

## DISCUSSIONS D'ÉCOLOGIE

### III. REMARQUES SUR LES TRANSFERTS ENTRE MAILLONS TROPHIQUES

par M. B. BOUCHÉ

*I.N.R.A., faune du sol  
17, rue Sully, 21034 Dijon (France)*

#### RÉSUMÉ

*A partir d'un point de vue pédobiologique, la compartimentation classique des écosystèmes est critiquée. Une représentation, en partie renouvelée, est proposée. Elle se caractérise par une abstraction lui conférant des propriétés générales. Elle met en évidence une carence généralisée dans les bilans énergétiques actuels des écosystèmes.*

#### I. — INTRODUCTION

Dans l'ensemble abiotique (biotope) et biotique (biocénose) d'une portion (station) de la biosphère — constituant une biogéocénose — les échanges d'éléments chimiques, porteurs ou non d'une énergie biodégradable (= énergie utilisable, donc dégradable, lors de réactions biochimiques), parcourent un système fonctionnel (écosystème) qui est aujourd'hui un sujet d'études fondamentales généralisé. De multiples applications (production, transfert de polluants ou d'éléments biogènes, etc.) dépendent de l'avancement de ces travaux.

Aux schémas fonctionnels présentés par ODUM (1956), sous forme de modèles simples à caractère didactique, se sont peu à peu ajoutées des études plus complètes. Se référant initialement à des travaux

#### SUMMARY

Ecological discussions.

#### III. Comments on fluxes between trophic links

*From a soil biologist point of view the classical box partitioning of ecosystems is criticized. A partially new interpretation is proposed. This interpretation is characterized by an abstraction which give general properties to it, and demonstrate a general weakness in the present energy balances of ecosystems.*

d'hydrobiologie continentale, puis marine, enfin à des analyses d'écosystèmes terrestres, ces schémas ont surtout pris en compte les producteurs, les herbivores et les carnivores vivant dans des milieux « accessibles » et visibles, c'est-à-dire relativement bioéchantillonnables (eau, atmosphère), le sol et les « décomposeurs » étant fort négligés. Ce sont surtout les plantes et les animaux « supérieurs » mieux connus qui ont inspiré les schémas originaux, bien que les invertébrés et les micro-organismes soient plus ou moins pris en compte. Aux catégories et modes de calcul simplistes originaux s'est additionnée une foule de concepts, notamment au cours du Programme Biologique International: MACFADYEN (1948, 1956), PETRUSEWICZ (1967), LAMOTTE (1973), etc., ont contribué à une clarification de ces concepts. Ceux-ci ont été remarquablement synthétisés par DUVIGNEAUD (1974) dont je suivrai ici la nomenclature en le citant in extenso :

« Le métabolisme est un échange complexe de matières entre l'individu et le milieu extérieur (environnement) qui comporte les phases suivantes :

1. *Consommation* ( $c$ ) par absorption diffuse ou ingestion ( $i_g$ , pénétration localisée au niveau d'organes plus ou moins spécialisés).

2. *Assimilation* ( $a$ ) d'une partie des produits consommés. Les matières organiques assimilées se classent en deux groupes essentiels :

— les unes servent de *matériaux de construction* nécessaires à élaborer la matière de l'organisme (anabolisme); il y a assemblage de molécules de petite taille en macromolécules spécifiques, elles-mêmes groupées en structures diverses; cette mise en ordre a été appelée patronisation par LWOFF. La matière élaborée forme la *production nette* ( $p_n$ ) qui aboutit à une augmentation de la biomasse ( $b$ );

— les autres servent de *matériaux énergétiques*, leur combustion (*respiration* =  $r$ , *fermentation* =  $f$ ) fournit l'énergie nécessaire aux synthèses chimiques menant à  $b$ , et à tout autre travail effectué par l'organisme (pour *urine* =  $u$ , voir catabolisme).

On a donc en principe :  $a = p_n + r$ .

Si on désigne par  $n_a$  les produits consommés non assimilés, on a :

$$c = a + n_a$$

$$c = p_n + r + n_a,$$

$$\text{ou } p_n = c - r - n_a.$$

Théoriquement  $b$  égale la production nette, mais pratiquement une partie de  $p_n$  est éliminée ( $e_l$ ), soit sous forme de parties mortes ( $m$ ), soit sous forme de parties ingérées par d'autres organismes consommateurs ( $c'$ ) :

$$p_n = b + e_l = b + m + c'$$

3. *Dissimilation* (ou catabolisme). La respiration ( $r$ ) est une dissimilation de certains produits assimilés (oxydo-réduction); en présence d'oxygène (aérobiose), ces produits sont entièrement brûlés en  $H_2O$  et  $CO_2$ ; en anaérobiose, la combustion des aliments énergétiques est incomplète, et il se forme, en plus de  $CO_2$ , des produits relativement simples comme de l'alcool éthylique, de l'acide lactique ou de l'acide butyrique; on parle alors de fermentation ( $f$ ).

4. *Séparation*, ou rejet dans le milieu extérieur, de déchets d'origines diverses :

— non assimilés ( $n_a$ ) ou egesta, pouvant correspondre :

- à une récréation ( $r_c$  = produits rejetés tels quels); chez les Plantes, la récréation comporte seulement des substances minérales; chez les Animaux, des aliments régurgités;
- à une défécation ( $f_c$  = fèces, produits modifiés par passage dans le système digestif, sans être pour autant assimilés;

— dissimilés :

- respiration ( $r$ ),
- fermentation ( $f$ ),
- urine et sueur et produits d'excrétion divers : excreta ( $u$ );

— assimilés en excès ( $p_s$ ) : sécrétion.

Certains, qui considèrent l'urine comme résultant d'une non-assimilation, appellent énergie digérée ( $d$ ) l'assimilation plus les excreta :

$$d = a + u = p_n + r + u$$

Il est parfois impossible de décomposer la partie de  $c$  qui n'est utilisée ni pour la production ni pour la respiration; on exprime alors par  $f_u$  (fèces + urine) tous les déchets solides et liquides rejetés par l'organisme. D'une manière plus générale :

$$f_u = n_a + u = f_c + u$$

La sécrétion (éventuelle) dans le milieu extérieur de certaines substances assimilées ( $p_s$ ), (exemples : lait, nectar, etc.), doit être ajoutée à  $b$  dans l'estimation de  $p_n$  :

$$p_n = b + m + c' + p_s.$$

En fin de compte :

$$b = c - n_a - r - u - e_l.$$

Si  $b$  est positif, il y a croissance.

Si  $b$  est nu, il y a maintenance.

Si  $b$  est négatif, il y a décroissance. »

Comme nos concepts reflètent souvent à la fois une démarche théorique et les limitations pratiques des techniques, on a tendance à définir les phénomènes à partir de ce que l'on peut mesurer et non à partir des phénomènes eux-mêmes.

La modélisation des écosystèmes, par exemple la modélisation à compartiments (voir LEGAY, 1973), est une démarche théorique qui, lorsqu'elle introduit des données, utilise des mesures obtenues à travers nos limitations techniques; ainsi un compartiment aura une entrée franchie par un import (= « input ») et une sortie par où passe un export (= « output ») dont les limites varieront d'un cas à l'autre. DUVIGNEAUD (*op. cit.*) souligne à juste titre le cas difficile de  $f_u = n_a + u$ .

La définition des compartiments est donc souvent pragmatique, pour ne pas dire approximative. Pour les écosystèmes, l'absence d'une référence théorique « pure » ne permet pas de porter un jugement solide sur le degré d'inadéquation des compartiments choisis. La comparaison, soit pour des choix, soit pour des synthèses, de différents systèmes à compartiments est souvent difficile, voire sans signification. Par exemple, les études de biologie du sol portent sur des êtres vivants généralement regroupés (pour ne pas dire ignorés) sous le nom de « décomposeurs », qui n'a reçu ni définition, ni justification pratique hormis le rôle de boîte noire qu'on fait jouer à ce concept.

Les phénomènes de décomposition ont été encore peu pris en compte dans la théorisation de l'écosystème et quelques propriétés générales semblent avoir été omises parce que peu mesurables ou peu mesurées et surtout peu perceptibles à travers l'adoption des coupures classiques primitives (plantes, herbivores, carnivores, décomposeurs). Ce choix initial des compartiments est mal adapté à la biologie du sol qui n'est que marginalement intégrée. Il ne peut être question de proposer une compartimentation propre à la vie du sol, ce serait fonctionnellement arbitraire : une description de l'écosystème doit être générale et synthétique. Cette relative ignorance des données pédobiologiques oblige cependant à une réflexion méthodologique qui conduit à compléter, voire à remettre en cause, certains concepts classiques sur l'écosystème.

Pour compléter le système actuel, généralement admis, je m'appuierai sur 6 concepts initiaux (quantité, flux, métabolon, composition, assimilation et émanation) puis j'en tirerai des corollaires immédiats

(avec redéfinition de quelques notions classiques) avant d'aboutir à quelques conséquences générales.

## II. — CONCEPTS INITIAUX

L'écosystème peut être découpé en différents composants inertes ou/et vivants mesurables à un instant sous forme de *quantités* Q (exprimées de différentes manières : poids, volume, nombre d'individus, etc.). Des flux d'échange entre ces compartiments modifient de  $dQ/dt$  ces quantités, ces flux  $dq/dt$  pénétrant ou quittant ces compartiments (à chaque instant :  $dQ/dt = dq/dt$  entrant —  $dq/dt$  sortant;  $dQ/dt$  pouvant être positif, nul ou négatif). (Le mot inerte recouvre ici les éléments qui ont été vivants (morts) et ceux qui ne l'ont jamais été).

Ces compartiments contiennent des éléments qui, selon leur état — inerte ou vif —, ont des natures fort différentes. A la partie inerte, siège de réactions physico-chimiques diverses « aléatoires », s'opposent les êtres vivants qui assurent le maintien (homéostasie et intégrité) grâce à des messages (codes reproductibles) génétiques s'adaptant aux variations du milieu ambiant. Il est hors de propos de redévelopper ici cette logique (au sens formel) du vivant qui s'oppose aux parties non vivantes de la biogéocénose, parties sans cohérence et organisation intrinsèque. Cette logique a été traduite en des termes de rigueur croissante et en des langages renouvelés avec les progrès de la science biologique (JACOB, 1970). Si l'information d'une biogéocénose n'est pas constituée uniquement par celle des êtres vivants, les structures des parties inertes jouant notamment aussi ce rôle, c'est l'aptitude à introduire une énergie biodégradable (photosynthèse) qui constitue l'originalité et le moteur (respectant les principes de Carnot) du maintien et de l'évolution des structures et fonctions de la biogéocénose; c'est la partie vivante qui est organisée pour la maintenance de la négentropie du système. C'est surtout aux êtres vivants que s'intéresse l'écologie, quoique cela soit moins vrai en pédo-écologie où les parties organiques mortes et le

squelette du sol jouent un rôle considérable dans les échanges. C'est pourquoi les compartiments choisis se réfèrent presque toujours aux seuls êtres vivants avec *en plus* une définition systématique ou fonctionnelle permettant de préciser de quels êtres vivants il s'agit (les carnivores, les chimpanzés, les caryophyllacées, etc.).

Les progrès de la biologie permettent de reconnaître dans un être vivant différents niveaux d'organisation (intégron, cf. JACOB, *op. cit.*) et de savoir théoriquement ce qui est ou n'est pas vivant : une même molécule (tel un acide aminé du sang ou du sol) peut être ou ne pas être sous la dépendance d'un système autorégulé par un code génétique (ou génome) et ainsi être considérée comme « vivante » ou « morte ». C'est pourquoi je proposerais d'appeler *métabolon* (M) l'ensemble des molécules constituant un ensemble dépendant des régulations d'un même génome et dont les chaînes réactionnelles interagissent *sans discontinuité* spatiale. Cet individu biochimique diffère parfois sensiblement de l'individu morphologique, nous y reviendrons; il est susceptible de se diviser spatialement (discontinuité) en *n* métabolons (par exemple par scissiparité) ou au contraire de fusionner (par exemple dans l'union de deux zygotes) avec un autre métabolon « compatible » : j'appellerai ces phénomènes de division-fusion la *composition*. J'appellerai *assimilation* (*a*) l'entrée sous le contrôle biochimique du génome de matière ou/et énergie (énergie seule dans l'assimilation photosynthétique) et *émanation* (*e*) la sortie de ce contrôle.

### III. — PRÉCISION ET PROPRIÉTÉ DU MÉTABOLON

Si *quantité* et *flux* s'appliquent ici à des compartiments quelconques, *assimilation*, *émanation* et *composition* s'appliquent à des *métabolons*.

Le propre des êtres vivants (somme des métabolons) est d'utiliser une partie de la variation d'éner-

gie libre \* des molécules pour le maintien de leur structure. Dans un système biologique qui doit respecter le deuxième principe de la thermodynamique, l'évolution de l'énergie est organisée de telle sorte qu'elle permet ce maintien, notamment grâce à l'existence d'un système ordonné de réactions couplées (couple de réactions exergoniques \*/endergoniques \* telle que l'entropie \* globale croisse) et grâce aux transporteurs d'électrons. Hors métabolons, une réaction de dégradation, même catalysée par une enzyme, n'est couplée, sauf cas accidentel, à rien; l'énergie libre \* est perdue en chaleur. Dans les métabolons, il y a possibilité de couplage direct ou différé (transporteur) avec des réactions endergoniques \*. Presque toute l'économie de l'écosystème repose sur cela (presque, car des structures organiques : accumulation protectrice de graisse, organes spécialisés efficaces, etc., ou inorganiques : litières protectrices, abris, etc. contribuent à cet « investissement énergétique/économie pour maintenance »).

Pour être assimilée, une molécule organique complexe (protéine, lipide) sera le plus souvent dégradée hors métabolon (c'est-à-dire dans le milieu externe, y compris le tube digestif) en éléments plus simples (acides aminés, acide gras). Ces dégradations hors métabolon se font sans réactions endergoniques couplées; il y a perte d'énergie libre importante au cours de ces phénomènes externes (digestion, etc.). Ces mêmes molécules dans le métabolon (sous contrôle) seront souvent dégradables avec récupération partielle des énergies de liaison grâce à des réactions endergoniques couplées. Les économies biologiques de ces deux dégradations similaires sont très différentes selon qu'elles sont intra- ou extra-métabolon. C'est pourquoi l'on ne peut pas, comme le fait ODUM (1959) fig. 1), considérer les réserves internes du métabolisme comme devant être réassimilées.

Le concept de métabolon ne coïncide pas avec une structure individuelle classique. Outre le fait, fréquemment omis ou volontairement négligé par simplification, que les êtres vivants phagotrophes (à vacuoles ou tube digestifs, LWOFF, 1943) n'intro-

\* Terminologie in AUBERT et Coll. (1974).

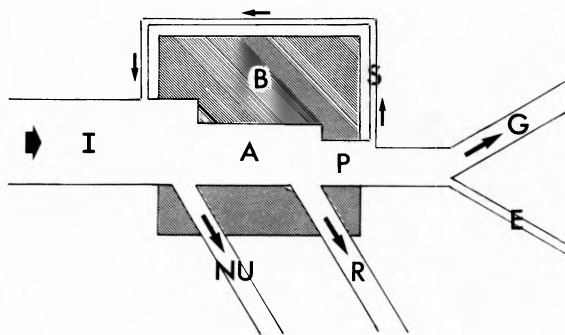


FIG. 1. — Modèle « universel » des flux énergétiques proposés par E.P. ODUM, 1968. I = ingestion; NU = non utilisé; A = assimilé; P = production; R = respiration; B = biomasse; G = croissance; E = énergie « excrétée »; S = énergie stockée (d'après ODUM, 1971).

duisent dans leur organisme qu'apparemment des bolées alimentaires qui restent en fait dans le milieu extérieur, il faut remarquer que la prise sous contrôle biochimique ou l'inverse (assimilation ou émanation) se fait dans des sites fort variables de l'organisme : ceci est typique pour la fixation chlorophyllienne qui se fait à l'intérieur du limbe d'une feuille ou pour l'énergie dégradée qui échappe au contrôle biochimique, en toute partie des organismes. Le métabolon est un concept purement fonctionnel qui ne coïncide pas avec l'apparence morphologique. Ce concept élimine par ailleurs les ambiguïtés propres au concept d'individu qui n'est pas toujours facilement utilisable (coenobes, colonies de Bryozoaires, etc.). La continuité biochimique de l'ensemble en homéostasie est le seul critère : il doit pouvoir y avoir échange sans émanation-assimilation entre les diverses parties d'un métabolon.

Cela ne lève cependant pas toutes les difficultés, l'une d'elles a trait à l'unité de génome : les mutations somatiques, les fusions d'individus amènent à la constitution de métabolons qui possèdent divers codes génétiques pour une même unité biochimiquement continue. Il faut donc entendre ici la référence au génome avec une certaine souplesse; celui-ci pouvant, à l'intérieur d'un même métabolon, varier dans des proportions permettant cependant l'homéostasie du système biochimique qu'il programme comme un tout grâce à un code « en moyenne » homogène.

Enfin, le concept de métabolon ne vise pas a priori un but pratique mais s'efforce de dégager une unité théorique; selon les circonstances concrètes, bien des approximations sont possibles. Le problème est d'avoir un concept fonctionnel unitaire « pur » permettant la construction théorique et l'appréciation des « erreurs » de conception ou de mesure que l'on fait autour de cet étalon.

*Assimilation* ne pose pas de problème semble-t-il, sauf la confusion déjà évoquée chez quelques écologistes entre *ingestion* (c'est-à-dire isolément d'une partie du milieu) et *assimilation* proprement dite (fig. 2) qui inclut toute incorporation au métabolon, y compris de molécules gazeuses et d'énergie radiative (notamment assimilation chlorophyllienne).

*Emanation* doit être précisée car elle n'est ni production, ni dissimulation; celle-ci comporte l'énergie dégradée ( $r$ ), les enzymes émises dans le milieu, les dissimilats ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$ , urines, phanères, desquamation, écorces mortes, etc.), les organes morts abandonnés (racines ou tiges mortes), et enfin le métabolon lui-même à sa mort. Il s'agit de quelque chose de proche, voire d'identique à la conception de respiration + élimination de PETRUSEWICZ (1967 b). En toute rigueur les produits séminaux, les organes séparés accidentellement (morsures d'herbivores ou de prédateurs) ou autotomisés ne sont pas émanés, car ils restent vivants sous un contrôle biochimique; cette vie est généralement très temporaire car, hormis certains zygotes et certains organes de reproduction asexués, la mort suit de peu cette division. En d'autres termes, l'émanation comporte ce qui quitte le contrôle du génome pour être relâché dans le milieu, c'est-à-dire la dissimulation ( $r + f + u$ ), les parties éliminées ( $e_i$ ), ce qui est ingéré par d'autres consommateurs ( $c'$ ) à la mort des tissus ingérés et le métabolon lui-même à sa mort.

Le phénomène de *composition* comporte des fusions telles les greffes spontanées de deux plantes de la même espèce (il en est d'artificielles d'espèces voisines), la fusion de zygotes, etc. et des divisions dont nous avons vu ci-dessus des cas liés à des processus sexués ou asexués.



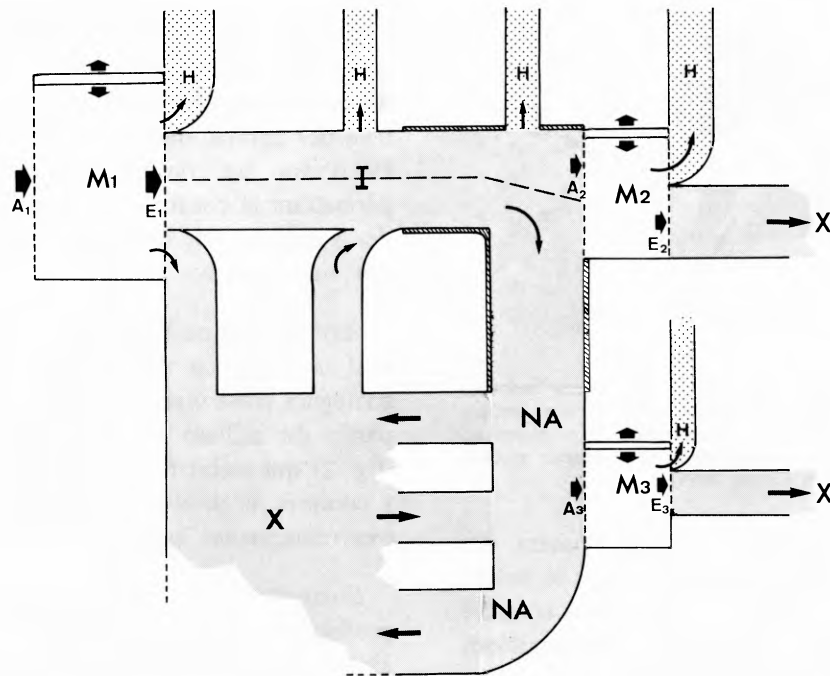


FIG. 2. — Relations trophoénergétiques entre trois métabolons;  $M_1$  en amont émane des éléments ingérés (I) puis en partie assimilés par  $M_2$  puis  $M_3$ ;  $M_2$  et  $M_3$  sont situés vis-à-vis de  $M_1$  sur le même niveau trophique;  $M_2$  est seul phagotrophe (tube digestif hachuré). X représente les autres compartiments (métabolons et éléments de transit); H = énergie dégradée; NA = non assimilée. On peut concrétiser par exemple  $M_1$  par une plante,  $M_2$  par un herbivore,  $M_3$  par un coprophage. A = assimilats; E = émanats.

#### IV. — COMPARTIMENTS ÉCOLOGIQUES ET ÉCHANGES ENTRE COMPARTIMENTS

En raison des propriétés énergétiques très différentes dans les métabolons et hors de ceux-ci, il est d'usage de choisir des compartiments regroupant des êtres vivants et des parties inanimées. Au niveau de l'écosystème les compartiments sont constitués d'ensembles plus ou moins complexes. Avant d'en aborder certains, considérons ce qui se passe entre deux métabolons.

Un métabolon assimile des matières-énergies d'origines et de natures variées; substances non bioénergétiques (SNB) (ne fournissant pas d'énergie dans une réaction métabolique exergonique, tels eau,  $CO_2$ ,  $O_2$ , etc.), matière organique (MO) susceptible d'apporter de l'énergie (glucides, acides aminés, certains minéraux pour des lithotrophes, etc.), énergie lumi-

neuse (assimilation chlorophyllienne), etc. Ces éléments proviennent du milieu qui lui-même peut les avoir reçus de certains métabolons. Cette origine du métabolon « antérieur » ne peut pas toujours être reconnue et n'offre souvent aucun intérêt, particulièrement pour les substances abondantes (l'oxygène émanée par une plante et assimilée par un animal). Mais pour certains éléments (MO, éléments chimiques biogènes), qui constituent les moteurs et souvent les goulets d'étranglement de l'écosystème, les êtres vivants s'organisent en séries qui « échangent » selon un ordre dont on peut plus ou moins reconnaître l'organisation: il est possible de décrire le transit énergétique entre une plante fixatrice, un herbivore, un carnivore, d'une façon générale entre un métabolon amont  $M_1$  et un métabolon aval  $M_2$ .

Que se passe-t-il entre  $M_1$  et  $M_2$ ? Ce point a été généralement négligé car, *en gros*, l'herbivore ( $M_2$ ) mange la plante ( $M_1$ ), le carnivore ( $M_3$ ) mange

l'herbivore ( $M_2$ ), etc.; les phénomènes « intéressants » sont ceux liés à la physiologie de  $M_1$ ,  $M_2$  ou  $M_3$ . Cette « évidence » est insoutenable dans le sol.

Sur ou dans le sol, la plante  $M_1$  émane une matière organique morte (MOM) qui attend plus ou moins longtemps (accumulation de la litière), en subissant bien des phénomènes, avant d'être reprise par  $M_2$ . Par récurrence, il apparaît qu'entre la plante et l'herbivore il existe une phase « morte »; la strate végétale a émané une matière organique devenue morte (MOM) parfois seulement dans le tube digestif de l'herbivore avant qu'une fraction en soit assimilée : il y a un stade mort entre  $M_1$  et  $M_2$ . On peut admettre qu'entre  $M_1$  et  $M_2$ , il y a toujours un stade mort devenant exceptionnellement virtuel lors, par exemple, du passage direct de MO entre certains hôtes/parasites ou symbiontes.

J'appellerai « *ensemble en transit* » (T) cette matière-énergie émanée par  $M_1$  et qui sera assimilée en  $M_2$ , en d'autres termes la part des futurs assimilats de  $M_2$  issus de  $M_1$ . Je noterai plus précisément  $T_{1,2}$  l'ensemble en transit entre  $M_1$  et  $M_2$ . A la différence du métabolon dont on peut donner des limites fonctionnelles pratiquement assez reconnaissables, T est un artifice théorique.  $T_{1,2}$  est un compartiment qui, comme M, contient des quantités Q variables en fonction du temps de  $dQ/dt$ , ayant une entrée  $dq_{e1}/dt$  résultant d'une fraction de l'émanation de  $M_1$  et deux sorties (pertes énergétiques H de  $T_{1,2}$ ) et assimilation  $dq_{a2}/dt$  de  $M_2$ .

Nous avons donc une série continue  $M_1 \rightarrow T_{1,2} \rightarrow M_2$ , etc., de compartiments de quantités variables. La matière organique de T est de la matière organique morte (MOM) alors que celle de M est de la matière organique vivante (MOV). Les différentes quantités qui peuvent être distinguées sont des *nécroquantités* (nécromasse, nécrovolume, nombre de cadavres, de feuilles mortes, etc.) s'opposant aux *bioquantités* (biomasse, biovolume, etc.). Notons que les nécroquantités sont considérables dans certains écosystèmes; que l'on songe aux quelques tonnes de biomasses et aux centaines de tonnes de nécromasses d'un hectare d'écosystème terrestre à biodégradation lente (sol à humus mor).

Tout ce qui est assimilé par un métabolon ne provient pas d'un seul métabolon et réciproquement tout ce qui émane d'un métabolon ne va pas à un seul métabolon (fig. 2). De sorte que les émanats de  $M_1$  se divisent en différents T et les assimilats de  $M_2$  seront constitués par plusieurs T. Si l'on considère de nombreux métabolons on voit que la chaîne trophique  $M_1 \rightarrow T_{1,2} \rightarrow M_2 \rightarrow T_{2,3} \rightarrow M_3$ , dans laquelle  $M_1$ ,  $M_2$ ,  $T_{1,2}$ ,  $T_{2,3}$  sont des chaînons, est en fait organisée en un *réseau trophique*.

La matière-énergie de T subit des transformations quantitatives et qualitatives sous l'action notamment de facteurs physico-chimiques ou des enzymes libres du sol. « Cette activité enzymatique est parfois considérable : ainsi dans un sol limono-argileux, 79-89 % de l'urée est hydrolysée par l'uréase du sol (PAULSON et KURTZ, 1969) » (cité par DOMMERMUES, 1973). Ces transformations, évidemment globalement exergoniques, impliquent une *dégradation de l'énergie dans T*.

*L'énergie se dégrade donc dans M et T : la simple addition des dégradations métaboliques résultant de  $M_1$ ,  $M_2$ ,  $M_3$ , ...,  $M_n$ , d'une chaîne trophique ou d'un écosystème, ne peut représenter la dégradation effective de ces systèmes. Si la dégradation hors-métabolon semble proportionnellement peu intense, elle intéresse des masses énormes de nécromasses et constitue probablement l'un des facteurs dominants de la dégradation de l'énergie, initialement fixée par les producteurs. Ainsi, en France, j'ai mesuré sur environ 20 cm de profondeur une moyenne de 3,9 % de carbone (de la MOM) dans 1 250 sites différents, soit 220 t/ha environ... Chaque 1 % de cette nécromasse se dégradant hors-métabolon annuellement donnerait de 10 à 30 % de la dégradation totale de ces écosystèmes.*

## V. — REGROUPEMENTS

A l'échelle de l'écosystème, l'étude d'un métabolon ou d'un « ensemble en transit » n'offre pratiquement

pas d'intérêt et ce sont des ensembles de M et de T qui sont pris en considération.

Un *niveau trophique* (N) regroupe les métabolons qui puisent leurs assimilats aux mêmes sources. Un *faisceau de transit* (F) regroupe les T qui unissent deux niveaux N successifs. Nous obtenons ainsi une succession  $N_1 \rightarrow F_{1,2} \rightarrow N_2 \rightarrow F_{1,3} \rightarrow N_3$ .

On voit que le niveau trophique dépend de la définition des sources d'assimilats; celle-ci peut être plus ou moins précise selon les études.

On considère fréquemment, pour des raisons biologiques nombreuses, des *populations* : regroupements d'individus appartenant à la même espèce. Ces populations peuvent réunir des métabolons de niveaux trophiques distincts (les changements de régimes, surtout chez les animaux à métamorphoses sont légions) voire successifs (le mammifère allaité par sa mère). Le concept taxonomique d'espèce n'est enfin pas toujours très bien établi. En conséquence, les calculs peuvent être fort complexes au niveau des populations (KACZMAREK, 1967).

Selon sa nature, un niveau trophique (ou un métabolon) présente vis-à-vis de la dégradation de l'énergie des bilans variés. L'énergie biochimique biodégradable (Wb), incluse à des molécules organiques plus ou moins complexes, parcourt les flux de l'écosystème. Certains êtres vivants ont la possibilité, surtout par photosynthèse, d'incorporer de l'énergie dans leur synthèse organique et d'avoir un bilan global  $Wb^{(a)} < Wb^{(e)}$ , ce sont les producteurs; d'autres métabolons ont un bilan inverse  $Wb^{(a)} > Wb^{(e)}$ , ce sont des consommateurs ( $W^{(a)}$  = énergie assimilée;  $W^{(e)}$  = énergie émanée).

Il est fréquemment d'usage de considérer le niveau trophique regroupant les producteurs ( $N_1$ ) et successivement d'ordonner les consommateurs à partir de leur source apparente principale d'assimilats en consommateurs primaires, secondaires, tertiaires, etc. ( $N_2, N_3, N_4$ , etc.). Très souvent s'ajoute à cet ordre fonctionnellement logique une appréciation sur la stratégie alimentaire du niveau trophique. On a ainsi ordonné les niveaux en Plantes, Herbivores, Carnivores primaires, Carnivores secondaires... et regroupé

le « reste » dans le compartiment « décomposeurs ». Cette addition est étrangère aux réseaux trophiques proprement dits et obscurcit sensiblement les schémas descriptifs en surimposant une stratégie alimentaire complexe, mal décrite d'ailleurs. Elle a fait passer inaperçus les faisceaux  $F_{1,2}$ ;  $F_{2,3}$ ; etc.; elle est souvent inapplicable, en biologie du sol notamment; elle ne décrit qu'une faible fraction des êtres vivants, seulement ceux qui agissent dans leur stratégie alimentaire par des actions mortifères sur le niveau trophique antérieur : les biolytiques (phytophages et carnivores), alors que les saprolytiques (saprophages et saprophytes (BOUCHÉ, 1971)) sont fonctionnellement dominants dans les milieux terrestres, leur importance étant également reconnue dans les écosystèmes marins (SATCHELL, 1974).

Je voudrais souligner l'ambiguïté des classements actuels, par exemple au sujet de vaches et de vers de terre straminivores (consommateurs de litière); les premières sont dites « herbivores », les seconds « décomposeurs ». La vache ingère (mais non assimile) des tissus végétaux vivants et, dans une proportion élevée, peut-être égale voire supérieure, des tissus végétaux morts (foin, feuilles mortes des touffes d'herbe); les vers de terre ingèrent les feuilles mortes de la prairies et, avec une matière plus décomposée, une myriade de micro-organismes vivants : la nature des ingestats varie partiellement, mais il est impossible de dire actuellement l'origine précise des assimilats issus ou non de tissus vivants à l'ingestion ! Une chose par contre est presque certaine : ces deux groupes se situent pour l'essentiel en  $N_2$  (fig. 3) bien qu'ils puisent à des sources imprécises ( $N_x$ ), notamment à partir de micro-organismes et de molécules organiques « libres ».

Ceci ne mésestime pas l'intérêt des classements du type « herbivore » mais souligne la nécessité de considérer de façon distincte les niveaux trophiques et les *stratégies alimentaires* qui jouent un rôle évidemment important mais relèvent d'une autre analyse théorique.

La définition d'un compartiment dans un modèle fonctionnel dépendra donc de divers paramètres dont notamment les objectifs à atteindre.



On sera souvent conduit à choisir des compartiments correspondant à des niveaux trophiques N, voire à des faisceaux F, dont la précision est affaire d'exigences et de possibilités techniques. La composition (division/fusion) des constituants d'un niveau trophique pourra être ou non prise en compte; par exemple, considérer que des produits séminaux ne font pas partie d'un compartiment est affaire de définition sinon arbitraire au moins dépendante des objectifs et des contraintes techniques. Il sera préférable à mon sens, au moins en biologie du sol, de faire coïncider les limites de compartiments avec les assimilations ou émanations.

VI. — ÉQUATIONS

Un compartiment basé sur la définition du métabolon (M) ou de la somme des métabolons (N) d'une part et d'autre part pour la partie morte sur celle des éléments (T) et faisceaux de transit (F) a des échanges tropho-énergétiques traduisibles sous la forme générale :

$$\frac{dQ}{dt} = \frac{dq^{(i)}}{dt} - \frac{dq^{(e)}}{dt}$$

où Q est une quantité (souvent biomasse pour M et N, nécromasse pour T et F),  $q^{(i)}$  = import,  $q^{(e)}$  = export.

De même en raison du caractère irréversible de la dégradation de l'énergie on ne s'intéressera souvent qu'au statut de l'énergie W en distinguant l'énergie « organique », biochimiquement dégradable (W<sub>b</sub>), l'énergie « inorganique » biochimiquement libre (W<sub>l</sub>)  $dw/dt$  devient alors  $(dw_b + dw_l)/dt$ .

Nous avons l'expression générale.

$$\frac{dW_b}{dt} = \frac{dw_b^{(i)} + dw_l^{(i)}}{dt} - \frac{dw_b^{(e)} + dw_l^{(e)}}{dt}$$

avec  $dw_l^{(i)}$  nul chez les non photosynthétiques et  $dw_b/dt$  faible chez les plantes photosynthétiques ou chimiolithotrophes.

Pour les autres paramètres (chimiques, par exemple), la même formule est applicable si l'on s'intéresse aux liaisons avec des molécules organiques ou minérales; par exemple, pour le calcium nous avons :

$$\frac{dCA_b}{dt} = \frac{dca_b^{(i)} + dca_l^{(i)}}{dt} - \frac{dca_b^{(e)} + dca_l^{(e)}}{dt}$$

Résultant des phénomènes de composition (fusion-division), des quantités de matières organiques vivantes pourront être considérées comme quittant le compartiment; il ne s'agit ni d'assimilation, ni d'émanation mais d'une conséquence provenant du choix du compartiment. La fusion sera :

$dQ_b^{(f)}$   $dt$  et la division  $dQ_b^{(a)}$   $dt$  et la formule générale devient :

$$\frac{dQ_b}{dt} = \frac{dQ_b^{(f)} + dg_b^{(i)} + dg_e^{(i)}}{dt} - \frac{dQ_b^{(a)} + dg_b^{(e)} + dg_l^{(e)}}{dt} \quad (1)$$

La figure 3 schématise ces échanges;  $dQ'$  et  $dQ''$  sont supprimés pour des raisons de clarté.  $dQ_b/dt$  de chaque compartiment est indiqué par un « piston » à flèches verticales (variations positive ou négative); les autres échanges sont nécessairement positifs (ou temporairement nuls) en raison des exigences de la maintenance. Ce schéma représente une organisation en chaînes trophiques  $N_1 \dots N_x$  indépendantes des connotations liées aux stratégies alimentaires ou à la taxonomie, mais débute par un niveau producteur ( $N_1$ ); le milieu étant organisé en réseaux trophiques et non en chaînes,  $F_x$  et  $N_x$  désignent les autres faisceaux et niveaux non décrits isolément. Une telle figuration se distingue de celle d'ODUM, 1959 (fig. 4) par son caractère général (= indépendantes des connotations) et l'introduction des dégradations énergétiques hors-métabolons (pratiquement hors-organismes). La définition de compartiments, sur un même modèle et selon une formule (1) de bilan unique, permet d'appliquer cette formalisation à toute situation concrète portant sur un chaînon, une chaîne ou un réseau trophique. La mesure pratique des compartiments et des flux peut enfin être critiquée vis-à-vis d'une conception théorique précise.

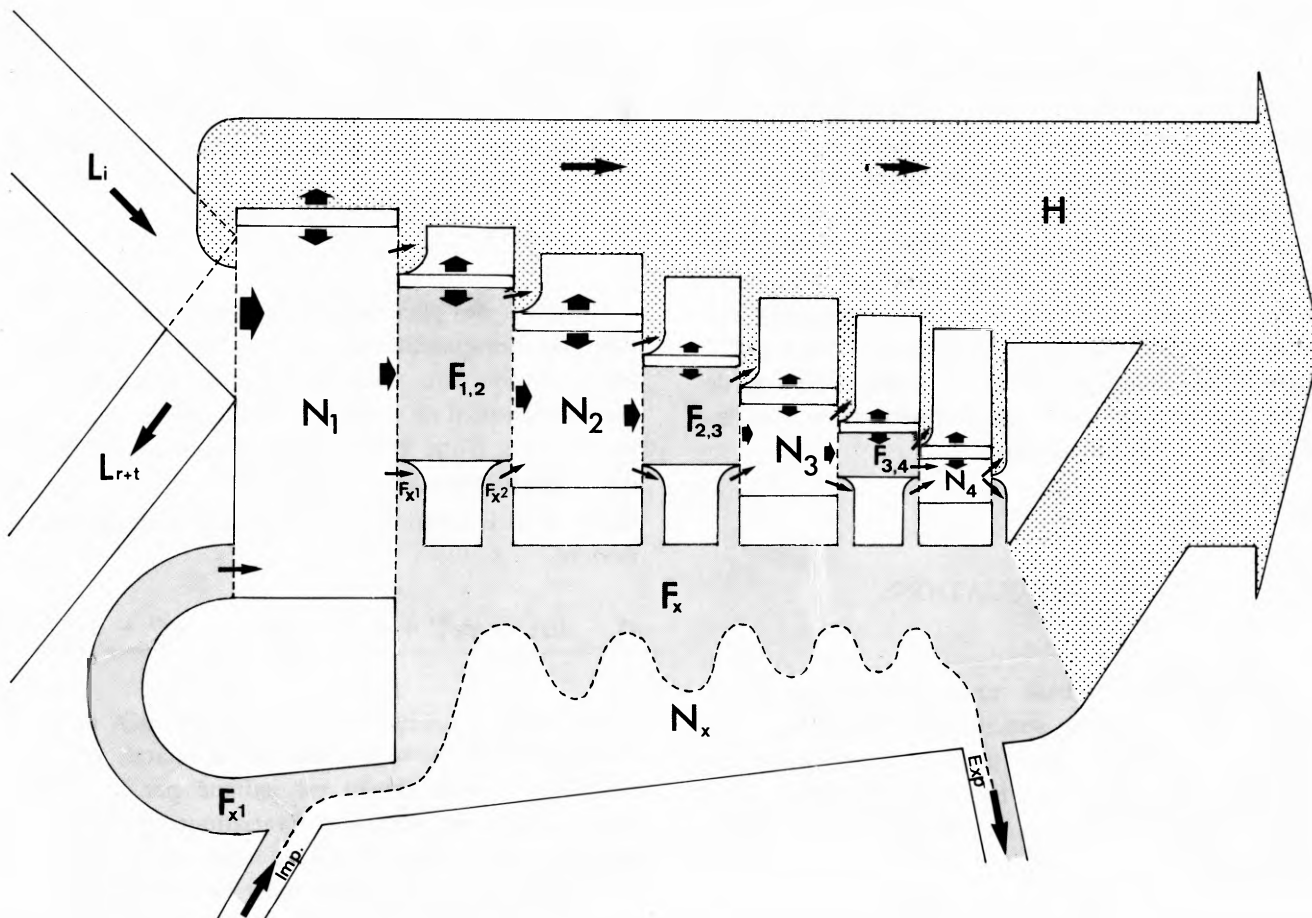


FIG. 3. — Une chaîne trophique dans le cadre d'un écosystème. Les « pistons » indiquent la variation  $dQ/dt$  des quantités  $Q$  des chaînons qui sont représentés par une alternance de Niveaux (N) et de Faisceaux (F) ordonnés à partir du niveau photosynthétique N<sub>1</sub>. x a trait aux compartiments non décrits isolément. H = énergie dégradée; L = énergie lumineuse incidente (L<sub>i</sub>), réfléchie et transmise (L<sub>r</sub> + t); Imp. et Exp. sont respectivement l'import et l'export de l'écosystème.

#### REMERCIEMENTS.

La présente étude a été conduite dans le cadre des recherches méthodologiques « biologie du sol » grâce à l'aide de la D.G.R.S.T. (contrat 74/7/0452). Les illustrations sont de M. BEUGNOT. Les critiques de Monsieur CANCELA DA FONSECA ont beaucoup contribué à sa mise en forme.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AUBERT (J.P.), DUBERT (J.-M.), GROS (F.) et TAVLITSKI (J.), 1974. — Introduction à la Biochimie. Ediscience Mc Grow Hill, Paris, 1-421.
- BOUCHÉ (M.B.), 1971. — Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes illustrées par le rôle pédobiologique des vers de terre. In Person « La vie dans les sols », éd. Gauthier-Villars, 187-209.
- DOMMERMUES (Y.), 1973. — Principes de méthodologie en microbiologie du sol. In « Nouveaux documents pour une étude intégrée en écologie du sol », P.B.I., R.C.P.-40, éd. C.N.R.S., Paris, 3, 13-30.
- DUVIGNEAUD (P.), 1974. — La synthèse écologique. Ed. Doin, Paris, 1-326.
- JACOB (F.), 1970. — La logique du vivant. Une histoire de l'hérédité. Ed. Gallimard, NRF, Paris, 1-354.
- KACZMAREK (W.), 1967. — Methods of production estimation in various types of animal population. In Petruszewicz (1967), 413-416.

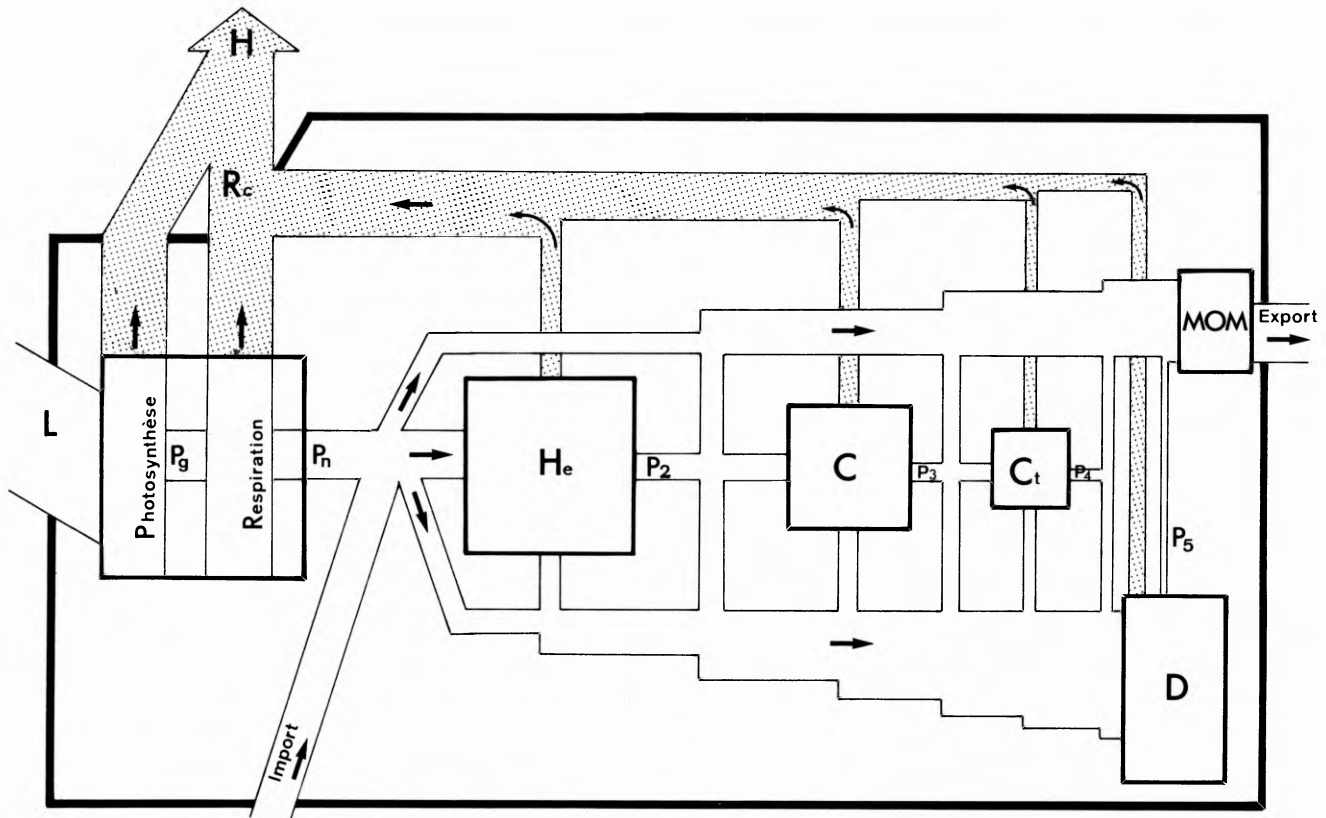


FIG. 4. — Schéma des flux énergétiques (H.T. ODUM, 1956) d'après ODUM 1971. L = énergie lumineuse; Pg = production brute; Pn = production nette; P<sub>2</sub> = production secondaire; P<sub>3</sub> = production tertiaire; etc.; la chaîne débute par les producteurs primaires et se poursuit par les herbivores (Hc), les carnivores (C) et les carnivores secondaires (Ct) et dérive sur l'accumulation de matière organique (MOM) et les décomposeurs (D). L'énergie dégradée (H) résulte de la photosynthèse et de la respiration de la communauté (Rc).

LAMOTTE (M.), 1973. — Bilans énergétiques et production à l'échelle des individus et des populations. *Ann. soc. roy. zool. Belg.*, **103**, 1, 21-36.

LEGAY (J.M.), 1973. — La méthode des modèles, état actuel de la méthode expérimentale. Ed. Informatique et Biosphère, Paris, 7-73.

LWOFF (A.), 1943. — L'évolution physiologique. Hermann et Cie, Paris, 1-308.

MACFADYEN (A.), 1948. — The meaning of productivity in biological systems. *J. anim. ecol.*, **17**, 75-80.

MACFADYEN (A.), 1966. — Les méthodes d'études de la productivité des invertébrés dans les écosystèmes terrestres. *Terre et vie*, **113**, 4, 361-392.

ODUM (E.P.), 1959. — Fundamentals of ecology (2<sup>e</sup> édition). Ed. Saunders, Philadelphia, 1-546.

ODUM (E.P.), 1971. — Fundamentals of ecology (3<sup>e</sup> édition). Ed. Saunders, Philadelphia, 1-574.

PAULSON (K.N.) et KURTZ (L.T.), 1969. — Locus of urease activity in soil. *Proc. soil., sci., ann.*, **33**, 387-900 (cité par DOMMERGUES, 1973).

PETRUSEVICZ (K.), 1967. — Secondary productivity of terrestrial ecosystems. Ed. Panstwowe naukowe, Warszawa, 1-879.

PETRUSEVICZ (K.), 1967 a. — Concepts in studies on the secondary productivity of terrestrial ecosystems. *In* PETRUSEVICZ (1967), 17-49.

PETRUSEVICZ (K.), 1967 b. — Suggested list of more important concepts in productivity studies (definitions and symbols). *In* PETRUSEVICZ (1967), 51-58.

SATCHELL (J.E.), 1974. — Litter : interface of animate/inanimate matter. *In* Dickinson et Pugh « Biology of plant litter decomposition », introduction XIII-XLIV. Ed. Academic press, London.

RECTIFICATIF (Discussion d'écologie, III. Bull. écol., 9, 4, 289-299)

J.P. Troy (E.N.G.R.E.F., Paris) a attiré mon attention sur deux erreurs conceptuelles de cet article. J'ai suivi une pratique incorrecte, courante en écologie, en utilisant le terme flux pour décrire les quantités en échange entre compartiments : ces quantités  $dQ/dt$  sont des débits.

Par ailleurs, cet article mis sous presse en décembre 1974, suit une interprétation, classique à ce moment, de la vie "organisée pour la maintenance de la négentropie du système" (p. 291). J. Tonnelat (La Recherche, N° 101, 614-622) a montré que l'on ne devait pas confondre désordre et négentropie, que la somme de singularités aléatoires a "organisé" la vie sans contradiction avec le second principe de la thermodynamique.