

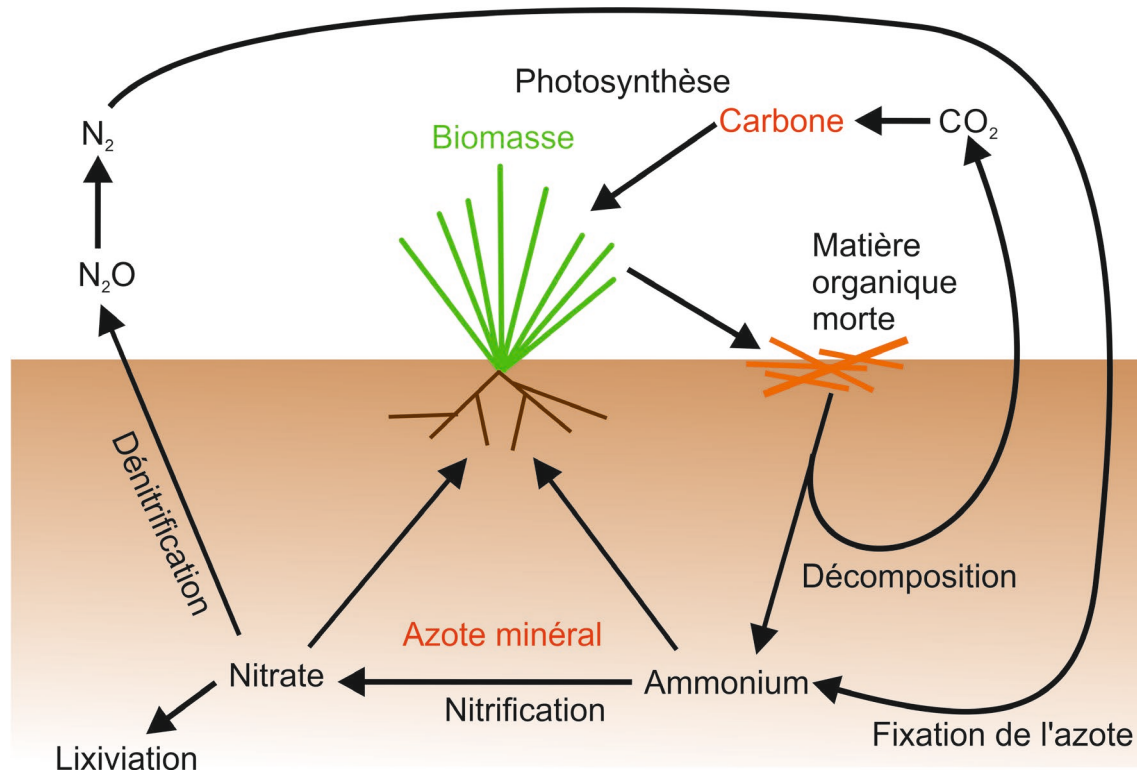
# Institut d'Ecologie et des Sciences de l'Environnement

Recyclage des nutriments, fonctionnement des écosystèmes et évolution

*S. Barot*



# Pourquoi s'intéresser au recyclage des nutriments?

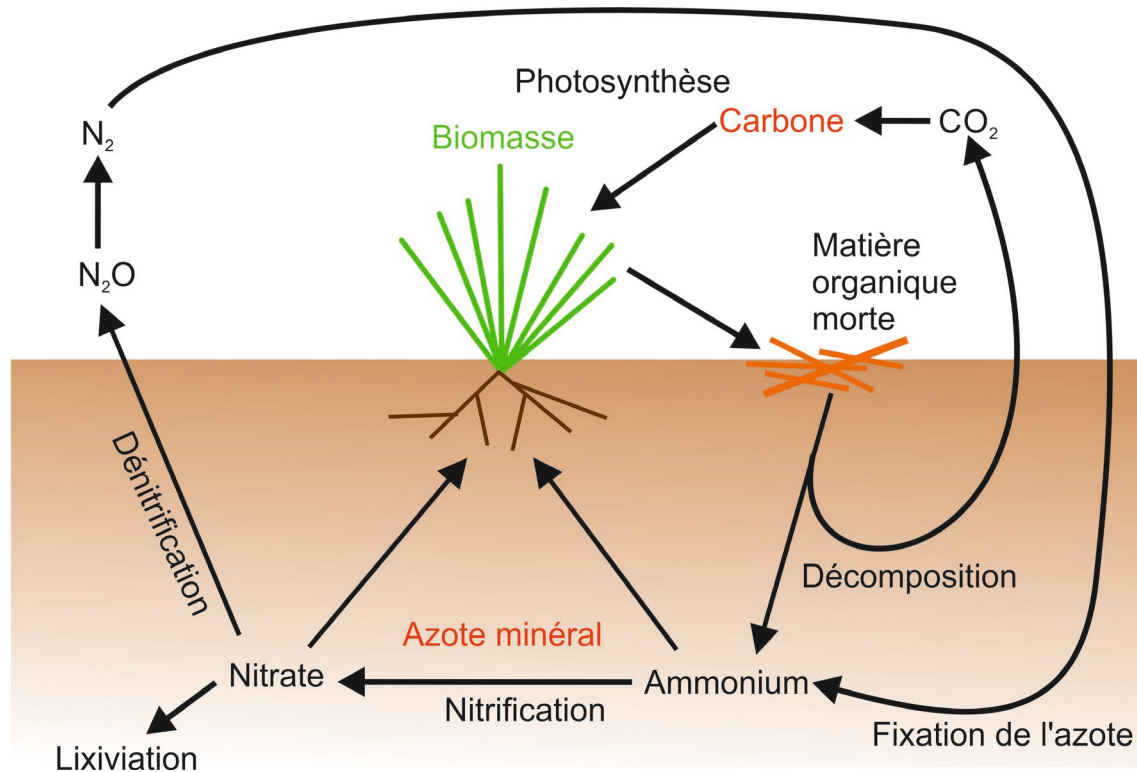


**Les nutriments minéraux comme monnaie d'échange universelle**

- Tous les organismes combinent dans leur biomasse du C et des nutriments minéraux

- Le recyclage est à la base du fonctionnement des écosystèmes

# Pourquoi s'intéresser au recyclage des nutriments?

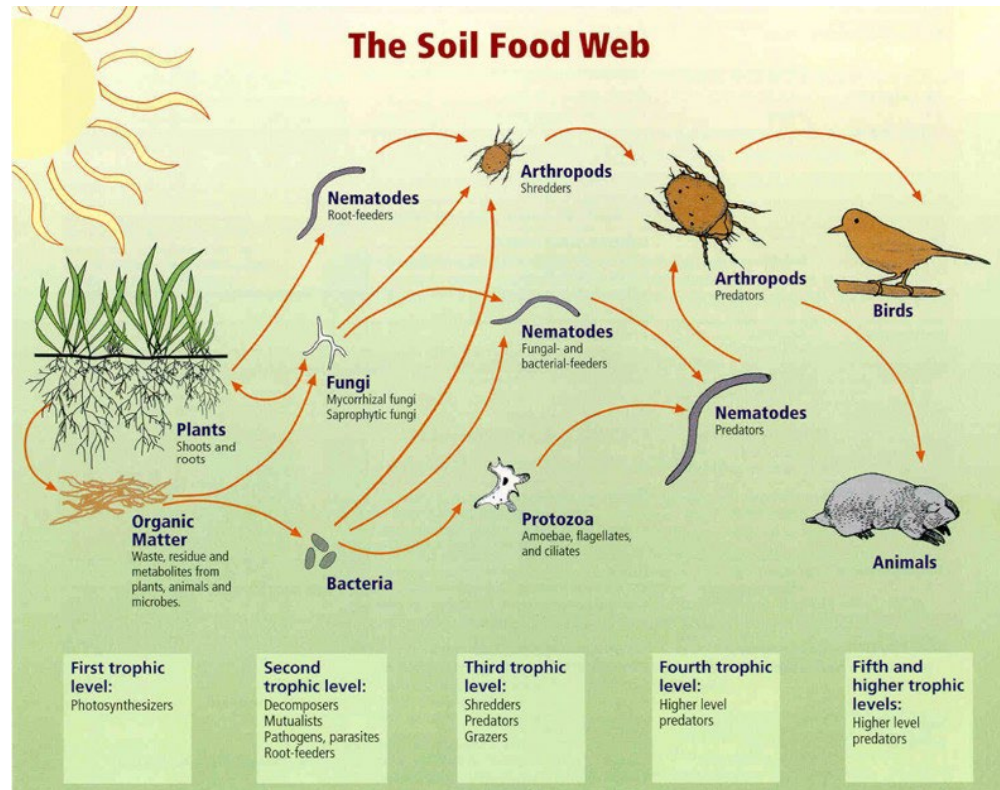


**Cela devient vite assez compliqué à étudier (mesurer les flux, prédire leurs conséquences)**

- Il-y-a de très nombreux flux en interaction

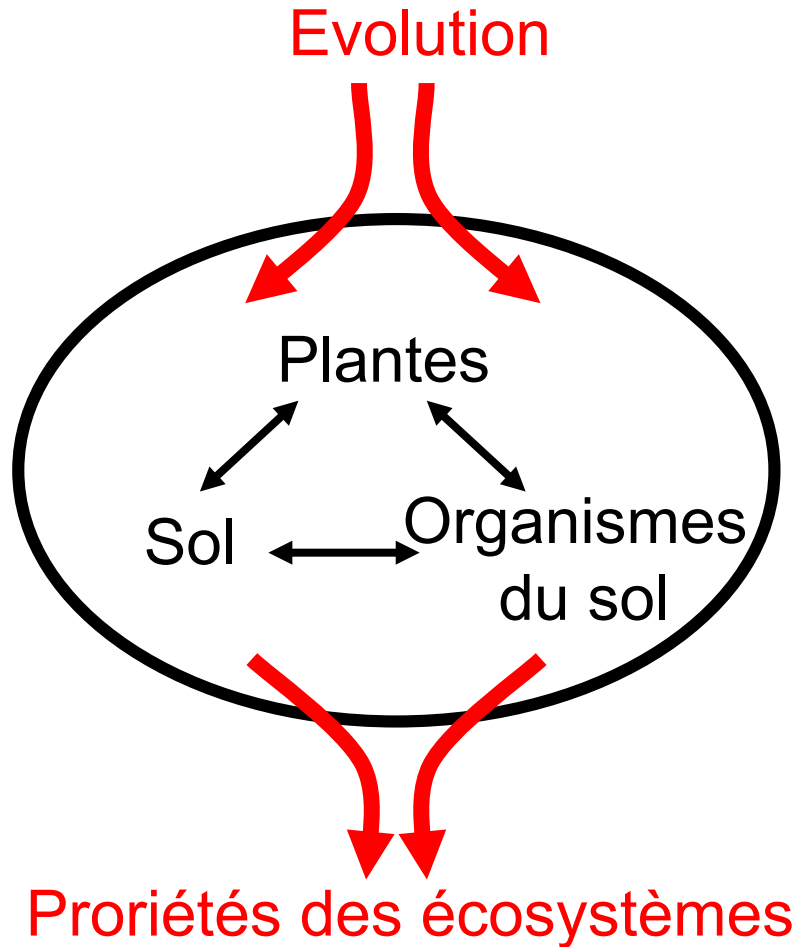
- Les organismes manipulent tous ces flux

# Tous les organismes sont impliqués



- Les herbivores, les carnivores, les décomposeurs
- Dans tous les écosystèmes

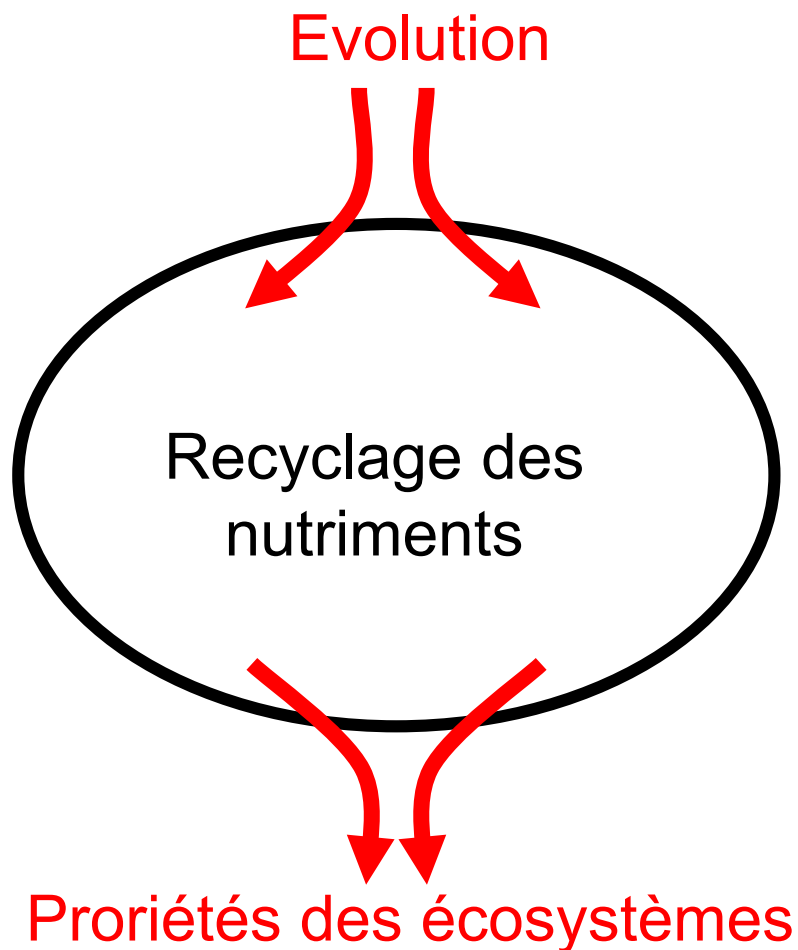
# Evolution et fonctionnement des écosystèmes



L'évolution et le fonctionnement des écosystèmes sont souvent étudiés séparément pourtant

- Les interactions sont façonnées par l'évolution
- Ainsi le fonctionnement des écosystèmes est façonné par l'évolution

# Le recyclage des nutriments est au cœur du fonctionnement des écosystèmes



Les nutriments minéraux sont une monnaie d'échange universelle

- Les traits des organismes influençant le recyclage sont soumis aux pressions de sélections
- On peut soupçonner que les organismes évoluent de manière à influencer le recyclage en leur faveur
- Ces traits influencent fortement les propriétés des écosystèmes

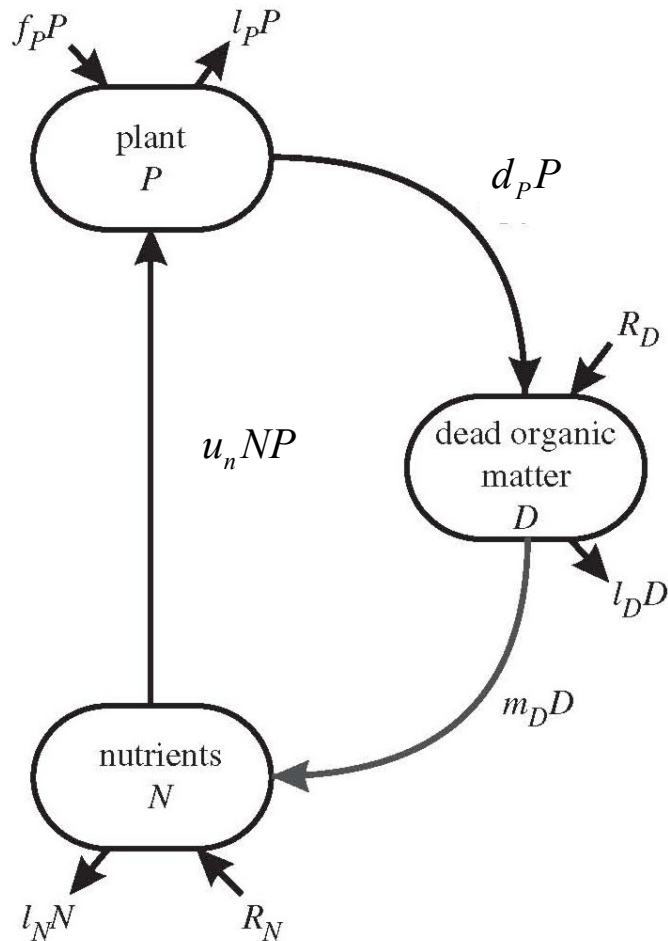
# De très nombreuses questions

- Quels sont les effets à long et court terme des vers de terre sur la production primaire en augmentant la minéralisation?
- Est-ce que les plantes devraient absorber plus de nitrate ou d'ammonium?
- Est-ce que les plantes ont intérêt à inhiber la nitrification?  
Dans quelles conditions cette stratégie peut-elle être sélectionnée?
- A quel point les plantes devraient-elles investir dans l'absorption des nutriments par les racines?  
A quel type de dynamique évolutive cela peut-il conduire?

**Approche par la modélisation**

**Pas mal inspiré par les travaux de Loreau**

# Le recyclage comment ça marche?



Un système d'équations différentielles

$$\frac{dP}{dt} = u_n N - (d_p + l_p) P$$

$$\frac{dD}{dt} = d_p P - (m_d + l_d) D + R_d$$

$$\frac{dN}{dt} = m_d D - l_n N - u_n N + R_n$$

Le modèle suit la dynamique de n'importe quel nutriment considéré comme limitant



# Résultats

- On trouve l'expression analytique des compartiments à l'équilibre

$$P^* = \frac{1}{d_p + l_p - f_p} \left( R_d \frac{m_d}{m_d + l_d} \frac{u_n}{u_n + l_n} + R_n \frac{u_n}{u_n + l_n} \right) \frac{1}{1 - \alpha}$$

$$D^* = \frac{1}{m_d + l_d - f_p} \left( R_d + R_n \frac{u_n}{u_n + l_n} \frac{d_p}{d_p + l_p} \right) \frac{1}{1 - \alpha}$$

$$N^* = \frac{1}{u_n + l_n - f_p} \left( R_d \frac{m_d}{m_d + l_d} + R_n \right) \frac{1}{1 - \alpha}$$

- Un seul équilibre stable qui doit décrire les propriétés de l'écosystème sur le long terme

# Resultats

$$P^* = \frac{1}{d_p + l_p - f_p} \left( R_d \frac{m_d}{m_d + l_d} \frac{u_n}{u_n + l_n} + R_n \frac{u_n}{u_n + l_n} \right) \frac{1}{1 - \alpha}$$

$$\frac{1}{d_p + l_p - f_p}$$

$$R_d \frac{m_d}{m_d + l_d} \frac{u_n}{u_n + l_n} + R_n \frac{u_n}{u_n + l_n}$$

$$\alpha = \frac{d_p}{d_p + l_p - f_p} \frac{m_d}{m_d + l_d} \frac{u_n}{u_n + l_n}$$

$$\frac{1}{1 - \alpha} = \sum_{i=1}^{+\infty} \alpha^i$$

$$\left( R_d \frac{m_d}{m_d + l_d} \frac{u_n}{u_n + l_n} + R_n \frac{u_n}{u_n + l_n} \right) \frac{1}{1 - \alpha}$$

Temps des résidence des nutriments dans le compartiment

Quantité de nutriments entrant dans la plante et arrivant de l'extérieur de l'écosystème

**Efficacité du recyclage**

Quantité de nutriment entrant dans la plante depuis l'extérieur après  $i$  recyclage dans l'écosystème

# Conclusion

$$P^* = \frac{1}{d_p + l_p - f_p} \left( R_d \frac{m_d}{m_d + l_d} \frac{u_n}{u_n + l_n} + R_n \frac{u_n}{u_n + l_n} \right) \frac{1}{1 - \alpha}$$
$$\alpha = \frac{d_p}{d_p + l_p - f_p} \frac{m_d}{m_d + l_d} \frac{u_n}{u_n + l_n}$$

- Sur le long terme la production primaire ne dépend pas de la vitesse du recyclage prise isolément
- La production primaire augmente avec les apports extérieurs
- La production primaire dépend de l'efficacité du recyclage qui augmente avec la vitesse du recyclage et diminue avec les pertes

**Les conclusions sont assez intuitives mais peuvent vite avoir des conséquences difficiles à prédire dans des cas concrets précis**

# Effet des vers de terre sur la croissance des plantes

- Les vers de terre augmentent la croissance des plantes par des mécanismes très divers
- Le mécanisme le mieux documenté est la stimulation de la minéralisation

**Mélangent la litière avec le sol**

**Mangent la litière et la matière organique du sol**

**Stimulent les microorganismes du sol**



# Des questions non-résolues

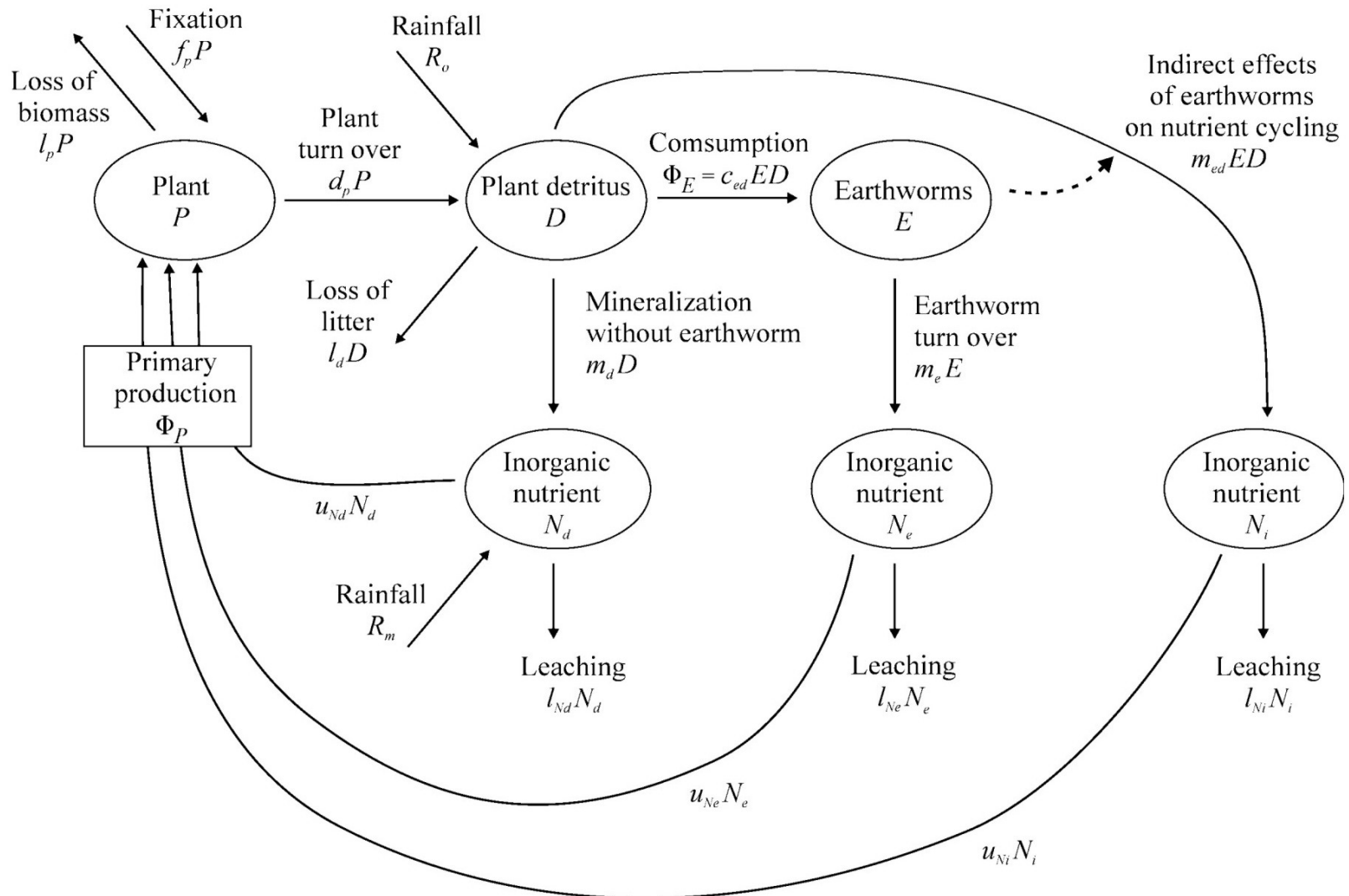
- L'effet des vers est souvent étudié par des expériences à cours terme



- On ne sait pas si l'effet des vers sur les plantes est durable
- On pourrait faire l'hypothèse que quand on ajoute des vers dans un sol, leur effet disparaît quand ils ont minéralisé tout "l'excédent" de matière organique

**Pas facile de faire des expériences sur le long terme ...  
une approche de modélisation**

# Le modèle



# Le modèle

- Le même formalisme général que le premier modèle
- On regarde l'expression des compartiments à l'équilibre  
Il existe un seul équilibre stable
- L'effet des vers de terre sur le long terme est déterminé par les propriétés du modèle à l'équilibre
- Comparaison des propriétés avec et sans vers de terre

# Résultats

- Très simple et très compliqué à la fois

$$P^* = \frac{\left[ \frac{(d_p + l_p - f_p) \left[ (l_d + m_d) \frac{m_e}{c_{ed}} - R_o \right]}{d_p} - \frac{u_{Nd} \left( R_m + m_d \frac{m_e}{c_{ed}} \right)}{l_{Nd} + u_{Nd}} \right] + (l_d + m_d) \frac{m_e}{c_{ed}} - R_o}{\frac{m_e}{c_{ed}} \left[ \frac{(d_p + l_p - f_p)(c_{ed} + m_{ed})}{d_p} - \frac{u_{Ne} c_{ed}}{l_{Ne} + u_{Ne}} - \frac{u_{Ni} m_{ed}}{l_{Ni} + u_{Ni}} \right]}$$



# Résultats

- La condition pour avoir un effet positif des vers sur les plantes

$$\Phi_P^* > \Phi_{P,E=0}^* \Leftrightarrow P^* > P_{E=0}^* \Leftrightarrow \alpha_d < \alpha_{e+i}$$

$$\alpha_{e+i} = \frac{u_{Ne}}{u_{Ne} + l_{Ne}} \frac{c_{ed}}{c_{ed} + m_{ed}} + \frac{u_{Ni}}{u_{Ni} + l_{Ni}} \frac{m_{ed}}{c_{ed} + m_{ed}}$$

$$\alpha_d = \frac{m_d}{m_d + l_d} \frac{u_{Nd}}{u_{Nd} + l_{Nd}}$$

- L'effet sur le long terme des vers dépend de leur impact sur l'efficacité du recyclage
- Les vers ne peuvent conduire à une augmentation de la production primaire sur le long terme que s'ils maintiennent plus de nutriments dans l'écosystème

# Interprétation

- C'est un résultat théorique! Il faudrait déterminer si les conditions sont vérifiées "en vrai"
- Comment les vers pourraient-ils maintenir plus de nutriments dans un écosystème
- Augmentation de la minéralisation / du taux d'absorption

**OK**

**OK**

- Diminution des pertes de nutriments

**Yes / No**

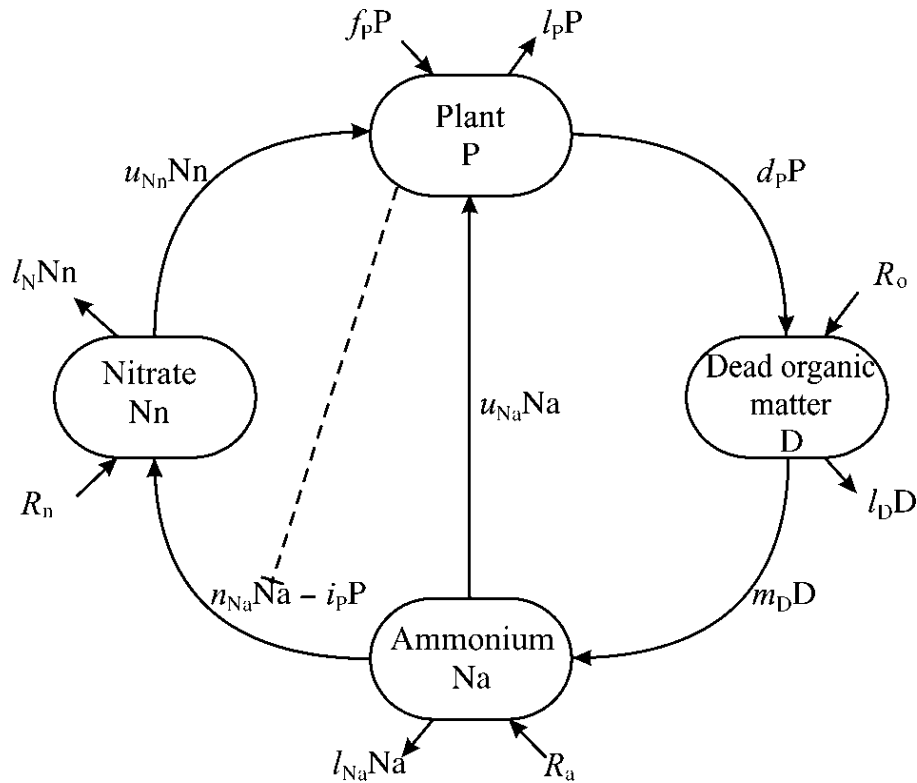


# Conclusion

- **Besoin d'expériences pour mesurer les différents flux**
- **Ou d'une expérience sur le long terme pour évaluer le bilan des nutriments et la biomasse de plantes. Et le carbone?**
- **Le type de résultats est sans doute valable pour l'impact de tous les organismes sur le recyclage des nutriments**
- **Cas des herbivores  
(de Mazancourt 1998)**



# L'inhibition de la nitrification

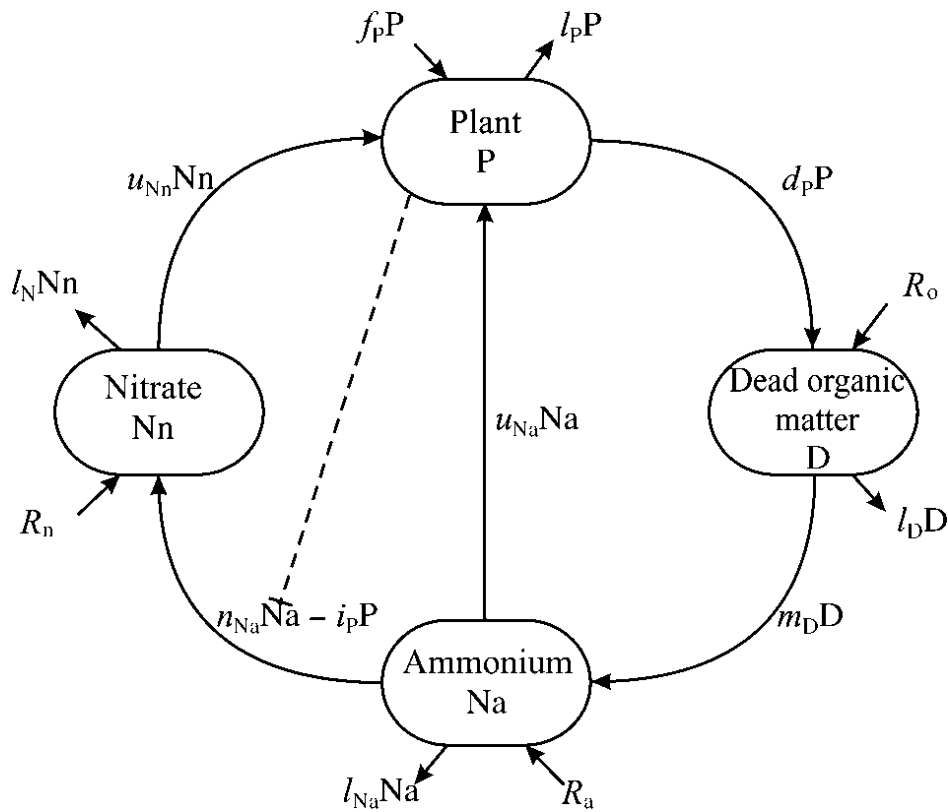


**Le cycle de l'azote**



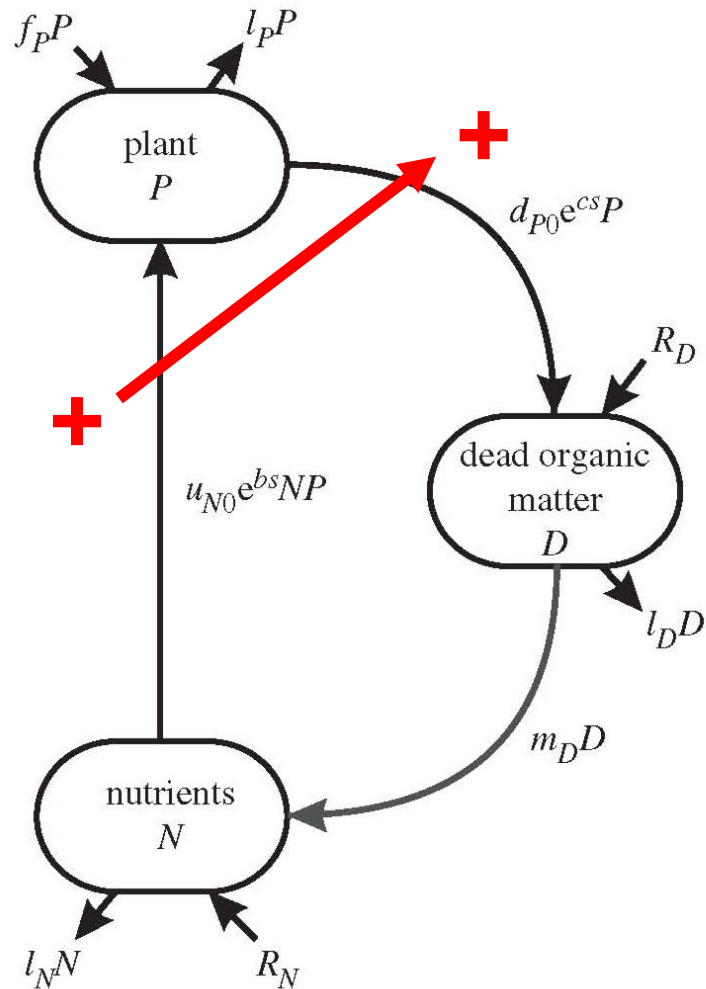
**Les graminées de la savane de Lamto inhibent la nitrification**

# Le modèle



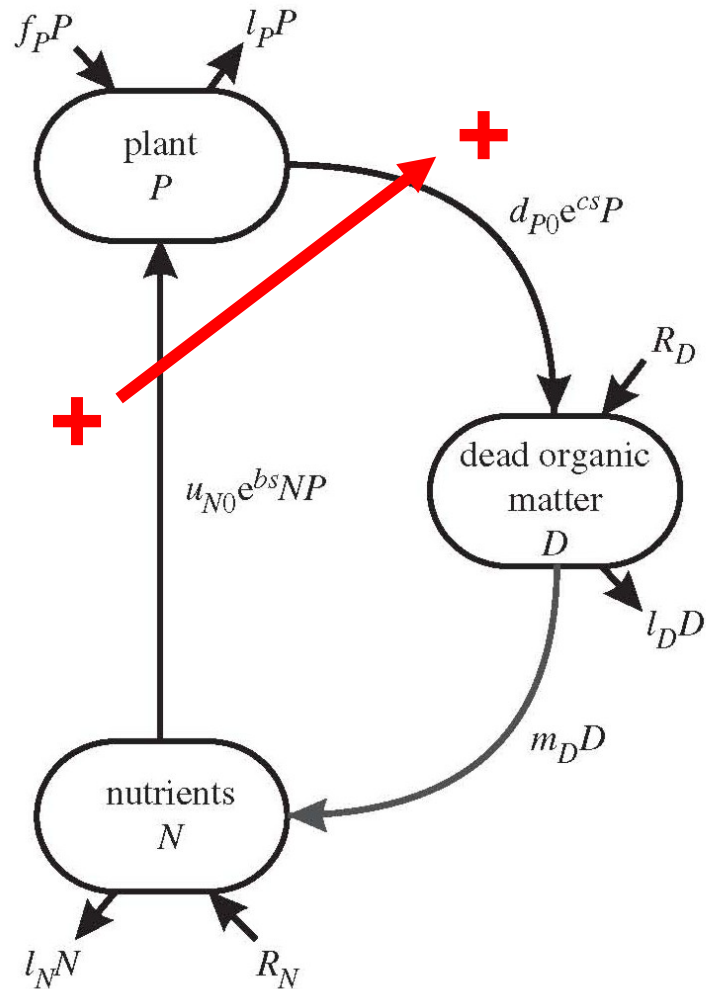
- Inhiber la nitrification augmente l'efficacité du recyclage de l'azote
- Cela augmente fortement la production primaire des graminées
- Application à l'agriculture?
- Evolution de l'inhibition?

# L'évolution darwinienne de la capacité des plantes à absorber les nutriments minéraux



- On veut prédire l'évolution de l'investissement des plantes dans l'absorption
- Cela nécessite un trade-off évolutif, ici entre absorption et pertes

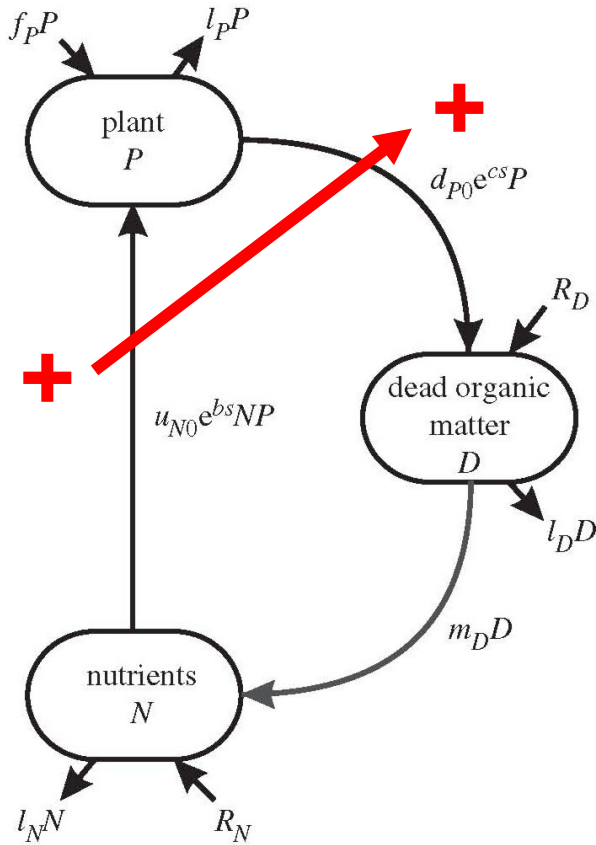
# L'évolution de la capacité des plantes à absorber les nutriments minéraux



- Utilisation du cadre de la dynamique adaptative
- Pour prédire la dynamique évolutive on regarde si un mutant avec une stratégie un peu différente est capable d'envahir la stratégie résidente

Geritz, S. A. H. et al. 1998 *Evol. Ecol.*

# Le même modèle mathématique écologique ...



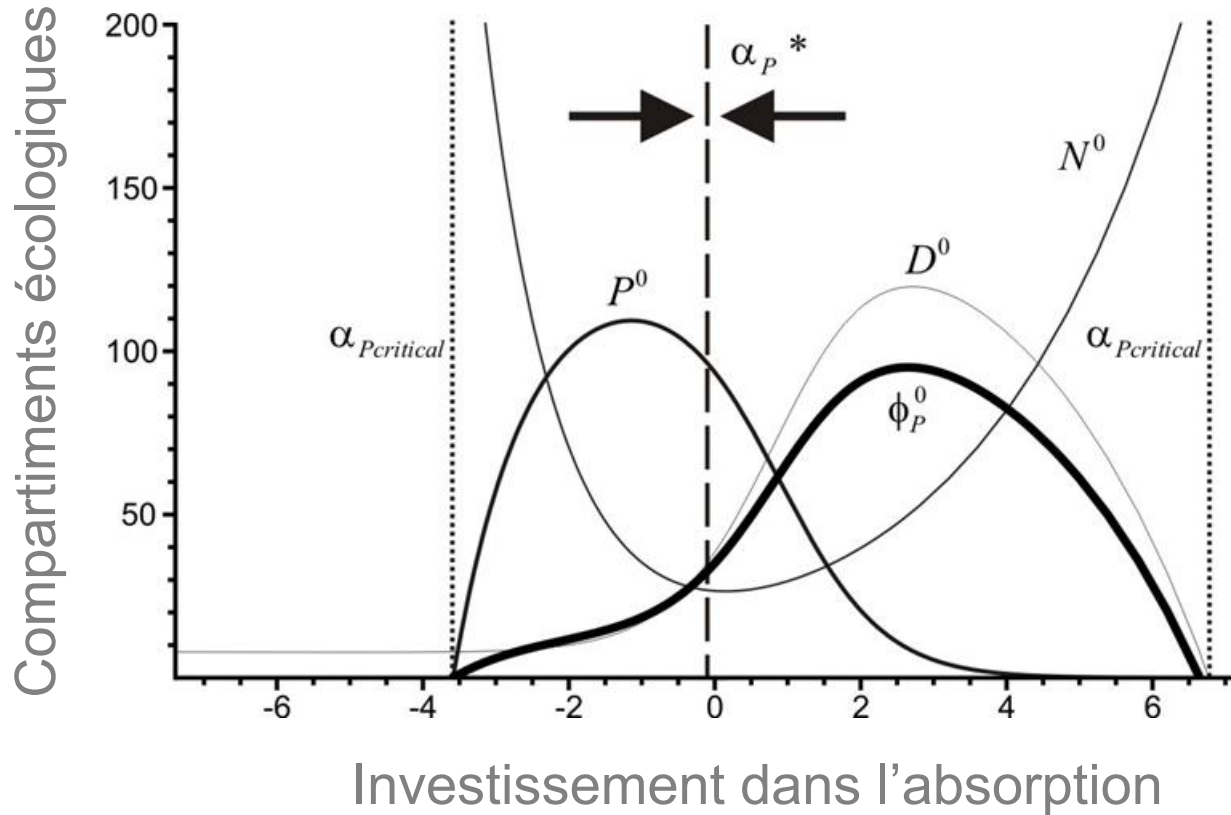
$$\left. \begin{aligned} \frac{dP}{dt} &= (u_{N0} e^{bs} NP) - (d_{P0} e^{cs} + l_P - f_P)P, \\ \frac{dD}{dt} &= d_{P0} e^{cs} P + R_D - (m_D + l_D)D \\ \frac{dN}{dt} &= m_D D + R_N - (u_{N0} e^{bs} P + l_N)N. \end{aligned} \right\}$$

$$W_{Pm}(s_m, s) = \frac{1}{P_m} \frac{dP_m}{dt} \quad \text{Fitness d'invasion}$$

$$\left( \frac{\partial W_{Pm}}{\partial S_m} \right)_{S_m \rightarrow S} = 0 \quad \text{On cherche les équilibres}$$

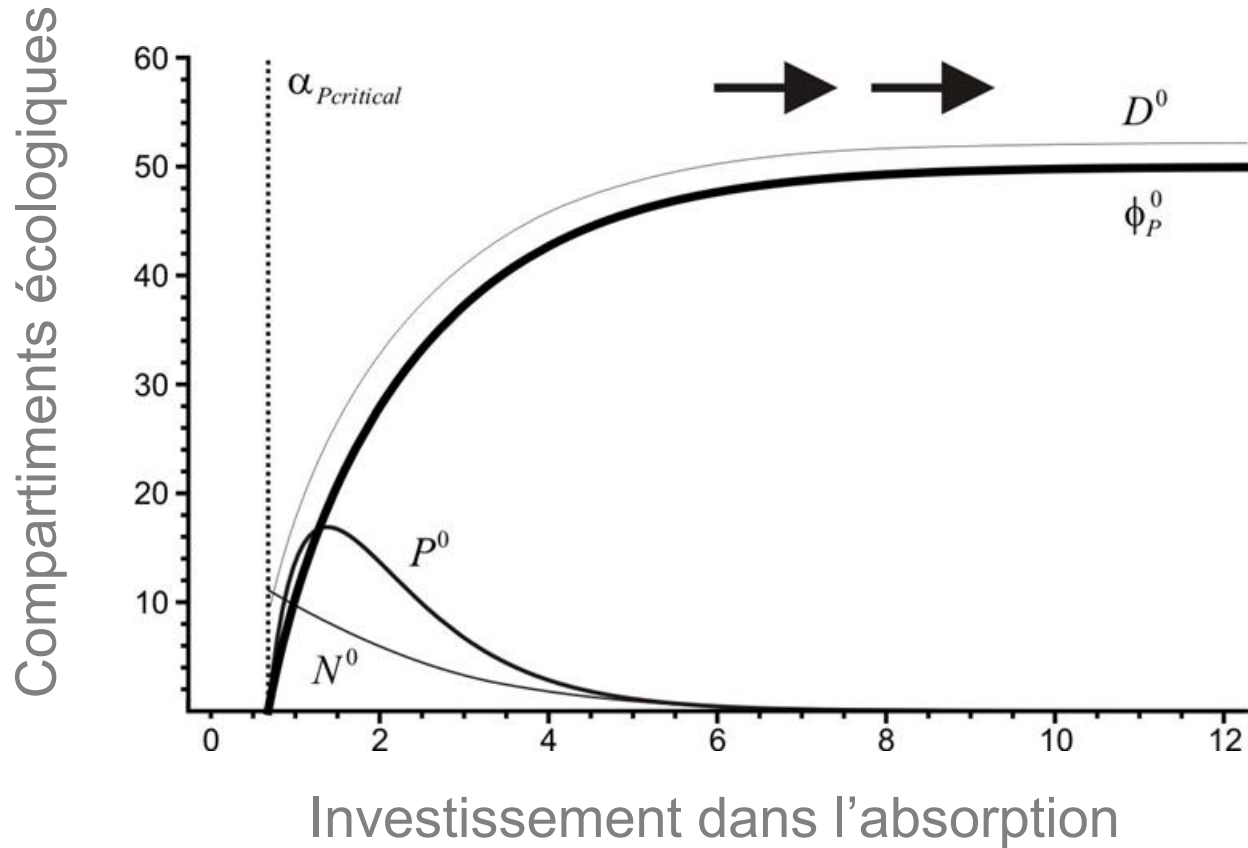


# Résultats : premier type d'équilibre



**Un équilibre évolutif**

# Résultats : un suicide évolutif

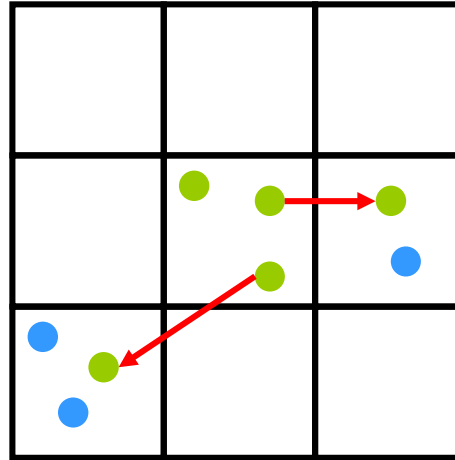
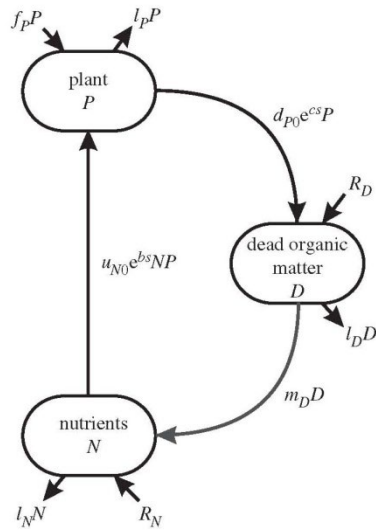


- An evolutionary suicide

# Conclusions

- L'évolution ne maximise pas la biomasse ou la production primaire
- L'évolution peut même aboutir à une forme de “**tragédie des communs**” : surexploitation des ressources
- L'évolution minimise toujours  $N^*$  et donc les pertes  
Théorie de **Tillman du  $R^*$  à l'échelle évolutive** (Tillman 1982)
- La stratégie qui est sélectionnée ne dépend pas de la richesse de l'écosystème en nutriments ???

# Un modèle spatial individu-centré



## Flux de nutriments

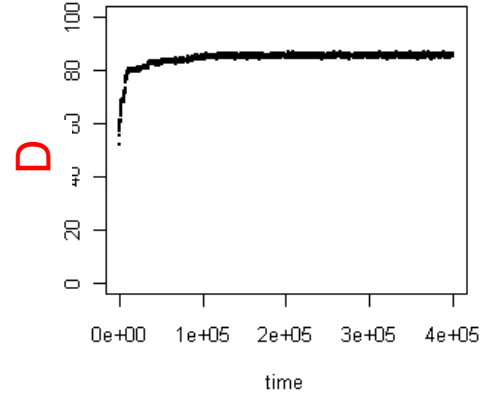
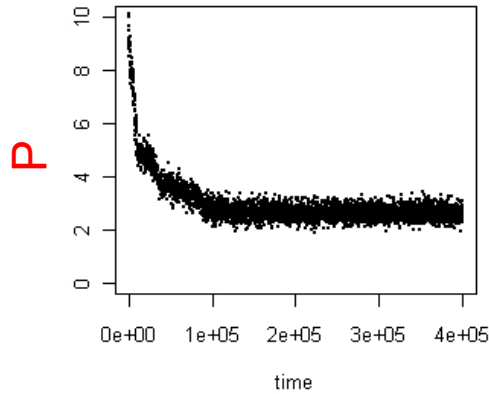
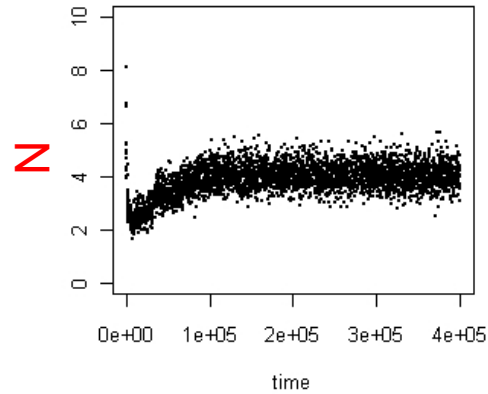
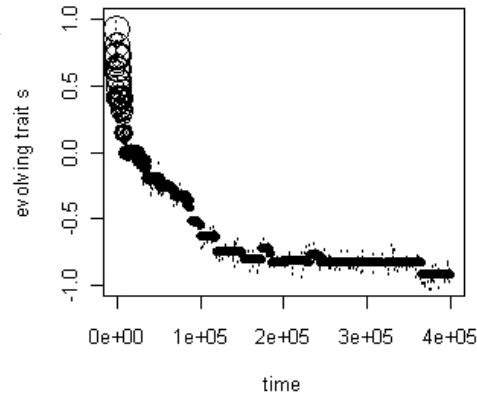
- Le même cycle des nutriments dans chaque case
- Dans chaque cellule les différentes plantes sont en compétition pour les mêmes nutriments

## Flux d'individus

- Les individus peuvent mourir et produire des graines qui sont dispersées

# Un modèle de simulation

Nutrient uptake

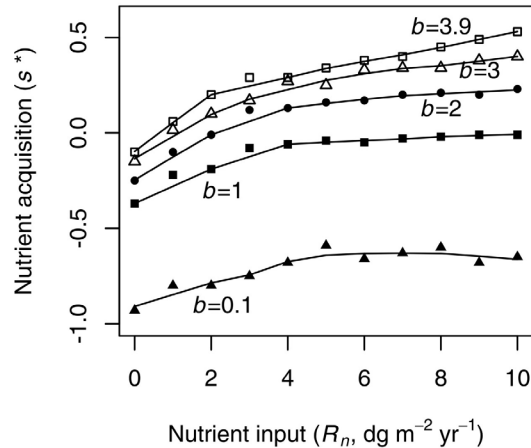


Time

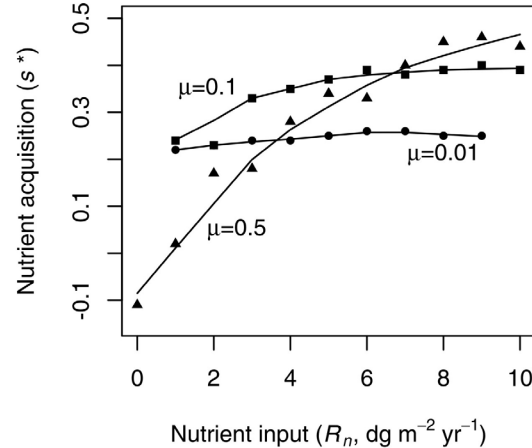
# Effet de la richesse en nutriment et interactions...

Investissement dans l'absorption

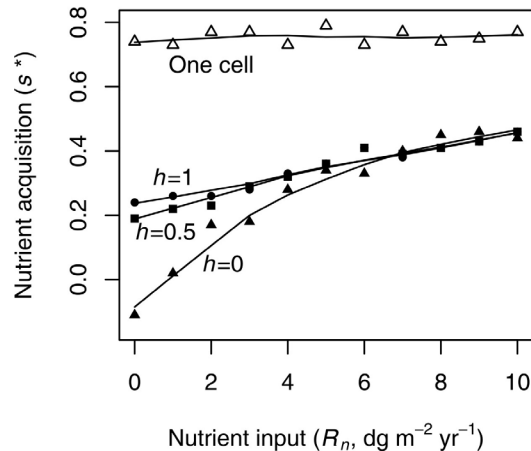
**A Interaction with the trade-off**



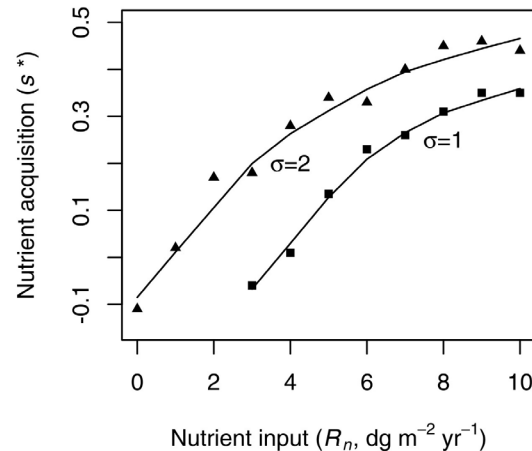
**B Interaction with mortality**



**C Interaction with homogenization**



**D Interaction with dispersal**



- L'absorption croît
- Quel que soit le trade-off
- Quelle que soit la longévité
- Croît avec l'homogénéisation
- Croît avec la dispersion des graines

Richesse en nutriments

# Interprétation

- Grace à la spatialisation l'investissement pour les nutriments augmente avec la disponibilité des nutriments

Cela est dû à des interactions complexes entre compétition locale et régionale

**Cela conduit à l'évolution du gradient r/K ou de compétiteurs / tolérants au stress (Grime 1977)**

- Accroître l'homogénéisation des nutriments et la dispersion des graines accroît l'investissement dans l'absorption

L'homogénéisation conduit à une situation proche de celle du modèle non-spatiale : **toute la ressource est partagée par tous les individus / stratégies**

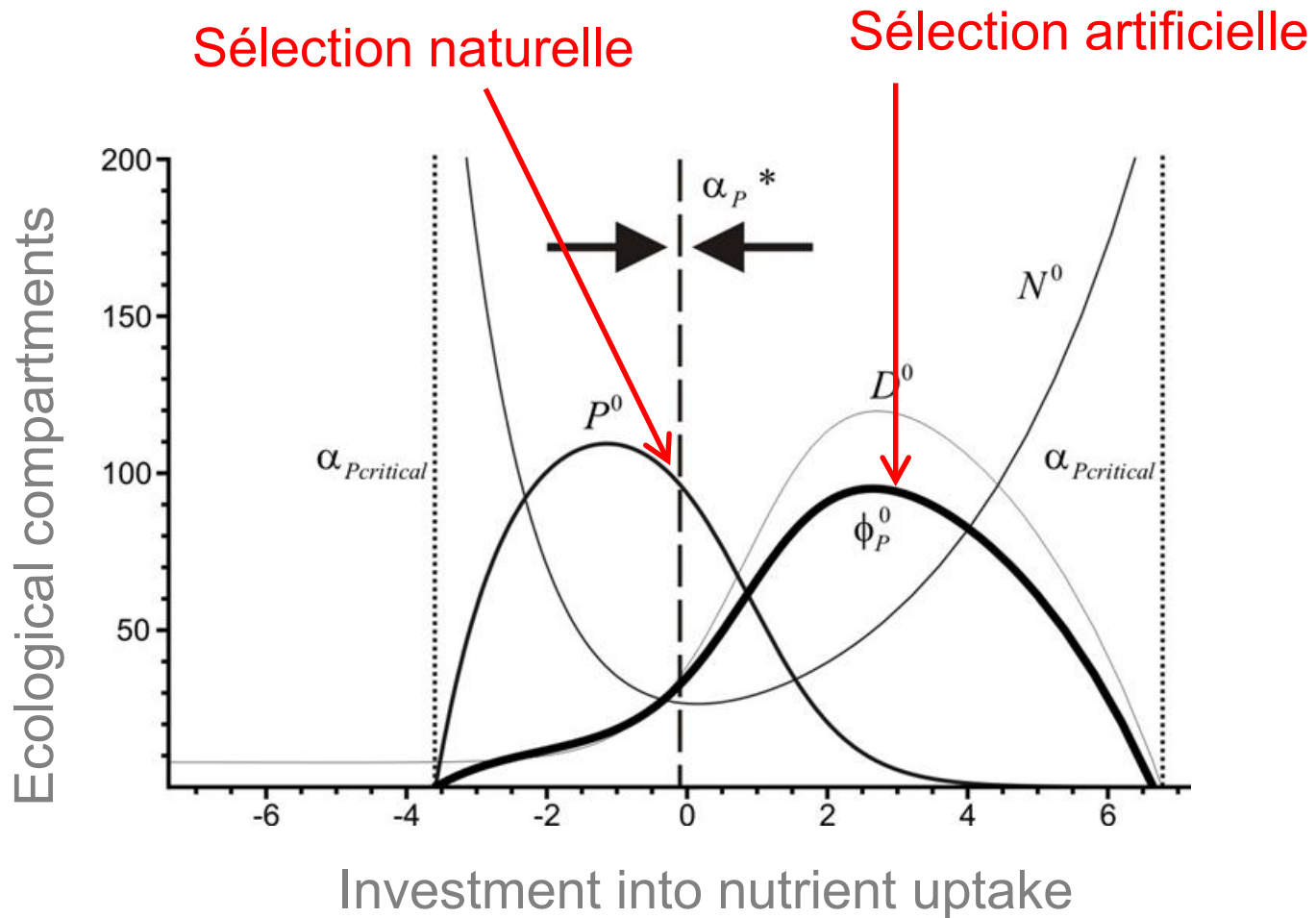
L'hétérogénéité de la ressource réduit la possibilité de tragédie des communs, et promeut **l'évolution de stratégies altruistes** (Lion 2008, Le Gaillard 2003)

# A retenir

- Il y a des interactions complexes entre les flux de recyclages à l'intérieur des écosystèmes, les entrées et les sorties
- Cela conduit à des effets de ces différents flux différents sur le long et le court terme
- De nombreuses interactions écologiques et l'effet de nombreux organismes peut être analysé avec ce même cadre et les mêmes modèles
- Le même formalisme peut-être utilisé pour prédire l'évolution de ces interactions en utilisant le cadre de la dynamique adaptative
- Importance de la spatialisation



# Applications .... Agriculture ...



# Un travail collectif



# Biblio

- Barot, S., A. Ugolini, and F. Bekkal Brikci. 2007. Nutrient cycling efficiency explainseffect... *Functional Ecology* 21:1-10.
- Boudsocq, S., J. C. Lata, J. Mathieu, L. Abbadie, and S. Barot. 2009. Modelling approach to analyze the effects of nitrification inhibition... *Functional Ecology* 23:220-230.
- Boudsocq, S., S. Barot, and N. Loeuille. 2011. Evolution of nutrient acquisition: when adaptation... *Proc. Royal. Soc London B* 278:449-457.
- Barot, S., S. Bornhofen, S. Boudsocq, X. Raynaud, and N. Loeuille. 2016. Evolution of nutrient acquisition... *Functional Ecology* 30:283-294.