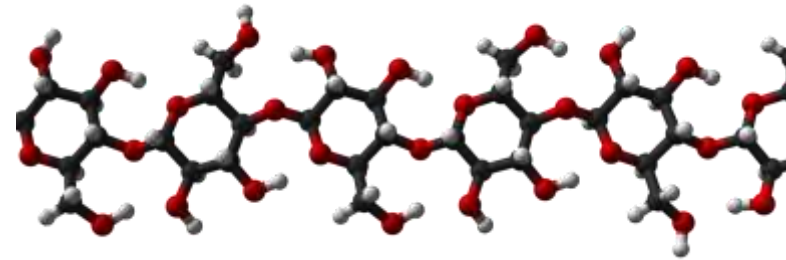
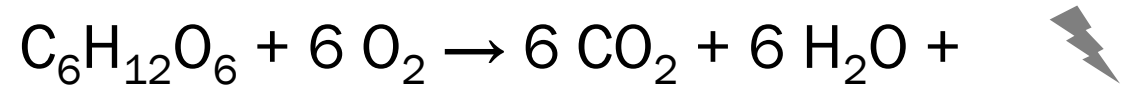


Pourquoi et comment la stœchiométrie importe dans les dynamiques écologiques? Des communautés locales aux méta-écosystèmes



Stœchiométrie: principe de conservation de la matière

équation en chimie



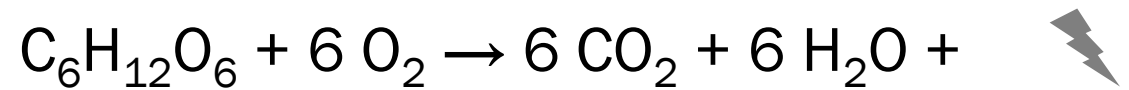
conservation de la matière 6 C; 12 H; 18 O

conservation des ratios O:C =3

*J.B. Richter, 1792: pour une réaction donnée le rapport des masses des réactifs consommés est constant.
=> " La stœchiométrie est la science qui mesure les proportions quantitatives ou rapports de masse dans lesquels les éléments chimiques sont impliqués "*

Stœchiométrie: principe de conservation de la matière

équation en chimie

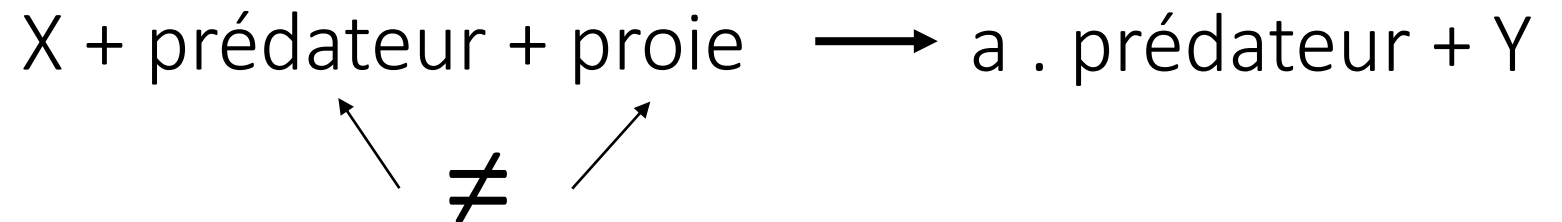


conservation de la matière 6 C; 12 H; 18 O

conservation des ratios O:C =3

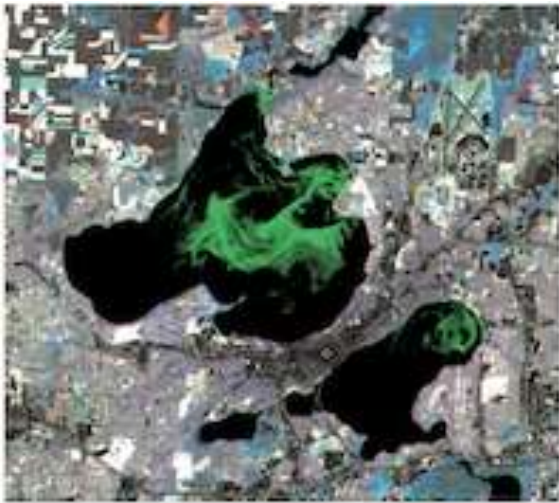


« équation écologique »



Stœchiométrie écologique

Mécanismes qui sous-tendent les dynamiques écologiques et évolutives et le rôle du biota dans les flux biogéochimiques

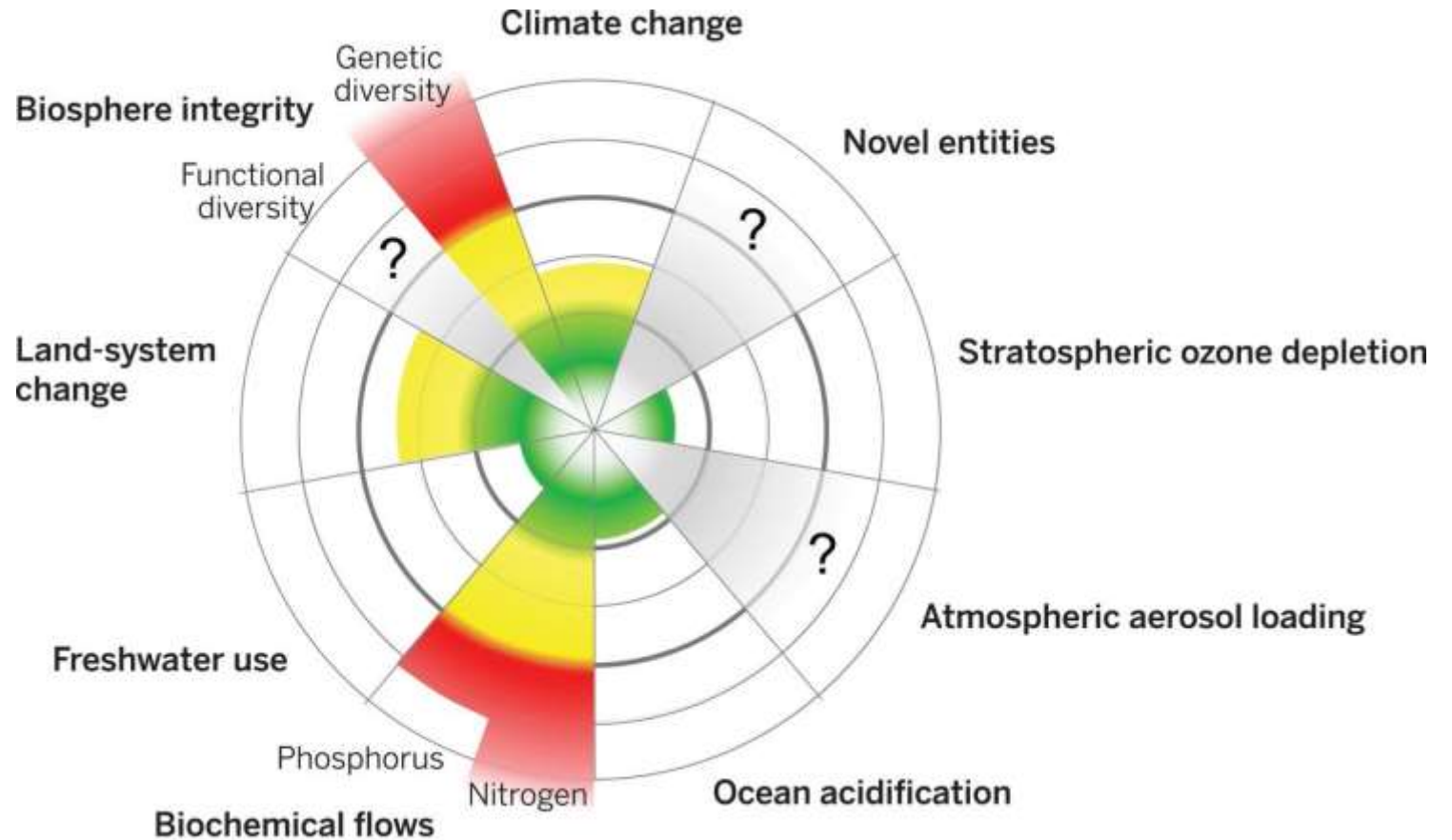


Bloom de cyanobactéries
Lake Mendota and Monona,
Madison, Wisconsin

in Carpenter 2008 PNAS

Changements globaux

Niveaux de risque de déstabilisation du système Terre
par les effets des activités anthropiques
Sur des processus clefs



Flux de nutriments

Steffen et al. 2015 *Science*

Cours 1. Comment la stœchiométrie contraint la croissance des populations

- Théorie: Composition de la biomasse, variabilité et notion de nutriment limitant
- Modélisation : Changements de limitation en nutriments dans les forêts exploitées (L. Mazeau, B. Morillon)

Cours 2. Comment la stœchiométrie joue dans les interactions écologiques ?

- Théorie : Compétition, déséquilibre stœchiométrique des relations trophiques, effets indirects via le recyclage
- Modélisation : Homéostasie stœchiométrique dans les lacs ? Un modèle phytoplancton - bactéries (B. Pichon)

Cours 3. Stœchiométrie des flux spatiaux de ressources dans les méta-écosystèmes

- Théorie : Concept de méta-écosystèmes, asymétrie stœchiométrique des échanges entre écosystèmes
- Modélisation : Stœchiométrie des flux de ressources et productivité dans les méta-écosystèmes (B. Pichon)

Cours 1 : Comment la stœchiométrie contraint la croissance des populations ?

- Composition et variabilité de la biomasse
 - quels facteurs explique la variation inter-espèces ?
 - variation intra-espèces et notion d'homéostasie stœchiométrique
- Disponibilité des éléments et contraintes de nutrition chez les organismes
- Principe de l'élément limitant
- **Modélisation:** changements de limitation dans les forêts exploitées

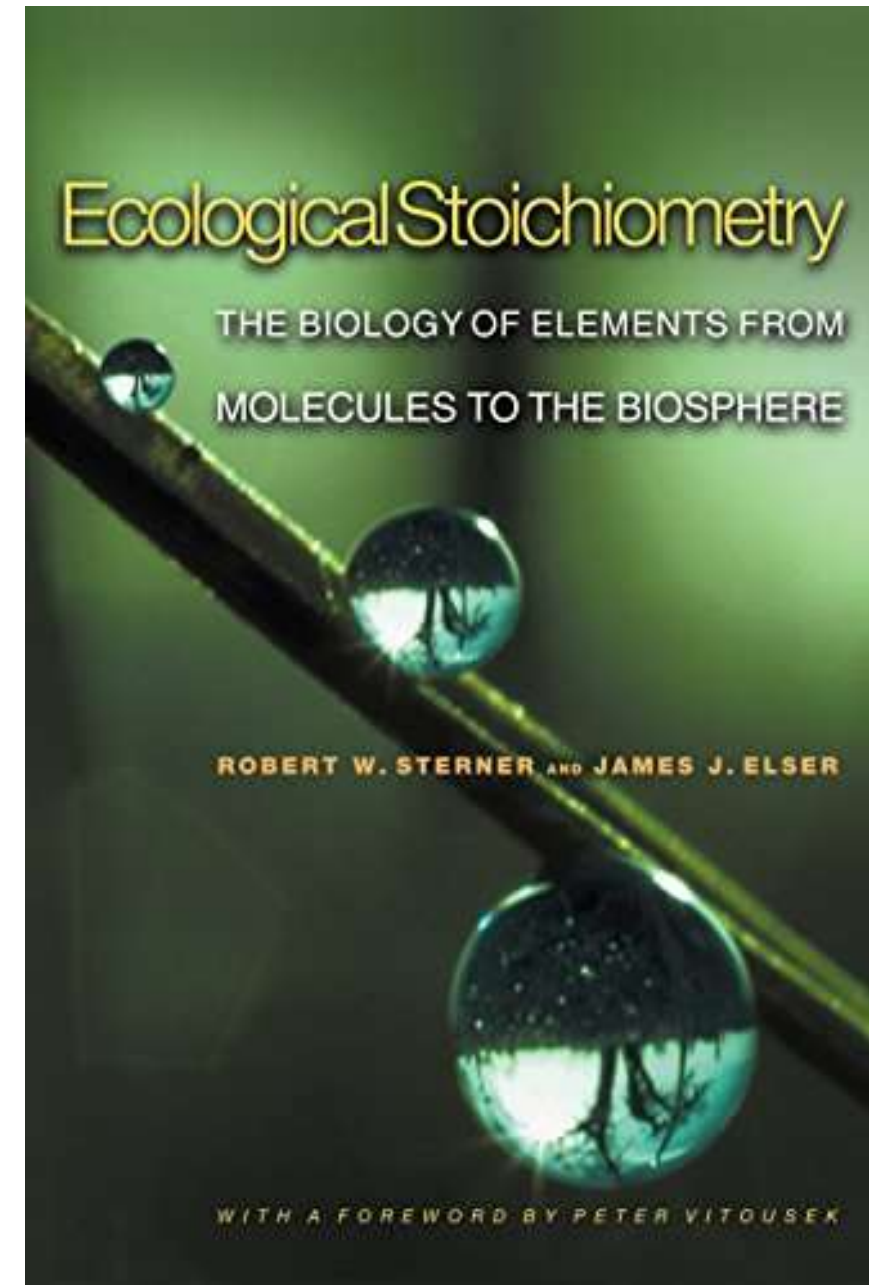
Étude de l'équilibre des éléments chimiques dans le cadre des interactions écologiques
(Elser et al. 2000)

Principe de conservation de la matière

biomasse X + consommateur + ressource $\longrightarrow$ biomasse a . consommateur + Y



Qu'est-ce que la biomasse ?



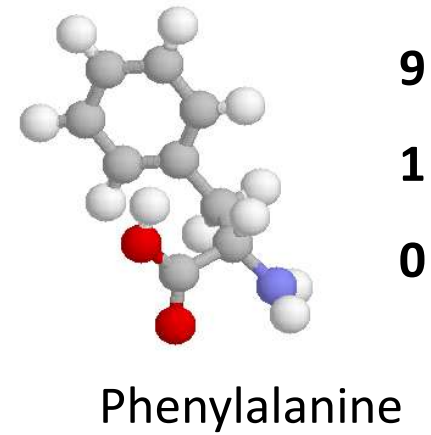
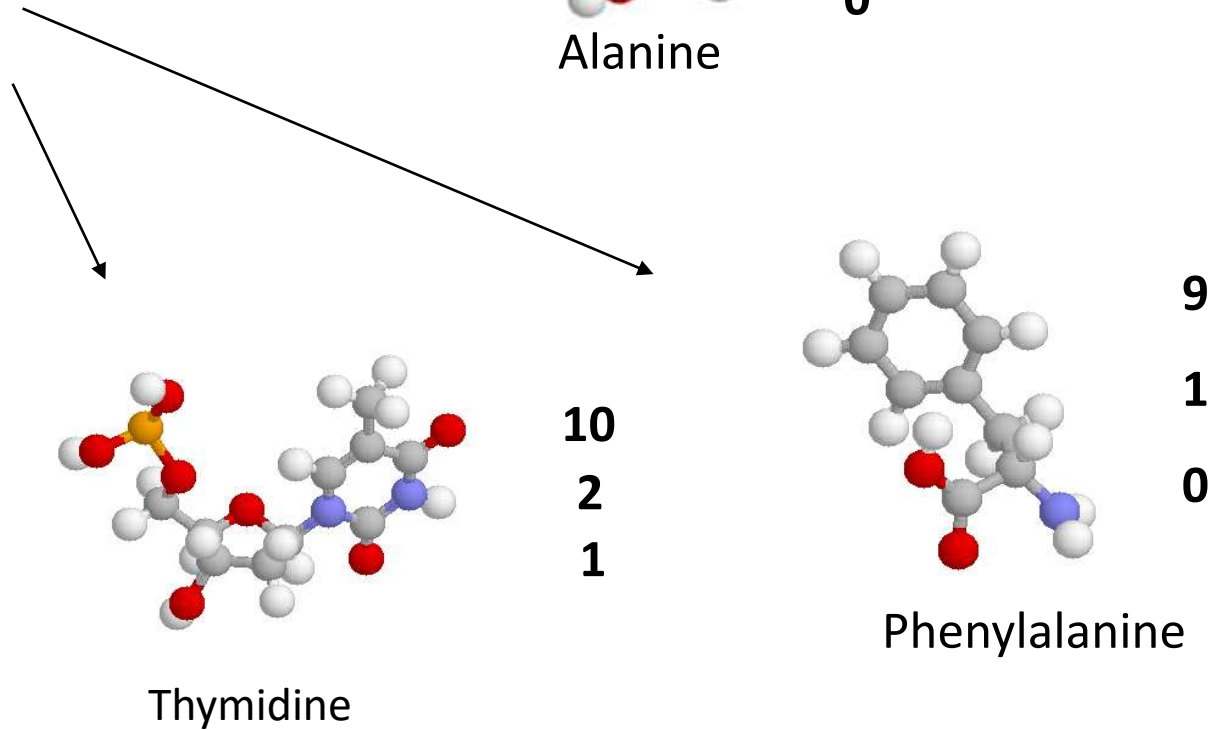
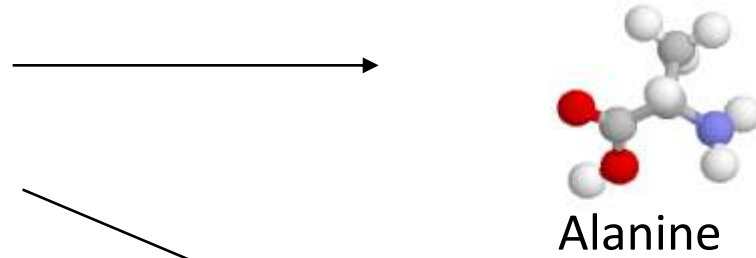
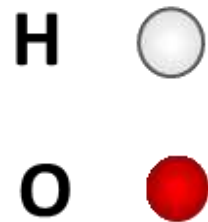
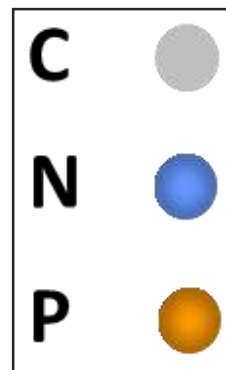
Sterner & Elser 2002

Qu'est-ce qui compose la biomasse ?

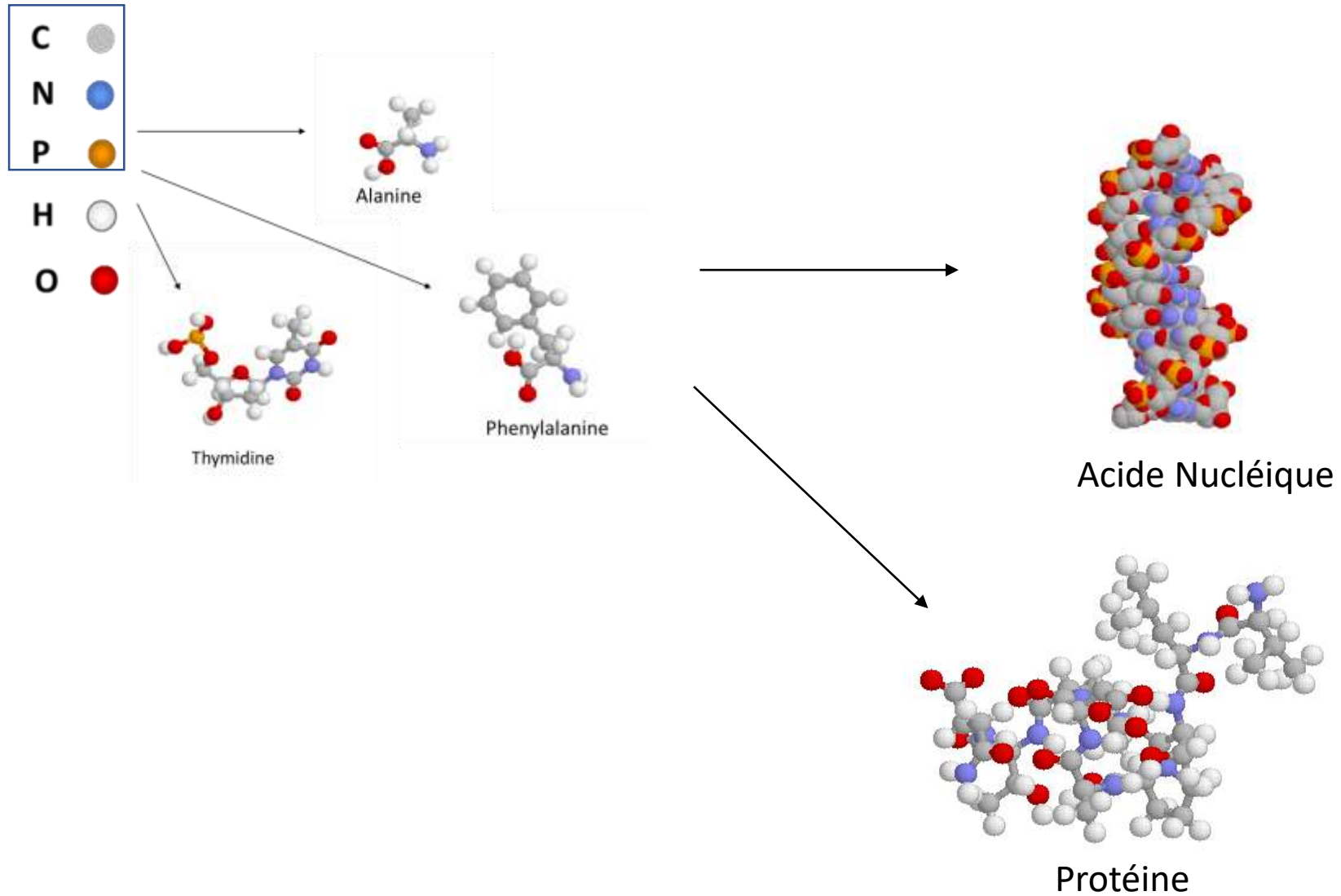
1 H																	2 He
3 Li	4 Be											5 B	6 C	7 N	8 O	9 F	10 Ne
11 Na	12 Mg											13 Al	14 Si	15 P	16 S	17 Cl	18 Ar
19 K	20 Ca	21 Sc	22 Ti	23 V	24 Cr	25 Mn	26 Fe	27 Co	28 Ni	29 Cu	30 Zn	31 Ga	32 Ge	33 As	34 Se	35 Br	36 Kr
37 Rb	38 Sr	39 Y	40 Zr	41 Nb	42 Mo	43 Tc	44 Ru	45 Rh	46 Pd	47 Ag	48 Cd	49 In	50 Sn	51 Sb	52 Te	53 I	54 Xe
55 Cs	56 Ba	*	72 Hf	73 Ta	74 W	75 Re	76 Os	77 Ir	78 Pt	79 Au	80 Hg	81 Tl	82 Pb	83 Bi	84 Po	85 At	86 Rn
87 Fr	88 Ra	**	104 Rf	105 Ha	106 Sg	107 Bh	108 Hs	109 Mt	110 Ds	111 Rg	112 Uub	113 Uut	114 Uuq	115 Uup	116 Uuh	117 Uus	118 Uuo
			57 La	58 Ce	59 Pr	60 Nd	61 Pm	62 Sm	63 Eu	64 Gd	65 Tb	66 Dy	67 Ho	68 Er	69 Tm	70 Yb	71 Lu
			89 Ac	90 Th	91 Pa	92 U	93 Np	94 Pu	95 Am	96 Cm	97 Bk	98 Cf	99 Es	100 Fm	101 Md	102 No	103 Lr

C,H,O,N,P + ~25 éléments

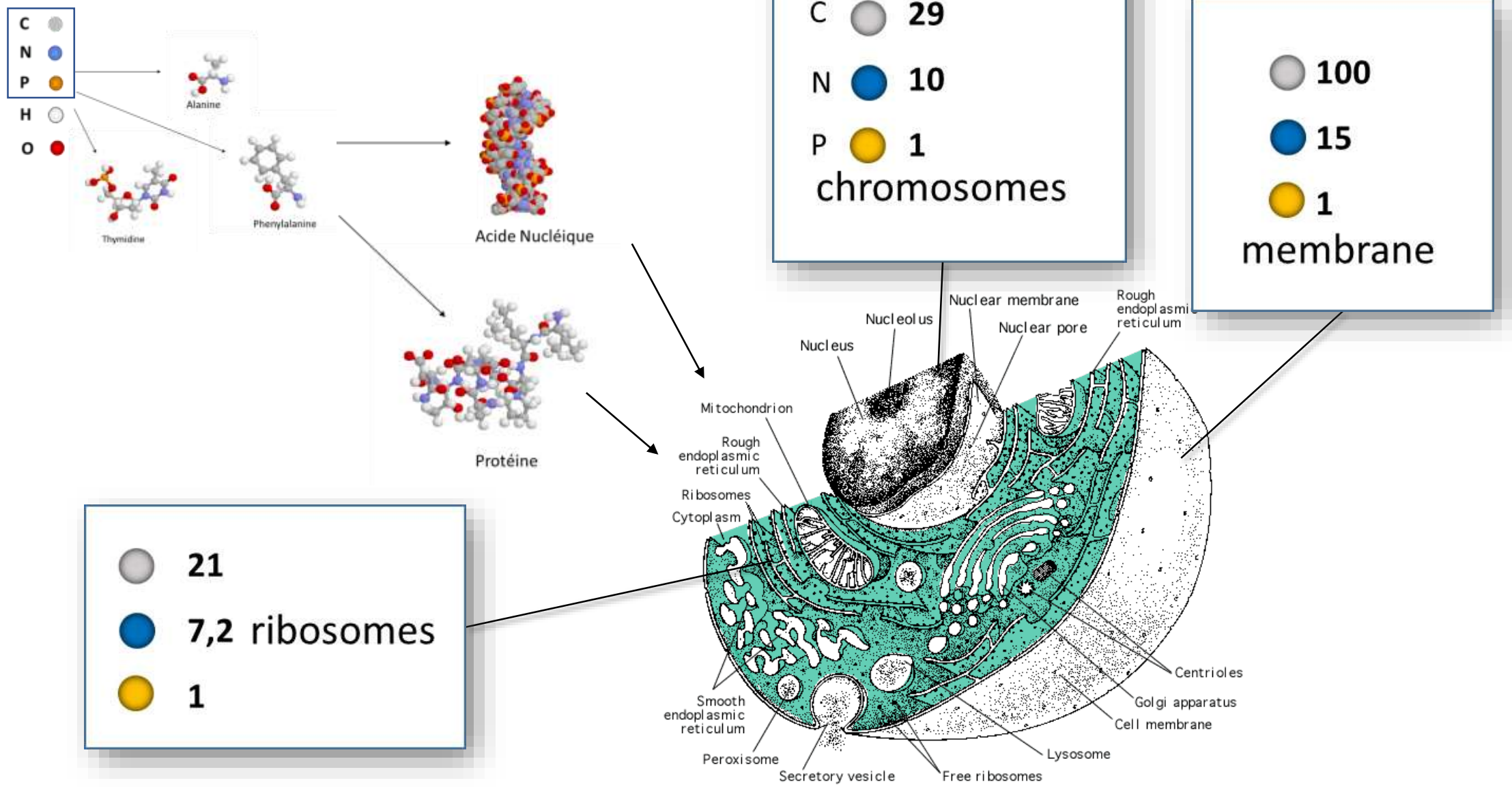
Qu'est-ce qui compose la biomasse ?



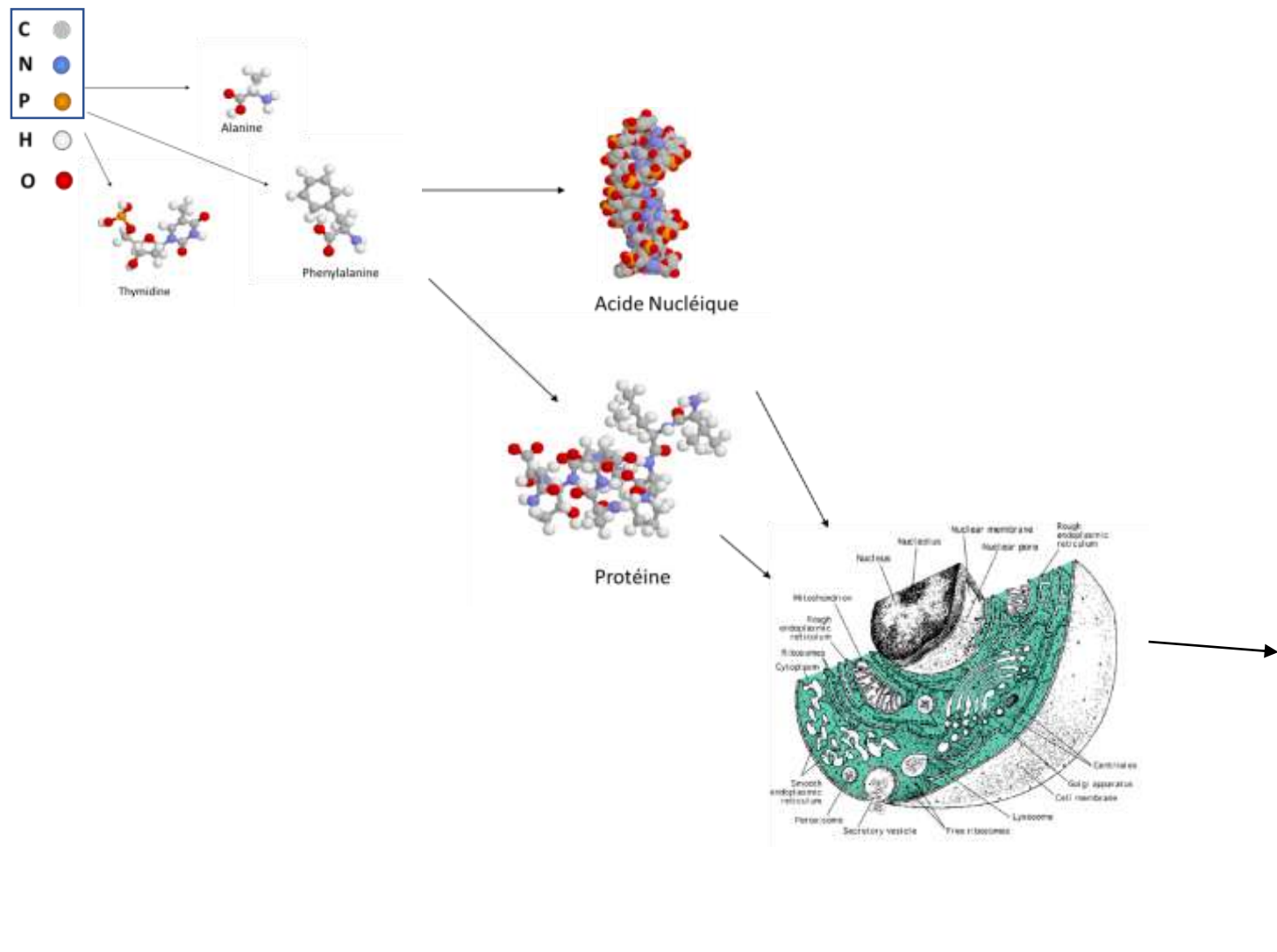
Qu'est-ce qui compose la biomasse ?



Qu'est-ce qui compose la biomasse ?

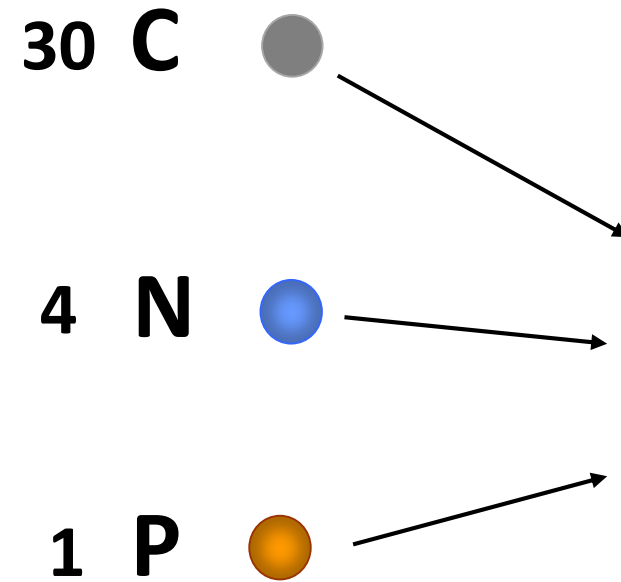


Qu'est-ce qui compose la biomasse ?



Qu'est-ce qui compose la biomasse ?

30 C ●
4 N ●
1 P ●



Qu'est-ce qui compose la biomasse ?

30 C ●

4 N ●

1 P ●



Qu'est-ce qui compose la biomasse ?

80 C ●

14 N ●

1 P ●

30 C ●

4 N ●

1 P ●



Daphnia sp.



(Reiners 1986, The American Naturalist)	Ratio Atomique Element: Phosphore								
	C	H	O	N	S	Ca	Mg	K	Si
Bactéries	46	76	15	7	< 1	< 1	< 1	3	< 0.01
Champignons	—	342	132	15	< 1	< 1	< 1	4	< 0.01
Phytoplancton marin	53	130	77	11	< 0.1	< 1	2	< 1	11
Angiospermes									
herbacées	230	337	157	23	< 1	4	< 1	5	< 1
ligneuses	1103	1618	754	53	5	6	6	7	< 1
Zooplancton marin	143	207	74	26	—	3	2	1	—
Crustacés marins	115	207	86	21	< 1	2	< 1	1	<0.1
Mollusques marins	789	2278	19	136	5	741	6	< 1	2
Insectes	68	133	37	16	< 1	< 0.1	< 0.1	< 1	< 1
Poissons marins	68	117	31	14	< 1	< 1	<0 .1	< 1	<0.01
Mammifères	29	48	8	4	< 1	2	< 0.01	< 1	< 0.01

Qu'est-ce qui contrôle la variabilité des ratios entre espèces?

Les structures mécaniques



Reiners 1986. Am. Nat.



Limax maxima



Tudorella sulcata

Herbacées

230 C ●

23 N ●

1 P ●



Ophrys apifera



Abies alba

Ligneuses

1103 C ●

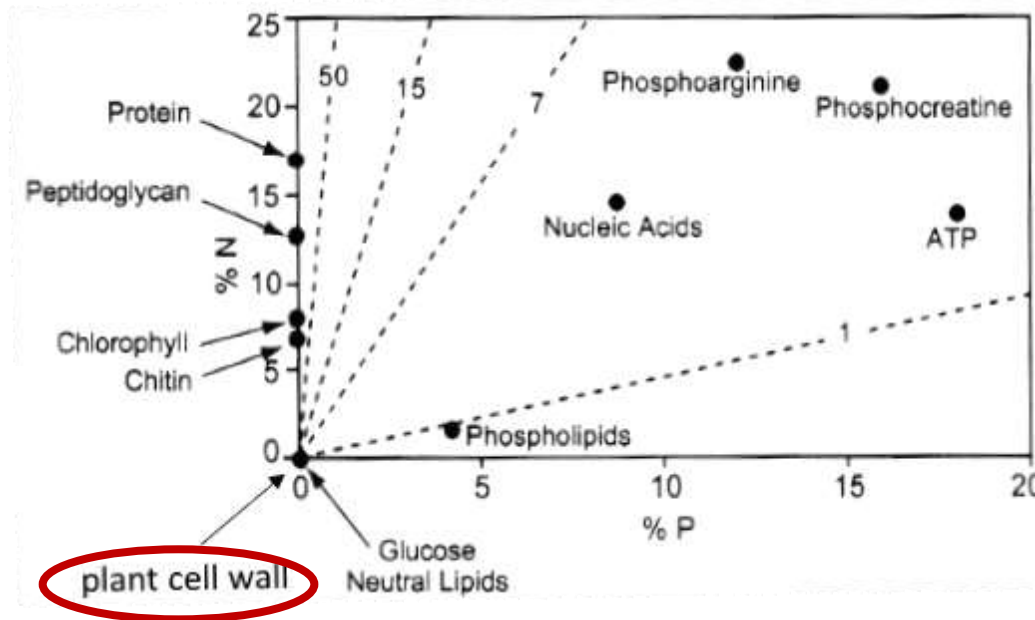
53 N ●

1 P ●

Qu'est-ce qui contrôle la variabilité des ratios entre espèces?

Les structures mécaniques

- Éléments de structure des plantes pauvre en N et P



Reiners 1986. Am. Nat.

(Elser et al. 1996
Biosciences)

Herbacées

230 C ●

23 N ●

1 P ●



Ligneuses

1103 C ●

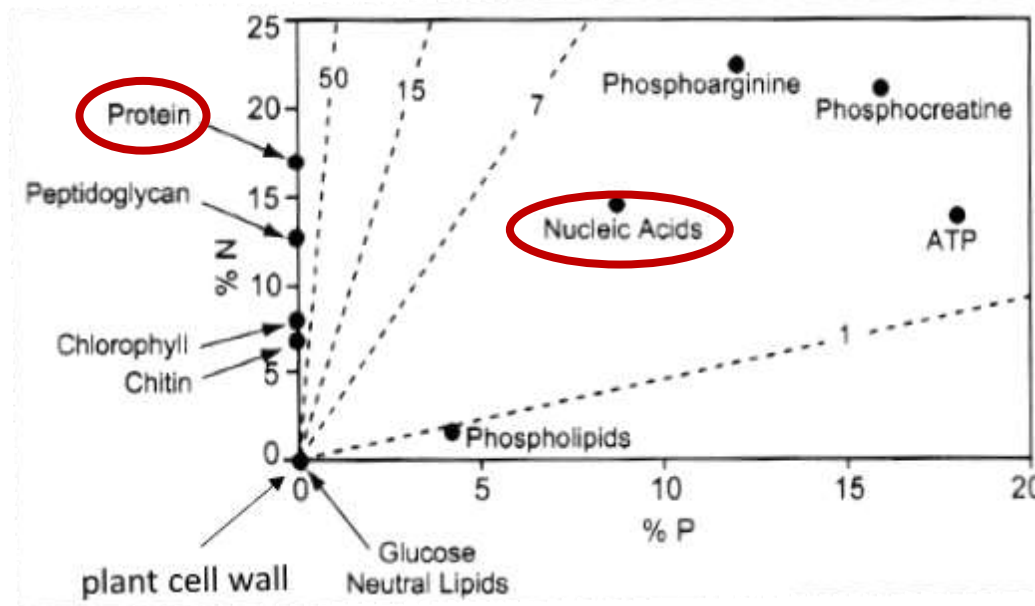
53 N ●

1 P ●

Qu'est-ce qui contrôle la variabilité des ratios entre espèces?

Les structures mécaniques

- Éléments de structure des plantes pauvre en N et P
- Acides nucléiques riches en P



Reiners 1986. Am. Nat.

(Elser et al. 1996
Biosciences)

Herbacées

230 C ●

23 N ●

1 P ●



Ophrys apifera



Abies alba

Ligneuses

1103 C ●

53 N ●

1 P ●

Qu'est-ce qui contrôle la variabilité des ratios entre espèces?

Les stratégies d'histoire de vie



Elser et al. 1996
Biosciences

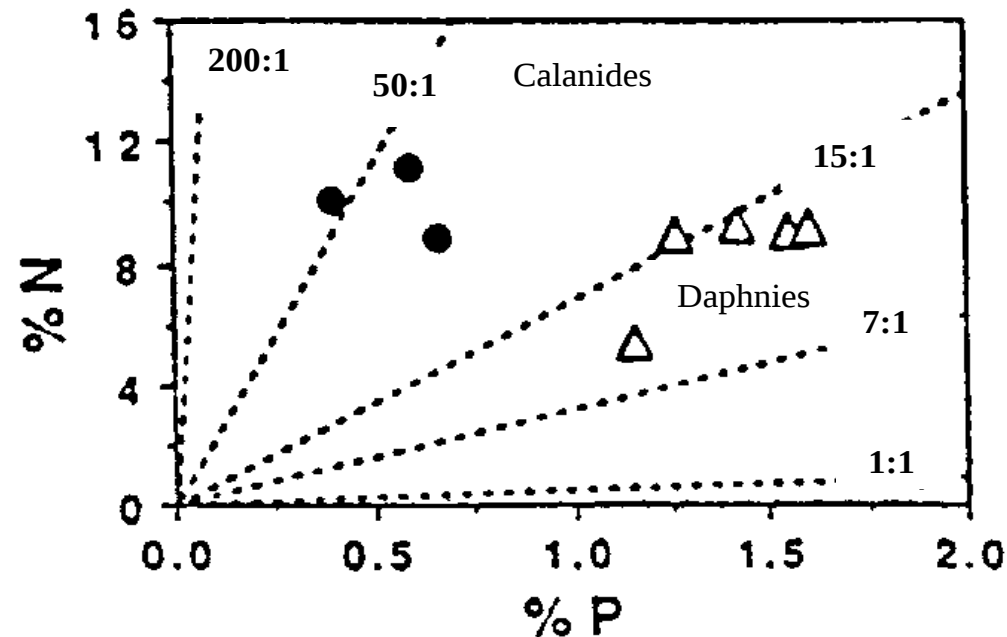
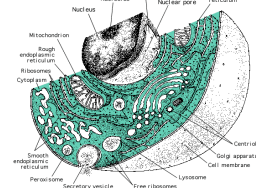


N

P

croissance
lente

RNAr

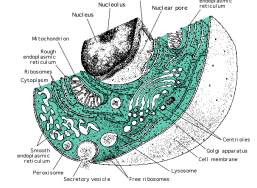


N

P

croissance
rapide

RNAr



Hypothèse du taux de croissance

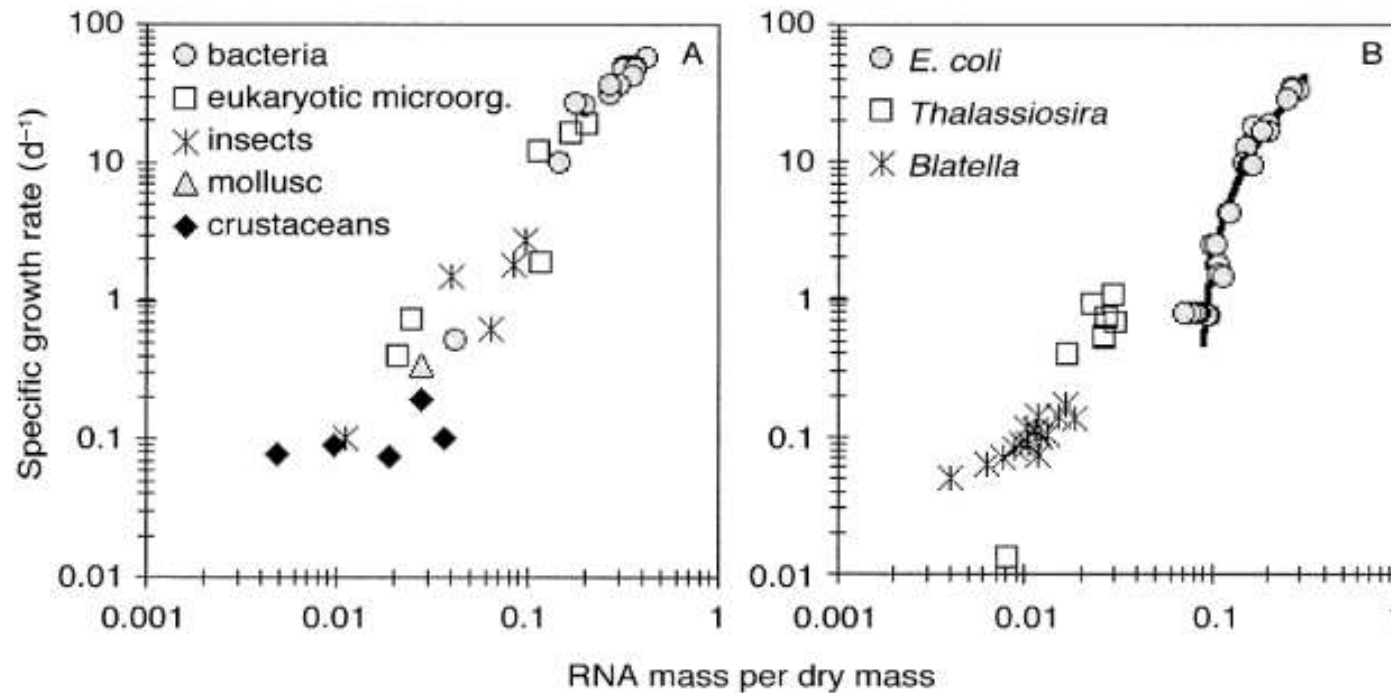
Les organismes qui croissent plus vite sont plus riches en P (plus d'ARN)

Qu'est-ce qui contrôle la variabilité des ratios entre espèces?

Les stratégies d'histoire de vie



Elser et al. 1996
Biosciences



Vrede et al. 2004 Ecology

Hypothèse du taux de croissance

Les organismes qui croissent plus vite sont plus riches en P (plus d'ARN)

Qu'est-ce qui contrôle la variabilité des ratios entre espèces?

Les stratégies d'histoire de vie

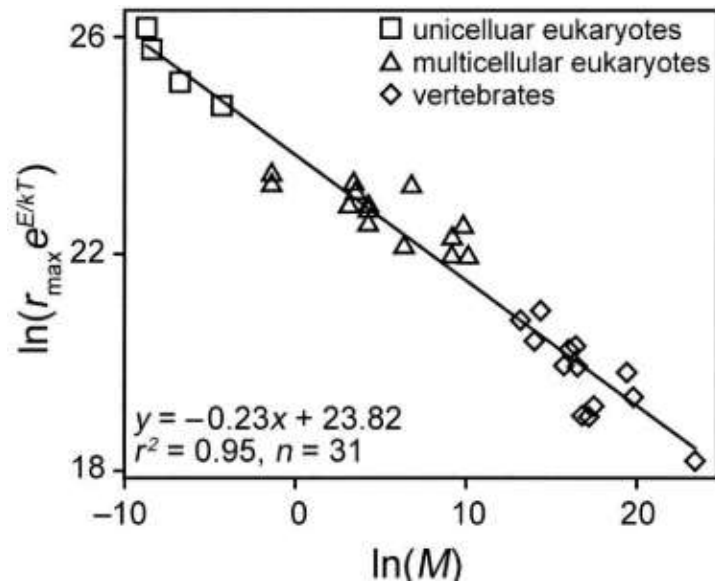
Hypothèse du taux de croissance

Les organismes qui croissent plus vite sont plus riches en P (plus d'ARN)

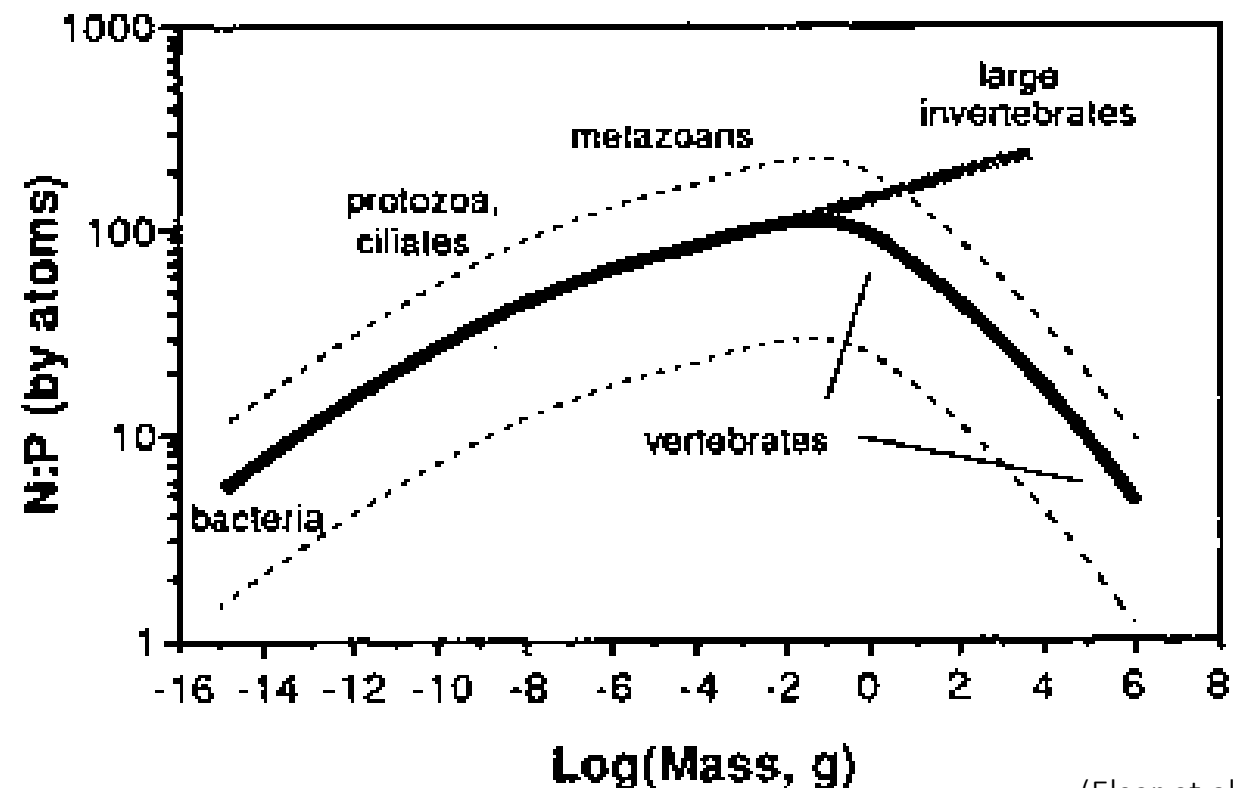
+

Les plus petits croissent plus vite
(Théorie métabolique de l'écologie)

(Brown et al. 2004 Ecology)



Elser et al. 1996
Biosciences



(Elser et al. 1996
Biosciences)

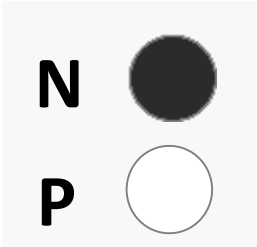
Qu'est-ce qui contrôle la variabilité des ratios entre espèces?

Les structures mécaniques

Ongulés africains



Reiners 1986. Am. Nat.



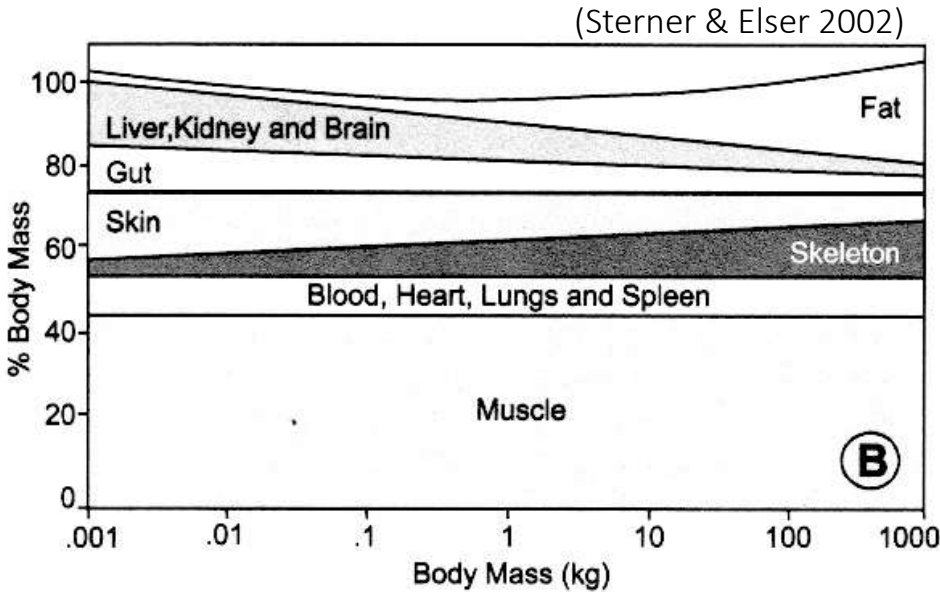
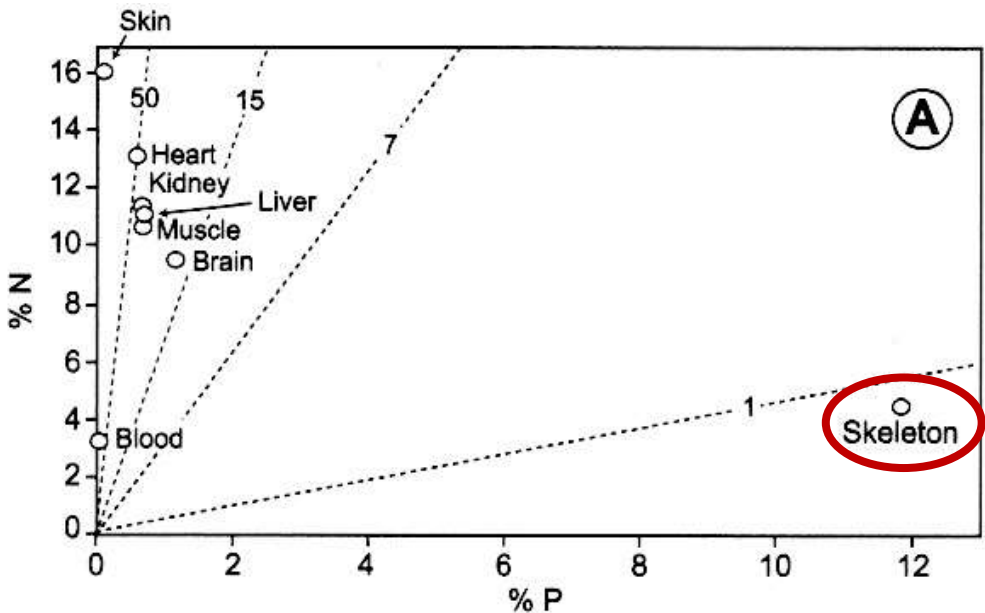
Ratio Protéine:P

18

23

38

83

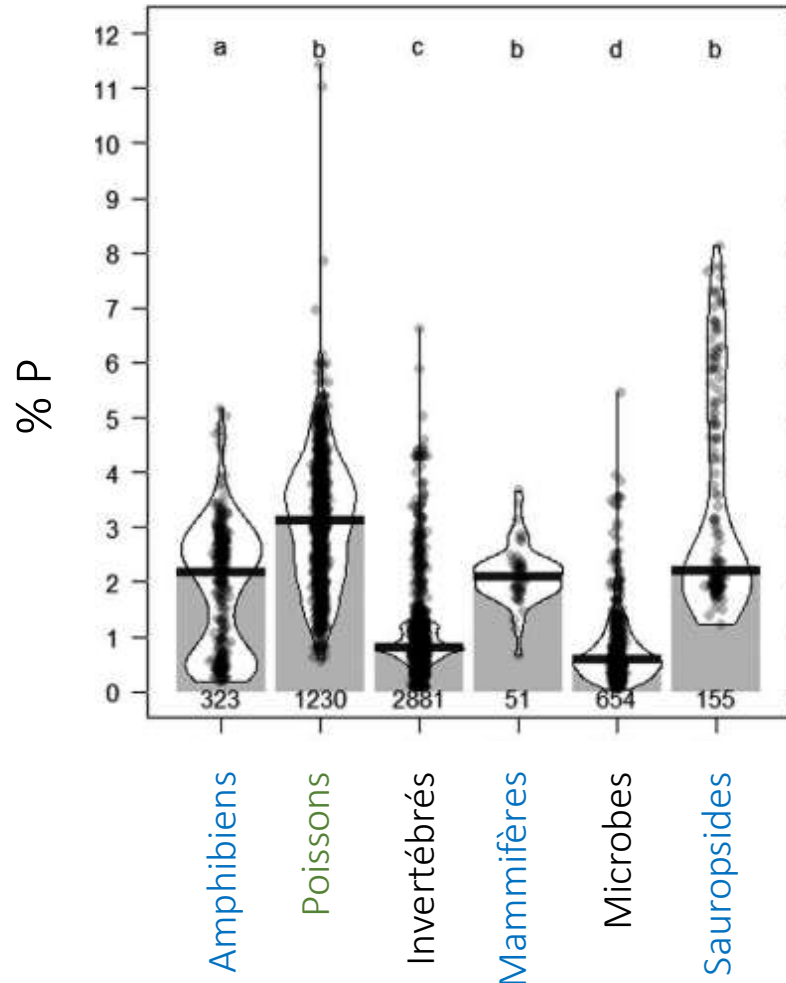


la part du squelette ↗ avec la taille

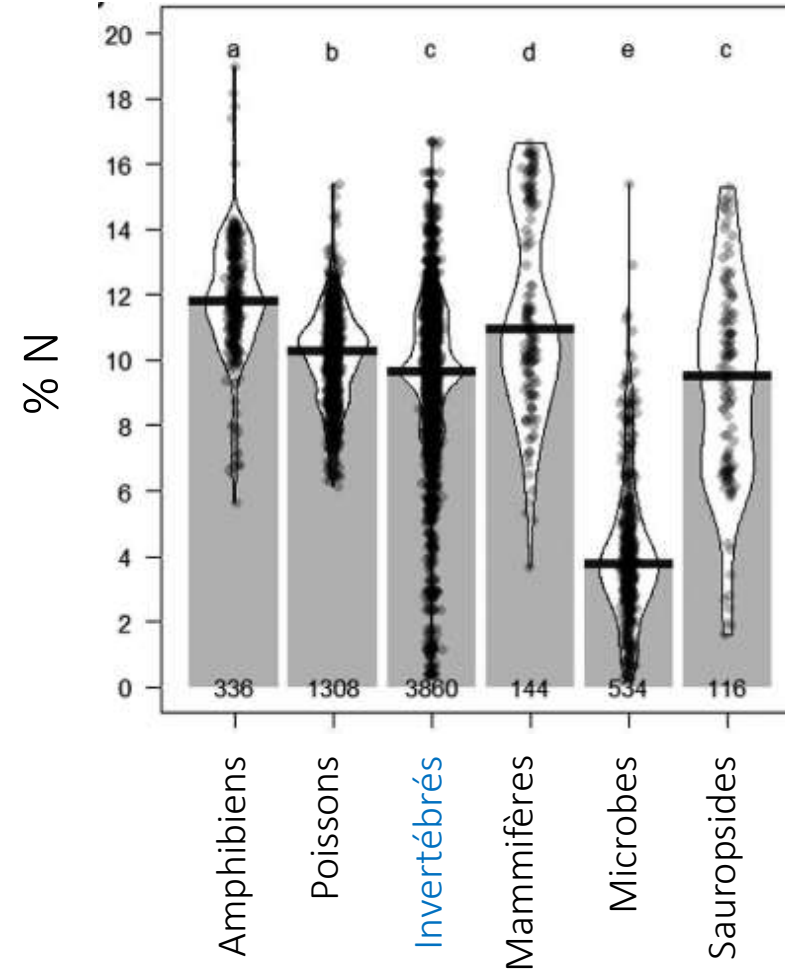
Qu'est-ce qui contrôle la variabilité des ratios entre espèces?

➡ la stœchiométrie traduit la composition en tissus et le fonctionnement

Base de données : 31 371 obs. sur 1512 espèces hétérotrophes



Effet Squelette
et phospholipides



Variabilité des
invertébrés:

Gélatineux bas C, N



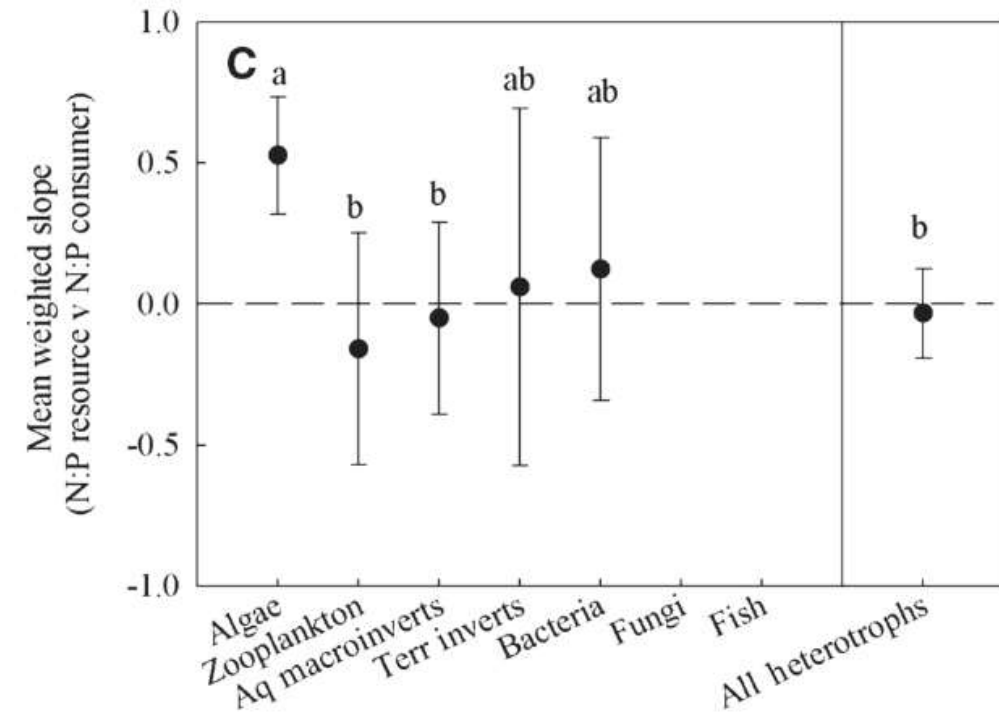
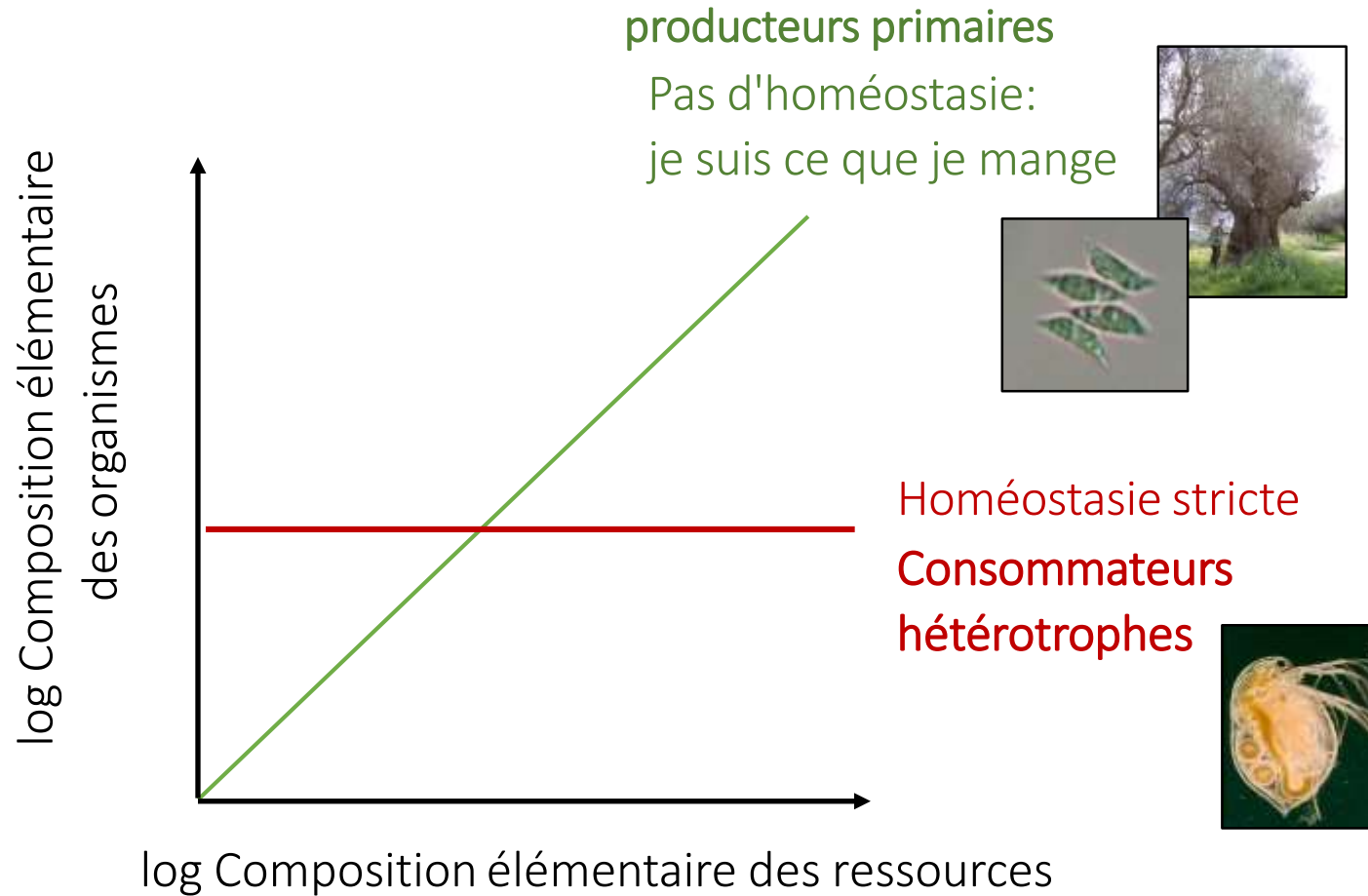
Chitine haut N



(Andrieux et al.
2021 GEB)

Qu'est-ce qui module les ratios au sein des espèces?

Homéostasie: capacité des individus à maintenir leur composition constante



(Personn et al. 2010 Oikos)

Qu'est-ce qui module les ratios au sein des espèces?

➡ Variation ontogéniques et phénologiques chez les consommateurs

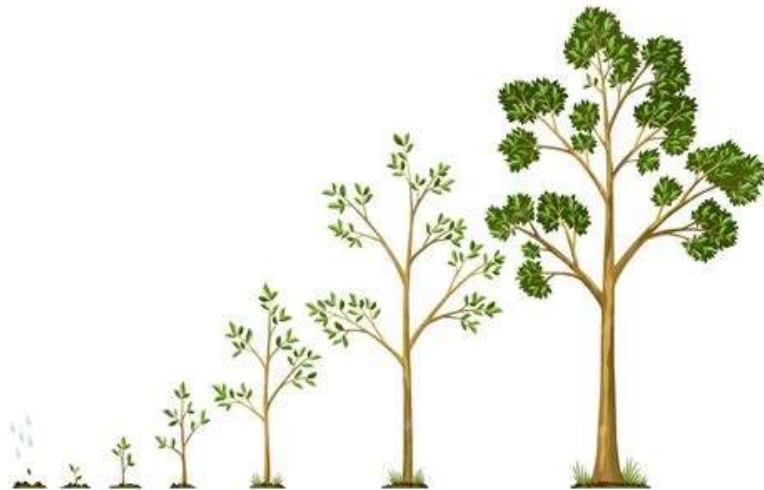


- Taux de croissance des stades juvéniles
- Spécificité de la reproduction (bois riches en P, Ca)
- Hibernation: stockage de carbone dans les graisses

Qu'est-ce qui module les ratios au sein des espèces?

➡ Chez les producteurs primaires

- Plasticité stœchiométrique (vacuoles de stockage, ratio racines-tiges) en fonction de la disponibilité des nutriments (variabilité spatiotemporelle), du stress hydrique, etc.
- Différentes proportions de tissus avec l'âge (bois)



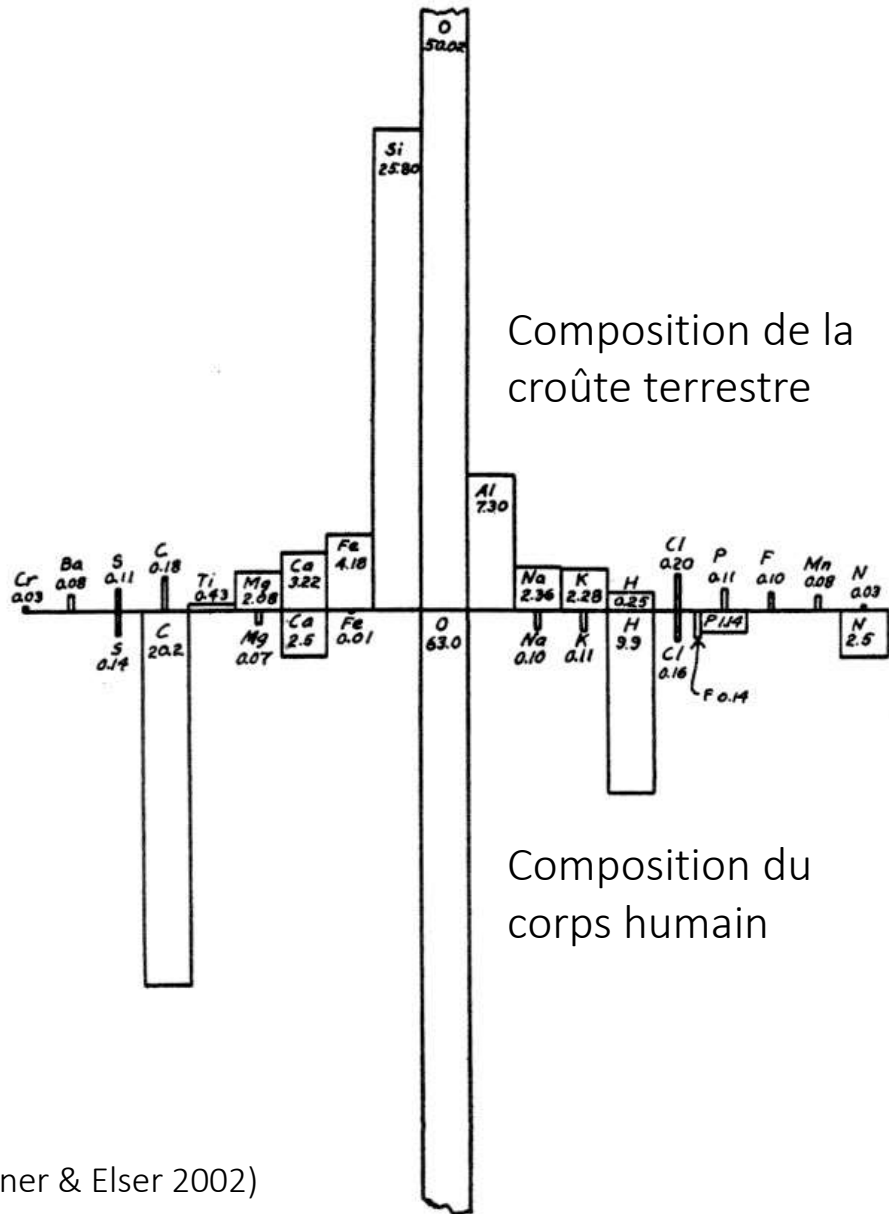
Contraintes de nutrition face à la disponibilité des nutriments

La biomasse dévie du monde abiotique

(C,N,P)



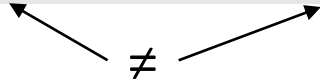
Les écosystèmes sont limités en
macro-éléments
essentiels



Contraintes de nutrition: 2 grandes catégories d'organismes

- Consommateurs :

X + consommateur + ressource → a . consommateur + Y

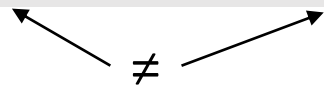


- éléments présents selon un certain ratio dans la biomasse de la ressource
 - mobilité qui permet de « suivre » la ressource
- => stratégies de nutrition qui minimise le mismatch ou maximise la digestion ou l'excrétion



- Producteurs primaires :

Producteur primaire + C + N + P → a . producteur primaire



- source d'éléments indépendantes inorganiques
 - manque de mobilité face à la variabilité spatio-temporelle de N et P
- => éléments de structure, symbioses, stratégies de stockage



Contraintes de nutrition chez les plantes terrestres

C: développement de structures pour l'accès à la lumière



Du dévonien ...



© Site Alex Bernardini

... Au Carbonifère

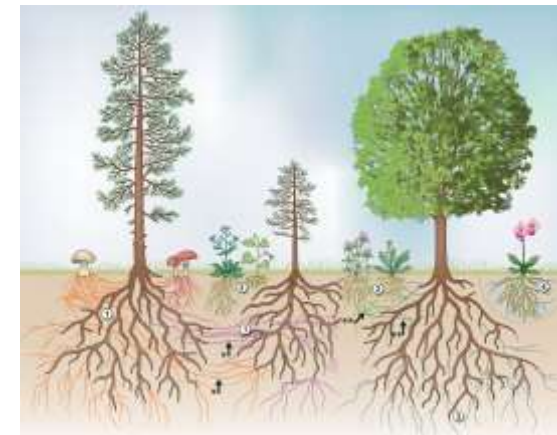
N: Fixation biologique de l'azote:

- Symbiose des plantes avec des bactéries type rhizobium
- Production de nitrogénase: $N_2 \Rightarrow NH_4$ réactif
- Contre photosynthétats et protection contre O_2 (ex: nodules)
- Fixation très coûteuse en énergie (5C pour 1N)
- donc très dépendante du P (16 ATP) du sol



P: Mycorhizes

- Exploration du sol multiplié par 700 à 10000
Échange carbone contre nutriments dont P
Plus de 90% des plantes, plusieurs fois apparus
Rôle clefs dans les cycles C, N, P terrestres
- Réduction du lessivage
 - Possibilité d'échanges entre plantes



(Van der Heidjen et al. 2015, *New Phytologist*)

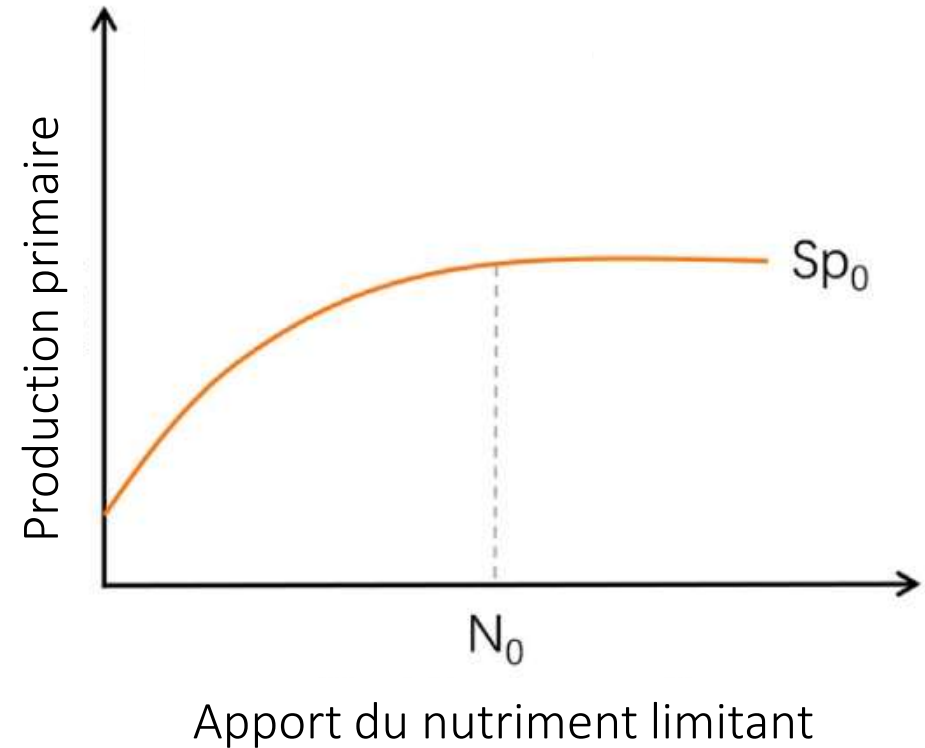
Limitation à la croissance chez les producteurs primaires

Principe du nutriment limitant



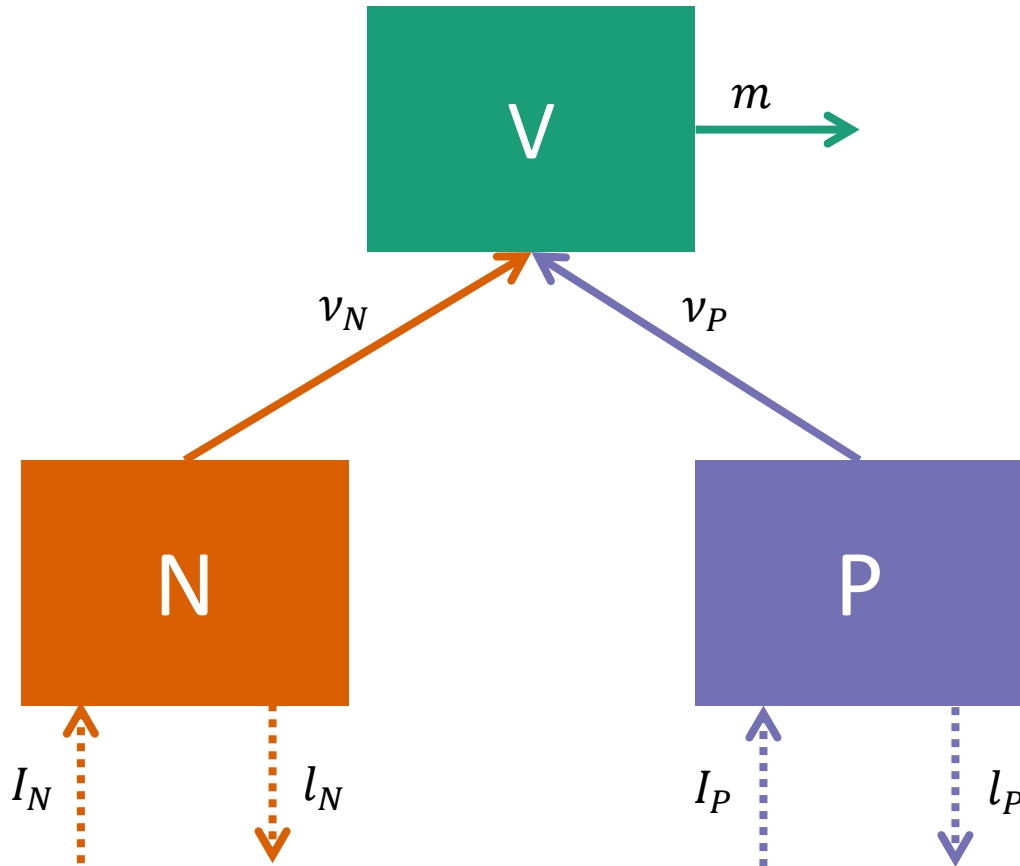
Loi du minimum de Liebig (plantes)

La production s'arrête lorsque l'élément limitant manque par rapport aux autres



La production augmente avec l'apport du nutriment limitant puis se stabilise lorsqu'il ne l'est plus et qu'un autre élément devient limitant

Limitation à la croissance, un modèle minimal de producteur primaire



$$\frac{dV}{dt} = \underbrace{g(N, P)V}_{\text{croissance}} - \underbrace{mV}_{\text{mortalité}}$$

hypothèse
simplificatrice
d'homéostasie

$$g(N, P) = \min\left(\frac{v_N}{q_N} N, \frac{v_P}{q_P} P\right)$$

le flux minimum par rapport au besoin contraint la consommation de l'autre nutriment

q_N : concentration d'azote dans la végétation

q_P : concentration de phosphore dans la végétation

$$\frac{dN}{dt} = \underbrace{I_N}_{\text{dépôt}} - \underbrace{l_N N}_{\text{perte}} - \underbrace{g(N, P)Vq_N}_{\text{consommation}}$$

$$\frac{dP}{dt} = I_P - l_P P - g(N, P)Vq_P$$

(densités de masse kg/ha)

sans végétation

$$V_0^* = 0$$

$$N_0^* = \frac{I_N}{l_N}$$

$$P_0^* = \frac{I_P}{l_P}$$

Limitation à la croissance, un modèle minimal de producteur primaire

Analyse sur un gradient d'azote, I_N

En partant de I_N petit, on se situe en **azote limitant** :

$$\frac{dV}{dt} = \frac{v_N}{q_N} NV - mV$$

$$\frac{dN}{dt} = I_N - l_N N - v_N NV$$

$$\frac{dP}{dt} = I_P - l_P P - \frac{q_P v_N}{q_N} NV$$

L'équilibre autre que trivial est:

$$V_{Nlim}^* = \frac{I_N}{mq_N} - \frac{l_N}{v_N} = \frac{I_N - l_N N_{Nlim}^*}{mq_N}$$

$$N_{Nlim}^* = \frac{mq_N}{v_N}$$

$$P_{Nlim}^* = \frac{I_P}{l_P} - \frac{mq_P}{l_P} \left(\frac{I_N}{mq_N} - \frac{l_N}{v_N} \right) = \frac{I_P}{l_P} - \frac{mq_P}{l_P} V_{Nlim}^*$$

Faisabilité

$$\begin{aligned} > 0 &\Leftrightarrow \frac{I_N}{l_N} > \frac{mq_N}{v_N} \\ &\Leftrightarrow N_0^* > N_{Nlim}^* \end{aligned}$$

$$I_{Nmin} = \frac{mq_N l_N}{v_N}$$

$$> 0 \Leftrightarrow I_P > mq_P V_{Nlim}^*$$

$$\frac{dV}{dt} = \underbrace{g(N, P)V}_{\text{croissance}} - \underbrace{mV}_{\text{mortalité}}$$

$$g(N, P) = \min\left(\frac{v_N}{q_N} N, \frac{v_P}{q_P} P\right)$$

le flux minimum par rapport au besoin contraint la consommation de l'autre nutriment

q_N : concentration d'azote dans la végétation

q_P : concentration de phosphore dans la végétation

$$\frac{dN}{dt} = \underbrace{I_N}_{\text{dépôt}} - \underbrace{l_N N}_{\text{perte}} - \underbrace{g(N, P)Vq_N}_{\text{consommation}}$$

$$\frac{dP}{dt} = I_P - l_P P - g(N, P)Vq_P$$

(densités de masse kg/ha)

sans végétation

$$V_0^* = 0$$

$$N_0^* = \frac{I_N}{l_N}$$

$$P_0^* = \frac{I_P}{l_P}$$

Limitation à la croissance, un modèle minimal de producteur primaire

Analyse sur un gradient d'azote, I_N

Quand passe-t-on en phosphore limitant ?

$$\frac{v_N}{q_N} N_{Nlim}^* = \frac{v_P}{q_P} P_{Nlim}^* \Leftrightarrow \frac{v_N}{q_N} \frac{mq_N}{v_N} = \frac{v_P}{q_P} \left(\frac{I_P}{l_P} - \frac{mq_P}{l_P} \left(\frac{I_N}{mq_N} - \frac{l_N}{v_N} \right) \right)$$

$$\Leftrightarrow I_{Nshift} = \frac{mq_N l_N}{v_N} + \frac{q_N}{q_P} \left(I_P - \frac{mq_P l_P}{v_P} \right)$$

L'équilibre autre que trivial est:

$$V_{Nlim}^* = \frac{I_N}{mq_N} - \frac{l_N}{v_N} = \frac{I_N - l_N N_{Nlim}^*}{mq_N}$$

$$I_{Nmin} = \frac{mq_N l_N}{v_N}$$

$$N_{Nlim}^* = \frac{mq_N}{v_N}$$

$$P_{Nlim}^* = \frac{I_P}{l_P} - \frac{mq_P}{l_P} \left(\frac{I_N}{mq_N} - \frac{l_N}{v_N} \right) = \frac{I_P}{l_P} - \frac{mq_P}{l_P} V_{Nlim}^*$$

$$\frac{dV}{dt} = \underbrace{g(N, P)V}_{\text{croissance}} - \underbrace{mV}_{\text{mortalité}}$$

$g(N, P) = \min\left(\frac{v_N}{q_N} N, \frac{v_P}{q_P} P\right)$

le flux minimum par rapport au besoin contraint la consommation de l'autre nutriment

q_N : concentration d'azote dans la végétation

q_P : concentration de phosphore dans la végétation

$$\frac{dN}{dt} = \underbrace{I_N}_{\text{dépôt}} - \underbrace{l_N N}_{\text{perte}} - \underbrace{g(N, P)Vq_N}_{\text{consommation}}$$

$$\frac{dP}{dt} = I_P - l_P P - g(N, P)Vq_P$$

(densités de masse kg/ha)

sans végétation

$$V_0^* = 0$$

$$N_0^* = \frac{I_N}{l_N}$$

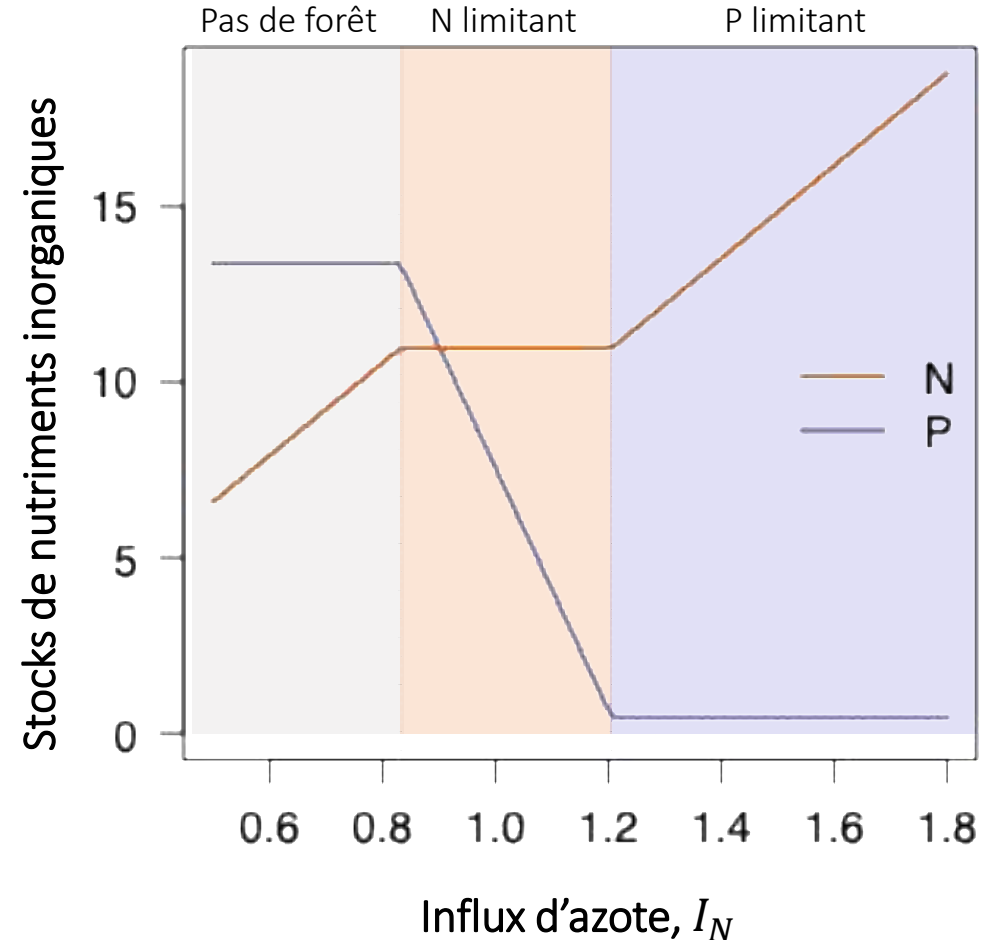
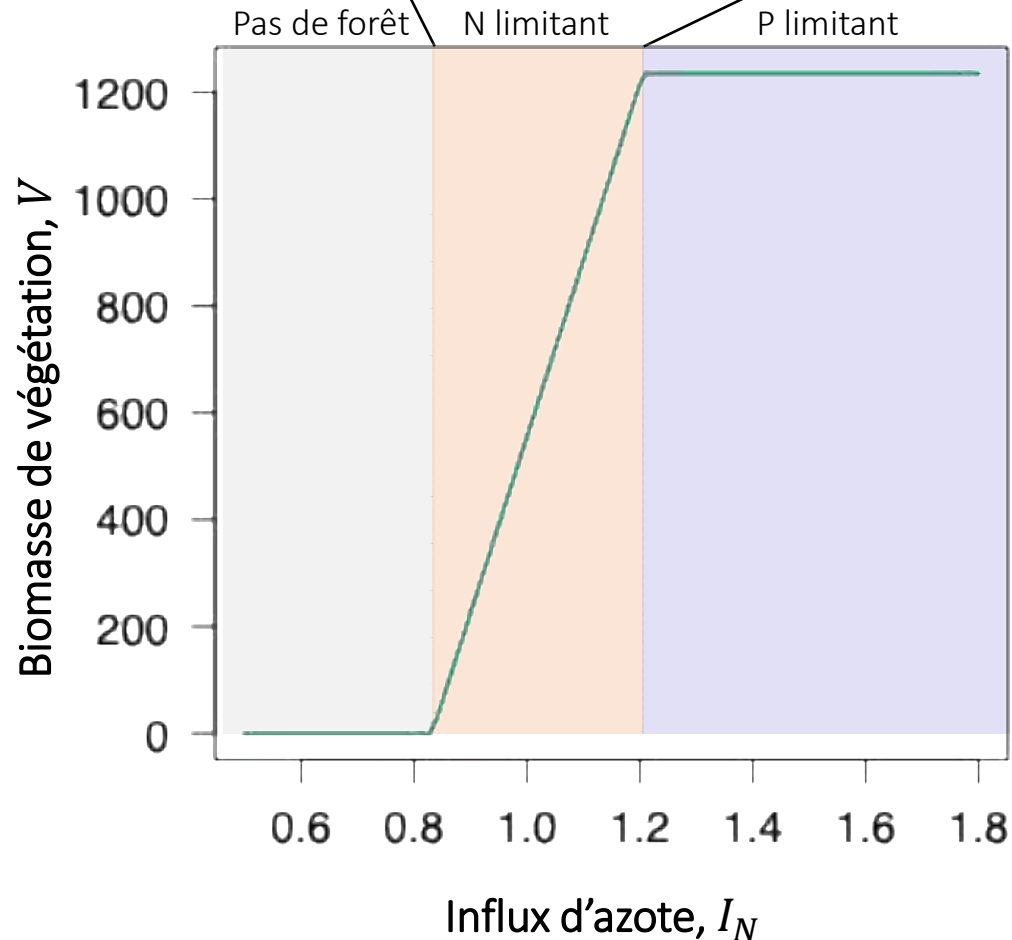
$$P_0^* = \frac{I_P}{l_P}$$

Limitation à la croissance, un modèle minimal de producteur primaire

Densités à l'équilibre

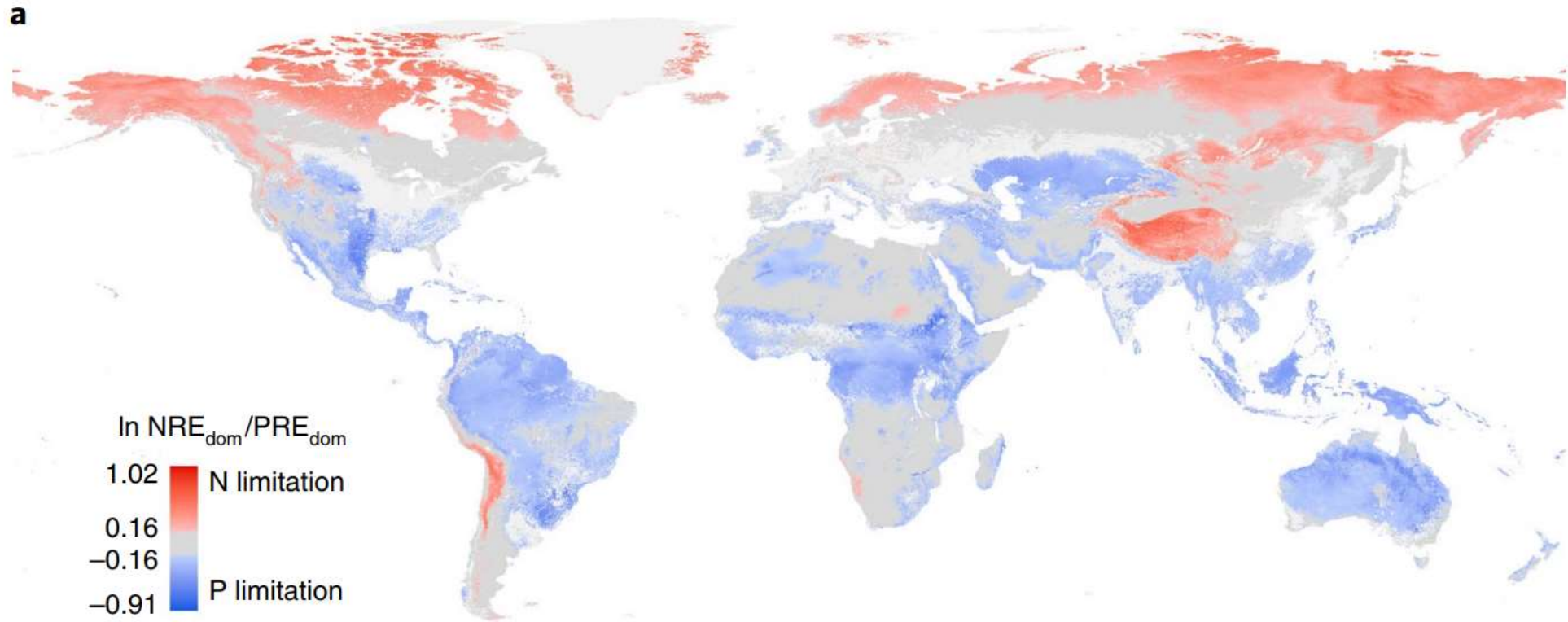
$$I_{Nmin} = \frac{mq_N l_N}{v_N}$$

$$I_{Nshift} = \frac{mq_N l_N}{v_N} + \frac{q_N}{q_P} \left(I_P - \frac{mq_P l_P}{v_P} \right)$$



L'augmentation de la production avec les dépôts de N déplete les stocks de P jusqu'à ce qu'il devienne limitant

Les forêts sont généralement limitées par l'azote ou le phosphore



Du et al., 2020

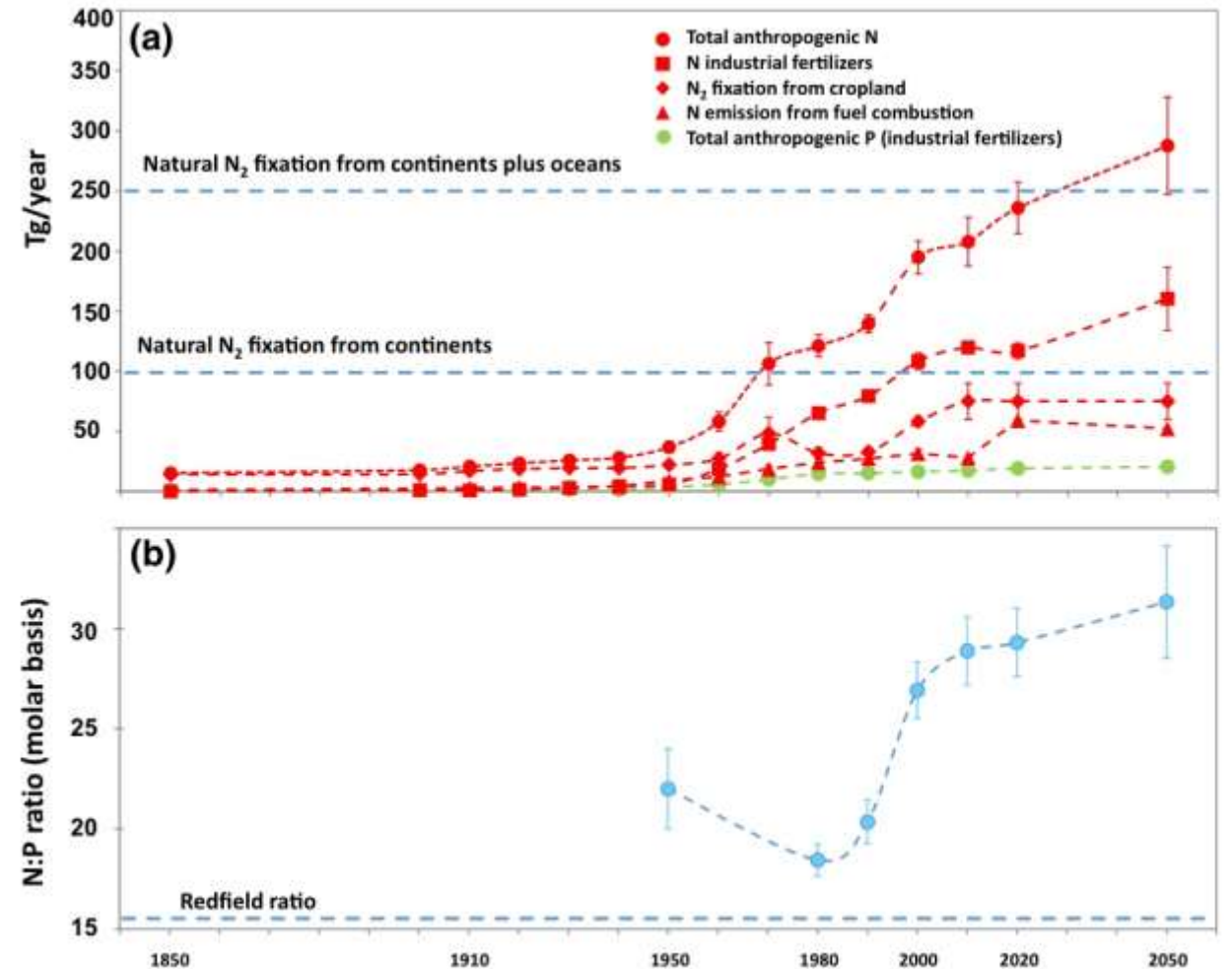
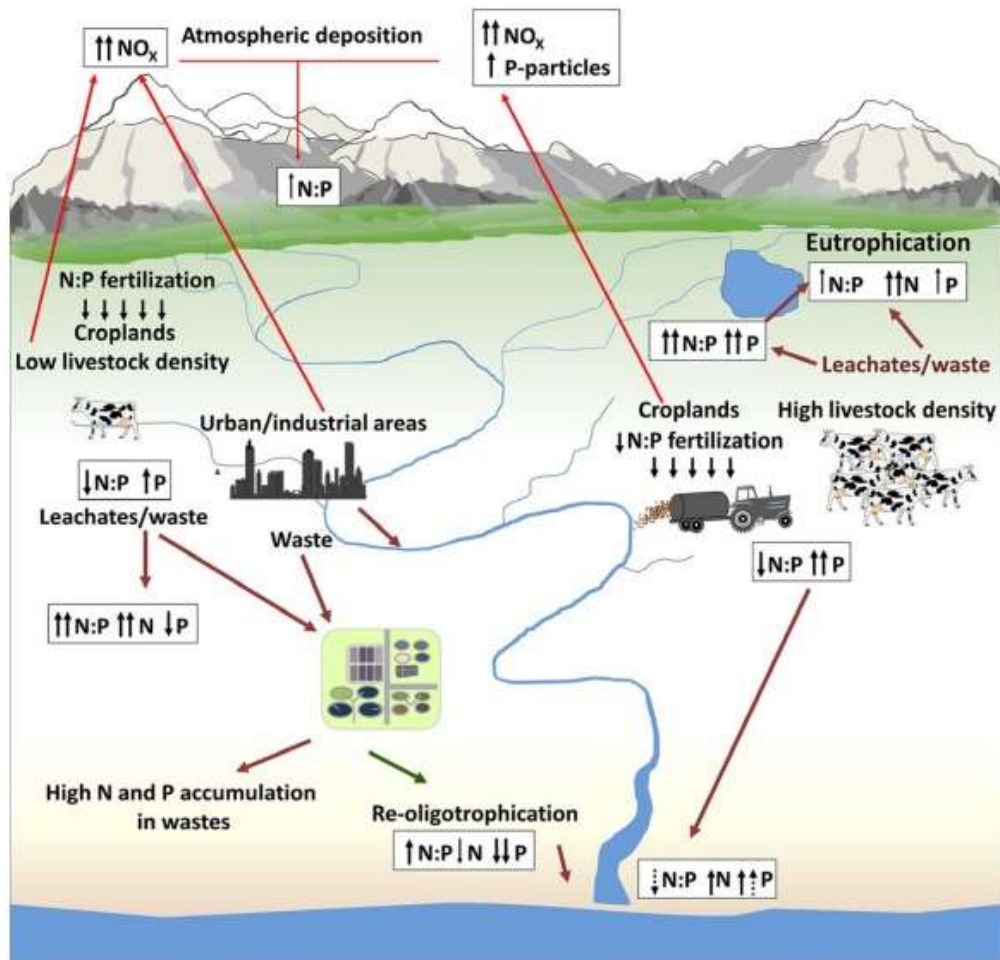
Limitation par N:

- peu de fixation biologique, faible minéralisation de N (faible T°C et humidité et/ou faible pH)
- forêts de conifères tempérées, forêts boréales

Limitation par P:

- sols pauvres en P très lessivés (tropicaux), ou venant de roche de roches pauvres en P, ou avec P séquestré.
- forêts tropicales, forêts de feuillus tempérées

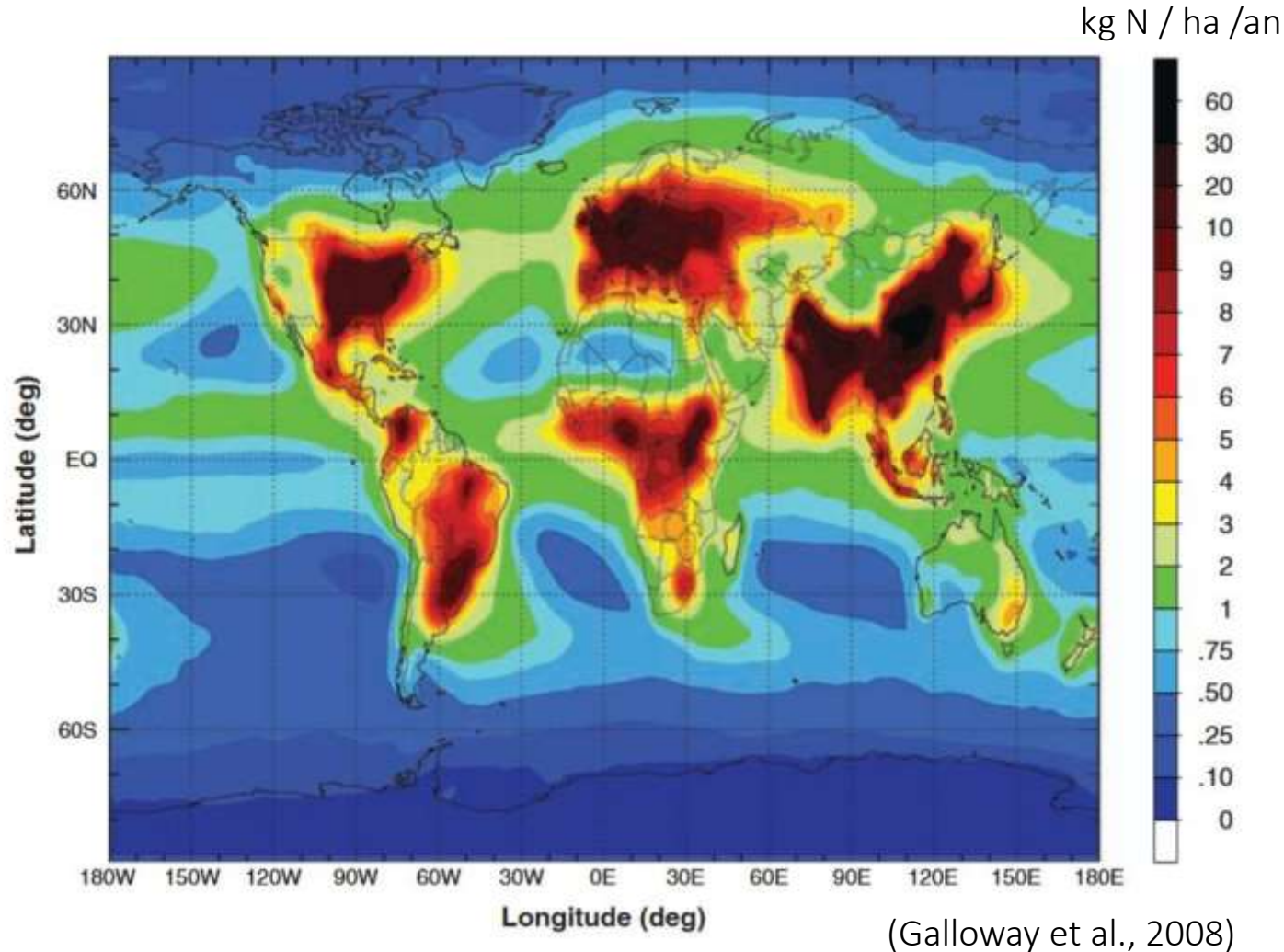
Les activités humaines augmentent les flux d'azote



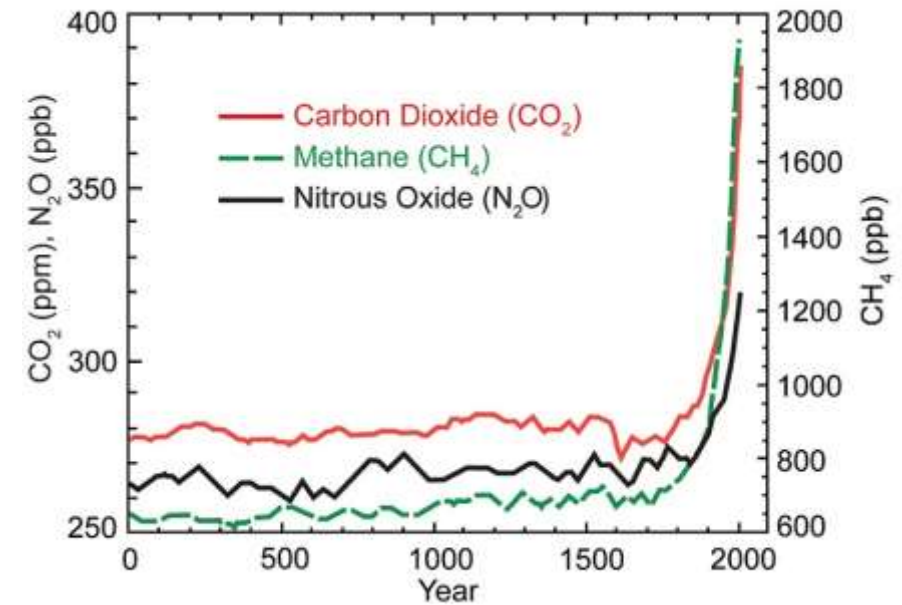
Production d' NO_x qui se redéposent: fertilisants, culture de légumineuses, combustion fossile, etc.

Ratio N:P des éléments disponibles pour les plantes a augmenté

Les activités humaines augmentent les flux d'azote et de CO₂



[U.S. National Climate Assessment \(2014\)](#)

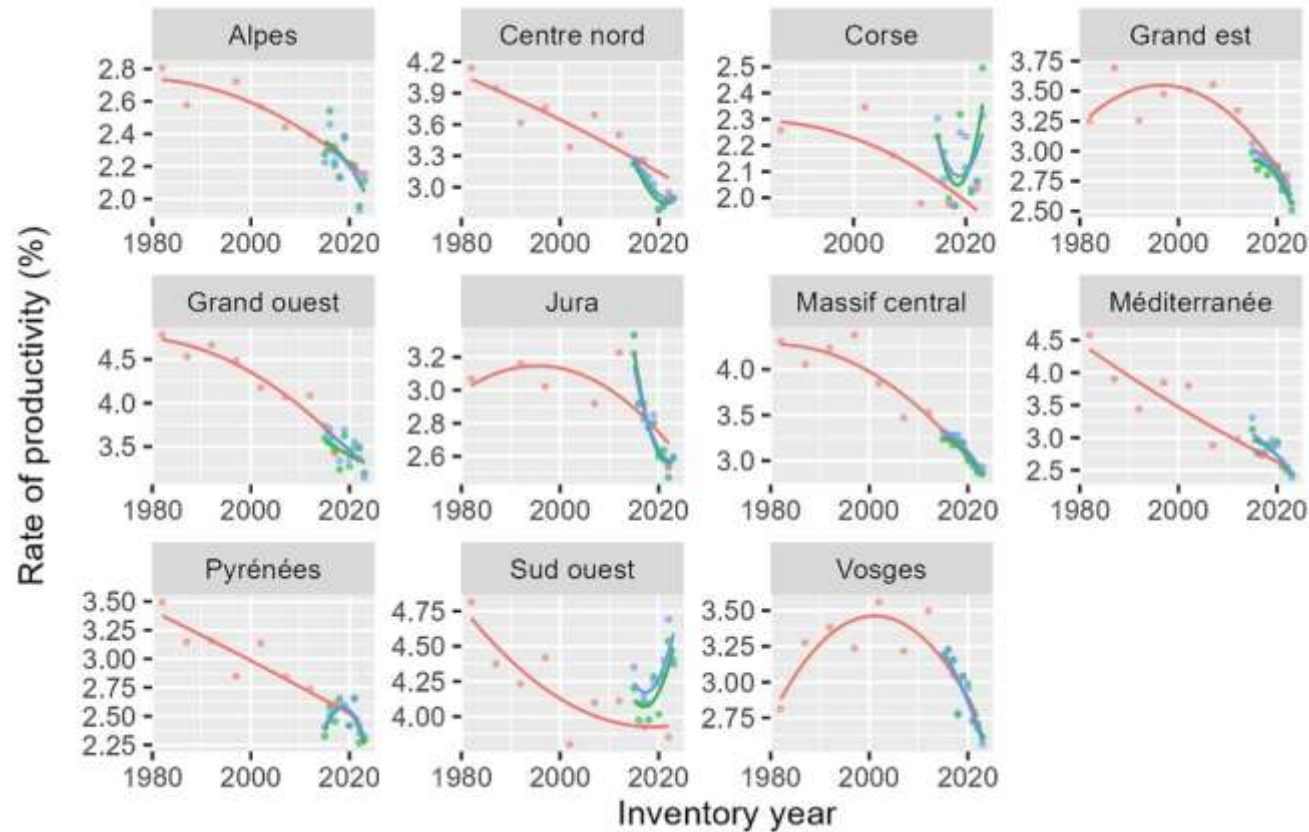


Effet positif sur la
production des
forêts ?

Production d'NO_x qui se redéposent: fertilisants, culture de légumineuses, combustion fossile, etc.

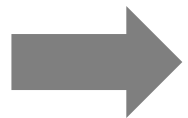
Ratio N:P des éléments disponibles pour les plantes a augmenté

Les activités humaines augmentent les flux d'azote

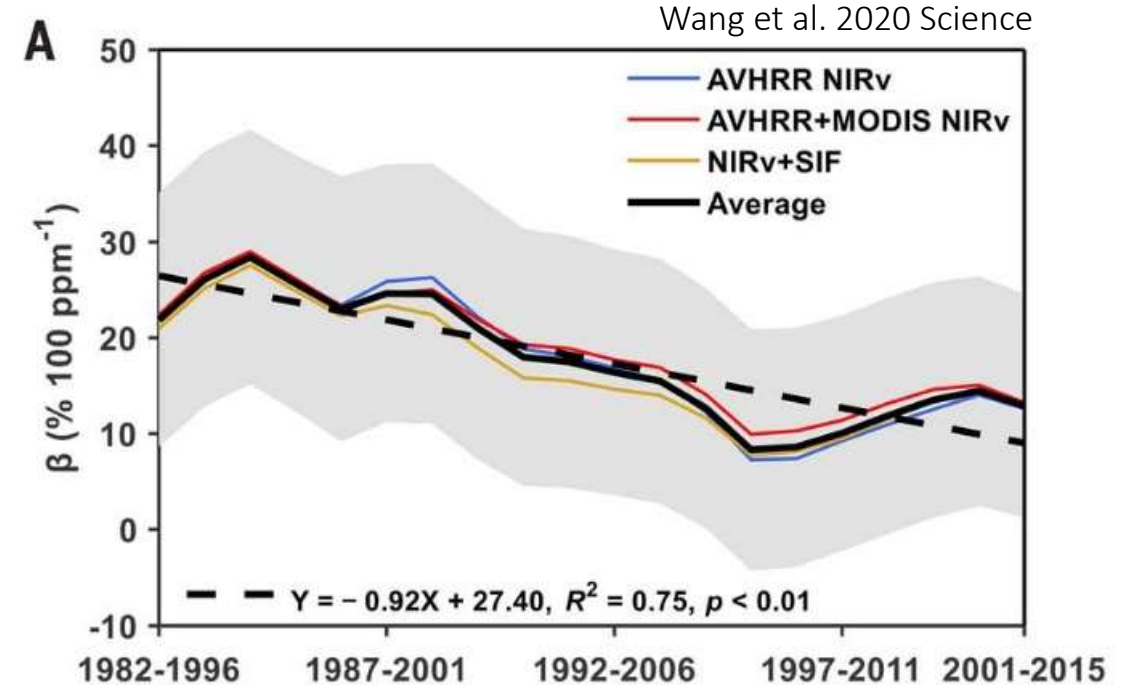


Hertzog et al. 2025 STE

La productivité décroît dans les forêts françaises



Hausse des température, sécheresse, ou ...



Beta: augmentation relative de la production primaire brute (GPP) en réponse à une augmentation de 100-ppm de la [CO₂] atmosphérique

On observe une baisse de l'effet fertilisant du CO₂

Changement de limitation?

L'exploitation des forêts constitue une exportation nette d'éléments

Dépôts atmosphériques

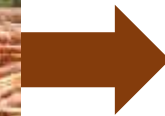
N



En France métropolitaine :
environ 23,8 Mm³ de feuillus
et 25,2 Mm³ de conifères
récoltés par an (2010-2018)
Construction, mobilier,
chauffage, papier, etc.

(IGN 2020)

Exploitation



C, N, P, K, etc..

Comment les dépôts d'azote et l'exploitation interagissent et modulent la limitation des forêts ?

Analyse d'un modèle stœchiométrique simple de forêt exploitée

Comment ces effets dépendent-ils des essences plantées et des pratiques d'exploitation ?

Les concentrations en N et P varient dans les tissus des arbres et en fonction des essences

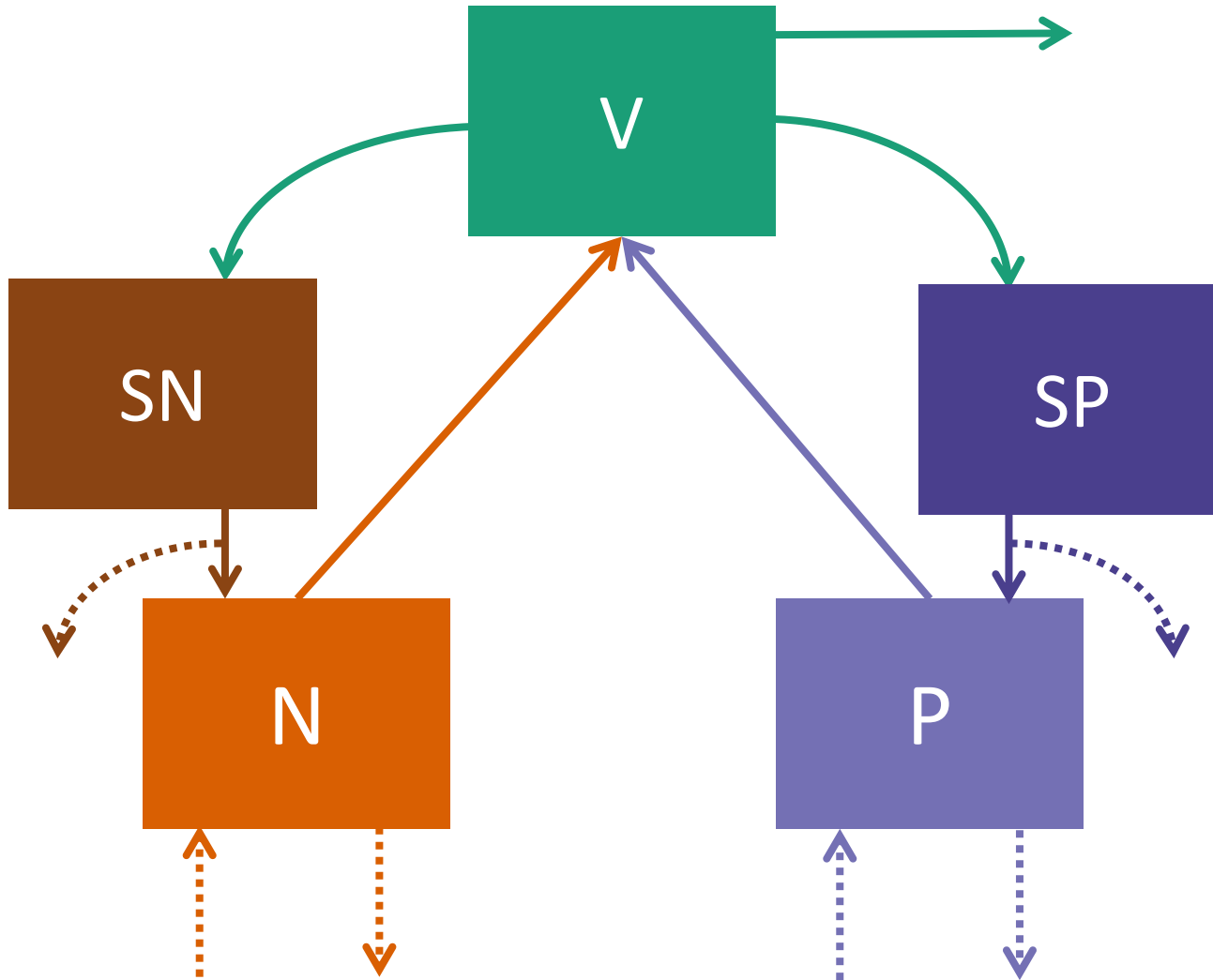
		Masse sèche	N	P
RESINEUX	Aiguilles	8	36	37
	Branches	14	29	27
	Troncs (écorce + bois)	78	35	36
FEUILLUS	Feuilles	2	15	12
	Branches	30	40	41
	Troncs (écorce + bois)	68	45	47

(Ranger et Bonneau 1986 RFF)

Paramétrisation du modèle avec la station forestière de Hubbard Brook et exploration des effets des quotas des espèces avec une base de données sur les arbres de forêts tempérées

Changements de limitation dans les forêts exploitées

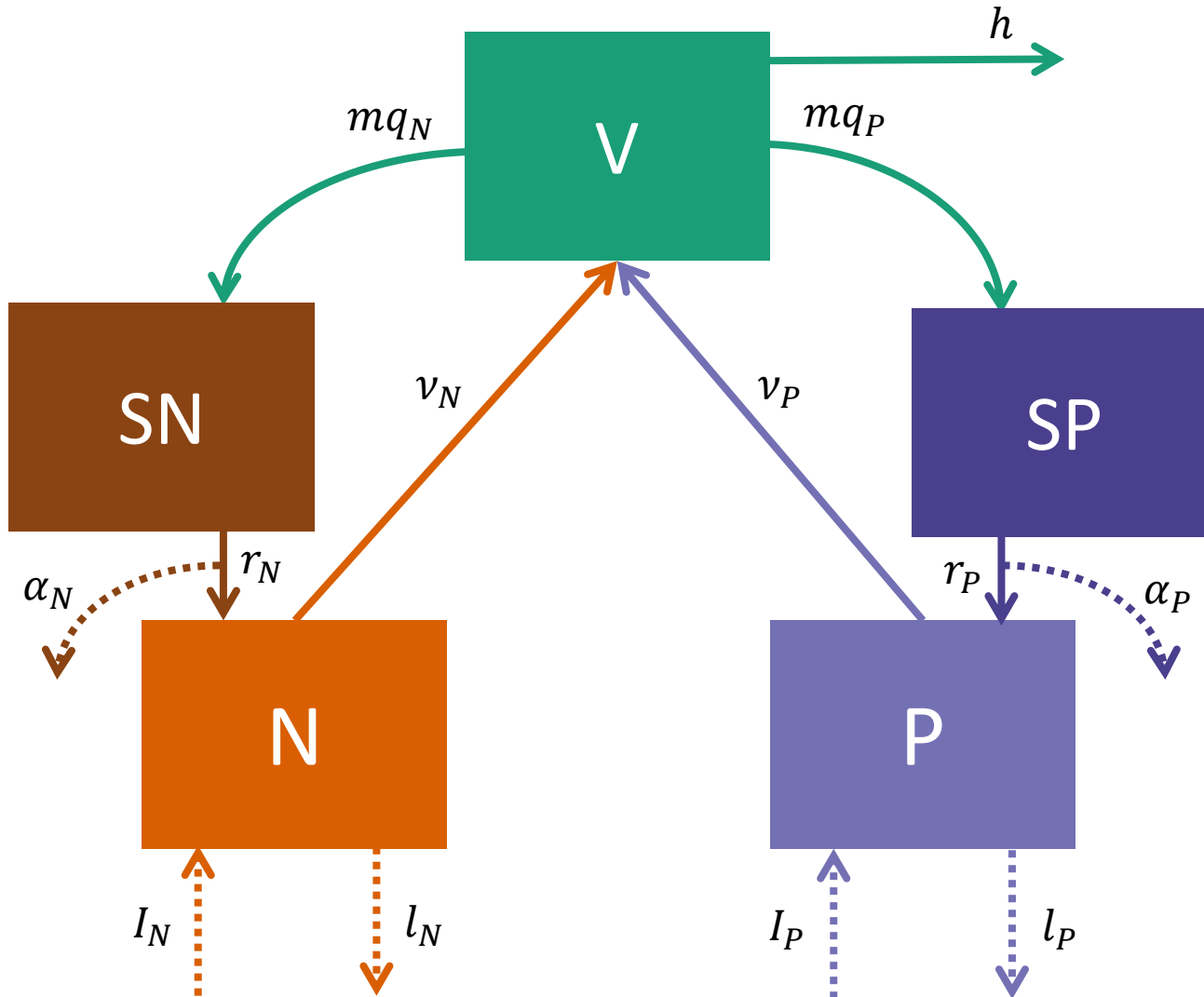
Stage M1 de
Léandre Mazeau



- Recyclage local de la biomasse morte
- Litière *SN*, *SP*
- Perte de nutriments organiques
- Exploitation: exportation de nutriments

Changements de limitation dans les forêts exploitées

(d'après Daufresne
2021 EcoLett)



$$\frac{dV}{dt} = \underbrace{g(N, P)V}_{\text{croissance}} - \underbrace{mV}_{\text{mortalité}} - \underbrace{hV}_{\text{exploitation}}$$

$$g(N, P) = \min\left(\frac{v_N}{q_N} N, \frac{v_P}{q_P} P\right)$$

Ajout des compartiments organiques du sol SN et SP

$$\frac{dSN}{dt} = \underbrace{mVq_N}_{\text{production}} - \underbrace{r_N SN}_{\text{décomposition de litière}} \quad \frac{dSP}{dt} = mVq_P - r_P SP$$

r_N, r_P : taux de minéralisation de N et P organiques

$$\frac{dN}{dt} = \underbrace{I_N}_{\text{dépôt}} - \underbrace{l_N N}_{\text{perte}} - \underbrace{g(N, P)Vq_N}_{\text{consommation}} + \underbrace{(1 - \alpha_N) r_N SN}_{\text{minéralisation}}$$

$$\frac{dP}{dt} = I_P - l_P N - g(N, P)Fq_P + (1 - \alpha_P) r_P SP$$

Changements de limitation dans les forêts exploitées

Analyse sur un gradient d'azote, I_N

En partant de I_N petit, on se situe en **azote limitant**:

Modèle sans recyclage

sans végétation

$$V_0^* = 0$$

$$N_0^* = \frac{I_N}{l_N}$$

$$P_0^* = \frac{I_P}{l_P}$$

Modèle avec recyclage

sans végétation

$$V_0^* = 0 \quad SN_0^* = 0$$

$$N_0^* = \frac{I_N}{l_N} \quad SP_0^* = 0$$

$$P_0^* = \frac{I_P}{l_P}$$

$$V_{Nlim}^* = \frac{I_N - l_N N_{Nlim}^*}{mq_N}$$

$$N_{Nlim}^* = \frac{mq_N}{v_N}$$

$$P_{Nlim}^* = \frac{I_P}{l_P} - \frac{mq_P}{l_P} V_{Nlim}^*$$

Faisabilité

$$N_0^* > N_{Nlim}^*$$

$$V_{Nlim}^* = \frac{I_N - l_N N_{Nlim}^*}{(h + m\alpha_N)q_N}$$

$$I_{Nmin} = \frac{(h + m)q_N l_N}{v_N}$$

$$SN_{Nlim}^* = V_{Nlim}^* \frac{mq_N}{r_N}$$

$$SP_{Nlim}^* = V_{Nlim}^* \frac{mq_P}{r_P}$$

$$N_{Nlim}^* = \frac{(h + m)q_N}{v_N}$$

$$I_P > (h + m\alpha_P)q_P V_{Nlim}^*$$

$$P_{Nlim}^* = \frac{I_P}{l_P} - \frac{(h + m\alpha_P)q_P}{l_P} V_{Nlim}^*$$

Changements de limitation dans les forêts exploitées

Analyse sur un gradient d'azote, I_N

Quand passe-t-on en phosphore limitant ?

$$\frac{v_N}{q_N} N_{Nlim}^* = \frac{v_P}{q_P} P_{Nlim}^*$$

$$\Leftrightarrow \frac{v_N}{q_N} \frac{(h+m)q_N}{v_N} = \frac{v_P}{q_P} \left(\frac{I_P}{l_P} - \frac{(h+m\alpha_P)q_P}{l_P} \frac{I_N - l_N \frac{(h+m)q_N}{v_N}}{(h+m\alpha_N)q_N} \right)$$

C'est possible de définir $I_{Nlimite}$, le dépôt d'azote pour lequel on passe d'une limitation en azote à phosphore.

L'expression est compliquée mais donne une solution unique.

Faisabilité

$$V_{Nlim}^* = \frac{I_N - l_N N_{Nlim}^*}{(h + m\alpha_N)q_N}$$

$N_0^* > N_{Nlim}^*$

$$I_{Nmin} = \frac{(h+m)q_N l_N}{v_N}$$

$$SN_{Nlim}^* = V_{Nlim}^* \frac{mq_N}{r_N}$$

$$SP_{Nlim}^* = V_{Nlim}^* \frac{mq_P}{r_P}$$

$$N_{Nlim}^* = \frac{(h+m)q_N}{v_N}$$

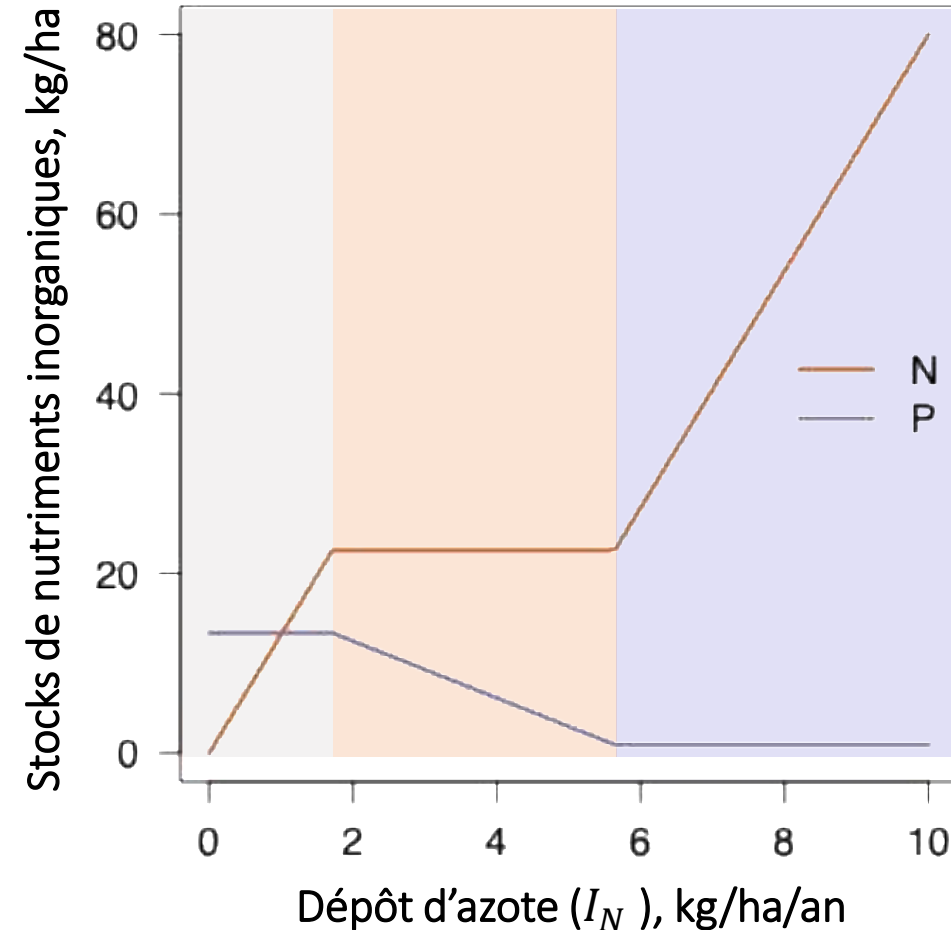
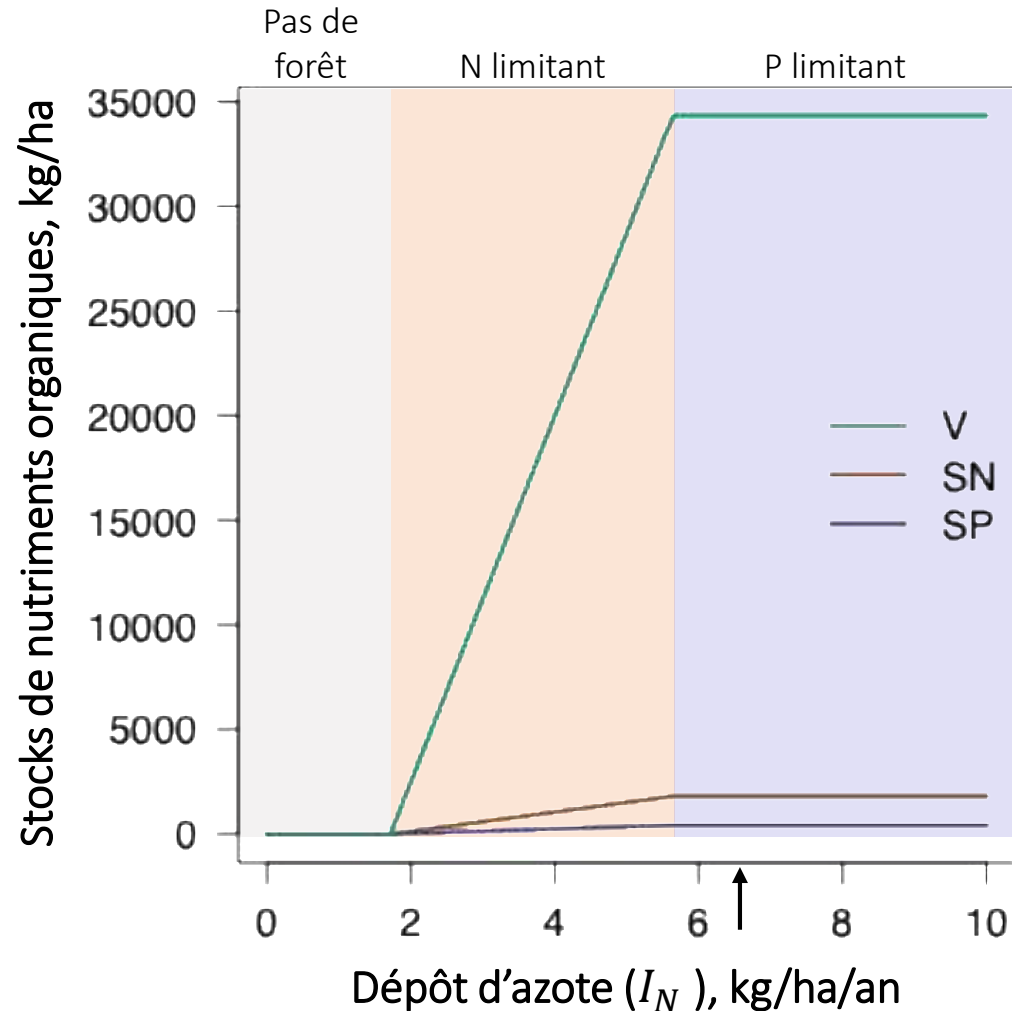
$I_P > (h + m\alpha_P)q_P V_{Nlim}^*$

$$P_{Nlim}^* = \frac{I_P}{l_P} - \frac{(h+m\alpha_P)q_P}{l_P} V_{Nlim}^*$$

Changements de limitation dans les forêts exploitées

Paramétré avec la station
forestière de Hubbard brook
(comme dans Daufresne 2021)

Gradient de dépôts d'azote, I_N



Passage à P limitant, arrêt de l'effet fertilisant de l'azote, augmentation de l'azote dans le sol

Changements de limitation dans les forêts exploitées

Analyse sur un gradient de taux d'exploitation, h

$$\frac{v_N}{q_N} N_{Nlim}^* = \frac{v_P}{q_P} P_{Nlim}^*$$

$$\Leftrightarrow \frac{v_N (h + m) q_N}{q_N v_N} = \frac{v_P}{q_P} \left(\frac{I_P}{l_P} - \frac{(h + m \alpha_P) q_P}{l_P} \frac{I_N - l_N \frac{(h + m) q_N}{v_N}}{(h + m \alpha_N) q_N} \right)$$

C'est possible de définir h_{limite} , le taux d'exploitation pour lequel on change de limitation.

L'expression est compliquée et est une solution d'un polynôme de degré deux: de passages sont possibles

Faisabilité

$$h_{max} = \frac{I_N * v_N}{q_N l_N} - m$$

$$V_{Nlim}^* = \frac{I_N - l_N N_{Nlim}^*}{(h + m \alpha_N) q_N}$$

$$SN_{Nlim}^* = V_{Nlim}^* \frac{m q_N}{r_N}$$

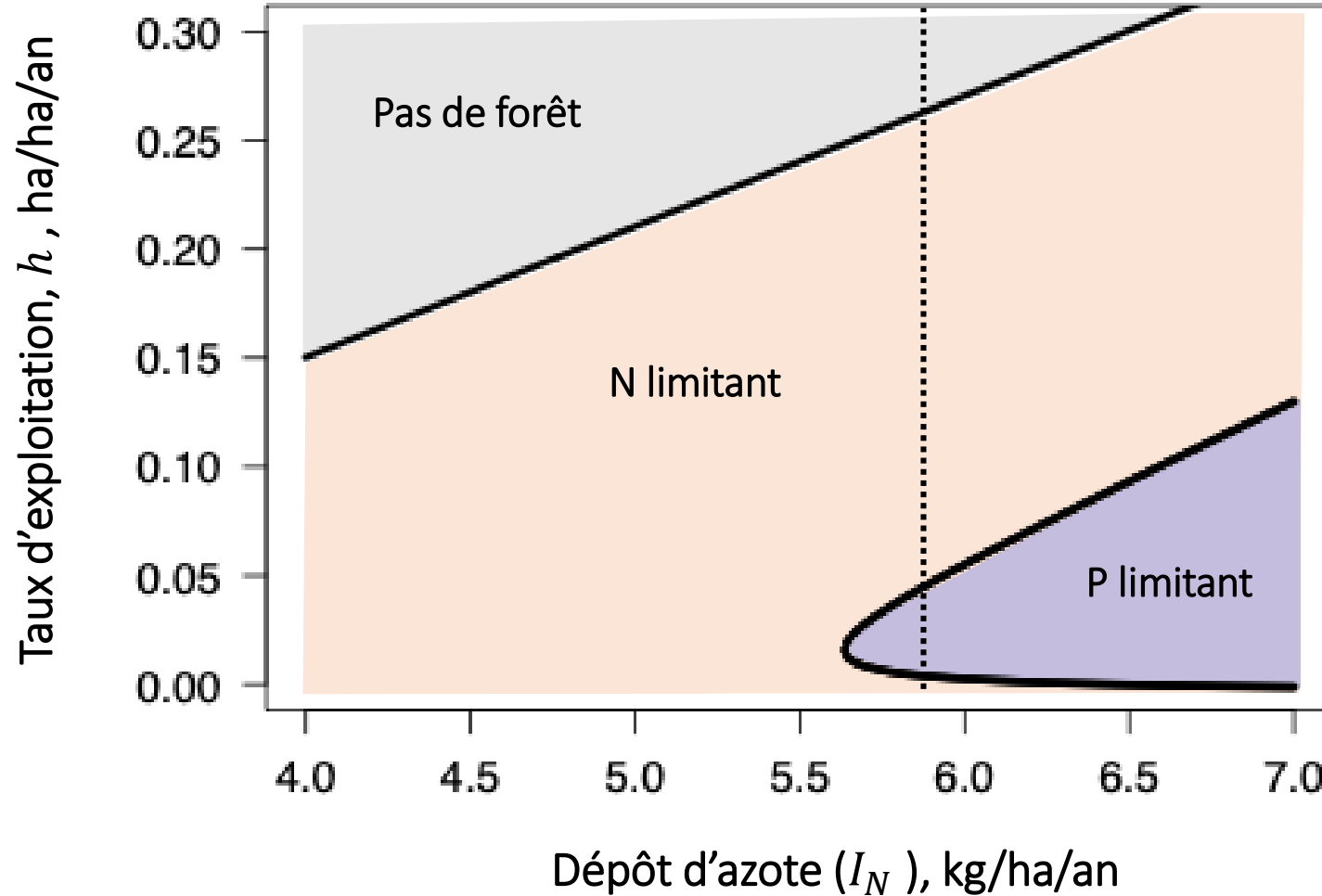
$$SP_{Nlim}^* = V_{Nlim}^* \frac{m q_P}{r_P}$$

$$N_{Nlim}^* = \frac{(h + m) q_N}{v_N} \quad I_P > (h + m \alpha_P) q_P V_{Nlim}^*$$

$$P_{Nlim}^* = \frac{I_P}{l_P} - \frac{(h + m \alpha_P) q_P}{l_P} V_{Nlim}^*$$

Changements de limitation dans les forêts exploitées

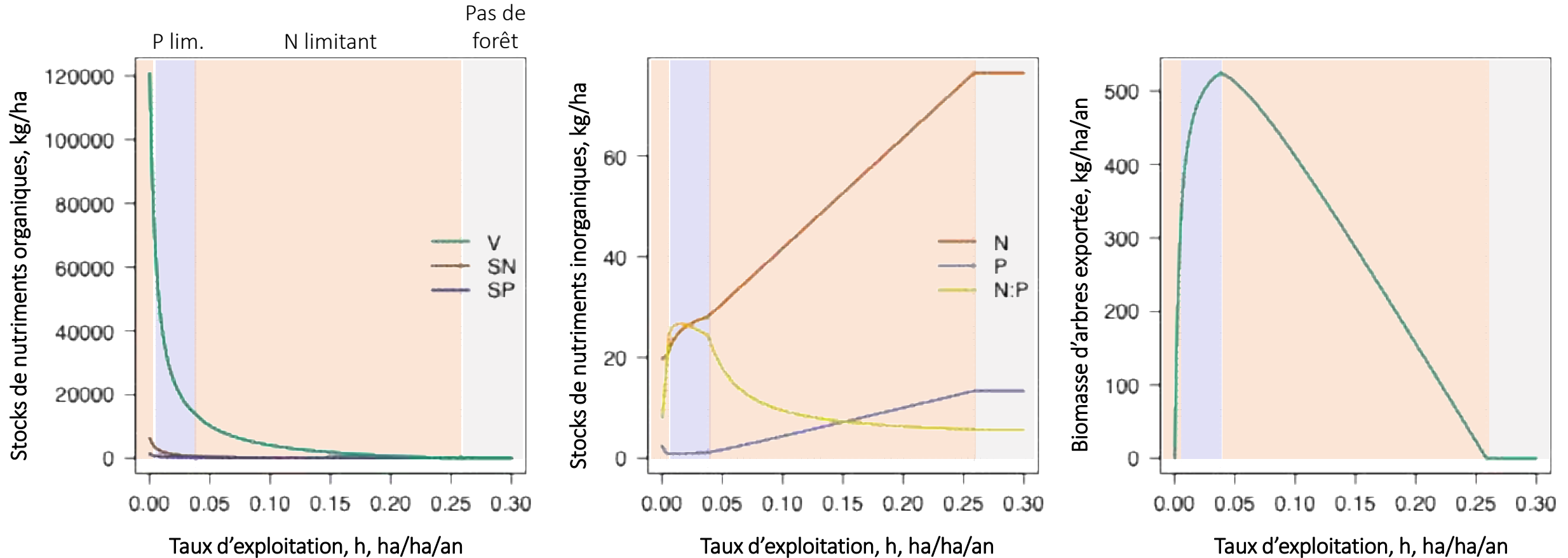
Paramétré avec la station
forestière de Hubbard brook
(comme dans Daufresne 2021)



Les faibles dépôts d'azote et forts taux d'exploitation empêche la présence de végétation
L'augmentation des dépôts d'azote et de l'exploitation peuvent mener à une limitation en P

Changements de limitation dans les forêts exploitées

Gradient de taux d'exploitation, h Exemple pour $I_N = 5.8 \text{ kgN/ha/an}$

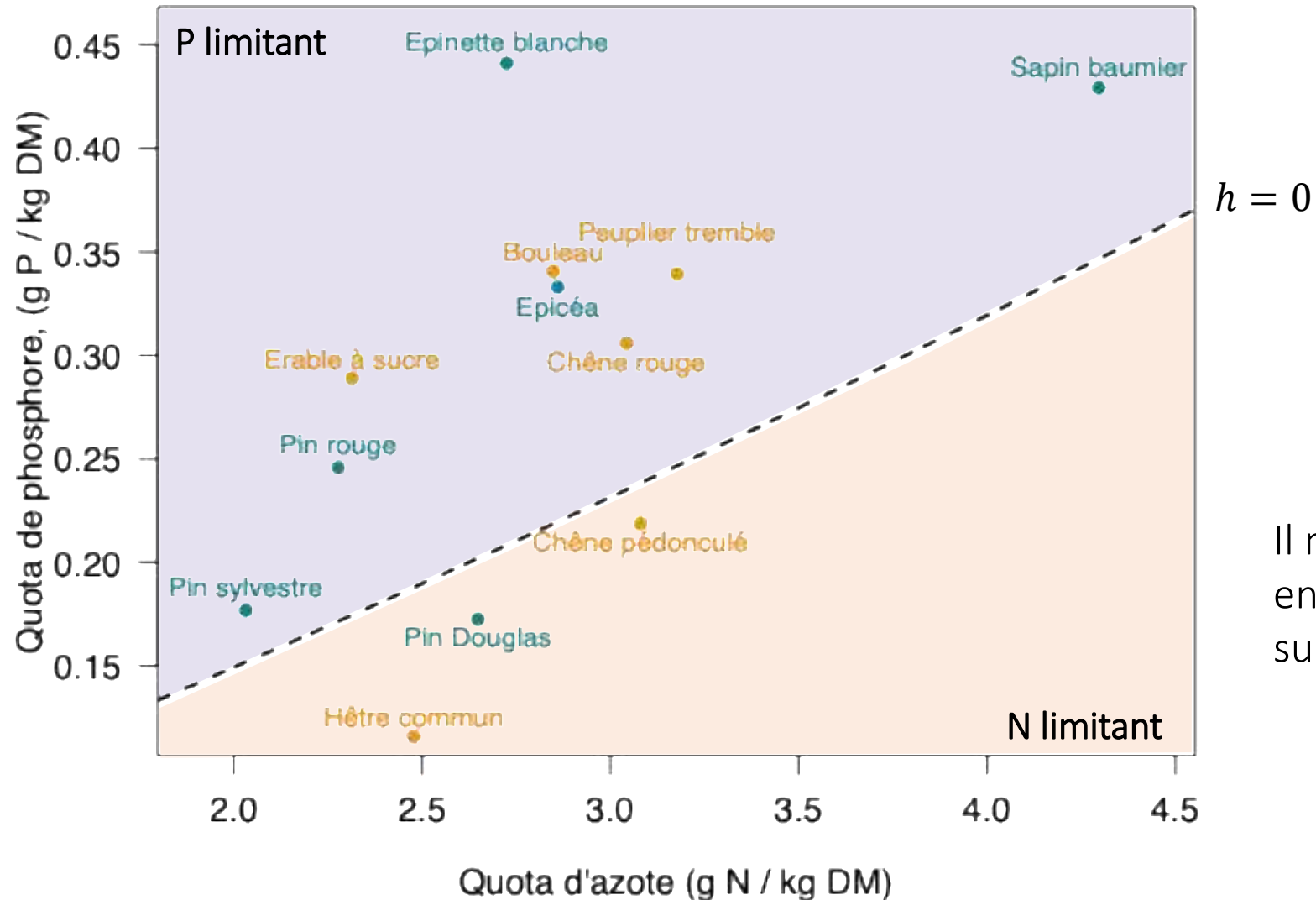


L'exploitation favorise la limitation en P car ce qu'on exporte est plus riche en P que les apports: $\frac{I_N}{I_P} \approx 3 > \frac{q_N}{q_P} \approx 1$

Quand h est trop fort, la production primaire diminue, les stocks inorganiques augmentent mais le N est plus vite lessivé que le P, ce qui conduit à revenir à une limitation en N $l_N \approx 0,08$ et $l_P \approx 0,02$

Changements de limitation : effet des essences forestières

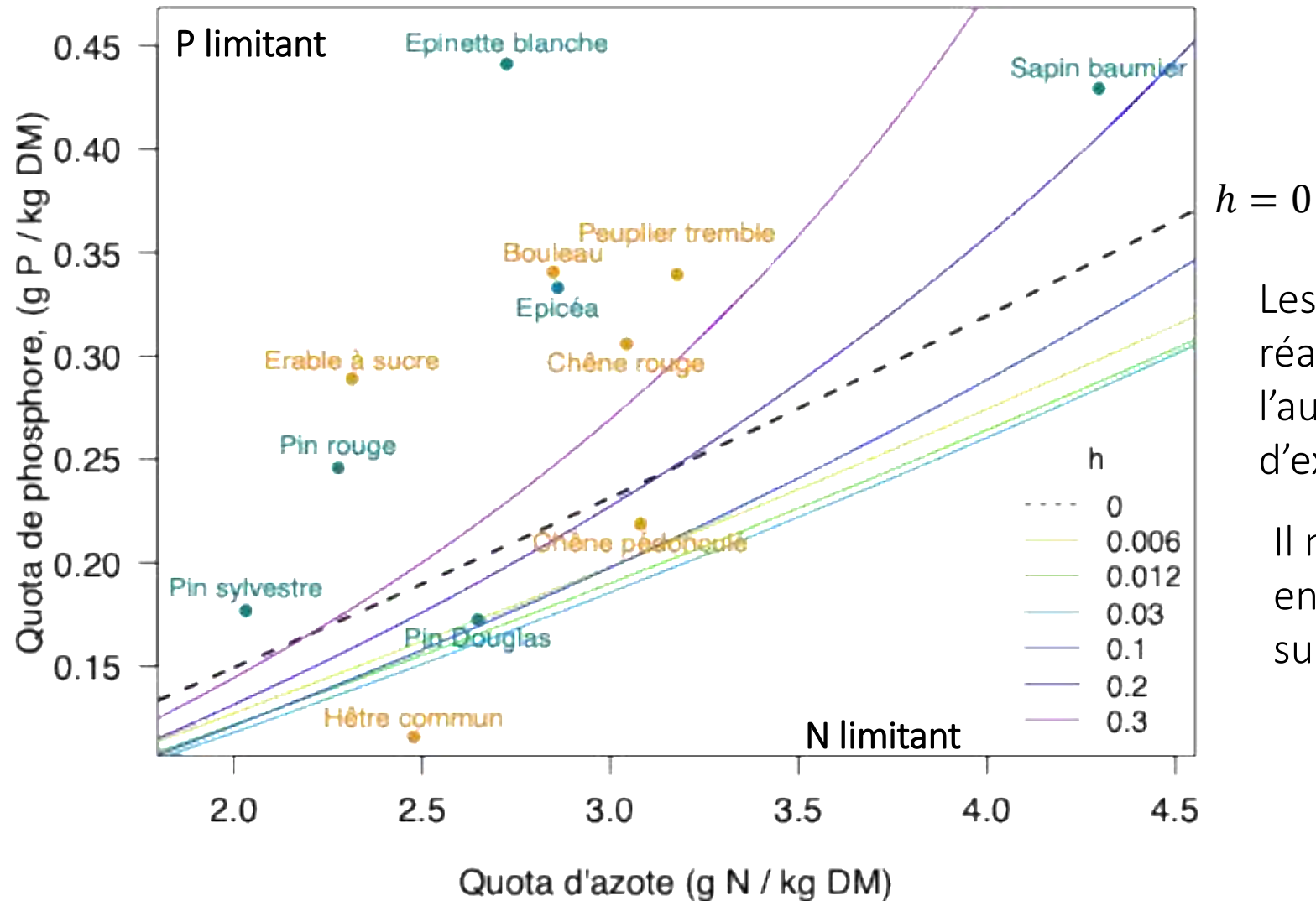
Moyennes sur l'arbre au-dessus du sol; Autres paramètres : station forestière de Hubbard brook ($I_N = 6,4 \text{ kgN/ha/an}$)



Il n'y a pas de différences entre conifères et feuillus sur l'arbre entier

Changements de limitation : effet des essences forestières

Moyennes sur l'arbre au-dessus du sol; Autres paramètres : station forestière de Hubbard brook ($I_N = 6,4 \text{ kgN/ha/an}$)

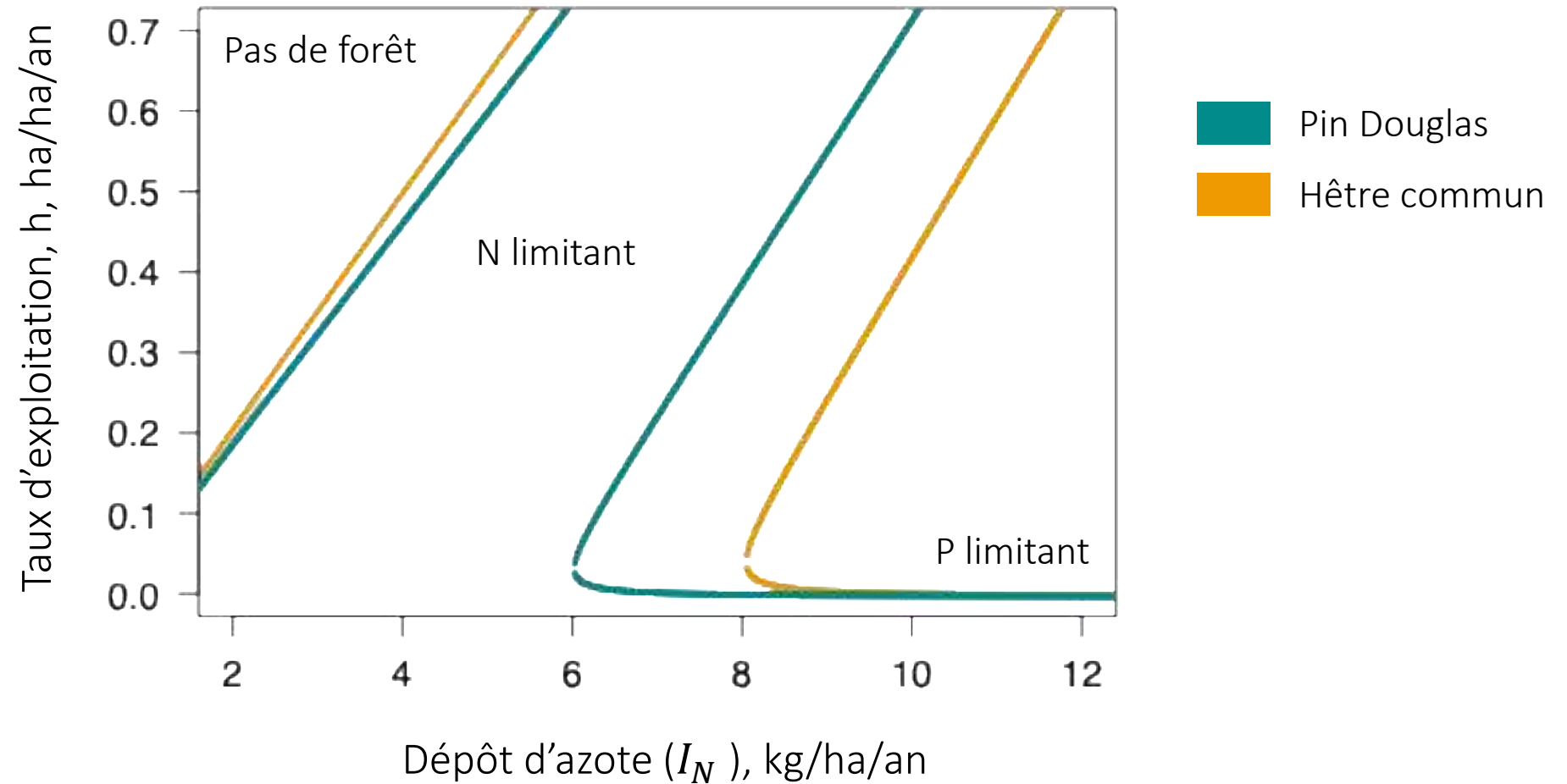


Les essences forestières réagissent différemment à l'augmentation du taux d'exploitation

Il n'y a pas de différences entre conifères et feuillus sur l'arbre entier

Changements de limitation : effet des essences forestières

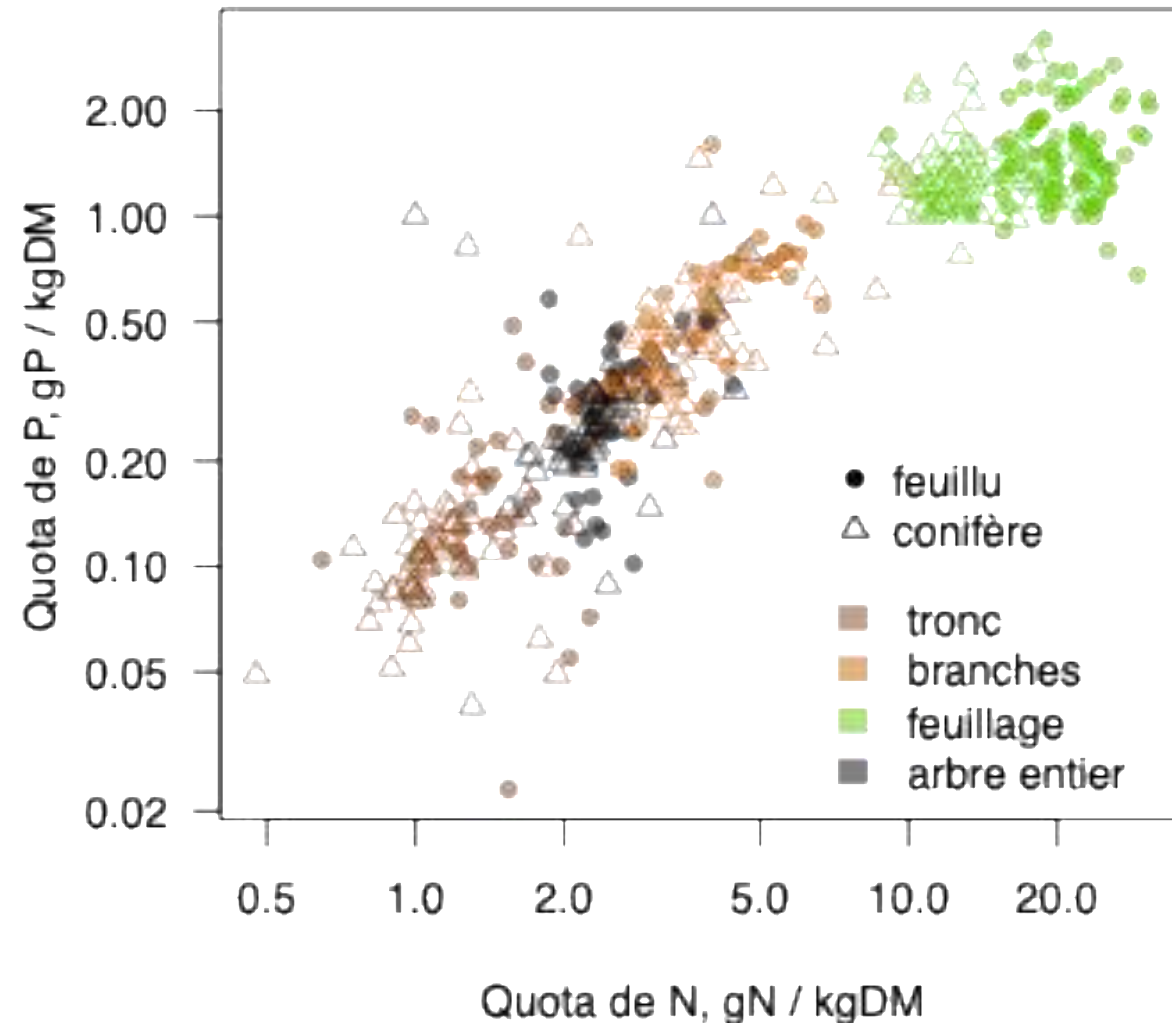
Moyennes sur l'arbre au-dessus du sol; Autres paramètres : station forestière de Hubbard brook



Exemple de deux espèces différentes propensions à la limitation au phosphore

Changements de limitation : effet des pratiques forestières

Les quotas diffèrent entre les différentes parties de l'arbre



Quelle conséquence d'exporter l'arbre entier vs laisser les branches sur place ?

Changements de limitation : effet des pratiques forestières

Dépôts atmosphériques

N



Exploitation

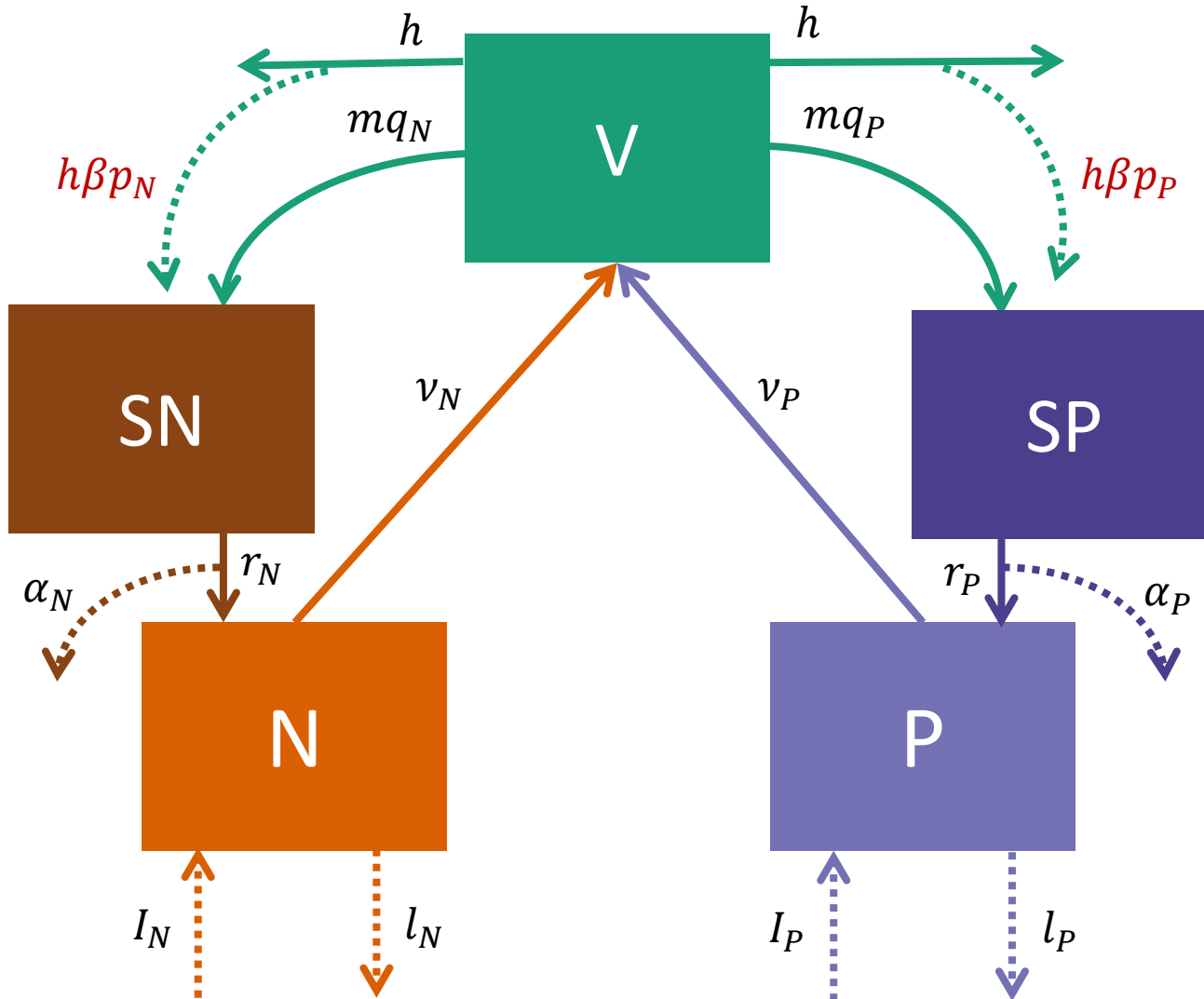
C, N, P, K, etc..



Recyclage



Changements de limitation : effet des pratiques forestières



$$\frac{dV}{dt} = \underbrace{g(N, P)V}_{\text{croissance}} - \underbrace{mV}_{\text{mortalité}} - \underbrace{hV}_{\text{exploitation}}$$

$$\frac{dSN}{dt} = \underbrace{mVq_N}_{\text{production de litière}} - \underbrace{r_N SN}_{\text{décompo.}} + \underbrace{h\beta p_N V}_{\text{Recyclage d'une partie des arbres exploités}}$$

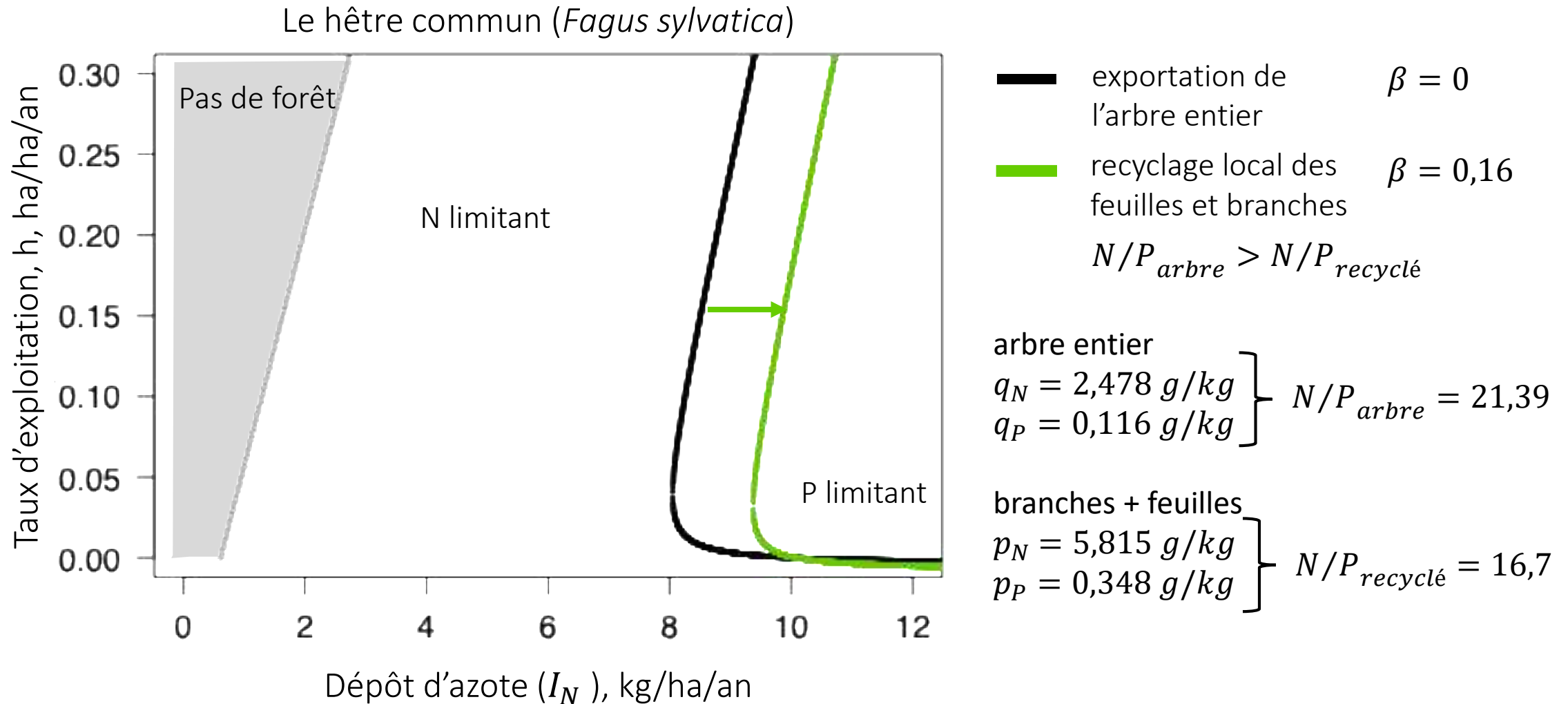
$$\frac{dSP}{dt} = mVq_P - r_P SP + h\beta p_P V$$

p_N, p_P : quotas de N et P des branches et feuilles
 β : proportion des branches et feuilles dans l'arbre

$$\frac{dN}{dt} = \underbrace{I_N}_{\text{dépôt}} - \underbrace{l_N N}_{\text{perte}} - \underbrace{g(N, P)Vq_N}_{\text{consommation}} + \underbrace{(1 - \alpha_N) r_N SN}_{\text{minéralisation}}$$

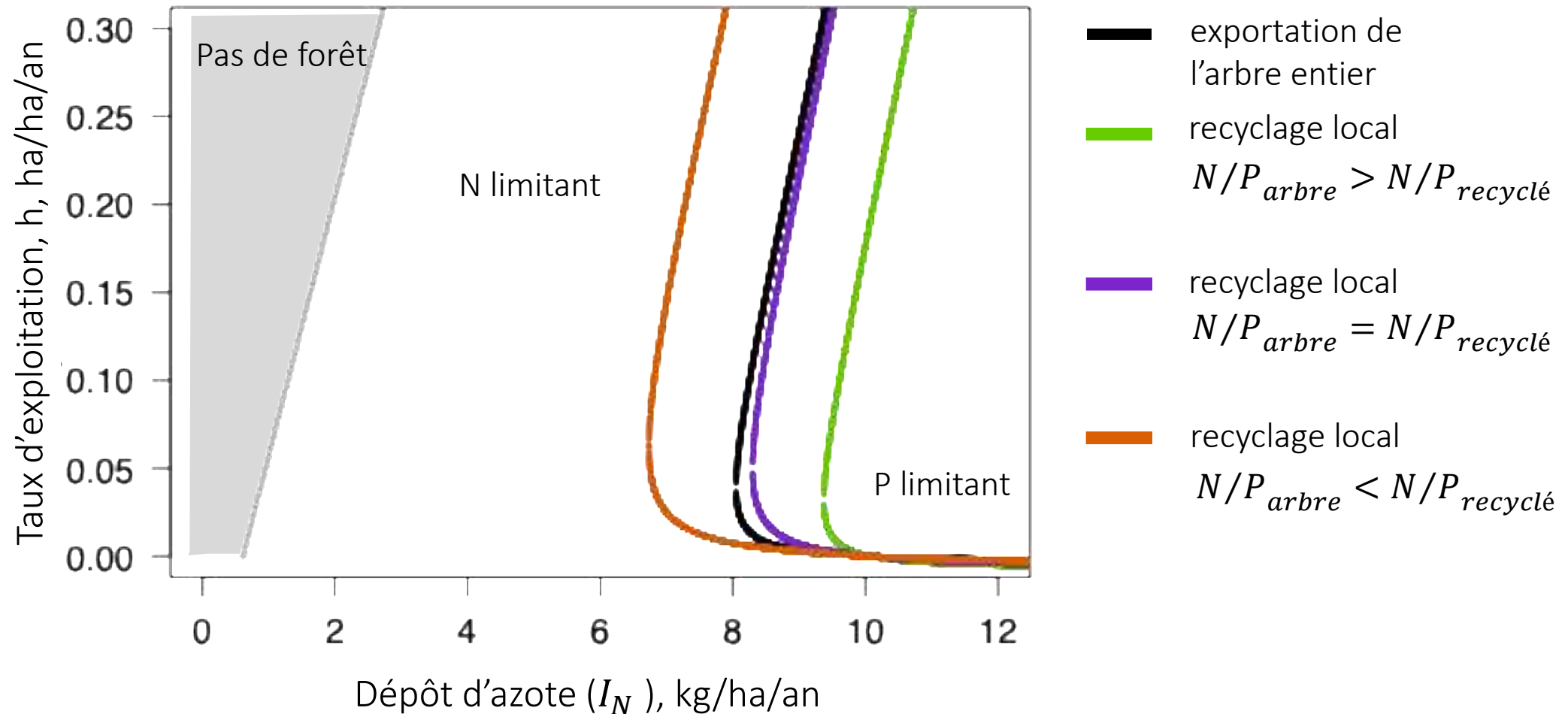
$$\frac{dP}{dt} = I_P - l_P P - g(N, P)Fq_P + (1 - \alpha_P) r_P SP$$

Changements de limitation : effet des pratiques forestières



Dans le cas du hêtre, l'exportation du tronc seul « retarde » le changement de limitation pour le P

Changements de limitation : effet des pratiques forestières

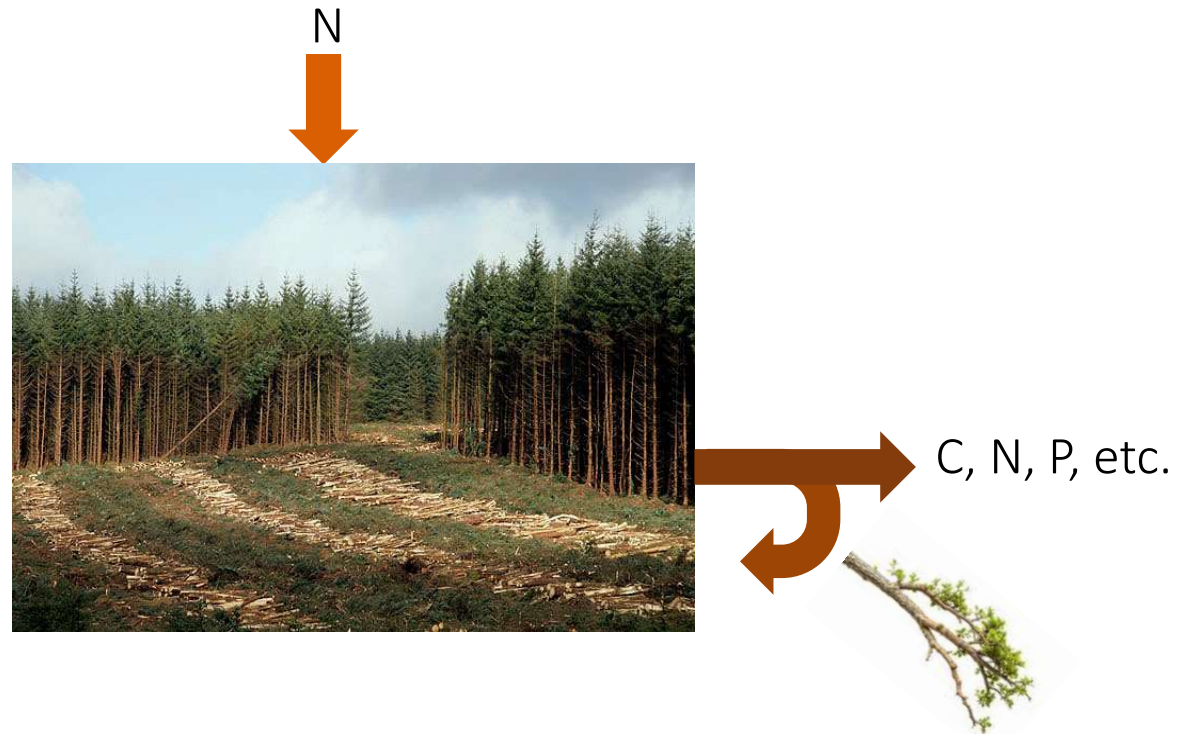
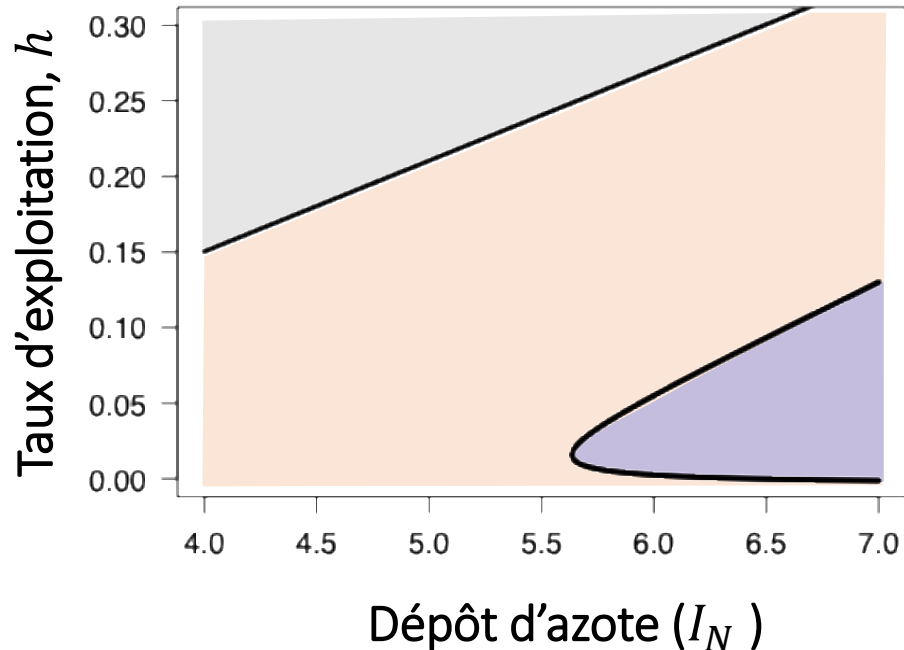


Le sens du changement de limitation dépend des différences de ratio N:P entre l'arbre entier et ce qui est recyclé localement.

Changements de limitation dans les forêts exploitées

Conclusions du modèle

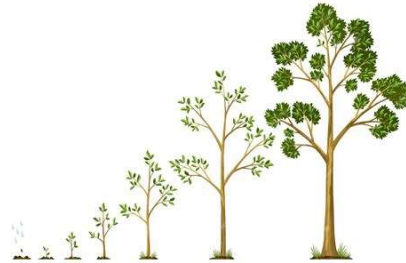
- L'exploitation peut mener à un changement de limitation des arbres qui dépend des dépôts d'azote
- La réponse à l'augmentation d'azote et d'exploitation dépend de la stœchiométrie des essences et des pratiques d'exploitation (recyclage).
- Résultats en cohérence avec les attendus et observations (thèse de M. Clesse 2023) => apport de mécanismes



Changements de limitation dans les forêts exploitées

Limites et perspectives

- Données : quid de la **covariance** des taux biologiques avec les quotas des essences, de h avec les essences ou de l'interaction entre les dépôts d'azote et la disponibilité du P via l'acidification (Sun et al. 2026, GCB) ?
- **Autres pratiques forestières :**
 - Age de la coupe et surexploitation
 - Arbres en mixtures
- Comparaison avec la **chasse** : exportation de P via les carcasses (Brodie & McIntyre 2019, Proc B)
- Structure du modèle : intégration de la **plasticité stœchiométrique**
 - Quand N est plus disponible, le quota de N des feuilles augmente (Throop & Lerdau 2004, Ecosystems)
 - L'augmentation du CO₂ dilue les quotas de nutriments (Robinson et al. 2012, New Phyto.)



Quelles conséquences pour les changements de limitation

Références

- Andrieux, B., Signor, J., Guillou, V., Danger, M., & Jabot, F. (2021). Body stoichiometry of heterotrophs: Assessing drivers of interspecific variations in elemental composition. *Global Ecology and Biogeography*, 30(4), 883-895.
- Brodie, J. F., & McIntyre, P. B. (2019). Bushmeat biogeochemistry: hunting tropical mammals alters ecosystem phosphorus budgets. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1907), 20190966.
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., & West, G. B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85(7), 1771-1789.
- Carpenter, S. R. (2008). Phosphorus control is critical to mitigating eutrophication. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(32), 11039–11040. <https://doi.org/10.1073/pnas.0806112105>
- Clesse, M.. Étude multi-sites de la réponse de la fertilité chimique des écosystèmes forestiers dans un contexte de changements (dépôts atmosphériques et substitution d'essences) ». 2023. Université de Lorraine
- Daufresne, T. (2021). A consumer-driven recycling theory for the impact of large herbivores on terrestrial ecosystem stoichiometry. *Ecology Letters*, 24(12), 2598-2610.
- Du, E., Terrer, C., Pellegrini, A. F., Ahlström, A., van Lissa, C. J., Zhao, X., ... & Jackson, R. B. (2020). Global patterns of terrestrial nitrogen and phosphorus limitation. *Nature Geoscience*, 13(3), 221-226.
- Elser, J. J., Dobberfuhl, D. R., MacKay, N. A., & Schampel, J. H. (1996). Organism size, life history, and N: P stoichiometry: toward a unified view of cellular and ecosystem processes. *BioScience*, 46(9), 674-684.
- Elser, J. J., Fagan, W. F., Denno, R. F., Dobberfuhl, D. R., Folarin, A., Huberty, A., ... & Sterner, R. W. (2000). Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 408(6812), 578-580.
- Galloway, J. N., Townsend, A. R., Erisman, J. W., Bekunda, M., Cai, Z., Freney, J. R., ... & Sutton, M. A. (2008). Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, 320(5878), 889-892.
- Hertzog, L. R., Piedallu, C., Lebourgeois, F., Bouriaud, O., & Bontemps, J. D. (2025). Turning point in the productivity of western European forests associated with a climate change footprint. *Science of The Total Environment*, 967, 178843.
- Penuelas, J., Janssens, I. A., Ciais, P., Obersteiner, M., & Sardans, J. (2020). Anthropogenic global shifts in biospheric N and P concentrations and ratios and their impacts on biodiversity, ecosystem productivity, food security, and human health. *Global Change Biology*, 26(4), 1962-1985.

Références

- Persson, J., Fink, P., Goto, A., Hood, J. M., Jonas, J., & Kato, S. (2010). To be or not to be what you eat: regulation of stoichiometric homeostasis among autotrophs and heterotrophs. *Oikos*, 119(5), 741-751.
- Ranger, J., & Bonneau, M. (1986). Effets prévisibles de l'intensification de la production et des récoltes sur la fertilité des sols de forêt. II-Les effets de la sylviculture. *Revue forestière française*, 38(2), 105-123.
- Robinson, E. A., Ryan, G. D., & Newman, J. A. (2012). A meta-analytical review of the effects of elevated CO₂ on plant–arthropod interactions highlights the importance of interacting environmental and biological variables. *New Phytologist*, 194(2), 321-336.
- Reiners, W. A. (1986). Complementary models for ecosystems. *The American Naturalist*, 127(1), 59-73.
- Steffen, W., Richardson, K., Rockström, J., Cornell, S. E., Fetzer, I., Bennett, E. M., Biggs, R., Carpenter, S. R., Vries, W. De, Wit, C. A. De, Folke, C., Gerten, D., Heinke, J., Mace, G. M., Persson, L. M., Ramanathan, V., Reyers, B., & Sörlin, S. (2015). Planetary boundaries : Guiding human development on a changing planet. *Science*, 347(6223), 736. <https://doi.org/10.1126/science.1259855>
- Sterner, R. W., & Elser, J. J. (2002). Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere. In *Ecological stoichiometry*. Princeton university press.
- Sun, S., Wang, R., Sardans, J., Bi, M., Zhang, Y., Fan, X., ... & Peñuelas, J. (2026). Nitrogen-Driven Acidification and Microbial Shifts Contribute to a Breakdown in Carbon–Phosphorus Trade in the Rhizosphere. *Global change biology*, 32(5), e70924.
- Throop, H. L., & Lerdau, M. T. (2004). Effects of nitrogen deposition on insect herbivory: implications for community and ecosystem processes. *Ecosystems*, 7 (2): 109-133
- van Der Heijden, M. G., Martin, F. M., Selosse, M. A., & Sanders, I. R. (2015). Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New phytologist*, 205(4), 1406-1423.
- Yodzis, P., & Innes, S. (1992). Body size and consumer-resource dynamics. *The American Naturalist*, 139(6), 1151-1175.
- Vrede, T., Dobberfuhl, D. R., Kooijman, S. A. L. M., & Elser, J. J. (2004). Fundamental connections among organism C: N: P stoichiometry, macromolecular composition, and growth. *Ecology*, 85(5), 1217-1229.
- Wang, S., Zhang, Y., Ju, W., Chen, J. M., Ciais, P., Cescatti, A., ... & Peñuelas, J. (2020). Recent global decline of CO₂ fertilization effects on vegetation photosynthesis. *Science*, 370(6522), 1295-1300.

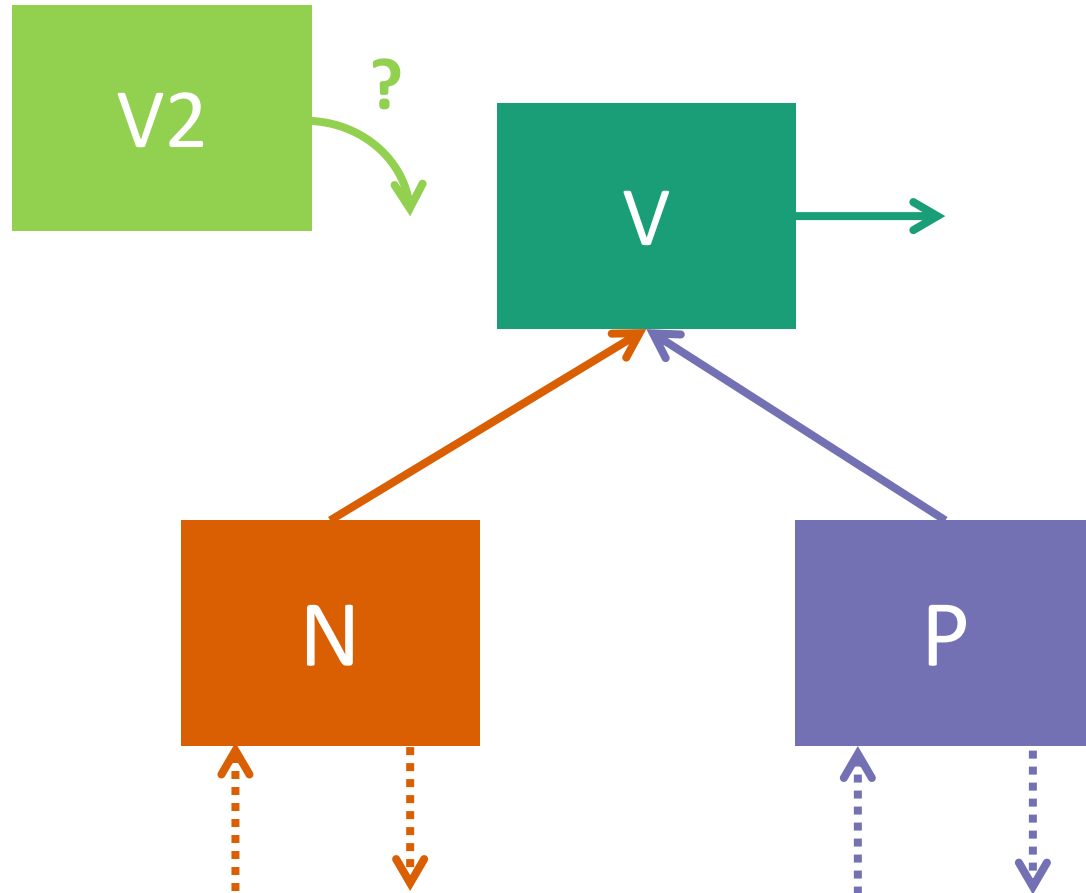
Cours 2 : Comment la stœchiométrie joue dans les interactions écologiques?



Cours 2 : Comment la stœchiométrie joue dans les interactions écologiques?

- Compétition entre espèces
- Contraintes de nutrition dans les interactions proie-prédateur
- Interactions indirectes via le recyclage des nutriments
- **Modélisation:** Comment les flux de ressources terrestres affectent l'homéostasie stœchiométrique des **lacs** ? (Benoît Pichon)

Compétition des producteurs primaires pour les ressources



Principe du nutriment limitant

Stock de nutriment à l'équilibre en N limitant

$$N_{Nlim}^* = \frac{mq_N}{v_N} \quad \text{faisable si } N_0^* > N_{Nlim}^*$$

Stock de nutriments à l'équilibre en P limitant

$$P_{Plim}^* = \frac{mq_P}{v_P} \quad \text{faisable si } P_0^* > P_{Plim}^*$$

Quand V2 peut-il s'installer ?

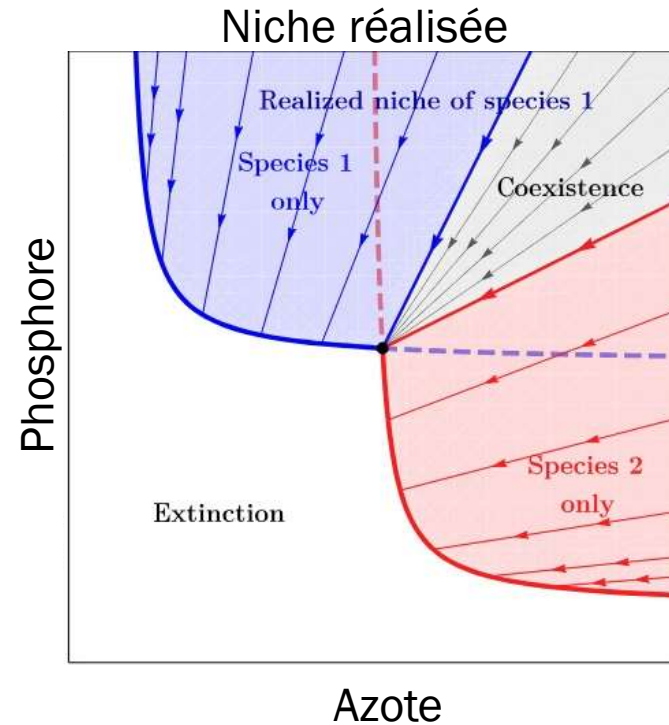
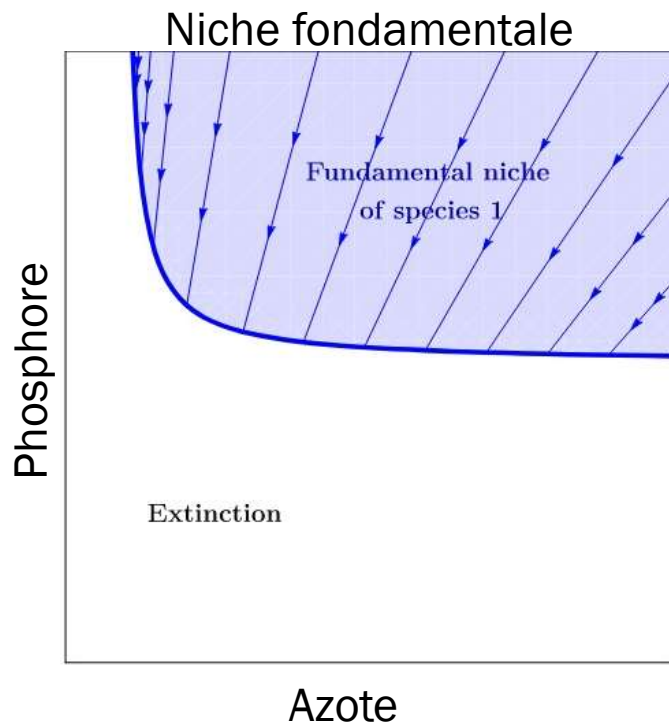
$$\left. \begin{array}{l} \text{Si V2 et V sont limités par N} \quad N_{Nlim}^* > N2_{Nlim}^* \\ \text{Si V2 et V sont limités par P} \quad P_{Plim}^* > P2_{Plim}^* \end{array} \right\} \text{Pas de coexistence}$$

La coexistence n'est possible que si V1 et V2 ne sont compétitifs pour des ressources différentes

Compétition des producteurs primaires pour les ressources

Théorie du Ressource-ratio (Tilman 1982):

Les ratios de ressource affectent les communautés



d'après Koffel et al. 2021

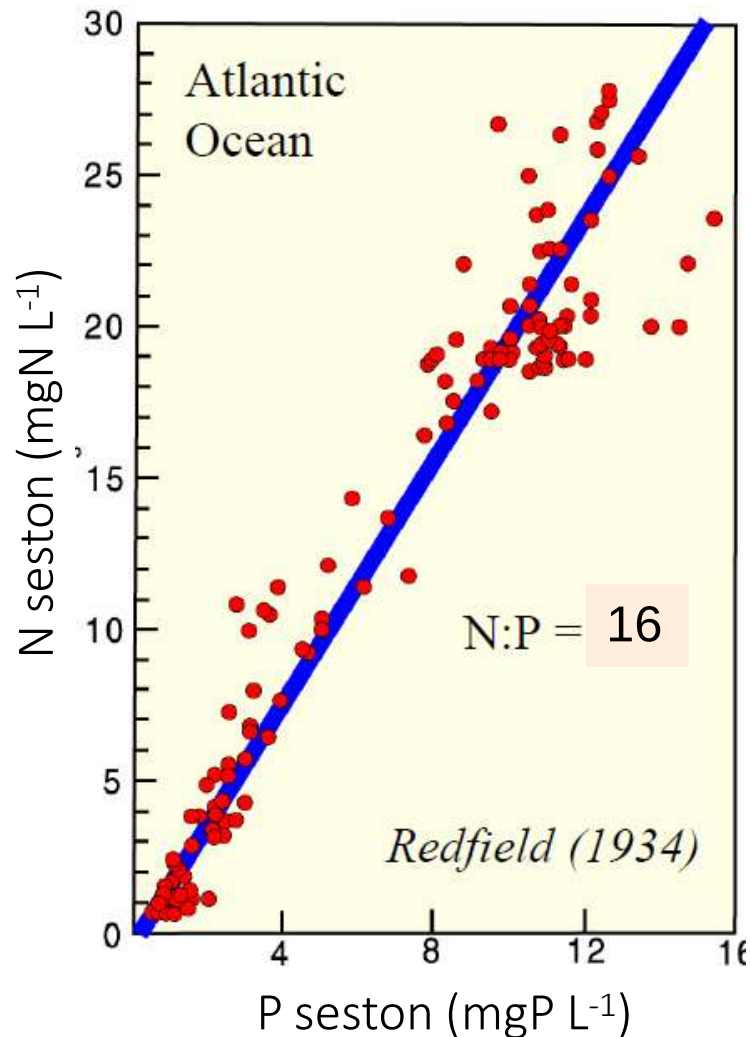
- Exclusion compétitive
- Coexistence dépend du # de ressources et des capacités d'acquisition des espèces
- Consommation de luxe impliquée dans la compétition

De Mazancourt & Schwartz 2012

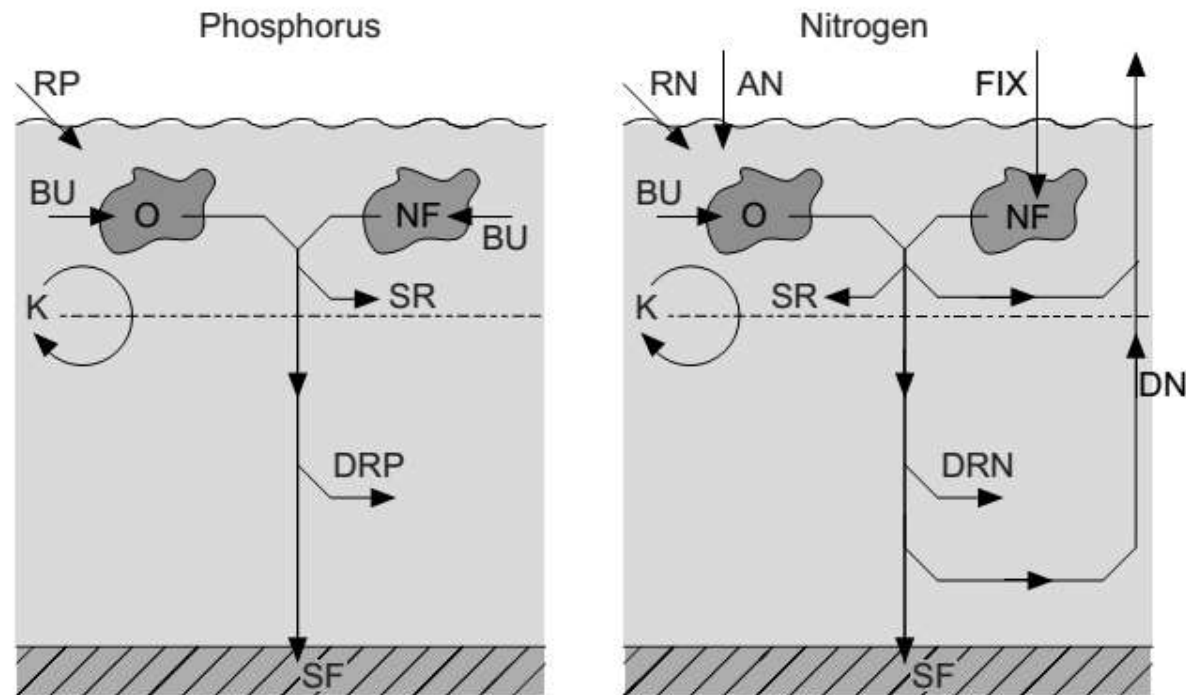
➡ Réduction de la disponibilité des nutriments par les organismes

Compétition des producteurs primaires pour les ressources

Le ratio de Redfield (1934)



Océan avec un ratio stable ~ phytoplancton moyen

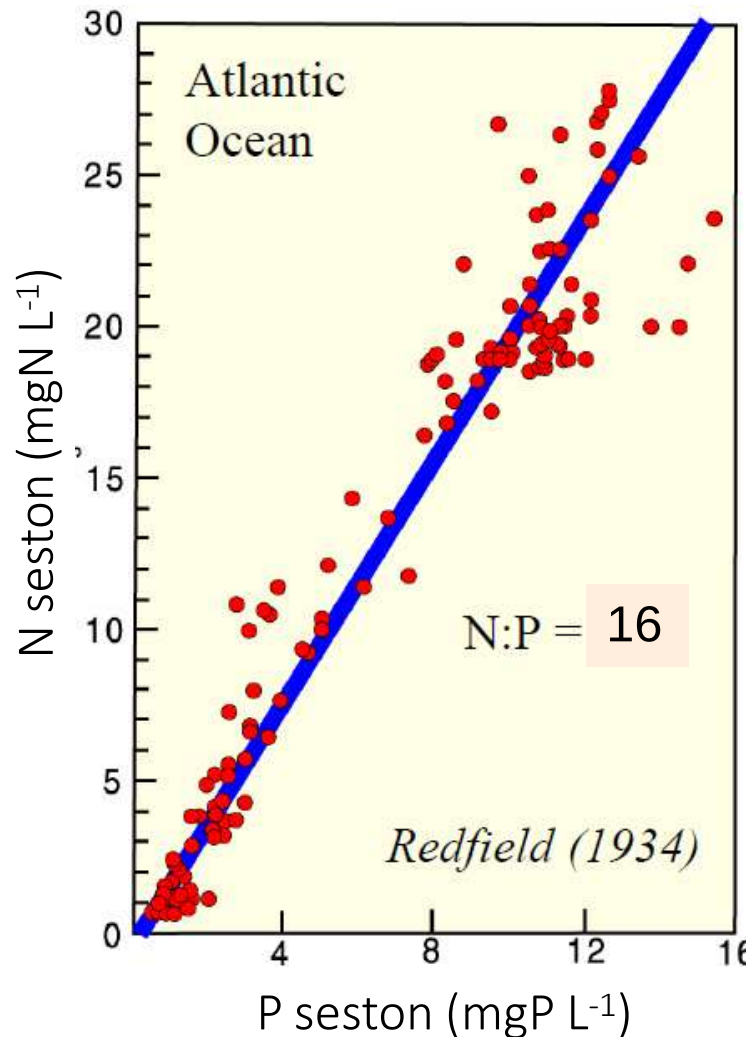


Tyrrell 1999 Nature

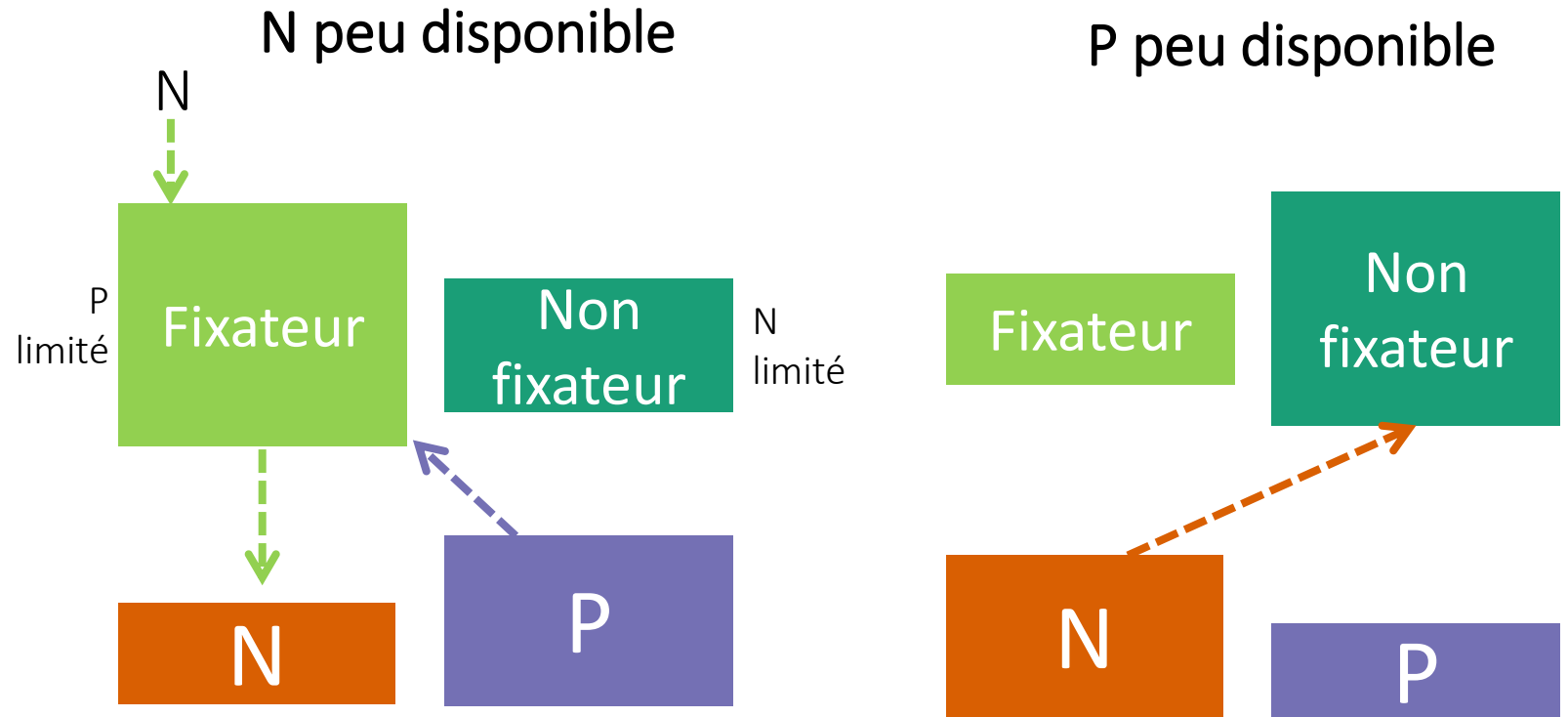
Equilibre entre les phytoplancton fixateurs (diazotrophes) et non fixateurs d'azote avec un compromis coûts / avantage pour les fixateurs d'azote qui régule le taux de NO_3^- relativement au PO_4^{3-}

Compétition des producteurs primaires pour les ressources

Le ratio de Redfield (1934)



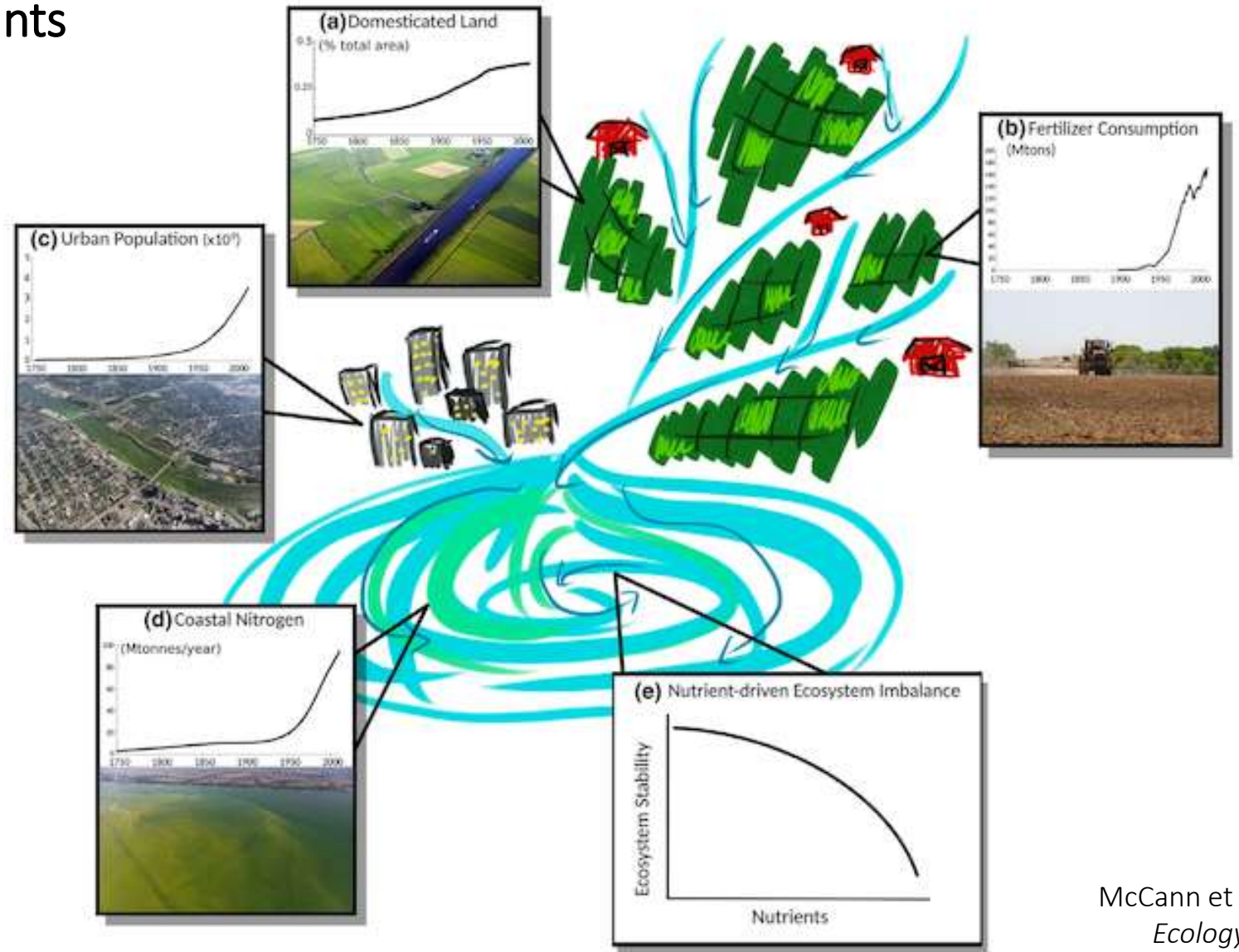
Océan avec un ratio stable ~ phytoplancton moyen



Si N peu disponible, les fixateurs sont favorisés ; les non fixateurs le sont lorsque le P est peu disponible et limite la croissance des fixateurs.
La dynamique fait converger le ratio N:P du système avec les fixateurs qui injectent du N dans le système et les non fixateurs qui le consomment.

Compétition des producteurs primaires + changements globaux

Eutrophisation des bassins versants

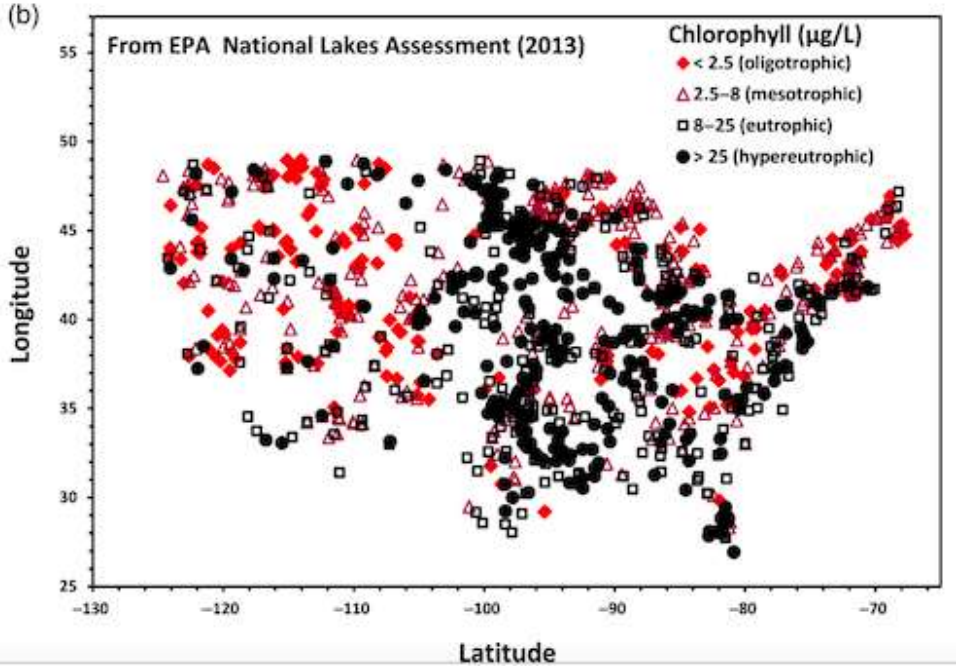


Compétition des producteurs primaires + changements globaux

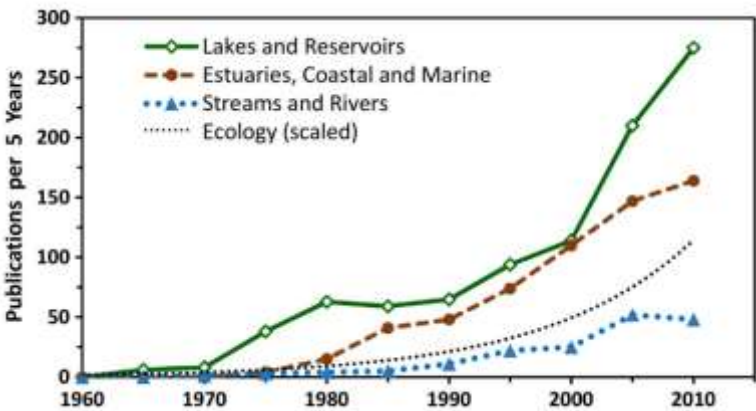
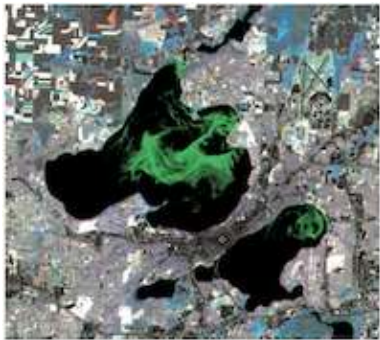
Eutrophisation des lacs



Fig. 1. Photograph of Grand Beach on the southern basin of Lake Winnipeg, August 2006. Photo by Lori Volkart.



Wurtsbaugh et al. 2019 *WIREs Water*



Eutrophisation très commune des lacs dans les bassins agricoles ou à forte densité de population

Schindler et al. 2008 *PNAS*

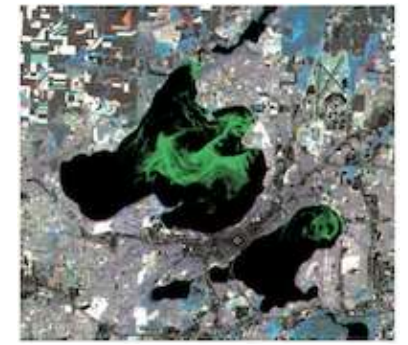
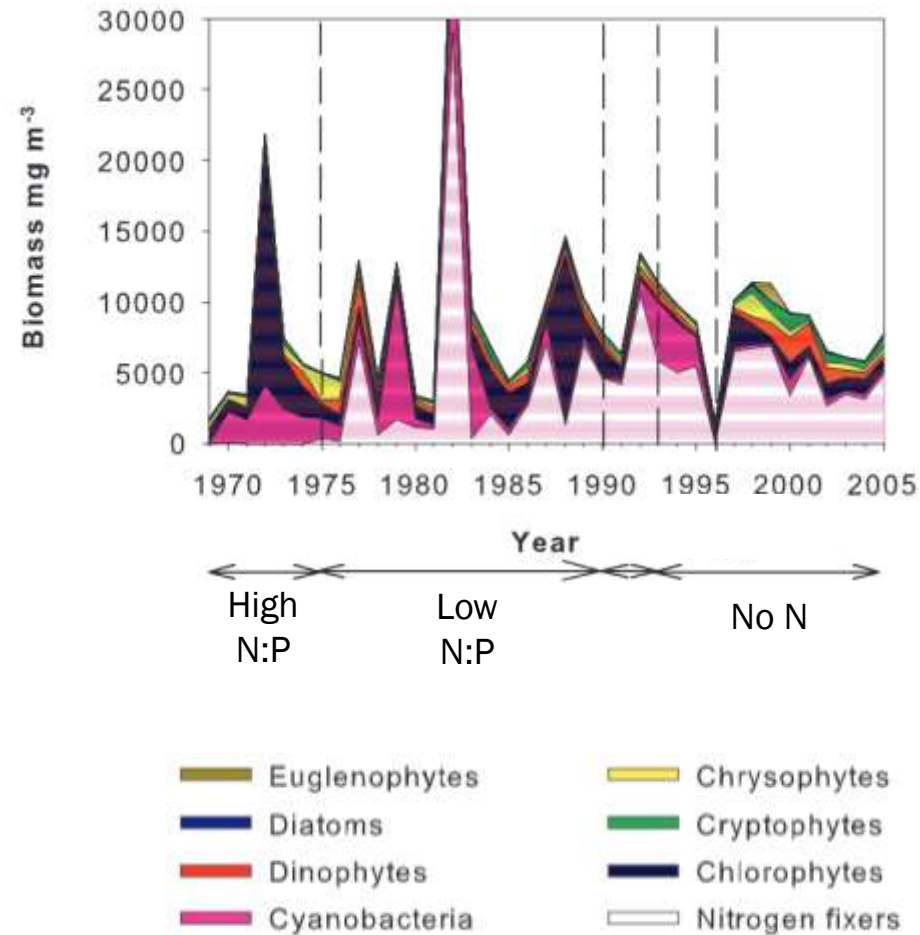
Compétition des producteurs primaires + changements globaux

Eutrophisation des lacs



Fig. 1. Photograph of Grand Beach on the southern basin of Lake Winnipeg, August 2006. Photo by Lori Volkart.

Réduire N contrôle-t-il l'eutrophisation ?

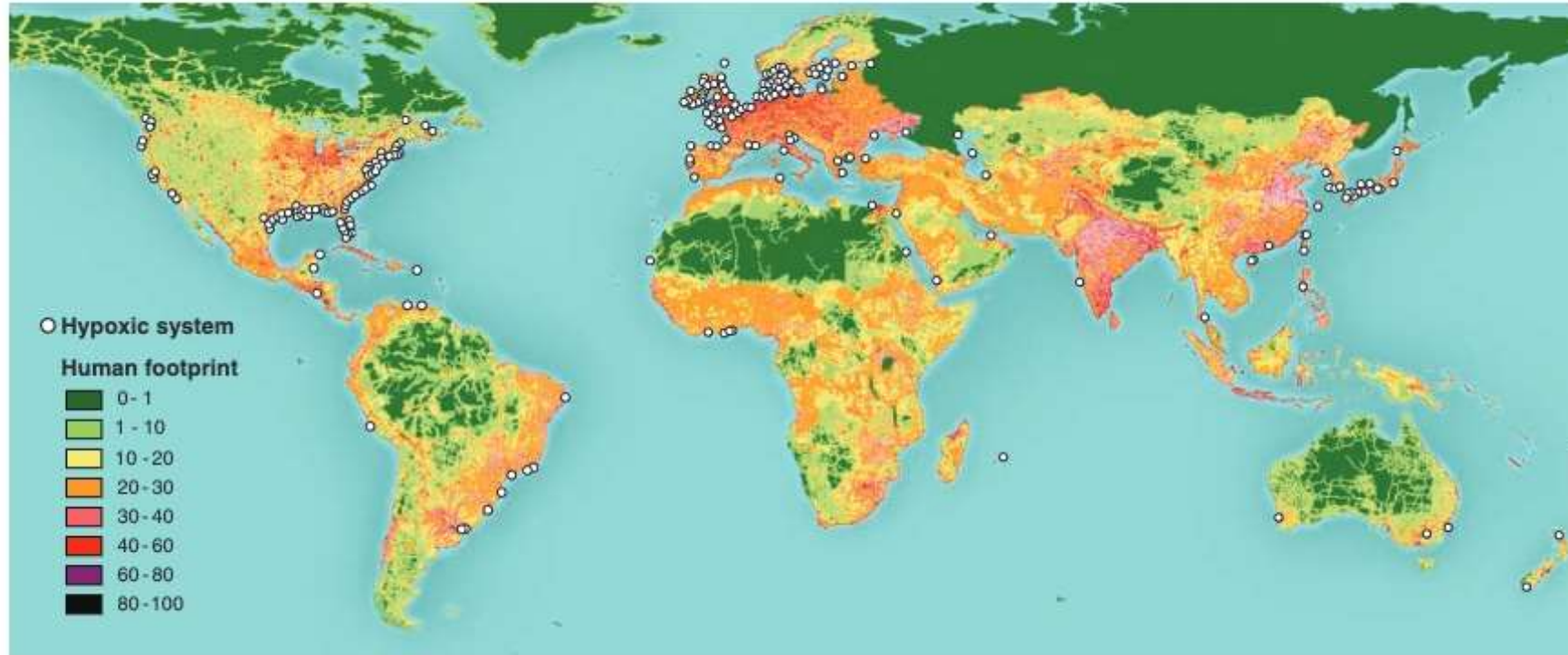


Expérience d'ajout de P

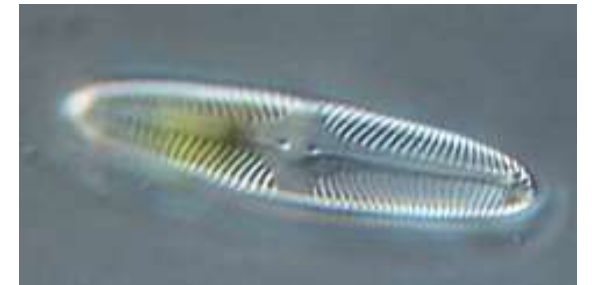
⇒ Changement de limitation en faveur des algues fixatrices de N (ex: cyanobactéries)

Compétition des producteurs primaires + changements globaux

Zones d'hypoxie dans les estuaires



Diaz & Rosenberg 2008 *Science*



Dans les eaux côtières, les problèmes d'eutrophisation peuvent résulter de l'**excès de flux de N, P, par rapport à Si** (retenu par les barrages)

Qui défavorise les diatomées en faveur d'algues non siliceuses

⇒ Déstabilisation des équilibres entre production primaire et secondaire

Billen & Garnier 2007
Marine Chemistry

Contraintes de nutrition dans les interactions trophiques

Conservation de la matière

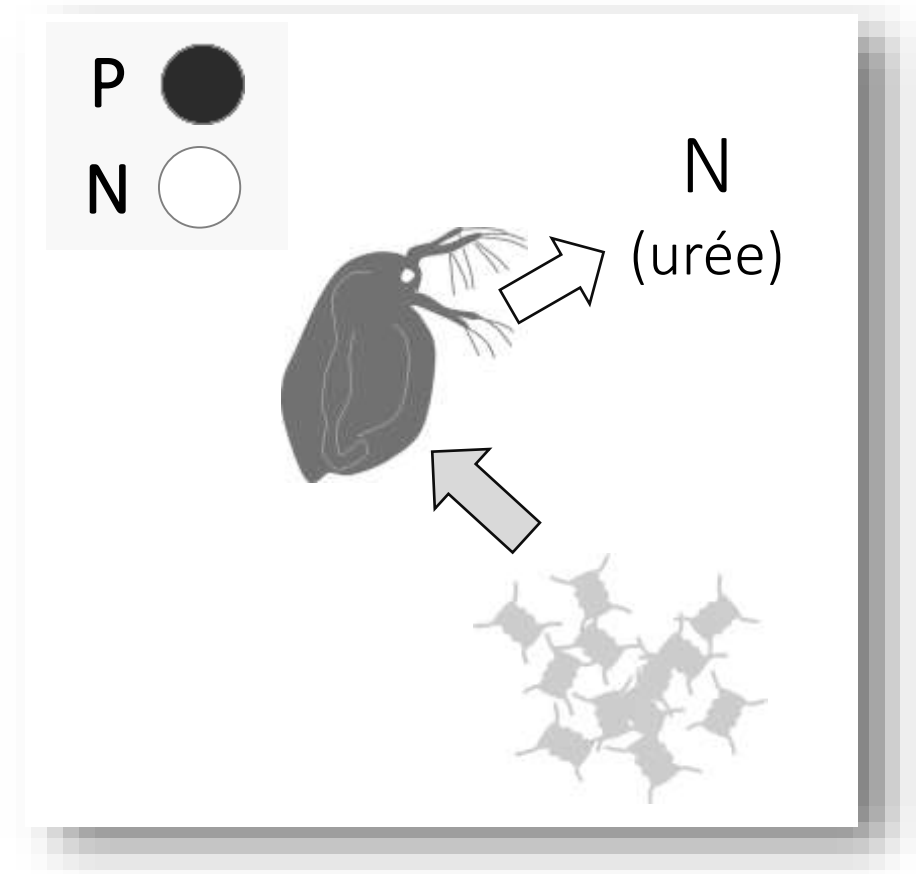
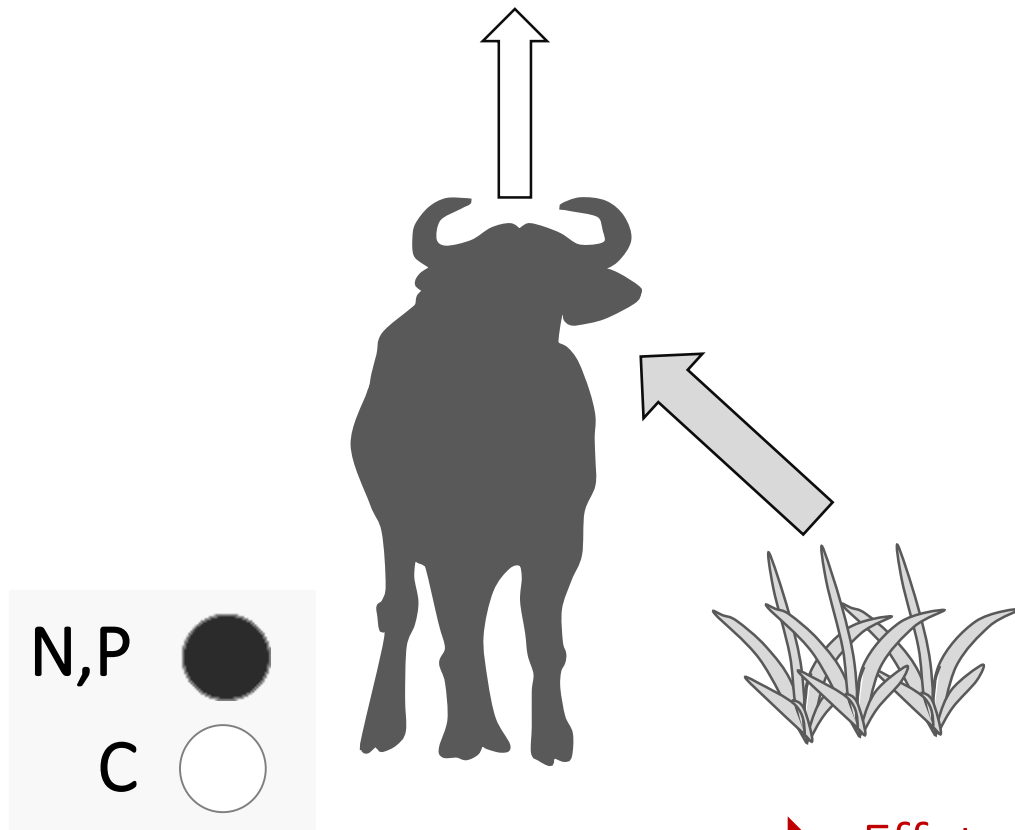
$X + \text{consommateur} + \text{ressource}$



$a . \text{consommateur} + Y$

Excrétion de l'excès de carbone

Fecès C, Méthane CH_4



➡ Effets sur les stratégies écologiques et le recyclage

Contraintes de nutrition dans les interactions trophiques

Why does the world stay green? (TCR White 2005)

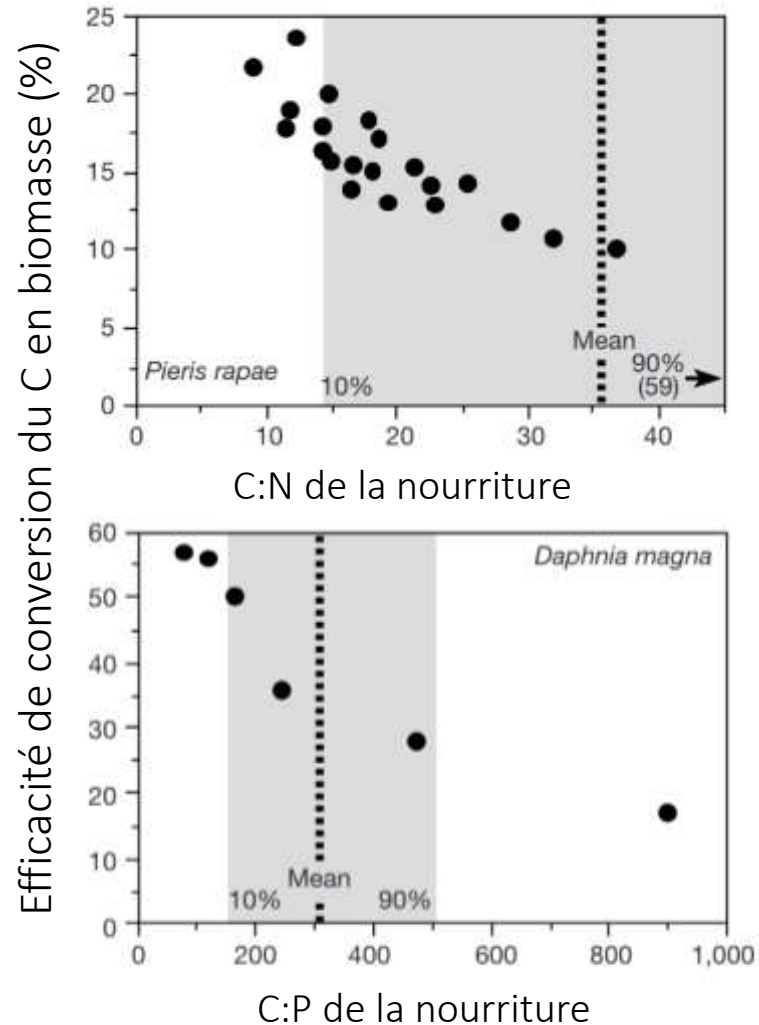
Les herbivores terrestres ne mangent que 7 à 18% de la production primaire.

- Les prédateurs régulent les herbivores
- Les plantes ont des défenses
- Les plantes sont indigestes
- Les plantes ne sont pas assez nourrissantes
(grand mismatch stœchiométrique)



Contraintes de nutrition dans les interactions trophiques

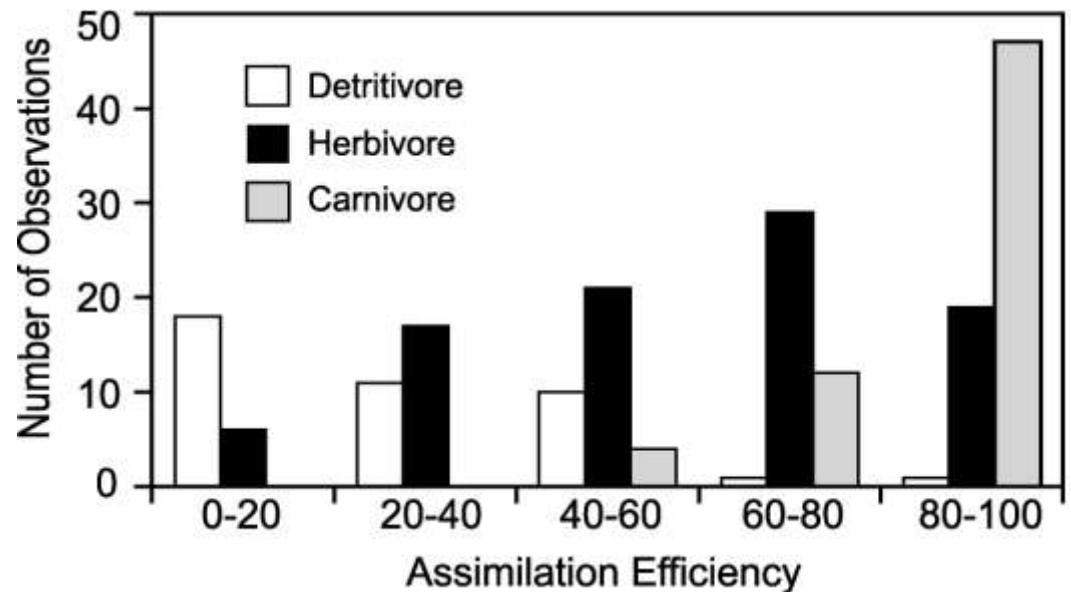
Stratégies d'acquisition des ressources des herbivores



Elser et al. 2000

Le ratio des ressources contrôle la croissance des consommateurs

Plus la ressource est proche de la stœchiométrie du consommateur, plus l'efficacité d'assimilation est grande



Valiela (1984)

Contraintes de nutrition dans les interactions trophiques

Stratégies d'acquisition des ressources des herbivores (TCR White 2005)

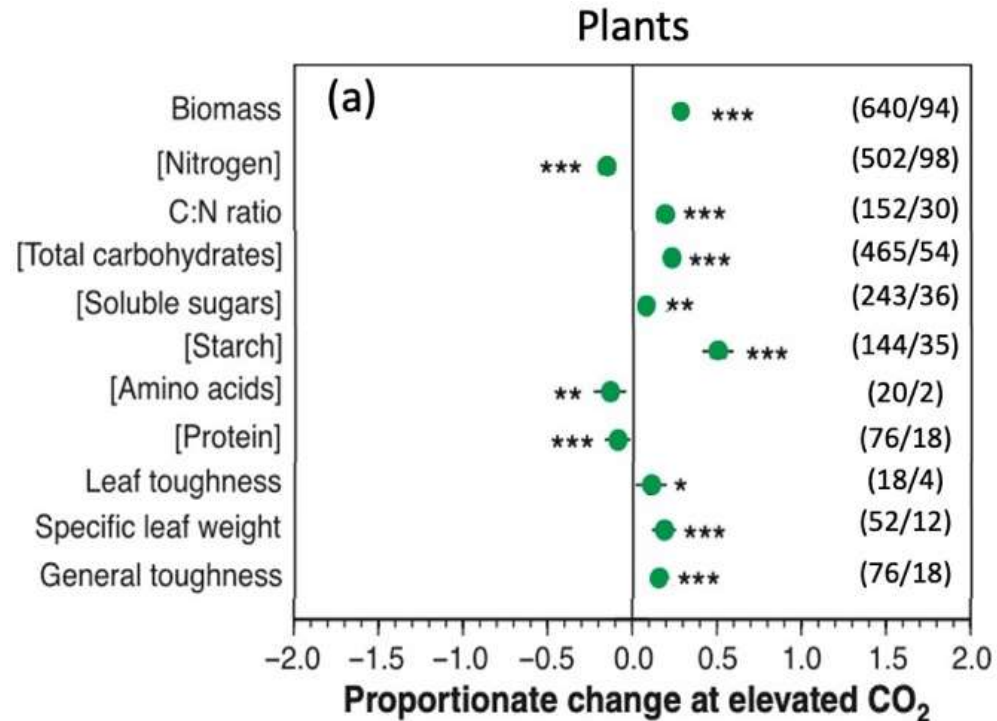
Ressource pauvre en N et souvent indigeste en milieu terrestre
=> grande force de sélection



- **Choisir les parties les plus nourrissantes** et se synchroniser (jeunes pousses ou graines immatures): koala, pucerons, granivores
- **Favoriser la repousse** et se fixer à un endroit: tortues, girafe, insectes à gales
- **Manger plus** vite ou plus longtemps et rejeter ce qui n'est pas immédiatement assimilable: chenilles, pandas
- **Symbiose avec des microbes** pour extraire les nutriments (cellulase) et synthétiser les acides aminés + digestion des microbes: ruminants, coprophages, termites, détritivores
- **Supplément carnivore**
- **Concentrer la ressource pour certains individus** assurant la reproduction

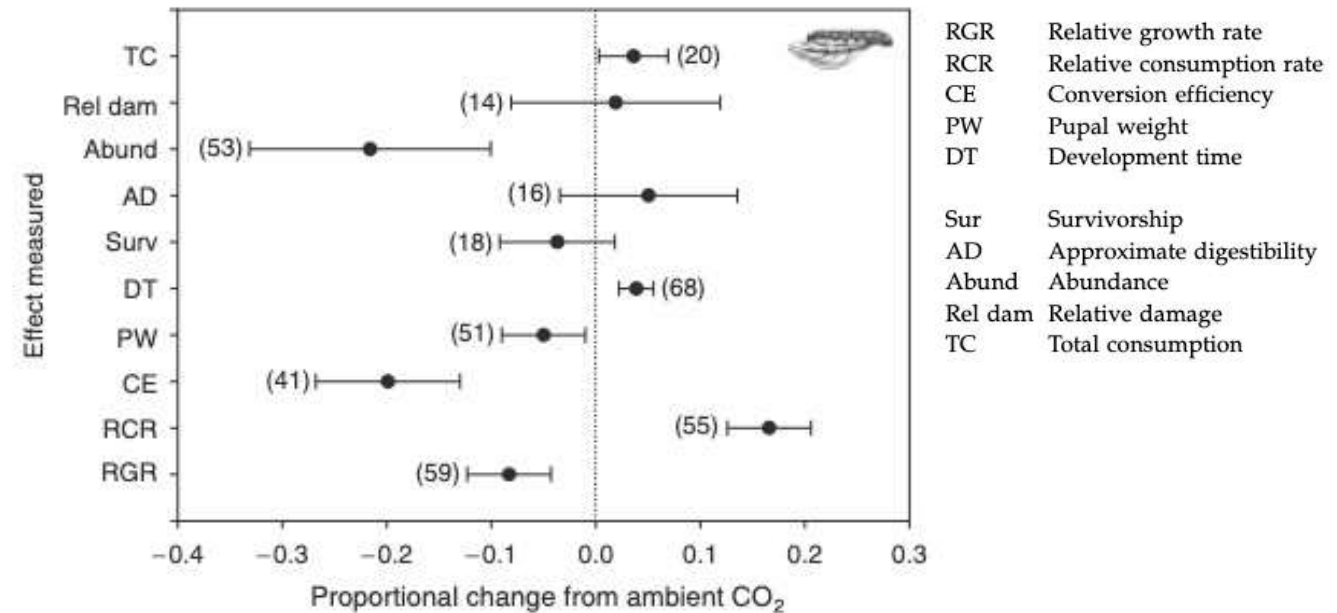
Contraintes de nutrition dans le cadre des changements globaux

Accroissement du CO₂ dilue les nutriments



(Robinson et al. 2012 *The New Phytologist*)

Insectes mineurs de feuilles de chênes



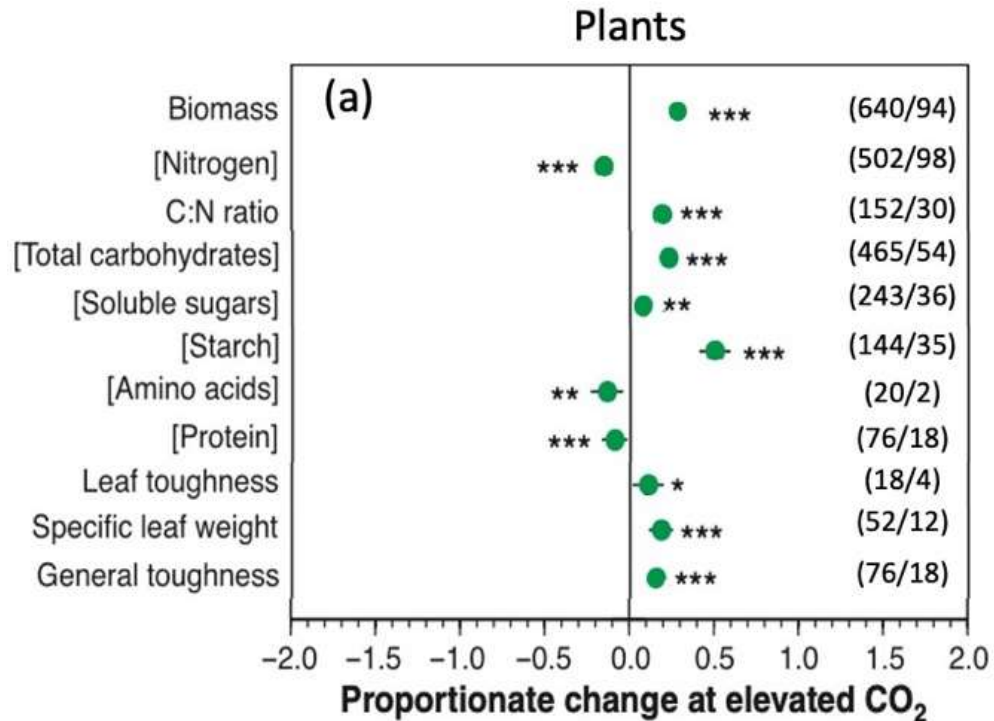
(Stiling & Cornelisen 2007 GCB)

Dilution des éléments dans les plantes

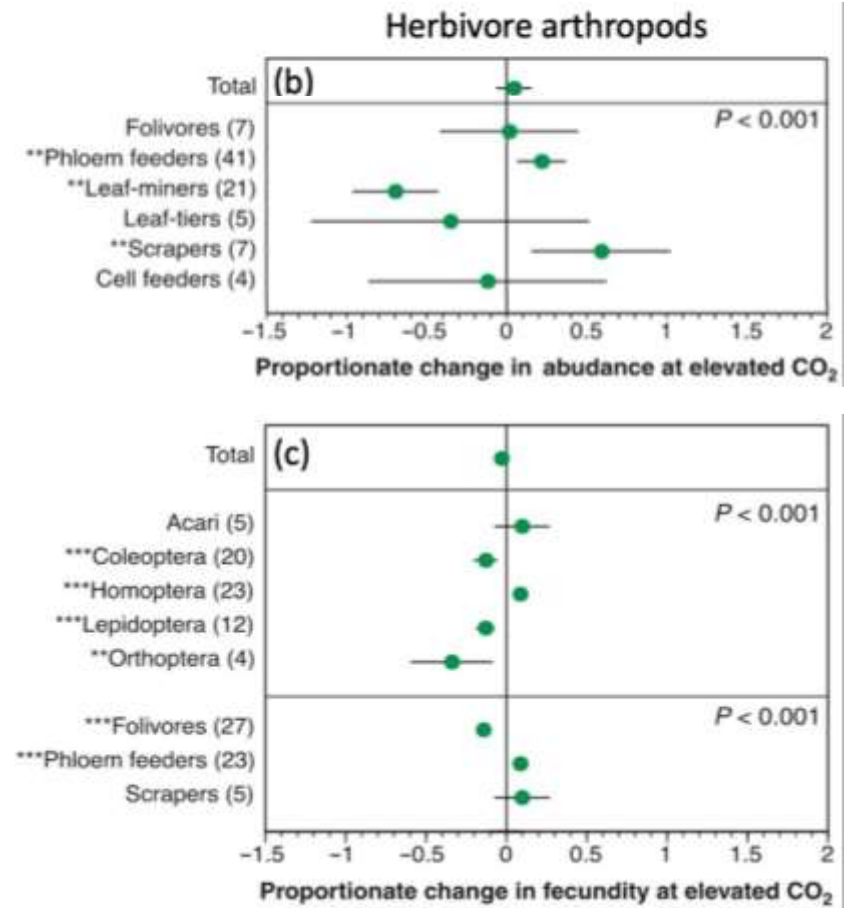
Diminution des ressources pour les herbivores => ils dépensent plus d'énergie

Contraintes de nutrition dans le cadre des changements globaux

Accroissement du CO₂ dilue les nutriments



(Robinson et al. 2012 *The New Phytologist*)



(Robinson et al. 2012 *The New Phytologist*)

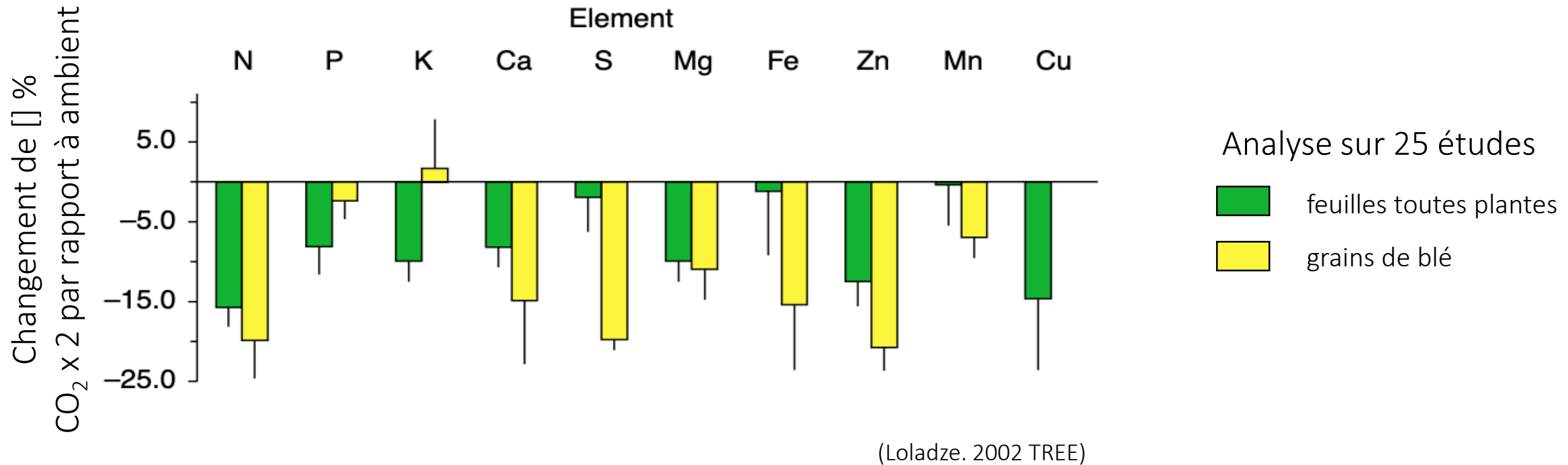
Dilution des éléments dans les plantes

Diminution des ressources pour les herbivores => ils dépensent plus d'énergie

Certains s'en sortent mieux que d'autres en fonction de leur régime alimentaire => communautés changent

Contraintes de nutrition dans le cadre des changements globaux

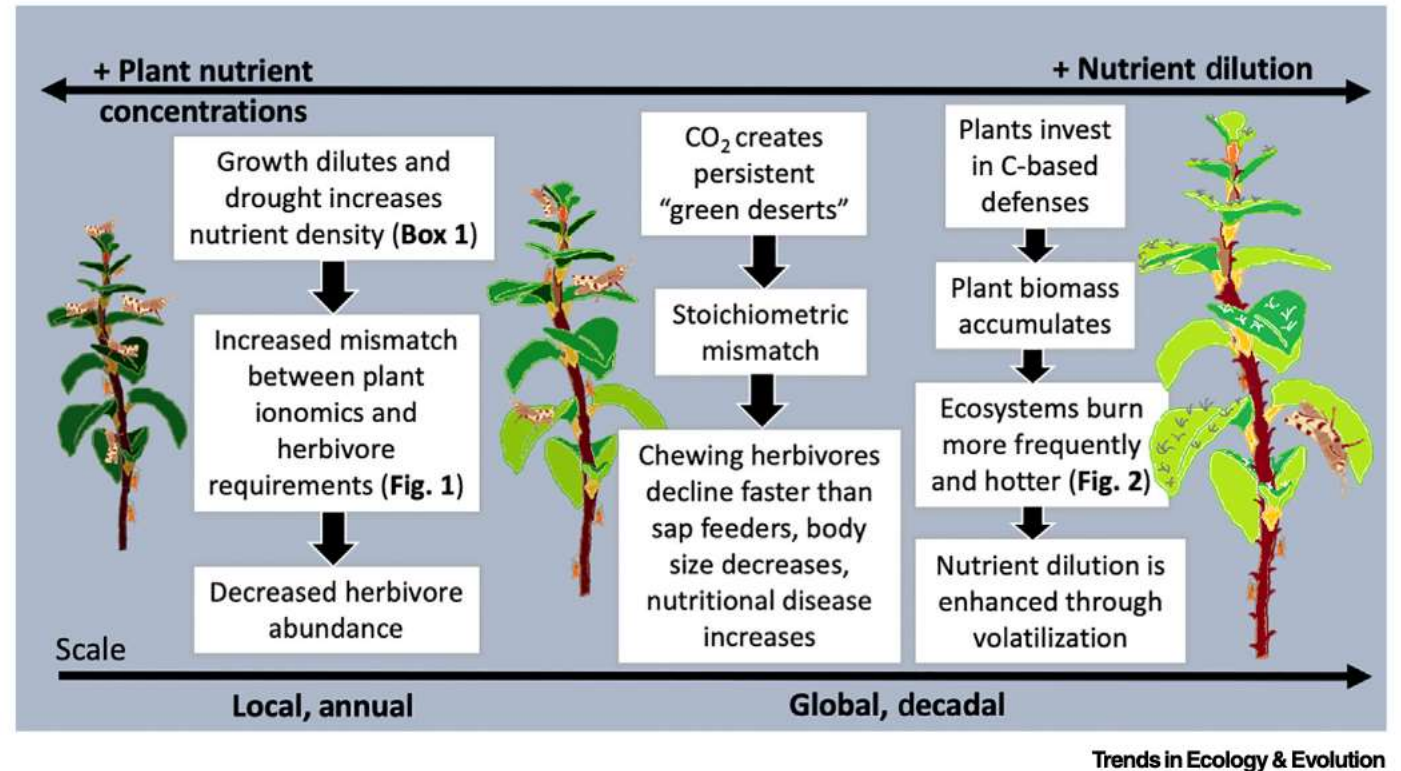
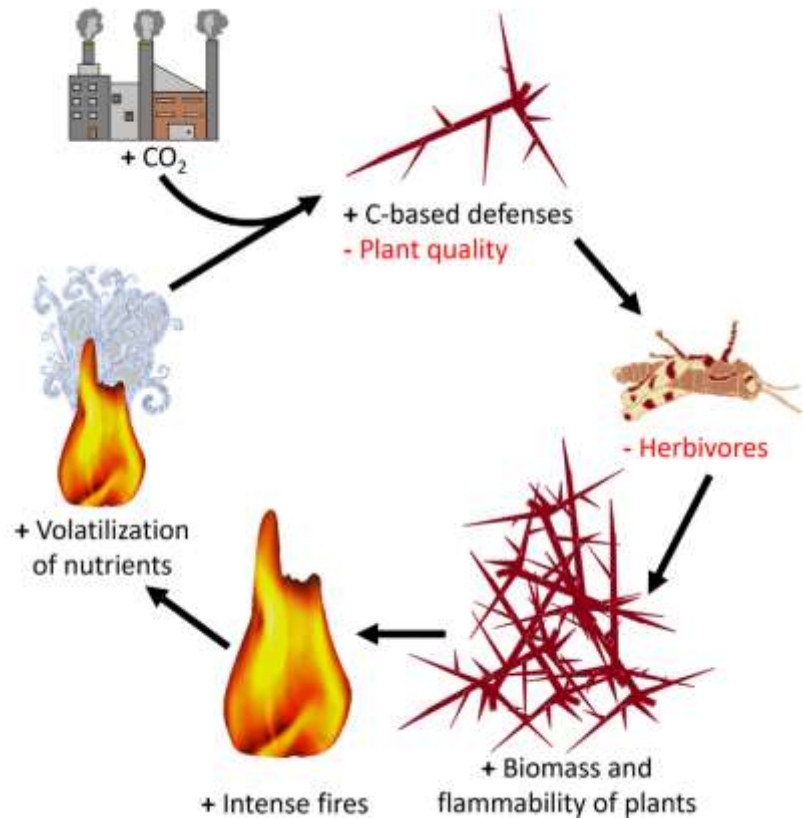
Accroissement du CO₂ dilue les nutriments



C'est le cas aussi pour les végétaux mangés par les humains

Contraintes de nutrition dans le cadre des changements globaux

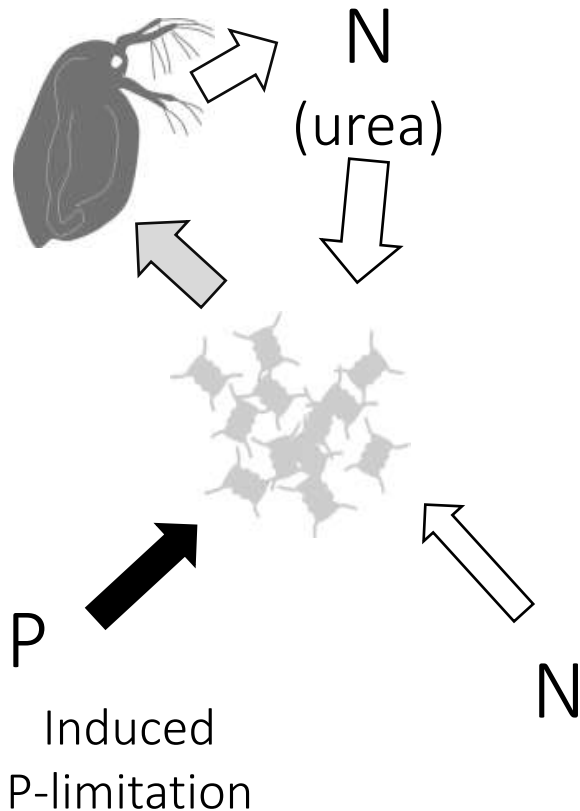
Accroissement du CO_2 dilue les nutriments dans les plantes C3



=> Effets écosystémiques: accroissement du régime de feu

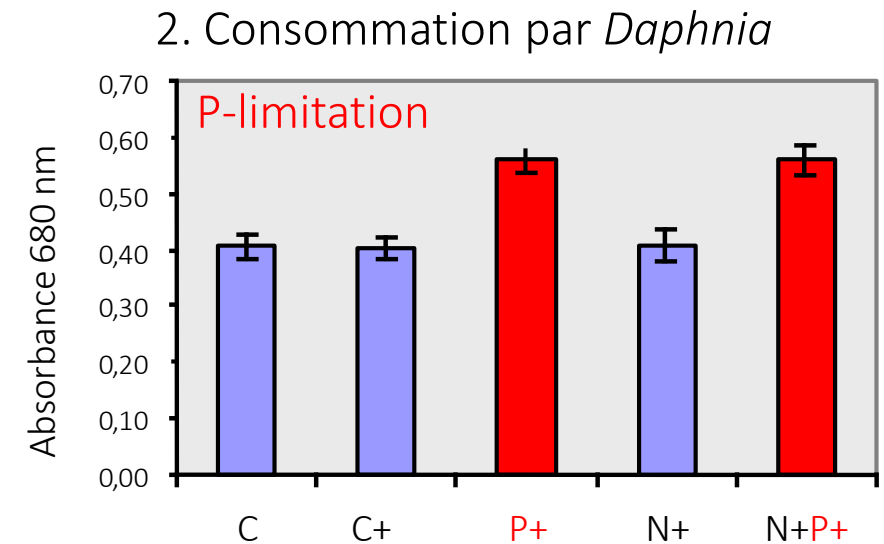
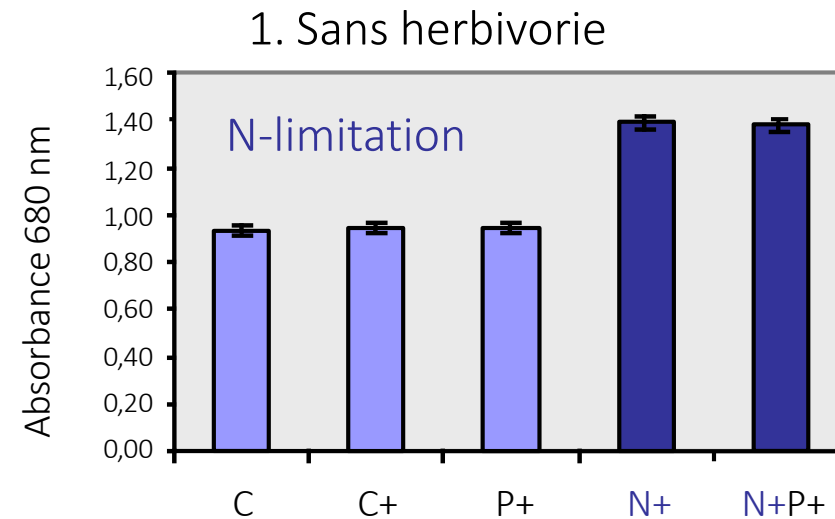
Interactions indirectes via le recyclage des nutriments

Compétition entre proies et prédateurs



Effet de la stœchiométrie de la proie sur le prédateur

Une rétroaction sur la proie existe via le recyclage

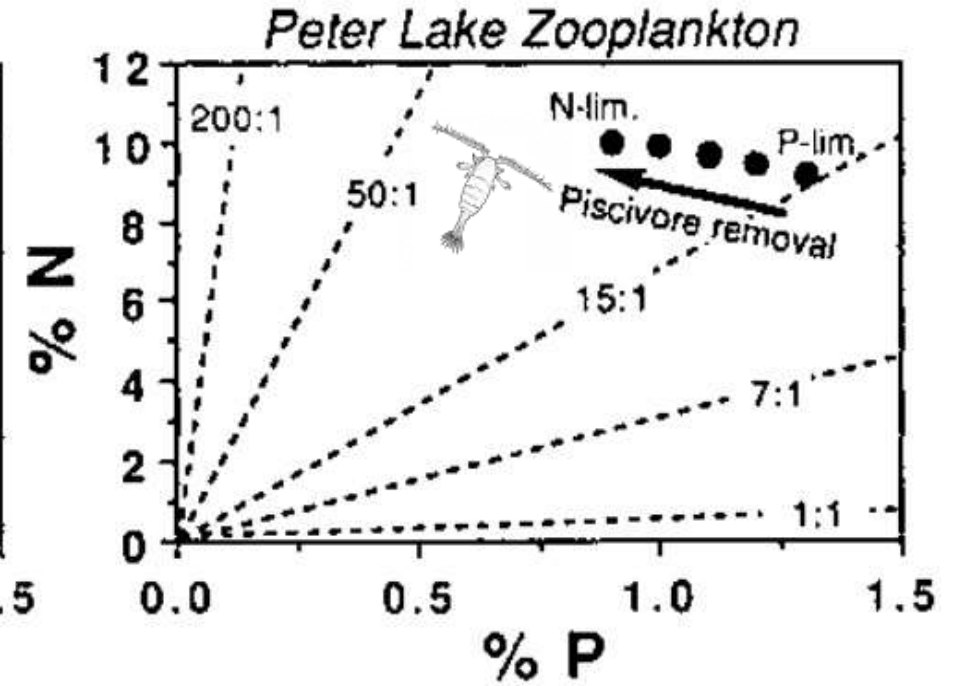
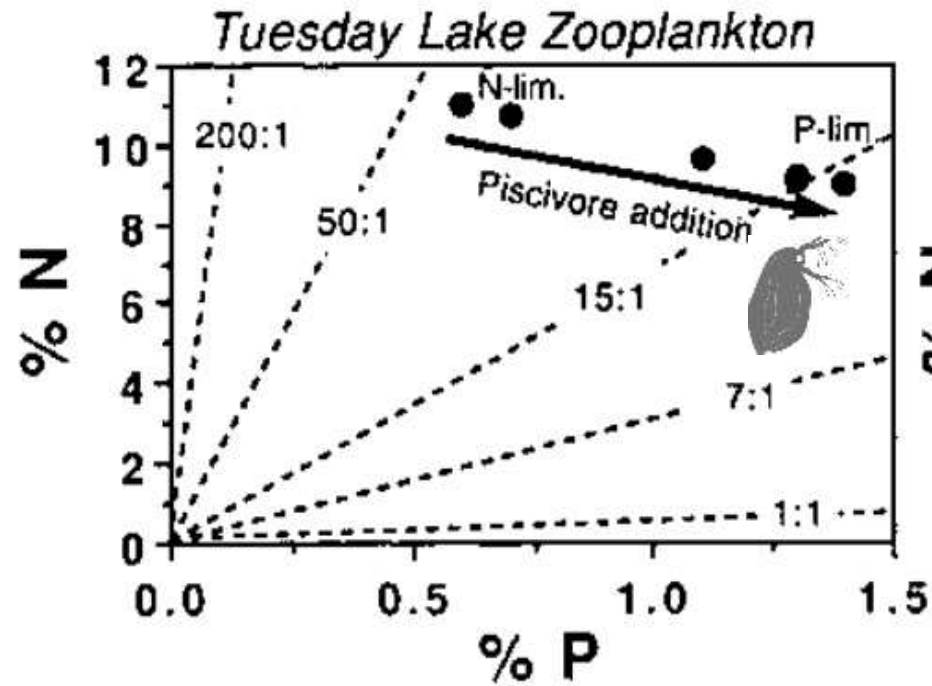
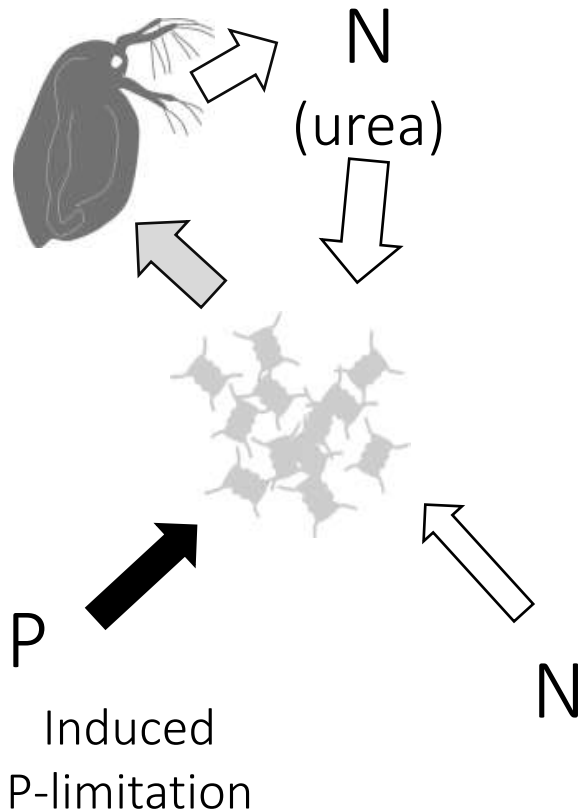


données expérimentales non publiées de Gérard Lacroix

=> Compétition pour P entre la proie et son prédateur

Interactions indirectes via le recyclage des nutriments

Compétition entre proies et prédateurs



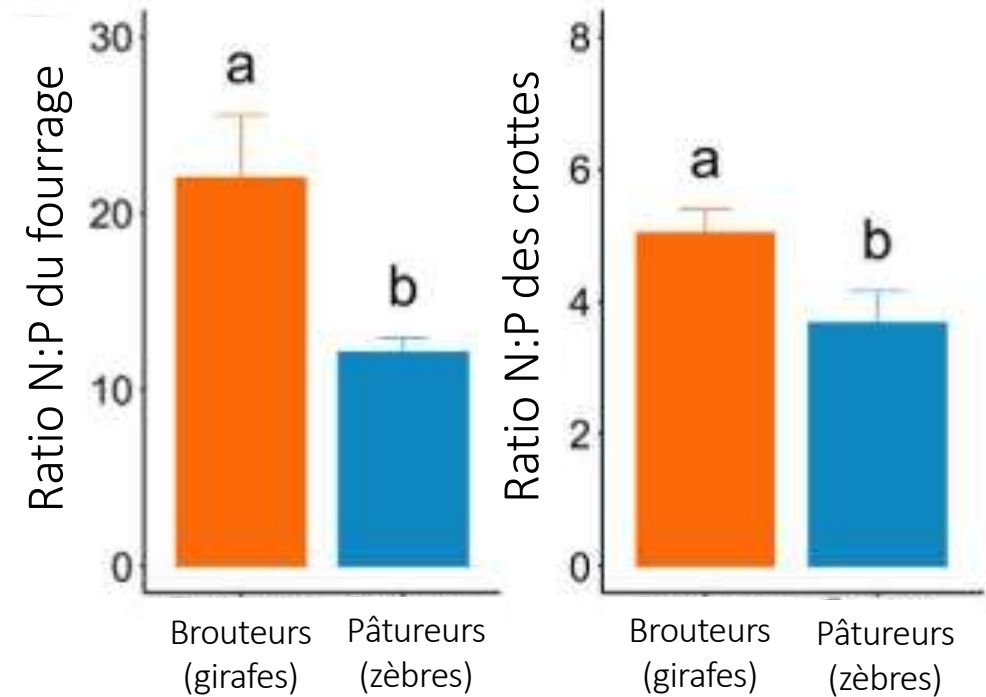
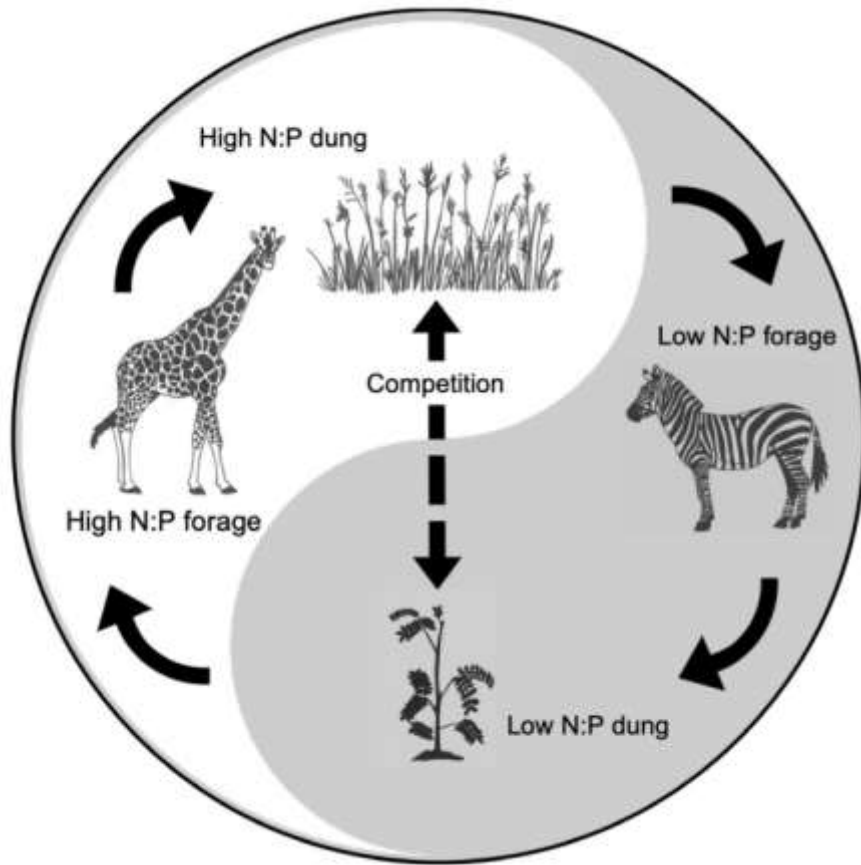
Elser et al. 1988, 1996

Manipulation de piscivores qui mangent les vairons qui mangent les daphnies

➡ La structure des communautés influe sur les limitations

Interactions indirectes via le recyclage des nutriments

Facilitation entre herbivores médiés par la stœchiométrie



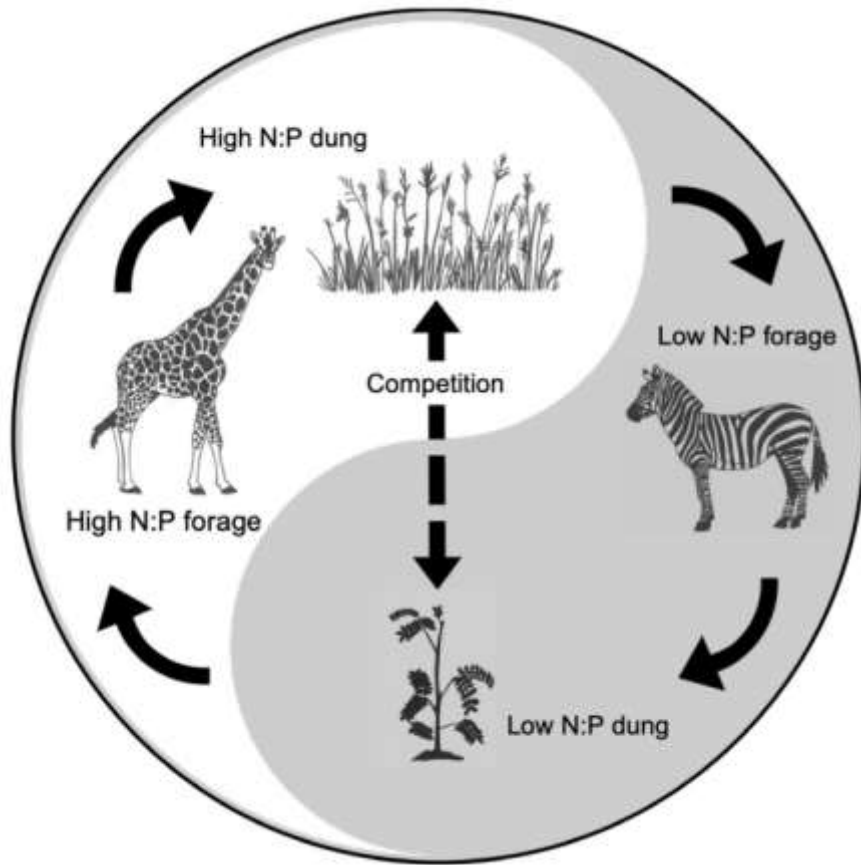
Sitters and Olde Venterik 2021 Journal of Ecology

Pâtureurs => herbes (faible N:P) => crottes à + faible N:P

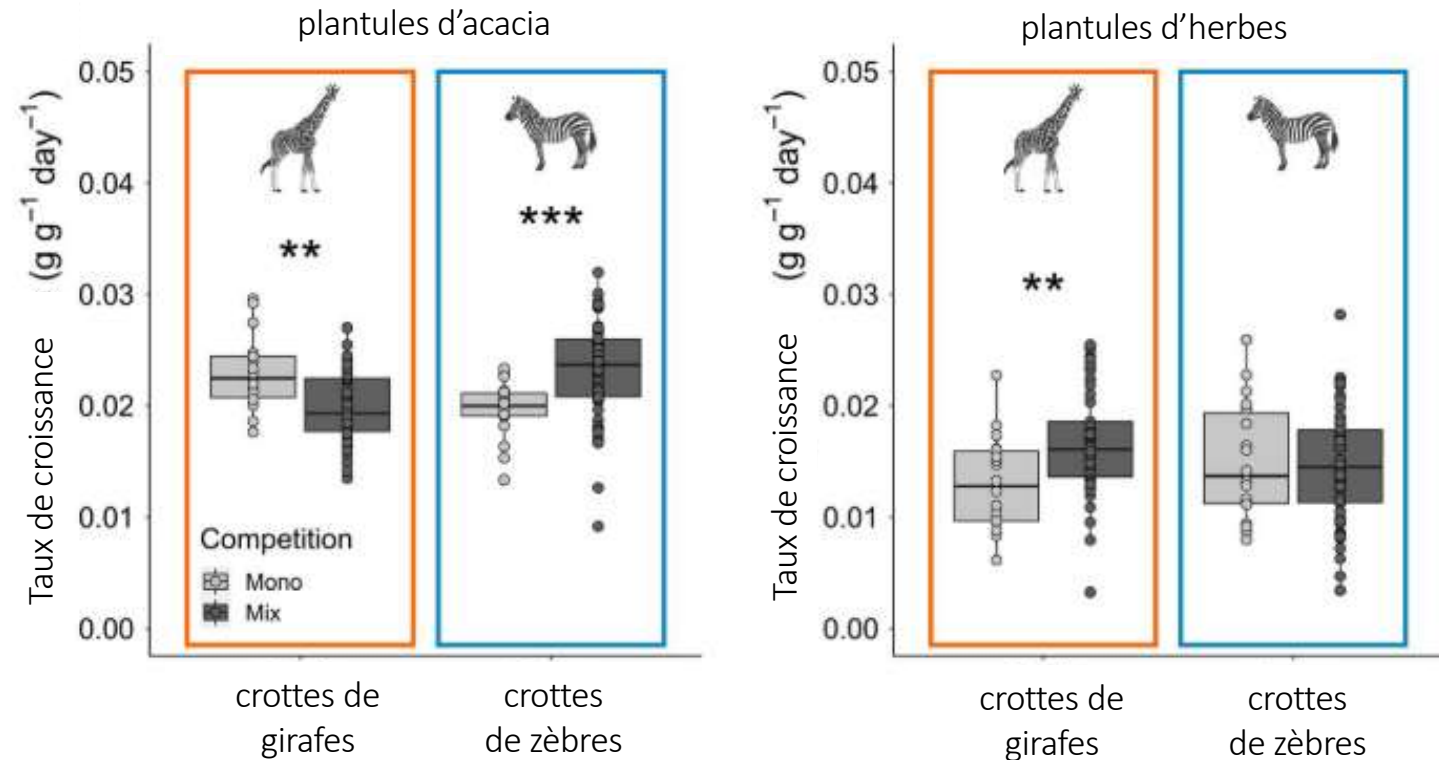
Brouteurs => feuilles d'acacia (fixateurs d'azote) => crottes à fort N:P

Interactions indirectes via le recyclage des nutriments

Facilitation entre herbivores médiés par la stœchiométrie



Sitters and Olde Venterik 2021 Journal of Ecology



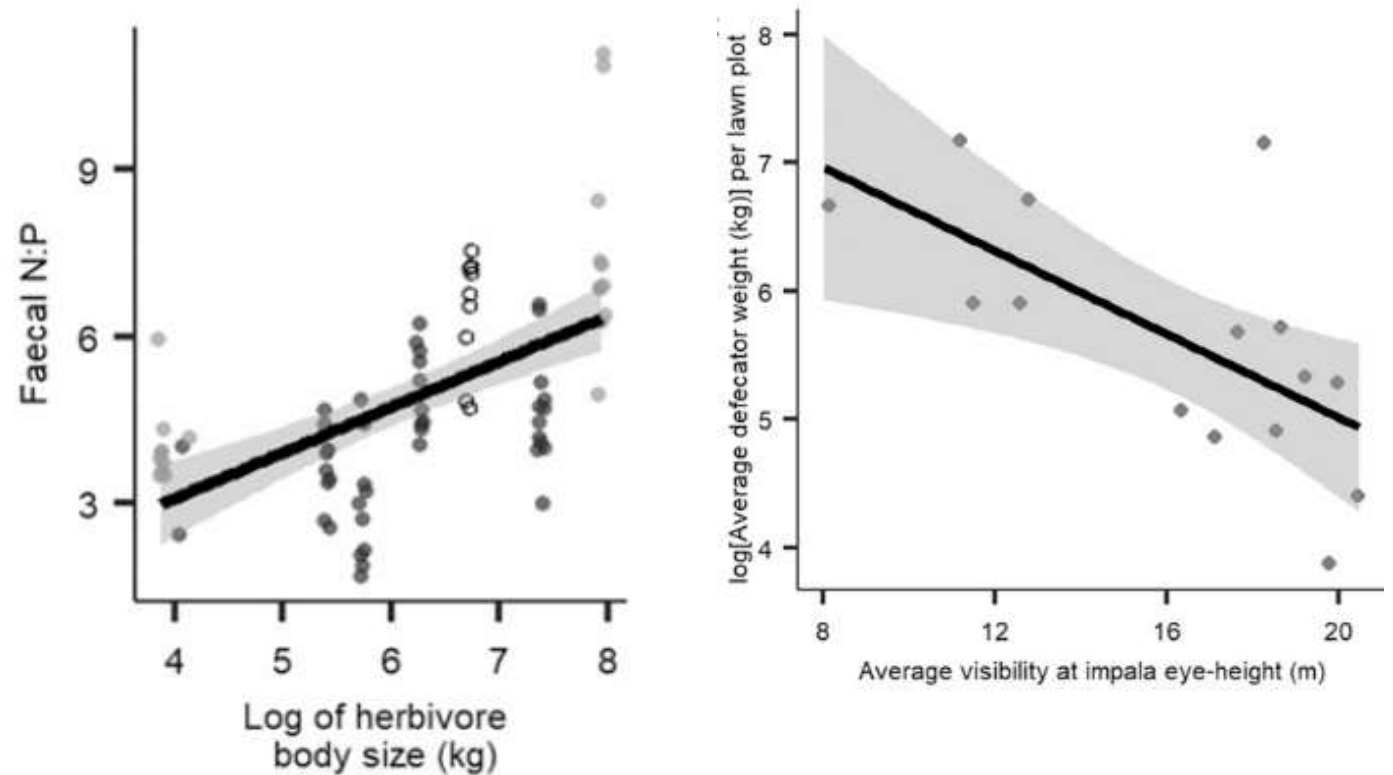
Les crottes de zèbre favorisent la compétitivité des arbres fixateurs d'N
Les crottes de girafe favorisent la compétitivité de l'herbe en mixture

Le recyclage par les herbivores est proposé comme mécanisme concourant à la stabilité des savanes en renforçant la compétition entre plantes

Effets comportementaux sur la redistribution spatiale des nutriments

Trade-off nutrition - vigilance

Fortin et al. 2004 Oikos, 2005 Ecology



Les milieux plus fermés reçoivent moins de fécal P
(plus grands herbivores)

Leroux et al. 2020 PNAS



Les interactions modifient la distribution spatiale des nutriments

A retenir

- **Limitation** des producteurs primaires par les nutriments essentiels et au cœur de la compétition entre plantes et des symbioses avec les microorganismes.
- Les **mismatches stœchiométriques** entre producteurs et herbivores peuvent contrôler l'herbivorie dans les systèmes terrestres et donnent lieu à différentes stratégies écologiques d'adaptation.
- **Recyclage** (principe de conservation de la matière): Les consommateurs rétroagissent sur les producteurs via leur excrétion => effets de compétition ou de facilitation indirectes

Comment les flux de ressources terrestres affectent-ils la stœchiométrie des lacs ?

Un modèle C,N,P phytoplancton - décomposeurs



Benoît Pichon
Pichon et al. bioRxiv



Tanguy Daufresne

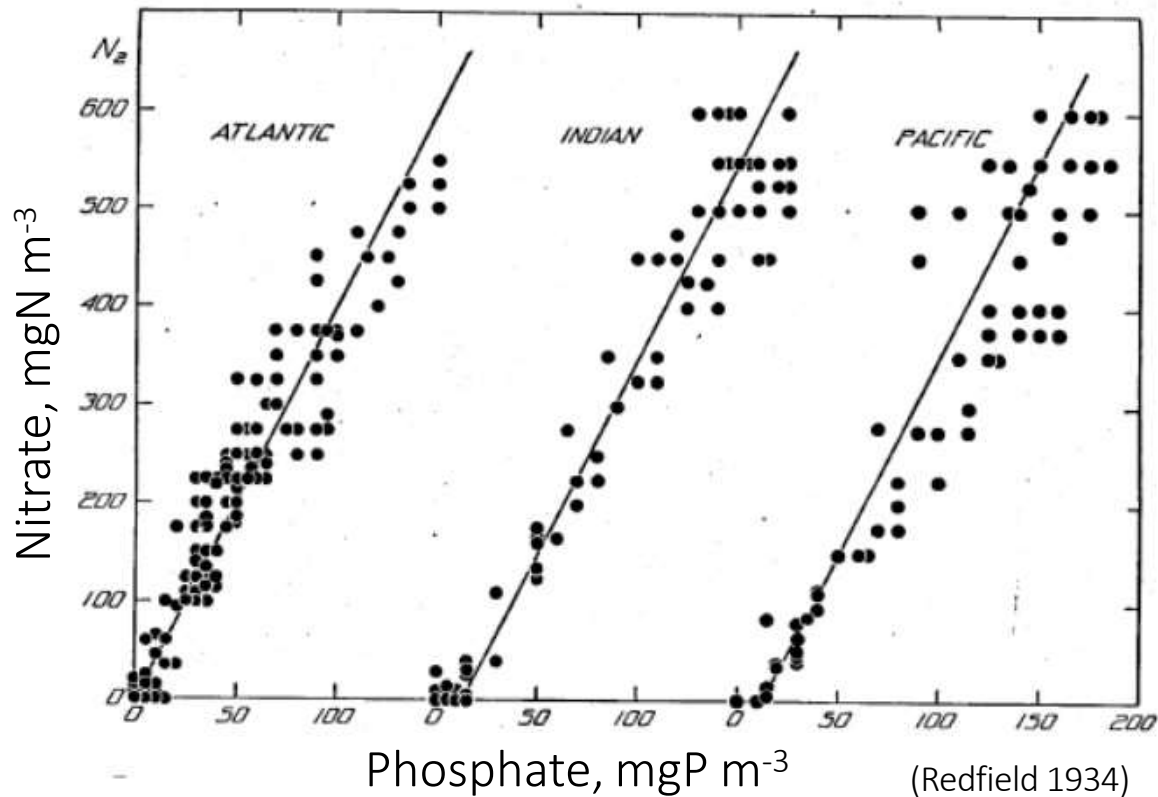


Frédéric Guichard

Comment les flux de ressources terrestres affectent-ils l'homéostasie stœchiométrique des lacs ?

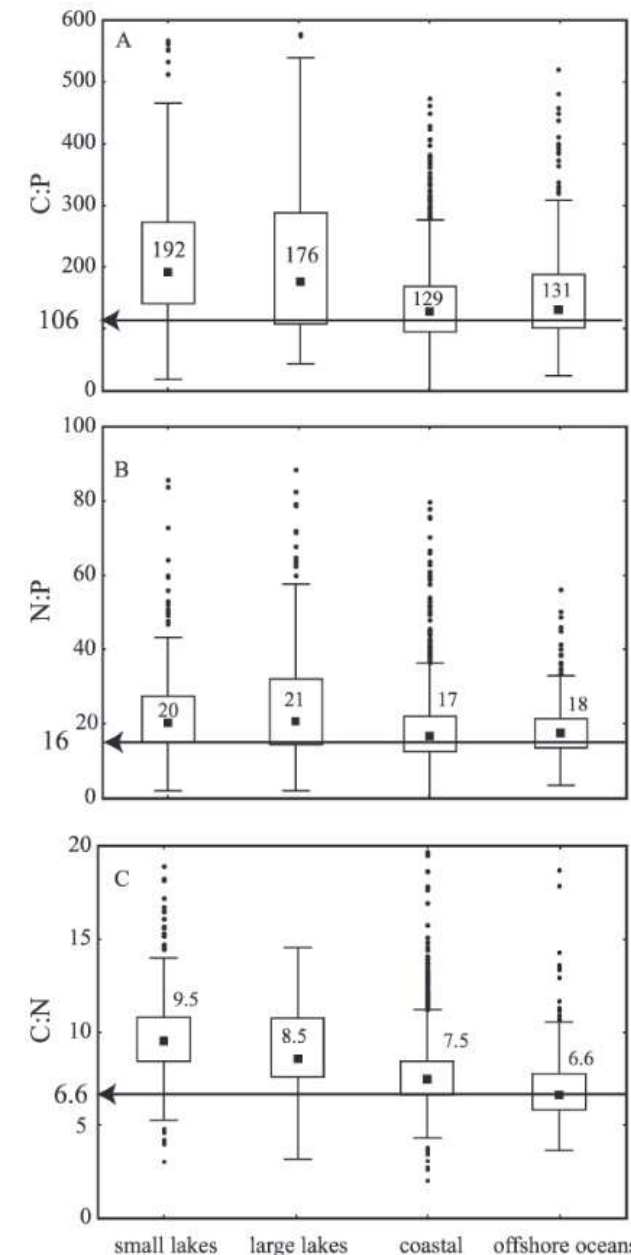
Le ratio de Redfield (eau et plancton) CNP 106:16:1

Homéostasie stœchiométrique à l'échelle de l'écosystème



Redfield 1934, 1954;
Flemming 1940

Les lacs dévient du ratio de Redfield



Sterner et al. 2008
Limnology and
Oceanography

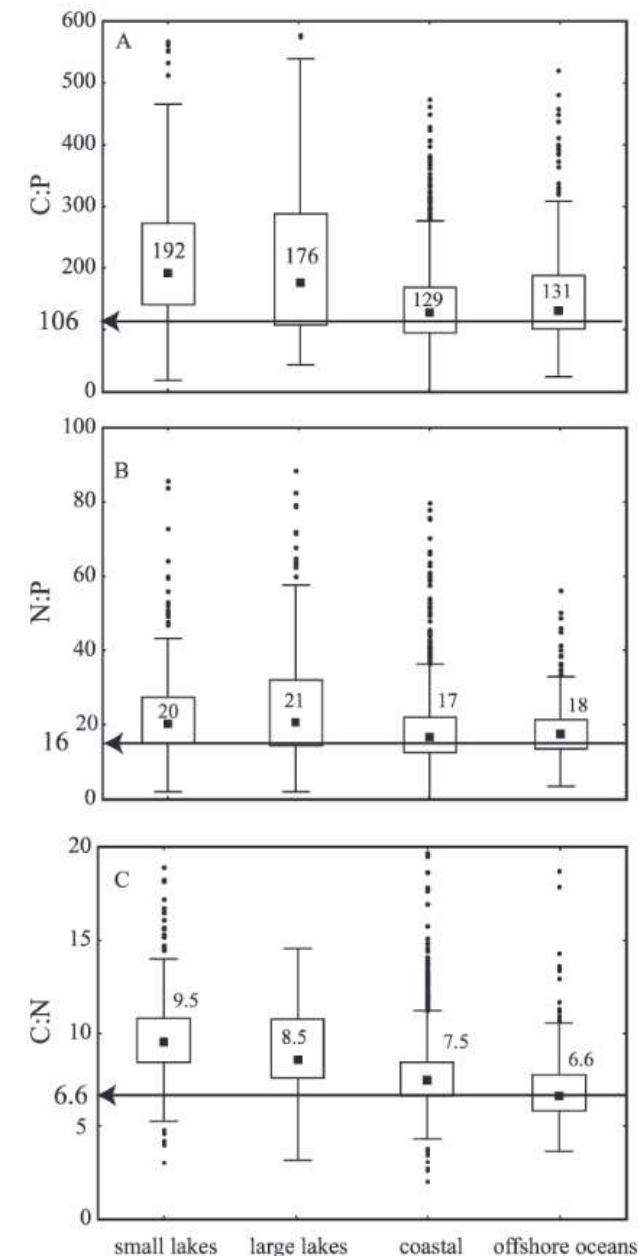
Comment les flux de ressources terrestres affectent-ils l'homéostasie stœchiométrique des lacs ?

Hypothèses

- les flux de ressources terrestres riches en C influencent la dynamique plancton – bactéries
- L'effet dépendra de la stœchiométrie des flux (forêt C+, agri N+ ou P+)



Les lacs dévient du ratio de Redfield



Sterner et al. 2008
Limnology and
Oceanography

Comment les flux de ressources terrestres affectent-ils l'homéostasie stœchiométrique des lacs ?

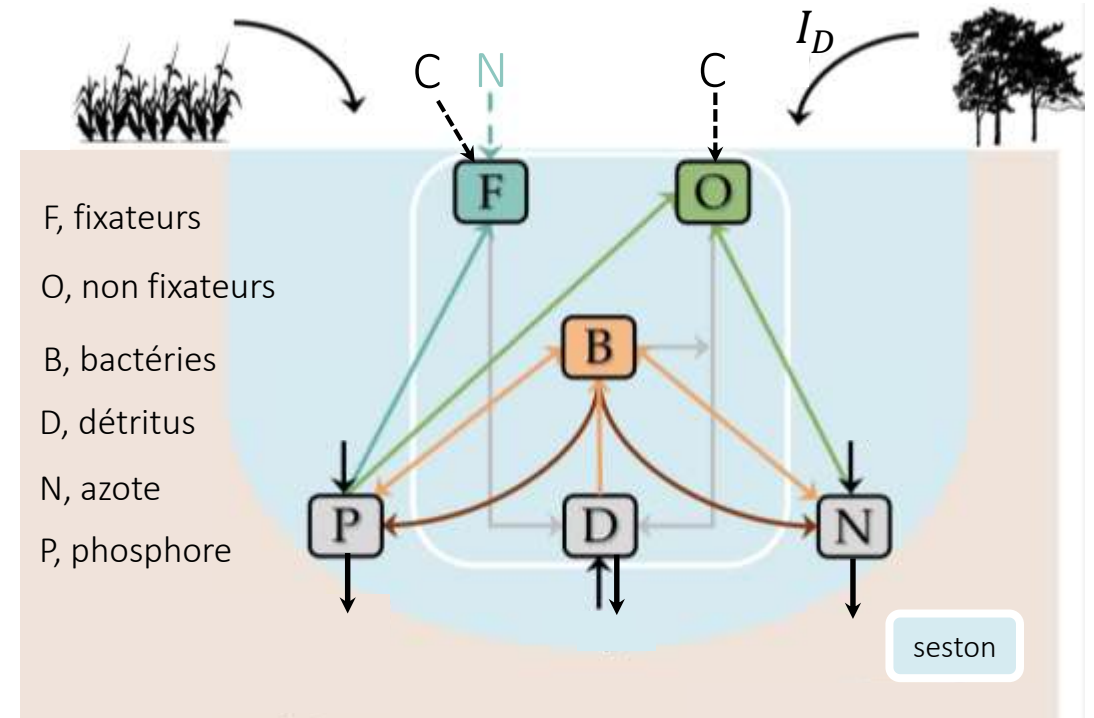
Hypothèses

- les flux de ressources terrestres riches en C influencent la dynamique plancton – bactéries
- L'effet dépendra de la stœchiométrie des flux (forêt C+, agri N+ ou P+)

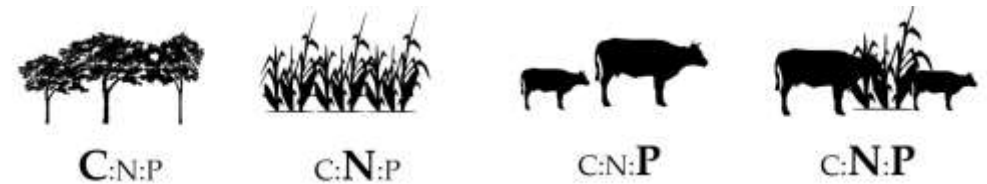


Simulations

- Variation de l'amplitude et la stœchiométrie de I_D
- Focus: Composition et CNP du seston, interactions indirectes et hétérotrophie du lac => homéostasie



4 scénarios



Comment les flux de ressources terrestres affectent-ils l'homéostasie stœchiométrique des lacs ?

Limitations des organismes

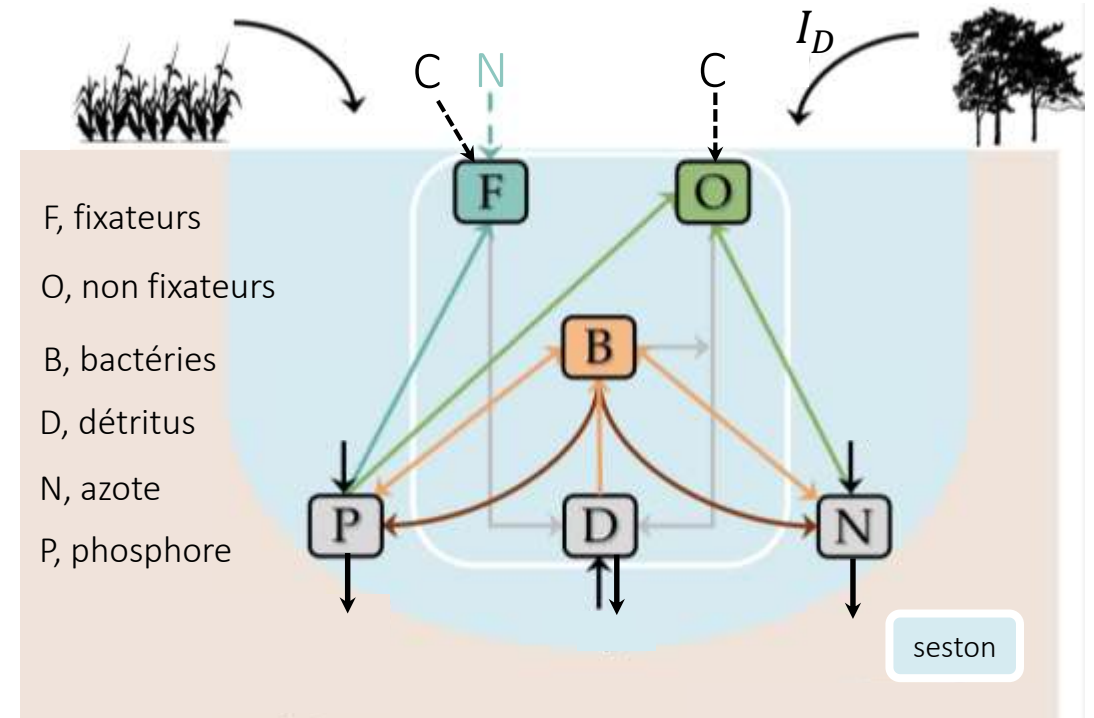
- Fixateurs F : limités par le P
- Non-fixateurs O : limités par N ou P
- Bactéries B : limitées par, C, N ou P

Homéostasie stœchiométrique : $\alpha_X = \frac{N}{C}$; $\beta_X = \frac{P}{C}$

On suit le Carbone pour F, O et dérive le N et P avec leurs ratios, par exemple : $\frac{dF_N}{dt} = \alpha_F \frac{dF_C}{dt}$

La stœchiométrie des détritits est dynamique ; α_D, β_D dépendent de la production des détritits (d_F, d_O, d_B), sachant que $\alpha_B > \alpha_F, \alpha_O$ et $\beta_B > \beta_F, \beta_O$; et des flux allochtones: I_D, α_A, β_A (scénarios)

Les pools abiotiques sont ouverts (I_X, l_X)



4 scénarios



Comment les flux de ressources terrestres affectent-ils l'homéostasie stœchiométrique des lacs ?

Dynamique du plancton **F**, **O**:

F consomme **P** selon une fonction $g_F(P)$ linéaire (μ_F)

O consomme **N** ou **P** selon une fonction de Liebig:

$$g_O(N, P) = \mu_O \min\left(N, \frac{\alpha_O}{\beta_O} P\right) \quad \mu_O > \mu_F$$

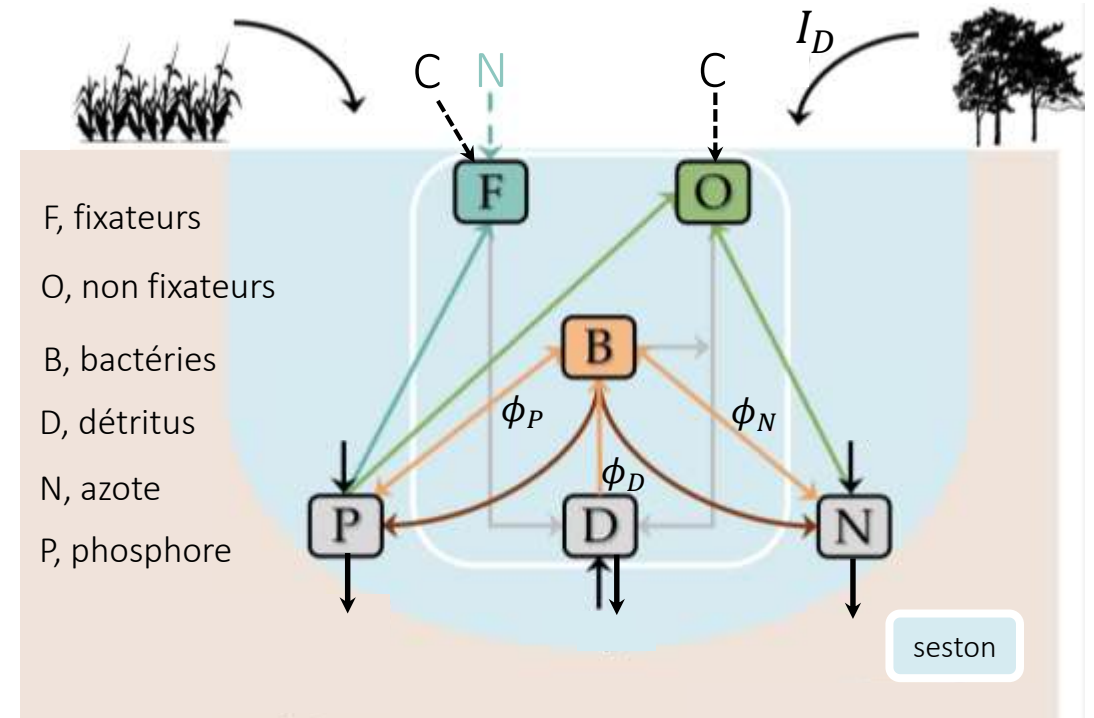
Dynamique des bactéries **B** :

- se nourrit sur les détritits (décomposition): flux ϕ_D
- dépend du mismatch avec **D**: $\alpha_B - \alpha_D$ et $\beta_B - \beta_D$
- excrètent ou prélèvent **N**, **P** pour s'ajuster : ϕ_N , ϕ_P

$$\phi_N = \frac{\alpha_B - \alpha_D}{\alpha_B} \phi_D \quad \phi_P = \frac{\beta_B - \beta_D}{\beta_B} \phi_D$$

$$\phi_D = \min\left(\underbrace{e_B a_D D_C B_C}_{\text{C-lim}}, \underbrace{\frac{\alpha_B}{\alpha_B - \alpha_D} a_N N B_C}_{\text{N-lim}}, \underbrace{\frac{\beta_B}{\beta_B - \beta_D} a_P P B_C}_{\text{P-lim}}\right)$$

De plus les bactéries minéralisent les détritits à un taux m



4 scénarios



Modèle stœchiométrique de plancton C, N, P

$$\frac{dF_C}{dt} = g_F(P)F_C - d_F F_C - s_F F_C^2$$

$$\frac{dO_C}{dt} = g_O(N,P)O_C - d_O O_C - s_O O_C^2$$

$$\frac{dB_C}{dt} = \phi_D - mB_C - d_B B_C - s_B B_C^2$$

$$\frac{dB_N}{dt} = \phi_D \alpha_D + \alpha_B (\phi_N - mB_C - d_B B_C - s_B B_C^2)$$

$$\frac{dB_P}{dt} = \phi_D \beta_D + \beta_B (\phi_P - mB_C - d_B B_C - s_B B_C^2)$$

$$\frac{dN}{dt} = I_N - l_N N - \alpha_O g_O(N,P)O_C - \alpha_B \phi_N + \alpha_B mB_C$$

$$\frac{dP}{dt} = I_P - l_P P - \beta_F g_F(P)F_C - \beta_O g_O(N,P)O_C - \beta_B \phi_P + \beta_B mB_C$$

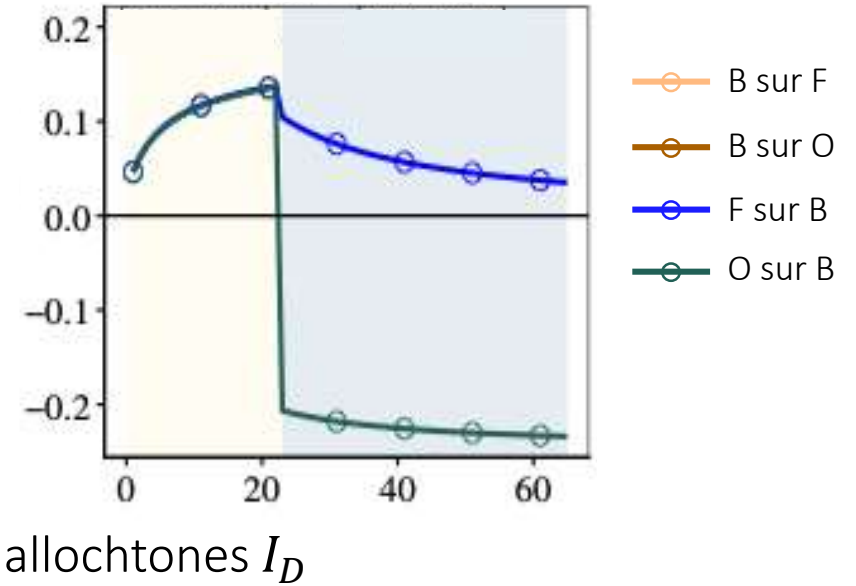
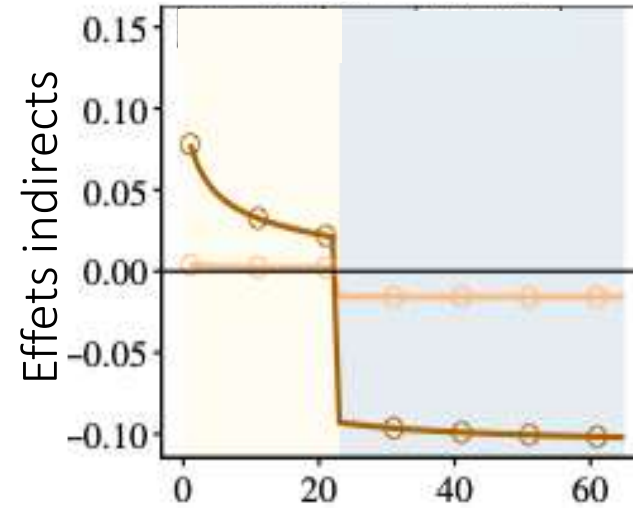
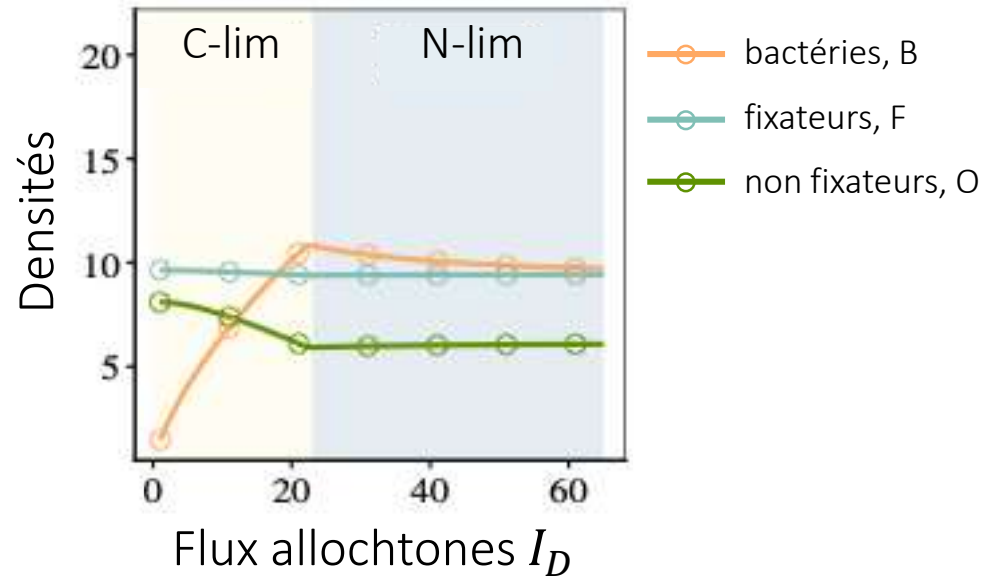
Régulation des compartiments biotiques F, O, B pour assurer la coexistence : $-s_X X^2$

$$\frac{dD_C}{dt} = I_D - l_D D - \phi_D + d_F F_C + d_O O_C + d_B B_C$$

$$\frac{dD_N}{dt} = \alpha_A I_D - l_D D - \alpha_D \phi_D + \alpha_F d_F F_C + \alpha_O d_O O_C + \alpha_B d_B B_C$$

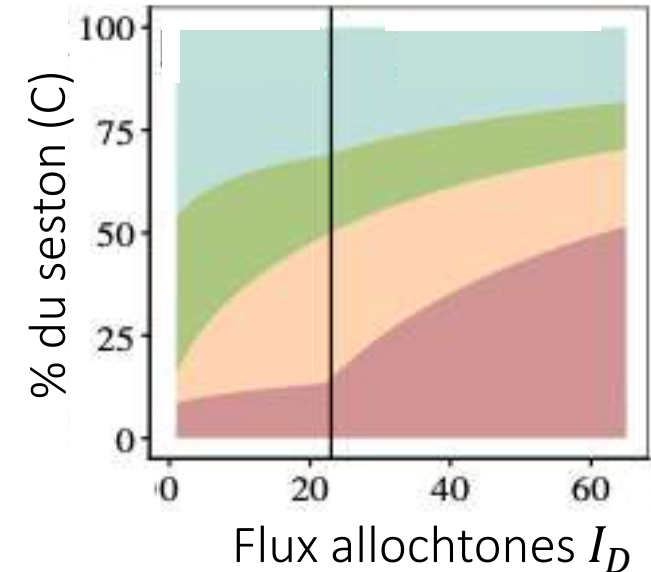
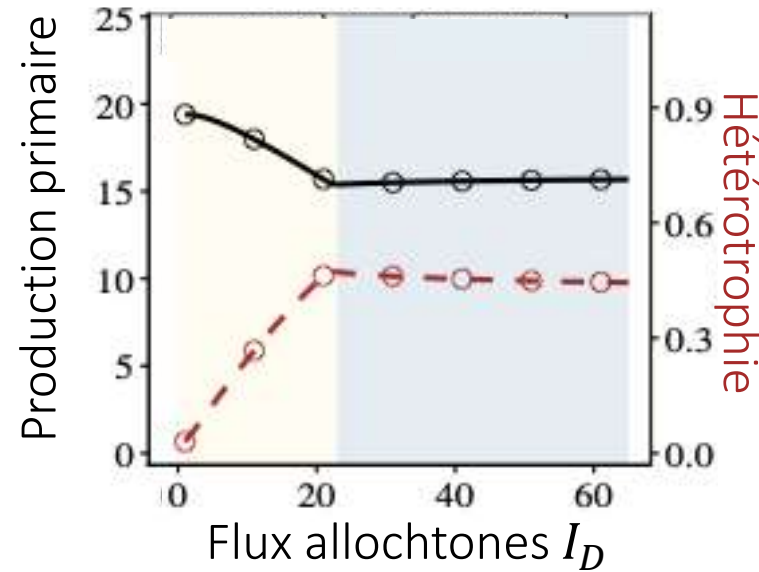
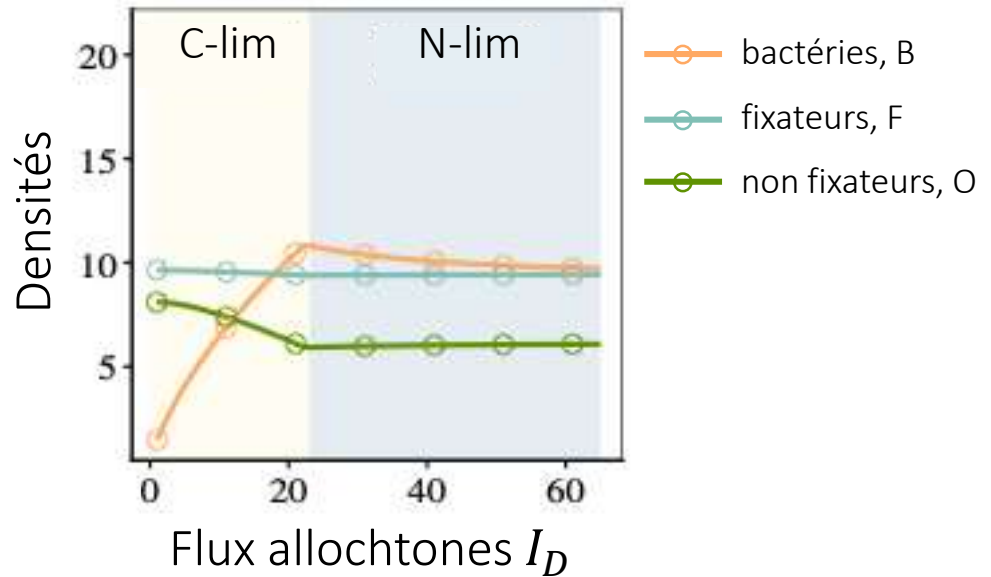
$$\frac{dD_P}{dt} = \beta_A I_D - l_D D - \beta_D \phi_D + \beta_F d_F F_C + \beta_O d_O O_C + \beta_B d_B B_C$$

Flux allochtones riches en carbone C

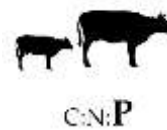


- Induisent une limitation en N qui stoppe la croissance des bactéries ;
- En C-lim le plancton facilite les bactéries via la production de détritus ;
- En N-lim, les bactéries entrent en compétition avec les non-fixateurs pour le N;

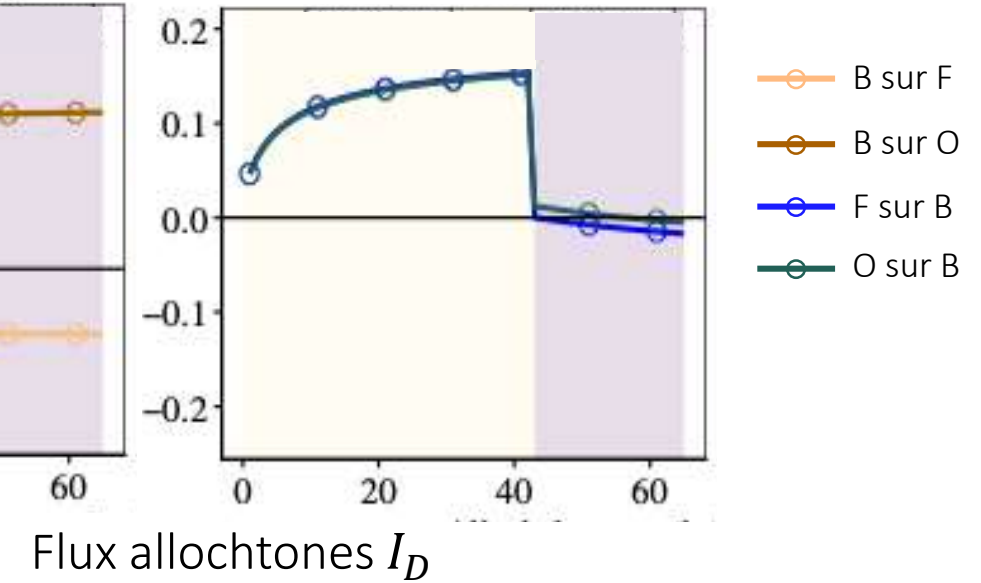
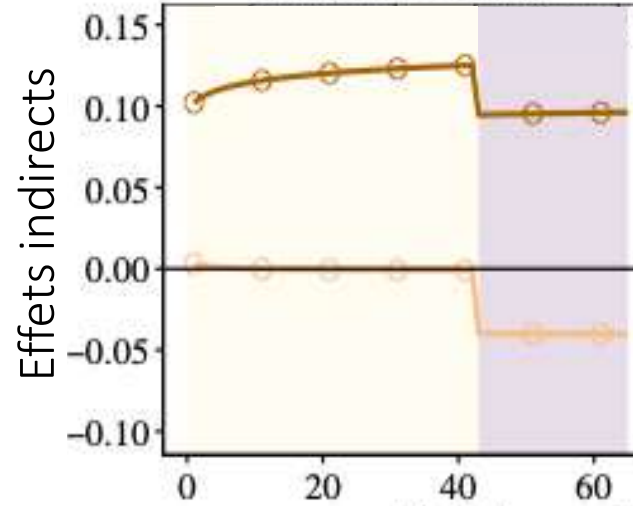
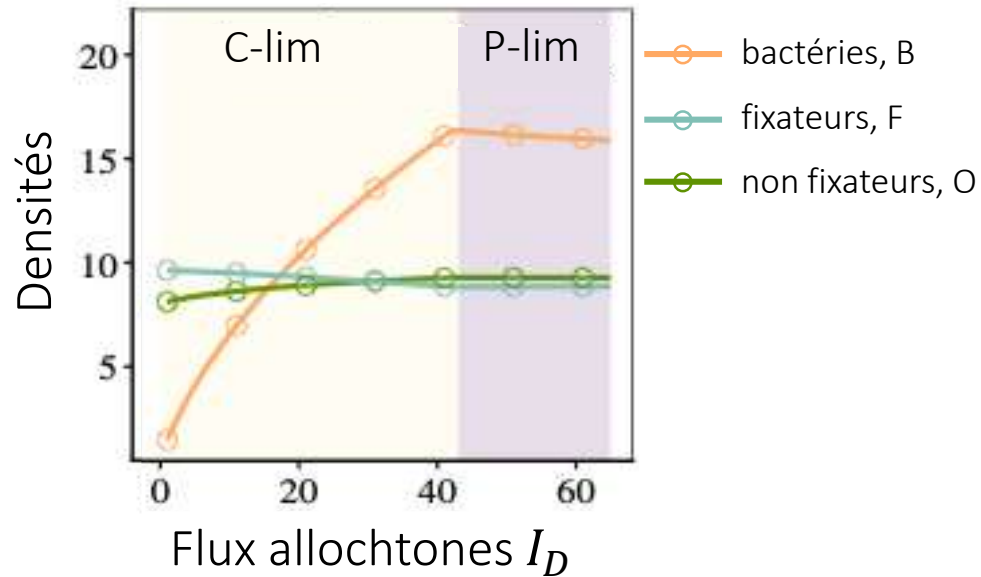
Flux allochtones riches en carbone C



- Induisent une limitation en N qui stoppe la croissance des bactéries ;
- En C-lim le plancton facilite les bactéries via la production de détritus ;
- En N-lim, les bactéries entrent en compétition avec les non-fixateurs pour le N;
- La production primaire diminue tandis que l'hétérotrophie augmente en C-lim puis diminue en N-lim;
- En C-lim la part des bactéries augmentent dans le seston, puis en N-lim, ce sont les détritus
- Il se passe la même chose pour les flux riches en P

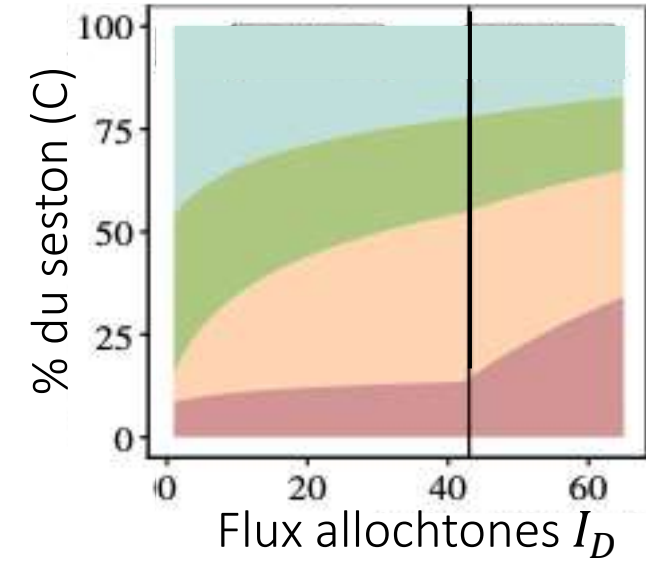
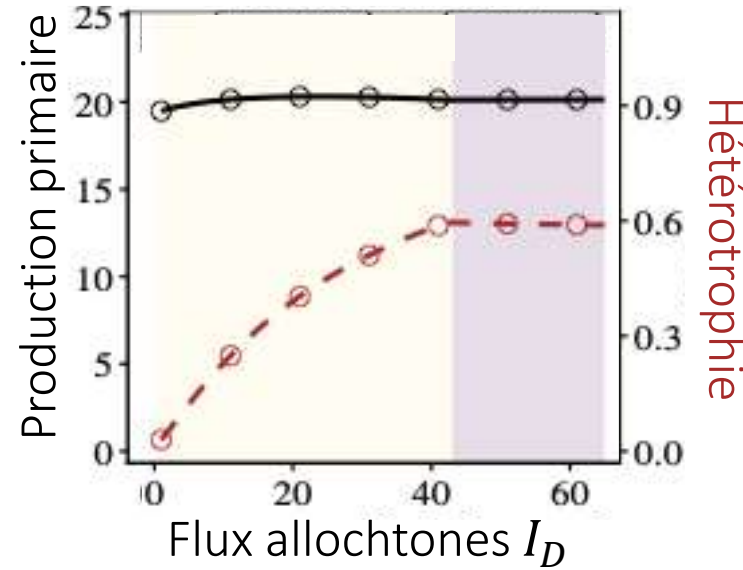
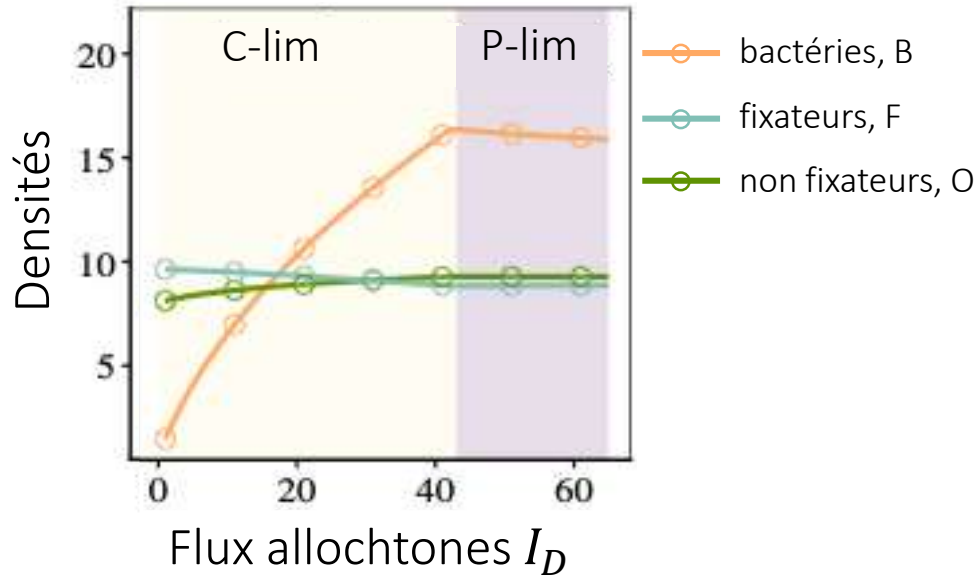


Flux allochtones riches en azote N



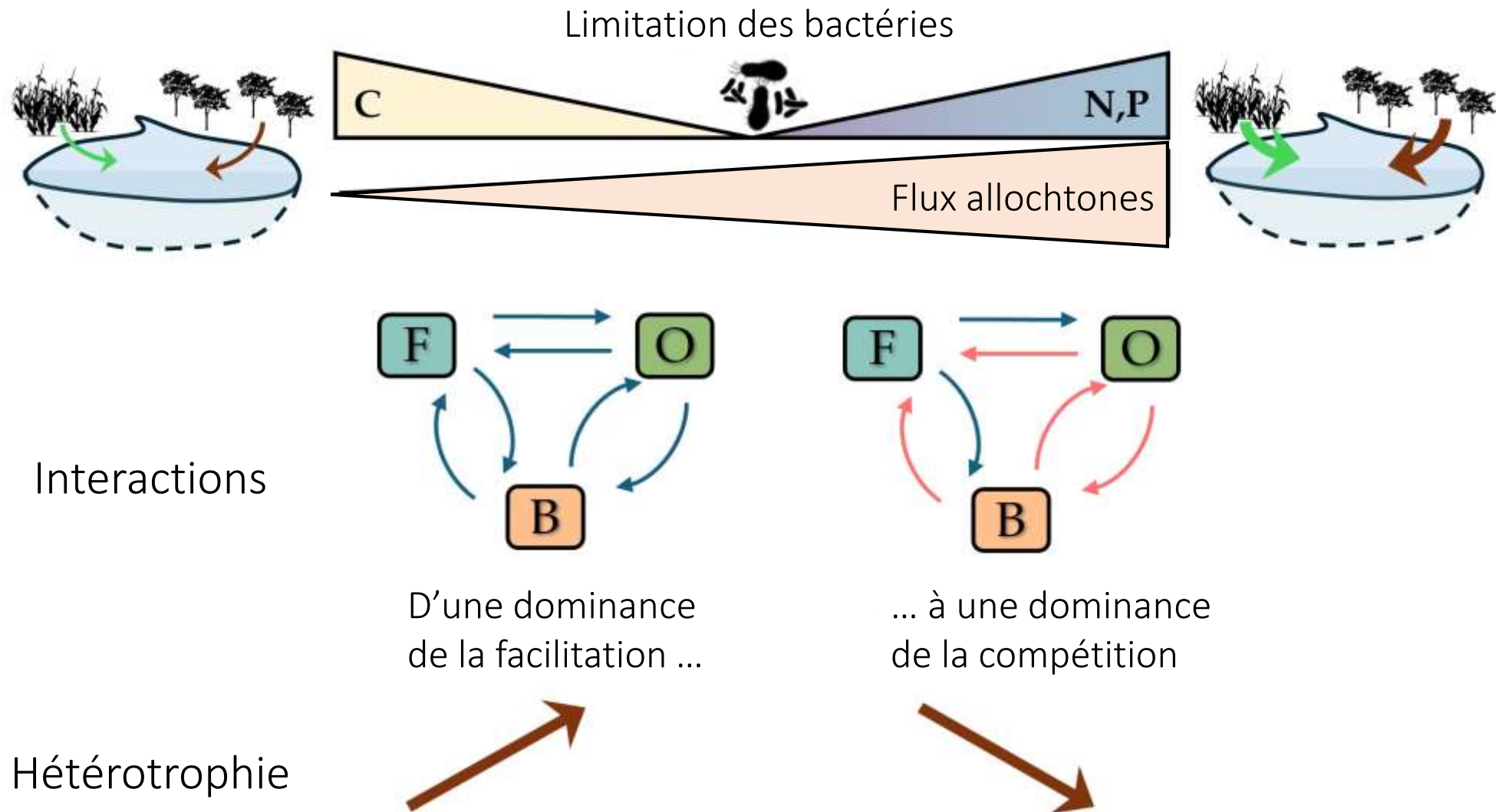
- Induisent une limitation en P qui stoppe la croissance des bactéries ;
- En C-lim le plancton facilite les bactéries via la production de détritus ;
- En P-lim, les bactéries entrent en compétition avec les fixateurs pour le P ;

Flux allochtones riches en azote N

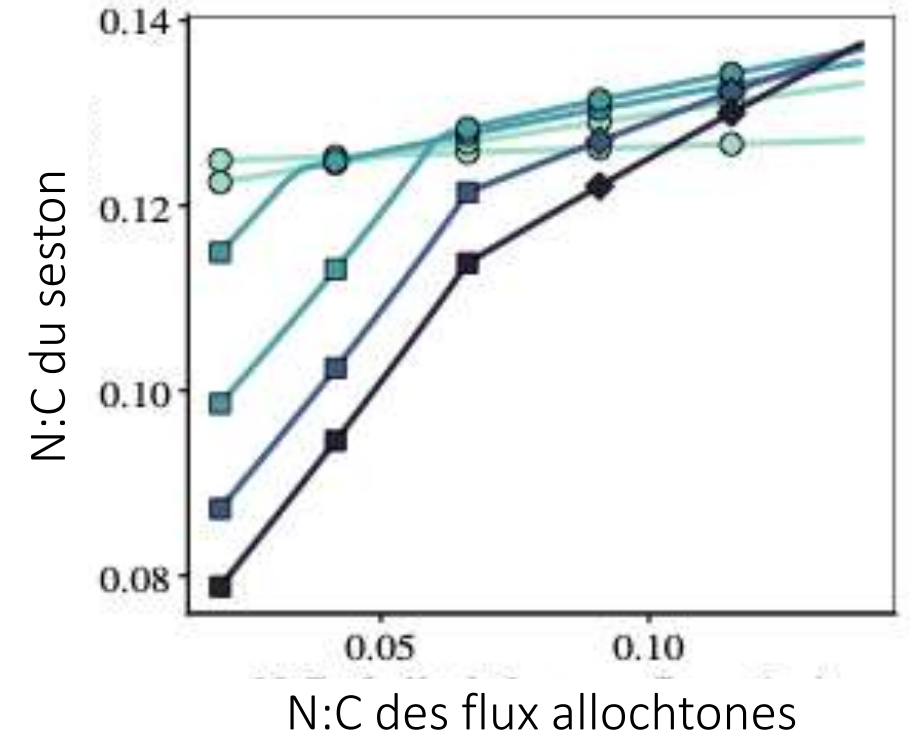
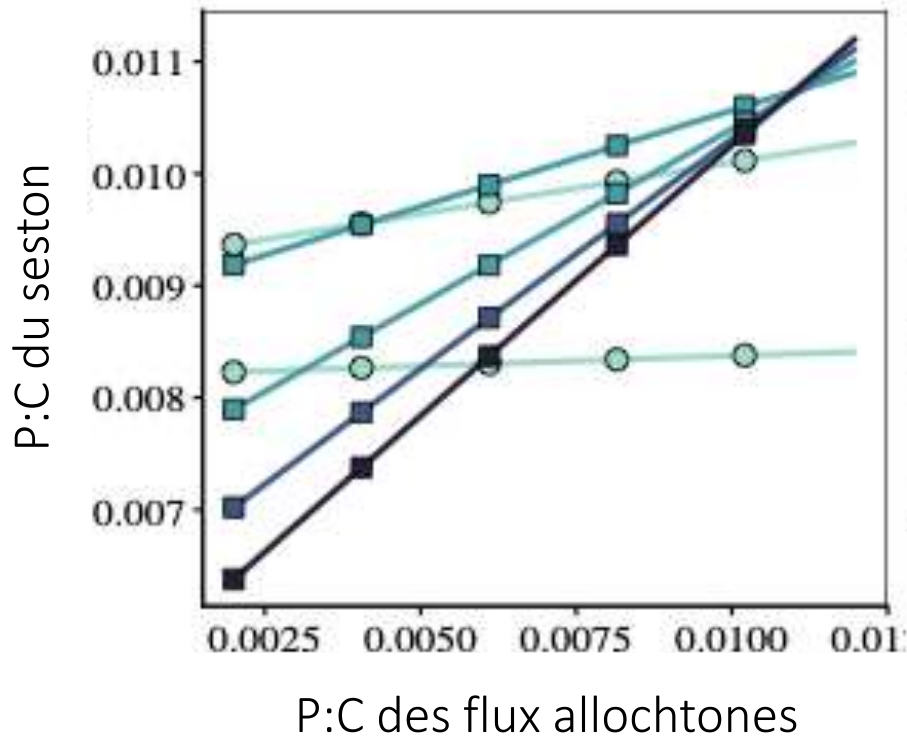


- Induisent une limitation en P qui stoppe la croissance des bactéries ;
- En C-lim le plancton facilite les bactéries via la production de détritus ;
- En P-lim, les bactéries entrent en compétition avec le plancton pour le P avec les fixateurs ;
- L'hétérotrophie augmente en C-lim puis diminue légèrement en P-lim;
- En C-lim la part des bactéries augmente dans le seston, puis en N-lim, ce sont les détritus

Les flux allochtones font passer le système de facilitation à compétition



Les flux allochtones fragilisent l'homéostasie des lacs



- La pente de la relation s'accroît avec l'amplitude des flux => l'homéostasie diminue:
 - Effet de masse des flux spatiaux sur les détritus et de la part accrue des détritus dans le seston
 - Changement de limitation
- Quand les flux deviennent plus riches en azote (par rapport au C) on transitionne d'un cas où des flux plus abondants induisent une limitation en N (cas C-rich) à un cas où ils induisent une limitation en P

Conclusions et perspectives

- Les plus petits lacs + sensibles aux flux spatiaux (I_D plus grands), qui sont susceptibles de fragiliser la régulation de la stœchiométrie, et donc de dévier du Ratio de Redfield
- Simplifications:
 - Homéostasie des organismes, mais les densités du phytoplancton ne changent pas beaucoup avec les flux spatiaux.
 - Effets d'ombrage qui pourraient interagir avec la dynamique du phytoplancton
 - Préférences des décomposeurs pour les détritiques autochtones
- Quid de la problématique d'eutrophisation ?
 - L'eutrophisation survient quand on échappe aux régulateurs, non explicite ici
 - Terme d'autorégulation empêche l'explosion des populations
 - Autres variables à prendre en compte dans ce contexte : oxygène, toxines

Références

- Billen, G., & Garnier, J. (2007). River basin nutrient delivery to the coastal sea: assessing its potential to sustain new production of non-siliceous algae. *Marine Chemistry*, 106(1-2), 148-160.
- Carpenter, S. R. (2008). Phosphorus control is critical to mitigating eutrophication. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(32), 11039–11040. <https://doi.org/10.1073/pnas.0806112105>
- Daufresne, T., & Loreau, M. (2001). Plant–herbivore interactions and ecological stoichiometry: when do herbivores determine plant nutrient limitation?. *Ecology Letters*, 4(3), 196-206.
- de Mazancourt, C., & Schwartz, M. W. (2012). Starve a competitor: evolution of luxury consumption as a competitive strategy. *Theoretical Ecology*, 5, 37-49.
- Diaz, R. J., & Rosenberg, R. (2008). Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. *science*, 321(5891), 926-929
- Elser, J. J., Elser, M. M., MacKay, N. A., & Carpenter, S. R. (1988). Zooplankton-mediated transitions between N-and P-limited algal growth 1. *Limnology and Oceanography*, 33(1), 1-14.
- Elser, J. J., Dobberfuhl, D. R., MacKay, N. A., & Schampel, J. H. (1996). Organism size, life history, and N: P stoichiometry: toward a unified view of cellular and ecosystem processes. *BioScience*, 46(9), 674-684.
- Elser, J. J., Fagan, W. F., Denno, R. F., Dobberfuhl, D. R., Folarin, A., Huberty, A., ... & Sterner, R. W. (2000). Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 408(6812), 578-580.
- Fleming, R. 1940. The composition of plankton and units for reporting populations and production. *Pacific Sci. Congr. Calif. Proc.*, 6th, 1939 3:535–4
- Fortin, D., Boyce, M. S., Merrill, E. H., & Fryxell, J. M. (2004). Foraging costs of vigilance in large mammalian herbivores. *Oikos*, 107(1), 172-180.
- Fortin, D., Beyer, H. L., Boyce, M. S., Smith, D. W., Duchesne, T., & Mao, J. S. (2005). Wolves influence elk movements: behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology*, 86(5), 1320-1330.
- Kaspari, M., & Welte, E. A. (2024). Nutrient dilution and the future of herbivore populations. *Trends in Ecology & Evolution*, 39(9), 809-820
- Koffel, T., Daufresne, T., & Klausmeier, C. A. (2021). From competition to facilitation and mutualism: a general theory of the niche. *Ecological Monographs*, 91(3), e01458.
- Kaspari, M., & Welte, E. A. (2024). Nutrient dilution and the future of herbivore populations. *Trends in Ecology & Evolution*, 39(9), 809-820

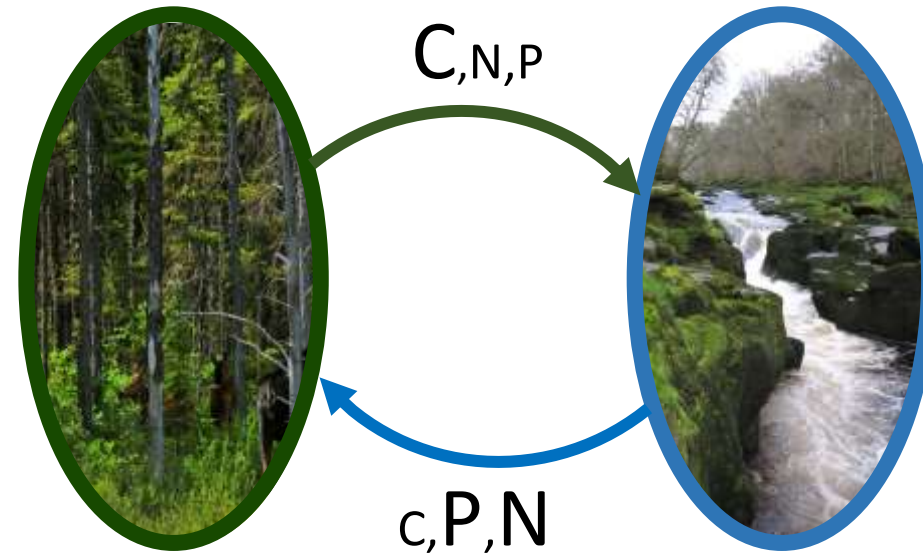
Références

- Le Roux, E., Van Veenhuisen, L. S., Kerley, G. I., & Cromsigt, J. P. (2020). Animal body size distribution influences the ratios of nutrients supplied to plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(36), 22256-22263.
- Loladze, I. (2002). Rising atmospheric CO₂ and human nutrition: toward globally imbalanced plant stoichiometry? *Trends in Ecology & Evolution*, 17(10), 457-461.
- McCann, K. S., Cazelles, K., MacDougall, A. S., Fussmann, G. F., Bieg, C., Cristescu, M., ... & Gonzalez, A. (2021). Landscape modification and nutrient-driven instability at a distance. *Ecology Letters*, 24(3), 398-414.
- Pichon B., Daufrense T., Guichard F. & Gounand I. Do allochthonous flows explain deviations from the Redfield ratio in lakes? pre-print bioRxiv
<https://doi.org/10.1101/2025.07.06.663341>
- Robinson, E. A., Ryan, G. D., & Newman, J. A. (2012). A meta-analytical review of the effects of elevated CO₂ on plant–arthropod interactions highlights the importance of interacting environmental and biological variables. *New Phytologist*, 194(2), 321-336.
- Schindler, D. W., Hecky, R. E., Findlay, D. L., Stainton, M. P., Parker, B. R., Paterson, M. J., ... & Kasian, S. (2008). Eutrophication of lakes cannot be controlled by reducing nitrogen input: results of a 37-year whole-ecosystem experiment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(32), 11254-11258.
- Sitters, J., & Olde Venterink, H. (2021). Herbivore dung stoichiometry drives competition between savanna trees and grasses. *Journal of Ecology*, 109(5), 2095-2106.
- Sterner, R.W. (1990). The ratio of nitrogen to phosphorus resupplied by herbivores: zooplankton and the algal competitive arena. *Am. Naturalist*, 136, 209-229.
- Sterner, R. W., Andersen, T., Elser, J. J., Hessen, D. O., Hood, J. M., McCauley, E., & Urabe, J. (2008). Scale-dependent carbon: nitrogen: phosphorus seston stoichiometry in marine and freshwaters. *Limnology and Oceanography*, 53(3), 1169-1180.
- Stiling, P., & Cornelissen, T. (2007). How does elevated carbon dioxide (CO₂) affect plant–herbivore interactions? A field experiment and meta-analysis of CO₂-mediated changes on plant chemistry and herbivore performance. *Global change biology*, 13(9), 1823-1842.
- Tilman, D. (1980). Resources: a graphical-mechanistic approach to competition and predation. *The American Naturalist*, 116(3), 362-393.
- Tyrrell, T. (1999). The relative influences of nitrogen and phosphorus on oceanic primary production. *Nature*, 400(6744), 525-531.
- Valiela I. (1984). *Marine Ecological processes*. Princeton university press.
- Weese, D. J., Heath, K. D., Dentinger, B. T., & Lau, J. A. (2015). Long-term nitrogen addition causes the evolution of less-cooperative mutualists. *Evolution*, 69(3), 631-642.
- White, T. C. (2005). *Why does the world stay green?: nutrition and survival of plant-eaters*. Csiro Publishing.

Références

- Wurtsbaugh, W. A., Paerl, H. W., & Dodds, W. K. (2019). Nutrients, eutrophication and harmful algal blooms along the freshwater to marine continuum. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water*, 6(5), e1373.
- Zheng, M., Zhou, Z., Luo, Y., Zhao, P., & Mo, J. (2019). Global pattern and controls of biological nitrogen fixation under nutrient enrichment: A meta-analysis. *Global Change Biology*, 25(9), 3018-3030.

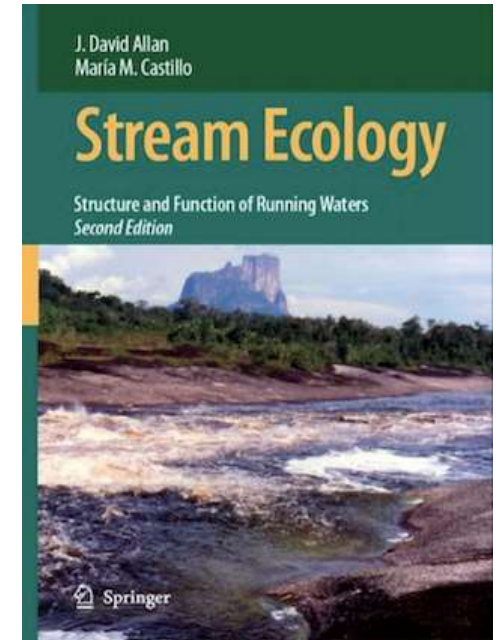
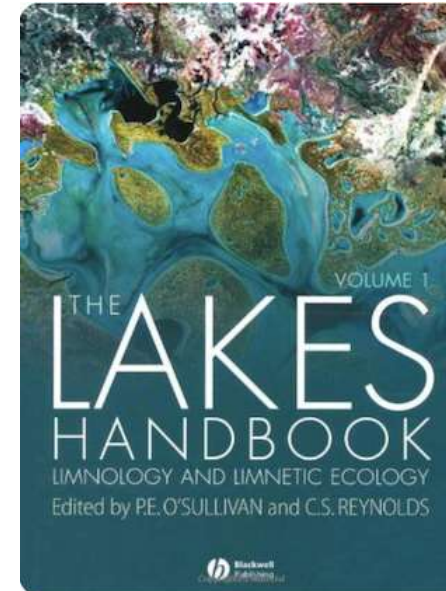
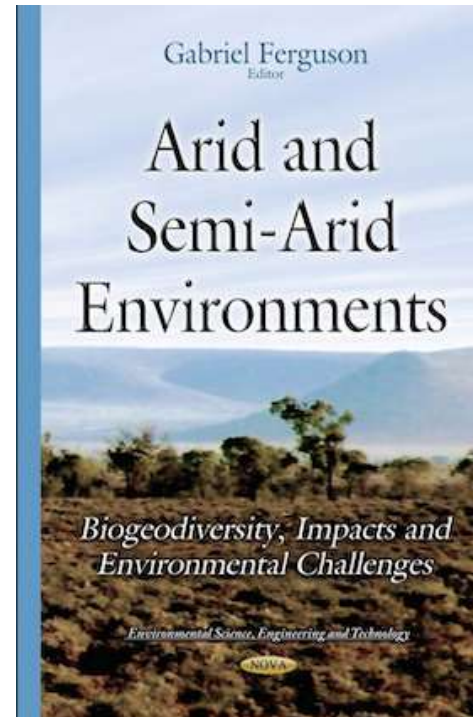
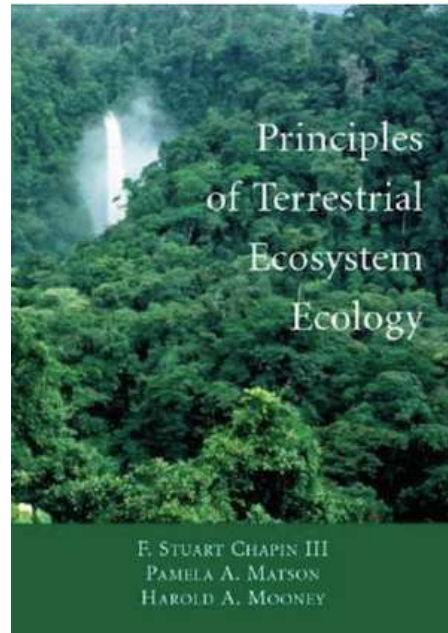
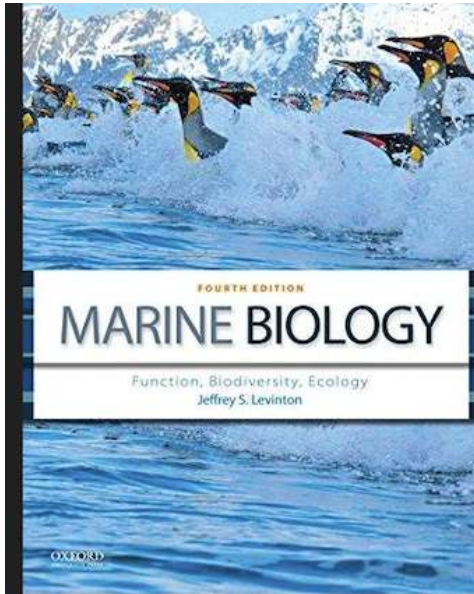
Cours 3 : Stœchiométrie des flux spatiaux de ressources et fonctionnement des méta-écosystèmes



Cours 3 : Stœchiométrie des flux spatiaux de ressources et fonctionnement des méta-écosystèmes

- Flux spatiaux de ressources et concept de méta-écosystème
- Echanges asymétriques entre écosystèmes en termes de stœchiométrie
- Expérience: Effet des flux sur la productivité en méta-écosystème hétérogène
- **Modélisation:** Quand les flux de ressources promeuvent-ils la productivité à l'interface aquatique terrestre ? (Benoît Pichon)

Les écosystèmes sont souvent étudiés et gérés isolément



Pourtant les écosystèmes sont interconnectés

Flux de ressources

Abiotiques « passifs »

- courants, lessivage
- vents
- érosion

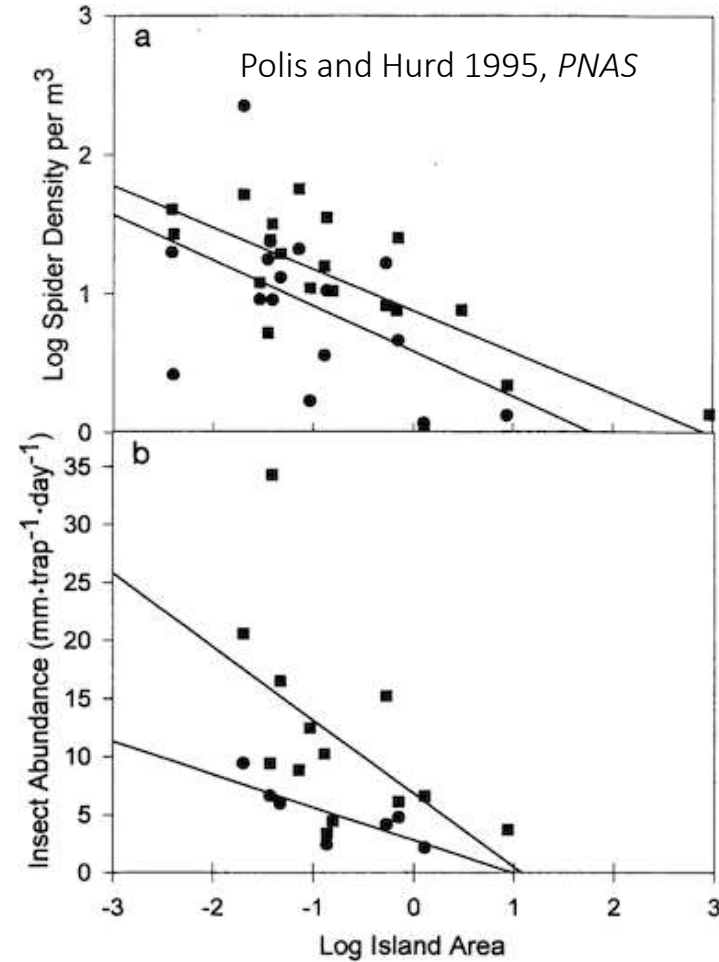
Biotiques « actifs »

- recherche de nourriture
- migration
- dispersion



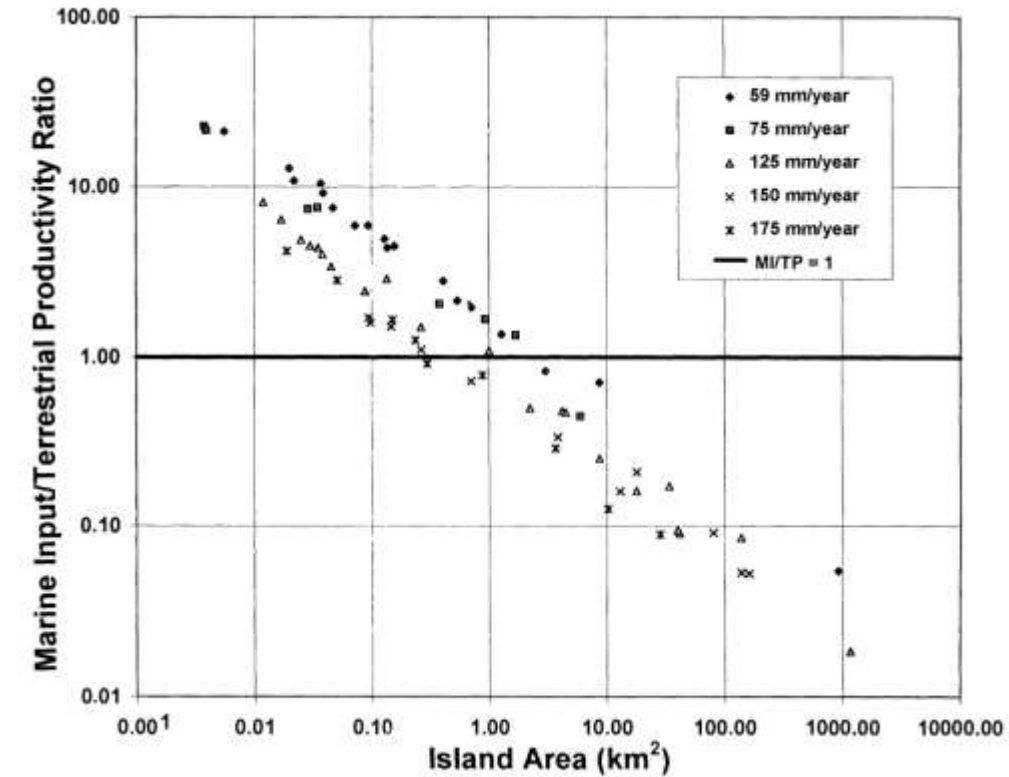
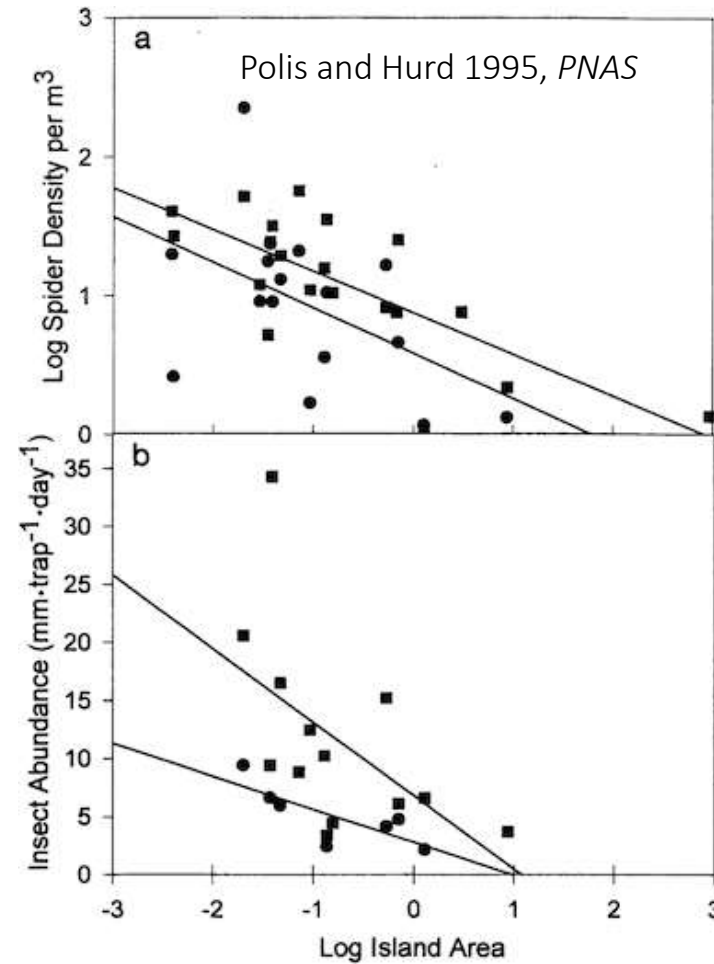
Flux spatiaux de ressources, clé pour le fonctionnement des écosystèmes

Cas emblématique des îles désertiques



Flux spatiaux de ressources, clé pour le fonctionnement des écosystèmes

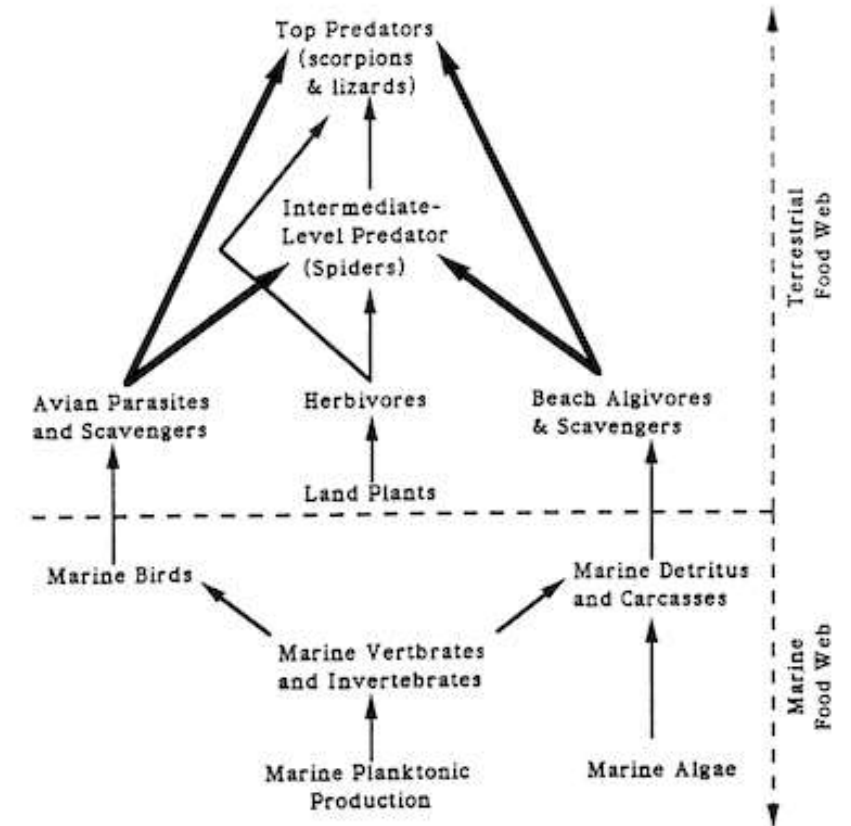
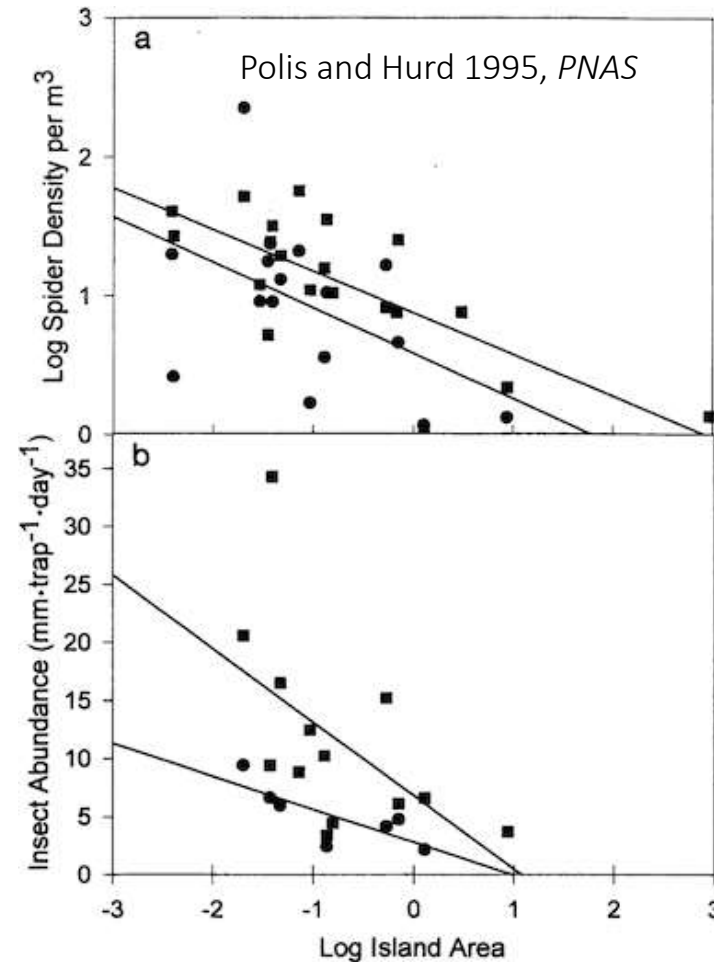
Cas emblématique des îles désertiques



Polis and Hurd 1996, *The American Naturalist*

Flux spatiaux de ressources, clé pour le fonctionnement des écosystèmes

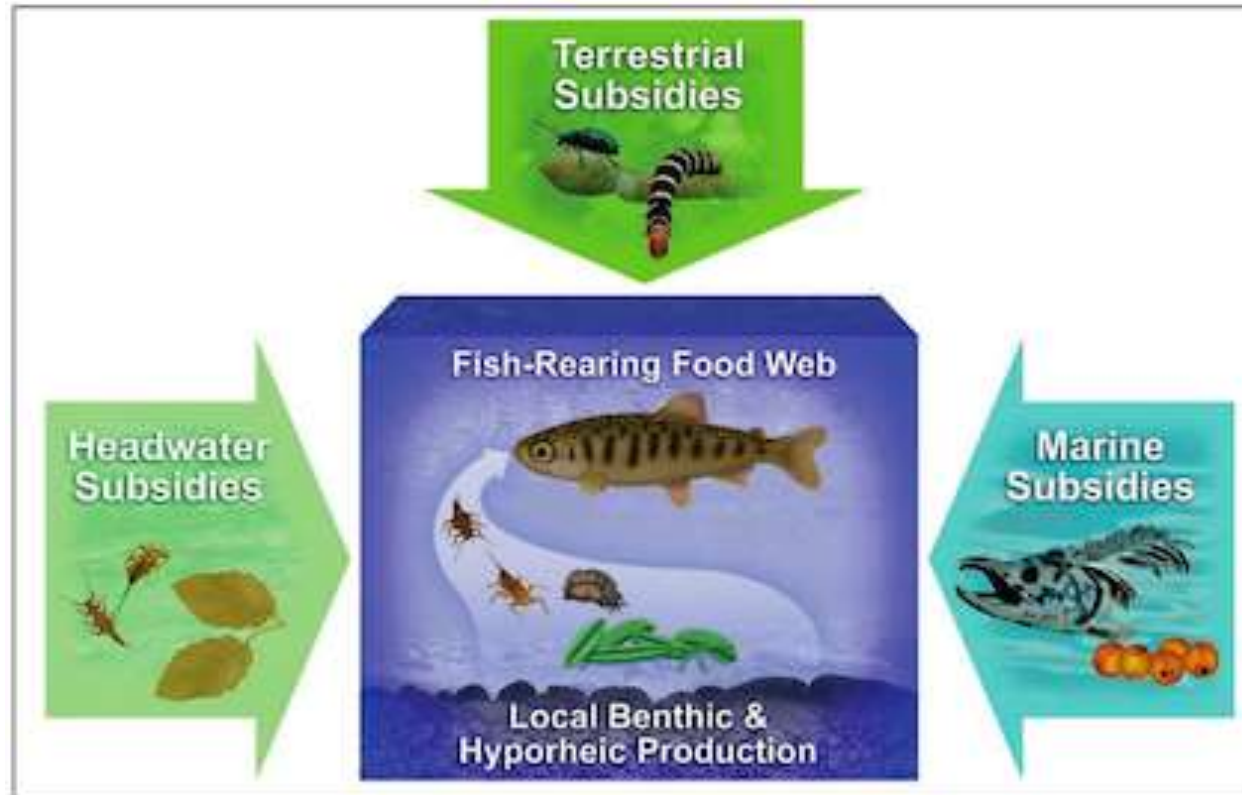
Cas emblématique des îles désertiques



⇒ des communautés qui n'existeraient pas autrement

Flux spatiaux de ressources, clé pour le fonctionnement des écosystèmes

Cas emblématique des écosystèmes d'eau douce

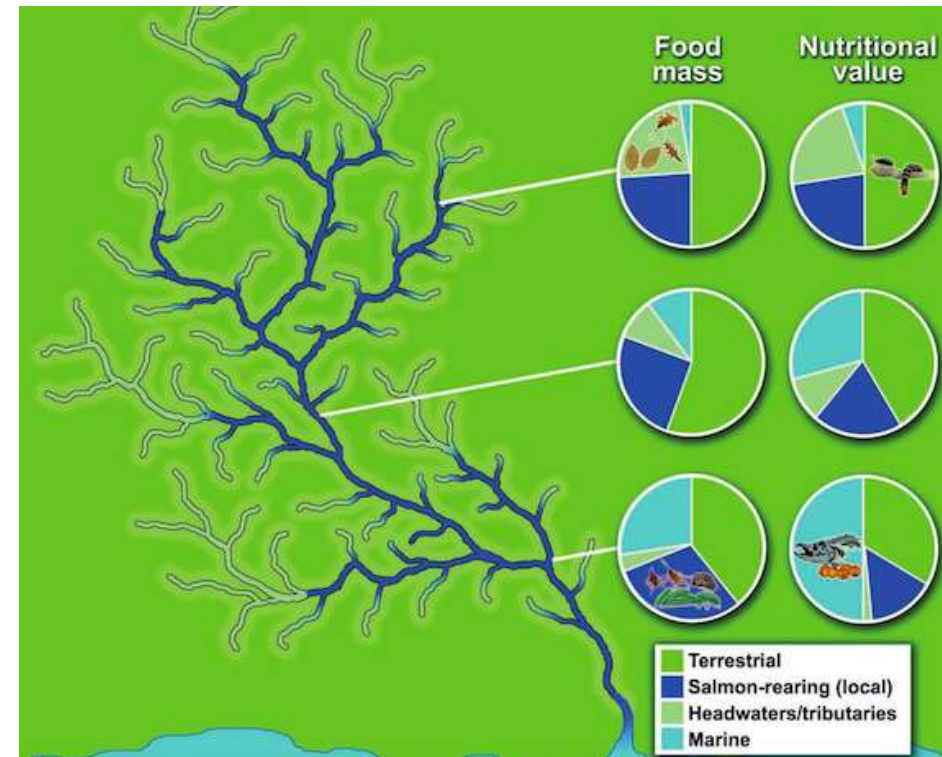
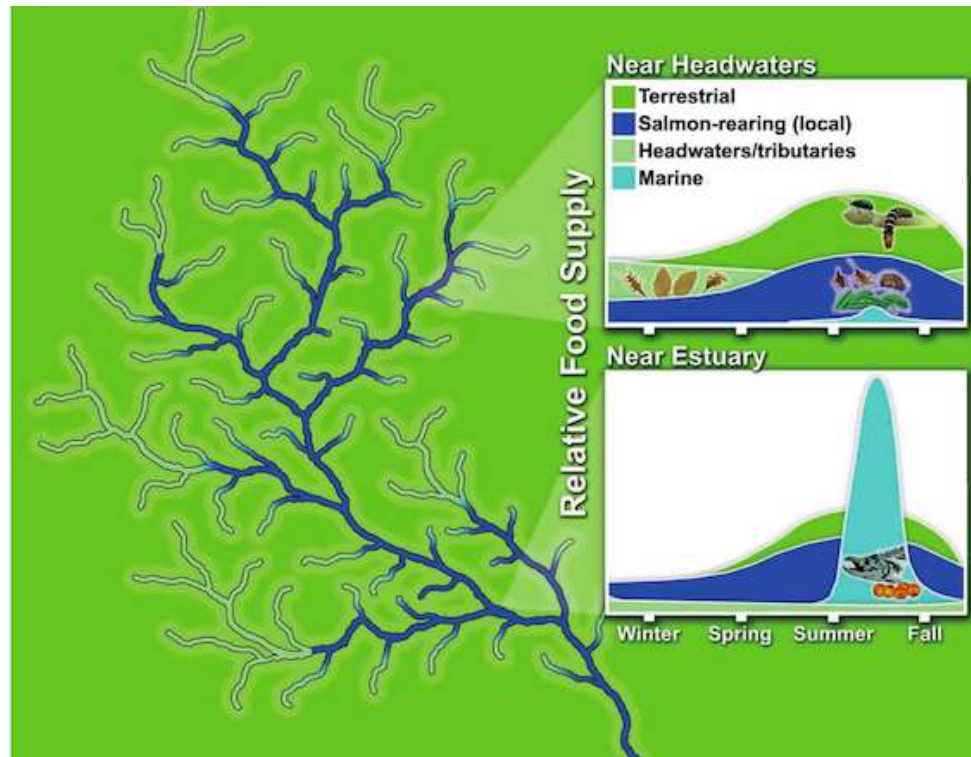


Wipfli and Baxter 2010, *Fisheries*

⇒ Production de poisson, cas du saumon du Pacifique en Amérique du Nord-Est

Flux spatiaux de ressources, clé pour le fonctionnement des écosystèmes

Cas emblématique des écosystèmes d'eau douce



Wipfli and Baxter 2010, *Fisheries*

- ⇒ Production de poisson, cas du saumon du Pacifique en Amérique du Nord-Est
- ⇒ Dépend pour + de 50% d'autres écosystèmes, avec des variations saisonnières

Le cadre des méta-écosystèmes

IDEAS AND PERSPECTIVES

Ecology Letters, (2003) 6: 673–679

doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00483.x

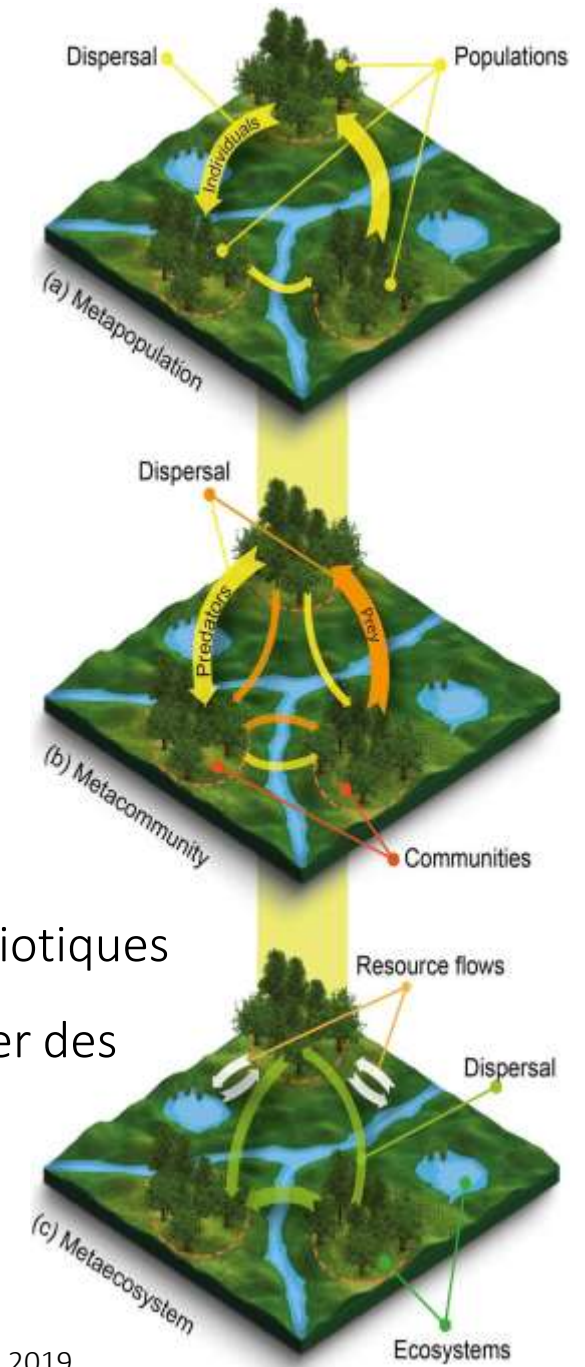
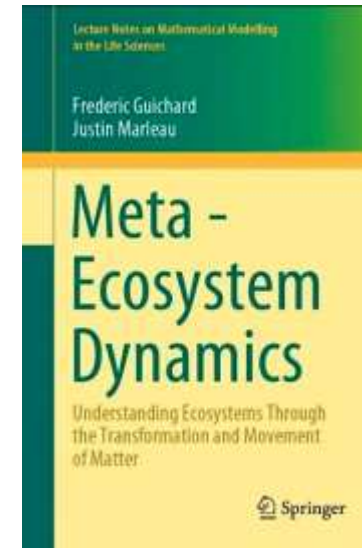
Meta-ecosystems: a theoretical framework for a spatial ecosystem ecology

Abstract

This contribution proposes the meta-ecosystem concept as a natural extension of the metapopulation and metacommunity concepts. A meta-ecosystem is defined as a set of

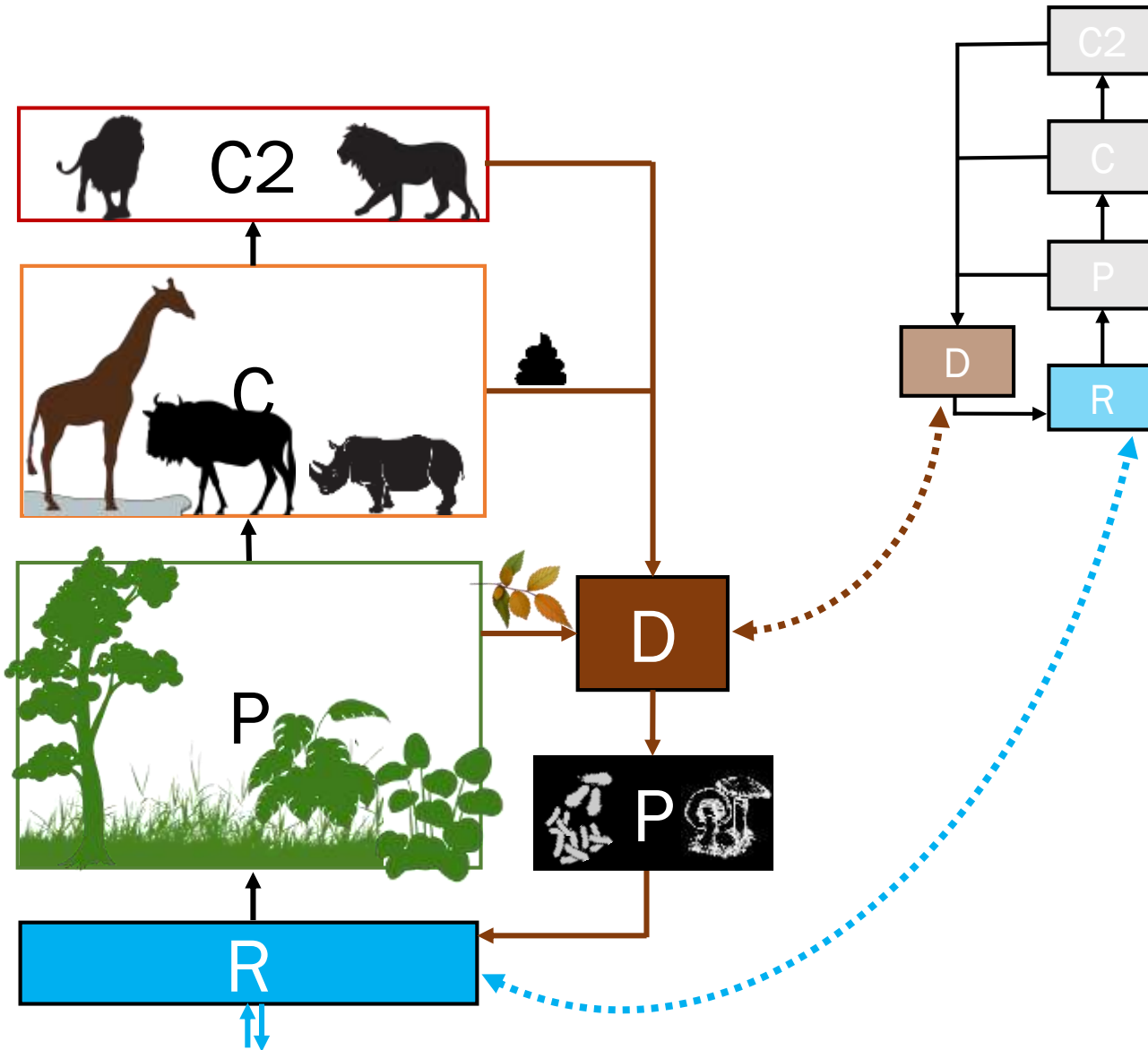
Michel Loreau^{1*}, Nicolas Mouquet^{2,4} and Robert D. Holt³

- Processus hétérogènes dans l'espace intervenant à différentes échelles
- Spécificité des méta-écosystèmes: intègrent la dynamique des nutriments
 - Connexion indirecte des communautés via les flux spatiaux de ressources abiotiques
 - Les flux de ressources peuvent être plus locaux que la dispersion et connecter des habitats différents (Peller et al. 2021 *Ecosystems*, Gounand et al. 2018 *TREE*)
- Cela peut affecter la productivité à l'échelle du paysage (Harvey et al. 2023 *Ecography*)



“Meta-ecology” *sensu* Schiesari et al. 2019

Le cadre des méta-écosystèmes



- Principe de conservation de la masse
 - Feedback des communautés sur les ressources basales
 - Les ressources allochtones peuvent affecter la productivité locale: bottom-up
 - Des feedbacks spatiaux peuvent survenir
- Impact sur la persistance, productivité et stabilité à différentes échelles

Gravel et al. 2010, *Ecology*, *Am. Nat.*
Marleau et al. 2010, 2015
Gounand et al. 2014, *Am. Nat.*

Les flux de ressources affectent le fonctionnement des écosystèmes

$$\frac{dR_x}{dt} = I_x - eR_x - f_{Px}(R_x, P_x) + r(1 - e_D)D_x + \Delta_{R_x}$$

$$\frac{dP_x}{dt} = f_{Px}(R_x, P_x) - m_p P_x - f_{Hx}(P_x, H_x)$$

$$\frac{dH_x}{dt} = f_{Hx}(P_x, H_x) - m_h H_x$$

$$\frac{dD_x}{dt} = m_p P_x + m_h H_x - rD_x + \Delta_{D_x}$$

Diffusion
 $\Delta_{R_1} = d_R(R_2 - R_1)$

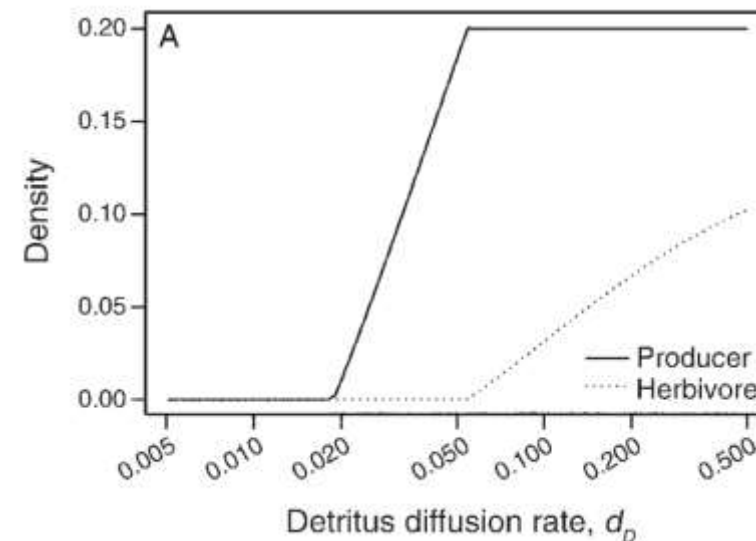
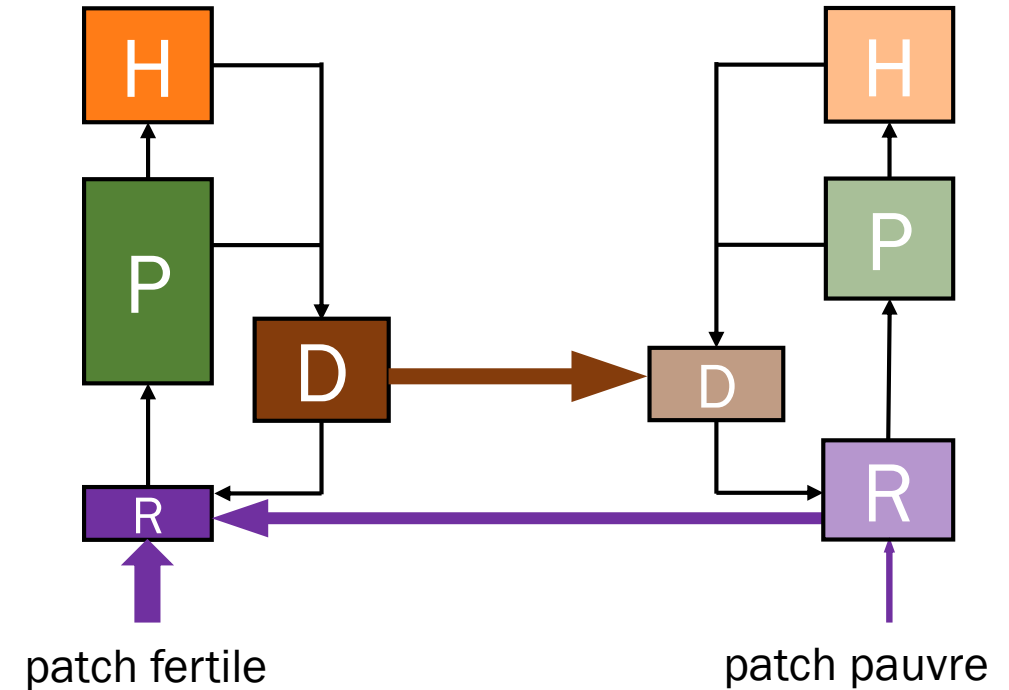
⇒ Flux de nutriments déstabilise les interactions consommateur-ressource

Marleau et al. 2010; Gounand et al. 2014

Paradoxe de l'enrichissement

Rozensweig 1971, *Science*

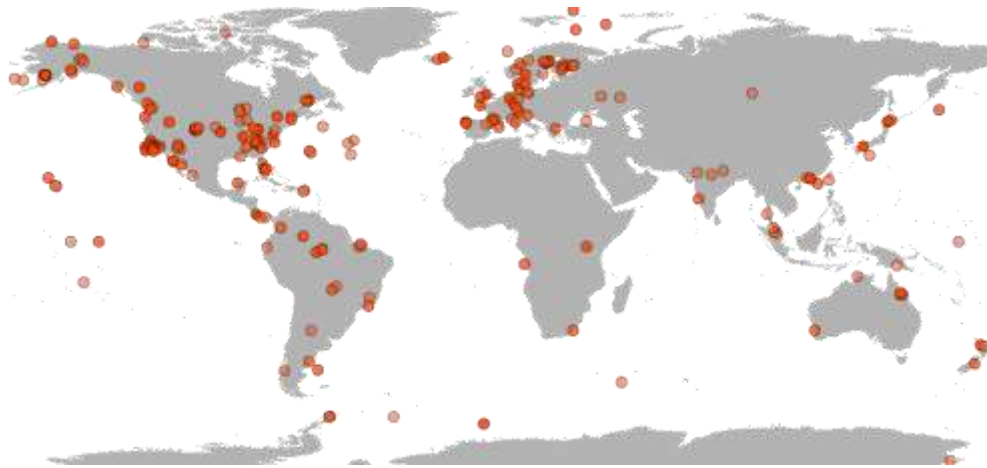
⇒ Flux de détritus permet la persistance en milieu pauvre



Gravel et al. 2010, *Ecology*

Quels méta-écosystèmes empiriques ?

Données empiriques



Flux de carbone (n=518)
+ Flux locaux (n=2516)

- 3034 valeurs
- 557 articles
- Unité Carbone: $\text{gC.m}^{-2}.\text{yr}^{-1}$

forêts



prairies



agro-éco.



déserts



rivières



lacs



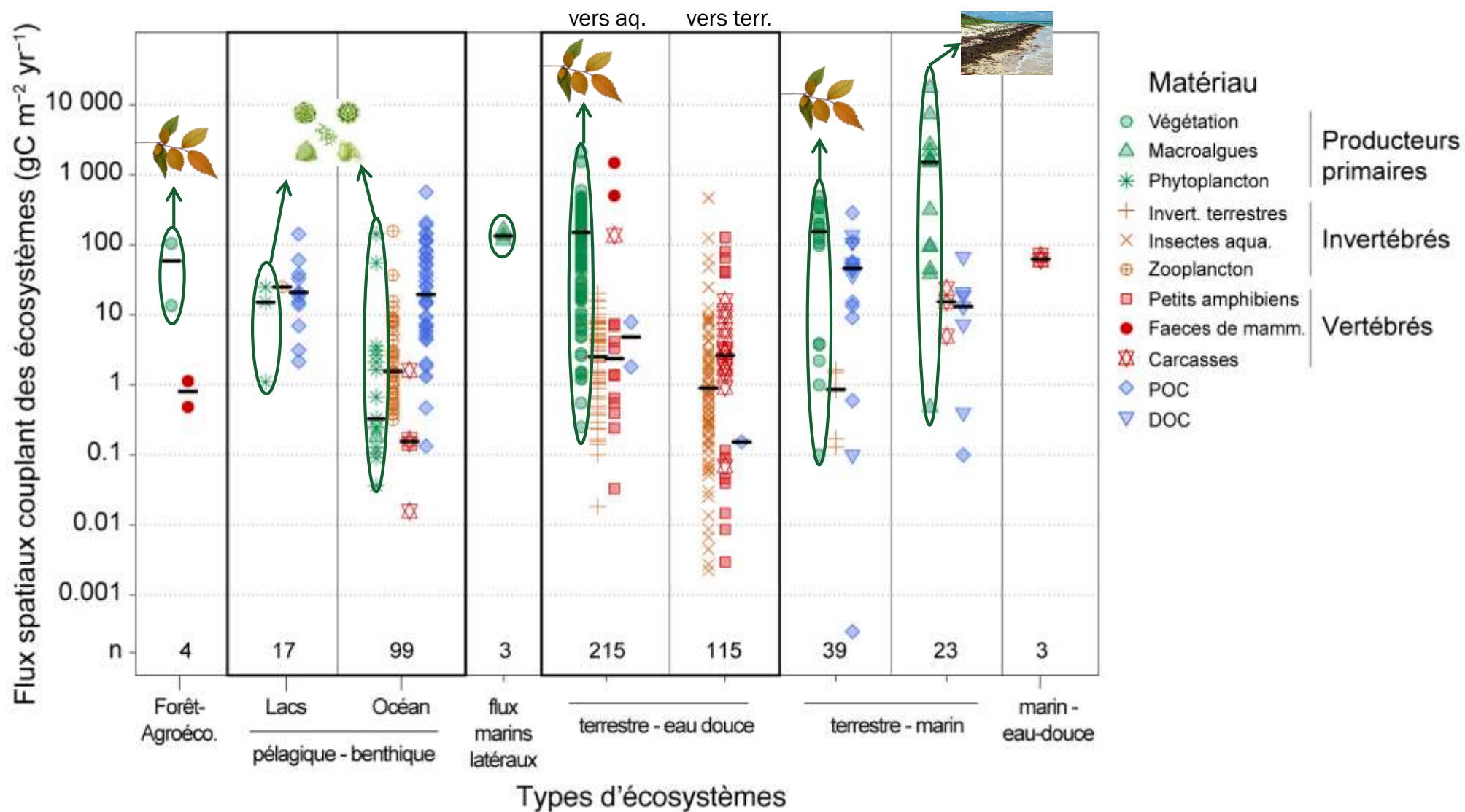
oc. pélag.



oc. benth.

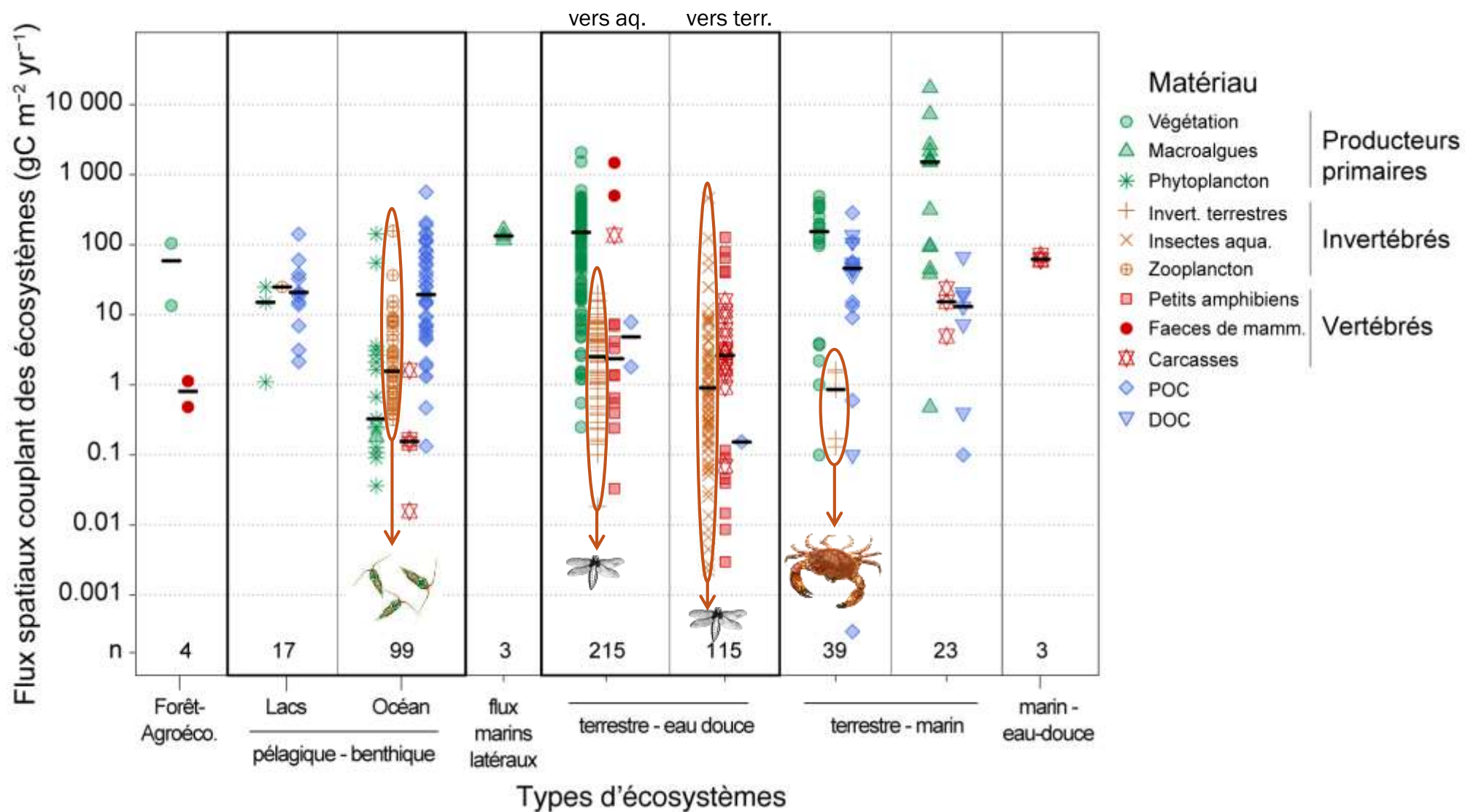


Quels méta-écosystèmes empiriques ?



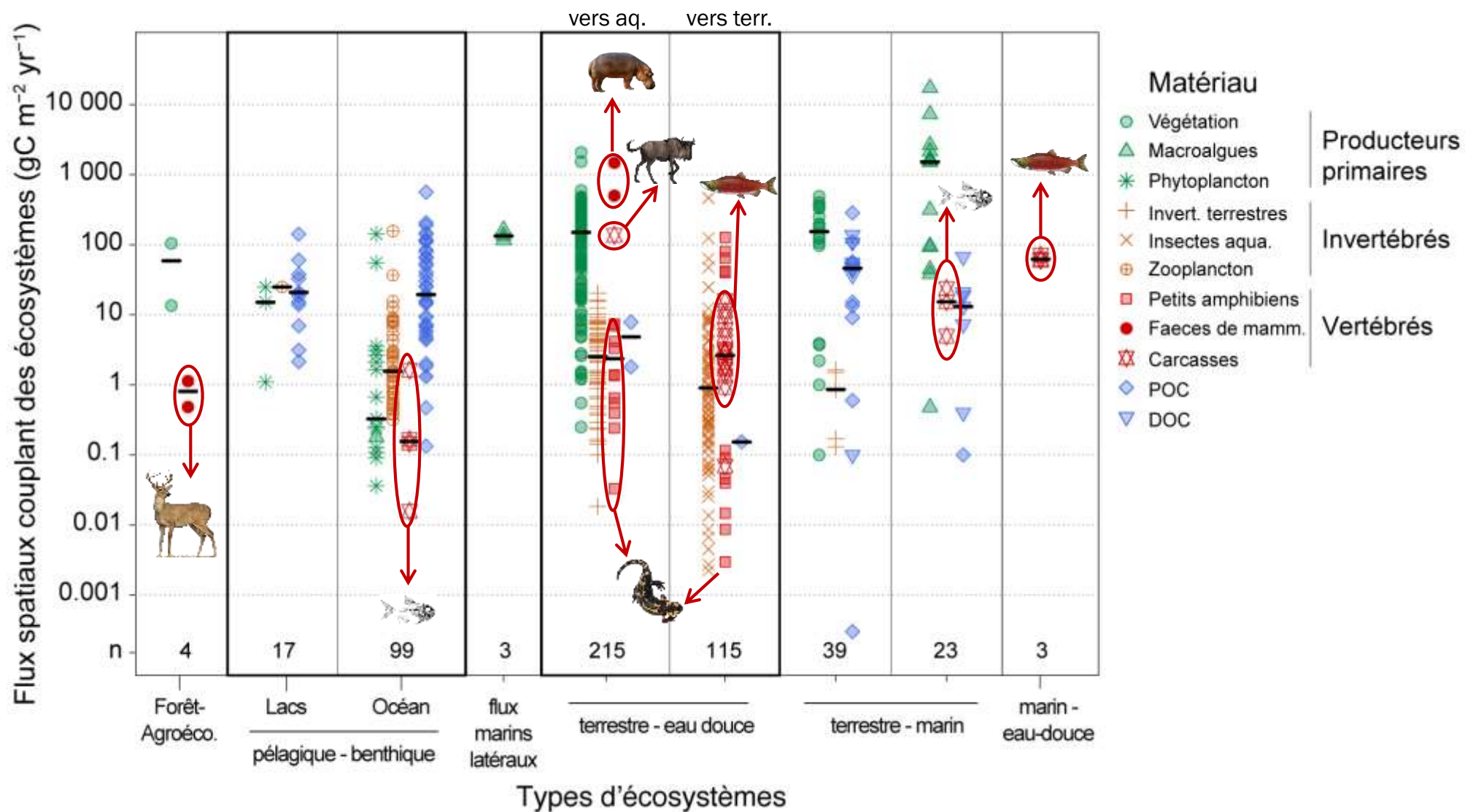
⇒ 8 ordres de grandeur

Quels méta-écosystèmes empiriques ?



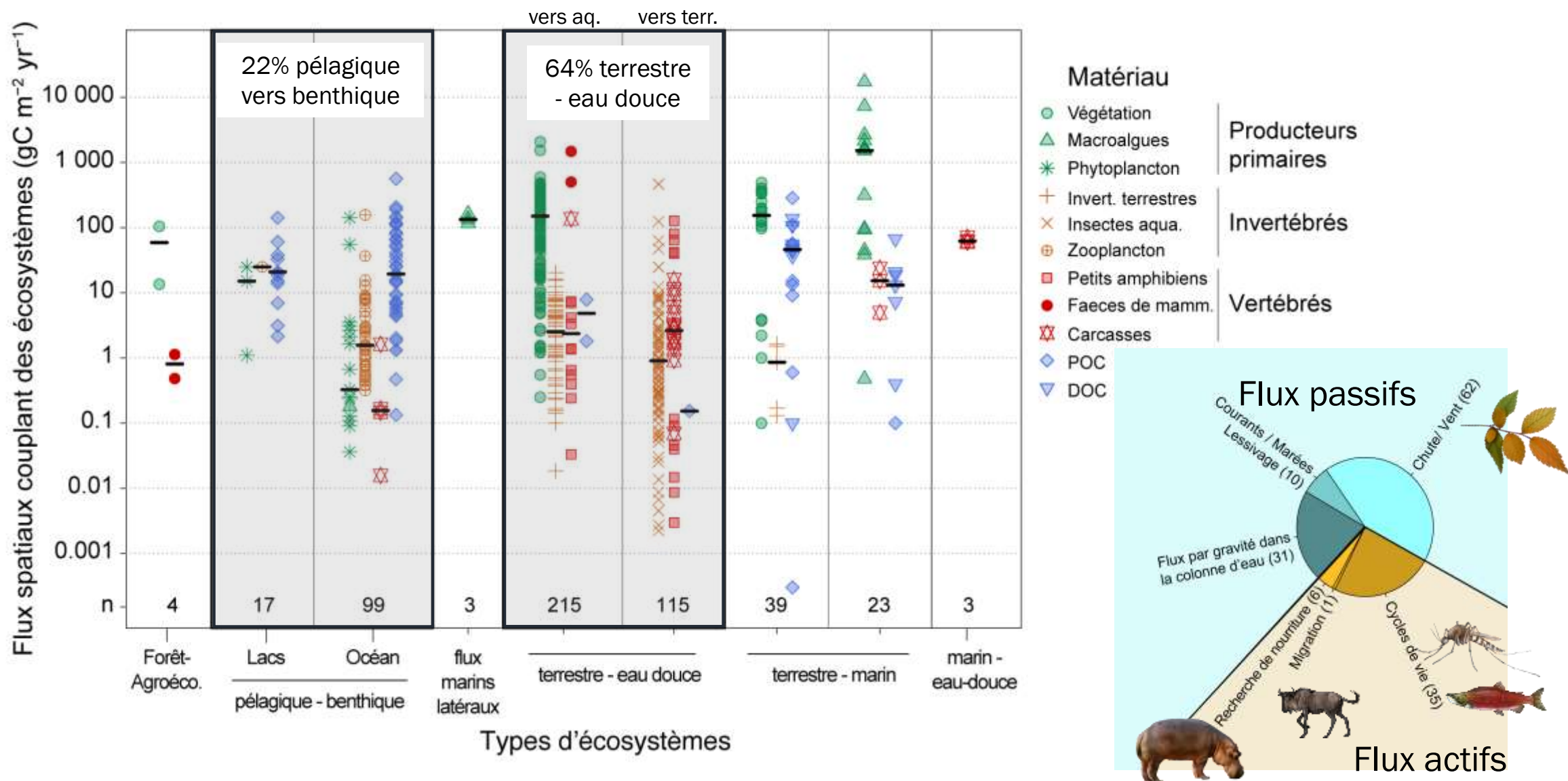
⇒ 8 ordres de grandeur

Quels méta-écosystèmes empiriques ?



⇒ 8 ordres de grandeur

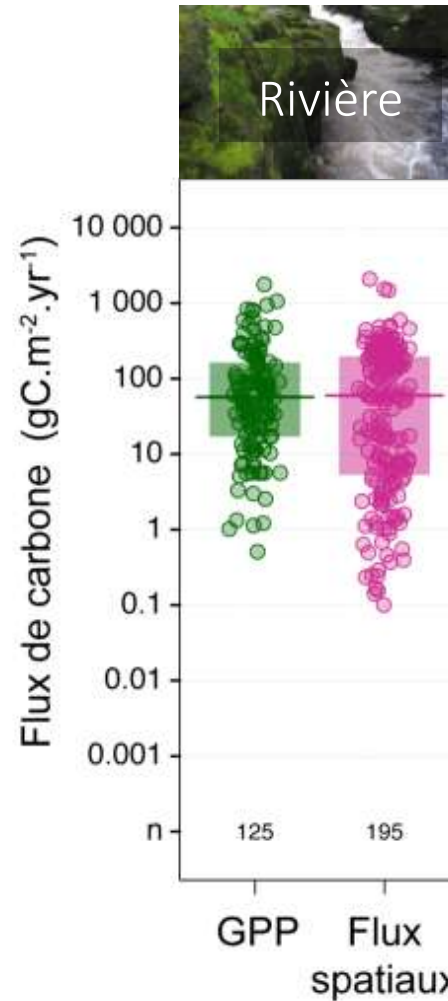
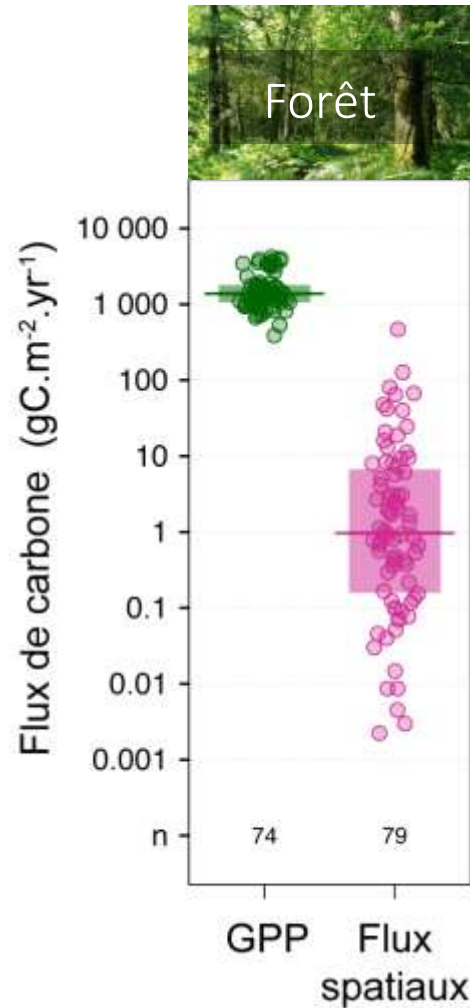
Quels méta-écosystèmes empiriques ?



⇒ Biais de documentation : interfaces pélagique-benthique et terrestre-eau douce / flux passif

Quels méta-écosystèmes empiriques ?

Comparaison avec les flux locaux



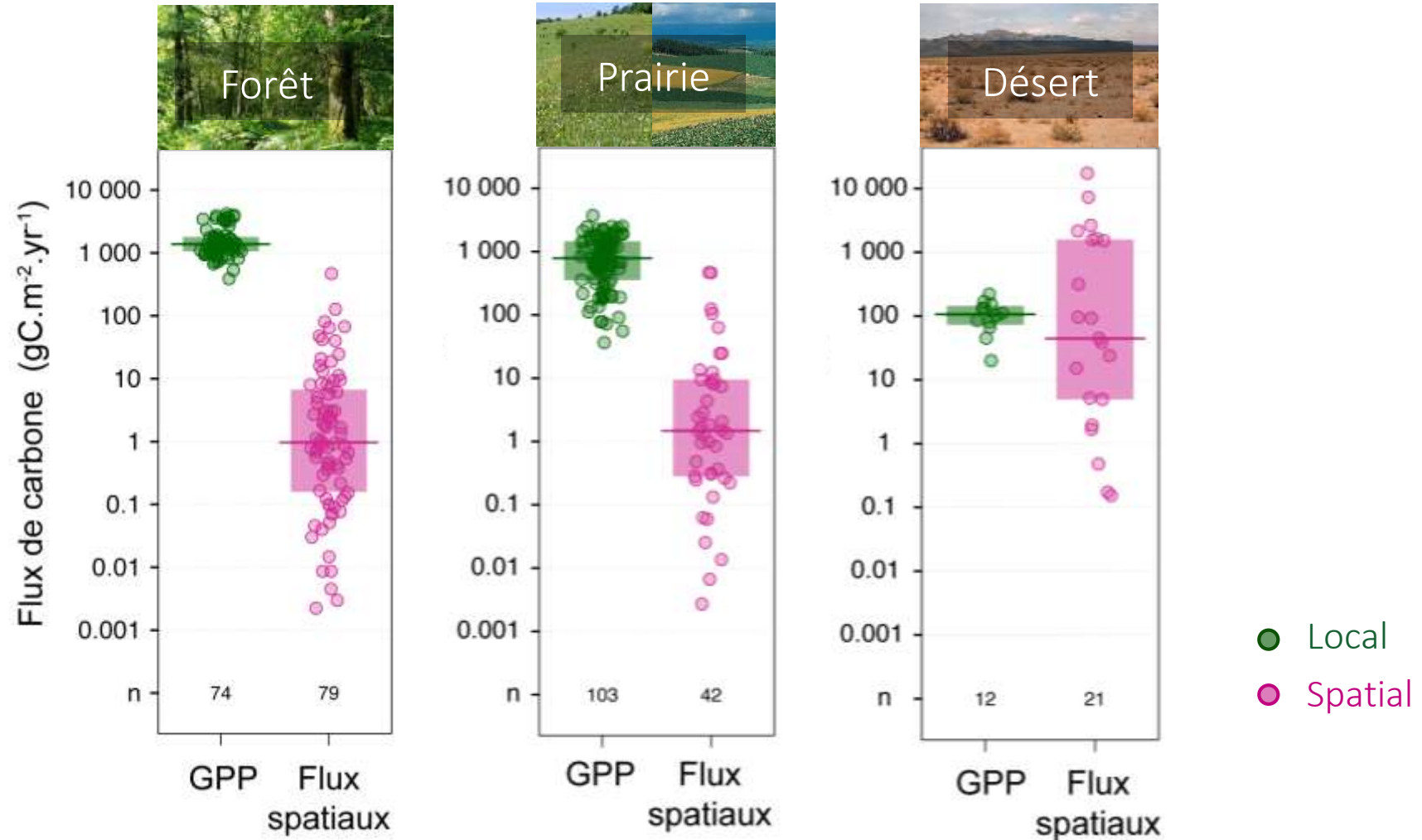
● Local
● Spatial

⇒ Quantitativement plus important pour aquatique que Terrestre

Quels méta-écosystèmes empiriques ?

Terrestre

Comparaison avec les flux locaux



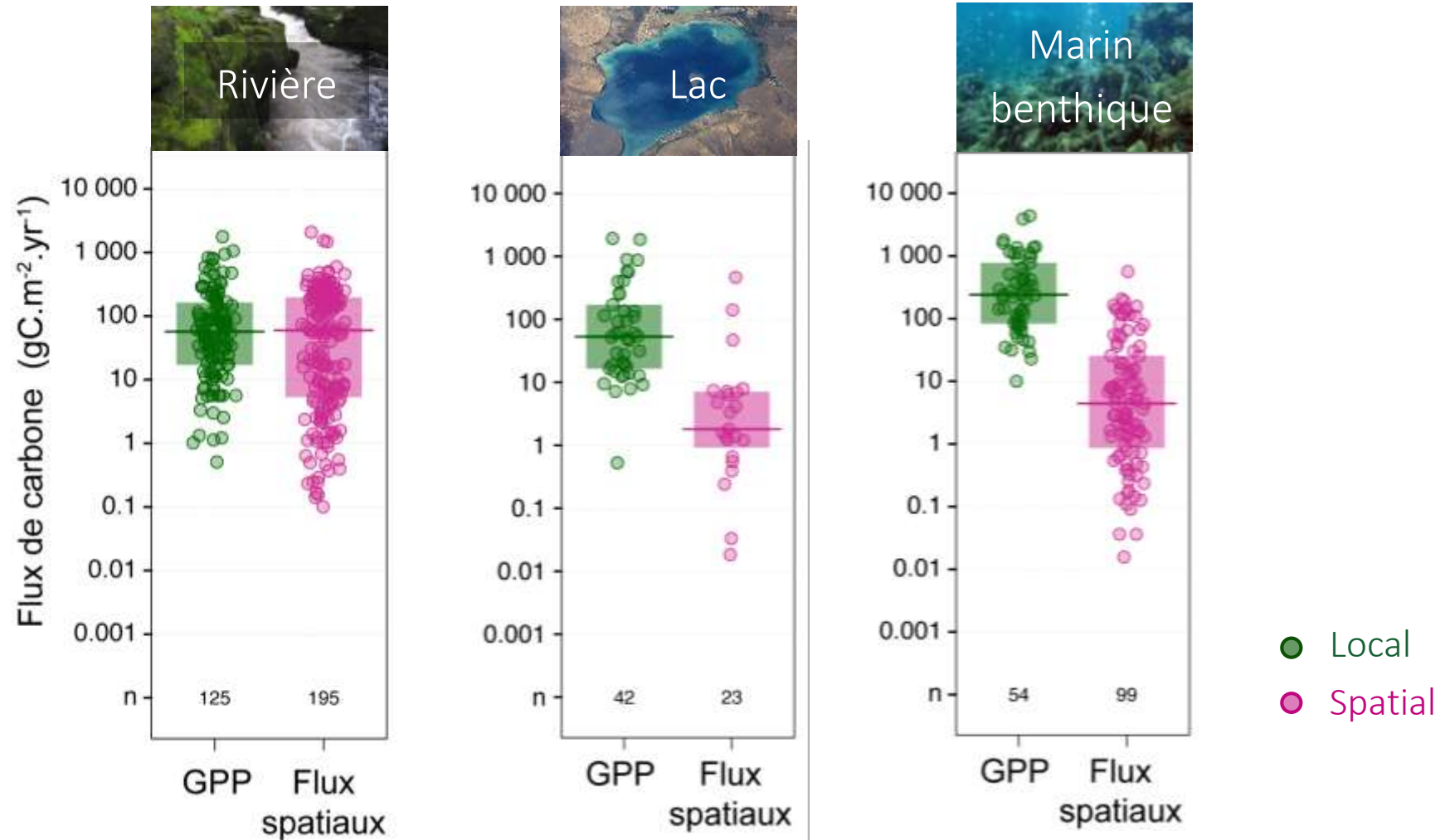
⇒ Quantitativement plus important pour aquatique que Terrestre

⇒ Mais varie en fonction des contraintes à la productivité locale

Quels méta-écosystèmes empiriques ?

Aquatique

Comparaison avec les flux locaux



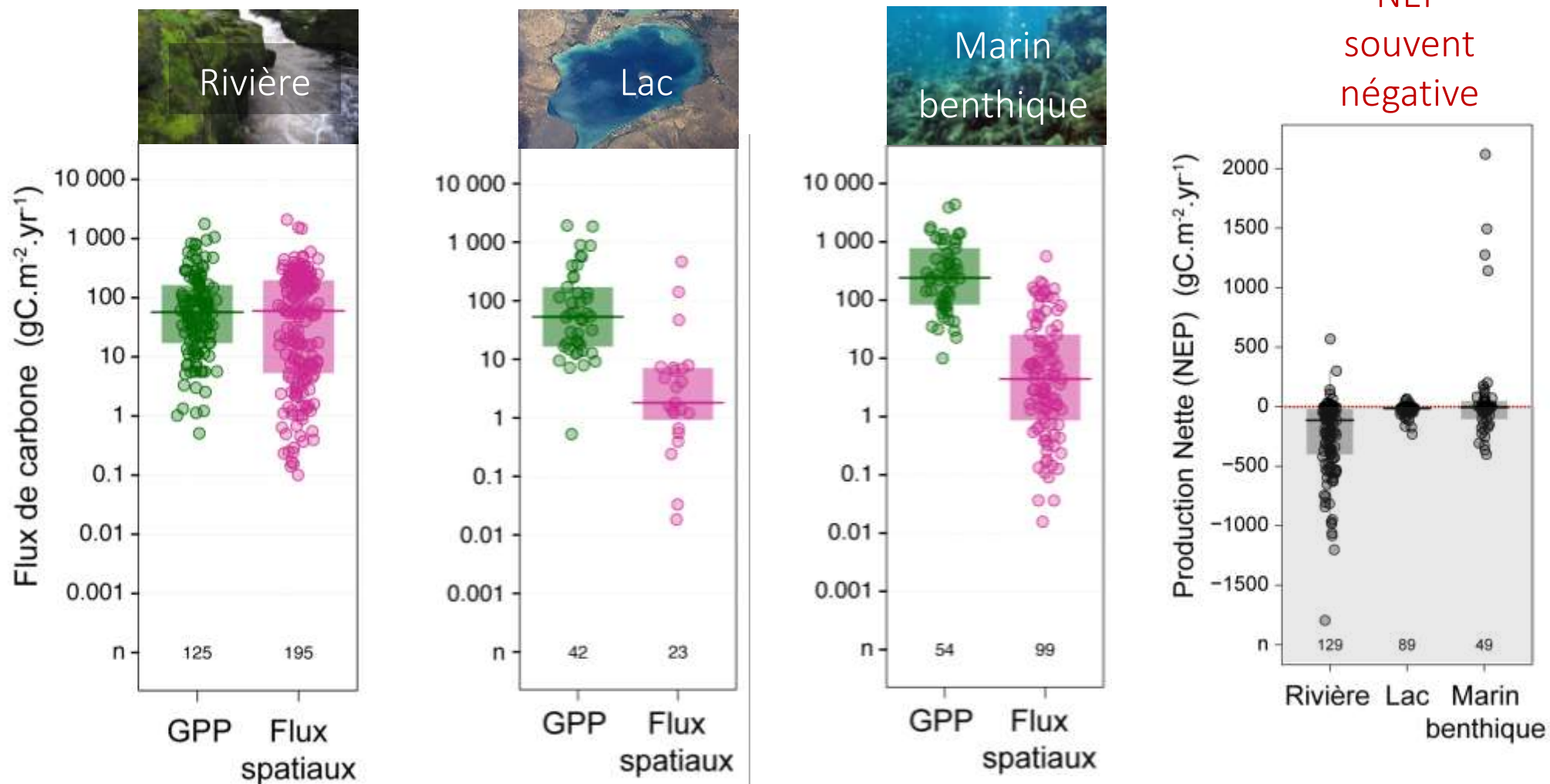
⇒ Quantitativement plus important pour aquatique que Terrestre

⇒ Mais varie en fonction des contraintes à la productivité locale

Quels méta-écosystèmes empiriques ?

Aquatique

Comparaison avec les flux locaux

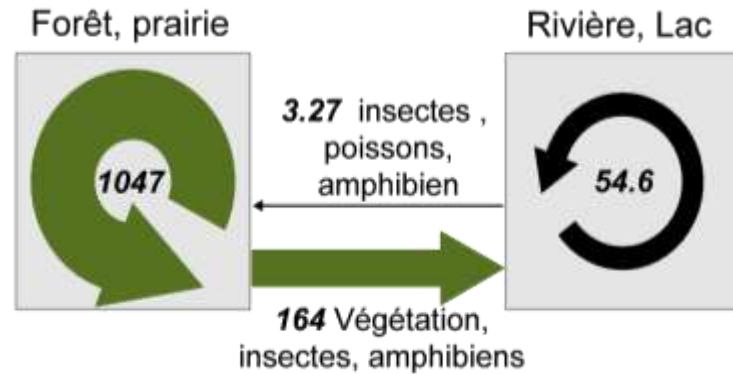


- ⇒ Quantitativement plus important pour aquatique que Terrestre
- ⇒ Mais varie en fonction des contraintes à la productivité locale

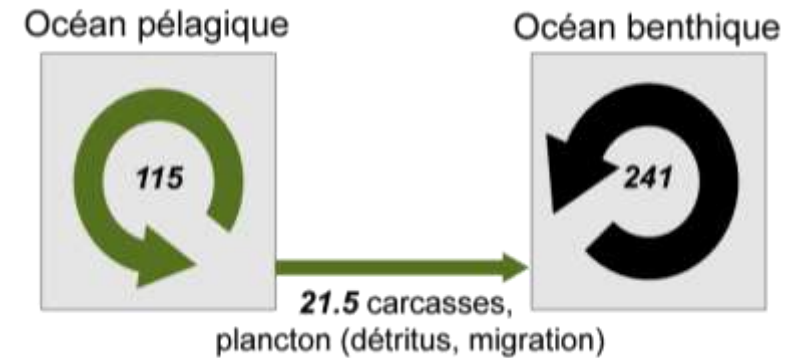
NEP = production - respiration

Quels méta-écosystèmes empiriques ?

Couplage terrestre-eau douce



Couplage pélagique-benthique

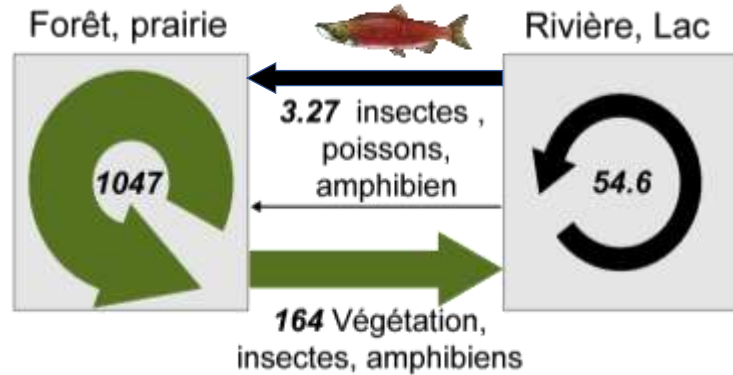


(valeurs médianes en $\text{gC.m}^{-2}.\text{yr}^{-1}$)

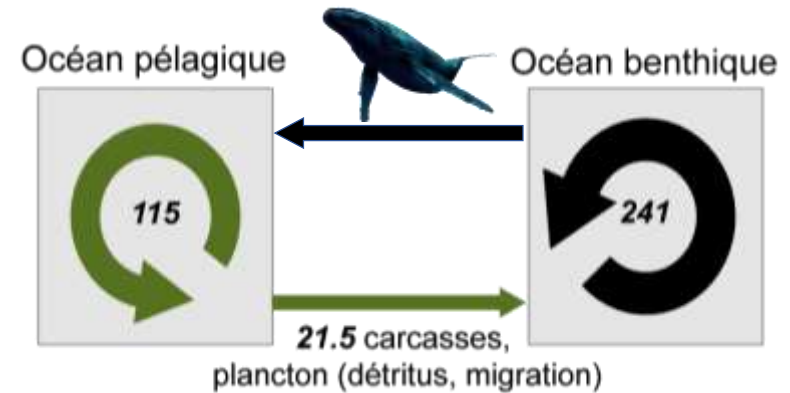
⇒ Les couplages par les flux de carbone sont unidirectionels

Quels méta-écosystèmes empiriques ?

Couplage terrestre-eau douce



Couplage pélagique-benthique



(valeurs médianes en $\text{gC.m}^{-2}.\text{yr}^{-1}$)

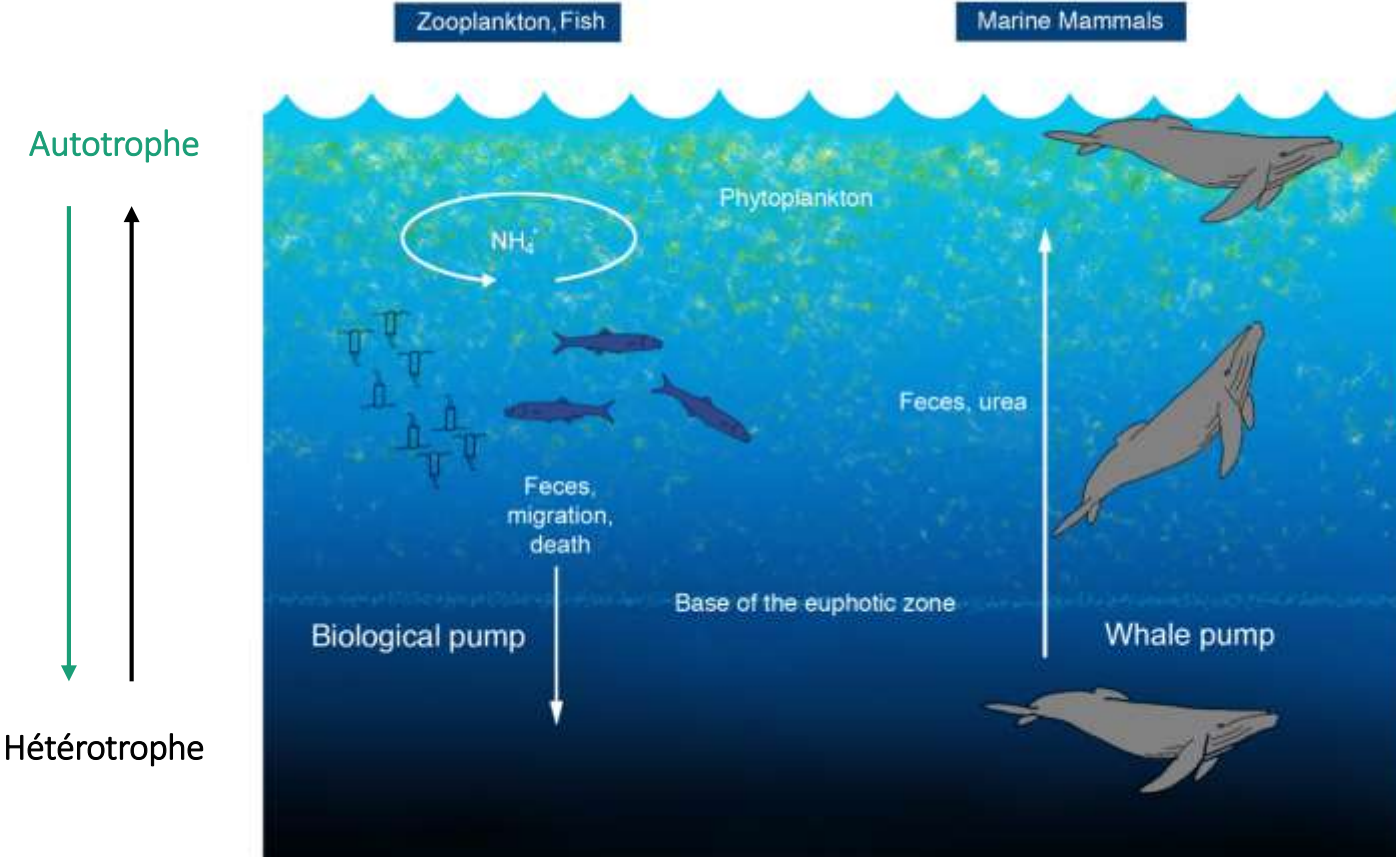
⇒ Les couplages par les flux de carbone sont unidirectionnels

⇒ Quid des flux de nutriments ? **Dans l'autre sens: transports actifs**

Asymétrie stœchiométrique des flux entre systèmes autotrophe et hétérotrophe

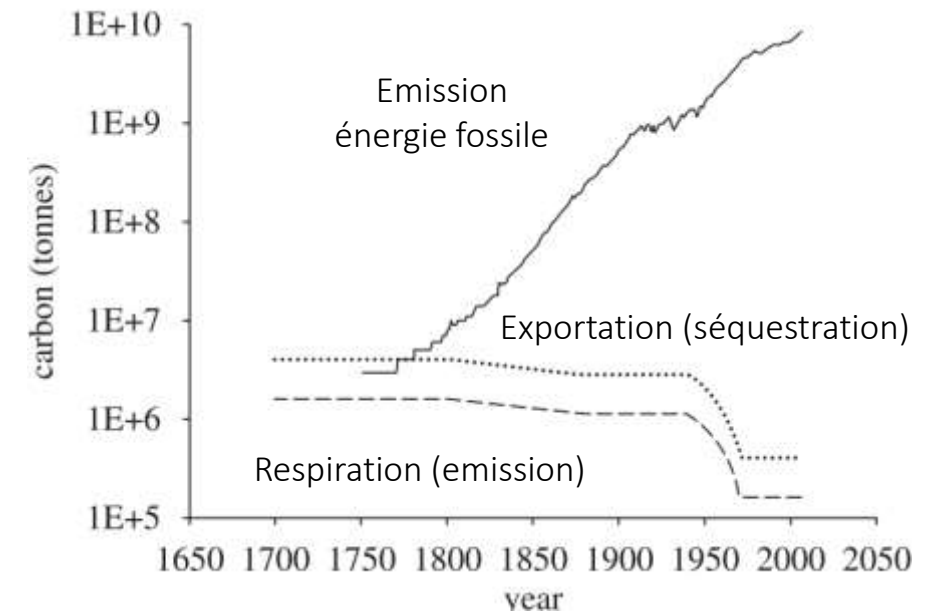
La « Pompe baleine »

benthique → pélagique



Roman and McCarthy 2010, PloS One

Effet des cachalots dans le cycle du carbone
(fèces riches en fer)



Lavery et al. 2010, *PRSLB*

⇒ relaxation des limitations à la production primaire (N, P, Fe)

Asymétrie stœchiométrique des flux entre systèmes autotrophe et hétérotrophe

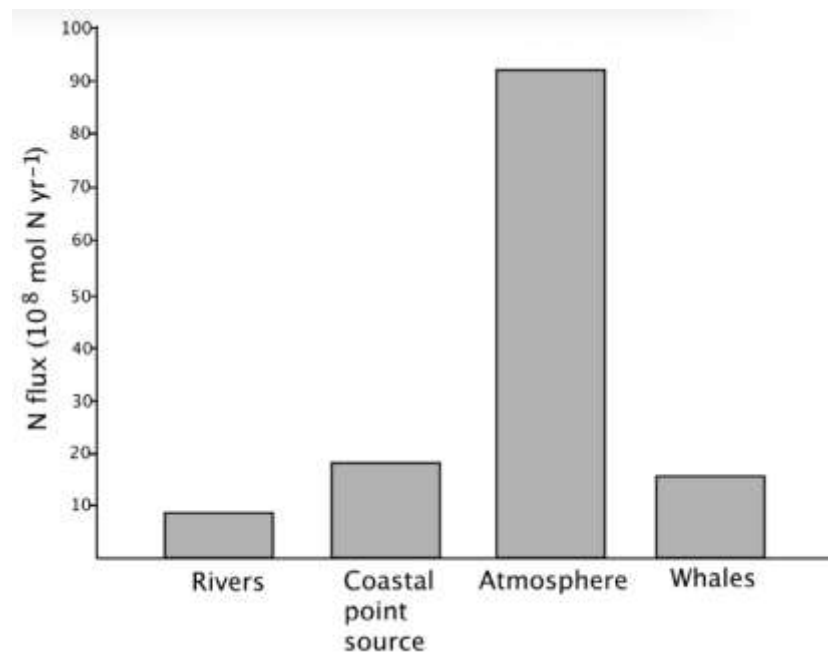
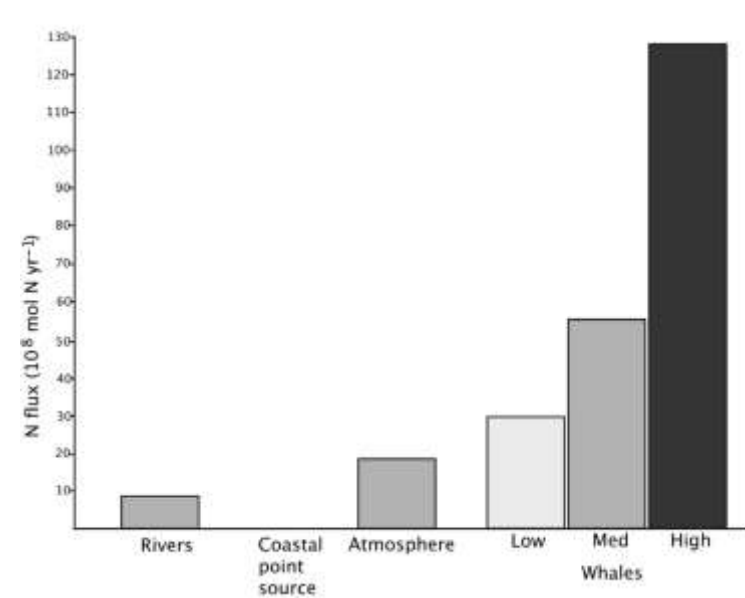
La « Pompe baleine », qui ralentit avec l'exploitation humaine

benthique → pélagique

Flux d'azote dans le golf du Maine

Avant la pêche industrielle

Après la pêche industrielle



Roman and McCarthy 2010, PloS One

Déclin des baleines de 66% à 99%
des effectifs selon les espèces



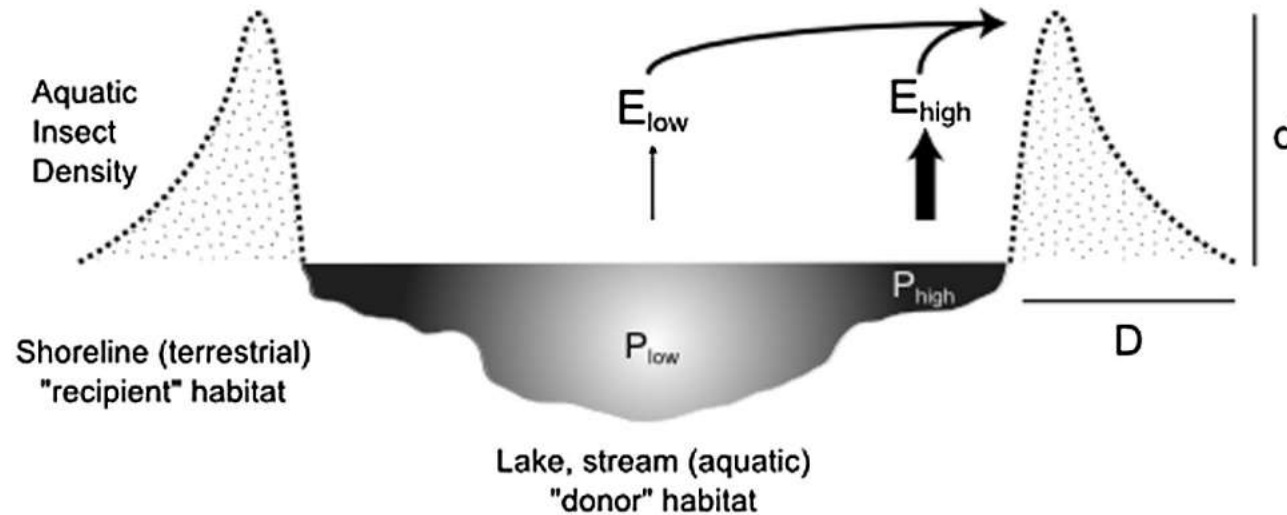
Doughty et al. 2015, PNAS

Asymétrie stœchiométrique des flux entre systèmes autotrophe et hétérotrophe

Emergence d'insectes

aquatique → terrestre

Lac Myvatyn de 2008 à 2011, entre 4 et 100 kg d'insectes déposés par m² et par an, dans les 50m



Dreyer and Gratton 2014, *Biological Control*

Dreyer et al. 2015, *Ecology*

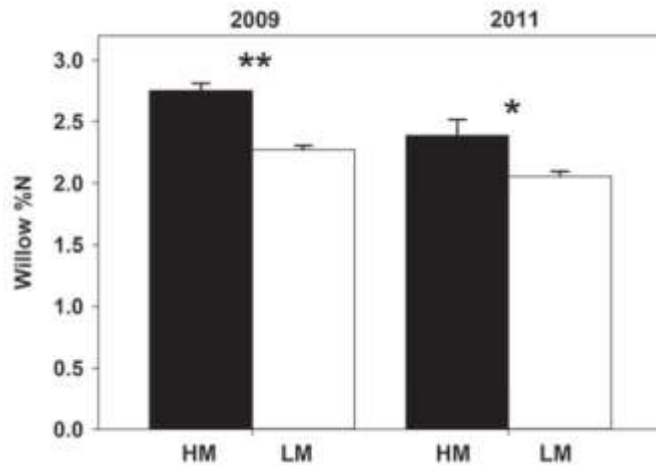
Asymétrie stœchiométrique des flux entre systèmes autotrophe et hétérotrophe

Emergence d'insectes

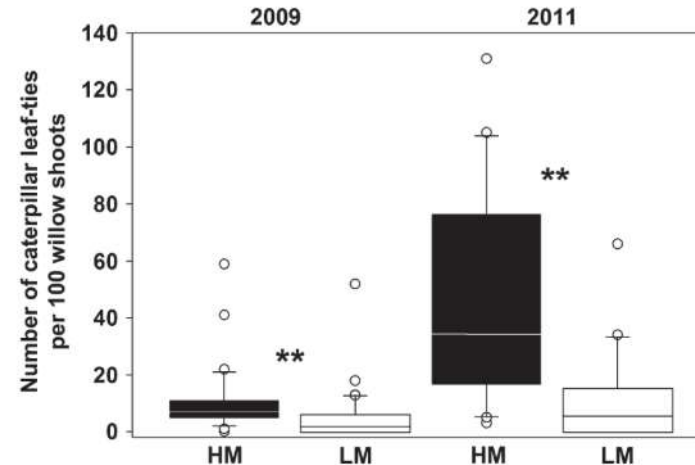
aquatique → terrestre

Des lacs en Islande, Lac Myvatyn (HM), et à 3 km de distance Lac Másvatn et lac Helluvadstjörn (LM)

% d'azote
des feuilles de saule



abondance de chenilles
Hydromena furcata



Bultman et al. 2014, *Ecological Entomology*



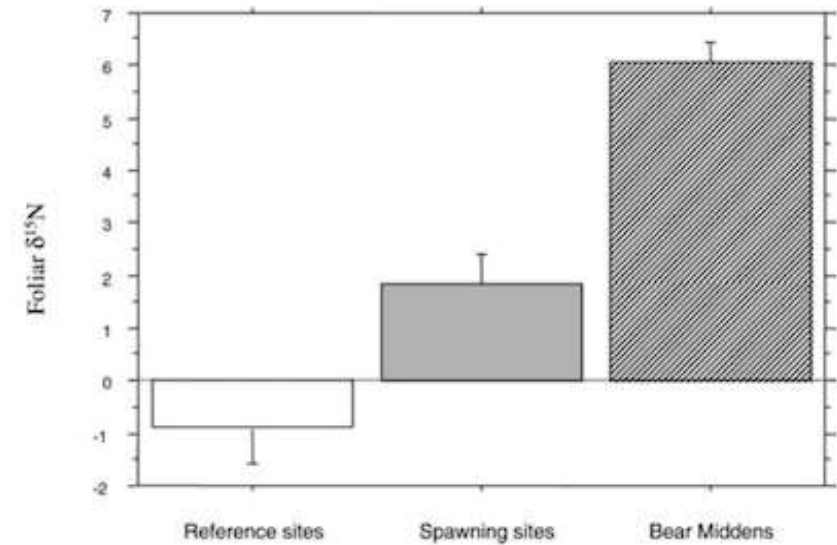
© David Hoekman

⇒ Les flux de ressources peuvent percoler dans les chaînes trophiques

Asymétrie stœchiométrique des flux entre systèmes autotrophe et hétérotrophe

Poissons anadromes → flux riches en N et P

aquatique → terrestre

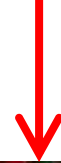


Asymétrie stœchiométrique des flux entre systèmes autotrophe et hétérotrophe

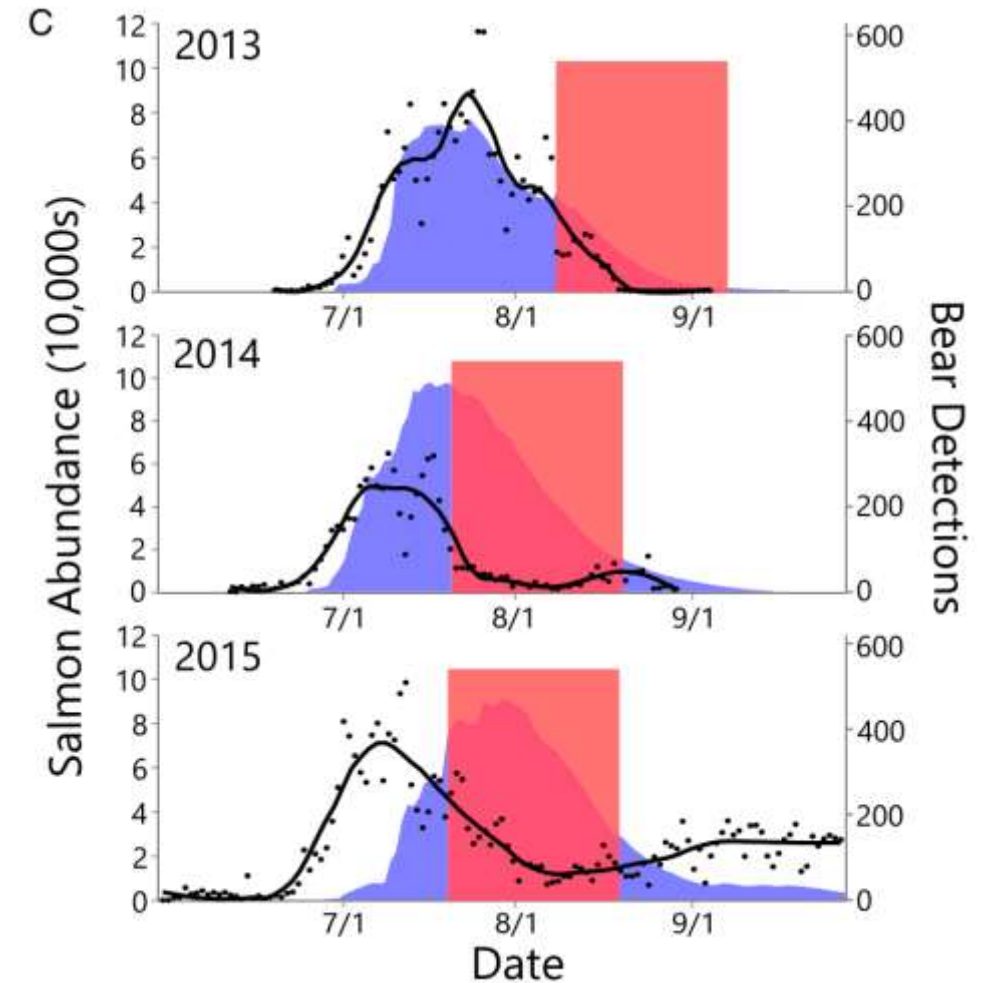
Poissons anadromes → flux riches en N et P

aquatique → terrestre

Des flux sensibles aux perturbations



Deacy et al. 2017, *PNAS*



Changement de comportement des ours Kodiak en réponse à la phénologie => perte du flux

Asymétrie stœchiométrique des flux entre systèmes autotrophe et hétérotrophe

Poissons anadromes → flux riches en N et P

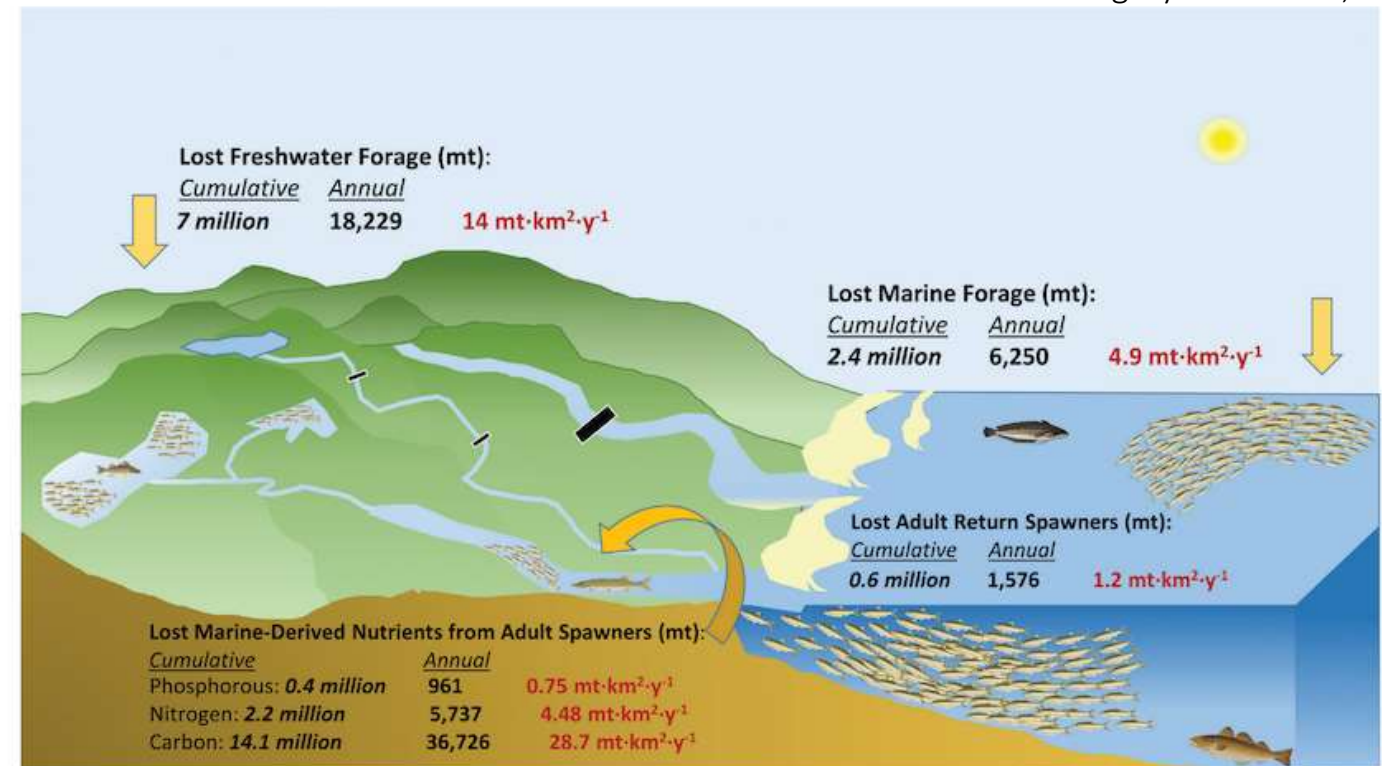
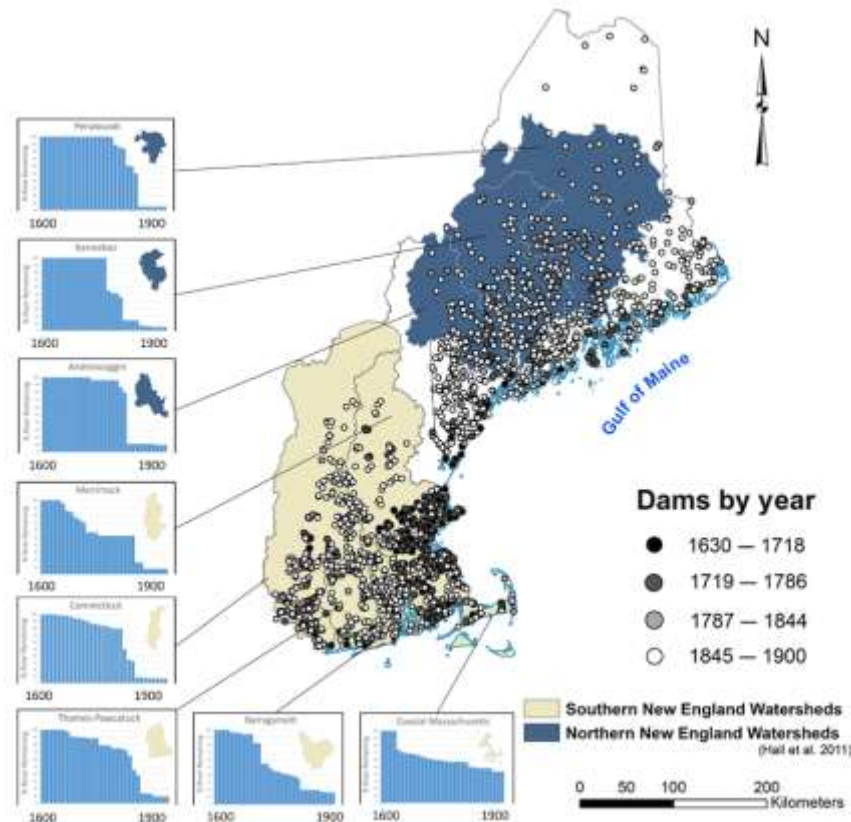
aquatique → terrestre

Barrages → frein aux migrations de poissons

Pertes de nutriments et de productions de harengs dus aux barrages en Nouvelle-Angleterre entre 1630 et 2014

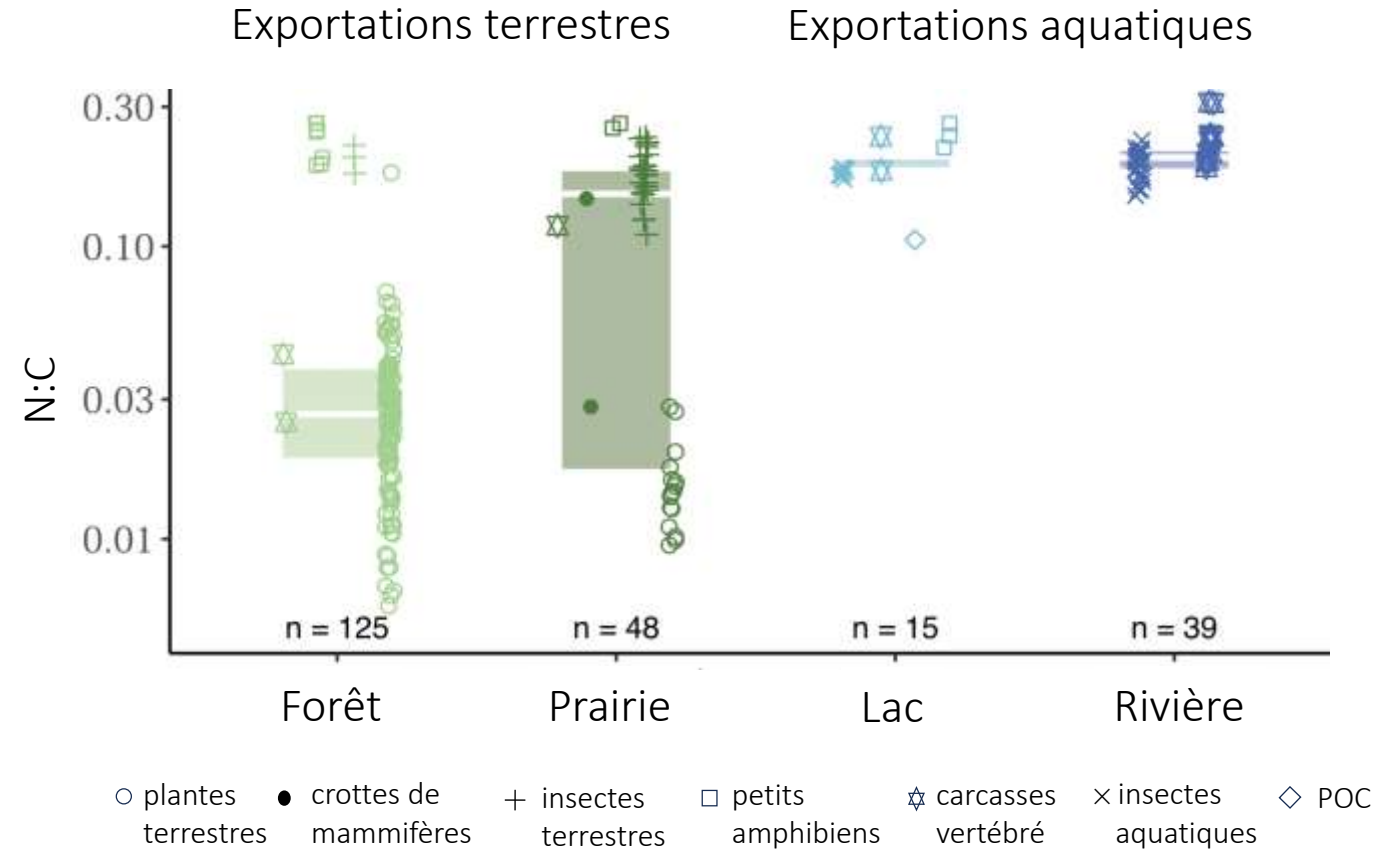
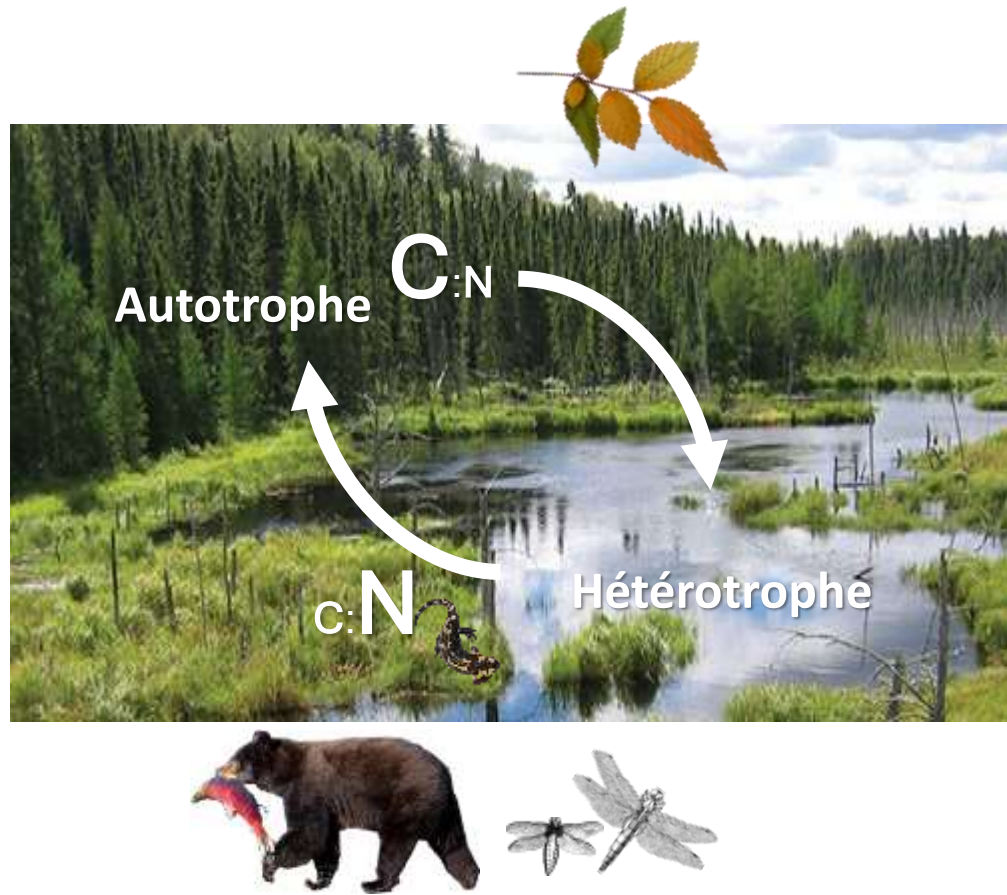
Estimation globale Nord pacific:
perte de 96% du transport de P par
les espèces anadromes

Doughty et al. 2015, PNAS



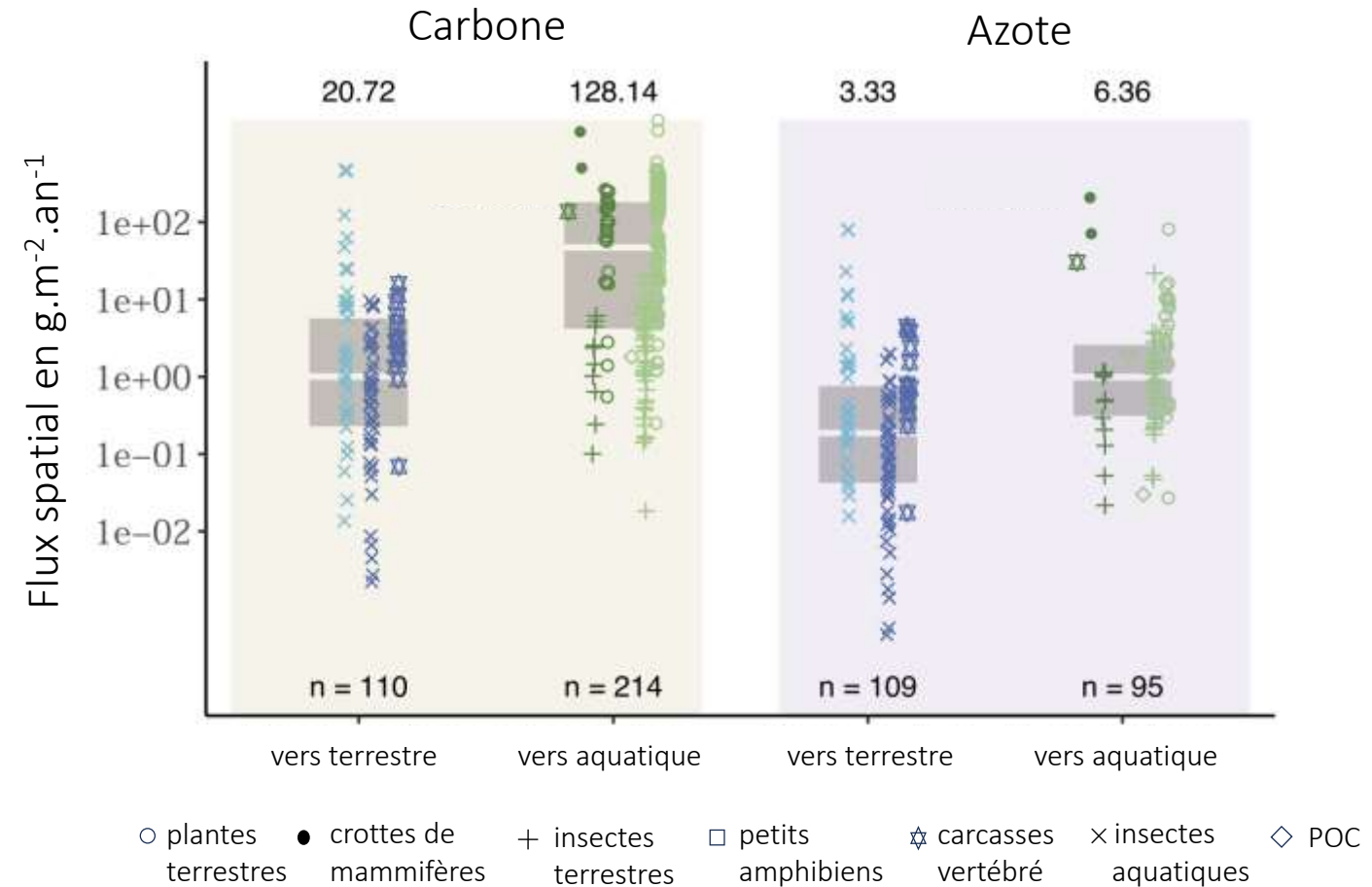
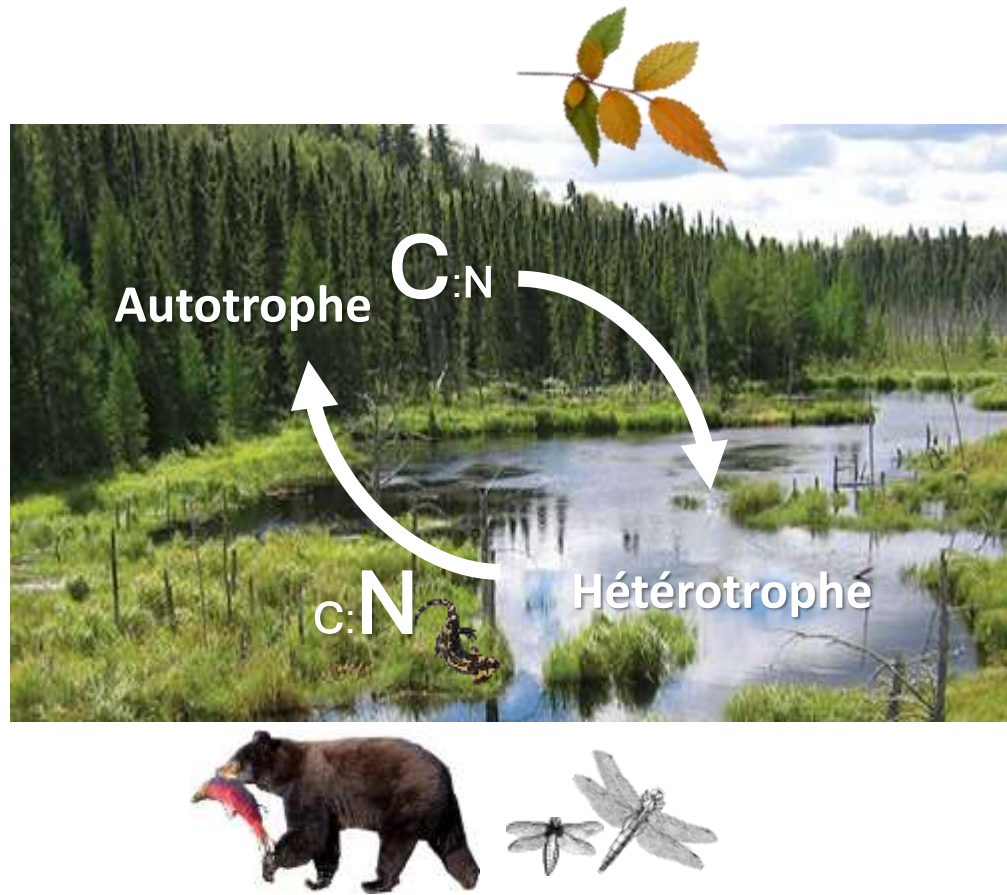
Mattocks et al. 2017 *Biosciences*, Hall et al. 2011 *Landscape Ecology*

Asymétrie stœchiométrique des flux entre systèmes autotrophe et hétérotrophe



Les exportations aquatiques sont en général plus riches en azote

Asymétrie stœchiométrique des flux entre systèmes autotrophe et hétérotrophe



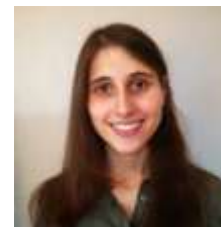
Les exportations aquatiques sont en général plus riches en azote

Les exportations d'azote sont du même ordre de grandeur dans les deux sens

Hypothèse: ses échanges relâchent les limitations locales et améliore la productivité globale

Les spatiaux flux de ressource peuvent-ils améliorer la productivité en relâchant les limitations locales ?

Une expérience avec des protistes



Daphné Belhassen

Un modèle stœchiométrique de méta-écosystème



Elisa Thébault



Gérard Lacroix



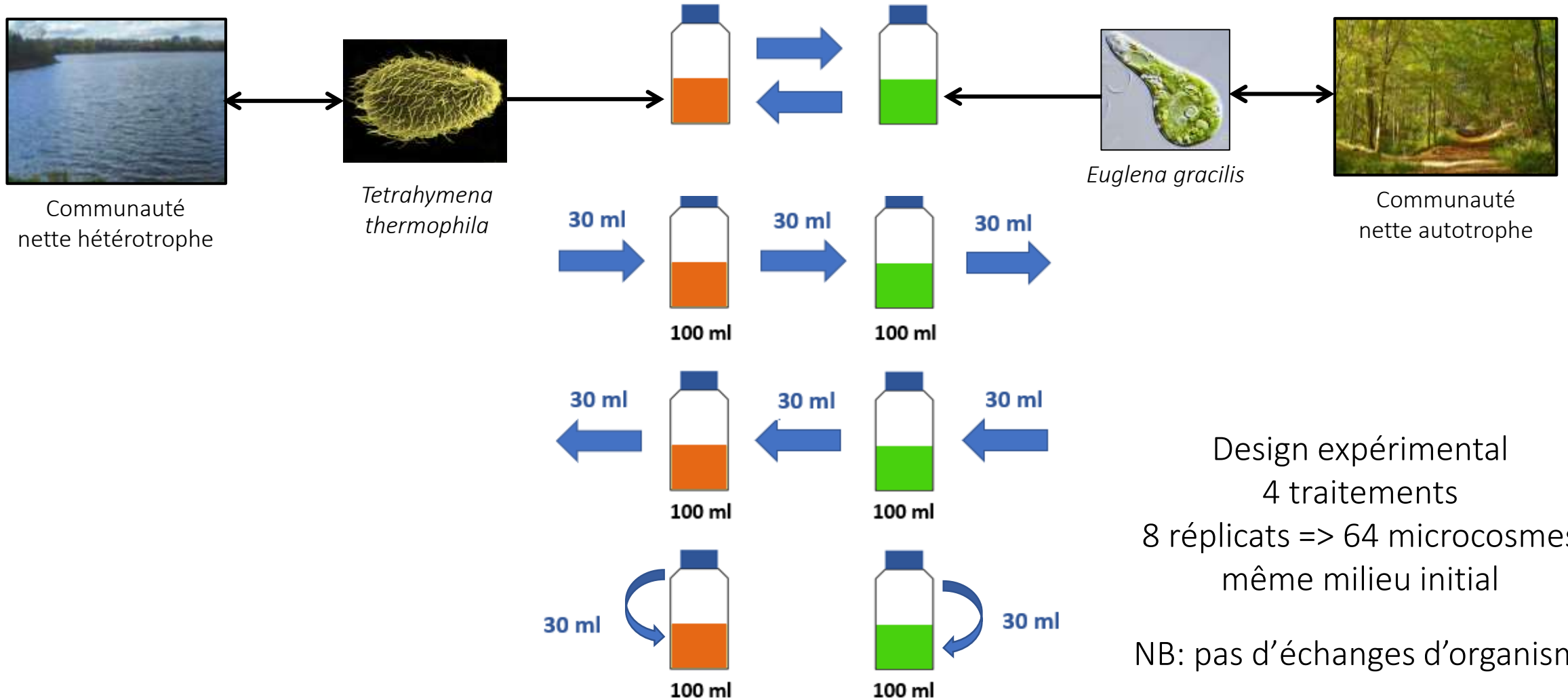
Benoît Pichon

Les flux de ressource entre écosystèmes autotrophes et hétérotrophes peuvent-ils améliorer la productivité en relâchant les limitations locales ?



Daphné Belhassen

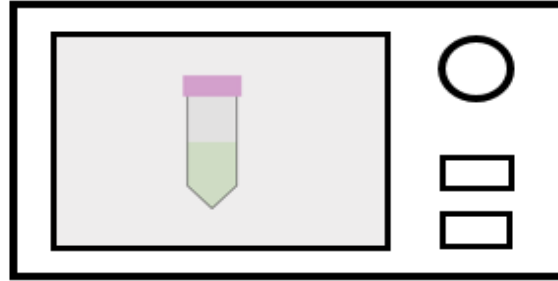
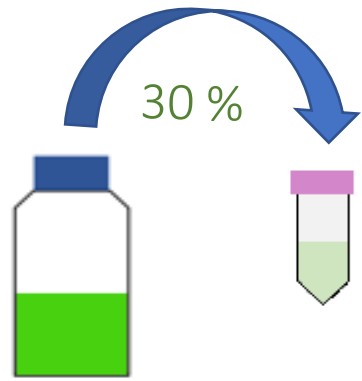
Expérience en microcosme



Les flux de ressource entre écosystèmes autotrophes et hétérotrophes peuvent-ils améliorer la productivité en relâchant les limitations locales ?

Procédure de flux

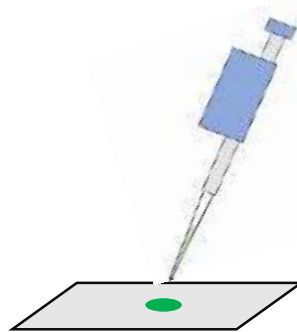
Deux fois par semaine - Pendant 3 semaines



Dépôt du prélèvement dans l'écosystème adéquat

Mesure des densités par volume

Vidéos de 6s d'échantillons



t1



t2



t3



t4



t5



t6



t7



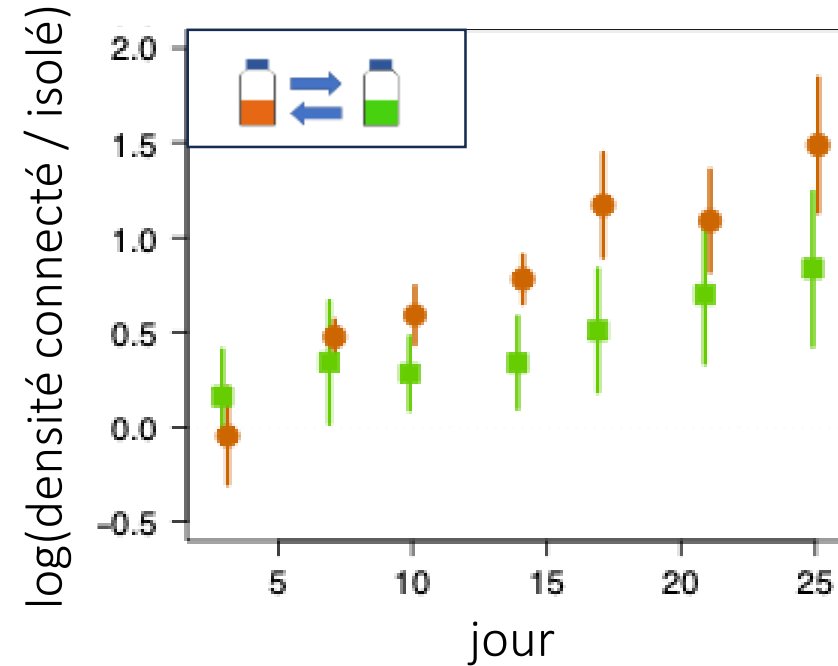
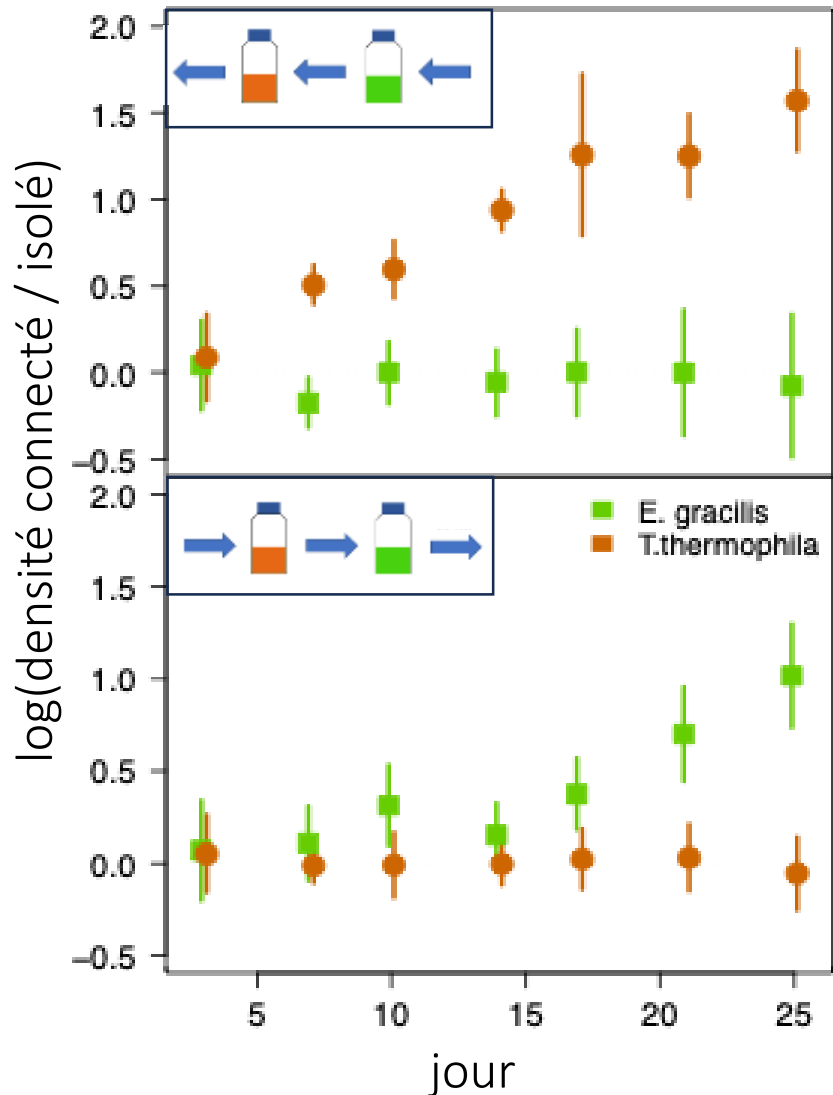
Semaine 0

Semaine 1

Semaine 2

Semaine 3

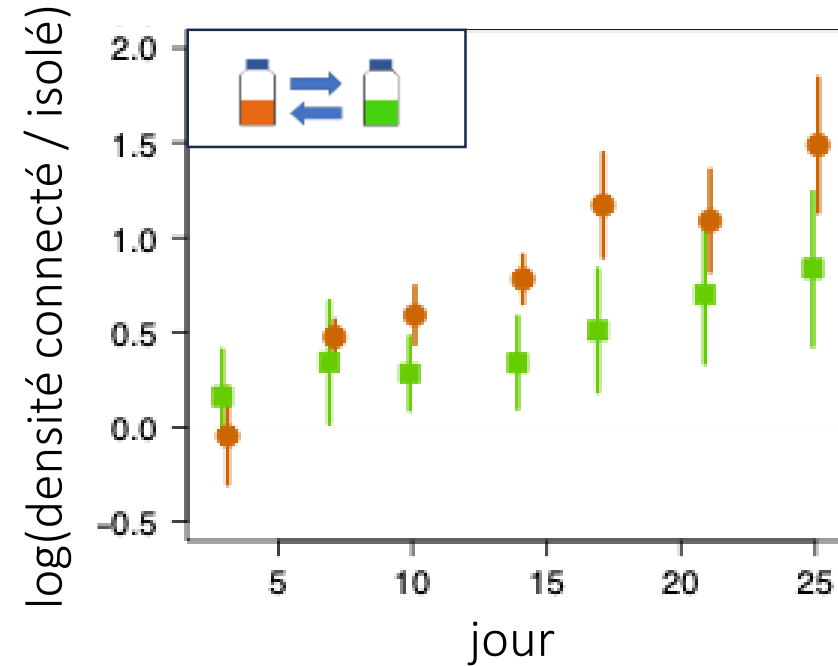
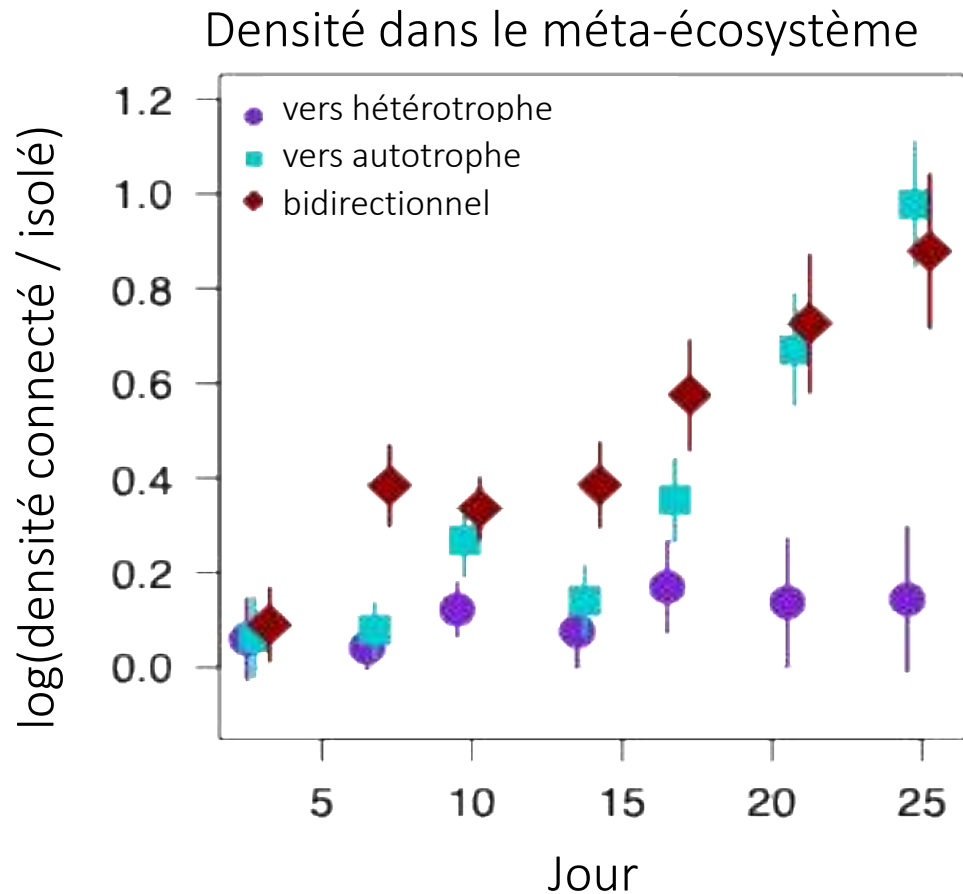
Les flux de ressource entre écosystèmes autotrophes et hétérotrophes peuvent-ils améliorer la productivité en relâchant les limitations locales ?



Les flux venant de l'autre écosystème relâchent la limitation et améliorent la productivité localement:

- C labile de la photosynthèse boost les hétérotrophes
- Milieu hétérotrophe relativement plus riche en nutriments boost les autotrophes

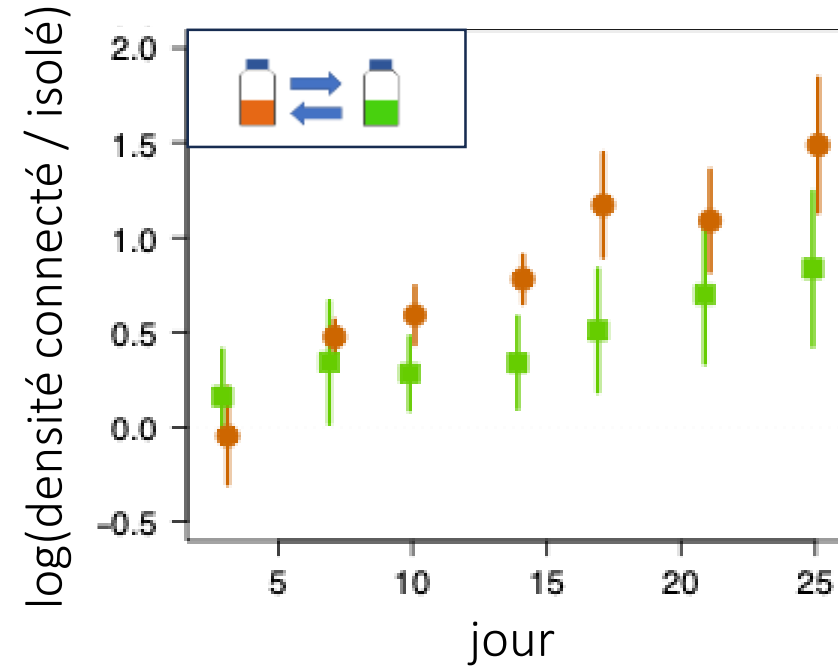
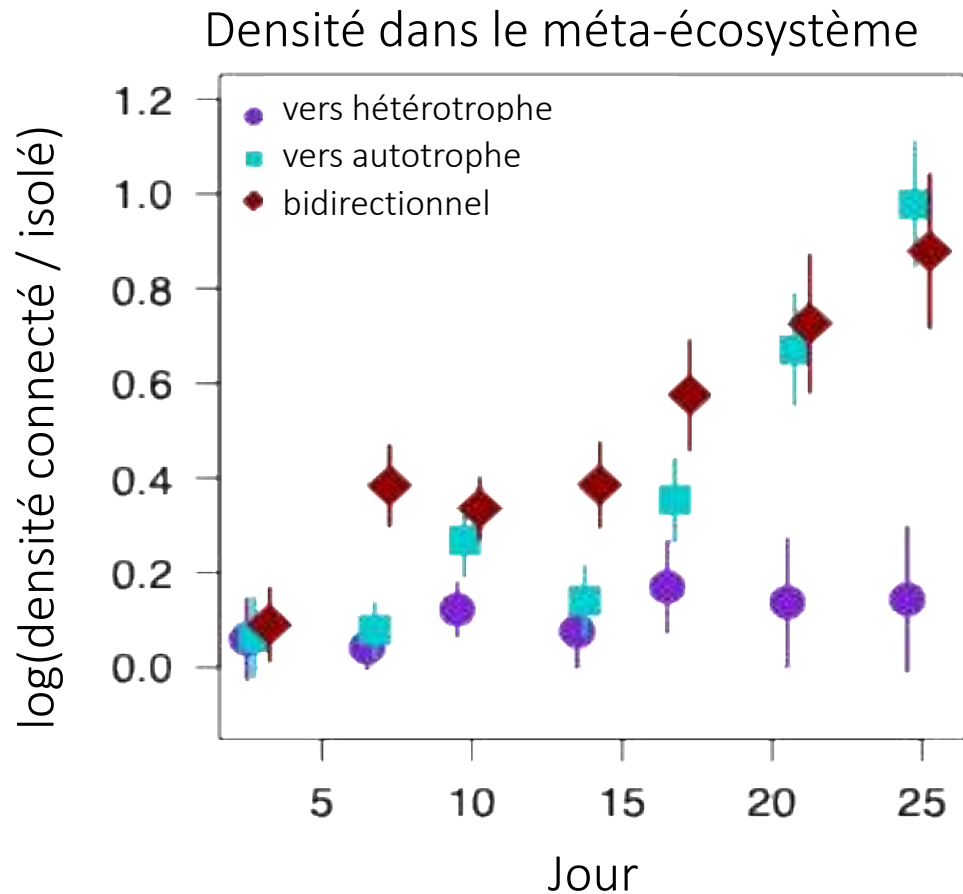
Les flux de ressource entre écosystèmes autotrophes et hétérotrophes peuvent-ils améliorer la productivité en relâchant les limitations locales ?



Les flux venant de l'autre écosystème relâchent la limitation et améliorent la productivité localement:

- C labile de la photosynthèse boost les hétérotrophes
- Milieu hétérotrophe relativement plus riche en nutriments boost les autotrophes

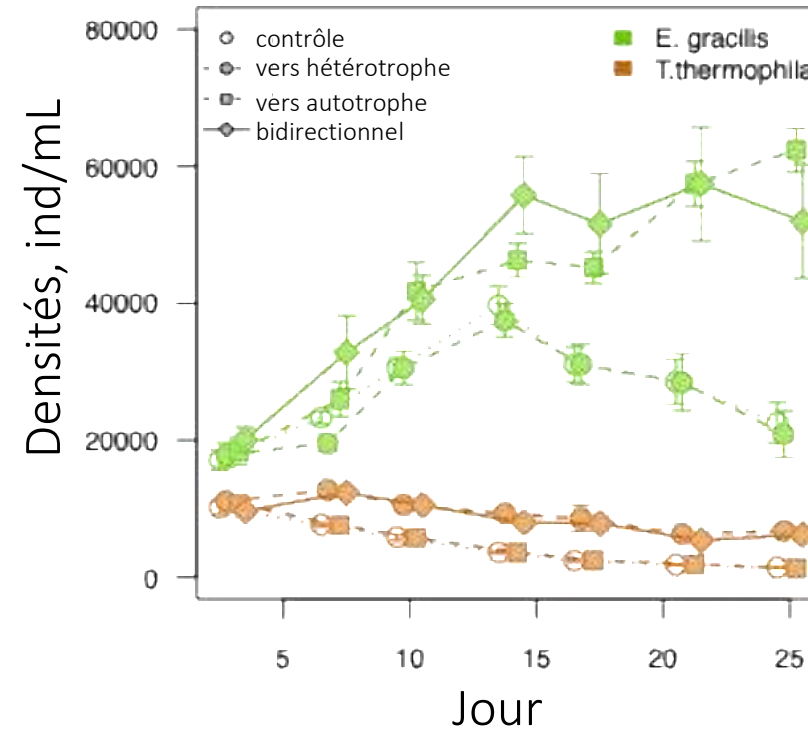
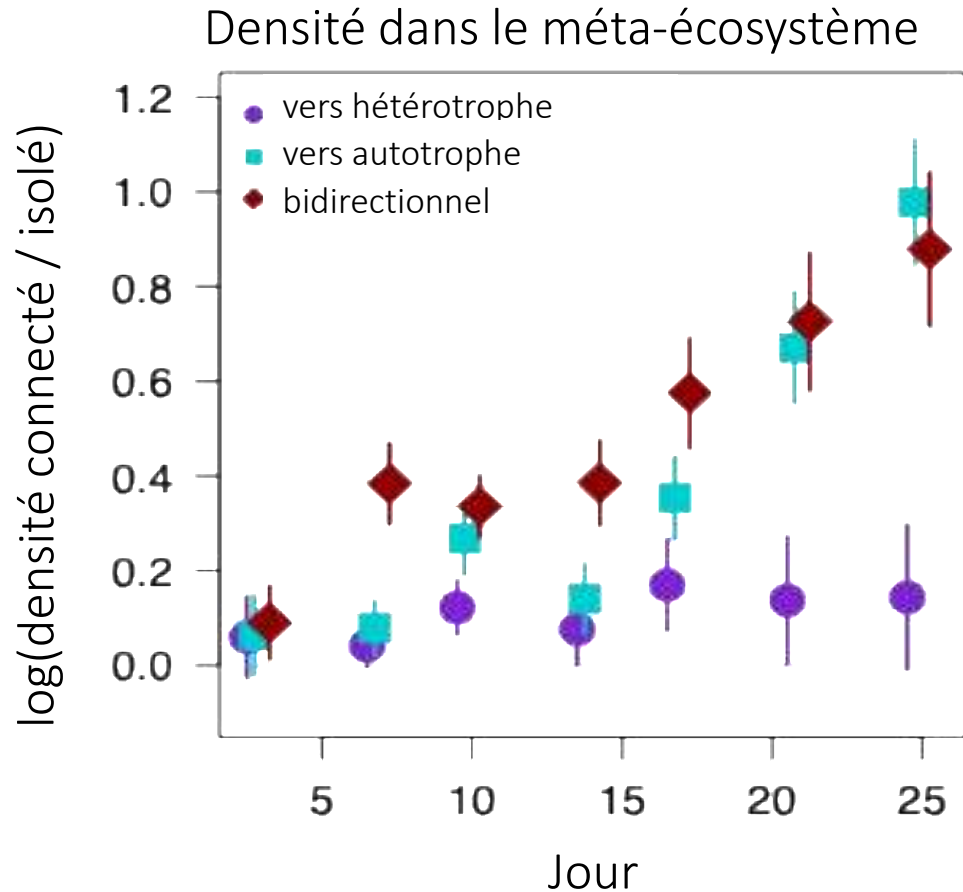
Les flux de ressource entre écosystèmes autotrophes et hétérotrophes peuvent-ils améliorer la productivité en relâchant les limitations locales ?



Les flux venant de l'autre écosystème relâchent la limitation et améliorent la productivité localement

Mais pas d'effet synergique => pas de feedback spatial

Les flux de ressource entre écosystèmes autotrophes et hétérotrophes peuvent-ils améliorer la productivité en relâchant les limitations locales ?

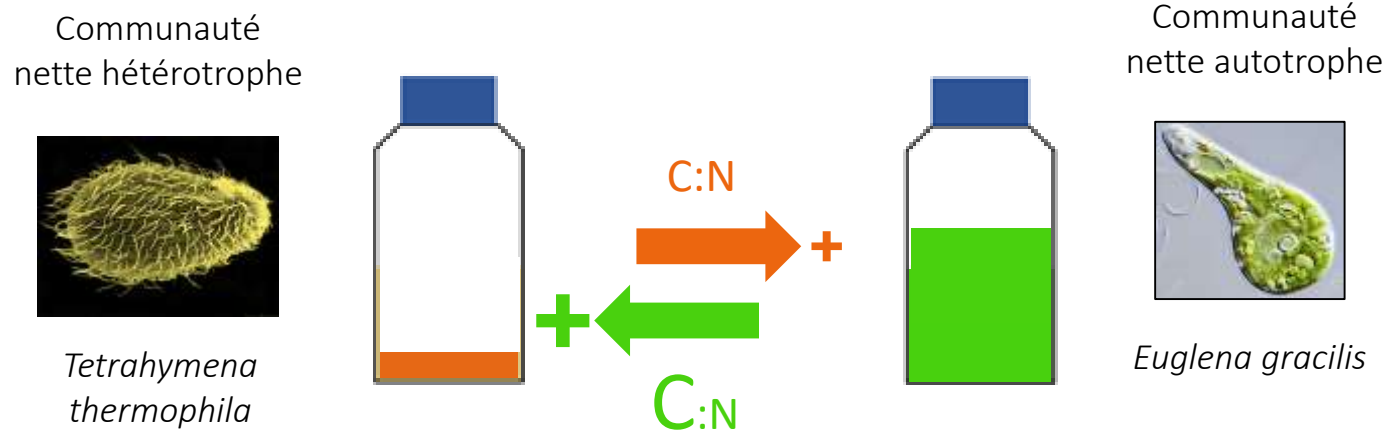


Les flux venant de l'autre écosystème relâchent la limitation et améliorent la productivité localement

Mais pas d'effet synergique => pas de feedback spatial

L'écosystème le plus productif domine les effets

Les flux de ressource entre écosystèmes autotrophes et hétérotrophes peuvent-ils améliorer la productivité en relâchant les limitations locales ?



Le relâchement des limitations locales n'aboutit pas forcément à une meilleure productivité globale:

Quand l'effet est plus fort sur les espèces en plus faibles densités la rétroaction ne se met pas en place



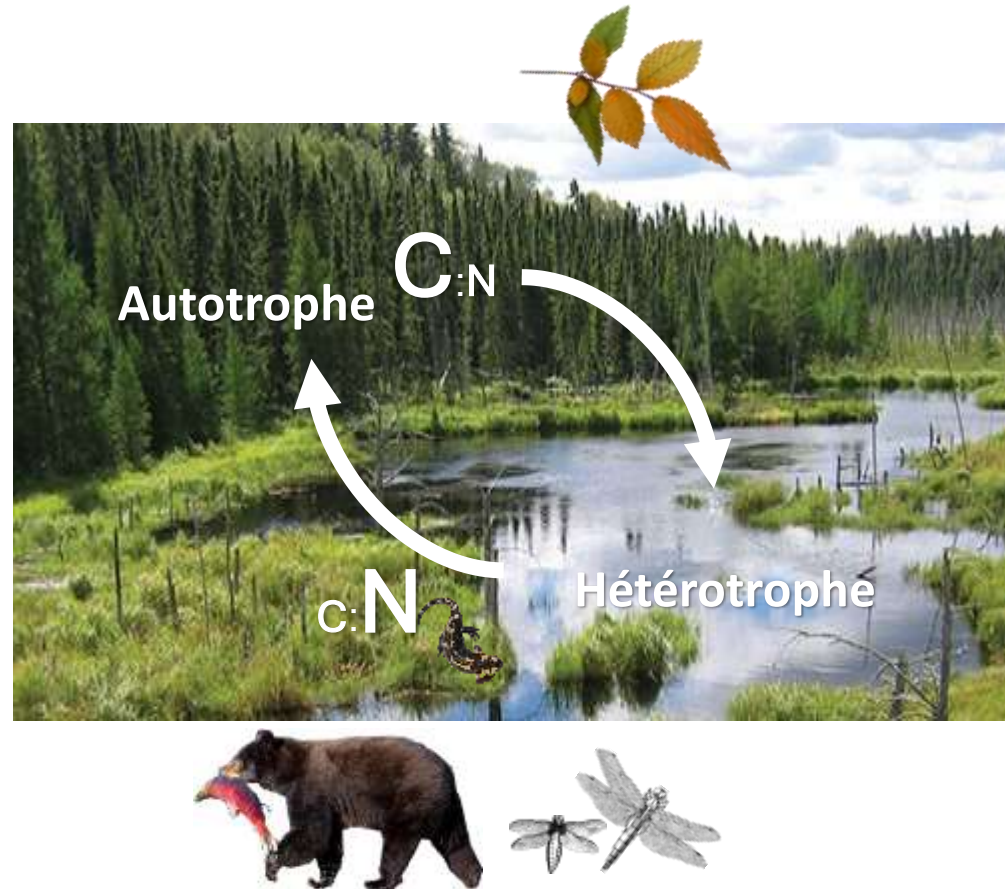
Comment l'effet méta-écosystème dépend-t-il des besoins en C, N des espèces ?

Les flux de ressource entre écosystèmes autotrophes et hétérotrophes peuvent-ils améliorer la productivité en relâchant les limitations locales ?

Modèle stœchiométrique minimaliste de méta-écosystème aquatique–terrestre



Benoît Pichon
Pichon et al. 2023
Eco Lett

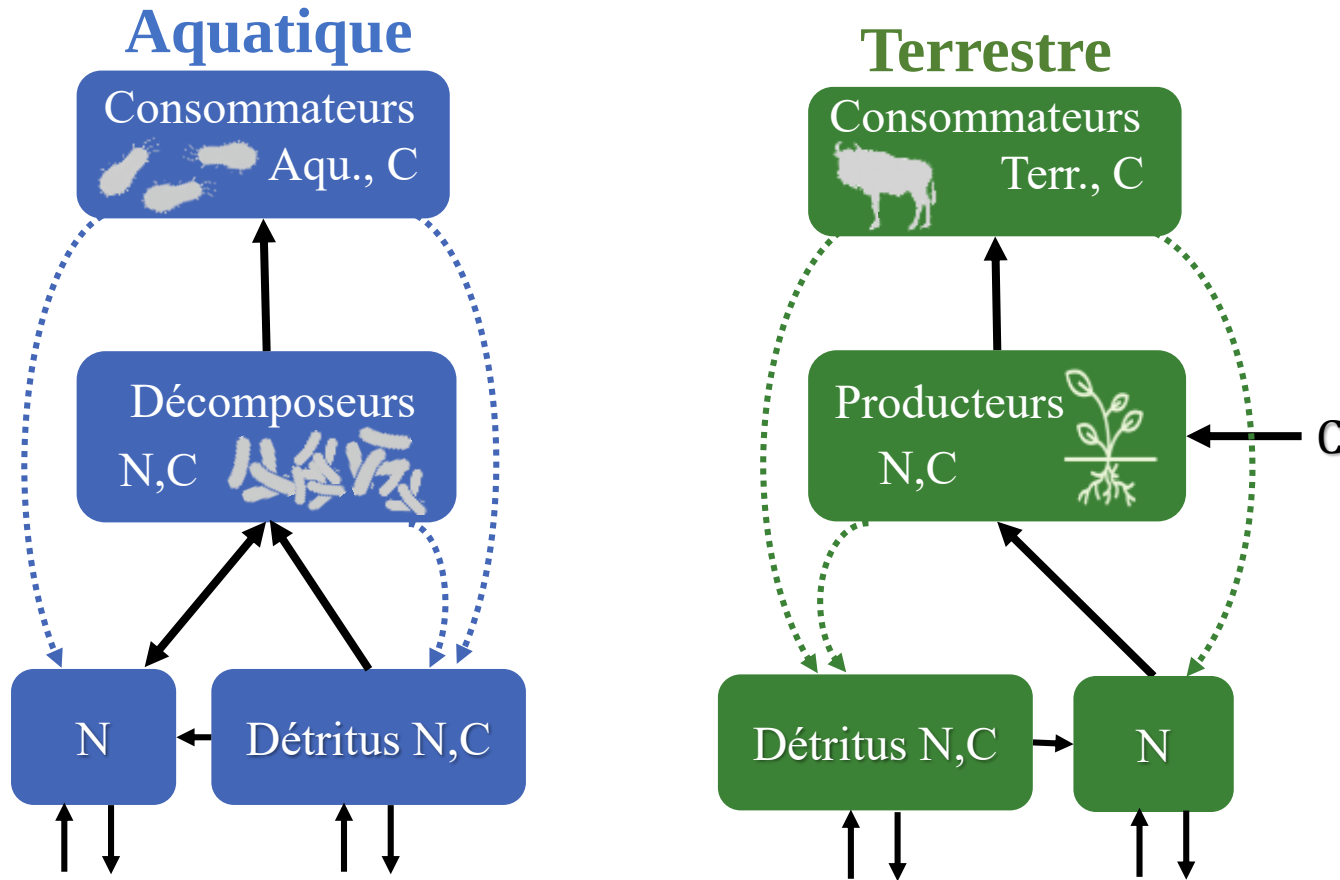


Les flux de ressource entre écosystèmes autotrophes et hétérotrophes peuvent-ils améliorer la productivité en relâchant les limitations locales ?



Benoît Pichon
Pichon et al. 2023
Eco Lett

Modèle stœchiométrique minimaliste de méta-écosystème aquatique–terrestre



Stocks d'azote inorganique N, et detritus (N, C) avec minéralisation de l'azote

Espèces basales:

- décomposeurs aquatiques (C ou N lim)
- Producteurs terrestres (N lim)

Consommateurs excrètent selon mismatch

Production de detritus :

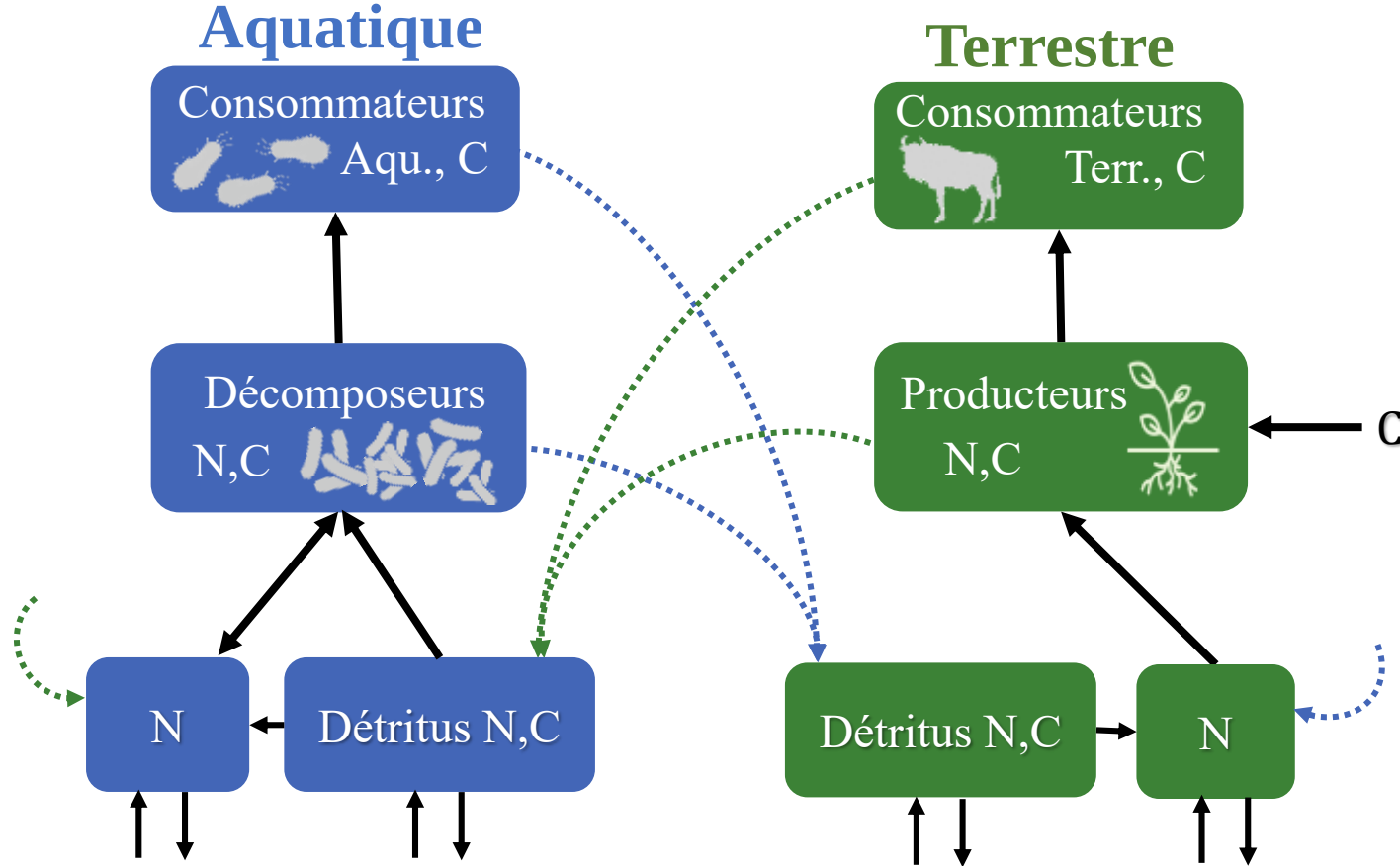
- Recyclés localement ($\Delta = 0$)

Les flux de ressource entre écosystèmes autotrophes et hétérotrophes peuvent-ils améliorer la productivité en relâchant les limitations locales ?



Benoît Pichon
Pichon et al. 2023
Eco Lett

Modèle stœchiométrique minimaliste de méta-écosystème aquatique–terrestre



Stocks d'azote inorganique N, et detritus (N, C) avec minéralisation de l'azote

Espèces basales:

- décomposeurs aquatiques (C ou N lim)
- Producteurs terrestres (N lim)

Consommateurs excrètent selon mismatch

Production de detritus :

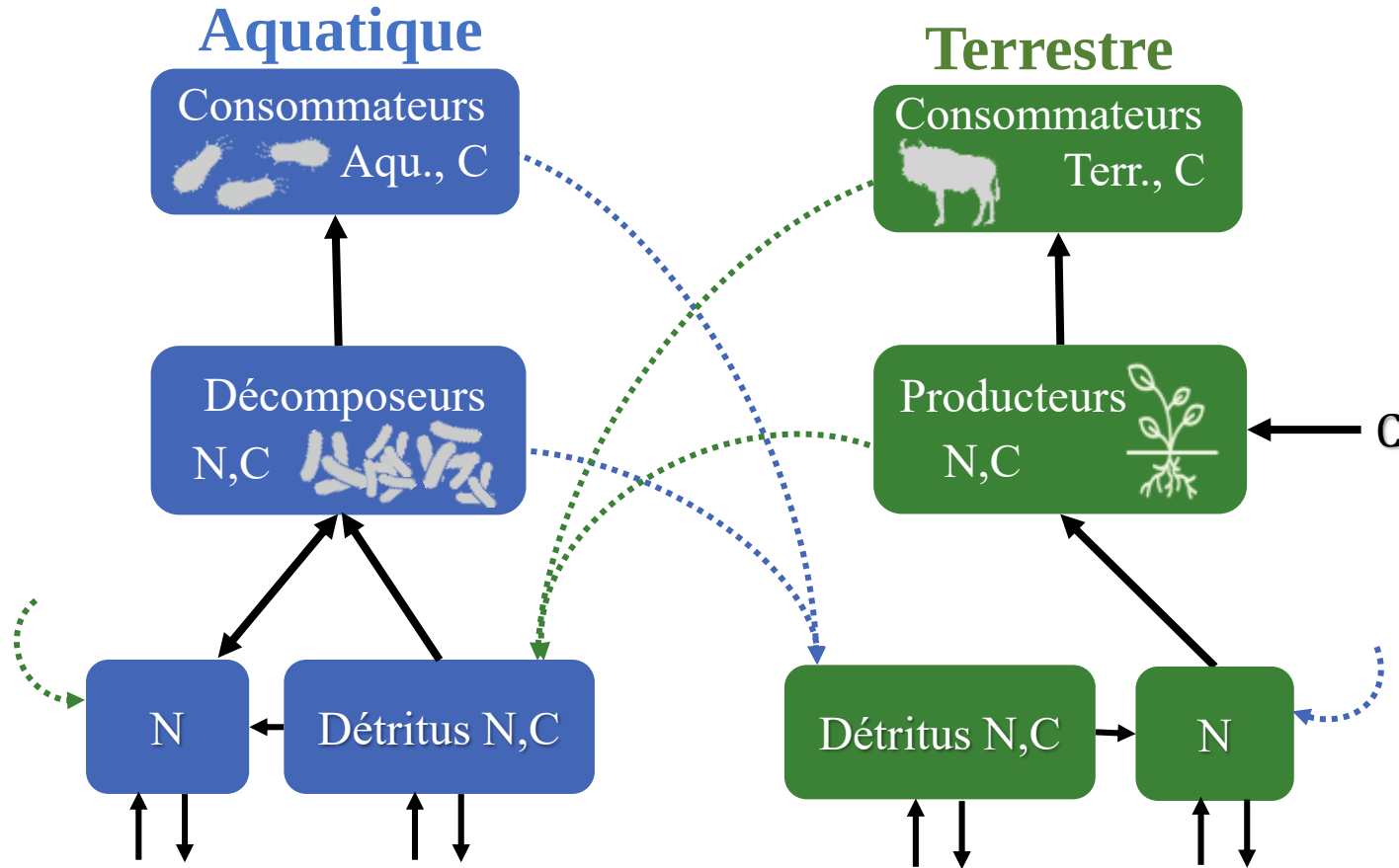
- Recyclés localement ($\Delta = 0$)
- Échangés entre les écosystèmes ($\Delta = 1$)

Les flux de ressource entre écosystèmes autotrophes et hétérotrophes peuvent-ils améliorer la productivité en relâchant les limitations locales ?



Benoît Pichon
Pichon et al. 2023
Eco Lett

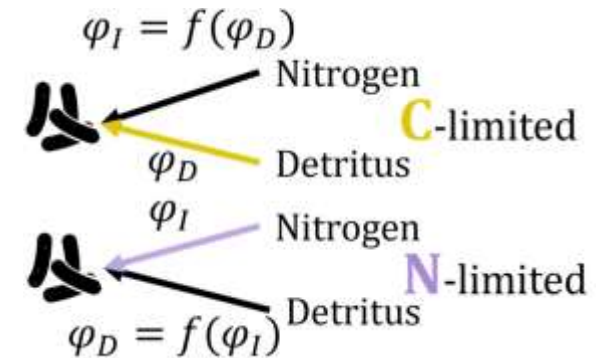
Modèle stœchiométrique minimaliste de méta-écosystème aquatique–terrestre



- Homéostasie des espèces : $\alpha_X = \frac{N_X}{C_X}$

$0.12 < \alpha_{Dec.} < 0.25$; $0.025 < \alpha_P. < 0.1$

- Décomposeurs limités par C ou N:



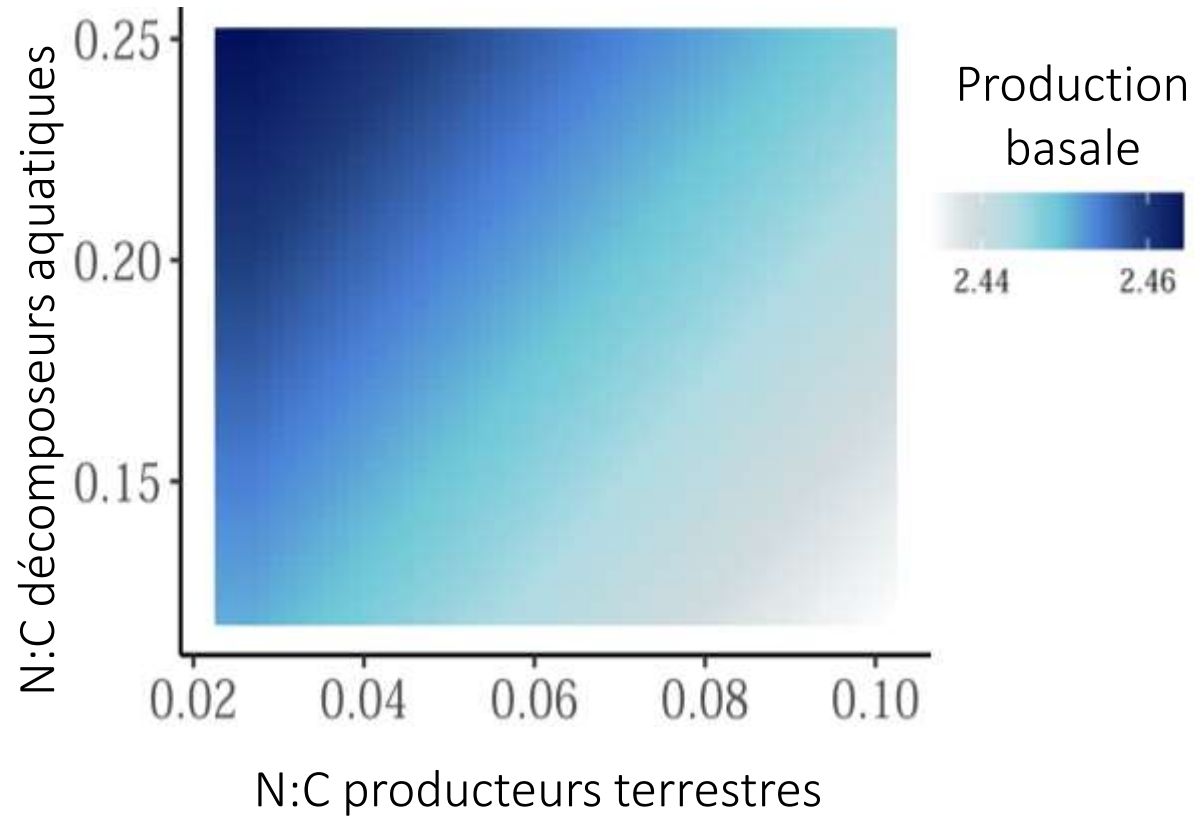
Etude de la production basale dans les cas C et N limitant pour les décomposeurs

Cas des décomposeurs aquatiques limités **par le carbone**

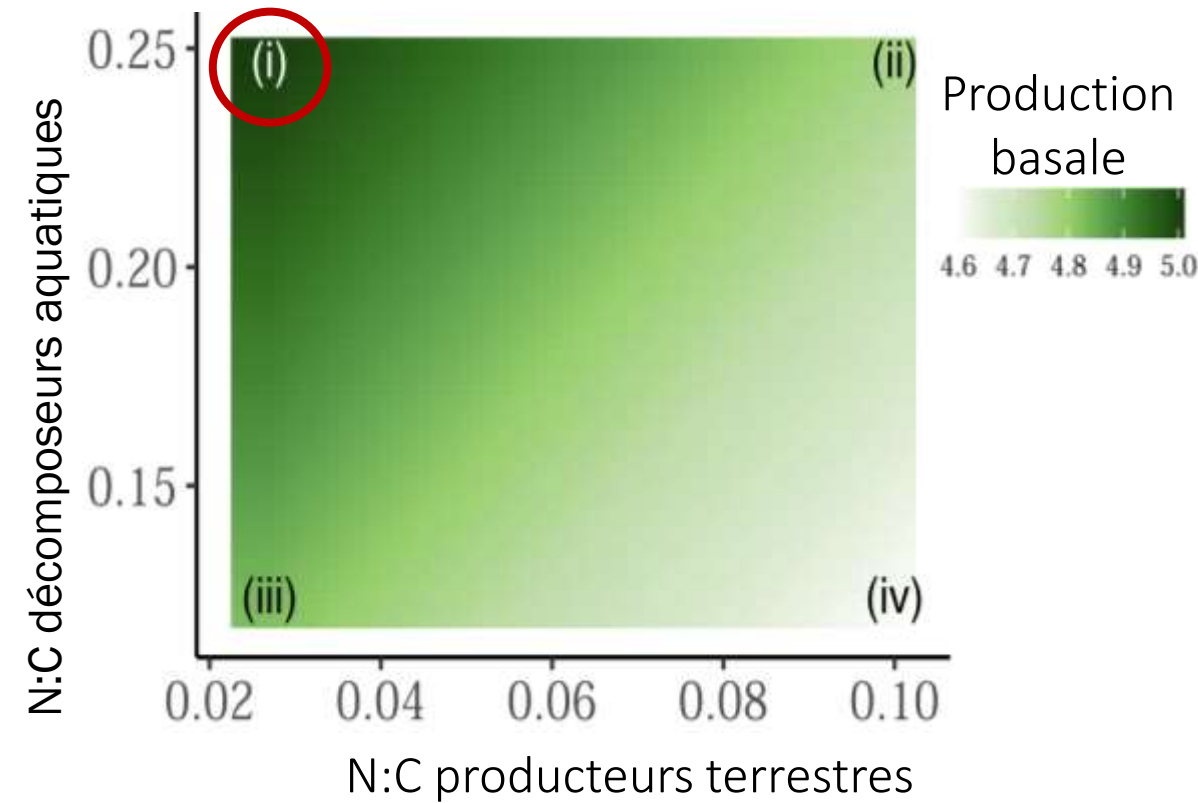
$\Delta = 1$

Effet des flux spatiaux sur la production basale locale

Écosystème aquatique

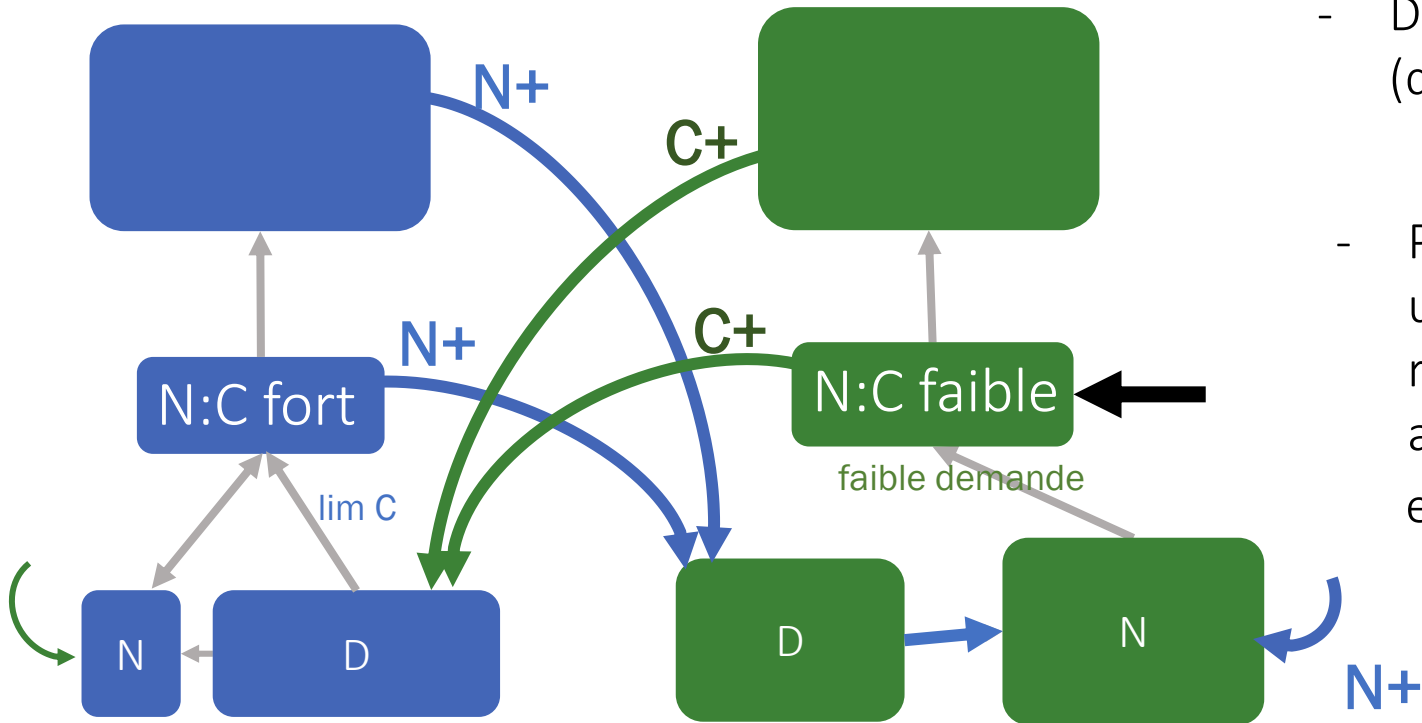


Écosystème terrestre



Les 2 écosystèmes maximisent leur production pour les mêmes conditions:
quand les besoins en N des décomposeurs sont forts et faibles pour les plantes

Stœchiométrie induite des flux spatiaux



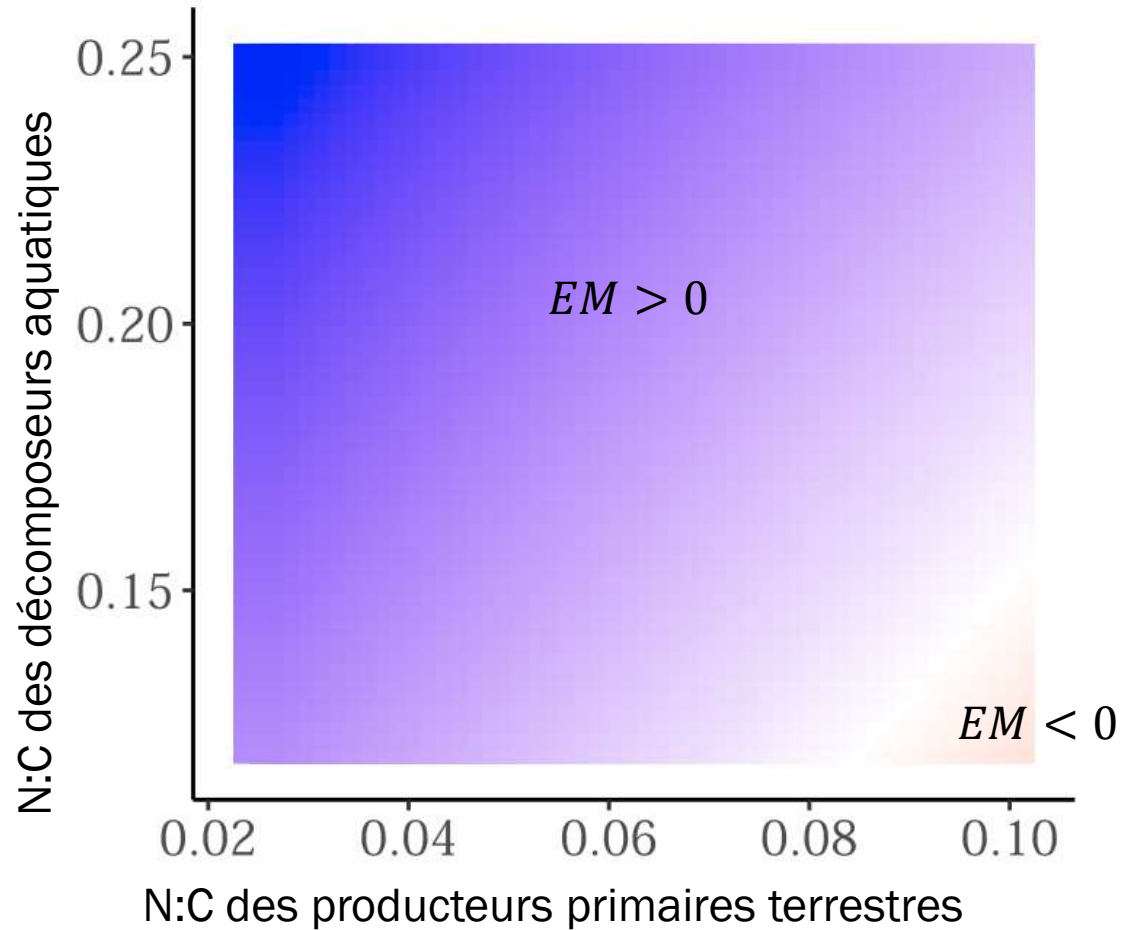
- Détritus aquatiques plus riches en N (décomposeurs et excrétion des consommateurs)
- Producteurs terrestres plus productifs pour une même quantité de N (faible demande) et relâchement de la limitation par l'apport allochtone de N => plus de carbone fixé et exporté vers l'écosystème aquatique

- Relâchement de la limitation des décomposeurs aquatiques en C

➔ Rétroaction positive entre les flux spatiaux et les dynamiques locales

Cas des décomposeurs aquatiques limités **par le carbone**

Effet méta-écosystème sur la production des espèces basales



$$EM = \log \left(\frac{Production_échanges_spatiaux}{Production_recyclage_local} \right)$$

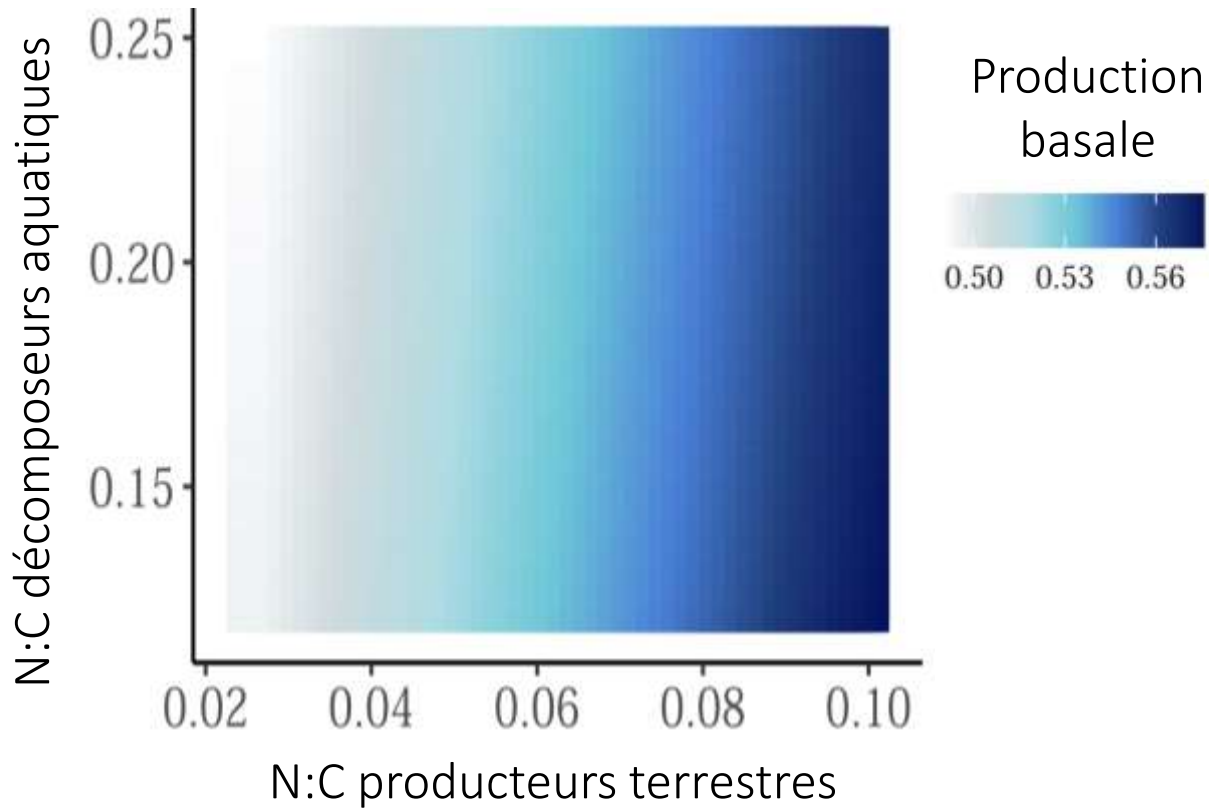
➡ Match entre les besoins locaux et la stœchiométrie des flux spatiaux. Complémentarité d'utilisation des ressources via flux de ressources.

Cas des décomposeurs aquatiques **limités par l'azote**

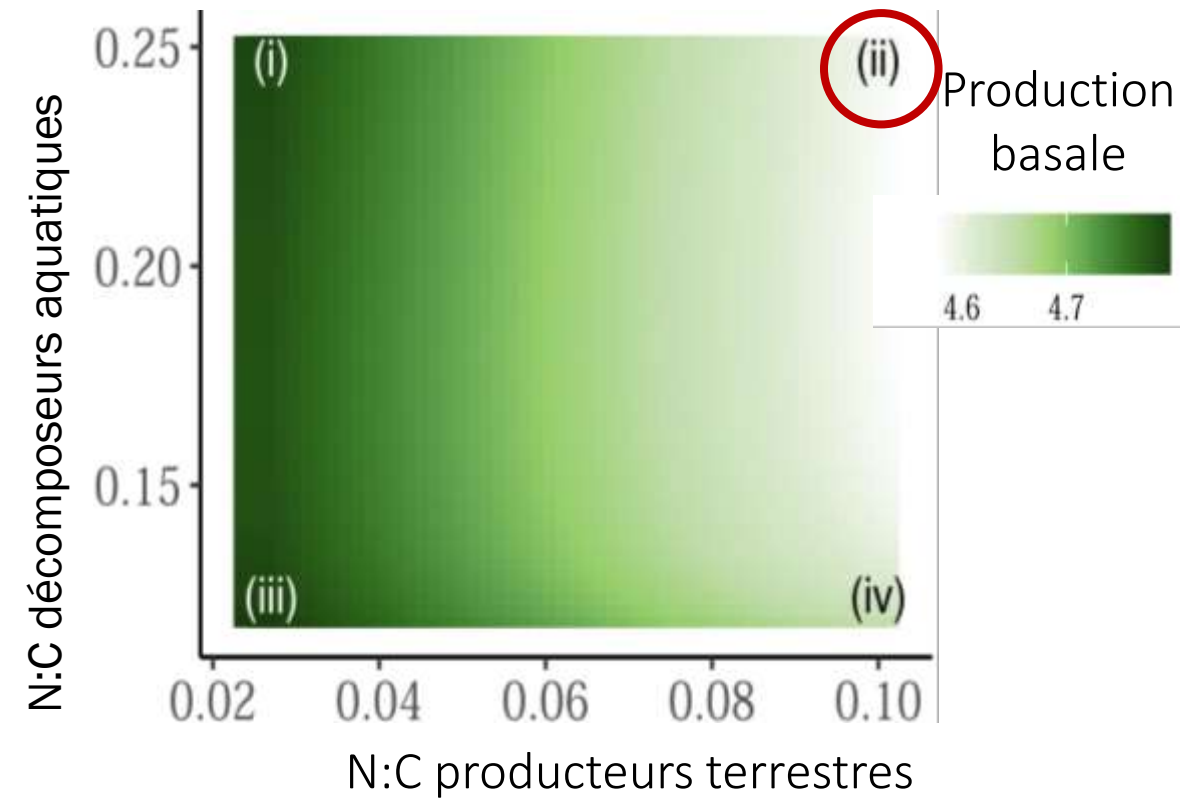
$\Delta = 1$

Effet des flux spatiaux sur la production basale locale

Écosystème aquatique



Écosystème terrestre



Les 2 écosystèmes maximisent leur production pour des conditions différentes:

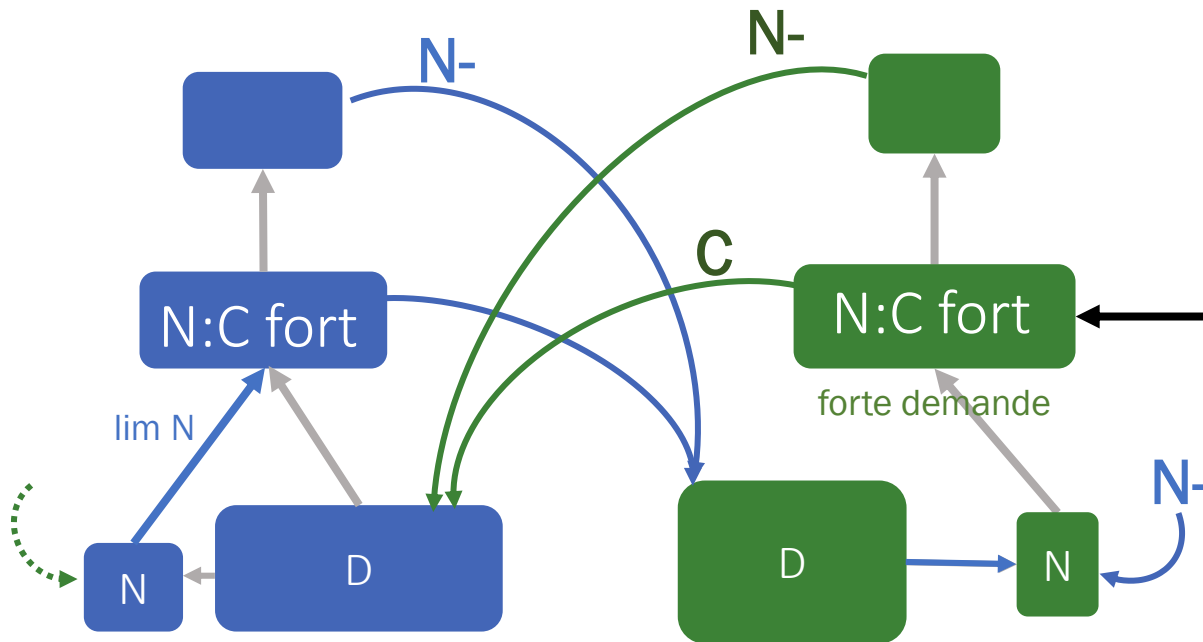
La production aquatique pique quand les plantes ont un fort N:C et produisent donc des détritits riches en N

La production terrestre pique quand les plantes ont un faible N:C et peuvent donc produire plus pour un N donné

Cas des décomposeurs aquatiques **limités par l'azote**

$\Delta = 1$

Stœchiométrie induite des flux spatiaux



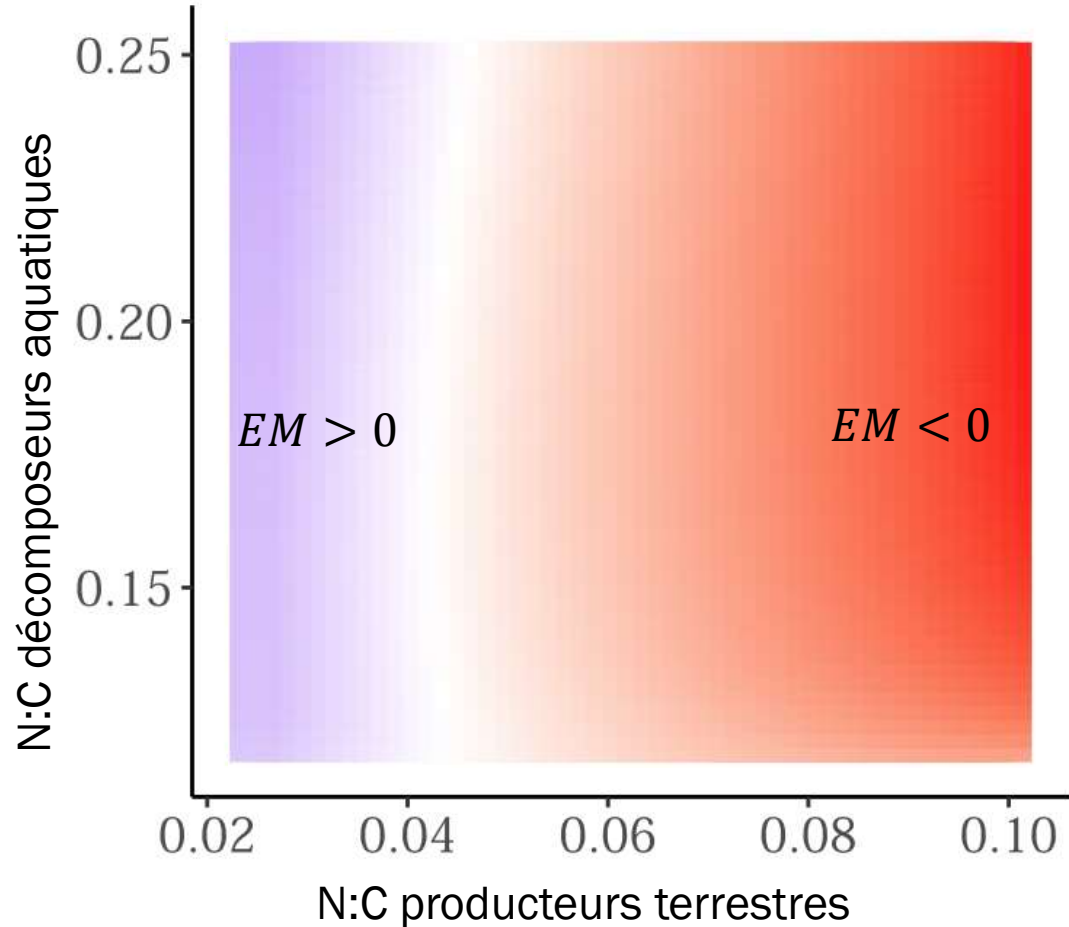
- Moins de détritus aquatiques riches en N exportés dû à la limitation en azote qui réduit la densité des consommateurs
 - Producteurs terrestres moins productifs (forte demande) et moindre relâchement de la limitation par l'apport allochtone de N
=> moins de carbone fixé transféré aux consommateurs terrestres et exporté
- Les détritus terrestres riches en carbone accroissent le mismatch stœchiométrique des décomposeurs avec leur détritus.



Rétroaction négative entre les flux spatiaux et les dynamiques locales

Cas des décomposeurs aquatiques **limités par l'azote**

Effet méta-écosystème sur la production des espèces basales

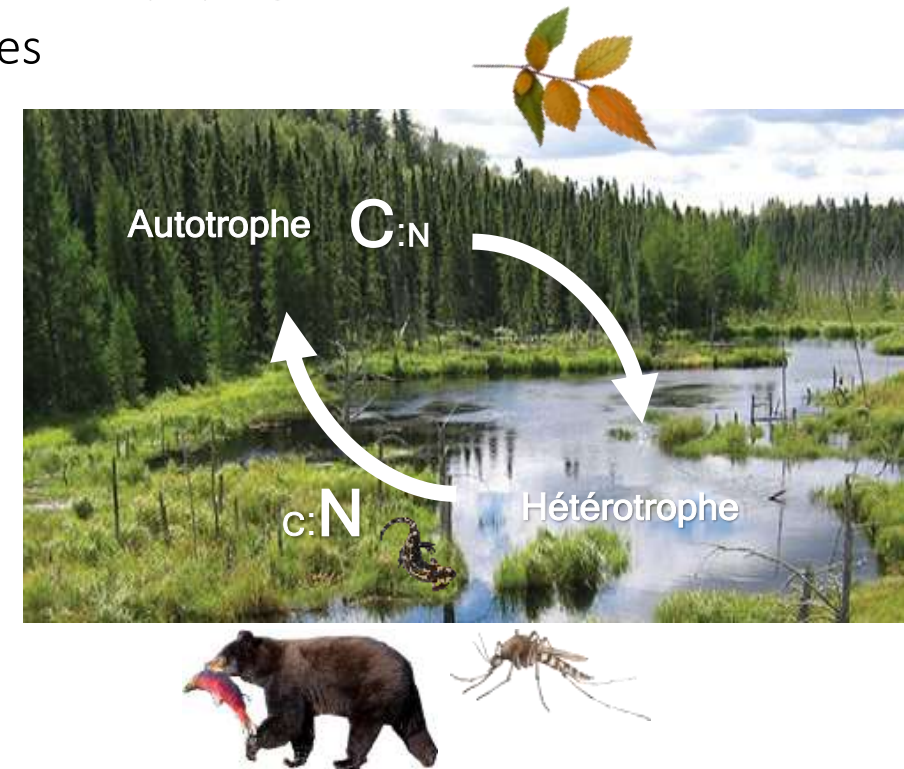


L'effet méta-écosystème peut-être négatif, quand les flux spatiaux accroissent le mismatch stœchiométrique des décomposeurs avec leur ressources.

➡ Génération de compétition à l'échelle du méta-écosystème entre les espèces basales

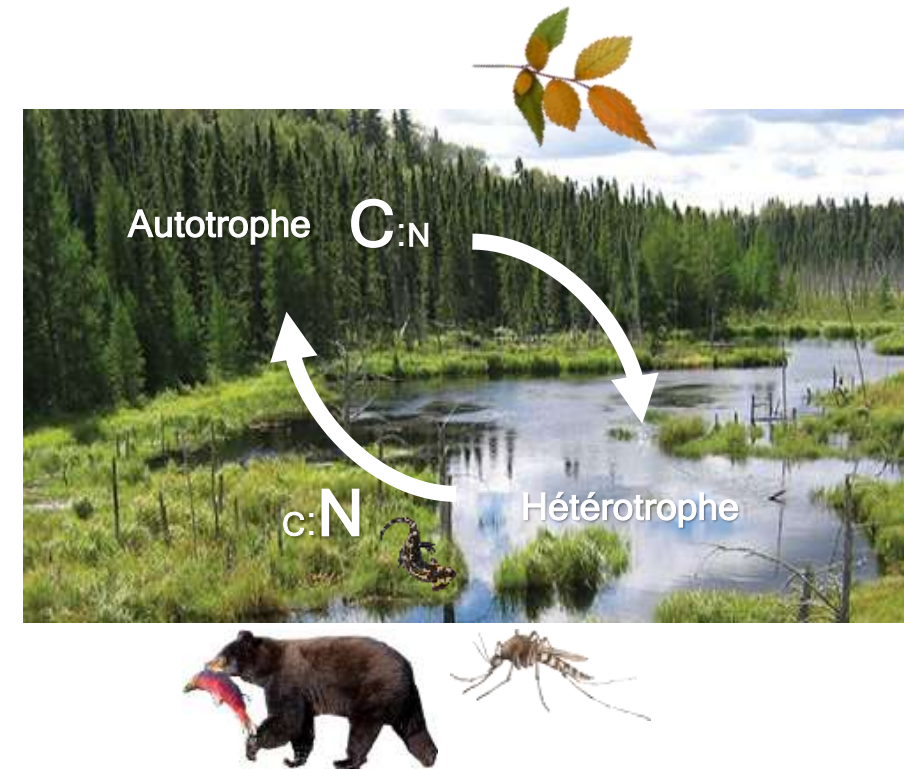
Conclusions

- **Le fonctionnement local détermine la qualité des ressources exportées:** quantité et stœchiométrie des débris et des nutriments inorganiques exportés.
- Le sens de l'effet méta-écosystémique des flux spatiaux dépend de l'adéquation de la stœchiométrie des flux aux besoins locaux
 - => Match: effet de complémentarité d'utilisation des ressources à l'échelle du paysage
 - => Mismatch: effet de compétition pour les ressources inter-écosystèmes
- **Importance de la diversité verticale pour la qualité des flux de ressources :** les niveaux trophiques supérieurs sont d'importants contributeurs de la productivité des mosaïques d'habitats par leurs activités de fourragement et de transformation de la matière.



La stœchiométrie importe dans les dynamiques écologiques !

Des communautés locales aux méta-écosystèmes



Références

- Bultman, H., Hoekman, D., Dreyer, J., & Gratton, C. (2014). Terrestrial deposition of aquatic insects increases plant quality for insect herbivores and herbivore density. *Ecological Entomology*, 39(4), 419–426. <https://doi.org/10.1111/een.12118>
- Deacy, W. W., Armstrong, J. B., Leacock, W. B., Robbins, C. T., Gustine, D. D., Ward, E. J., Erlenbach, J. A., & Stanford, J. A. (2017). Phenological synchronization disrupts trophic interactions between Kodiak brown bears and salmon. *Proceedings of the National Academy of Science*, 1–6. <https://doi.org/10.1073/pnas.1705248114>
- Doughty, C. E., Roman, J., Faurby, S., Wolf, A., Haque, A., Bakker, E. S., Malhi, Y., Dunning, J. B., & Svenning, J.-C. (2015). Global nutrient transport in a world of giants. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences*, 113(4), 1–6. <https://doi.org/10.1073/pnas.1502549112>
- Dreyer, J., & Gratton, C. (2014). Habitat linkages in conservation biological control: Lessons from the land-water interface. *Biological Control*, 75(May 2017), 68–76. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.11.006>
- Dreyer, J., Townsend, P. A., Hook, J. C., Hoekman, D., Vander Zanden, M. J., & Gratton, C. (2015). Quantifying aquatic insect deposition from lake to land. *Ecology*, 96(2), 499–509. <https://doi.org/10.1890/14-0704.1>
- Gounand, I., Little, C. J., Harvey, E., & Altermatt, F. (2018). Cross-ecosystem carbon flows connecting ecosystems worldwide. *Nature Communications*, 9(1), 4825. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07238-2>
- Gounand, I., Mouquet, N., Canard, E., Guichard, F., Hauzy, C., & Gravel, D. (2014). The Paradox of Enrichment in Metaecosystems. *The American Naturalist*, 184(6), 752–763. <https://doi.org/10.1086/678406>
- Gravel, D., Guichard, F., Loreau, M., & Mouquet, N. (2010). Source and sink dynamics in meta-ecosystems. *Ecology*, 91(7), 2172–2184. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/20715639>
- Hall, C. J., Jordaan, A., & Frisk, M. G. (2011). The historic influence of dams on diadromous fish habitat with a focus on river herring and hydrologic longitudinal connectivity. *Landscape Ecology*, 26(1), 95–107.
- Helfield, J. M., & Naiman, R. J. (2002). Salmon and alder as nitrogen sources to riparian forests in a boreal Alaskan watershed. *Oecologia*, 133, 573–582. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1070-x>

Références

- Lavery, T. J., Roudnew, B., Gill, P., Seymour, J., Seuront, L., Johnson, G., Mitchell, J. G., & Smetacek, V. (2010). Iron defecation by sperm whales stimulates carbon export in the Southern Ocean. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 277(1699), 3527–3531. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0863>
- Loreau, M., Mouquet, N., & Holt, R. D. (2003). Meta-ecosystems: a theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. *Ecology Letters*, 6(8), 673–679. <https://doi.org/doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00483.x>
- Marleau, J. N., Guichard, F., Mallard, F., & Loreau, M. (2010). Nutrient flows between ecosystems can destabilize simple food chains. *Journal of Theoretical Biology*, 266(1), 162–174.
- Mattocks, S., Hall, C. J., & Jordaan, A. (2017). Damming, lost connectivity, and the historical role of anadromous fish in freshwater ecosystem dynamics. *BioScience*, 67(8), 713–728. <https://doi.org/10.1093/biosci/bix069>
- Pichon, B., Thébault, E., Lacroix, G., & Gounand, I. (2023). Quality matters: Stoichiometry of resources modulates spatial feedbacks in aquatic-terrestrial meta-ecosystems. *Ecology Letters*, 26(10), 1700–1713.
- Polis, G. A., & Hurd, S. D. (1995). Extraordinarily high spider densities on islands: flow of energy from the marine to terrestrial food webs and the absence of predation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 92(10), 4382–4386. <https://doi.org/10.1073/pnas.92.10.4382>
- Polis, Gary A., Hurd, S. D., The, S., Naturalist, A., Mar, N., Polis, G. A., & Hurdt, S. D. (1996). Linking Marine and Terrestrial Food Webs: Allochthonous Input from the Ocean Supports High Secondary Productivity on Small Islands and Coastal Land Communities. *The American Naturalist*, 147(3), 396–423. <http://www.jstor.org/stable/10.2307/2463215>
- Roman, J., & McCarthy, J. J. (2010). The Whale Pump: Marine Mammals Enhance Primary Productivity in a Coastal Basin. *PloS One*, 5(10), 1–8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013255>
- Rosenzweig, M. L. (1971). Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. *Science*, 171(3969), 385–387.
- Schiesari, L., Matias, M. G., Prado, P. I., Leibold, M. A., Albert, C. H., Howeth, J. G., Leroux, S. J., Pardini, R., Siqueira, T., Brancalion, P. H. S., Cabeza, M., Coutinho, R. M., Diniz-Filho, J. A. F., Fournier, B., Lahr, D. J. G., Lewinsohn, T. M., Martins, A., Morsello, C., Peres-Neto, P. R., ... Vázquez, D. P. (2019). Towards an applied metaecology. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 17(4), 172–181.
- Wipfli, M. S., & Baxter, C. V. (2010). Linking Ecosystems, Food Webs, and Fish Production: Subsidies in Salmonid Watersheds. *Fisheries*, 35(March 2015), 373–387. <https://doi.org/10.1577/1548-8446-35.8.373>