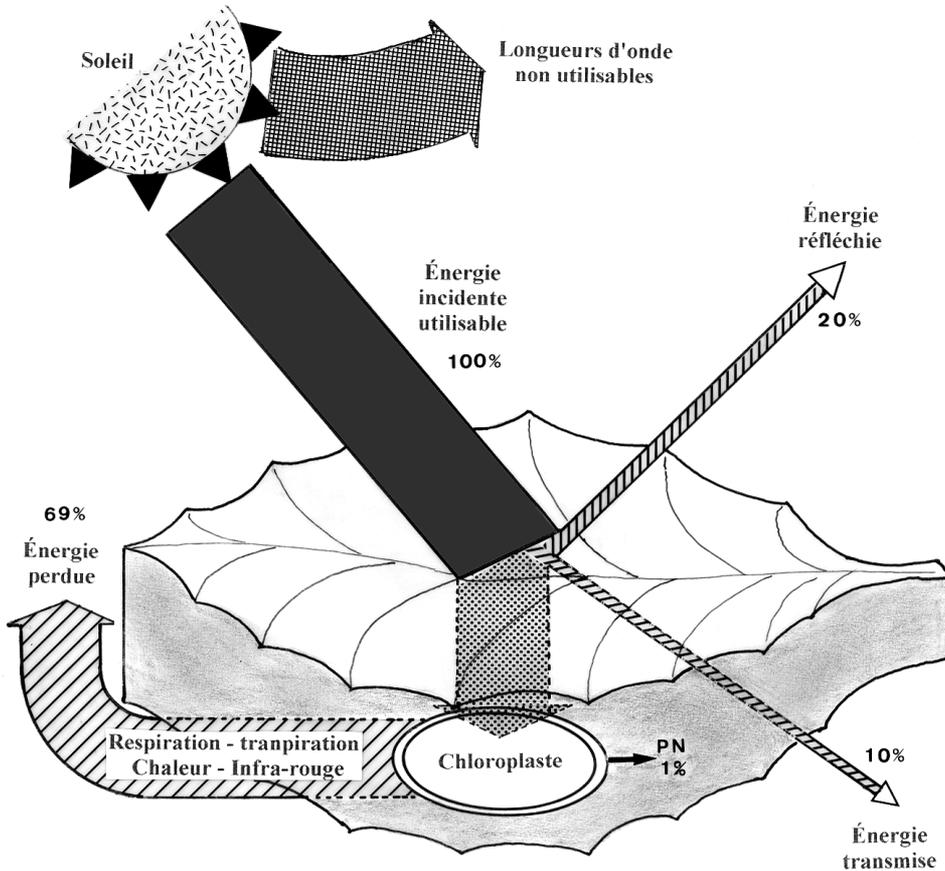


Figure 10 ■ Transferts d'énergie dans la conversion photosynthétique.

Cette énergie est ici dissipée sous sa forme la plus dégradée, la chaleur.

4.1.3.2. Productivité

La majorité des auteurs la définissent à tort comme étant la quantité de biomasse produite par unité de surface pendant une unité de temps, ce qui équivaut à la production primaire nette annuelle. La productivité est évaluée en réalité par le rapport entre la production pendant un temps donné et la biomasse présente dans le milieu.

$$\text{Productivité} = P/B$$

Elle s'exprime en une unité qui est l'inverse d'un temps (t^{-1}).

Pour le plancton par exemple, dans un milieu aquatique où la production primaire est calculée en milligrammes de carbone assimilés par mètre cube d'eau et par heure, la productivité est :

$$\text{Productivité} = \frac{\text{mg de C/m}^3/\text{h}}{\text{mg de C/m}^3}$$

Son inverse traduit la vitesse de renouvellement de la biomasse ou turn over.

$$\text{Vitesse de renouvellement} = B/P$$

Dans l'exemple précédent, le taux de renouvellement pour le plancton est de :

$$\text{Vitesse de renouvellement} = \frac{\text{mg de C/m}^3}{\text{mg de C/m}^3/\text{h}}$$

Le plancton est constitué d'êtres en majorité microscopiques. Les Algues unicellulaires du plancton (phytoplancton), dotées de pigments, assurent la plus grande partie de la photosynthèse en milieu aquatique.

La productivité du phytoplancton est très élevée. Lorsque les conditions sont favorables les cellules sont susceptibles de se diviser en une journée. Leur taux de renouvellement est donc de 1/jour.

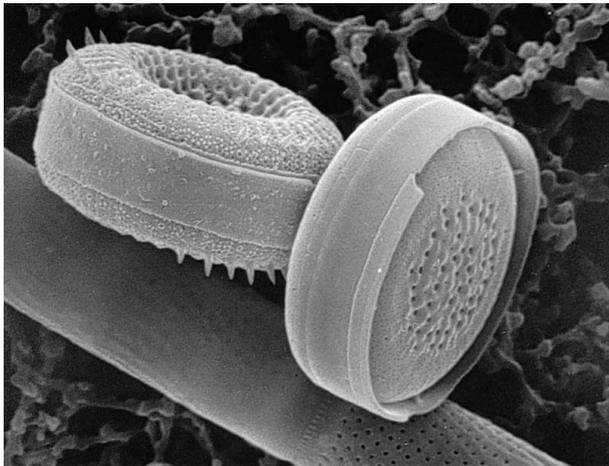
Pour les plantes terrestres, ce turn over est bien plus faible et varie selon l'organe et la plante. Il est ainsi de 1,1/an pour les feuilles et de 0,02/an pour le bois.

4.1.4. Production brute et production nette

4.1.4.1. Production brute

Si comme nous l'avons fait jusqu'à présent, nous ne prenons en compte que l'activité photosynthétique, nous en déduisons qu'en présence d'énergie lumineuse et d'éléments minéraux, les végétaux produisent une certaine

quantité de matière organique par unité de temps. Celle-ci est dénommée **production brute**.



(Cliché Romagoux, URA, CNRS 1944)

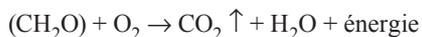
Plancton : *Cyclotella*, Diatomée.

Elle varie évidemment en fonction des conditions environnementales. Pour une plante donnée, les conditions abiotiques ne sont pas toujours optimales. L'énergie lumineuse, par exemple, varie avec les heures de la journée et selon les saisons. Toutes les espèces composant le peuplement végétal ne présentent pas les mêmes exigences vis-à-vis de la température, de l'humidité, de la teneur en éléments nutritifs... Cela conduit à d'importantes variations spécifiques de l'activité photosynthétique.

Si cette production de matière organique correspond bien à une réalité, sa connaissance, en admettant que l'on puisse la mesurer, ne présente toutefois qu'un intérêt limité. En effet, dans l'optique d'une analyse fonctionnelle des biocénoses, la mesure de la biomasse produite ne correspond pas à celle qui est disponible pour les herbivores.

4.1.4.2. Production nette

Le métabolisme des plantes ne se limite évidemment pas à la seule activité photosynthétique. Comme toutes les cellules vivantes, les cellules végétales respirent. C'est d'ailleurs grâce à ce seul processus respiratoire qu'elles couvrent leurs besoins énergétiques pendant la nuit. Globalement, la respiration est un processus catabolique correspondant au phénomène antagoniste de la photosynthèse, comme le montre l'équation suivante :



L'énergie stockée dans certaines molécules, principalement les glucides et lipides, est catabolisée avec libération de chaleur, car c'est une réaction exothermique. Si l'on ajoute à cela l'excrétion de nombreuses molécules organiques par les feuilles ou les racines, il apparaît, à l'échelle journalière, une perte non négligeable du potentiel de biomasse qu'est la production brute générée par la *photosynthèse réelle*.

La différence entre la production photosynthétique et ces pertes provenant de la dégradation métabolique de

matière organique est dénommée **production nette**. Elle correspond donc à la *photosynthèse apparente*.

P nette = P brute – pertes métaboliques

(Respiration, excréments...)

Au niveau du fonctionnement de l'écosystème, et principalement du développement de la biocénose, cette production nette servira de nourriture potentielle aux herbivores, c'est-à-dire les *consommateurs primaires*, qui constituent le second niveau de la chaîne alimentaire. Cette notion peut être illustrée par la lecture d'une feuille de paye. L'employé reçoit un salaire brut (production brute). Celui-ci est amputé de divers prélèvements, cotisations, taxes, impôts, qui réduisent sensiblement le montant du salaire. Le solde, ou salaire net (production nette) peut éventuellement se traduire par une augmentation du capital (biomasse), mais il n'en est pas toujours ainsi.

Le salarié a des dépenses mensuelles correspondant à l'achat de biens de consommation. Si ces dépenses sont supérieures à ses gains, son compte risque d'être à découvert et son capital (biomasse) sera négatif.

En d'autres termes, lorsque les conditions autorisant l'activité photosynthétique sont réunies, la production primaire brute, est toujours positive. En revanche, la production nette peut être soit :

- positive lorsque la synthèse de molécules organiques par la photosynthèse est supérieure à la consommation nocturne et aux pertes métaboliques diverses (respiration, excrétion) ;
- négative dans le cas contraire.

L'exemple des systèmes aquatiques est de ce point de vue significatif. L'énergie lumineuse étant très rapidement absorbée par l'eau elle-même, on définit une profondeur, dite niveau de compensation photique où ne parvient que 1 % de l'énergie lumineuse. À cette profondeur, la consommation d'oxygène par la respiration compense exactement sa production par la photosynthèse. Au-dessus de ce niveau le processus photosynthétique est dominant et la production nette est positive. En dessous de ce niveau elle est négative car la respiration consomme plus de matière organique que la photosynthèse n'en produit.

Pourtant, la production brute est toujours décelable. L'activité photosynthétique s'annule dans les lacs et océans à une profondeur où l'énergie lumineuse est comprise entre 1 % et 0,1 % de l'énergie ayant traversé la surface de l'eau.

Dans le cas où la production nette est positive, la biomasse peut toutefois diminuer en raison d'une consommation, par les herbivores, supérieure à la production. C'est la même chose pour notre salarié lorsqu'on lui vole son argent. Son capital (biomasse) va donc diminuer.

4.1.4.3. Mesure de la production

En écologie, il est donc primordial de ne pas confondre production et augmentation de biomasse. Cette remarque nous conduit à formuler deux conclusions essentielles.

- **L'augmentation de biomasse**, durant une période donnée, ne peut être considérée, en terme d'écologie, comme une mesure de production. Par exemple, la méthode de mesure de la production nette d'une prairie,

par fauchage à intervalles de temps réguliers et évaluation de la biomasse récoltée, est fallacieuse, selon Frontier et Pichod-Viale 1991.

Non seulement cette méthode ne prend en compte que la biomasse épigée, alors que le système racinaire constitue environ 50 % de la biomasse produite, mais de plus elle n'évalue pas le prélèvement des herbivores au cours de la croissance de l'herbe. Ainsi, l'augmentation de la biomasse peut fort bien être inférieure à la consommation, alors que la production nette (production brute – respiration) présente un bilan positif.

• **En terme de production** il est indispensable de préciser si l'on se place d'un point de vue écologique ou d'un point de vue économique. Lorsqu'un agriculteur dit : « mon champ de Maïs grain a produit 80 quintaux à l'hectare » il n'exprime, en fait, que ce qui l'intéresse, la biomasse de grain négociable sur le marché.

Il raisonne donc en économiste soucieux de son revenu. Or, la production primaire, qu'elle soit nette ou brute, a été bien supérieure au chiffre cité. L'agriculteur, n'a en effet pas tenu compte de la biomasse des tiges, feuilles, rafles et racines. Il ne comptabilise pas non plus le manque à gagner dû à la compétition des ravageurs (Pyrale, Oiseaux, Champignons parasites...). Sa récolte peut parfois être très mauvaise alors qu'au sens écologique la biomasse des tiges, racines et feuilles a pu être importante.

► MÉTHODES DE MESURE

• Pour le milieu terrestre

Les techniciens qui essaient de quantifier une production végétale, pendant une période définie, opèrent de différentes façons. Dans la majorité des cas, ils prélèvent les parties aériennes qui ont poussé pendant une unité de temps donnée sur une surface précise, puis ils la font déshydrater dans une étuve. En général ils arrêtent la déshydratation lorsqu'il reste encore 10 % d'eau dans les tissus. En deçà de cette valeur les cellules végétales se carbonisent et l'on perd de la matière organique par combustion. Ils pèsent alors la récolte et extrapolent les résultats en tonnes de matière sèche à l'hectare.

C'est ainsi que procède l'INRA pour évaluer la production du Maïs, du Blé ou d'une autre culture. Lorsque l'on récolte des produits qui poussent dans le sol (Pomme de terre, Topinambour...), les mesures sont effectuées uniquement sur les tubercules et non sur les parties aériennes.

Si les résultats sont satisfaisants sur le plan économique, puisque c'est seulement ce qui est utilisé qui présente de l'intérêt, il n'en est pas de même du point de vue écologique. Pour connaître la valeur exacte de la production, il faudrait, comme nous l'avons dit plus haut, quantifier non seulement les parties aériennes mais aussi les parties souterraines (racines) et ce qui a été prélevé par les ravageurs au cours de la croissance du végétal.

Comment quantifier la production primaire ?

Prenons l'exemple d'un champ de Maïs qui est très facilement exploitable en travaux pratiques avec les élèves d'une classe dans un établissement agricole. L'objectif est de récolter un nombre suffisant mais peu important

d'échantillons, compte tenu de la taille relativement réduite de l'étuve dans laquelle on les placera pour la déshydratation. Comme les résultats seront donnés pour un hectare, il faut mesurer exactement la surface sur laquelle on opère.

Dans un souci d'homogénéité des prélèvements, on récoltera des échantillons à différents endroits dans le champ. Ceci permettra d'éliminer l'effet lisière par exemple. Comme les rangées sont semées à des distances précises il est possible de procéder de plusieurs façons.

- Le plus simple est de prélever trois ou quatre pieds moyens (racines comprises) et de comptabiliser le nombre de pieds à l'hectare.

- Il est aussi très commode de récolter les pieds d'une rangée sur une longueur donnée (5 m par exemple). Si l'intervalle entre chaque rang est de 80 cm, la production correspondra à une surface de 4 m². Il suffira alors de la ramener à 1 ha en la multipliant par 2500 puisqu'il y a 10000 m² dans un hectare.

- On peut enfin prélever tous les pieds poussant dans une surface rectangulaire de 5 m² (par exemple). La largeur représentera 1 m et partira d'une rangée et la longueur 5 m sera perpendiculaire aux rangées.

Remarque

En comparant le poids de la récolte immédiatement mesuré après la récolte avec celui de la matière sèche après déshydratation on connaîtra ainsi le pourcentage d'eau contenu dans la plante. On pourra aussi, en séparant les différentes parties de la plante, avoir une idée relative des valeurs des parties aériennes par rapport aux racines. De la même façon il est intéressant d'enregistrer les poids respectifs des grains, des tiges, des feuilles ou des rafles.

Utilisation de l'indice foliaire

Lorsque l'on veut connaître la production annuelle des feuilles d'un gros arbre, il est possible de l'évaluer approximativement par la mesure de son indice foliaire. Le principe est simple. Il suffit de connaître le nombre de feuilles fabriquées par l'arbre et le poids moyen d'une feuille.

Pour cela on récolte à l'automne la totalité des feuilles tombées sous un arbre sur un m² de sol. Après dessiccation de quelques feuilles, on évalue le poids sec moyen d'une feuille. Il faut évidemment mesurer la projection orthogonale de la partie aérienne de l'arbre (ombre portée à midi solaire) que l'on calcule en m². Connaissant la masse des feuilles tombée par m² on a ainsi la production pour l'ensemble de l'arbre. Dans une forêt homogène on peut ainsi avoir une idée de la production à l'hectare lorsque l'on connaît la surface projetée d'un arbre.

Cette méthode des indices foliaires est surtout utilisée pour connaître à peu près la surface des feuilles d'un arbre donné. La technique est la même mais au lieu de peser les feuilles on évalue la surface moyenne d'une feuille. On comptabilise le nombre de feuilles au m² et en multipliant cette valeur par la surface moyenne d'une feuille il est facile de savoir quelle surface de feuilles présente l'arbre par m² de sa projection au sol. On veillera bien sûr à ce qu'il n'y ait pas d'accumulation anormale de feuilles à cause du vent.

• **Pour le milieu aquatique**

Pour mesurer la production primaire en milieu aquatique on a deux solutions :

- mesure du dégagement d'oxygène ;
- intégration de carbone.

Dans les deux cas, les processus expérimentaux sont les mêmes. C'est ce que l'on appelle la méthode des flacons sombres et clairs. La technique consiste à prélever de l'eau à différentes profondeurs à l'aide d'une bouteille appropriée, puis pour chaque profondeur à la répartir dans trois types de flacons qui subiront une incubation particulière.

Mesure du dégagement d'oxygène (Gaarder et Gran, 1927)

Dans le type de **flacon 1**, on dose la quantité d'oxygène présente au temps t_0 , moment du prélèvement soit $Q_0 O_2$.

De l'eau est introduite dans les flacons 2 et 3. Le type de **flacon 2** est complètement obscurci avec du ruban adhésif noir Tésa, et le type de **flacon 3** est en pyrex transparent à la lumière. On réimmerge ces flacons à la profondeur d'origine et on les laisse **6 h** en place en incubation. On remonte alors les flacons et l'on dose à nouveau la quantité d'oxygène contenue dans chacun d'eux (*figure 11*).

Dans le flacon opaque la lumière n'a pas pu pénétrer ; il n'y a donc eu que des processus respiratoires. La quantité d'oxygène que l'on y mesure est alors égale à :

$$Q_1 O_2 = Q_0 - Q_R$$

Dans le flacon en pyrex clair les deux processus se sont manifestés, à savoir, la photosynthèse (QP) et la respiration (QR). La quantité d'oxygène mesurée est alors :

$$Q_2 O_2 = Q_0 + Q_P - Q_R$$

La différence de concentration en oxygène entre le flacon clair et le flacon sombre traduit la production d'oxygène par la photosynthèse.

$$Q_p = Q_2 O_2 - Q_1 O_2$$

Le dosage se fait par la méthode de Winkler qui est très faisable dans un laboratoire de lycée et qui reste toujours la méthode de dosage de référence.

Il est à remarquer que la quantité d'oxygène présente dans l'eau au temps t_0 , soit $Q_0 O_2$, n'intervient pas dans le calcul de QP. En fait, il est indispensable de connaître $Q_0 O_2$, car en cas de faible activité photosynthétique, il est possible de se trouver dans la situation où $Q_2 O_2$ est inférieure à $Q_0 O_2$. Le résultat n'est alors pas interprétable.

Méthode au ^{14}C (Steemann-Nielsen, 1952)

Le dispositif expérimental est le même. Le type de flacon 1 sert à mesurer la quantité de carbone biodisponible dans l'eau soit $Q_0 ^{12}C$. C'est le TAC (titre alcalimétrique complet) que l'on corrige par des coefficients donnés dans les tables de Saunders *et al.* (1962) qui dépendent de la température et du pH.

Dans les flacons de type 2 (opaque) et de type 3 (clair) on injecte une certaine quantité de ^{14}C . Puis on réimmerge les flacons à la profondeur d'origine de l'eau. On laisse incubé **3 h** et on filtre l'eau sur une membrane filtrante de type Millipore (de $0,45 \mu$ de porosité). Ces filtres sont ensuite passés au compteur à scintillation qui mesure la radioactivité.

L'hypothèse est que, après incubation, le rapport du $^{14}C/^{12}C$ de l'eau est identique au rapport du $^{14}C/^{12}C$ de l'Algue. On met très peu de ^{14}C . Le carbone incorporé dans

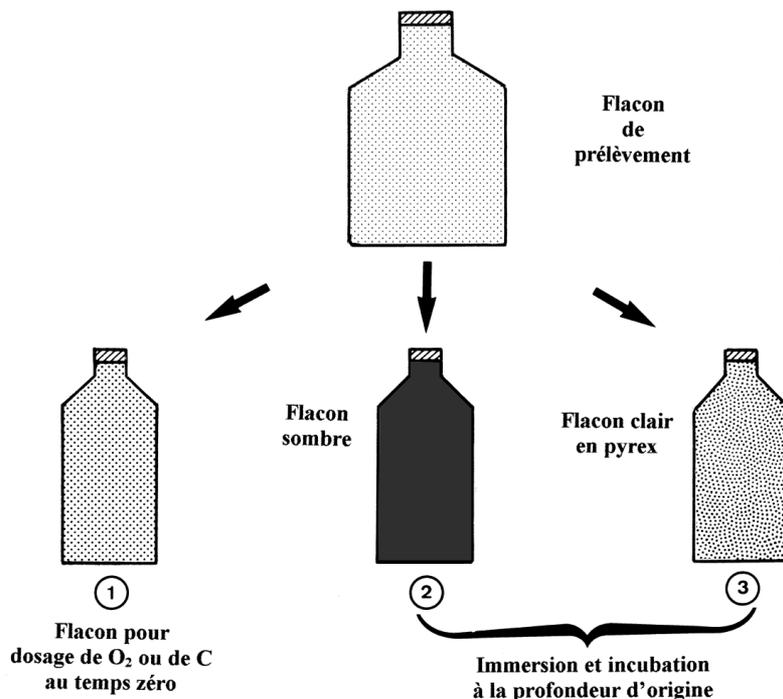


Figure 11 ■ Méthodes de mesure de la production primaire aquatique.

les Algues par photosynthèse est calculé par le rapport suivant :

$$^{12}\text{C}(\text{Algue}) = \frac{^{14}\text{C} \text{ Algue (enregistré)} \times ^{12}\text{C} \text{ eau (dosage)}}{^{14}\text{C} \text{ eau (injecté au départ)}}$$

En fonction de la température et du pH la quantité de ^{12}C biodisponible de l'eau n'est pas la même. Afin de tenir compte de la photo-inhibition (excès de lumière en été) dans les eaux de surface, il est préférable d'effectuer ces mesures de part et d'autre du midi solaire (Saunders *et al.*, 1962).

4.1.5. Ordre de grandeur de la production

Il existe dans la littérature écologique un nombre considérable de données relatives à la production primaire de divers types d'écosystèmes. Ces valeurs n'ont qu'une valeur extrêmement ponctuelle, car elles sont réalisées sur quelques heures et extrapolées à l'année. Leurs résultats varient donc considérablement, pour un même écosystème, en fonction des conditions abiotiques.

Or celles-ci présentent des fluctuations interannuelles extrêmement importantes, qu'elles portent sur le flux radiatif solaire, la température ou la pluviométrie. Un certain nombre d'auteurs ont tenté une estimation globale moyenne pour les grands types d'écosystèmes rencontrés sur la planète. Devant l'approximation résultant imman-

quablement de telles estimations, les valeurs obtenues varient selon les auteurs.

Elles demeurent toutefois dans le même ordre de grandeur. Ainsi Duvigneaud (1974) estime la production nette de la planète, exprimée en matière végétale sèche, à $166 \cdot 10^9$ t/an, alors que Whittaker et Likens (in Lieth et Whittaker, 1975) citent une valeur de $170 \cdot 10^9$ t/an. Le tableau ci-dessus rapporte les valeurs de plusieurs paramètres pour les écosystèmes les plus connus.

Remarques

Surface	{ Continents 29,2 % Océans 70,8 %	Biomasse végétale	{ Continents 99,8 % Océans 0,2 %
Production nette totale 10^9 t/an	{ Continents 67,6 % Océans 32,4 %	Production nette (t/ha/an)	$\frac{\text{Continents}}{\text{Océans}} = 5$

Les zones d'*upwelling* correspondent à une remontée vers le plateau continental des éléments accumulés dans les eaux profondes sous l'action d'un courant vertical ascendant. Leur production primaire nette de 5 t/ha/an est très sous-évaluée.

Les résultats présentés dans ce tableau appellent un certain nombre de commentaires.

• **À l'échelle planétaire**, l'essentiel de la production primaire nette (53 %), exprimée en 10^9 t de matière sèche par

Valeur des principaux paramètres dans les écosystèmes les plus connus.

Écosystèmes	Surface 10^6 ha	Production primaire nette planète 10^9 t/an	Production primaire nette moyenne t/ha/ an	Biomasse totale 10^9 t	Biomasse moyenne t/ha	P/B an^{-1}
Forêts tropicales	2450	49	19	1025	400	0,048
Forêts tempérées	1200	15	12,5	385	325	0,038
Forêts boréales	1200	9,6	8	240	200	0,040
Arbustes et buissons	850	6	7	51	60	0,117
Savanes	1500	13,5	9	60	40	0,225
Steppes tempérées	900	5,4	6	14,4	16	0,375
Toundra	800	1,1	1,4	4,8	6	0,233
Semi-déserts buissonnants	1800	1,6	0,9	12,6	7	0,129
Déserts extrêmes et zones polaires	2400	0,07	0,03	0,5	0,2	0,150
Agrosystèmes	1400	9,1	6,5	14	10	0,650
Marécages	200	4	20	30	150	0,133
Lacs et fleuves	200	0,5	2,5	0,04	0,2	12,5
Total des continents	14900	115	7,74	1837	121	
Océan (zone pélagique)	33200	41,5	1,25	1	0,03	41,67
Zones d' <i>upwelling</i>	40	0,2	5	0,008	0,2	25,00
Plateau continental	2660	9,6	3,6	0,27	0,1	36,00
Récifs coralliens et herbiers d'Algues	60	1,6	25	1,2	20	1,25
Estuaires	140	2,6	15	1,4	10	1,50
Total océanique	36100	55	1,52	3,9	0,1	
Total général	51000	170	1,52	1841	36	

Cette 6^e édition du grand classique *Écologie – Approche scientifique et pratique* arrive à point pour répondre à la demande croissante des lecteurs. Entièrement remaniée, actualisée, toujours très richement illustrée, augmentée de cent pages et d'un cahier de 64 photos en couleurs, elle demeure encore inégalée en langue française. La place de la biodiversité, mais aussi celle de l'agriculture durable, de l'énergie, du problème de l'eau et même la législation des questions liées à l'environnement y ont été privilégiées.

Outil pédagogique exceptionnel, ce manuel explique clairement et concrètement ce que recouvre le terme « Écologie » en conciliant la théorie et les applications pratiques constituant une mine d'informations indispensables à tous ceux concernés par les problèmes environnementaux.

Il répond à une impérieuse demande pour **une éducation à l'environnement** mais aussi pour une **gestion durable et équilibrée**. C'est également un ouvrage de base accessible à tous ceux qui s'intéressent, de près ou de loin, à **l'écologie politique**, et qui ont besoin de sources abondantes pour étayer leur information.

Référence incontournable, cette nouvelle édition est conforme aux nouveaux programmes de l'enseignement agricole (Bac S, Bac pro STAV, BTS environnement...).

Claude Faurie, agrégé de l'université, est professeur honoraire de biologie-écologie.

Christiane Ferra est inspecteur principal honoraire de l'enseignement agricole (sciences biologiques et aquaculture).

Paul Médori, diplômé en environnement et aménagement des régions méditerranéennes, est professeur certifié de biologie-écologie au LEGTA d'Hyères.

Jean Dévaux est professeur honoraire d'écologie (université Blaise Pascal - Clermont II).

Jean-Louis Hemptinne est professeur d'écologie et de didactique de l'écologie à l'École nationale de formation agronomique (université de Toulouse) et chercheur à l'UMR CNRS Évolution et diversité biologique.



978-2-7430-1310-3