



VOS OUTILS INTERACTIFS

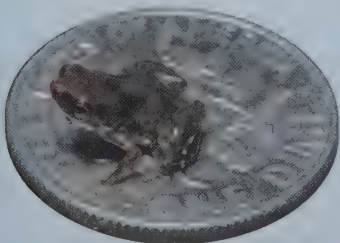


Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux animations, aux exercices et à la plateforme d'anatomie interactive.

▲ **Figure 52.1** Qu'est-ce qui limite la répartition de cette minuscule grenouille ?

CONCEPTS CLÉS

- 52.1** Le climat de la Terre varie selon la latitude et la saison, et change rapidement
- 52.2** Le climat et les perturbations déterminent la répartition des biomes terrestres
- 52.3** Les biomes aquatiques sont des systèmes diversifiés et dynamiques qui couvrent la majeure partie de la planète
- 52.4** Les interactions des organismes entre eux et avec leur milieu limitent la répartition des espèces
- 52.5** Les changements écologiques et l'évolution s'influencent mutuellement sur de longues et de courtes périodes de temps



À la découverte de l'écologie

En 2008, accroupi sur le bord d'un ruisseau en Papouasie-Nouvelle-Guinée, Michael Grundler, aspirant bachelier à la Cornell University, a entendu une série de cliquetis. Sur le coup, il a cru qu'il s'agissait d'un grillon qui stridulait non loin. En cherchant des yeux et en écoutant attentivement, il a fini par repérer une minuscule grenouille qui gonflait son sac vocal pour attirer une partenaire. Grundler apprendra plus tard qu'il venait de découvrir une des deux espèces de grenouilles auparavant inconnues dans cette région : *Paedophryne swiftorum* et *Paedophryne amauensis* (**figure 52.1**). Toutes les espèces appartenant au genre *Paedophryne* ne vivent que dans cette péninsule papouane de l'Est de la Nouvelle-Guinée. D'une longueur moyenne d'à peine 8 mm, les grenouilles adultes de ce genre font partie des plus petits vertébrés adultes de la planète.

Quels sont les facteurs environnementaux limitant la répartition géographique des grenouilles du genre *Paedophryne*? En quoi la taille de leurs populations est-elle influencée par les variations de leurs sources de nourriture et les interactions avec d'autres espèces, comme les agents pathogènes et les prédateurs? Ce type de questions relève de l'**écologie** (du grec *oikos*, « maison », et *logos*, « discours sur, science de »), l'étude scientifique des interactions entre les organismes, d'une part, et entre les organismes et leur milieu, d'autre part. (Notez qu'ici et tout au long de cet ouvrage, le terme *environnement* fait référence aussi bien aux aspects physiques du milieu de vie d'un organisme qu'aux autres organismes qui s'y trouvent.) Les interactions étudiées par les écologistes (ou écologues) se produisent à diverses échelles, de celle de l'organisme jusqu'à l'échelle planétaire (**figure 52.2**).

Les écologistes travaillent à divers niveaux de la hiérarchie biologique, de l'organisme à la planète. Nous présentons ci-dessous une question de recherche représentative de chaque niveau de la hiérarchie.

L'autécologie

L'**autécologie**, ou autoécologie, englobe les sous-domaines suivants: l'écophysiologie, l'écologie de l'évolution et l'éthologie (ou biologie du comportement). Elle se penche sur la manière dont les aspects morphologiques, physiologiques et comportementaux d'un organisme répondent aux contraintes de son milieu.

◀ Comment le flamant rose (*Phoenicopterus ruber*) choisit-il un partenaire ?

L'écologie des populations

Une **population** est un groupe d'individus de la même espèce vivant dans une région. L'**écologie des populations** analyse les facteurs qui influent sur la taille d'une population et sur les causes et les mécanismes des changements qu'elle subit au fil du temps.

◀ Quels facteurs environnementaux influent sur le taux de fécondité des flamants roses ?

L'écologie des communautés

Une **communauté** est un groupe de populations de différentes espèces d'une même région. L'**écologie des communautés** examine l'organisation de cette communauté et l'influence qu'exercent les interactions entre les espèces, telles que la prédation et la compétition, sur la structure.

◀ Quels facteurs influent sur la diversité des espèces en interaction avec ce lac africain ?

L'écologie des écosystèmes

Un **écosystème** est la communauté d'organismes habitant une région et les facteurs physiques avec lesquels ces organismes interagissent. L'**écologie des écosystèmes** traite surtout des questions comme les transferts d'énergie et les cycles biochimiques entre les organismes et leur milieu.

◀ Dans cet écosystème aquatique, quels facteurs contrôlent la productivité photosynthétique ?

L'écologie du paysage

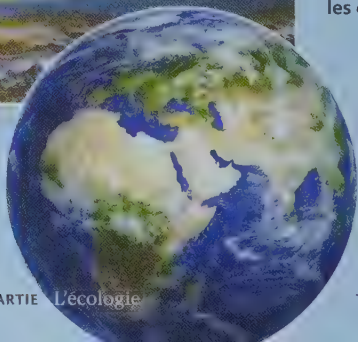
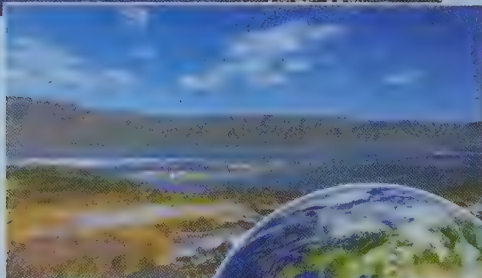
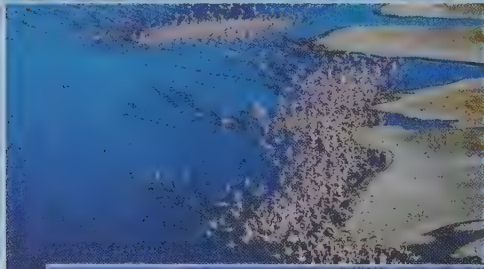
Un **paysage** (terrestre ou marin) est une mosaïque d'écosystèmes reliés les uns aux autres. La recherche en **écologie du paysage** s'intéresse aux facteurs régissant les échanges d'énergie, de matière et d'organismes entre plusieurs écosystèmes.

◀ Dans quelle mesure les nutriments provenant des écosystèmes terrestres influent-ils sur les organismes qui vivent dans ce lac ?

L'écologie planétaire

La **biosphère** constitue l'écosystème planétaire, qui englobe l'ensemble des écosystèmes et des paysages de la planète. L'**écologie planétaire** analyse la façon dont les échanges régionaux d'énergie et de matière influent sur le fonctionnement et la répartition des organismes dans la biosphère.

◀ En quoi les configurations de la circulation de l'air autour du globe influencent-elles la répartition des organismes ?



Dans le présent chapitre, nous verrons d'abord comment le climat terrestre et d'autres facteurs déterminent l'emplacement des principales zones de vie sur terre et dans les océans. Nous examinerons ensuite comment les écologistes étudient les variables qui régissent la répartition et l'abondance des espèces. Les quatre chapitres suivants portent sur l'écologie des populations, des communautés et des écosystèmes ainsi que sur l'écologie planétaire. Plus particulièrement, nous y verrons comment les écologistes utilisent les connaissances en biologie pour prédire les conséquences mondiales des activités humaines et pour préserver la biodiversité de la planète.

CONCEPT 52.1

Le climat de la Terre varie selon la latitude et la saison, et change rapidement

Le **climat**, c'est-à-dire l'ensemble des conditions météorologiques à long terme propres à une région donnée, est ce qui influe le plus sur la répartition des organismes sur la Terre. Quatre facteurs abiotiques – la température, les précipitations, la lumière et le vent – constituent les principaux éléments du climat. Pour mieux comprendre l'influence du climat (et des changements climatiques) sur le vivant, nous examinerons d'abord les régimes climatiques sur le plan du macroclimat, donc à l'échelle planétaire, régionale et locale, puis sur le plan du microclimat, qui concerne de très petites régions géographiques, comme ceux que connaît une communauté d'organismes vivant dans un microhabitat sous un arbre mort.

Les régimes climatiques à l'échelle planétaire

À l'échelle planétaire, les régimes climatiques sont en grande partie déterminés par l'apport d'énergie solaire et par les mouvements de la Terre dans l'espace. Les rayons solaires réchauffent l'atmosphère, le sol et l'eau. Ce réchauffement détermine les différences de température, les mouvements de l'air et de l'eau, et l'évaporation de l'eau à l'origine des phénomènes qui causent les grandes variations latitudinales du climat. La **figure 52.3** résume les régimes climatiques de la Terre et la façon dont ils se forment.

Les facteurs régionaux et locaux agissant sur le climat

Le climat varie au fil des saisons et en fonction d'autres facteurs, comme la présence de grandes étendues d'eau ou de chaînes de montagnes. Examinons chacun de ces facteurs.

Les variations saisonnières

Sous les latitudes moyennes et élevées, l'axe incliné de la Terre et sa course annuelle autour du Soleil entraînent d'importants cycles saisonniers de la photopériode, du rayonnement solaire et de la température (**figure 52.4**). La variation de l'angle d'incidence des rayons solaires au cours de l'année provoque aussi des variations locales dans l'environnement. Par exemple, les ceintures d'air humide et d'air sec situées de part et d'autre

de l'équateur se déplacent quelque peu vers le nord et vers le sud à mesure que l'angle d'incidence des rayons solaires change. Par conséquent, les régions situées aux environs de 20° de latitude N. et de 20° de latitude S., où croissent les forêts décidues tropicales, connaissent une saison sèche et une saison des pluies bien délimitées. En outre, les changements saisonniers des vents font varier les courants marins, causant parfois une remontée des eaux de fond froides. Ces eaux riches en nutriments stimulent la croissance du phytoplancton qui vit à la surface de l'eau et des organismes qui s'en nourrissent. Ces zones de remontée des eaux ne comptent que pour une petite partie de l'étendue océanique, mais c'est de là que provient plus du quart des poissons pêchés chaque année sur la planète.

Les étendues d'eau

Les courants marins influent sur le climat des côtes, car ils réchauffent ou refroidissent les masses d'air marin qui passent au-dessus des continents. Les régions côtières reçoivent d'ailleurs généralement plus de pluie que les régions intérieures de même latitude. Le courant froid de la Californie qui circule du nord au sud le long de la côte ouest de l'Amérique du Nord crée un climat frais et brumeux propice aux forêts pluvieuses de conifères le long de la côte du Pacifique et aux peuplements de séquoias géants (*Sequoia sempervirens*), un peu plus au sud. Inversement, le courant chaud du Gulf Stream, provenant de l'équateur, circule vers le nord et traverse l'Atlantique (**figure 52.5**), ce qui tempère le climat de la côte ouest de l'Europe du Nord. Par conséquent, le Nord-Ouest de l'Europe est plus chaud pendant l'hiver que le Sud-Est du Canada, qui se situe pourtant plus au sud, mais subit l'influence d'un courant froid, le courant du Labrador qui descend du Groenland.

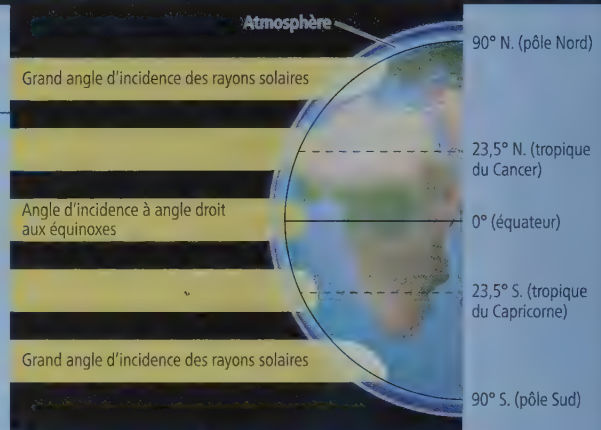
En raison de la chaleur spécifique élevée de l'eau (voir le concept 3.2), les océans et les grandes étendues d'eau intérieures ont sur le climat des milieux terrestres voisins un effet modérateur. Ainsi, quand la terre ferme est plus chaude que l'eau, l'air situé au-dessus du sol se réchauffe et s'élève, et une brise fraîche venant de l'eau souffle vers la terre ferme (**figure 52.6**). La nuit, au contraire, parce que les températures baissent plus vite au-dessus du sol qu'au-dessus de l'eau, l'air au-dessus des eaux maintenant plus chaudes s'élève et crée une circulation qui attire l'air froid du sol vers l'eau et le remplace par de l'air chaud venu du large. Cependant, cet effet modérateur sur le climat se limite parfois à la côte. L'été, dans le Sud de la Californie et le Sud-Ouest de l'Australie, les brises de mer fraîches et sèches se réchauffent au contact de la terre ferme. Elles absorbent l'humidité, et créent un climat chaud et sec à quelques kilomètres des côtes (voir la figure 3.5). Ce régime climatique, qui existe aussi autour de la mer Méditerranée, est appelé *climat méditerranéen*.

Les montagnes

Comme les grandes étendues d'eau, les montagnes influent sur la circulation d'air sur la terre ferme. À l'approche d'une montagne, l'air chaud et humide s'élève et refroidit. Il libère alors son humidité sur le versant ascendant, exposé au vent (voir la figure 52.6). Sur le versant descendant, protégé du vent, l'air frais et sec descend, absorbe l'humidité, de sorte que cette région reçoit peu de précipitations (ombre pluviométrique). Ce vent réchauffé et asséché est appelé foehn. C'est pourquoi les

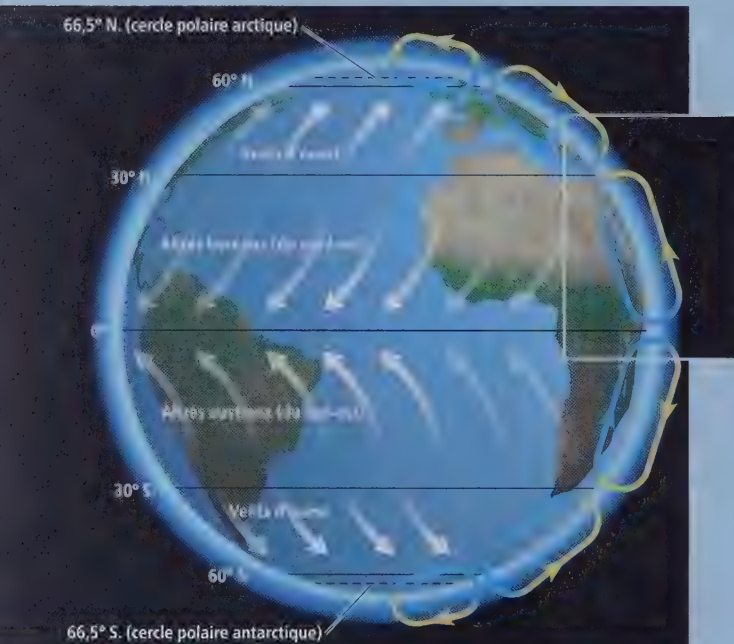
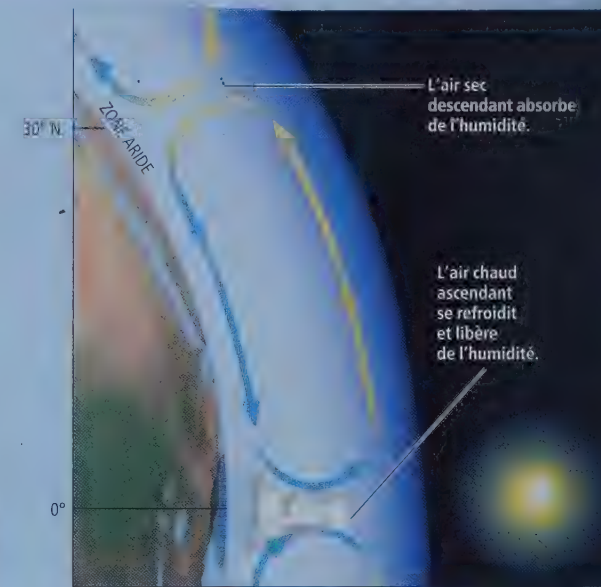
La variation de l'intensité de la lumière solaire en fonction de la latitude

La rondeur de la Terre fait en sorte que l'intensité de la lumière solaire varie selon la latitude. Comme la lumière solaire frappe plus directement les **tropiques** (régions situées entre 23,5° de latitude N. et 23,5° de latitude S.), il parvient à cet endroit plus de chaleur et de lumière par unité de surface. À des latitudes plus élevées, la lumière solaire atteint la Terre obliquement, si bien que l'énergie lumineuse est plus diffuse à sa surface.



La circulation de l'air et les précipitations à l'échelle planétaire

L'intense rayonnement solaire près de l'équateur déclenche un système de circulation d'air et de précipitations autour du globe. Sous l'effet de la chaleur qui règne dans les régions tropicales, l'eau de la surface terrestre s'évapore. Des masses d'air chaud et humide s'élèvent dans l'atmosphère (flèches bleues) et se dirigent vers les pôles. À mesure que ces masses d'air ascendantes s'étendent et refroidissent, elles libèrent la majeure partie de leur contenu en eau et provoquent d'abondantes précipitations dans ces régions. Une fois asséchées, les masses d'air circulant à haute altitude redescendent vers la Terre (flèches jaunes) à environ 30° de latitude N. et de latitude S. Elles absorbent alors l'humidité du sol et créent un climat aride propice à la formation des déserts, qui sont communs sous ces latitudes. Une partie de l'air qui descend se dirige vers les pôles. Autour de 60° de latitude N. et de latitude S., les masses d'air s'élèvent à nouveau et libèrent d'abondantes précipitations (moins importantes toutefois que sous les tropiques). Une partie de l'air froid et sec qui s'élève se dirige vers les pôles. Là, il redescend et retourne vers l'équateur, absorbant de l'humidité et créant le climat sec et glacial des régions polaires.

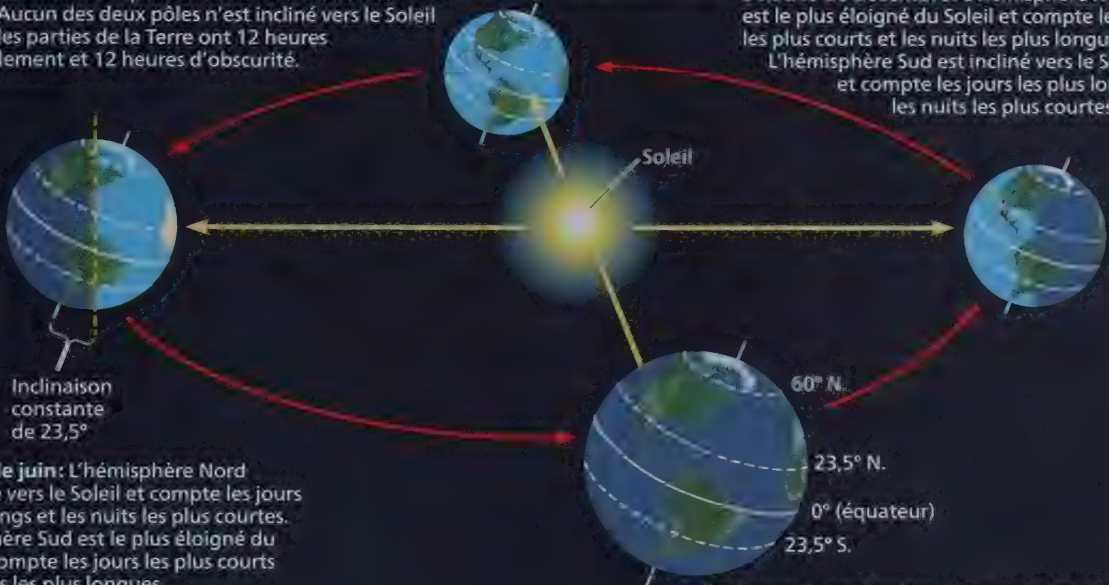


L'air qui circule près de la surface terrestre crée des configurations de vents prévisibles à l'échelle planétaire. Mais comme la Terre tourne sur son axe, la rotation près de l'équateur est plus rapide que dans les régions polaires. Sous l'effet de ce déplacement, les vents dévient par rapport aux trajets verticaux représentés ci-dessus et soufflent vers l'est et vers l'ouest; c'est l'effet Coriolis (voir ci-contre). Dans les régions tropicales, des vents rafraîchissants appelés alizés soufflent d'est en ouest. Dans les zones tempérées, soit dans les régions situées entre le tropique du Cancer (23,5° N.) et le cercle polaire arctique (66,5° N.), et entre le tropique du Capricorne (23,5° S.) et le cercle polaire antarctique (66,5° S.), au contraire, les vents dominants soufflent d'ouest en est.

▼ **Figure 52.4** La variation saisonnière en fonction de l'intensité de la lumière solaire. Comme l'axe de la Terre est incliné par rapport au plan de l'orbite autour du Soleil, l'intensité du rayonnement solaire varie selon la saison. C'est dans les régions tropicales que la variation saisonnière est la plus faible, alors qu'elle augmente à mesure qu'on s'approche des pôles

Équinoxe de mars: L'équateur fait directement face au Soleil. Aucun des deux pôles n'est incliné vers le Soleil et toutes les parties de la Terre ont 12 heures d'ensoleillement et 12 heures d'obscurité.

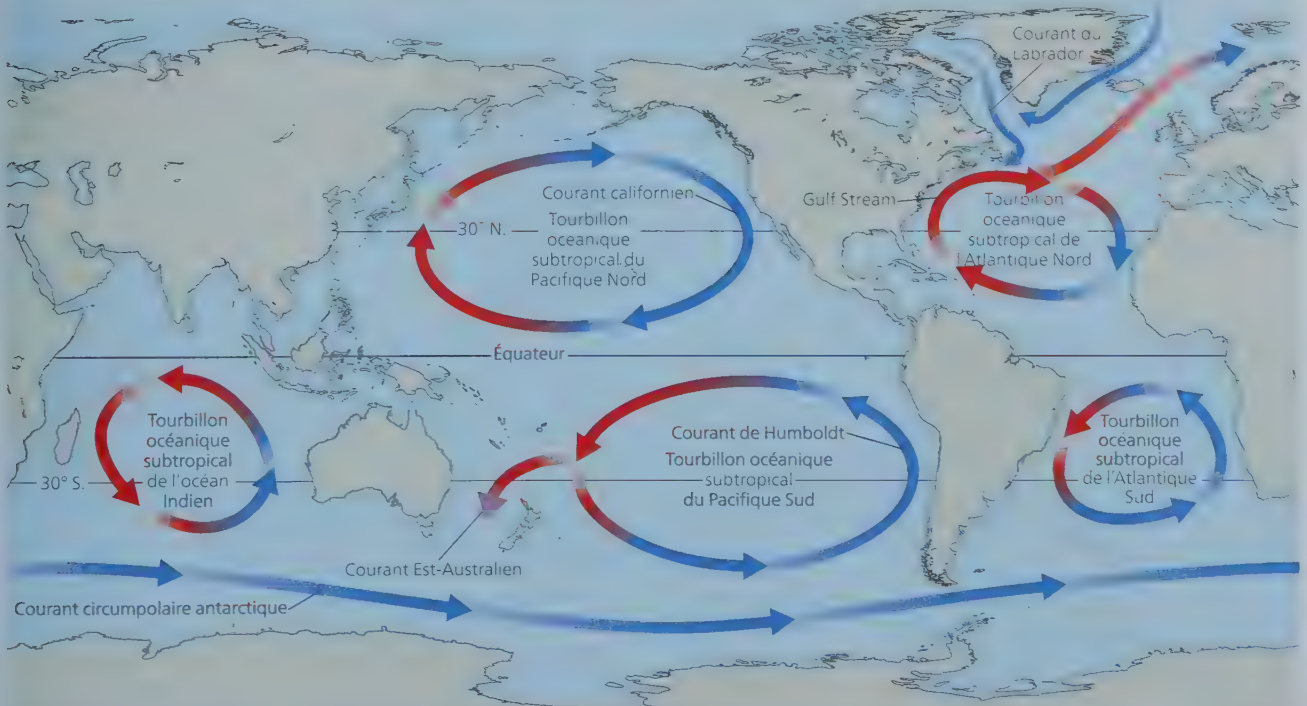
Solstice de décembre: L'hémisphère Nord est le plus éloigné du Soleil et compte les jours les plus courts et les nuits les plus longues. L'hémisphère Sud est incliné vers le Soleil et compte les jours les plus longs et les nuits les plus courtes.



Solstice de juin: L'hémisphère Nord est incliné vers le Soleil et compte les jours les plus longs et les nuits les plus courtes. L'hémisphère Sud est le plus éloigné du Soleil et compte les jours les plus courts et les nuits les plus longues.

Équinoxe de septembre: L'équateur fait directement face au Soleil. Aucun des deux pôles n'est incliné vers le Soleil et toutes les parties de la Terre ont 12 heures d'ensoleillement et 12 heures d'obscurité.

▼ **Figure 52.5** La circulation des eaux de surface des océans. L'eau se réchauffe à l'équateur et circule vers les pôles Nord et Sud où elle refroidit. On remarque les ressemblances entre le sens de la circulation de l'eau dans les tourbillons océaniques et le sens des alizes de la figure 52.3



▼ **Figure 52.6** L'effet des grandes étendues d'eau et des montagnes sur le climat. Cette figure illustre ce qui se passe par une chaude journée d'été.

1 L'air frais du large, en touchant terre, exerce un effet modérateur sur les milieux terrestres près de la côte.

2 À l'approche d'une montagne, l'air s'élève et se refroidit en haute altitude en libérant de l'eau sous forme de pluie et de neige.

3 L'air qui franchit l'autre versant est plus sec et libère donc peu de précipitations, ce qui crée des conditions désertiques de l'autre côté de la montagne. C'est l'effet de foehn.



déserts sont généralement situés au pied du versant des chaînes de montagnes situé à l'abri du vent. C'est notamment le cas du désert Mojave, dans l'Ouest de l'Amérique du Nord, et du désert de Gobi, en Asie.

Les montagnes ont aussi un effet important sur le rayonnement solaire, la température et les précipitations locales. Dans l'hémisphère Nord, le versant sud des montagnes reçoit plus de lumière solaire que le versant nord et est par conséquent plus chaud et plus sec. Ces différences physiques influent sur la répartition des espèces. Par exemple, sur de nombreuses montagnes de l'Ouest de l'Amérique du Nord, on trouve des épinettes (*Picea spp.*) et d'autres conifères sur le versant nord qui est plus frais, mais une végétation arbustive et résistante à la sécheresse sur le versant sud. De plus, la température de l'air diminue d'environ 6 °C par tranche de 1 000 m d'altitude. On obtiendrait un changement de température équivalent si on parcourait 880 km vers le nord. C'est l'une des raisons qui expliquent la ressemblance entre les communautés des montagnes près de l'équateur et celles des zones de moindre altitude qui sont éloignées de l'équateur.

Le microclimat

Le **microclimat** se situe à une échelle encore plus petite et comprend les régimes climatiques très localisés et très subtils. Plusieurs phénomènes influent sur le microclimat en produisant de l'ombre, en modifiant l'évaporation de l'eau du sol et en changeant la configuration des vents. Par exemple, dans les forêts, les arbres tempèrent souvent le microclimat du milieu qu'ils abritent. En conséquence, les zones déboisées subissent en général de plus grandes variations de température que l'intérieur des forêts, en raison du plus grand rayonnement solaire et des vents plus forts qui résultent du réchauffement et du refroidissement rapides du sol découvert. Dans une forêt, les terres basses sont habituellement plus humides que les terres hautes et elles tendent à être occupées par des espèces d'arbres différentes. Enfin, sous une bûche ou une grosse pierre vivent des organismes comme des salamandres (amphibiens), des vers (oligochètes) et des insectes, à l'abri des extrêmes de température et d'humidité.

Dans tous les milieux de la planète, on trouve ainsi de petites différences entre les caractéristiques chimiques et physiques telles que la température, la lumière, l'eau et les nutriments. Plus loin dans le présent chapitre, nous verrons comment ces facteurs **abiotiques**, ou non vivants, influent sur la répartition et l'abondance locales des organismes. Nous examinerons également les facteurs **biotiques**, ou vivants, c'est-à-dire les autres organismes qui composent l'environnement d'un individu et qui influent sur la répartition et l'abondance de la vie sur Terre.

Les changements climatiques à l'échelle planétaire

En raison de l'influence de variables climatiques sur les aires de répartition de la plupart des végétaux et des animaux, tout changement à grande échelle du climat terrestre influe profondément sur la biosphère. En fait, nous assistons actuellement à une vaste « expérience » climatique du genre : la combustion de carburants fossiles et la déforestation accroissent la concentration de dioxyde de carbone (CO₂) et d'autres gaz à effet de serre dans l'atmosphère. Cette situation a entraîné des **changements climatiques**, c'est-à-dire que le climat global a subi des changements directionnels durant au moins trois décennies (un changement directionnel n'est pas un changement ponctuel du climat). Comme nous le verrons au concept 56.4, la Terre s'est ainsi réchauffée de 0,9 °C, en moyenne, depuis 1900, et on s'attend à ce qu'elle gagne de 1 à 6 °C de plus d'ici 2100. Le climat change de plusieurs autres manières, également : la configuration des vents et des précipitations se modifie, et les événements extrêmes (sécheresses, tempêtes, etc.) sont plus fréquents.

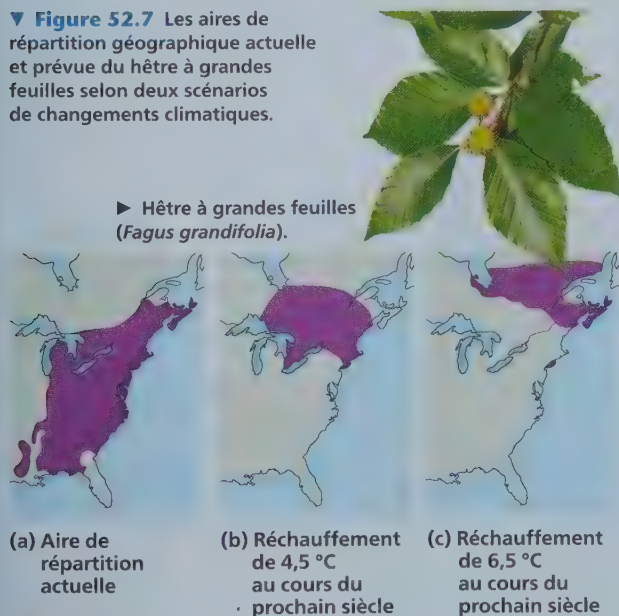
Quel sera l'effet de ces modifications du climat sur la répartition des organismes ? Pour répondre à cette question, on peut notamment examiner les changements survenus depuis la fin de la dernière période glaciaire. En Amérique du Nord et en Eurasie, les derniers glaciers continentaux ont commencé à se retirer il y a environ 16 000 ans. Le réchauffement du climat et le retrait des glaciers ont entraîné l'extension vers le nord de la répartition des espèces d'arbres. Le pollen fossile déposé dans les lacs et les étangs permet de faire un historique de ces migrations. Les données sur ce pollen fossilisé montrent que le déplacement

vers le nord s'est fait rapidement pour certaines espèces, mais plus lentement pour d'autres. L'aire de répartition des espèces qui se sont déplacées lentement s'est étendue avec quelques milliers d'années de retard par rapport aux changements qui ont rendu possible ce nouvel habitat.

Les végétaux et les autres espèces pourront-ils s'adapter au réchauffement beaucoup plus rapide que les scientifiques projettent pour notre siècle ? Prenons l'exemple du hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia*). Les modèles écologiques prédisent que la limite septentrionale de l'aire de répartition du hêtre à grandes feuilles se déplacera de 700 à 900 km vers le nord au cours du siècle à venir, et que la limite méridionale de son aire de répartition se déplacera également vers le nord sur une distance encore plus grande. La **figure 52.7** illustre les aires de répartition géographique actuelles et prévues du hêtre à grandes feuilles selon deux scénarios de changements climatiques. Dans le meilleur des cas, le hêtre à grandes feuilles devrait avancer vers le nord de 7 à 9 km par an pour suivre la vitesse du réchauffement climatique. Or, depuis la fin de la période glaciaire, il n'a migré qu'à une vitesse de 0,2 km par an pour atteindre son aire de répartition actuelle. Sans l'aide des humains pour se déplacer vers de nouveaux habitats, des espèces comme le hêtre à grandes feuilles risquent de voir leur aire de répartition géographique diminuer grandement, voire disparaître.

En fait, les changements climatiques qui ont déjà été observés ont perturbé les aires de répartition géographique de centaines d'organismes terrestres, marins et dulcicoles. Par exemple, parallèlement au réchauffement climatique, 22 des 35 espèces de papillons européennes qui font l'objet d'études se sont déplacées de 35 à 240 km vers le nord au cours des dernières décennies. Dans l'Ouest de l'Amérique du Nord, près de 200 espèces de végétaux ont migré vers des aires de moindre altitude, probablement

▼ **Figure 52.7** Les aires de répartition géographique actuelle et prévue du hêtre à grandes feuilles selon deux scénarios de changements climatiques.



❓ Ces scénarios ne s'appuient que sur des facteurs climatiques pour prédire de telles aires de répartition. Quels autres facteurs pourraient modifier la répartition de cette espèce ?

à cause de la diminution des précipitations à plus haute altitude. D'autres études montrent qu'une espèce de diatomée du Pacifique, *Neodenticula seminae*, a récemment colonisé l'océan Atlantique pour la première fois depuis 800 000 ans. Dans ces cas et dans beaucoup d'autres, lorsque les changements climatiques poussent une espèce à gagner une nouvelle aire de répartition géographique, ce déplacement peut être nuisible aux organismes vivant déjà dans cette aire (voir la figure 56.30).

En outre, à mesure que le climat change, certaines espèces ne trouvent pas d'habitats adéquats, tandis que d'autres sont incapables de migrer assez rapidement. Par exemple, une étude effectuée en 2015 a mis en évidence la réduction progressive des aires de répartition géographique de 67 espèces de bourdons de l'hémisphère Nord : les bourdons s'éloignent de la limite sud de leurs aires, mais sans être capables de s'installer plus au nord (**figure 52.8**). Dans l'ensemble, les changements climatiques font en sorte que les populations de nombreuses espèces comptent de moins en moins d'individus ou finissent par disparaître (voir la figure 1.12). Dans la prochaine section, nous continuerons d'explorer les effets du climat sur la répartition des espèces dans le monde.

RETOUR SUR LE CONCEPT 52.1

1. Expliquez comment le réchauffement inégal de la surface de la Terre par les rayons solaires entraîne la création de déserts aux environs de 30° de latitude au nord et au sud de l'équateur.
2. Nommez quelques différences entre le microclimat d'une terre agricole non cultivée et celui d'un cours d'eau bordé d'arbres et situé à proximité.
3. **ET SI ?** ► Les changements climatiques survenus à la fin de la dernière période glaciaire se sont produits graduellement, au cours de centaines et de milliers d'années. Si, comme on le prédit, le réchauffement planétaire auquel nous assistons survient très rapidement, quelle incidence pourrait-il avoir sur l'évolution des arbres ayant une longue durée de vie, comparativement à l'évolution des plantes annuelles, dont la durée de maturation est beaucoup plus courte ?
4. **FAITES DES LIENS** ► En ne considérant que les effets de la température, diriez-vous que la répartition planétaire des plantes de type C₄ risque de s'étendre ou de diminuer sous l'effet du réchauffement planétaire ? Pourquoi ? (Voir le concept 10.4.)

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

► **Figure 52.8** Le bourdon à tache rousse (*Bombus affinis*). Incapable de repousser son aire de répartition, cette espèce est maintenant en voie de disparition.



Le climat et les perturbations déterminent la répartition des biomes terrestres

La vie terrestre est répartie à grande échelle dans les **biomes** terrestres, qui sont d'importants écosystèmes caractérisés par un type de végétation (dans les biomes terrestres) ou par le milieu physique (dans les biomes aquatiques, comme nous le verrons dans le concept 52.3). Qu'est-ce qui détermine l'emplacement de ces biomes ?

Le climat et les biomes terrestres

Comme le climat joue un rôle déterminant dans la répartition des espèces végétales, il constitue également un facteur d'importance dans l'emplacement des biomes terrestres (**figure 52.9**). On peut se rendre compte de l'effet important du climat sur la répartition des biomes en construisant un **climatogramme**, c'est-à-dire une représentation graphique des températures et des précipitations mesurées dans une région donnée et exprimées en moyennes annuelles. La **figure 52.10** présente le climatogramme de quelques-uns des principaux biomes d'Amérique du Nord. Notez, par exemple, que la forêt de conifères (la taïga) reçoit presque autant de précipitations que la forêt décidue tempérée, mais que cette dernière connaît généralement des températures plus chaudes. Les prairies, en revanche, sont généralement plus sèches que les deux types de forêt, mais moins que les déserts.

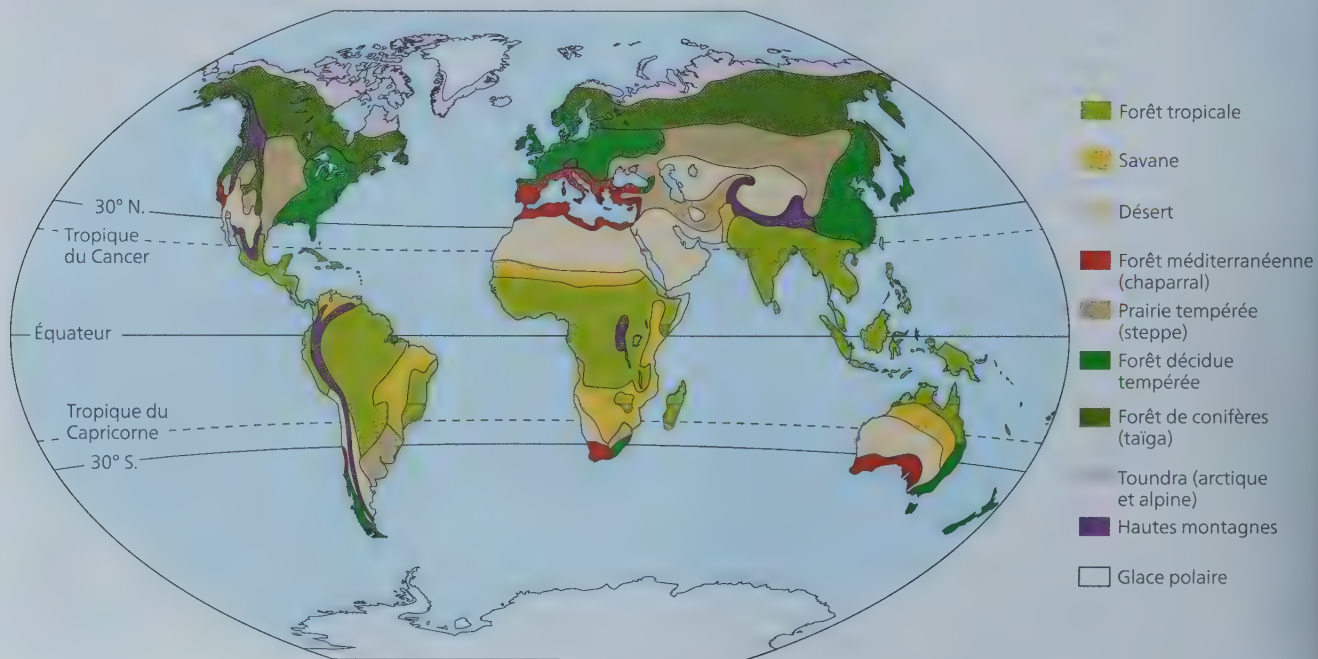
D'autres facteurs que la température et les précipitations moyennes jouent un rôle dans la situation géographique des

biomes. Par exemple, il existe en Amérique du Nord des régions où la combinaison de la température et des précipitations est propice à la forêt décidue tempérée, mais aussi des régions qui ont les mêmes températures et précipitations, mais où on trouve la forêt de conifères (voir le chevauchement dans la figure 52.10). Comment pourrait s'expliquer cette divergence ? Rappelez-vous qu'un climatogramme se fonde sur des *moyennes* annuelles. Or, il arrive souvent que les variations dans les régimes climatiques aient autant d'importance que le climat. Par exemple, certaines régions reçoivent des précipitations régulières pendant toute l'année, tandis que d'autres ont des saisons sèches et des saisons humides. Un phénomène semblable peut se produire avec la température. De plus, d'autres caractéristiques abiotiques telles que le substrat rocheux influent grandement sur la disponibilité des minéraux et sur la structure du sol, deux conditions déterminantes pour la composition de la végétation.

Les caractéristiques générales des biomes terrestres

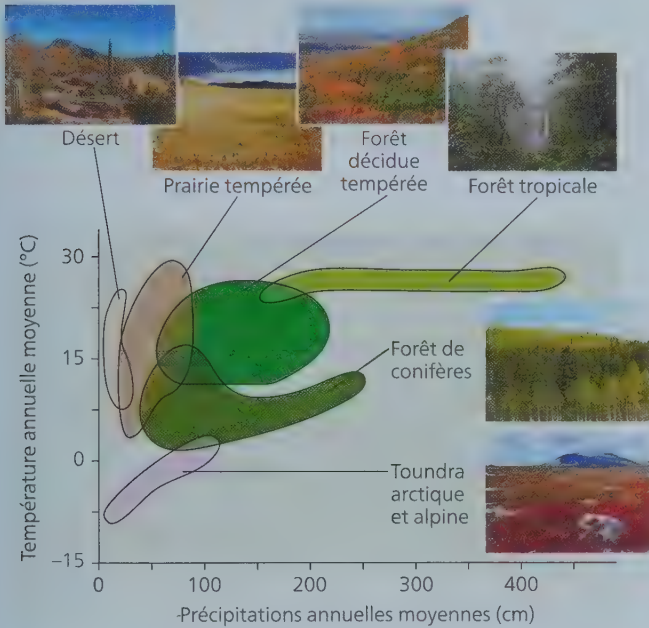
On nomme souvent les biomes terrestres selon leurs principales caractéristiques physiques ou climatiques et selon la végétation qui y prédomine. Ainsi, les prairies tempérées sont dominées par différentes espèces de plantes herbacées et se situent généralement aux latitudes médianes, où le climat est plus modéré que dans les régions tropicales ou polaires (voir la figure 52.9). Chaque biome se caractérise aussi par des microorganismes, des eumycètes et des animaux qui y sont adaptés. Ainsi, par rapport aux forêts tempérées, les prairies tempérées sont plus susceptibles d'être peuplées de grands mammifères herbivores et d'abriter des mycorhizes à arbuscules (voir la figure 37.15).

▼ **Figure 52.9** La répartition des principaux biomes terrestres. Bien que sur cette carte les biomes terrestres aient des limites nettement définies, dans la réalité, ils s'interpénètrent, sur des étendues parfois relativement vastes.



Bien que la figure 52.9 montre des limites bien nettes entre les biomes, les biomes terrestres s'interpénètrent généralement, parfois sur de grandes superficies. Les zones de chevauchement, appelées **écotones**, ou zones de transition, peuvent être larges ou étroites.

▼ **Figure 52.10** Le climatogramme de quelques-uns des principaux biomes d'Amérique du Nord. Les régions colorées de ce graphique représentent les températures et les précipitations annuelles moyennes des biomes considérés.



INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ► Certains écosystèmes de la toundra arctique reçoivent aussi peu de pluie qu'un désert, et pourtant ils abritent une végétation beaucoup plus dense. Quel facteur climatique pourrait expliquer cette différence ? Expliquez votre réponse.

▼ **Figure 52.11** L'évolution convergente d'un cactus et d'une euphorbe. On trouve les cactus du genre *Cereus* dans les Amériques. *Euphorbia canariensis*, une euphorbe, est une plante indigène des îles Canaries, au large de la côte nord-ouest de l'Afrique.



La stratification verticale constitue une caractéristique importante des biomes terrestres. Ainsi, de nombreuses forêts comportent plusieurs strates : une strate arborescente supérieure, appelée **canopée**, une strate arborescente inférieure, une strate arbustive, une strate herbacée, la litière (le sol forestier) et, enfin, une strate racinaire. Les autres biomes (non forestiers) présentent aussi une stratification verticale, mais comprennent généralement moins de strates. Ainsi, les prairies ont une strate herbacée dominante composée de graminées et de plantes herbacées à feuilles larges, une litière et une strate racinaire. La stratification verticale de la végétation d'un biome fournit de nombreux habitats pour les animaux, en fonction de leur régime alimentaire. Ainsi, les chauves-souris (*Chiroptera spp.*) et les oiseaux insectivores se nourrissent dans la strate arborescente, tandis que les petits mammifères, de nombreux vers et les arthropodes fouillent la litière et la strate racinaire pour trouver de la nourriture.

Les espèces qui composent un biome varient d'un endroit à l'autre. Ainsi, dans la forêt de conifères (taïga) d'Amérique du Nord, l'épinette rouge (*Picea rubens*) se trouve en abondance dans l'Est, mais n'existe pas dans les autres régions, où ce sont l'épinette noire (*Picea mariana*) et l'épinette blanche (*Picea glauca*) qui dominent. Comme l'illustre la figure 52.11, les cactus vivant dans les déserts d'Amérique du Nord et d'Amérique du Sud ressemblent beaucoup, sur le plan morphologique, aux euphorbes qu'on trouve dans les déserts d'Afrique. Or, puisque les cactus (famille des cactacées) et les euphorbes (familles des euphorbiacées) proviennent de lignées différentes, leurs ressemblances sont les fruits d'une évolution convergente plutôt que d'un ancêtre commun (voir le concept 22.3).

Les perturbations et les biomes terrestres

Un biome est dynamique. C'est la perturbation naturelle qui est la règle générale, et non la stabilité. En écologie, une **perturbation** est un événement – tempête, incendie, activité humaine, etc. – qui transforme une communauté, fait disparaître des organismes qui la composent et modifie la disponibilité des

ressources. Des incendies fréquents peuvent tuer les plantes ligneuses et empêcher une savane de devenir le boisé qui pourrait s'y trouver grâce au seul climat. Dans de nombreuses forêts tropicales et tempérées, les ouragans et autres tempêtes créent des ouvertures pour de nouvelles espèces et peuvent ainsi modifier la composition des forêts. Par exemple, après le passage de l'ouragan Katrina sur la côte américaine du golfe du Mexique en 2005, le cyprès chauve (*Taxodium distichum*) et le tupé aquatique (*Nyssa aquatica*) sont devenus dominants dans les forêts marécageuses mixtes de cette région, car ces espèces sont moins sensibles que les autres de cette région aux dommages causés par le vent. Les perturbations entraînent souvent une grande discontinuité dans les biomes, qui présentent plusieurs communautés au sein d'une même région.

Dans de nombreux biomes, même les végétaux dominants dépendent d'une perturbation périodique. Ainsi, le feu fait partie intégrante des prairies, des savanes, de la forêt méditerranéenne et de nombreuses forêts de conifères. Avant le développement agricole et urbain, la majeure partie du Sud-Est des États-Unis était dominée par une seule espèce de conifère, le pin des marais (*Pinus palustris*). Or, sans des incendies périodiques, les feuillus tendaient à remplacer les pins. De nos jours, on a toutefois compris qu'il est possible de se servir du feu comme outil pour entretenir de nombreuses forêts de conifères.

La **figure 52.12** présente les principales caractéristiques des biomes terrestres. Rappelez-vous, pendant votre lecture, que les humains ont transformé de nombreux endroits dans le monde en remplaçant les biomes naturels par des espaces urbains ou agricoles. Par exemple, le centre des États-Unis, classé comme prairies, a déjà abrité d'immenses prairies à herbes hautes. Or, très peu des prairies originales y sont encore de nos jours, ayant été converties en terres agricoles.

RETOUR SUR LE CONCEPT 52.2

1. D'après le climatogramme de la figure 52.10, quelle est la principale différence entre les prairies tempérées et les forêts décidues tempérées ?
2. À l'aide de la figure 52.12, déterminez le biome naturel dans lequel vous vivez et résumez ses caractéristiques abiotiques et biotiques. Ces caractéristiques correspondent-elles à votre environnement réel ? Expliquez votre réponse.
3. **ET SI ?** ► Si le réchauffement planétaire fait monter les températures moyennes de 4 °C au cours du présent siècle, quel biome est le plus susceptible de remplacer la toundra dans certaines régions ? Expliquez votre réponse.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 52.3

Les biomes aquatiques sont des systèmes diversifiés et dynamiques qui couvrent la majeure partie de la planète

Contrairement aux biomes terrestres, les biomes aquatiques se caractérisent principalement par leur milieu physique et chimique. Ils présentent en outre moins de variations

latitudinales puisqu'on les trouve dans toutes les parties du globe. Les écologistes distinguent les biomes dulcicoles (d'eau douce) et marins (d'eau salée) selon leurs différences physiques et chimiques. Les biomes marins ont généralement une concentration saline moyenne de 3 %, contre moins de 0,1 % pour les biomes dulcicoles.

Les océans, qui sont les plus grands biomes, recouvrent environ 75 % de la surface terrestre et ont ainsi une influence énorme sur la biosphère. L'évaporation de l'eau de mer est à l'origine de presque toutes les précipitations de la planète. En outre, les algues marines et les bactéries photosynthétiques produisent une partie substantielle des molécules d'oxygène (O₂) atmosphérique et consomment de très grandes quantités de molécules de dioxyde de carbone (CO₂). Les températures océaniques ont un effet marqué sur le climat et les vents (voir la figure 52.3) ; les grands lacs et les océans ont tendance à modérer le climat des rives et des littoraux.

Les biomes dulcicoles sont étroitement reliés aux sols et aux composantes biotiques des biomes terrestres qui les entourent. Leurs caractéristiques dépendent également des régimes d'écoulement des eaux et du climat auquel ils sont exposés.

La classification des biomes aquatiques en zones

De nombreux biomes aquatiques présentent une stratification verticale et horizontale pour ce qui est des variables physico-chimiques ; la **figure 52.13** illustre ce phénomène dans le cas d'un milieu lacustre et dans celui d'un milieu marin. La lumière est absorbée par l'eau et les organismes photosynthétiques qu'elle contient, ce qui fait que l'intensité lumineuse diminue rapidement avec la profondeur. La **zone euphotique** est la zone supérieure où la lumière pénètre suffisamment pour permettre la photosynthèse, tandis que la **zone aphotique** est la zone inférieure qui est privée de lumière. Ces deux zones combinées composent la **zone pélagique**. Tout au fond de la zone aphotique se trouve la **zone abyssale**, la partie de l'océan qui se situe à une profondeur de 2 000 à 6 000 m. Le substrat qui se trouve au fond de tous les biomes aquatiques, profonds ou peu profonds, est appelé **zone benthique**. Composée de sable et de sédiments organiques et inorganiques (« boue »), cette zone est occupée par un ensemble de communautés d'organismes qu'on appelle **benthos**. La matière organique morte, appelée **détritus**, qui « tombe » des eaux superficielles productives de la zone euphotique, constitue une importante source de nourriture pour les espèces benthiques. Selon la distance par rapport au rivage et la profondeur de l'eau, on distingue dans les milieux lacustres une **zone littorale**, peu profonde, éclairée et située en bordure du lac, et une **zone limnétique**, plus profonde, éclairée et sans contact avec le fond. De la même façon, les milieux marins possèdent une **zone intertidale**, peu profonde, exposée à l'air à marée basse et submergée à marée haute, une **zone néritique**, plus profonde, éclairée et couvrant la limite de la partie submergée à marée basse jusqu'au bord du plateau continental, et une **zone océanique**, profonde, éclairée et sans contact avec le plateau continental.

L'eau de surface (épilimnion) est réchauffée par l'énergie thermique du rayonnement solaire jusqu'à la limite de pénétration de la lumière. L'eau profonde (hypolimnion), quant à elle, reste très froide. Dans l'océan et dans la plupart des lacs,

PANORAMA Les biomes terrestres

▼ Figure 52.12

La forêt tropicale

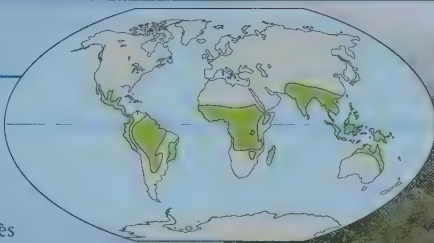
Répartition Les forêts tropicales se trouvent dans les régions équatoriales et subtropicales.

Précipitations Dans les **forêts tropicales humides**, les précipitations relativement constantes atteignent entre 200 et 400 cm par année. Dans les **forêts tropicales sèches**, les précipitations, très saisonnières, totalisent entre 150 et 200 cm annuellement; la saison sèche y dure de 6 à 7 mois.

Température La température de l'air est élevée toute l'année; elle se situe entre 25 et 29 °C et présente peu de variations saisonnières.

Végétaux Les forêts tropicales sont stratifiées, et la compétition pour la lumière y est intense. Les forêts humides présentent une strate d'arbres dont la cime dépasse le couvert serré des autres arbres, une strate arborescente supérieure (la canopée), une ou deux strates arborescentes inférieures, de même qu'une strate arbustive et une strate herbacée (composée de végétaux non ligneux de petite taille). Dans les forêts tropicales sèches, les strates sont généralement moins nombreuses. Les arbres à feuilles larges persistantes dominent les forêts tropicales humides, tandis que dans les forêts tropicales sèches les arbres perdent leurs feuilles durant la saison sèche. Des plantes épiphytes telles que des orchidées et des broméliacées couvrent en général les arbres de la forêt tropicale, mais elles sont moins abondantes dans les forêts sèches, où les arbustes épineux et les plantes succulentes (familles des crassulacées) sont répandus.

Animaux Les forêts tropicales de la planète abritent des millions d'espèces, dont quelque 5 à 30 millions d'espèces d'insectes, d'araignées



▲ Forêt tropicale humide, au Costa Rica.

et d'autres arthropodes qui restent encore à décrire. En fait, la forêt tropicale est le biome terrestre qui présente la plus grande diversité animale. Les animaux qui y vivent, notamment des amphibiens, des oiseaux, des reptiles, des mammifères et des arthropodes, sont adaptés à ce milieu stratifié où ils passent souvent inaperçus.

Conséquences de l'activité humaine Les humains ont pendant longtemps établi des communautés florissantes dans les forêts tropicales. Aujourd'hui, les forêts tropicales sont détruites et converties en terres agricoles, en zones urbaines et en d'autres types d'espaces.

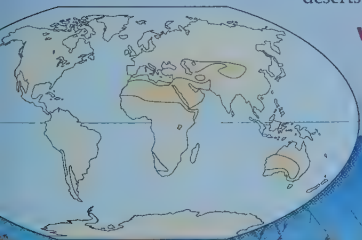
Le désert

Répartition Les **déserts** se trouvent dans une bande située entre 30° de latitude N. et 30° de latitude S. environ, ou parfois à d'autres latitudes, à l'intérieur des continents (par exemple, le désert de Gobi, situé au nord de l'Asie centrale).

Précipitations Les précipitations sont faibles et très variables; elles totalisent en général moins de 30 cm par année.

Température La température varie à la fois en fonction des saisons et du moment de la journée. Dans les déserts chauds, la température maximale de l'air peut dépasser 50 °C; dans les déserts froids, il peut faire jusqu'à -30 °C.

Végétaux Les paysages des déserts sont dominés par une végétation basse, dispersée sur de grandes étendues;



comparativement aux autres biomes terrestres, la proportion de sols dénudés y est élevée. Les déserts abritent des plantes succulentes, comme le cactus ou les euphorbes, des arbustes profondément enracinés et des herbes qui croissent pendant les rares périodes humides. Parmi les adaptations issues de l'évolution des plantes désertiques, on trouve la tolérance à la chaleur et à la sécheresse, la capacité d'emmagasiner de l'eau et la réduction de la surface des feuilles. Les moyens de défense physiques, telles les épines, et les moyens de défense chimiques, telles les toxines sécrétées par les feuilles des arbustes, sont fréquents. De nombreuses plantes désertiques présentent une adaptation photosynthétique: elles sont de type C₄ ou CAM (voir le concept 10.4).

Animaux Les serpents et les lézards (classe des reptiles), les scorpions (classe des arachnides), les fourmis et les coléoptères (classe des insectes), les oiseaux migrateurs et résidents (classe des oiseaux) ainsi que les rongeurs granivores (classe des mammifères) sont des animaux courants dans les déserts. Beaucoup de ces espèces sont nocturnes. Chez ces animaux, la conservation de l'eau est une adaptation répandue; en effet, certaines espèces survivent grâce à l'eau provenant de la dégradation métabolique des glucides contenus dans les graines.

Conséquences de l'activité humaine Grâce au transport de l'eau sur de grandes distances et à des puits profonds permettant d'atteindre les nappes d'eau souterraine, les humains ont maintenu des populations importantes dans les déserts. Le passage à la culture irriguée et l'urbanisation ont réduit la biodiversité naturelle de ces biomes.

◀ Paysage du Monument national Organ Pipe Cactus, en Arizona.

Suite ▶

La savane

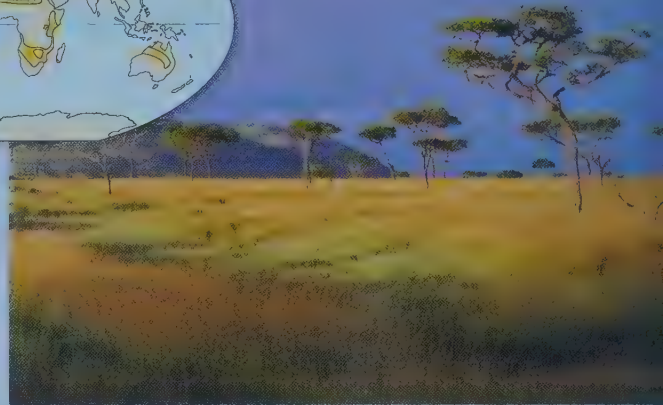
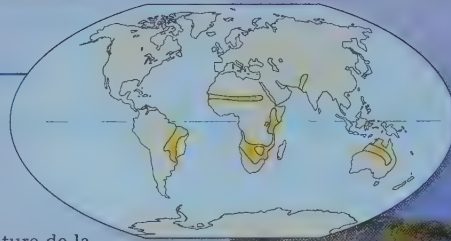
Répartition La savane se trouve dans les régions équatoriales et subtropicales.

Précipitations Les précipitations, qui sont saisonnières, atteignent en moyenne de 30 à 50 cm par année. La saison sèche peut durer jusqu'à 8 ou 9 mois.

Température Chaude toute l'année, la température de la savane se situe en moyenne entre 24 et 29 °C. La variation saisonnière est toutefois un peu plus marquée que dans les forêts tropicales.

Végétaux Les arbres dispersés qu'on trouve en groupes plus ou moins denses dans la savane sont souvent épineux et présentent de petites feuilles, une adaptation évidente aux conditions de relative sécheresse. Les incendies sont fréquents pendant la saison sèche, et les espèces végétales dominantes possèdent des adaptations leur permettant de résister au feu et à la sécheresse saisonnière. Les plantes qui couvrent le sol sont en majorité des graminées et des petites plantes herbacées à feuilles larges appelées herbes non graminéennes; elles croissent rapidement par suite des pluies saisonnières et tolèrent le broutage effectué par les grands mammifères et d'autres herbivores.

Animaux Les grands mammifères herbivores, comme les gnous (*Connochaetes spp.*) et les zèbres (*Equus zebra*), ainsi que leurs prédateurs, notamment les lions (*Panthera leo*) et les hyènes (*Hyaena spp.*, *Crocuta spp.* et autres), sont des espèces communes dans la savane. Toutefois, les herbivores qui dominent ce milieu sont en réalité les insectes, particulièrement les termites (ordre des dictyoptères). Les grands mammifères herbivores migrent souvent vers des pâturages plus verts et des points d'eau dispersés pendant les sécheresses saisonnières.



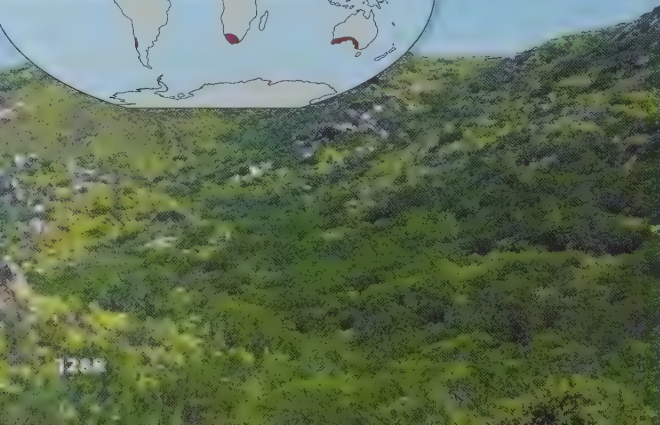
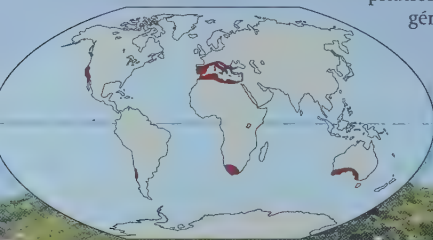
▲ Savane typique, au Kenya.

Conséquences de l'activité humaine Les tout premiers humains ont vraisemblablement vécu dans la savane. Les incendies allumés par les humains pourraient contribuer à la préservation de ce biome, quoique leur trop grande fréquence réduise la régénération des arbres en tuant les semis et les gaules (ou jeunes arbres). L'élevage des bestiaux et la chasse excessive ont entraîné des baisses dans les populations de grands mammifères.

La forêt méditerranéenne (chaparral)

Répartition La forêt méditerranéenne occupe les régions côtières de latitude moyenne de plusieurs continents, et ses nombreuses appellations témoignent de sa très vaste répartition : *chaparral* en Amérique du Nord, *matorral* en Espagne et au Chili, *garrigue* et *maquis* dans le Sud de la France, et *fynbos* en Afrique du Sud.

Précipitations Les précipitations de la forêt méditerranéenne sont très saisonnières : les hivers y sont pluvieux, et les étés, secs. Les précipitations annuelles atteignent en général entre 30 et 50 cm.



Température L'automne, l'hiver et le printemps sont frais, avec des températures moyennes se situant entre 10 et 12 °C. En été, la température moyenne peut atteindre 30 °C, et la température diurne maximale dépasse parfois 40 °C.

Végétaux La végétation de ce biome se compose principalement d'arbustes et de petits arbres, ainsi que d'une très grande variété de graminées et d'herbes. Beaucoup des espèces extrêmement diverses qui y vivent se limitent à un territoire qui leur est spécifique, d'une superficie relativement petite. Les robustes feuilles persistantes des plantes ligneuses sont un exemple d'adaptation à la sécheresse, car elles permettent de mieux conserver l'eau. Les adaptations au feu sont aussi remarquables. En effet, certains arbustes produisent des graines qui ne germent qu'après une exposition au feu; ils emmagasinent des réserves de nourriture dans leur système racinaire résistant au feu, ce qui leur permet de repousser rapidement et d'utiliser les nutriments devenus disponibles grâce au feu.

Animaux Les mammifères indigènes de la forêt méditerranéenne comprennent des cerfs (*Cervus spp.*) et des chèvres (*Capra spp.*), qui se nourrissent des ramilles et des bourgeons des plantes ligneuses, de même qu'une grande diversité de petits mammifères. Ce biome abrite aussi de très nombreuses espèces d'amphibiens, d'oiseaux, de reptiles et d'insectes.

Conséquences de l'activité humaine Fortement colonisées, les forêts méditerranéennes ont beaucoup reculé à cause de l'agriculture et de l'urbanisation. Les humains contribuent au déclenchement des incendies qui balaient ce biome.

◀ Végétation typique de chaparral, en Californie.

La prairie tempérée (steppe)

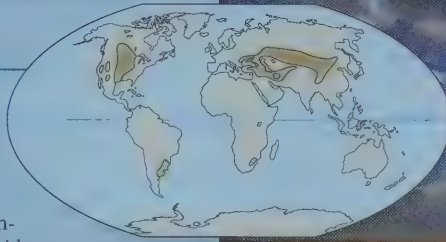
Répartition Les prairies tempérées comprennent les *velds* d'Afrique du Sud, les *pusztas* de Hongrie, les *pampas* d'Argentine et d'Uruguay, les steppes de Russie et les plaines et prairies du centre de l'Amérique du Nord.

Précipitations Les précipitations sont très saisonnières, les hivers étant relativement secs, et les étés, humides. Les précipitations annuelles atteignent en moyenne entre 30 et 100 cm. Les sécheresses périodiques sont fréquentes.

Température En général, les hivers sont froids : les températures moyennes sont souvent inférieures à -10°C . Les étés, dont les températures moyennes atteignent souvent près de 30°C , sont chauds.

Végétaux Les végétaux dominants sont les graminées et les herbes non graminéennes ; certaines plantes ne mesurent que quelques centimètres, mais dans les hautes prairies, d'autres peuvent atteindre 2 m. Un grand nombre de ces plantes présentent des adaptations relatives aux sécheresses périodiques prolongées et au feu. Après un incendie, les graminées repoussent rapidement. La présence de grands mammifères herbivores est l'un des facteurs qui empêchent l'implantation d'arbustes et d'arbres ligneux.

Animaux Les mammifères indigènes comprennent de grands herbivores comme le bison (*Bison bison*) et le cheval sauvage (*Equus ferus*). Les prairies tempérées sont aussi habitées par des mammifères fouisseurs, comme les chiens de prairie (*Cynomys spp.*) en Amérique du Nord.



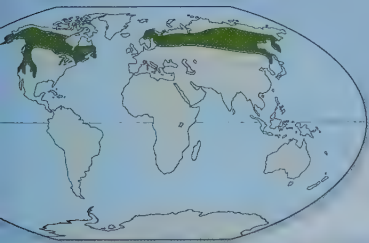
▲ Parc national des Prairies, en Saskatchewan au Canada.

Conséquences de l'activité humaine Comme il est riche et épais, le sol des prairies est propice à l'agriculture, notamment à la culture des céréales. Ainsi, la plupart des prairies de l'Amérique du Nord et un grand nombre de celles de l'Eurasie ont été converties en terres agricoles. Dans certaines prairies plus arides, le bétail et d'autres animaux brouteurs ont transformé une partie du biome en désert.

La forêt de conifères (taïga)

Répartition Formant une large bande qui s'étend de l'Amérique du Nord à l'Eurasie, jusqu'à la limite méridionale de la toundra arctique, la forêt de conifères, ou taïga, est le plus vaste biome terrestre.

Précipitations Les précipitations annuelles atteignent en général entre 30 et 70 cm, et les sécheresses périodiques sont fréquentes. Toutefois, les forêts de conifères côtières des États du Nord-Ouest des États-Unis bordés par le Pacifique sont en fait des forêts pluviales tempérées qui peuvent recevoir plus de 300 cm d'eau par année.



Température Les hivers sont habituellement froids ; les étés sont parfois chauds. Dans certaines forêts de conifères de la Sibérie, les températures peuvent varier entre -50°C l'hiver et plus de 20°C l'été.

Végétaux Les pins (*Pinus spp.*), les épinettes (*Picea spp.*), les sapins (*Abies spp.*) et les pruches (*Tsuga spp.*) dominent les forêts de conifères. Certains d'entre eux dépendent des incendies pour se régénérer. Grâce à la forme conique de nombreux conifères, la neige ne peut s'accumuler sur les branches et les briser ; leurs aiguilles et leurs feuilles en écailles réduisent la déshydratation. Dans ces forêts, la diversité des végétaux des strates arbustive et herbacée est moins grande que dans les forêts décidues tempérées.

Animaux De nombreux oiseaux migrateurs nichent dans les forêts de conifères, et d'autres espèces y demeurent toute l'année. Ce biome abrite une grande variété de mammifères, dont les orignaux (*Alces alces*), les ours bruns (*Ursus arctos*) et les tigres de Sibérie (*Panthera tigris altaica*). Des pullulements périodiques d'insectes qui se nourrissent des espèces d'arbres dominantes peuvent en détruire de vastes étendues.

Conséquences de l'activité humaine Bien que les forêts de conifères n'aient pas été intensément colonisées par les humains, on y coupe du bois à un rythme tel que les peuplements anciens sont fortement menacés et pourraient disparaître en peu de temps.

La forêt décidue tempérée

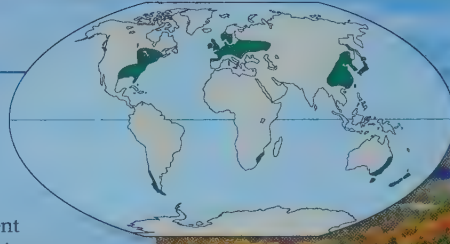
Répartition Les forêts décidues tempérées se situent principalement dans les régions de latitude moyenne de l'hémisphère Nord; on en trouve aussi au Chili, en Afrique du Sud, en Nouvelle-Zélande et en Australie, mais en moins grande quantité.

Précipitations Les précipitations annuelles moyennes peuvent varier entre 70 cm environ et plus de 200 cm. Toutes les saisons connaissent d'abondantes précipitations, y compris l'été, où il pleut, et l'hiver, où il neige (dans certaines forêts).

Température Les températures hivernales moyennes sont d'environ 0 °C. Chauds et humides, les étés connaissent des températures maximales de près de 35 °C.

Végétaux Les forêts décidues tempérées matures ont plusieurs strates de végétation distinctes, c'est-à-dire une canopée fermée, une ou deux autres strates arborescentes inférieures, une strate arbustive, une strate herbacée, une litière et une strate racinaire. Elles comptent peu d'épiphytes. Dans l'hémisphère Nord, les végétaux dominants sont des arbres à feuillage caduc, qui perdent leurs feuilles en automne, quand les températures sont trop basses pour une photosynthèse efficace et quand la perte d'eau par transpiration n'est pas facilement compensée, car le sol est gelé. En Australie, les eucalyptus à feuilles persistantes (*Eucalyptus spp.*) dominent ces forêts.

Animaux Dans l'hémisphère Nord, de nombreux mammifères hibernent pendant l'hiver, et certaines espèces d'oiseaux migrent vers des climats plus chauds. Les mammifères, les oiseaux et les insectes présents dans ces forêts profitent de toutes les strates verticales.



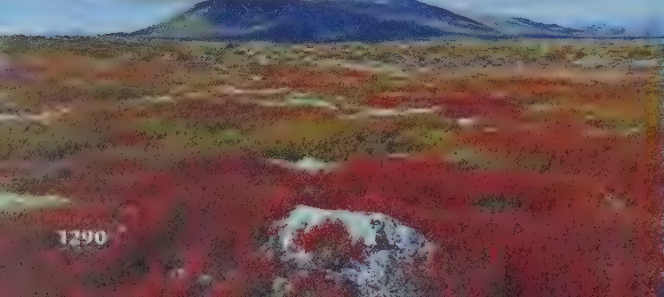
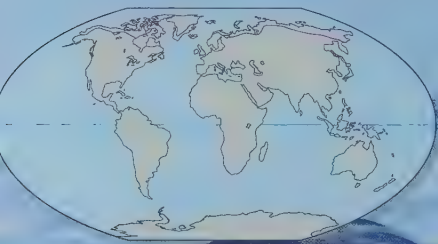
▲ Forêt décidue tempérée en automne, dans le New Jersey aux États-Unis.

Conséquences de l'activité humaine Sur tous les continents, la forêt décidue tempérée a été intensément colonisée. Presque toutes les forêts décidues tempérées naturelles d'Amérique du Nord ont été réduites ou complètement détruites par la coupe du bois et le défrichage pour l'agriculture et le développement urbain. Toutefois, grâce à leur capacité de récupération, elles regagnent la majeure partie de leur ancienne aire de répartition.

La toundra

Répartition Les toundras couvrent une grande partie de l'Arctique, totalisant 20 % des terres émergées de la planète. Les vents et le froid façonnent des communautés végétales semblables, appelées *toundras alpines*, sur les très hauts sommets, à toutes les latitudes, y compris les tropiques.

Précipitations Dans la toundra arctique, les précipitations atteignent en moyenne entre 20 et 60 cm par année, mais elles peuvent être supérieures à 100 cm dans la toundra alpine.



Température Les hivers sont froids, les températures moyennes étant de -30 °C dans certaines régions. Les températures estivales moyennes sont en général inférieures à 10 °C.

Végétaux La végétation de la toundra est en majeure partie herbacée. Elle se compose d'un mélange de mousses, de graminées et d'herbes non graminéennes, de même que de quelques arbres et arbustes nains, et des lichens. Une couche de sol gelé en permanence, appelé **pergélisol**, restreint la croissance des racines.

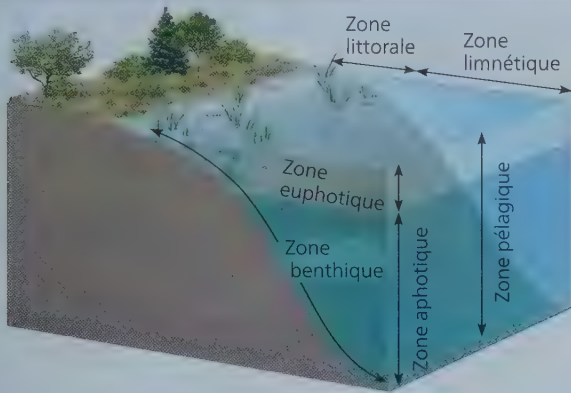
Animaux Parmi les grands herbivores qui habitent la toundra, on trouve les bœufs musqués (*Ovibos moschatus*), qui constituent une espèce résidante, et les caribous et les rennes (deux sous-espèces de *Rangifer tarandus*), qui sont des espèces migratrices. Des prédateurs tels que les ours (*Ursus spp.*), les loups (*Canis lupus*) et les renards (*Vulpes spp.*) y vivent aussi. Pendant l'été, les oiseaux migrateurs qui utilisent la toundra comme site de nidification sont extrêmement nombreux.

Conséquences de l'activité humaine Peu colonisée, la toundra est cependant devenue au cours des dernières années le siège d'une importante exploitation minière et pétrolière.

◀ Parc national de Dovrefjell-Sunddalsfjella, en Norvège.

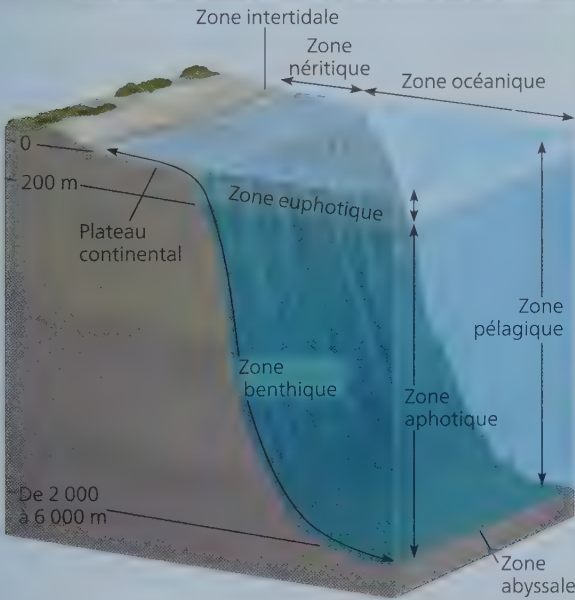
▼ **Figure 52.13** Les zones des milieux aquatiques. Les biomes aquatiques présentent une stratification horizontale et verticale et sont divisés en zones.

(a) Zones d'un milieu lacustre (lac)



On divise en général le milieu lacustre en diverses zones, d'après trois critères physiques : la pénétration de la lumière (zones euphotique et aphotique), la distance par rapport à la rive et la profondeur de l'eau (zones littorale et limnétique), et la distinction entre eau libre (zone pélagique) et fond lacustre (zone benthique).

(b) Zones d'un milieu marin



Comme celles d'un lac, les diverses zones d'un milieu marin sont déterminées en fonction de la pénétration de la lumière (zones euphotique et aphotique), de la distance par rapport au rivage et de la profondeur de l'eau (zones intertidale, néritique et océanique), et de la distinction entre eau libre (zone pélagique) et fond marin (zones benthique et abyssale).

la couche superficielle uniformément chaude et la couche profonde uniformément froide sont séparées par une mince couche, la **thermocline** (métalimnion), où le gradient thermique est abrupt. La température de l'eau dans les lacs est

particulièrement sujette à la stratification, surtout durant l'été et l'hiver. Cependant, les eaux de nombreux lacs tempérés se mélangent deux fois par année à cause des changements de température (**figure 52.14**). Ce **brassage saisonnier des eaux** ou inversion, comme on l'appelle, envoie l'eau enrichie en O₂ de la surface vers le fond, et amène l'eau riche en nutriments du fond vers la surface, au printemps (inversion de printemps) et à l'automne (inversion d'automne).

La répartition des communautés lacustres et marines est fonction de la profondeur de l'eau, de la pénétration de la lumière, de la distance par rapport à la rive ou au rivage, et de la distinction entre l'eau libre et le fond lacustre ou marin. Les communautés marines illustrent très clairement les limites que fixent ces facteurs abiotiques sur la répartition des espèces. La zone euphotique, relativement peu profonde, est habitée par le plancton et de nombreuses espèces de poissons (voir la figure 52.13b). Comme l'eau absorbe beaucoup la lumière et que l'océan est très profond, l'obscurité règne dans la majeure partie de l'océan (zone aphotique), où les organismes vivants sont relativement peu abondants. Des facteurs semblables limitent la répartition des espèces dans les lacs profonds.

La **figure 52.15** présente un tour d'horizon des caractéristiques des principaux biomes aquatiques.

RETOUR SUR LE CONCEPT **52.3**

1. Pourquoi est-ce le phytoplancton, et non les algues benthiques ou les plantes aquatiques à racines, qui constitue le principal ensemble d'organismes photosynthétiques dans la zone océanique pélagique ? (Voir la figure 52.15.)
2. **FAITES DES LIENS** ► De nombreux organismes vivant dans les estuaires se retrouvent quotidiennement dans l'eau douce, puis dans l'eau salée, au gré des marées. Expliquez de quelle façon ces conditions changeantes posent un défi à la survie de ces organismes (voir le concept 44.1).
3. **FAITES DES LIENS** ► Comme l'indique la figure 52.15, l'enrichissement en nutriments d'un lac peut causer l'apparition d'une fleur d'eau. Lorsque les algues meurent, des microorganismes décomposeurs font appel à la respiration aérobie pour dégrader les molécules complexes qui les constituent. Expliquez pourquoi la quantité d'O₂ du lac s'en trouve alors réduite (voir le concept 9.1).

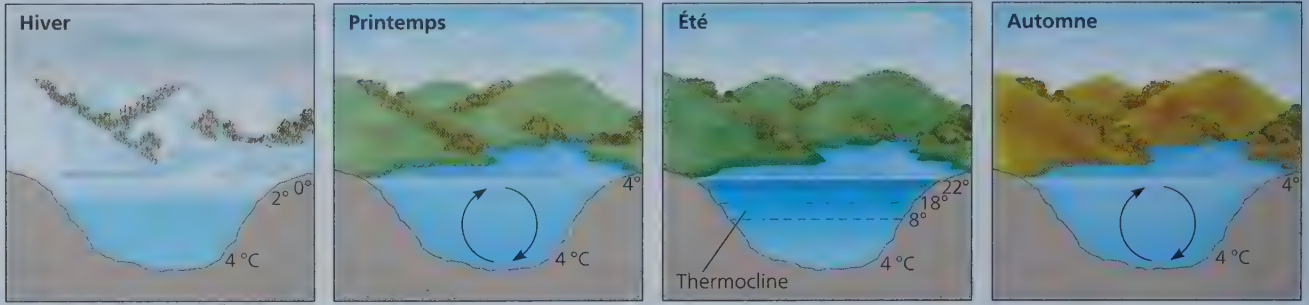
Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT **52.4**

Les interactions des organismes entre eux et avec leur milieu limitent la répartition des espèces

La répartition des espèces s'explique par des facteurs écologiques et par l'histoire évolutive. Prenons l'exemple des kangourous, des mammifères marsupiaux de la famille des macropodidés, qu'on trouve seulement en Australie. Les archives fossiles montrent que les kangourous et leurs proches parents sont

▼ **Figure 52.14** Le brassage saisonnier des eaux des lacs recouverts de glace en hiver. Le brassage saisonnier fait en sorte que les eaux lacustres sont bien oxygénées au printemps et à l'automne; durant l'hiver et l'été, lorsque l'eau subit une stratification thermique, la concentration d'O₂ diminue avec la profondeur.



1 En hiver, les eaux les plus froides du lac (0 °C) se trouvent juste sous la couche de glace superficielle. L'eau se réchauffe en profondeur, pour atteindre habituellement autour de 4 °C dans le fond.

2 Au printemps, la fonte de la glace amène la température de la couche superficielle à 4 °C. L'eau de cette couche superficielle se mélange aux couches sous-jacentes, ce qui fait disparaître la stratification thermique qui s'est établie pendant l'hiver. Les vents printaniers contribuent au brassage des eaux; ainsi, les eaux profondes reçoivent de l'O₂, et les eaux superficielles, des nutriments.

3 Pendant l'été, une stratification thermique réapparaît: l'eau chaude de la surface est séparée de l'eau froide du fond par la thermocline, une mince couche d'eau du lac où le gradient thermique est abrupt.

4 À l'automne, l'eau de la couche superficielle refroidit rapidement au contact de l'air froid, et s'enfonce sous les couches sous-jacentes. Les eaux du lac se mélangent de nouveau, jusqu'à ce que la surface gèle. La stratification thermique hivernale se rétablit alors.

apparus en Australie il y a quelque 5 millions d'années. À cette époque, l'Australie avait déjà atteint l'emplacement qu'elle occupe actuellement (par dérive des continents; voir le concept 25.4) et n'était reliée à aucune autre masse terrestre. Si on ne trouve des kangourous qu'en Australie, c'est en partie à cause d'un accident de l'histoire géologique: ils y sont apparus à un moment où le continent était géographiquement isolé.

Toutefois, il est important de prendre également en compte les facteurs écologiques. Jusqu'à maintenant, les kangourous ne se sont pas dispersés (par eux-mêmes) sur d'autres continents et ne sont présents que sur le continent où ils sont apparus. De plus, en Australie, on trouve des kangourous dans certains habitats, mais pas dans d'autres. Par exemple, le kangourou roux (*Macropus rufus*) vit dans les prairies arides du centre de l'Australie, mais pas dans les hautes forêts à couvert ouvert de l'Est de l'Australie. Cela dit, les kangourous ne font pas exception à cet égard: toutes les espèces peuplent certains habitats, mais pas d'autres. C'est pourquoi les écologistes ne cherchent pas seulement à savoir où se trouvent les espèces, mais aussi pourquoi elles s'y trouvent: quels sont les facteurs écologiques (biotiques et abiotiques) qui déterminent leur répartition?

La plupart du temps, la répartition géographique d'une espèce dépend à la fois de facteurs biotiques et abiotiques. Il en est ainsi pour le cactus saguaro (*Carnegiea gigantea*), présent presque exclusivement dans le désert de Sonora, qui couvre le Sud-Ouest des États-Unis et le Nord-Ouest du Mexique (figure 52.16). Au nord, l'aire de répartition de ces cactus est limitée par un facteur abiotique: la température. En effet, les saguaros ne tolèrent le gel que brièvement, généralement moins d'une journée, et la plupart ne survivent pas à des températures inférieures à -4 °C. C'est pour cette même raison qu'on trouve rarement les saguaros à une altitude dépassant les 1 200 m.

Toutefois, la température n'explique pas à elle seule la répartition des saguaros, notamment leur absence dans la région ouest du désert de Sonora. C'est que la présence d'eau est cruciale pour cette espèce, dont les jeunes plants ne peuvent survivre s'ils ne bénéficient pas de conditions humides pendant quelques années consécutives, ce qui arrive seulement quelques fois par siècle. Il est fort probable aussi que certains facteurs biotiques jouent des rôles déterminants dans la répartition des saguaros. Par exemple, les souris et les animaux de pâturage comme la chèvre se nourrissent des jeunes plants, tandis que les chauves-souris pollinisent les grandes fleurs blanches qui éclosent la nuit. Par ailleurs, les saguaros sont sensibles à une maladie bactérienne fatale. En somme, pour les saguaros comme pour la plupart des espèces, de nombreux facteurs entrent en jeu, et les écologistes doivent en tenir compte et considérer différentes hypothèses lorsqu'ils tentent d'expliquer la répartition d'une espèce.

Pour comprendre comment les écologistes peuvent arriver à expliquer la répartition d'une espèce, examinons les facteurs écologiques dont relèvent les questions présentées dans le schéma conceptuel de la figure 52.17.

L'expansion et la répartition

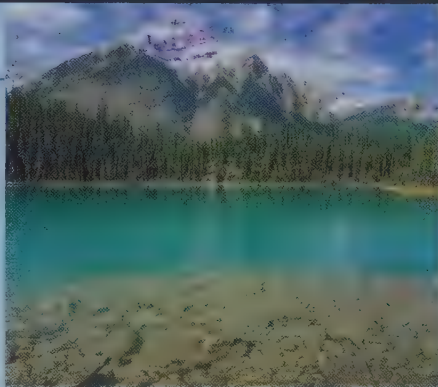
Le déplacement par lequel les individus ou les gamètes s'éloignent des centres où leur population est dense ou de leur région d'origine est appelé **expansion**. Ce facteur contribue grandement à la répartition mondiale des organismes. Par exemple, si les kangourous, qui sont des animaux terrestres, n'ont pu atteindre l'Afrique par leurs propres moyens, il en est autrement pour d'autres organismes adaptés à l'expansion à grande distance, comme certains oiseaux. L'expansion des

Les lacs

Milieu physique Les étendues d'eau dormantes vont des étangs de quelques mètres carrés aux lacs s'étendant sur plusieurs milliers de kilomètres carrés. L'intensité de la lumière diminue avec la profondeur, ce qui crée une stratification verticale. Dans les lacs des zones tempérées, la thermocline peut être saisonnière; dans les lacs des basses terres tropicales, la thermocline est présente toute l'année.

Milieu chimique La salinité, la concentration en O₂ et la teneur en nutriments diffèrent beaucoup d'un lac à l'autre et peuvent varier selon les saisons. Les **lacs oligotrophes** sont pauvres en nutriments et généralement riches en O₂; les **lacs eutrophes**, quant à eux, sont riches en nutriments et présentent souvent une concentration d'O₂ réduite lorsqu'ils sont recouverts de glace durant l'hiver, et dans leur partie la plus profonde au cours de l'été. La quantité de matière organique décomposable dans les sédiments benthiques est faible dans les lacs oligotrophes et élevée dans les lacs eutrophes; le taux élevé de décomposition dans les strates plus profondes des lacs eutrophes entraîne régulièrement une perte d'O₂.

Caractéristiques géologiques Les lacs oligotrophes tendent à avoir une moins grande superficie par rapport à leur profondeur que les lacs eutrophes. Avec le temps, les lacs oligotrophes peuvent devenir eutrophes, à mesure



▲ Lac oligotrophe dans le Parc national Jasper, en Alberta.

que le ruissellement y apporte des sédiments et des nutriments.

Organismes photosynthétiques Les plantes aquatiques enracinées et flottantes abondent dans la **zone littorale**, soit dans les eaux peu profondes et bien éclairées qui se situent à proximité de la rive. Plus loin de la rive, la **zone limnétique**, où les eaux sont trop profondes pour permettre aux plantes aquatiques de s'enraciner, contient diverses espèces de phytoplancton, dont des cyanobactéries.

Organismes hétérotrophes Dans la zone limnétique, de petits hétérotrophes flottants, le zooplancton, se nourrissent de phytoplancton. La

profondes, et varient de dépressions dans des milieux secs à des lacs et à des étangs envahis par la végétation. Les *terres humides riveraines* se forment le long des rives peu profondes et périodiquement inondées des rivières et des cours d'eau peu profonds. Enfin, les *terres humides du littoral* se trouvent le long des côtes des grands lacs et océans, où l'eau effectue un mouvement de va-et-vient résultant du niveau d'eau des lacs qui s'élève ou de l'action des marées. Ainsi, ces terres humides font partie aussi bien du biome dulcicole que du biome marin.

Organismes photosynthétiques Les terres humides comptent parmi les biomes les plus productifs de la planète. Leurs sols saturés d'eau favorisent la croissance de plantes telles que les nénuphars (par exemple, *Nuphar spp.* et *Nymphaea spp.*), les quenouilles (*Typha spp.*), de nombreuses cypéracées, les cyprès chauves (*Taxodium distichum*), les mélèzes (*Larix laricina*) et les épinettes noires (*Picea mariana*), qui sont spécialement adaptées pour vivre dans l'eau ou



▲ Lac eutrophe dans le delta de l'Okavango, au Botswana.

zone benthique est habitée par divers invertébrés, dont la composition en espèces dépend en partie des taux d'O₂. Des poissons vivent dans toutes les zones des lacs qui contiennent suffisamment d'O₂.

Conséquences de l'activité humaine L'enrichissement en nutriments des lacs, attribuable à la pollution causée par le ruissellement provenant des terres fertilisées et le déversement des déchets urbains, peut donner lieu à la prolifération des algues (fleur d'eau), à la réduction de la quantité d'O₂ et à la mort des poissons.

dans un sol rendu périodiquement anaérobie par la présence de l'eau. Les plantes ligneuses dominent la végétation des marécages, et les sphaignes (*Sphagnum spp.*), celle des tourbières.

Organismes hétérotrophes Les terres humides constituent le milieu de vie d'une communauté variée d'invertébrés, d'oiseaux et de nombreux autres organismes. Les herbivores, des crustacés aux rats musqués (*Ondatra zibethicus*), en passant par les larves d'insectes aquatiques, consomment des algues, des détritus et des végétaux. Les terres humides abritent aussi de nombreuses espèces carnivores, dont les libellules (classe des insectes), les loutres (classe des mammifères), les grenouilles (classe des amphibiens), les alligators et les hérons (classe des reptiles).

Conséquences de l'activité humaine Les terres humides contribuent à purifier l'eau et à réduire les pointes de crues. L'assèchement et le remblayage ont détruit jusqu'à 90 % des terres humides en Europe.

Les terres humides

Milieu physique Au sens large, une **terre humide** est un habitat inondé au moins une partie de l'année où vivent des plantes adaptées aux sols saturés d'eau. Certaines terres humides sont inondées de façon permanente, alors que d'autres ne le sont que périodiquement.

Milieu chimique En raison de la production élevée, par les plantes, de matières organiques et de leur décomposition par les microorganismes et autres organismes, l'eau et le sol sont périodiquement pauvres en O₂ dissous. Les terres humides possèdent une capacité élevée de filtrer les nutriments dissous et les polluants chimiques.

Caractéristiques géologiques Les *terres humides de bassin* se forment dans des mares peu

◀ Terre humide de bassin, au Royaume-Uni.

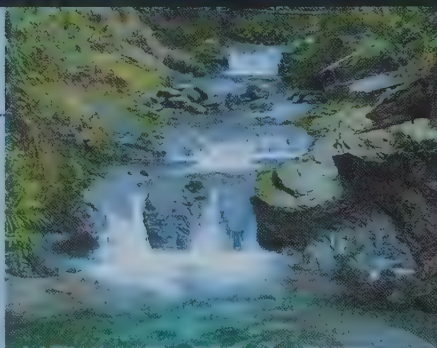
Suite ►

Les ruisseaux, les rivières et les fleuves

Milieu physique La principale caractéristique physique des ruisseaux, des rivières et des fleuves est le courant, c'est-à-dire le volume et la vitesse de leur écoulement. Tout en amont, l'eau des ruisseaux est froide, claire, agitée et coule rapidement. En aval, lorsque plusieurs affluents se sont rejoints pour former une rivière, l'eau est généralement plus chaude et plus trouble, car les rivières charrient d'ordinaire plus de sédiments que leurs eaux d'amont. Les fleuves, les rivières et les ruisseaux se stratifient en zones verticales, qui s'étendent de l'eau de surface à l'eau de fond.

Milieu chimique La teneur en sel et en nutriments des ruisseaux, des rivières et des fleuves est plus élevée en amont qu'à l'embouchure. L'eau d'amont est en général riche en O₂. En aval, l'eau peut aussi contenir une importante quantité d'O₂, sauf là où l'eau est enrichie de matières organiques. Une grande partie des matières organiques contenues dans les fleuves et les rivières se compose de matières dissoutes ou très fragmentées qui sont transportées par le courant depuis les ruisseaux forestiers.

Caractéristiques géologiques En amont, les chenaux des ruisseaux sont souvent étroits; ils présentent un fond rocheux formé alternativement de portions peu profondes et de fosses. En aval, l'écoulement des eaux des rivières et des fleuves s'effectue dans des tronçons qui sont

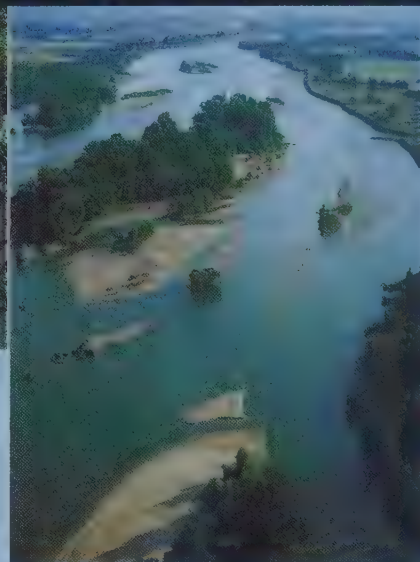


▲ Ruisseau d'amont dans l'État de Washington, aux États-Unis.

généralement larges et sinueux. Leur fond est souvent limoneux: des sédiments s'y sont déposés au fil du temps.

Organismes photosynthétiques En amont des ruisseaux qui coulent dans les prairies ou les déserts, l'eau est parfois riche en algues ou en plantes aquatiques à racines.

Organismes hétérotrophes Une grande diversité de poissons et d'invertébrés vivent dans les ruisseaux, les rivières et les fleuves non pollués. La répartition des espèces s'effectue selon les zones verticales. Dans les ruisseaux qui coulent dans les forêts tempérées ou tropicales, les matières organiques provenant de la végétation terrestre constituent la principale source d'alimentation des organismes aquatiques.



▲ Fleuve Loire, en France, loin de ses eaux d'amont.

Conséquences de l'activité humaine La pollution urbaine, agricole et industrielle dégrade la qualité de l'eau et tue les organismes aquatiques. L'endiguement et la lutte contre les crues perturbent le fonctionnement naturel des écosystèmes que constituent les ruisseaux, les rivières et les fleuves, et menacent les espèces migratrices comme le saumon (famille des salmonidés).

Les estuaires

Milieu physique Un estuaire est une zone de transition entre un fleuve et l'océan. Lorsque la marée monte, l'eau de mer remonte le chenal de l'estuaire, puis se retire lorsque la marée descend. Souvent, le fond du chenal contient de l'eau de mer, de forte densité, qui se mélange peu avec l'eau fluviale de densité moindre, à la surface.

Milieu chimique Dans les estuaires, la salinité de l'eau n'est pas la même partout: elle varie de

celle de l'eau douce à celle de l'eau de mer. La salinité varie également suivant le cycle quotidien des marées. Enrichis par les nutriments provenant des fleuves, les estuaires, comme les terres humides, comptent parmi les biomes les plus productifs de la planète.

Caractéristiques géologiques Les mouvements de l'eau des estuaires, conjugués aux sédiments charriés par les fleuves et les marées, créent un réseau complexe de chenaux de marée, d'îles, de levées alluviales naturelles et de vasières.

Organismes photosynthétiques Les graminées des marais maritimes (ou salés) et les algues, y compris le phytoplancton, sont les principaux producteurs des estuaires.

Organismes hétérotrophes Des vers (classe des oligochètes), des huîtres (classe des bivalves), des crabes (classe des malacostracés) et de nombreuses espèces de poissons comestibles habitent aussi les estuaires. De nombreux invertébrés et poissons marins s'y reproduisent ou s'y arrêtent au cours de leur migration vers les habitats dulcicoles situés en amont. Enfin, les estuaires constituent des aires de nutrition pour les oiseaux de rivage et certains mammifères marins.

Conséquences de l'activité humaine Partout dans le monde, les polluants déversés en amont, de même que les travaux de remblayage et de dragage, portent atteinte aux estuaires.



◀ Estuaire, dans le Sud de l'Espagne.

Les zones intertidales

Milieu physique Une **zone intertidale** est tour à tour submergée et découverte au cours du cycle biquotidien des marées dans la plupart des rivages marins. Les zones supérieures sont plus longtemps exposées à l'air, et leur milieu physique présente de plus grandes variations de température et de salinité. Les différences dans les conditions physiques qui caractérisent les zones intertidales supérieure et inférieure limitent la répartition de nombreuses espèces d'organismes à certaines strates, comme l'illustre la photo.

Milieu chimique Les concentrations d'O₂ et de nutriments sont généralement élevées et se renouvellent à chaque retour de la marée.

Caractéristiques géologiques Les substrats des zones intertidales, qui sont en général rocheux ou sableux, déterminent des adaptations comportementales et anatomiques chez les organismes de la zone intertidale. La configuration des baies ou du littoral influe sur l'amplitude des marées et l'exposition relative des organismes intertidaux à l'action des vagues.

Organismes photosynthétiques Les zones intertidales rocheuses, surtout dans leur partie inférieure, abritent des algues marines enracinées dont la diversité et la biomasse sont considérables. En raison de l'instabilité du substrat, les zones sablonneuses exposées à de fortes

vagues ne contiennent pas de plantes ni d'algues enracinées, alors que celles qui se trouvent dans des baies protégées ou des lagunes portent souvent de riches bancs d'algues et de plantes herbacées marines.

Organismes hétérotrophes Un grand nombre des animaux vivant dans les zones intertidales rocheuses possèdent des adaptations structurales qui leur permettent de se fixer au substrat dur. Dans la partie supérieure des zones intertidales, la composition, la densité et la diversité des espèces animales sont sensiblement différentes de celles de la partie inférieure. Là où les substrats sont sablonneux ou vaseux, de nombreux animaux, tels les vers, les palourdes (classe des bivalves) et les crustacés prédateurs (classe des malacostracés), s'enfouissent dans le sable ou dans la vase et se nourrissent grâce à la nourriture apportée par la marée. On y trouve habituellement des éponges (classe des démosponges), des anémones de mer (classe des anthozoaires), des échinodermes, de même que de petits poissons.

Conséquences de l'activité humaine La pollution par le pétrole a eu des effets nuisibles sur de nombreuses zones intertidales. La construction de murs de roches et autres barrières pour réduire l'érosion par les vagues et les ondes de tempête a perturbé ces zones à certains endroits.



▲ Zone intertidale rocheuse du littoral de l'Oregon, aux États-Unis.

La zone océanique pélagique

Milieu physique La **zone océanique pélagique** est une vaste étendue d'eaux libres bleues, sans cesse agitées par les courants causés par les vents. En raison de la plus grande limpidité de ces eaux, la zone euphotique est plus profonde que celle des eaux côtières.

Milieu chimique En général, ces eaux présentent un taux d'O₂ élevé et sont généralement plus pauvres en nutriments que les eaux côtières. Dans certaines régions tropicales, les eaux de la zone pélagique sont plus pauvres en nutriments que celles des océans tempérés parce que leur stratification thermique se maintient pendant toute l'année. Dans les zones euphotiques des zones océaniques tempérées et proches des pôles, le brassage des eaux qui se produit entre l'automne et le printemps permet le renouvellement des nutriments.

Caractéristiques géologiques Ce biome couvre approximativement 70% de la surface de la Terre, et sa profondeur moyenne atteint près de 4 000 m. Le point le plus profond de l'océan se situe à plus de 10 000 m de la surface.

Organismes photosynthétiques Le phytoplancton, qui comprend les bactéries photosynthétiques, forme le principal ensemble d'organismes photosynthétiques qui sont transportés par les courants océaniques. Le brassage printanier des eaux renouvelle les nutriments, ce qui provoque, dans les océans tempérés, une prolifération du phytoplancton. En raison de l'étendue de son biome, le plancton photosynthétique est à l'origine d'environ la moitié de l'activité photosynthétique effectuée sur Terre.

Organismes hétérotrophes L'ensemble d'organismes hétérotrophes le plus abondant dans ce biome est le zooplancton. Il est constitué de protistes, de vers, de copépodes, de krill (*Euphausia superba*), de méduses (classe des scyphozoaires), ainsi que des petites larves d'invertébrés et de certains poissons qui se nourrissent de phytoplancton. Le biome océanique pélagique comprend aussi des animaux qui nagent librement, comme les calmars (classe des céphalopodes), les poissons, les tortues de mer (classe des reptiles) et les mammifères marins.

Conséquences de l'activité humaine La surpêche a appauvri les stocks de poissons de tous les océans de la Terre. La pollution, l'acidification des océans et le réchauffement de la planète ont également nui à la vie marine.

Suite ►



► Pleine mer, au large de l'Islande.

Les récifs coralliens

Milieu physique Les **récifs coralliens** sont formés en grande partie du carbonate de calcium provenant des squelettes des coraux. Les récifs coralliens en eau peu profonde se trouvent dans la zone euphotique des milieux marins tropicaux relativement stables dont les eaux sont très limpides, notamment autour des îles et le long de côtes de certains continents. Ils sont affectés par les températures de moins de 18 à 20 °C et de plus de 30 °C. Moins connu, le récif corallien en eau profonde, que l'on trouve à une profondeur variant de 200 à 1 500 m, présente une diversité comparable à celle de nombreux récifs coralliens en eau peu profonde.

Milieu chimique Les coraux nécessitent des taux d'O₂ élevés et ne peuvent vivre dans les milieux où l'apport en eau douce et en nutriments est important.

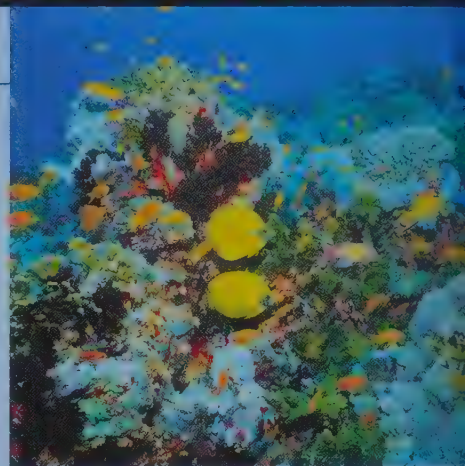
Caractéristiques géologiques Pour se fixer, les coraux ont besoin d'un substrat solide. D'abord *récif frangeant* sur une jeune île haute, il devient plus tard au cours de l'histoire de l'île

un *récif-barrière* extracôtier, puis un *atoll*, une fois que l'île est submergée.

Organismes photosynthétiques Des algues unicellulaires vivent dans les tissus des coraux et créent une association mutualiste permettant à ces derniers d'obtenir des molécules organiques. Diverses algues marines multicellulaires rouges et vertes prolifèrent sur les récifs et sont responsables d'une grande partie de la photosynthèse effectuée sur les récifs coralliens.

Organismes hétérotrophes Les coraux eux-mêmes, constitués de divers groupes de cnidaires, sont les animaux qui prédominent sur les récifs coralliens. Toutefois, on y trouve aussi une diversité exceptionnelle de poissons et d'invertébrés. À l'échelle planétaire, la diversité des animaux vivant sur les récifs coralliens rivalise avec celle des forêts tropicales.

Conséquences de l'activité humaine La cueillette des squelettes coralliens et la surpêche ont réduit les populations de coraux et de poissons de récifs. Le réchauffement de la planète et



▲ Récif de corail de la mer Rouge.

la pollution sont aussi susceptibles de contribuer à la destruction à grande échelle des coraux. Le développement de zones de mangroves pour l'aquaculture a également réduit les frayères de nombreuses espèces de poissons de récifs.

La zone océanique benthique

Milieu physique La **zone océanique benthique** est constituée du plancher océanique qui se trouve sous les eaux de surface de la zone côtière, ou **zone néritique**, et sous celles de la zone extracôtière, ou zone pélagique. À l'exception des eaux côtières peu profondes, la zone océanique benthique ne reçoit pas de lumière solaire. Dans ce milieu, plus on s'enfonce, plus la température est basse et plus la pression est élevée. Par conséquent, les organismes qui occupent la zone très profonde, ou zone abyssale, sont adaptés à un froid continu (environ 3 °C) et à une pression extrêmement élevée.

Milieu chimique Sauf en certains endroits riches en matières organiques, les concentrations d'O₂ sont suffisantes pour faire vivre des animaux très divers.

Caractéristiques géologiques La majeure partie de la zone benthique est couverte de sédiments meubles. Toutefois, il existe des zones de substrat rocheux sur les récifs, les montagnes sous-marines et la nouvelle croûte océanique.

Organismes autotrophes Les organismes photosynthétiques, principalement le varech et les algues filamenteuses, n'occupent que les endroits peu profonds où la lumière parvient en quantité suffisante. Des communautés uniques d'organismes, comme celle qui apparaît sur la photo, prolifèrent près des **bouches hydrothermales sous-marines** d'origine volcanique qui se trouvent sur les dorsales océaniques. Dans ces milieux obscurs, chauds et pauvres en O₂, les organismes producteurs de nutriments sont des procaryotes chimioautotrophes qui obtiennent

leur énergie en oxydant le H₂S issu de la réaction entre l'eau chaude et le sulfate dissous (ou ion tétraoxosulfate, SO₄²⁻).

Organismes hétérotrophes Les communautés de la zone benthique néritique se composent d'un grand nombre d'invertébrés et de poissons. Au-delà de la zone euphotique, la plupart des animaux dépendent entièrement des matières organiques qui proviennent des zones supérieures. Parmi les animaux des communautés vivant près des bouches hydrothermales sous-marines, on trouve des vers tubicoles géants (*Riftia pachyptila*) atteignant parfois plus de 1 m de long. Il semble que ces vers se nourrissent grâce à l'activité de procaryotes chimioautotrophes qui vivent en symbiose en leur sein. De nombreux autres invertébrés, notamment des arthropodes et des échinodermes, abondent aux alentours des bouches hydrothermales.

Conséquences de l'activité humaine Dans la zone océanique benthique, la surpêche a décimé d'importantes populations de poissons, comme la morue (*Gadus morhua*) des Grands Bancs de Terre-Neuve. De plus, le déchargement de déchets organiques y a créé des zones privées d'O₂.



◀ Communauté d'organismes vivant à proximité d'une bouche hydrothermale sous-marine.

organismes est un processus crucial qui permet de comprendre à la fois l'isolement géographique au cours de l'évolution (voir le concept 24.2) et les schémas actuels de répartition géographique des espèces, notamment celle des diatomées du Pacifique, mentionnée plus tôt dans ce chapitre.

L'extension de l'aire naturelle et la radiance adaptative

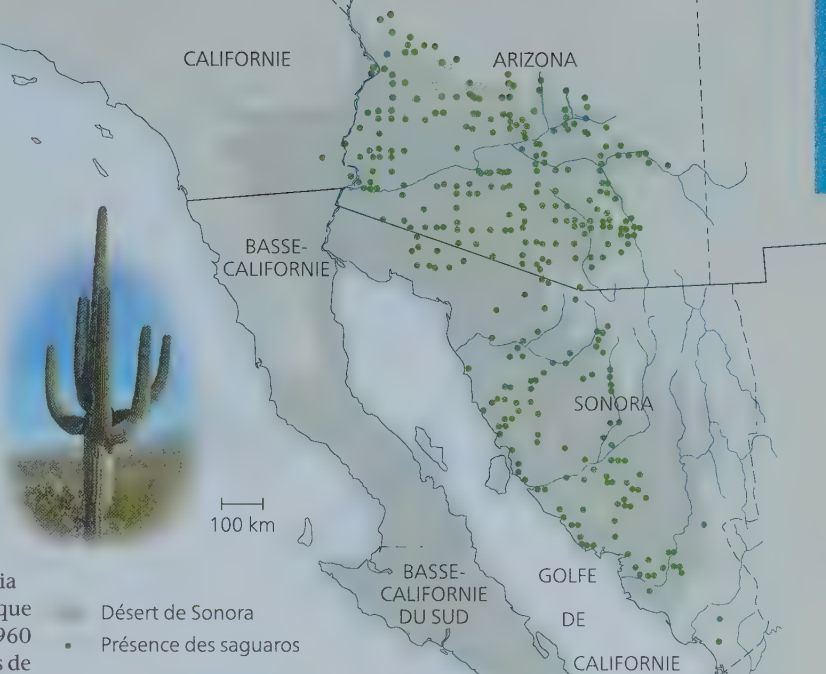
L'importance de l'expansion devient évidente lorsque des organismes étendent leur aire naturelle en atteignant des régions qu'ils n'habitaient pas auparavant, un déplacement appelé *extension de l'aire*. Il y a 200 ans, par exemple, on ne trouvait le héron garde-bœufs (*Bubulcus ibis*) qu'en Afrique et dans le Sud-Ouest de l'Europe. Mais à la fin du 19^e siècle, certains de ces robustes oiseaux ont réussi à traverser l'océan Atlantique et à coloniser le Nord-Est de l'Amérique du Sud. De là, les hérons garde-bœufs se sont progressivement dispersés vers le sud et le nord : via l'Amérique centrale, ils sont parvenus jusqu'en Amérique du Nord, atteignant la Floride à la fin des années 1960 (figure 52.18). Aujourd'hui, on trouve des populations de ces oiseaux nicheurs à l'ouest jusque sur la côte du Pacifique des États-Unis et au nord jusque dans le Sud du Canada.

Dans de rares cas, ce type d'expansion sur de longues distances peut donner lieu à des radiances adaptatives, c'est-à-dire à l'évolution rapide d'une espèce ancestrale en de nouvelles espèces qui combinent de nombreuses niches écologiques. La diversité des sabres d'argent (*Argyroxiphium spp.*) originaires d'Hawaï est un exemple de radiance adaptative qui n'a été possible que grâce à l'expansion sur de longues distances d'une espèce ancestrale, *Carlquistia muirii*, originaire d'Amérique du Nord (voir la figure 25.22).

L'extension de l'aire naturelle montre clairement l'influence de l'expansion sur la répartition. Cependant, les occasions d'observer cette expansion sont rares, et les écologistes se tournent souvent vers les méthodes expérimentales pour mieux comprendre comment l'expansion contribue à limiter la répartition des espèces.

La transplantation d'espèces

Pour déterminer si l'expansion est un facteur limitant de la répartition d'une espèce, les écologistes peuvent observer ce qui se passe quand les humains transplantent accidentellement ou intentionnellement une espèce dans des régions où elle



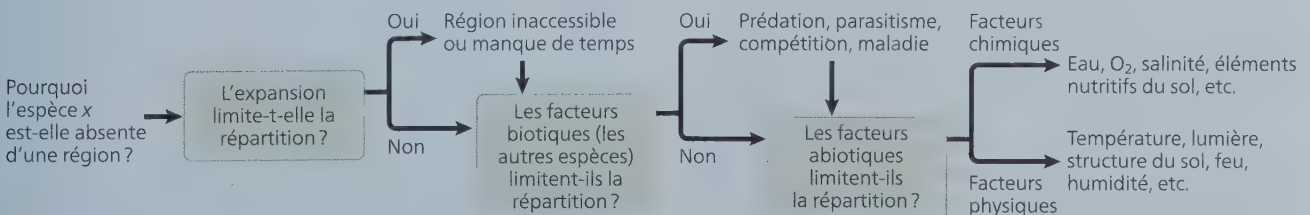
▲ **Figure 52.16** La répartition des cactus saguaros en Amérique du Nord.

Le gel est un des principaux facteurs qui limitent la répartition des saguaros, mais d'autres facteurs abiotiques et biotiques sont également importants.

était absente. Pour qu'une transplantation soit réussie, certains organismes doivent non seulement survivre dans la nouvelle région, mais aussi pouvoir s'y reproduire de manière durable. Si une transplantation réussit, l'aire de répartition *potentielle* de l'espèce est alors plus étendue que son aire de répartition *réelle*; en d'autres termes, l'espèce *pourrait* vivre dans certaines régions où elle n'habite pas actuellement.

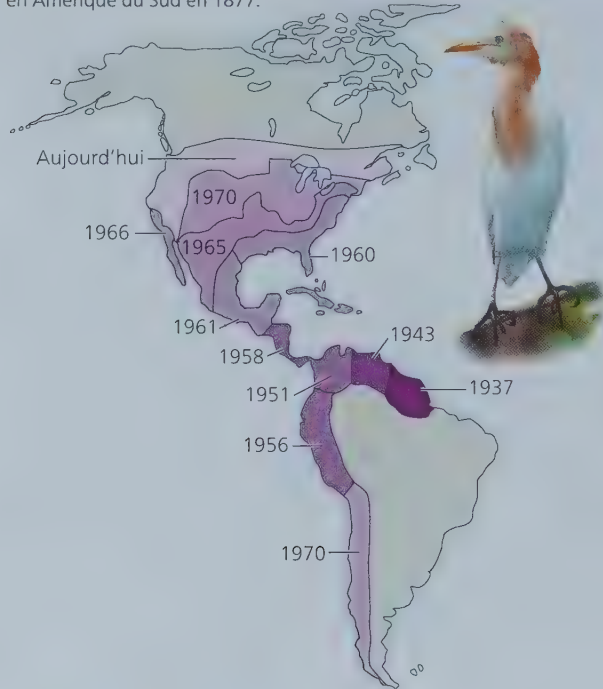
Les espèces introduites dans de nouvelles zones géographiques peuvent perturber les communautés et les écosystèmes de ces zones (voir le concept 56.1). Par conséquent, les écologistes déplacent rarement des espèces dans de nouvelles régions. Ils documentent plutôt les résultats obtenus lors de transplantations visant d'autres buts, comme l'introduction d'un prédateur pour contrôler une espèce nuisible ou la transplantation accidentelle d'une espèce.

▼ **Figure 52.17** Le schéma conceptuel des facteurs limitant la répartition géographique. Les écologistes qui étudient les facteurs limitant la répartition d'une espèce donnée doivent souvent se poser des questions comme celles ci-dessous. Les flèches qui suivent les réponses aux «Oui» montrent qu'il leur faudrait répondre à toutes ces questions, car plus d'un facteur peut limiter la répartition d'une espèce.



En quoi les effets des facteurs abiotiques sur les écosystèmes aquatiques et terrestres diffèrent-ils ?

▼ **Figure 52.18** L'expansion du héron garde-bœufs. Originaire d'Afrique, le héron garde-bœufs a été signalé pour la première fois en Amérique du Sud en 1877.

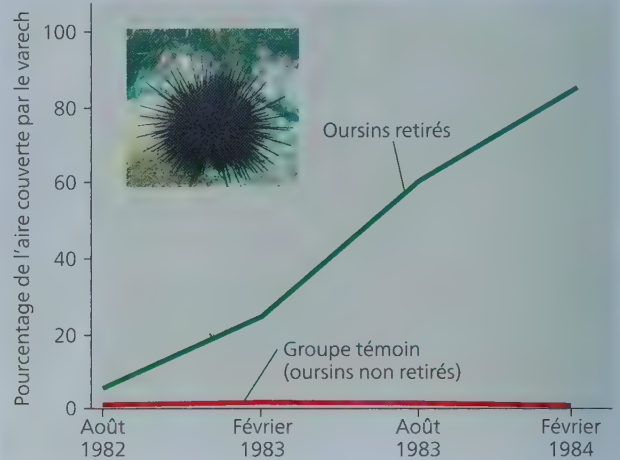


Les facteurs biotiques

La prochaine étape consiste à se demander si des facteurs biotiques – c'est-à-dire d'autres espèces – limitent la répartition d'une espèce donnée. Souvent, l'aptitude d'une espèce à survivre et à se reproduire dans un habitat est entravée par ses interactions avec d'autres espèces, comme des prédateurs (des organismes qui tuent leurs proies) ou des herbivores (des organismes qui mangent des plantes ou des algues). La **figure 52.19** décrit le cas particulier d'un herbivore, l'oursin à longues épines (*Centrostephanus rodgersii*), qui peut limiter la répartition d'un groupe d'espèces dont il se nourrit. Dans certains écosystèmes marins, on observe souvent une relation inverse entre l'abondance des oursins tels que *C. rodgersii* et celle de certaines algues, comme les algues brunes qui forment le varech. Il n'y a pas d'importants peuplements de varech là où les oursins qui s'en nourrissent vivent en grand nombre. Comme l'explique la **figure 52.20**, des chercheurs australiens ont vérifié si l'espèce *C. rodgersii* constitue un facteur biotique limitant la répartition du varech. Lorsqu'ils ont retiré les oursins des zones étudiées, l'aire couverte par le varech s'est accrue de façon considérable, prouvant ainsi que *C. rodgersii* limite la répartition du varech.

En plus de la prédation et de l'herbivorisme, la présence ou l'absence d'agents de pollinisation, de ressources alimentaires, de parasites, d'agents pathogènes et d'organismes compétiteurs sont des facteurs biotiques susceptibles de limiter la répartition des espèces, laquelle est très courante dans la nature. Certains des cas les plus remarquables s'observent quand les humains introduisent accidentellement ou volontairement des prédateurs ou des agents pathogènes exotiques dans de nouvelles régions, et anéantissent les espèces indigènes.

▼ **Figure 52.19** Les effets de l'alimentation des oursins sur la répartition du varech. Le varech était beaucoup plus abondant dans les régions où l'on avait retiré les oursins à longues épines (*Centrostephanus rodgersii*) que dans les zones voisines d'une aire témoin où l'on avait laissé les oursins.



Les facteurs abiotiques

La dernière question du schéma conceptuel de la **figure 52.17** s'applique au rôle des facteurs abiotiques – tels que la température, l'eau, l' O_2 , la salinité, la lumière et le sol – dans la limitation de la répartition. Une espèce est introuvable sur un site dont les conditions physiques ne lui permettent pas de survivre et de se reproduire. Tout au long de cette section, rappelez-vous que la plupart des facteurs abiotiques varient considérablement dans l'espace et dans le temps. Les fluctuations journalières et annuelles des facteurs abiotiques peuvent atténuer ou accentuer les différences entre les régions. De plus, les organismes peuvent adopter certains comportements, comme la dormance ou l'hibernation, pour se mettre temporairement à l'abri de conditions difficiles (voir le concept 40.4).

La température

La température constitue un important facteur dans la répartition des organismes puisqu'elle influe sur les processus biologiques : les cellules se rompent si l'eau qu'elles contiennent gèle (à des températures inférieures à 0°C), et les protéines de la plupart des organismes se dénaturent à des températures supérieures à 45°C . En général, les organismes ont un fonctionnement optimal à l'intérieur d'un intervalle de température précis. Lorsque la température du milieu sort de cet intervalle, certains animaux, notamment les mammifères et les oiseaux, doivent déployer de l'énergie pour maintenir leur température interne (voir la **figure 40.17**). Des adaptations extraordinaires permettent à certains organismes, comme les bactéries thermophiles, de survivre dans des conditions de température qui se situent en dehors de l'intervalle dans lequel les autres formes de vie sont confinées.

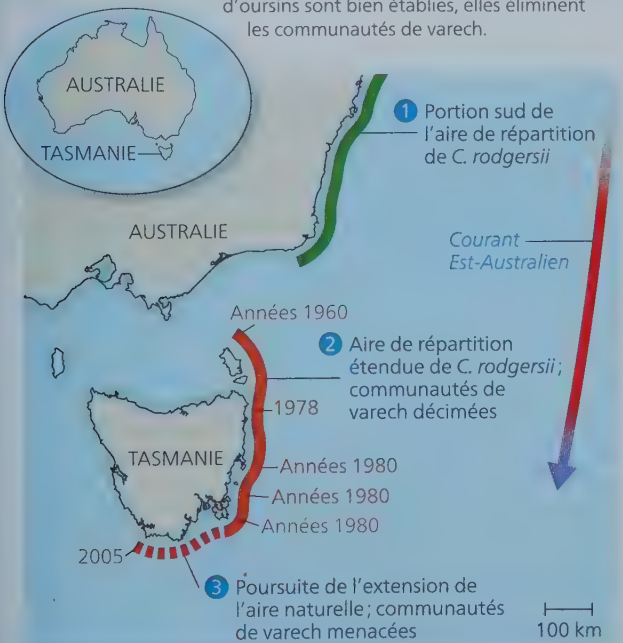
Comme on l'a vu précédemment, les changements climatiques ont déjà obligé des centaines d'espèces à modifier leurs aires de répartition géographiques. La modification de l'aire de répartition d'une espèce peut elle-même avoir des effets

considérables sur la répartition d'autres espèces. Examinons les effets de l'augmentation des températures océaniques sur l'aire de répartition géographique des oursins de l'espèce *C. rodgersii*. Depuis 1950, la température des eaux le long du littoral de la Tasmanie, une île située au sud de la partie continentale de l'Australie, est passée de 11,5 °C à 12,5 °C. Ce réchauffement a permis à *C. rodgersii* (dont les larves ne se développent bien qu'à des températures supérieures à 12 °C) d'étendre son aire de répartition vers le sud (figure 52.20). L'oursin étant un consommateur vorace de varech et d'autres algues, les communautés d'algues qui autrefois abritaient une abondante diversité d'espèces ont été complètement détruites dans les régions plus au sud où l'oursin s'est établi (ces régions sont indiquées par une ligne continue orange dans la figure 52.20).

L'eau et l'oxygène

La disponibilité de l'eau varie considérablement selon les habitats. Il s'agit là d'un autre facteur qui influe fortement sur la répartition des espèces. Les espèces vivant sur la grève ou dans des marais côtiers peuvent se déshydrater à marée basse. Les organismes terrestres doivent presque constamment combattre la déshydratation, et leur répartition à l'échelle de la planète témoigne de leur aptitude à obtenir de l'eau et à la conserver. De nombreux amphibiens, dont la minuscule grenouille de la figure 52.1, sont particulièrement vulnérables à la déshydratation parce que leur peau mince et humide sert aux échanges gazeux. Les organismes qui vivent en milieu désertique présentent diverses adaptations leur permettant d'obtenir et de conserver suffisamment d'eau, comme l'explique le concept 44.4.

▼ **Figure 52.20** L'extension de l'aire naturelle de l'oursin à longues épines. Depuis 1950, l'aire de répartition de l'oursin *C. rodgersii* vers le sud s'est étendue à la suite de l'élévation de la température des eaux le long de la côte de Tasmanie. Les dates en orangé indiquent les années où des oursins de cette espèce ont été observés à cet endroit pour la première fois. Lorsque les populations d'oursins sont bien établies, elles éliminent les communautés de varech.



L'eau influe sur la disponibilité de l'O₂ dans les milieux aquatiques et les sols inondés, car la diffusion lente de l'O₂ dans l'eau peut limiter la respiration cellulaire et d'autres processus physiologiques. La concentration d'O₂ peut s'avérer particulièrement faible dans l'eau des océans et des lacs profonds ainsi que dans les sédiments, où l'on trouve des matières organiques en abondance. Les sols des terres humides inondées présentent également de faibles concentrations d'O₂. Les palétuviers (des eucotylédones) et d'autres arbres sont dotés de racines particulières qui émergent de l'eau et assurent un apport en O₂ adéquat au système racinaire (voir la figure 35.4). Contrairement à de nombreuses terres humides inondées, les eaux de surface des ruisseaux, des rivières et des fleuves contiennent généralement une importante quantité d'O₂ grâce à l'échange rapide de gaz avec l'atmosphère.

La salinité

La concentration saline de l'eau dans le milieu influe sur l'équilibre hydrique des organismes par effet d'osmose. La plupart des organismes aquatiques ne peuvent vivre que dans des habitats d'eau douce ou des habitats d'eau salée, en fonction de leur capacité limitée d'osmorégulation (voir le concept 44.1). Bien que la plupart des organismes terrestres soient capables d'excréter l'excès de sel soit par des glandes spécialisées, soit dans l'urine ou les excréments, les habitats très salins abritent généralement peu d'espèces végétales ou animales. Dans la rubrique **Habiletés scientifiques**, vous pourrez interpréter les données d'une expérience qui consistait à évaluer les effets de la salinité sur la répartition de deux espèces de plantes.

Le saumon, qui migre de l'eau douce des ruisseaux vers l'océan, recourt à des comportements et à des mécanismes physiologiques pour effectuer l'osmorégulation. Il équilibre sa teneur en sel en ajustant la quantité d'eau qu'il ingère et en utilisant ses branchies tantôt pour absorber le sel en eau douce, tantôt pour l'excréter en eau salée.

La lumière solaire

La lumière solaire fournit l'énergie qui anime presque tous les écosystèmes. En quantité insuffisante, elle peut limiter la répartition des espèces photosynthétiques. En forêt, l'ombre créée par la couverture végétale (la canopée) provoque une très forte compétition dans le sous-étage, particulièrement pour les semis qui recouvrent le sol. Dans les milieux aquatiques, chaque mètre de profondeur d'eau absorbe environ 45 % de la lumière rouge et environ 2 % de la lumière bleue qui le traversent. Par conséquent, la majeure partie de la photosynthèse se produit relativement près de la surface.

En trop grande quantité, la lumière peut aussi restreindre la survie des organismes. Dans certains écosystèmes, tels les déserts, l'intensité élevée de la lumière peut accroître le stress thermique chez les animaux et les végétaux qui ne peuvent s'en protéger ou qui ne peuvent faire descendre leur température interne par évaporation (voir la figure 40.12). En haute altitude, les rayons du soleil risquent davantage d'endommager l'ADN et les protéines parce que l'atmosphère est plus mince et absorbe donc moins de rayons ultraviolets (UV). Combinés à d'autres stress abiotiques, les dommages que causent les rayons UV empêchent la survie des arbres au-delà d'une certaine altitude, ce qui explique la limite forestière observable à flanc de montagne (figure 52.21).

Utiliser un diagramme à bandes et un diagramme linéaire pour interpréter des données

■ COMMENT LA SALINITÉ ET LA COMPÉTITION AFFECTENT-ELLES LA RÉPARTITION DES PLANTES DANS UN ESTUAIRE ? ■

Des observations faites en milieu naturel montrent que *Spartina patens* (spartine étalée) est une plante dominante dans les marais salés et que *Typha angustifolia* (quenouille à feuilles étroites) est une plante dominante dans les marais d'eau douce. Dans le présent exercice, vous représenterez graphiquement et vous interpréterez les données d'une expérience qui a permis d'évaluer les effets d'un facteur abiotique (la salinité) et d'un facteur biotique (la compétition) sur la croissance de ces deux plantes.

■ MÉTHODE ■ Les chercheurs ont planté *S. patens* et *T. angustifolia* dans des marais salés et des marais d'eau douce, avec et sans végétaux avoisinants. Après deux saisons de croissance (1,5 an), ils ont mesuré la biomasse de chaque espèce, avec et sans végétaux avoisinants. Par ailleurs, les chercheurs ont fait pousser les deux espèces dans une serre en les exposant à six degrés de salinité différents. Ils ont ensuite mesuré la biomasse pour chacun de ces degrés après huit semaines de croissance.

■ RÉSULTATS DE L'EXPÉRIENCE RÉALISÉE EN MILIEU NATUREL (moyennes de 16 sous-échantillons) ■

| | Biomasse moyenne (g/100 cm ²) | | | |
|----------------------|---|--------------------|---------------------------|--------------------|
| | <i>Spartina patens</i> | | <i>Typha angustifolia</i> | |
| | Marais salés | Marais d'eau douce | Marais salés | Marais d'eau douce |
| Avec d'autres | 8 | 3 | 0 | 18 |
| Sans autres végétaux | 10 | 20 | 0 | 33 |

■ RÉSULTATS DE L'EXPÉRIENCE RÉALISÉE EN SERRE ■

| Salinité (parties par millier) | 0 | 20 | 40 | 60 | 80 | 100 |
|---|----|----|----|----|----|-----|
| Biomasse maximale en % (<i>S. patens</i>) | 77 | 40 | 29 | 17 | 9 | 0 |
| Biomasse maximale en % (<i>T. angustifolia</i>) | 80 | 20 | 10 | 0 | 0 | 0 |

Source des données : C. M. Crain et coll., Physical and biotic drivers of plant distribution across estuarine salinity gradients. *Ecology* 85: 2539-2549 (2004).



▲ *Spartina patens*.

▲ *Typha angustifolia*.

INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ▼

- Tracez un diagramme à bandes qui représente les résultats de l'expérience réalisée en milieu naturel. (Pour plus d'information sur les diagrammes à bandes, consultez l'appendice F.) Qu'est-ce que ces données indiquent au sujet de la tolérance de *S. patens* et de *T. angustifolia* à la salinité ?
- Qu'est-ce que les résultats de l'expérience réalisée en milieu naturel indiquent au sujet des effets de la compétition sur la croissance des deux espèces ? Quelle est l'espèce dont la croissance a été la plus limitée par la compétition ?
- Tracez un diagramme linéaire qui représente les résultats de l'expérience réalisée en serre. Choisissez les valeurs qui deviendront la variable dépendante et la variable indépendante, puis utilisez ces valeurs pour construire les axes de votre diagramme.
- (a) En milieu naturel, *S. patens* est habituellement absente des marais d'eau douce. À partir des données recueillies, diriez-vous que c'est à cause de la salinité ou de la compétition ? Expliquez votre réponse.
(b) *T. angustifolia* ne pousse pas dans les marais salés. Diriez-vous que c'est à cause de la salinité ou de la compétition ? Expliquez votre réponse.

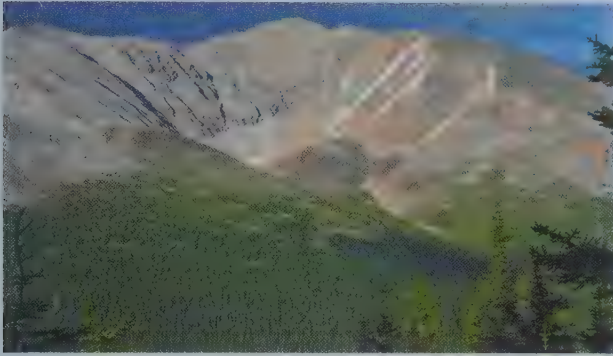
Les roches et le sol

Dans les milieux terrestres, le pH, la composition minérale et la structure physique des roches et du sol limitent la répartition des végétaux et des animaux herbivores, et contribuent ainsi à la microrépartition des écosystèmes terrestres. Le pH du sol peut limiter la répartition d'organismes soit directement, par la présence de conditions acides ou basiques extrêmes, ou indirectement, en agissant sur la solubilité des nutriments et des

toxines. Par exemple, le phosphore présent dans le sol est relativement insoluble dans les sols alcalins, et ses précipités sont inutilisables par les plantes.

Dans les cours d'eau, la nature des roches et du sol qui composent le substrat (le lit) influe sur la composition chimique de l'eau, laquelle détermine à son tour quels organismes vont peupler les habitats aquatiques. En milieu dulcicole comme en milieu marin, la structure du substrat détermine les types d'organismes qui pourront s'y fixer ou s'y enfouir.

▼ **Figure 52.21** Vue des montagnes au-dessus de la limite forestière, au Parc national Banff, en Colombie-Britannique au Canada. Les organismes qui vivent en haute altitude sont exposés à un rayonnement ultraviolet d'intensité élevée ainsi qu'à des températures glaciales, à un manque d'eau et à de forts vents. Au-dessus de la limite forestière, la combinaison de tels facteurs restreint la croissance et la survie des arbres.



RETOUR SUR LE CONCEPT 52.4

1. Donnez des exemples d'interventions humaines susceptibles de produire une extension de l'aire de répartition d'une espèce en modifiant (a) son expansion ou (b) ses interactions biotiques.
2. **ET SI ?** ► Vous soupçonnez les cerfs de restreindre la répartition d'une espèce d'arbre parce qu'ils sont friands des semis. Comment pourriez-vous vérifier cette hypothèse ?
3. **FAITES DES LIENS** ► Le sabre d'argent a connu une remarquable radiance adaptative après que ses ancêtres ont colonisé l'archipel d'Hawaï, alors que les îles étaient encore jeunes (voir la figure 25.22). Selon vous, les hérons garde-bœufs pourraient-ils connaître une radiance adaptative analogue dans les Amériques (voir la figure 52.18) ? Expliquez votre réponse.

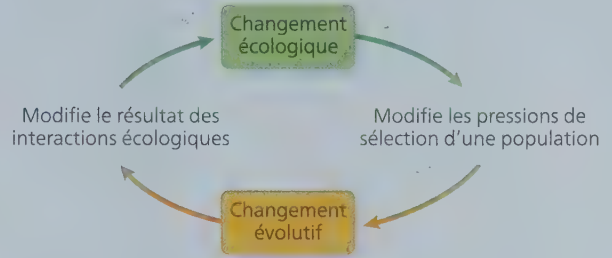
Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 52.5

Les changements écologiques et l'évolution s'influencent mutuellement sur de longues et de courtes périodes de temps

Les biologistes savent depuis longtemps que les interactions écologiques peuvent entraîner des changements évolutifs, et inversement (**figure 52.22**). L'histoire du vivant regorge d'exemples de ces effets réciproques qui se produisent sur de longues périodes de temps. Pensons notamment à l'origine et à la diversification des végétaux. Comme vous l'avez vu dans le concept 29.3, l'origine des végétaux dans le cours de l'évolution a modifié le cycle chimique du carbone en retirant des quantités de plus en plus grandes de CO₂. La radiance adaptative des végétaux a donné naissance à de nouvelles espèces qui ont procuré aux insectes et aux autres animaux de nouveaux habitats et de nouvelles sources de nourriture. Ces nouveaux habitats

▼ **Figure 52.22** Les effets réciproques des changements écologiques et évolutifs. Un changement écologique (par exemple, l'extension de l'aire de répartition d'un prédateur) peut modifier les pressions de sélection auxquelles font face les populations de proies. Il peut s'ensuivre un changement évolutif, par exemple une augmentation de la fréquence d'un nouveau mécanisme de défense dans une population de proies. À son tour, ce changement évolutif peut influencer sur le résultat des interactions écologiques.



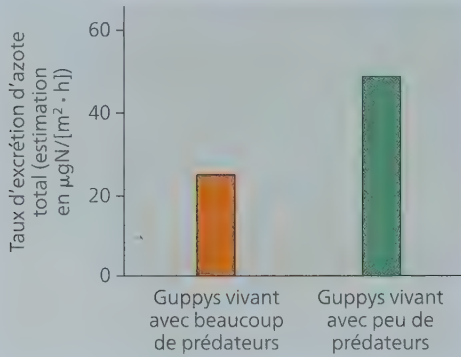
et ces nouvelles sources de nourriture ont à leur tour permis l'apparition de nouvelles espèces animales et, ce faisant, elles ont ouvert la voie vers d'autres changements écologiques. Cet exemple parmi une foule d'autres montre que les changements écologiques et évolutifs s'influencent mutuellement de manière intense et continue.

Les interactions « écoévolutives » que nous venons d'illustrer avec l'exemple de l'origine des végétaux se sont étendues sur des millions d'années. On sait qu'il s'est également produit des interactions écoévolutives au cours de périodes beaucoup moins longues, soit quelques centaines ou milliers d'années, comme le montrent les exemples de la gambusie et de la mouche de la pomme dont il a été question dans le concept 24.2. On peut donc se demander si ces interactions se produisent fréquemment sur des périodes de temps beaucoup plus courtes. Comme nous l'avons vu dans les chapitres précédents, notamment à propos de l'évolution de la longueur du bec chez les punaises à épaules rouges (voir la figure 22.13) et de la formation de nouvelles espèces de tournesols (voir la figure 24.18), les changements écologiques peuvent effectivement donner lieu à des changements évolutifs en quelques décennies, voire quelques années.

Des études récentes montrent que l'inverse se produit également : une évolution rapide peut aussi entraîner un changement écologique. Par exemple, les populations de guppys (*Poecilia reticulata*) vivant dans l'île de Trinidad évoluent rapidement lorsqu'on retire les prédateurs de leur milieu (voir la rubrique Habilités scientifiques du chapitre 22) : leurs motifs colorés changent, et leurs descendants deviennent moins nombreux mais plus gros. Ce changement de taille cause à son tour une augmentation de la quantité d'azote disponible dans les écosystèmes des ruisseaux où vivent les guppys (**figure 52.23**), car les poissons plus gros excrètent plus d'azote, et l'augmentation des déchets azotés qui en résulte favorise la croissance de producteurs primaires tels que les algues. Cette étude sur les guppys ainsi que d'autres travaux de recherche montrent que les changements écologiques et évolutifs peuvent s'influencer mutuellement sur de courtes périodes de temps. Il s'agit là d'un niveau de complexité supplémentaire dont les chercheurs doivent tenir compte lorsqu'ils tentent de prédire comment l'activité humaine ou d'autres événements influenceront sur le monde naturel.

▼ Figure 52.23 Exemple d'interactions écoévolutives.

Dans les étangs où il y a peu de prédateurs, l'évolution du guppy (*Poecilia reticulata*) conduit à une augmentation de la taille des poissons. Les populations de gros guppys excrètent plus d'azote que les populations de petits guppys vivant dans des étangs où il y a beaucoup de prédateurs.



1. Décrivez un scénario qui montre comment des changements écologiques et évolutifs peuvent s'influencer mutuellement.
2. **FAITES DES LIENS** ► Puisque l'industrie de la pêche recherche des morues plus âgées et plus grosses, les morues qui se reproduisent alors qu'elles sont plus jeunes et plus petites sont favorisées par la sélection naturelle. Or, les morues plus jeunes et plus petites ont une progéniture moins nombreuse que les morues plus âgées et plus grosses. Prédisez comment, dans le contexte de cette industrie, l'évolution pourrait influencer la capacité d'une population de morues de résister à la surpêche. Quelles autres interactions écoévolutives peuvent se produire ? (Voir le concept 23.3.)

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

RÉVISION DU CHAPITRE 52



Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux **animations**, aux **exercices** et à la plateforme d'**anatomie interactive**.

Résumé des concepts clés

CONCEPT 52.1

Le climat de la Terre varie selon la latitude et la saison, et change rapidement (p. 1279 à 1283)

- Les régimes climatiques à l'échelle planétaire sont en grande partie déterminés par l'apport d'énergie solaire et par la rotation de la Terre autour du Soleil.
- La variation de l'angle d'incidence des rayons solaires au cours de l'année, les étendues d'eau et les montagnes exercent des effets saisonniers, régionaux et locaux sur le macroclimat.
- Des variations à petite échelle de certains facteurs **abiotiques** (non vivants), comme la lumière et la température, déterminent le **microclimat**.
- L'augmentation de la concentration des gaz à effet de serre réchauffe la Terre et modifie la répartition de nombreuses espèces. Certaines espèces ne parviendront pas à déplacer leur aire de répartition assez rapidement pour atteindre un nouvel habitat approprié.

Imaginez que la circulation de l'air à l'échelle planétaire change brusquement de direction, entraînant l'ascension des masses d'air à 30° de latitude N. et à 30° de latitude S., et la descente de l'air au-dessus de l'équateur. Selon ce scénario, à quelle latitude finirait-on probablement par trouver des déserts ?

CONCEPT 52.2

Le climat et les perturbations déterminent la répartition des biomes terrestres (p. 1284 à 1286)

- Les **climatogrammes** montrent que la température et les précipitations sont en corrélation avec les **biomes**. Puisque d'autres facteurs abiotiques jouent un rôle dans l'emplacement géographique des biomes, ceux-ci se chevauchent.

- On nomme souvent les biomes terrestres selon leurs principales caractéristiques physiques ou climatiques et selon la végétation qui y prédomine. La stratification verticale est une caractéristique importante des biomes terrestres.
- Les **perturbations**, qu'elles soient naturelles ou causées par les humains, influent sur le type de végétation des biomes. Les humains ont transformé la majeure partie de la surface de la planète, en remplaçant des communautés terrestres naturelles présentées à la figure 52.12 par des communautés urbaines ou agricoles.

En quoi les perturbations sont-elles importantes pour les écosystèmes de la savane et les végétaux qui y vivent ?

CONCEPT 52.3

Les biomes aquatiques sont des systèmes diversifiés et dynamiques qui couvrent la majeure partie de la planète (p. 1286 à 1291)

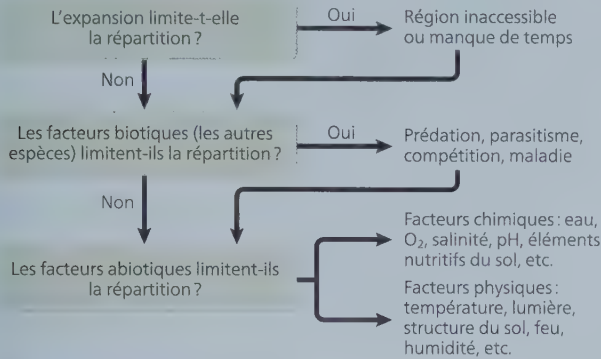
- Les biomes aquatiques se caractérisent principalement par leur milieu physique plutôt que par le climat, et présentent souvent une stratification verticale, pour ce qui est de la pénétration de la lumière, de la température et de la structure des communautés. Dans les biomes marins, la teneur en sel est plus élevée que dans les biomes dulcicoles.
- Dans l'océan et dans la plupart des lacs, la **thermocline**, un gradient thermique abrupt, sépare la couche superficielle, uniformément chaude, et la couche profonde, uniformément froide.
- Plusieurs lacs tempérés subissent un **brassage saisonnier des eaux**, un mélange des eaux survenant au printemps et à l'automne, de sorte que l'eau riche en nutriments du fond remonte vers la surface et l'eau riche en O_2 descend de la surface vers le fond.

Dans quel biome aquatique pourrait-on trouver une zone aphotique ?

CONCEPT 52.4

Les interactions des organismes entre eux et avec leur milieu limitent la répartition des espèces (p. 1291 à 1301)

- Les écologistes ne cherchent pas seulement à savoir où se trouvent les espèces, mais aussi *pourquoi* elles s'y trouvent.



HABILETÉS VISUELLES ► Si, à titre d'écologiste, vous vous intéressez aux limites chimiques et physiques de la répartition des espèces, comment modifieriez-vous le schéma ci-dessus ?

CONCEPT 52.5

Les changements écologiques et l'évolution s'influencent mutuellement sur de longues et de courtes périodes de temps (p. 1301 et 1302)

- Les interactions écologiques peuvent entraîner des changements évolutifs, comme cela se produit lorsque les prédateurs favorisent la sélection naturelle dans une population de proies.
- Inversement, un changement évolutif, comme l'augmentation de la fréquence d'un nouveau mécanisme de défense dans une population de proies, peut modifier le résultat d'interactions écologiques.

? Imaginez que des humains introduisent une espèce sur un nouveau continent où elle a peu de prédateurs ou de parasites. Comment cette introduction pourrait-elle entraîner des interactions écoévolutives ?

Évaluation

NIVEAU 1 : CONNAISSANCES ET COMPRÉHENSION

- Parmi les domaines d'étude suivants, lequel s'intéresse à l'échange d'énergie, d'organismes et de matière entre les écosystèmes ?
 - Autécologie.
 - Écologie du paysage.
 - Écologie des écosystèmes.
 - Écologie des communautés.
- Laquelle des zones suivantes serait absente d'un lac très peu profond ?
 - Zone benthique.
 - Zone aphotique.
 - Zone pélagique.
 - Zone littorale.

NIVEAU 2 : APPLICATION ET ANALYSE

- Parmi les caractéristiques suivantes, laquelle est commune à tous les biomes terrestres ?
 - Répartition déterminée presque entièrement par la composition et la structure des roches et du sol.

- Limites nettes entre des biomes adjacents.
- Végétation présentant une stratification verticale.
- Mois d'hiver froids.

- Les océans influent sur la biosphère de toutes les façons suivantes, *sauf* :
 - en produisant une partie importante du O₂ de la biosphère.
 - en diminuant la quantité de CO₂ de l'atmosphère.
 - en modérant le climat des biomes terrestres.
 - en régulant le pH des biomes dulcicoles et des eaux souterraines.
- Lequel des énoncés suivants concernant l'expansion est *inexact* ?
 - L'expansion est une composante commune des cycles de développement des végétaux et des animaux.
 - La colonisation de zones dévastées par des inondations ou des éruptions volcaniques dépend de l'expansion.
 - L'expansion n'a lieu qu'à l'échelle du temps de l'évolution.
 - La capacité à se disperser peut accroître la répartition géographique d'une espèce.
- En escaladant les montagnes, on observe, dans les communautés biologiques, des transitions qui sont analogues aux changements que l'on rencontre :
 - dans les biomes à différentes latitudes.
 - à différentes profondeurs dans l'océan.
 - dans une communauté au fil des saisons.
 - dans un écosystème selon son évolution dans le temps.
- Si on tient pour acquis que le nombre d'espèces d'oiseaux est principalement fonction du nombre de strates verticales se trouvant dans le milieu, dans lequel des biomes suivants trouverait-on le plus grand nombre d'espèces d'oiseaux ?
 - Forêt tropicale humide.
 - Savane.
 - Taïga.
 - Forêt décidue tempérée.

NIVEAU 3 : SYNTHÈSE ET ÉVALUATION

- ET SI ?** ► Si le sens de rotation de la Terre se renversait, quel serait l'effet le plus prévisible ?
 - L'année serait beaucoup plus longue.
 - Les vents souffleraient d'ouest en est le long de l'équateur.
 - Les variations saisonnières diminueraient sous les latitudes élevées.
 - Il n'y aurait plus de courants océaniques.
- INTERPRÉTEZ DES DONNÉES** ► Après avoir examiné la figure 52.19, vous décidez de mener votre propre étude sur les relations alimentaires entre les loutres de mer, les oursins et le varech. Vous savez que les loutres mangent des oursins et que les oursins mangent des algues. Vous mesurez l'abondance du varech, c'est-à-dire le pourcentage de l'aire couverte par les algues dans quatre sites côtiers. Vous passez ensuite une journée sur chaque site et relevez la présence ou l'absence de loutres toutes les cinq minutes, jusqu'au coucher du soleil. À partir des données ci-dessous, tracez un diagramme qui montre la relation entre l'abondance des algues (axe des y) et la densité de population des loutres (axe des x). Formulez ensuite une hypothèse pour expliquer la tendance observée.

| Site | Densité des loutres (nombre d'observations/jour) | Abondance du varech (% de l'aire couverte) |
|------|--|--|
| 1 | 98 | 75 |
| 2 | 18 | 15 |
| 3 | 85 | 60 |
| 4 | 36 | 25 |

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

