

# Les écosystèmes et l'écologie de la restauration

# 55



## VOS OUTILS INTERACTIFS



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

▲ **Figure 55.1** Comment des renards polaires peuvent-ils transformer une prairie en toundra ?

## CONCEPTS CLÉS

- 55.1** Les lois de la physique gouvernent le flux d'énergie et les cycles des éléments chimiques dans les écosystèmes
- 55.2** La productivité primaire dans les écosystèmes est limitée par l'énergie et d'autres facteurs
- 55.3** L'efficacité du transfert d'énergie entre les niveaux trophiques est d'environ 10 %
- 55.4** Des processus biologiques et géochimiques recyclent les nutriments et l'eau dans les écosystèmes
- 55.5** L'écologie de la restauration contribue à ramener les écosystèmes dégradés à un état plus naturel



## La transformation d'une prairie en toundra

Le renard polaire (*Vulpes lagopus*) est un prédateur natif des régions arctiques de l'Amérique du Nord, d'Europe et d'Asie (**figure 55.1**). Prisé pour sa fourrure, il a été introduit sur des centaines d'îles subarctiques situées entre l'Alaska et la Russie, vers 1900, par les trappeurs du Grand Nord, qui souhaitaient y établir des populations facilement exploitables. L'introduction de ce renard a eu un effet étonnant : elle a transformé en toundra plusieurs des habitats insulaires qui étaient des prairies.

Comment la présence de ces renards a-t-elle pu faire passer la végétation de ces îles d'un biome à un autre ? La réponse réside dans l'alimentation des renards, qui, année après année, se sont voracement nourris des oiseaux marins de ces îles. Résultat : la densité des populations de ces oiseaux est devenue presque 100 fois inférieure à celle des îles sans renards. Or, la présence de moins d'oiseaux marins signifie moins de guano (déjections des oiseaux), la principale source de nutriments essentiels pour les plantes de ces îles. La part qu'occupaient les graminées, dont la croissance dépend de ces nutriments devenus rares, a ainsi été fortement réduite au profit des herbes non graminéennes à croissance plus lente et des arbustes typiques de la toundra. Pour vérifier cette explication, des scientifiques ont répandu de l'engrais dans certaines régions de toundra d'une des îles envahies par les renards. Trois ans plus tard, ces régions étaient redevenues des prairies.

Chacune de ces « îles aux renards » ainsi que la communauté d'organismes qui y vit constituent un exemple d'**écosystème**, c'est-à-dire la somme des organismes vivant dans un milieu donné et les facteurs abiotiques avec lesquels ils interagissent.

◀ Les sternes arctiques (*Sterna paradisaea*) sont d'importants producteurs de guano.

Un écosystème peut être très vaste, tels un lac ou une forêt, ou constituer un microcosme, comme celui qu'on trouve sous un tronc tombé au sol ou dans une oasis (figure 55.2). Comme celles des populations et des communautés, les limites d'un écosystème ne sont pas toujours précises. Un grand nombre d'écologistes considèrent la biosphère comme un écosystème planétaire composé de tous les écosystèmes locaux de la Terre.

Quelle que soit l'étendue de l'écosystème, sa dynamique comporte deux propriétés émergentes que les mécanismes et les phénomènes relatifs aux populations et aux communautés ne peuvent complètement décrire : le flux d'énergie et les cycles biogéochimiques. L'énergie pénètre dans la plupart des écosystèmes principalement sous forme de lumière solaire. Cette énergie lumineuse est convertie en énergie chimique par les organismes autotrophes, transmise aux hétérotrophes par l'intermédiaire des composés organiques de la nourriture et dissipée sous forme de chaleur. Pour ce qui est des cycles biogéochimiques, les éléments chimiques comme le carbone (C) et l'azote (N) circulent de manière cyclique entre les composants biotiques et abiotiques de l'écosystème. Les organismes photoautotrophes et chimioautotrophes tirent ces éléments de l'air, du sol et de l'eau sous forme inorganique. Ils les incorporent à leur biomasse, dont une partie est consommée par des animaux. Les éléments retournent dans l'environnement sous forme organique ou inorganique après avoir été métabolisés par des organismes, et finalement soumis à l'action des décomposeurs qui dégradent les déchets organiques et les organismes morts.

L'énergie et les substances chimiques sont transformées dans les écosystèmes par la photosynthèse et les relations alimentaires. Mais contrairement aux substances chimiques, l'énergie ne peut être recyclée. Un écosystème doit donc continuellement recevoir de l'énergie d'une source externe, le Soleil dans la plupart des cas. Comme nous le verrons, l'énergie traverse les écosystèmes, alors que les substances chimiques y sont recyclées.

Ce sont les processus qui se déroulent dans les écosystèmes qui produisent les ressources essentielles à la survie et au bien-être des humains, par exemple les aliments que nous consommons et les molécules d'oxygène ( $O_2$ ) que nous respirons. Dans le présent chapitre, nous allons décrire la dynamique du flux d'énergie et des cycles des éléments chimiques dans les écosystèmes en présentant les résultats d'expériences menées à ce propos. Nous examinerons également comment l'activité humaine influe sur ces processus. Enfin, nous explorerons



▲ **Figure 55.2** Cette oasis forme un écosystème.

l'écologie de la restauration, une discipline scientifique en plein essor, qui s'intéresse aux moyens de ramener des écosystèmes dégradés à un état plus naturel.

## CONCEPT 55.1

### Les lois de la physique gouvernent le flux d'énergie et les cycles des éléments chimiques dans les écosystèmes

Les cellules transforment l'énergie et la matière sous l'influence des principes de la thermodynamique (voir le concept 8.1). Les biologistes cellulaires étudient les transformations qui ont lieu dans les organites et les cellules, et mesurent les quantités d'énergie et de composés chimiques qui traversent les frontières des cellules. Les écologistes qui s'intéressent aux écosystèmes, eux, font la même chose, mais leur « cellule » est un écosystème. En déterminant les niveaux trophiques des espèces d'une communauté selon leur principale source de nourriture et d'énergie (voir le concept 54.2), les écologistes peuvent suivre la transformation de l'énergie dans l'ensemble de l'écosystème et la circulation des éléments chimiques.

#### La conservation de l'énergie

Pour étudier le flux d'énergie et les cycles biogéochimiques, les écologistes s'appuient en grande partie sur les lois de la physique et de la chimie. Selon le premier principe de la thermodynamique, l'énergie n'est ni créée ni détruite, mais seulement transférée ou transformée (voir le concept 8.1). Les végétaux et les autres organismes photosynthétiques convertissent l'énergie solaire en énergie chimique, mais la quantité totale d'énergie ne change pas. La quantité d'énergie contenue dans les molécules organiques doit donc équivaloir à l'énergie solaire totale captée par les végétaux, moins la quantité réfléchie et dissipée sous forme de chaleur. Pour déterminer le nombre d'organismes que peut soutenir un habitat ou la quantité de nourriture que les humains peuvent tirer d'un site, les écologistes mesurent les transferts d'énergie au sein des écosystèmes et entre les écosystèmes, notamment.

Le deuxième principe de la thermodynamique stipule que tout échange d'énergie augmente l'entropie de l'Univers. En vertu de ce principe, les processus de conversion d'énergie sont inefficaces et une partie de l'énergie est toujours perdue sous forme de chaleur. Donc, chaque unité d'énergie qui entre dans un écosystème finit par en sortir sous forme de chaleur. L'énergie qui traverse les écosystèmes n'y reste pas longtemps : elle finit par se dissiper dans l'espace sous forme de chaleur. C'est pourquoi les écosystèmes disparaîtraient si la Terre ne recevait pas constamment de l'énergie.

#### La conservation de la masse

La matière, comme l'énergie, ne peut être créée ni détruite. Cette **loi de la conservation de la masse** est aussi importante pour les écosystèmes que celle des principes de la thermodynamique. Parce que la masse est conservée, nous pouvons déterminer la portion d'un élément chimique qu'un écosystème recycle, ou qu'il perd ou gagne au fil du temps.

Contrairement à l'énergie, les éléments chimiques sont continuellement recyclés au sein des écosystèmes. Par exemple, un atome de carbone contenu dans le dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub>) peut être libéré du sol par un décomposeur, capté par une plante herbacée grâce à la photosynthèse, puis consommé par un herbivore avant de retourner dans le sol avec les excréments de l'animal. La mesure et l'analyse des cycles des éléments chimiques dans les écosystèmes et dans l'ensemble de la biosphère constituent un aspect important de l'écologie des écosystèmes.

En plus d'être recyclés au sein des écosystèmes, les éléments chimiques peuvent être obtenus ou perdus par un écosystème particulier. Par exemple, dans un écosystème forestier, la plupart des nutriments minéraux – les éléments essentiels qu'une plante tire du sol – entrent sous forme de poussière ou de solutés présents dans l'eau de pluie ou détachés de roches dans le sol. L'azote découle aussi de processus biologiques de fixation de l'azote (voir la figure 37.12). En ce qui concerne les pertes, certains éléments réintègrent l'atmosphère sous forme gazeuse, alors que d'autres sont entraînés hors de l'écosystème par les cours d'eau ou le vent. Comme les organismes, les écosystèmes sont des systèmes ouverts qui absorbent de l'énergie et de la masse, et libèrent de la chaleur et des déchets.

Les gains et les pertes des écosystèmes sont généralement faibles comparativement à la somme des éléments qui y circulent. Il est néanmoins important de faire un bilan entre les entrées et les sorties, car cela détermine si un écosystème s'enrichit ou s'appauvrit d'un élément donné. En particulier, si la sortie d'un nutriment minéral dépasse son entrée, celui-ci limitera tôt ou tard la production dans cet écosystème. Souvent, les activités humaines modifient considérablement le bilan des entrées et des sorties, comme nous le verrons plus loin dans ce chapitre et au concept 56.4.

## L'énergie, la masse et les niveaux trophiques

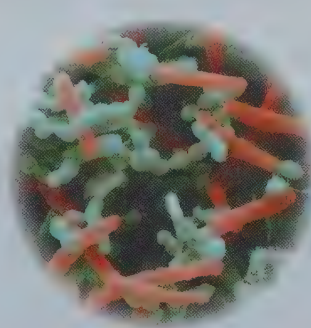
Pour déterminer à quel niveau trophique appartient les espèces d'un écosystème, les écologistes se fondent sur les relations d'ordre alimentaire qui existent entre ces espèces (voir le concept 54.2). Le niveau trophique sur lequel reposent en fin de compte tous les autres comprend les organismes autotrophes, appelés **producteurs**, ou *producteurs primaires*. La plupart des autotrophes sont des organismes photosynthétiques (photoautotrophes) qui, grâce à l'énergie lumineuse, synthétisent des glucides et d'autres composés organiques destinés à servir de nutriments pour leur respiration cellulaire et de matériaux de base pour leur croissance. Les principaux autotrophes sont les végétaux, les algues et les procaryotes photosynthétiques, même si les procaryotes chimioautotrophes sont les producteurs dans des écosystèmes comme les bouches hydrothermales sous-marines (voir la figure 52.15) et les endroits profondément enfouis sous la roche ou la glace.

Les organismes des niveaux trophiques situés au-dessus des producteurs sont des hétérotrophes. Ils se nourrissent directement ou indirectement des produits photosynthétiques des producteurs, leur source d'énergie. Les herbivores, qui se nourrissent de végétaux et d'autres producteurs, sont des **consommateurs primaires**. Les carnivores qui se nourrissent d'herbivores sont des **consommateurs secondaires**. Ils sont à leur tour dévorés par d'autres carnivores, les **consommateurs tertiaires**.

Les **détritivores** constituent un autre groupe d'organismes hétérotrophes important. Ce sont des consommateurs qui puisent leur énergie des **détritus**, matières organiques non vivantes comme les restes d'organismes morts, les excréments, les feuilles mortes et le bois. La plupart des animaux détritivores sont des invertébrés (comme les vers de terre, les nématodes et certains arthropodes), bien que quelques vertébrés (comme les vautours) se nourrissent également de matières organiques mortes. Toutefois, les principaux détritivores sont des **décomposeurs** et comprennent les procaryotes et les eumycètes (**figure 55.3**). Ces organismes sécrètent des enzymes qui dégradent la matière organique; ils peuvent ensuite absorber les produits de cette décomposition. Beaucoup de détritivores sont à leur tour mangés par des consommateurs secondaires et tertiaires; ils servent donc de lien entre les producteurs et les consommateurs d'un écosystème. Ainsi, dans la forêt, des oiseaux mangent des vers de terre qui se sont nourris de la litière de feuilles mortes ainsi que des bactéries et des eumycètes associés à cette litière. Les substances chimiques initialement synthétisées par les végétaux sont donc transférées d'un groupe à l'autre: des végétaux, elles se retrouvent dans la litière feuillue, puis elles passent chez les détritivores, et enfin, chez les oiseaux.

Les détritivores jouent également un rôle crucial dans les relations trophiques d'un écosystème en recyclant les éléments chimiques et en les rendant disponibles pour les producteurs (**figure 55.4**). Les détritivores convertissent la matière organique de tous les niveaux trophiques en composés inorganiques qu'utilisent les producteurs primaires. Lorsque les détritivores excrètent des déchets ou meurent, ils produisent des composés inorganiques qui retournent au sol. Les producteurs peuvent alors recycler ces éléments en les transformant en composés organiques. Si la décomposition s'arrêtait, toute vie terrestre cesserait, car les détritus s'accumuleraient, tandis que s'épuiserait la réserve d'éléments chimiques nécessaires à la formation de nouvelles matières organiques.

▼ Bactéries en forme de bâtonnets et de sphères qui vivent dans le compost (MEB colorisée).



▼ Eumycètes décomposant un tronc d'arbre.

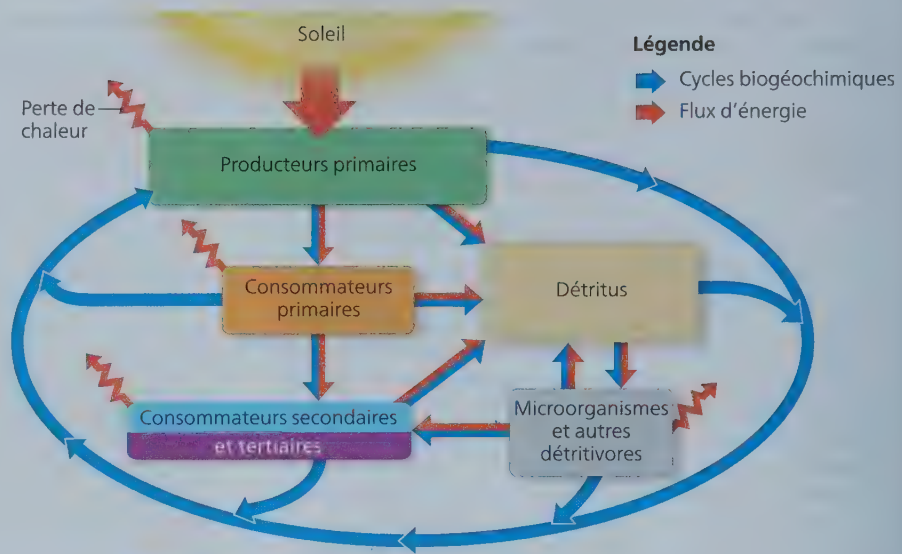


▲ **Figure 55.3** Les décomposeurs, un type de détritivores.

► **Figure 55.4** Vue d'ensemble de la dynamique de l'énergie et des nutriments dans un écosystème.

L'énergie pénètre dans l'écosystème, y circule et en ressort, tandis que les nutriments chimiques y sont constamment recyclés. Provenant du Soleil sous forme de rayonnement, l'énergie est transférée sous forme d'énergie chimique dans le réseau trophique (flèches orangées); chacune de ces unités d'énergie finit par se dissiper en chaleur dans l'espace. La plupart des transferts de nutriments (flèches bleues) qui ont lieu dans le réseau trophique aboutissent à la formation de débris; les nutriments recyclés reviennent ensuite aux producteurs primaires.

**HABILITÉS VISUELLES** ► Dans ce schéma, une flèche bleue mène à la case «Consommateurs primaires», tandis que trois flèches bleues partent de cette case. Décrivez un exemple de transfert de nutriments que chacune de ces flèches pourrait représenter.



RETOUR SUR LE CONCEPT **55.1**

1. Pourquoi parle-t-on de flux d'énergie et non de cycle énergétique lorsqu'on fait référence au transfert d'énergie qui a lieu dans un écosystème ?
2. **ET SI ?** ► Vous étudiez le cycle de l'azote dans la plaine du Serengeti, en Afrique. Au cours de votre expérience, un troupeau de gnous (*Connochaetes spp.*) en migration s'arrête dans votre parcelle d'échantillonnage pour brouter. Que devriez-vous connaître pour mesurer l'effet de leur présence sur le bilan azoté de votre parcelle ?
3. **FAITES DES LIENS** ► En vous basant sur le deuxième principe de la thermodynamique, expliquez pourquoi la réserve d'énergie d'un écosystème doit être constamment renouvelée.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT **55.2**

## La productivité primaire dans les écosystèmes est limitée par l'énergie et d'autres facteurs

Le transfert d'énergie est le thème à la base de toutes les interactions biologiques (voir le concept 1.1). Dans la plupart des écosystèmes, la **productivité primaire** est la quantité d'énergie chimique (composés organiques) issue de la conversion de l'énergie lumineuse par les organismes autotrophes d'un écosystème, pendant une période déterminée. Dans les écosystèmes où les producteurs sont des chimioautotrophes, l'énergie initiale est d'ordre chimique et les produits initiaux sont les composés organiques que synthétisent ces microorganismes.

### Le bilan énergétique des écosystèmes

Dans la plupart des écosystèmes, les producteurs primaires utilisent l'énergie lumineuse pour synthétiser des molécules

organiques riches en énergie, et les consommateurs se procurent leurs nutriments organiques de seconde (voire de troisième ou de quatrième) main par l'intermédiaire d'un réseau trophique (voir la figure 54.15). Par conséquent, l'intensité de l'activité photosynthétique détermine le « bilan énergétique » de l'écosystème tout entier.

### Le bilan énergétique planétaire

Chaque jour, l'atmosphère terrestre reçoit environ  $10^{22}$  joules ( $1 \text{ J} = 0,239 \text{ cal}$ ) d'énergie sous forme de rayonnement solaire. Cette quantité d'énergie suffirait pour satisfaire les besoins de toute la population humaine pendant au moins 20 ans, selon les niveaux de consommation de 2016. L'intensité du rayonnement solaire qui atteint la Terre varie selon la latitude, de telle sorte que les tropiques constituent la partie de la planète qui en reçoit le plus (voir le concept 52.3). Environ 50% du rayonnement solaire est absorbé, réfracté ou réfléchi par les nuages et la poussière contenus dans l'atmosphère. La quantité de rayonnement solaire qui atteint la surface terrestre limite l'activité photosynthétique des différents écosystèmes.

Toutefois, seule une petite fraction de la lumière qui atteint la Terre sert à la photosynthèse. La majeure partie du rayonnement solaire atteint des matières non photosynthétiques, comme la glace ou le sol. Quant à la lumière qui parvient à des organismes photosynthétiques, seules quelques longueurs d'onde sont absorbées par les pigments photosynthétiques (voir la figure 10.9); le reste est transmis, réfléchi ou perdu sous forme de chaleur. Ainsi, seulement 1% environ de la lumière visible qui atteint les organismes photosynthétiques est convertie en énergie chimique par la photosynthèse. Malgré tout, les producteurs fabriquent environ 150 milliards de tonnes ( $1,5 \times 10^{14} \text{ kg}$ ) de matière organique chaque année.

### La productivité primaire brute et la productivité primaire nette

La productivité primaire totale pour un écosystème est ce qu'on appelle la **productivité primaire brute (PPB)**, c'est-à-dire la quantité d'énergie provenant de la lumière (ou de substances chimiques, dans les systèmes chimioautotrophes) et convertie

en énergie chimique sous forme de molécules organiques, par unité de temps. Les producteurs n'emmagasinent pas toute l'énergie chimique sous forme de matière organique. En effet, ils en utilisent une partie pour leur respiration cellulaire. Si on soustrait de la productivité primaire brute (PPB) cette énergie utilisée par les producteurs primaires (autotrophes) pour leur respiration cellulaire ( $R_a$ , où « a » correspond à autotrophes), on obtient la **productivité primaire nette (PPN)** :

$$PPN = PPB - R_a$$

La PPN correspond en moyenne à la moitié de la PPB. C'est une mesure importante, car elle représente la quantité d'énergie chimique emmagasinée que les consommateurs de l'écosystème pourront utiliser. Si l'on fait une comparaison avec un chèque de paye, on dirait que la PPN est votre salaire net, c'est-à-dire la PPB (votre salaire brut) moins la respiration ( $R_a$ ) (les impôts).

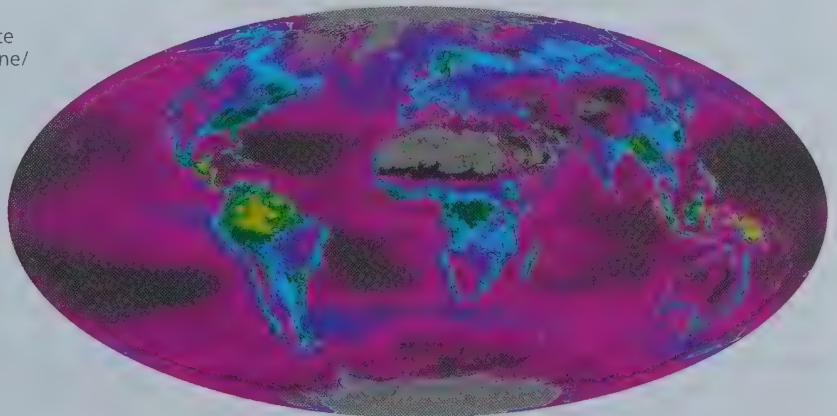
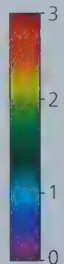
On peut exprimer la PPN sous forme de quantité d'énergie par unité de surface et par unité de temps ( $J/m^2 \cdot an$ ). On peut aussi l'exprimer sous forme de quantité de biomasse de producteurs ajoutée par unité de surface et par unité de temps ( $g/m^2 \cdot an$ ). (On exprime généralement la biomasse sous forme de masse sèche de matière organique.) Il ne faut pas confondre la PPN d'un écosystème avec la biomasse totale des organismes autotrophes photosynthétiques présents. La PPN représente la quantité de la *nouvelle* biomasse qu'ajoutent les producteurs à un écosystème, pendant une période déterminée. Bien qu'une forêt ait une très grande biomasse mesurable, sa PPN est possiblement plus faible que celle d'une prairie tempérée. En effet, dans une prairie tempérée, la biomasse accumulée est plus faible que celle d'une forêt, car de nombreuses plantes sont dévorées par les herbivores, et les plantes herbacées se décomposent plus rapidement que les arbres.

Les satellites fournissent un moyen efficace d'étudier la répartition des zones de productivité primaire. Les images produites par les données satellitaires montrent que la PPN varie considérablement selon les écosystèmes (**figure 55.5**). Les forêts tropicales humides comptent parmi les écosystèmes terrestres les plus productifs et fournissent une importante partie de la PPN. Les estuaires et les récifs coralliens présentent aussi une PPN très élevée, mais leur contribution à l'échelle planétaire est petite parce que ces écosystèmes ne représentent qu'un dixième de la surface couverte par les forêts tropicales humides. À l'opposé, alors que la haute mer est relativement peu productive, la surface importante qu'elle occupe fait que dans son ensemble elle fournit une PPN planétaire comparable à celle des écosystèmes terrestres.

► **Figure 55.5 La productivité primaire nette planétaire.** La carte est produite à partir de données satellitaires, comme la quantité de lumière absorbée par la végétation. On remarque que les régions terrestres tropicales présentent le taux de productivité le plus élevé (les zones jaunes et rouges).

**HABILITÉS VISUELLES** ► Cette carte du monde reflète-t-elle avec justesse l'importance des milieux humides, des récifs coralliens et des zones côtières, qui sont des habitats très productifs ? Expliquez votre réponse.

Productivité primaire nette (kg de carbone/ $m^2 \cdot an$ )



Alors qu'on peut définir la PPN comme étant la quantité de nouvelle biomasse ajoutée par les producteurs pendant une période déterminée, la **productivité nette de l'écosystème (PNE)** est une mesure de l'*accumulation totale de biomasse* au cours de la même période. On obtient la PNE en soustrayant de la PPB la respiration totale de tous les organismes de l'écosystème ( $R_T$ ) – c'est-à-dire des détritivores, et des autres hétérotrophes, et non seulement celle des producteurs comme on le fait pour calculer la PPN :

$$PNE = PPB - R_T$$

La PNE est utile aux écologistes parce que sa valeur détermine les gains et les pertes de carbone des écosystèmes au fil du temps. Une forêt peut présenter une PPN positive, mais perdre néanmoins du carbone si les hétérotrophes le libèrent sous forme de  $CO_2$  avant que les producteurs l'aient intégré aux composés organiques.

La façon la plus courante d'estimer la PNE consiste à mesurer le flux net de  $CO_2$  ou d' $O_2$  qui pénètre ou quitte l'écosystème. Celui-ci emmagasine du carbone si le  $CO_2$  entrant est supérieur au  $CO_2$  sortant. Puisque les émissions d' $O_2$  sont directement associées à la photosynthèse et à la respiration (voir la figure 9.2), un écosystème qui libère de l' $O_2$  emmagasine aussi du carbone. En milieu terrestre, les écologistes ne mesurent généralement que le flux net de  $CO_2$  des écosystèmes, car il est difficile de détecter des changements mineurs dans un vaste bassin atmosphérique d' $O_2$ .

Nous allons maintenant examiner les facteurs qui limitent la productivité dans les écosystèmes, en commençant par les écosystèmes aquatiques.

## La productivité primaire dans les écosystèmes aquatiques

Dans les écosystèmes aquatiques (marins et dulcicoles), la lumière et les nutriments déterminent en grande partie la productivité primaire.

### L'effet limitatif de la lumière

Dans les océans, comme on s'y attend, la première variable qui détermine la productivité primaire est la lumière, puisque le rayonnement solaire alimente la photosynthèse. La profondeur à laquelle parvient la lumière influe sur la productivité primaire dans toute la zone euphotique d'un océan ou d'un lac (voir la figure 52.13). Les 15 premiers mètres d'eau absorbent environ

la moitié du rayonnement solaire. Même dans l'eau « claire », de 5 à 10% seulement du rayonnement atteint une profondeur de 75 m.

Si la lumière était la principale variable limitant la productivité primaire dans l'océan, on s'attendrait à une augmentation de la productivité le long d'un gradient partant des pôles allant jusqu'à l'équateur, où l'intensité lumineuse est la plus forte. Mais, à l'examen de la figure 55.5, on peut constater qu'un tel gradient n'existe pas. Quel autre facteur influence fortement la productivité primaire des océans ?

### L'effet limitatif des nutriments

Ce sont les nutriments, plus que la lumière, qui limitent la productivité primaire dans la plupart des océans et des lacs. Les écologistes utilisent l'expression **nutriment limitant** pour désigner la substance chimique qu'il faut ajouter pour stimuler la productivité d'un milieu. L'azote et le phosphore, éléments majeurs, sont les deux nutriments qui limitent le plus souvent la productivité primaire marine. Les concentrations d'azote et de phosphore sont généralement faibles dans la zone euphotique, parce que ces éléments sont rapidement consommés par le phytoplancton et que les détritiques ont tendance à descendre au fond de l'eau.

Dans une étude, décrite dans la **figure 55.6**, des expériences d'enrichissement en éléments nutritifs ont confirmé que l'azote limitait la croissance du phytoplancton au large de la côte sud de Long Island, dans l'État de New York. La prolifération d'algues, causée par la pollution par l'azote qui fertilise le phytoplancton, est l'une des applications pratiques de cette étude. Il est primordial de prévenir la prolifération d'algues, qui risque d'entraîner la formation de vastes « zones mortes », c'est-à-dire des régions où la diminution de la concentration d'O<sub>2</sub> est telle qu'elle devient fatale pour de nombreux organismes (voir la figure 56.24).

D'autres nutriments que l'azote et le phosphore limitent la productivité aquatique. Plusieurs régions étendues de l'océan ont une faible densité de population de phytoplancton, en dépit des concentrations relativement élevées d'azote. L'eau de la mer des Sargasses, une région subtropicale de l'océan Atlantique, est l'une des plus claires au monde, en raison de la très faible densité de phytoplancton. Une série d'expériences sur l'enrichissement en éléments nutritifs a révélé que, dans ce cas, c'était la disponibilité du fer (Fe), un élément mineur, qui limitait la productivité primaire (**tableau 55.1**). La poussière que les vents balayaient du continent vers les océans procure à ces derniers la majeure partie du fer qu'ils contiennent, mais par rapport à l'ensemble des océans, certaines régions, dont celle de la mer des Sargasses, en contiennent peu.

Dans les océans, les zones de remontée des eaux, où les eaux profondes riches en nutriments viennent à la surface, ont une productivité primaire exceptionnellement élevée; ce phénomène confirme l'hypothèse selon laquelle la disponibilité des nutriments détermine la productivité primaire. Comme la remontée des eaux stimule la production de phytoplancton à la base des réseaux trophiques, ces zones abritent généralement des écosystèmes très productifs et diversifiés, et constituent des sites de pêche de premier ordre. Les plus grandes zones de remontée des eaux se situent dans l'océan Austral (aussi appelé océan Antarctique), le long de l'équateur et dans les eaux côtières situées au large du Pérou, de la Californie et de certaines parties de l'Afrique de l'Ouest.

L'effet limitatif des nutriments s'observe aussi communément dans les milieux dulcicoles. Au cours des années 1970, des scientifiques ont remarqué que les eaux usées et les eaux de ruissellement contenant des engrais, provenant des fermes et des jardins,

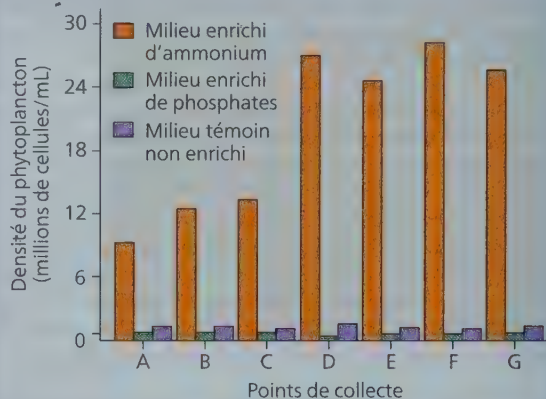
## DÉMARCHE SCIENTIFIQUE INVESTIGATION

### Quel nutriment limite la production de phytoplancton dans les eaux côtières de Long Island ?

■ **HYPOTHÈSE** ■ Les fermes d'élevage de canards qui polluent les eaux côtières de Long Island (État de New York) en rejetant des composés azotés et des phosphorés sont concentrées près de Moriches Bay. John Ryther et William Dunstan, chercheurs à la Woods Hole Oceanographic Institution, ont voulu vérifier que certains nutriments limitaient la croissance du phytoplancton dans cette zone.

■ **EXPÉRIENCE** ■ Pour ce faire, les chercheurs ont préparé des cultures de l'algue verte *Nannochloris atomus*, un phytoplancton, qu'ils ont placées dans de l'eau provenant de plusieurs sites désignés par les lettres A à G. Ils ont ajouté de l'ammonium (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) ou des phosphates (PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>) à certaines cultures.

■ **RÉSULTATS** ■ L'addition d'ammonium a provoqué une forte croissance du phytoplancton dans les cultures, mais l'addition de phosphates n'a pas provoqué cet effet.



■ **CONCLUSION** ■ Les chercheurs ont conclu que l'azote était le nutriment qui limitait la croissance du phytoplancton dans cet écosystème puisque l'addition de phosphore (sous forme de phosphates), lequel se trouvait déjà en concentration élevée, n'a pas accru la croissance de *N. atomus*, tandis que l'addition d'azote (sous forme d'ammonium) en a augmenté considérablement la densité.

**Source des données:** J. H. Ryther et W. M. Dunstan, Nitrogen, phosphorus and eutrophication in the coastal marine environment, *Science* 171: 1008-1013 (1971).

**ET SI ?** ► Si de nouvelles fermes d'élevage de canards augmentaient la pollution de l'eau de façon substantielle, quel effet cette pollution aurait-elle sur les résultats de l'expérience, d'après vous ? Expliquez votre raisonnement.

**Tableau 55.1** Les expériences d'enrichissement en éléments nutritifs sur des échantillons de phytoplancton provenant de la mer des Sargasses

Nutriments ajoutés à une culture en laboratoire	Absorption relative de <sup>14</sup> C par les cultures*
Aucun (témoins)	1,00
Azote (N) + phosphore (P) seulement	1,10
N + P + métaux (excepté Fe)	1,08
N + P + métaux (incluant Fe)	12,90
N + P + Fe	12,00

\* L'absorption du <sup>14</sup>C par les cultures permet de mesurer la productivité primaire.

**Source des données:** D. W. Menzel et J. H. Ryther, Nutrients limiting the production of phytoplankton in the Sargasso sea, with special reference to iron, *Deep Sea Research* 7: 276-281 (1961).

**INTERPRÉTEZ LES DONNÉES** ► Le molybdène (Mo) est un autre microélément qui peut limiter la production primaire dans les océans. Si les chercheurs obtenaient les résultats suivants pour des ajouts de Mo, que pourriez-vous conclure au sujet de son importance relative dans la croissance ?

N + P + Mo	6,0
N + P + Fe + Mo	72,0

ajoutent de grandes quantités de nutriments aux lacs, favorisant d'autant la croissance des producteurs primaires. Ceux-ci sont décomposés par les détritivores, ce qui retire de l'eau une grande partie, sinon la totalité, de son O<sub>2</sub>. La disparition de nombreuses espèces de poissons (voir la figure 52.15) compte parmi les conséquences écologiques de ce processus, appelé **eutrophisation** (du terme grec *eutrophos*, qui signifie « bien nourri »).

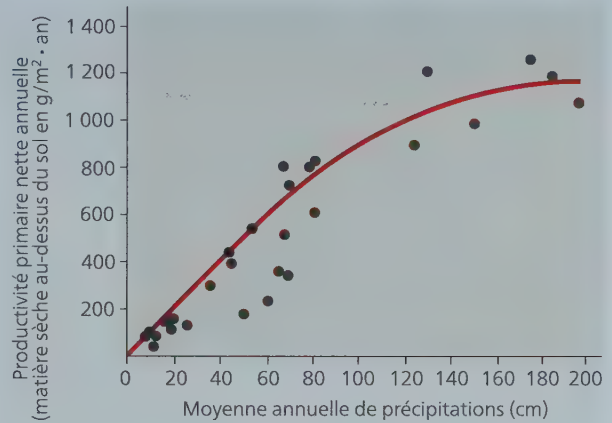
Pour empêcher l'eutrophisation, les scientifiques doivent savoir quel nutriment est responsable. Alors que l'azote est rarement le nutriment qui limite la productivité primaire dans les lacs, une série d'expériences menées sur des lacs entiers a montré que la disponibilité en phosphore limitait la prolifération de cyanobactéries. Ces résultats et d'autres études écologiques ont conduit à l'utilisation de détergents sans phosphate et à des changements de normes quant à la qualité de l'eau.

## La productivité primaire dans les écosystèmes terrestres

À l'échelle régionale et planétaire, la température et l'humidité sont les principaux facteurs qui déterminent la productivité primaire des écosystèmes terrestres. Les forêts tropicales humides sont les écosystèmes terrestres les plus productifs, en raison de leurs conditions de chaleur et d'humidité, qui sont favorables à la croissance des végétaux (voir la figure 55.5). À l'opposé, les écosystèmes qui ont une faible productivité sont généralement chauds et secs, comme de nombreux déserts, ou froids et secs, comme la toundra arctique. Entre ces extrêmes se trouvent les forêts et les prairies tempérées dont le climat est modéré, et le degré de productivité, moyen.

Les variables climatiques que sont les précipitations et la température sont très utiles pour prédire la PPN des écosystèmes terrestres. En effet, la PPN est plus grande dans les écosystèmes plus humides, comme le montre la **figure 55.7**. La PPN augmente aussi en fonction de la température et de l'énergie solaire disponible pour produire l'évaporation et la transpiration.

▼ **Figure 55.7** À l'échelle planétaire, le rapport entre la productivité primaire nette et la moyenne annuelle de précipitations dans les écosystèmes terrestres.



## L'effet limitatif des nutriments et les adaptations pour y remédier

**ÉVOLUTION** Les nutriments du sol peuvent aussi jouer un rôle important dans la limitation de la productivité primaire des écosystèmes terrestres. Comme dans les écosystèmes aquatiques, l'azote et le phosphore sont les principaux nutriments limitant la productivité primaire terrestre. De façon générale, l'azote est l'élément qui limite le plus la croissance des végétaux. L'effet limitatif du phosphore est répandu dans les sols plus vieux où les molécules de phosphate ont été lessivées par l'eau, comme dans de nombreux écosystèmes tropicaux. Notons que l'ajout d'un nutriment non limitant, même rare, ne stimulera pas la productivité. En revanche, l'ajout d'un nutriment limitant augmentera la productivité jusqu'à ce qu'un autre nutriment devienne limitant.

Diverses adaptations évolutives ont permis aux plantes d'accroître leur absorption de nutriments limitants. Nous avons vu que la symbiose entre les racines d'une plante et des bactéries fixatrices d'azote constitue une forme importante d'adaptation appelée mutualisme, tout comme l'association mycorhizienne entre les racines des plantes et des eumycètes, qui procurent aux plantes le phosphore et d'autres nutriments limitants dont elles ont besoin (voir la figure 37.15). Les racines des plantes possèdent en outre des poils absorbants et d'autres caractéristiques anatomiques qui augmentent la superficie de leur zone de contact avec le sol (voir les figures 33.9 et 35.3). En outre, de nombreux végétaux libèrent dans le sol des enzymes et d'autres substances qui augmentent la disponibilité des nutriments limitants, notamment les phosphatases, des enzymes qui séparent un groupement phosphate de molécules plus grosses, et des chélateurs, qui rendent des éléments mineurs comme le fer plus solubles dans le sol.

## Les effets des changements climatiques sur la productivité

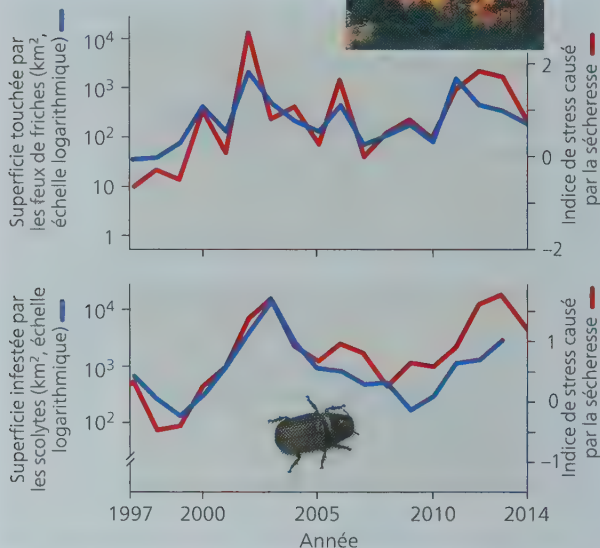
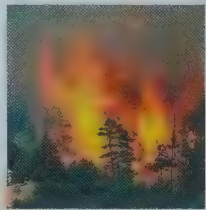
Comme nous l'avons vu, les facteurs climatiques tels que la température et les précipitations influent sur la PPN terrestre. Nous pourrions donc nous attendre à ce que les changements climatiques se répercutent sur la productivité des écosystèmes terrestres. Et c'est effectivement le cas. Par exemple, les données satellitaires

ont montré que, de 1982 à 1999, la PPN a augmenté de 6% dans les écosystèmes terrestres. Près de la moitié de cette hausse a été observée dans les forêts tropicales amazoniennes où les régimes climatiques changeants ont réduit la couverture nuageuse et entraîné une plus grande disponibilité de l'énergie solaire pour les producteurs primaires. Depuis 2000, toutefois, cette augmentation de la PPN a régressé sous l'influence d'un autre facteur climatique: une série de sécheresses majeures dans l'hémisphère Sud.

Les sécheresses «plus chaudes» que les épisodes antérieurs ont augmenté la fréquence des feux de friches et des infestations d'insectes. Il s'agit là d'un autre effet des changements climatiques sur la PPN. Par exemple, on a remarqué qu'au cours des dernières décennies, les forêts du Sud-Ouest américain ont été frappées par d'importantes sécheresses et que celles-ci s'étaient aggravées sous l'effet du réchauffement climatique et du changement des régimes des précipitations. Ces sécheresses prolongées ont à leur tour entraîné une augmentation des superficies touchées par les feux de friches ou dévastées par des éclosions de scolytes (des coléoptères xylophages), comme le dendroctone du pin ponderosa (*Dendroctonus ponderosae*) (figure 55.8). Il en a résulté une augmentation de la mortalité au sein des populations d'arbres et une diminution de la PPN de ces forêts.

Il arrive également qu'un écosystème gagne ou perde du carbone avec le temps sous l'effet des changements climatiques.

▼ **Figure 55.8** Les changements climatiques, les feux de friches et les infestations d'insectes. Les forêts du Sud-Ouest américain subissent de longs épisodes de sécheresse accompagnés de températures plus élevées qu'auparavant parce que les étés sont plus chauds, et les hivers, moins neigeux. L'indice du stress causé par la sécheresse montre à quel point ces conditions fragilisent les arbres. Plus la valeur de l'indice est élevée, plus la sécheresse est grave et plus la superficie touchée par les feux de friches (en haut) et infestée par les scolytes (en bas) est élevée. Ces coléoptères xylophages (mangeurs de bois) s'attaquent spécifiquement aux arbres dont les défenses sont affaiblies par le stress occasionné par le manque d'eau.



Comme nous l'avons vu plus haut, la productivité nette d'un écosystème (PNE) reflète la quantité totale de biomasse qui s'est accumulée au cours d'une période donnée. Quand la PNE > 0, l'écosystème gagne plus de carbone qu'il n'en perd; ces écosystèmes qui stockent le carbone sont appelés *bassins* de carbone. Inversement, quand la PNE < 0, l'écosystème perd plus de carbone qu'il n'en absorbe; ces écosystèmes sont des *sources* de carbone.

Des études scientifiques récentes montrent que les changements climatiques peuvent transformer un bassin de carbone en une source de carbone. Par exemple, dans certains écosystèmes arctiques, le réchauffement du climat a intensifié l'activité métabolique des microorganismes du sol, provoquant une légère hausse de la quantité de CO<sub>2</sub> issue de la respiration cellulaire. Dans ces écosystèmes, la quantité totale de CO<sub>2</sub> produite par la respiration cellulaire excède maintenant la quantité absorbée par photosynthèse. Autrement dit, des écosystèmes autrefois des bassins de carbone sont aujourd'hui des sources de carbone. Lorsqu'un écosystème subit une telle transformation, il peut contribuer aux changements climatiques en libérant plus de CO<sub>2</sub> qu'il n'en absorbe. Dans la rubrique **Résolution de problème**, vous pourrez constater comment les infestations d'insectes influent sur la PNE des écosystèmes forestiers.

## RÉTOUR SUR LE CONCEPT 55.2

1. Pourquoi les producteurs n'emmagent-ils qu'une petite partie de l'énergie solaire qui atteint l'atmosphère terrestre ?
2. Comment les écologistes peuvent-ils déterminer expérimentalement le facteur qui limite la productivité primaire dans un écosystème ?
3. **ET SI ?** ► Supposons qu'une forêt a été gravement touchée par un feu de friches. Selon vous, comment la PNE de cette forêt est-elle susceptible de changer au fil du temps ?
4. **FAITES DES LIENS** ► Expliquez le rôle de l'azote et du phosphore, les nutriments limitants les plus courants, dans le fonctionnement du cycle de Calvin dans la photosynthèse (voir le concept 10.3).

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

## CONCEPT 55.3

### L'efficacité du transfert d'énergie entre les niveaux trophiques est d'environ 10%

On appelle **productivité secondaire** l'augmentation, par conversion de l'énergie chimique de la nourriture, de la biomasse des consommateurs d'un écosystème pendant une période déterminée. Considérons le transfert de matière organique des producteurs aux herbivores, qui sont les consommateurs primaires. Dans la plupart des écosystèmes, les herbivores mangent seulement une petite fraction de la matière végétale produite; ils ne consomment, mondialement, qu'environ un sixième de la production végétale totale. De plus, ils ne digèrent pas toute la matière végétale qu'ils ingèrent. Par conséquent, la grande majorité de la production d'un écosystème finit par être consommée par les détritivores. Examinons de plus près ce processus de transfert d'énergie.

# Une infestation d'insectes peut-elle compromettre la capacité d'une forêt d'absorber du CO<sub>2</sub> atmosphérique ?

## RÉSOLUTION DE PROBLÈME

Une des façons de lutter contre les changements climatiques est de planter des arbres, car ceux-ci absorbent de grandes quantités de CO<sub>2</sub> atmosphérique et le convertissent en biomasse par photosynthèse. Puisque les infestations d'insectes sont de plus en plus fréquentes sous l'effet des changements climatiques, on peut se demander ce que devient ce carbone emmagasiné dans les arbres sous forme de biomasse quand une population d'insectes connaît une explosion.



▲ Un arbre présentant des douzaines de bouchons de résine, un signe d'infestation par les dendroctones du pin ponderosa (en médaillon).

Dans cet exercice, vous déterminerez si une épidémie de dendroctones du pin ponderosa (*Dendroctonus ponderosae*) modifie la quantité de CO<sub>2</sub> qu'un écosystème forestier absorbe de l'atmosphère et retourne à l'atmosphère.

### Votre méthode

Le principe qui guidera votre recherche est le suivant : tous les écosystèmes absorbent du CO<sub>2</sub> de l'atmosphère et retournent du CO<sub>2</sub> à l'atmosphère. La productivité nette de l'écosystème (PNE) indique si un écosystème est un bassin de carbone (il absorbe plus de CO<sub>2</sub> atmosphérique qu'il en libère, ce qui est le cas quand la PNE > 0) ou une source de carbone (il libère plus de CO<sub>2</sub> qu'il en absorbe; PNE < 0). Pour savoir si le dendroctone du pin ponderosa cause une modification de la PNE, vous devez calculer la PNE de la forêt avant et après une récente infestation de cet insecte.

### Vos données

De 2000 à 2006, une infestation de dendroctones du pin ponderosa a tué des millions d'arbres en Colombie-Britannique, au Canada. Il était difficile de savoir si cette épidémie faisait gagner du carbone (PNE > 0) aux forêts ou lui en faisait perdre (PNE < 0). Pour tenter de le découvrir, des écologistes ont estimé la production primaire nette (PPN) et la respiration cellulaire par les détritivores et autres hétérotrophes (R<sub>h</sub>), et ce, pour les périodes précédant et suivant cette infestation. Ces données permettent de calculer la PNE à partir de l'équation suivante : PNE = PPN - R<sub>h</sub>.

	PPN (g/[m <sup>2</sup> · année])	R <sub>h</sub> (g/[m <sup>2</sup> · année])
Avant l'infestation	440	408
Après l'infestation	400	424

### Votre analyse

1. Avant l'infestation, la forêt était-elle un bassin de carbone ou une source de carbone ? Qu'en est-il après l'infestation ?
2. On exprime souvent la PNE par l'équation PNE = PPB - R<sub>T</sub>, où la PPB est la productivité primaire brute, et R<sub>T</sub> la respiration cellulaire par les autotrophes (R<sub>a</sub>) plus la respiration cellulaire par les hétérotrophes (R<sub>h</sub>). À l'aide de la relation PNE = PPB - R<sub>a</sub>, montrez que les deux équations introduites dans cet exercice pour représenter la PNE sont équivalentes.
3. À partir de votre réponse à la question 1, prévoyez si l'infestation de dendroctones du pin ponderosa pourrait avoir des effets rétroactifs sur le climat planétaire. Expliquez votre réponse.

### L'efficacité écologique

Examinons d'abord la productivité secondaire chez un organisme en particulier, la chenille (larve des lépidoptères). Lorsque la chenille se nourrit de la feuille d'une plante, seuls environ 33 des 200 J de la feuille, soit un sixième de son énergie potentielle, servent à la productivité secondaire, ou croissance (figure 55.9). La chenille emmagasine une partie de l'énergie qui reste dans des composés organiques qui seront utilisés pour la respiration cellulaire et élimine la partie restante sous forme d'excréments. L'énergie contenue dans les excréments demeure temporairement dans l'écosystème, mais la plus grande partie est perdue sous forme de chaleur une fois qu'ils ont été consommés par les détritivores. L'énergie qui sert à la respiration cellulaire de la chenille est, elle aussi, perdue sous forme de chaleur. Seule l'énergie

chimique que les herbivores emmagasinent sous forme de biomasse, par la croissance ou la production de descendants, peut servir de nourriture aux consommateurs secondaires.

On peut mesurer l'efficacité des animaux d'un écosystème, en tant que transformateurs d'énergie, à l'aide de l'équation suivante :

$$\text{Efficacité écologique} = \frac{\text{Productivité secondaire nette} \times 100\%}{\text{Assimilation de la productivité primaire}}$$

La productivité secondaire nette est l'énergie emmagasinée dans la biomasse représentée par la croissance et la reproduction. L'assimilation comprend la quantité totale d'énergie qu'un organisme a absorbée et qu'il a utilisée pour la croissance, la reproduction et la respiration cellulaire. En d'autres mots,

▼ **Figure 55.9** La répartition de l'énergie dans un niveau de chaîne trophique.



**INTERPRÉTEZ LES DONNÉES** ► Quel pourcentage de l'énergie contenue dans la nourriture de la chenille est réellement utilisé pour la productivité secondaire (croissance)?

L'**efficacité écologique** est le pourcentage de l'énergie emmagasinée dans la nourriture assimilée qui est utilisé pour la croissance et la reproduction, et *non* pour la respiration cellulaire. Pour la chenille de la figure 55.9, l'efficacité écologique est de 33 %; 67 des 100 J assimilés sont utilisés pour la respiration cellulaire. (L'énergie contenue dans la matière non digérée et éliminée sous forme d'excréments est exclue de l'assimilation.) Les oiseaux et les mammifères ont une faible efficacité écologique, qui varie de 1 à 3 %, car ils utilisent beaucoup d'énergie pour maintenir leur température corporelle à un niveau élevé. Les poissons, qui sont des organismes essentiellement ectothermes (voir le concept 40.3), ont une efficacité écologique d'environ 10 %. Les insectes et les microorganismes sont encore plus efficaces : leur efficacité écologique, en tant que consommateurs, s'élève en moyenne à 40 % ou plus.

## L'efficacité trophique et les pyramides écologiques

Après avoir examiné l'efficacité écologique à l'échelle des consommateurs, étudions le flux d'énergie dans l'ensemble des niveaux trophiques.

L'**efficacité trophique** est le pourcentage de la productivité qui est transférée d'un niveau trophique donné au niveau supérieur. Cette efficacité est toujours inférieure à l'efficacité écologique, parce qu'elle tient compte non seulement de l'énergie perdue par la respiration cellulaire et dans les excréments, mais également de l'énergie qui se trouve dans la matière organique d'un niveau trophique inférieur et qui n'est pas consommée par le niveau trophique supérieur. L'efficacité trophique varie habituellement d'environ 5 à 20 %, selon le type d'écosystème, mais elle s'élève en moyenne à seulement 10 % environ. Autrement dit, 90 % de l'énergie disponible à un niveau trophique *ne se rend pas* au niveau supérieur. Cette perte s'accroît sur toute la chaîne alimentaire. Si 10 % de l'énergie des producteurs vont aux consommateurs primaires, par exemple des chenilles, et que 10 % de ces 10 % vont aux consommateurs secondaires (carnivores), cela signifie donc que ces derniers ne peuvent utiliser que 1 % de

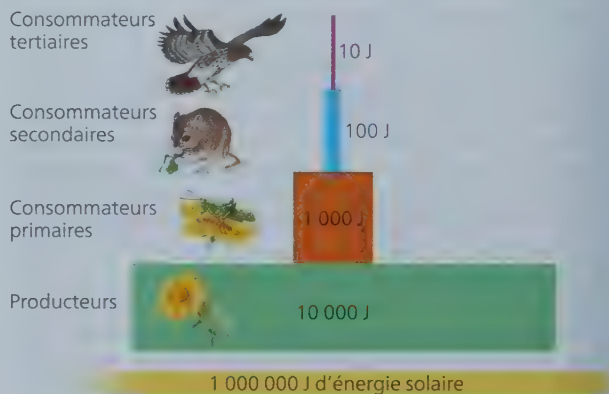
la productivité primaire nette (10 % de 10 %). Dans la rubrique **Habilités scientifiques**, vous calculerez l'efficacité trophique et d'autres mesures du flux d'énergie qui existent dans l'écosystème d'un marais salé.

La perte progressive d'énergie le long d'une chaîne alimentaire limite sérieusement l'abondance de carnivores des niveaux supérieurs que peut soutenir un écosystème. À peine 0,1 % de l'énergie chimique fixée par photosynthèse arrive à traverser le réseau trophique jusqu'aux consommateurs tertiaires que sont les serpents (des reptiles) ou les requins (des poissons cartilagineux). Voilà qui explique pourquoi la plupart des réseaux trophiques ne comptent que quatre ou cinq niveaux trophiques (voir la figure 54.15).

On peut représenter les pertes d'énergie successives au moyen d'une **pyramide d'énergie**, où les productivités nettes des différents niveaux trophiques sont présentées en étages (**figure 55.10**). La largeur de chaque étage est proportionnelle à la productivité nette, exprimée en unités d'énergie (joules), du niveau trophique correspondant. Le niveau le plus élevé, représentant les prédateurs du niveau trophique supérieur, contient relativement peu d'individus. La faible population des espèces situées à ce niveau trophique explique qu'elles soient sujettes à l'extinction (ainsi qu'aux conséquences évolutives associées à une démographie réduite; voir le concept 23.3).

La faible efficacité de chaque niveau trophique a une conséquence écologique importante qu'on peut représenter à l'aide d'une **pyramide des biomasses**, dans laquelle la largeur de chaque étage est proportionnelle à la masse sèche totale des organismes du niveau trophique correspondant. En général, la pyramide des biomasses se rétrécit considérablement entre les producteurs de la base et les carnivores du sommet, étant donné l'inefficacité des transferts d'énergie entre les niveaux trophiques (**figure 55.11a**). Cependant, certains écosystèmes aquatiques ont une pyramide des biomasses inversée, la biomasse des consommateurs primaires étant supérieure à celle des producteurs dans ces écosystèmes (**figure 55.11b**). En effet, le zooplancton consomme le phytoplancton si rapidement que la biomasse totale demeure relativement faible. Toutefois, comme le phytoplancton remplace continuellement sa biomasse, il peut servir de nourriture à une biomasse de zooplancton plus grosse

▼ **Figure 55.10** Une pyramide d'énergie théorique. Dans cet exemple d'écosystème, 10 % de l'énergie disponible à chaque niveau trophique sont convertis en nouvelle biomasse au niveau suivant, ce qui représente une efficacité trophique de 10 %. On remarque que les producteurs convertissent seulement 1 % de l'énergie solaire qui leur parvient; ce pourcentage représente la productivité primaire.



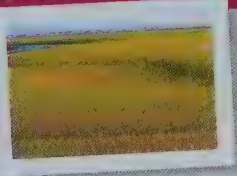
que la sienne. De même, comme le phytoplancton se reproduit rapidement et que sa productivité est beaucoup plus grande que celle du zooplancton, la pyramide d'énergie de cet écosystème est plus large à sa base, comme l'illustre la figure 55.10.

La dynamique du flux d'énergie dans les écosystèmes s'applique aussi aux consommateurs humains. Par exemple, la consommation de viande représente un moyen relativement

## DÉMARCHE SCIENTIFIQUE

### HABILETÉS SCIENTIFIQUES

#### Interpréter des données quantitatives



#### ■ QUELLE EST L'EFFICACITÉ DU TRANSFERT D'ÉNERGIE DANS L'ÉCOSYSTÈME D'UN MARAIS SALÉ ? ■

Dans le cadre d'une expérience classique, John Teal a étudié le flux d'énergie entre producteurs, consommateurs et détritivores dans un marais salé. Dans cet exercice, vous utiliserez les données de cette étude pour mesurer le transfert d'énergie entre les niveaux trophiques de cet écosystème.

■ **MÉTHODE** ■ Teal a mesuré la quantité de rayonnement solaire qui pénétrait dans un marais salé situé dans l'État de Géorgie, aux États-Unis, au cours d'une année. Il a également mesuré les trois éléments suivants: la biomasse aérienne des producteurs primaires dominants, en l'occurrence des graminées; la biomasse des consommateurs dominants, dont les insectes, les araignées et les crabes; et la biomasse des détritits qui se déversent dans les eaux côtières environnantes. Pour déterminer la quantité d'énergie dans chaque unité de biomasse, il a fait sécher la biomasse, l'a brûlée dans un calorimètre et a mesuré la quantité de chaleur produite.

#### ■ RÉSULTATS ■

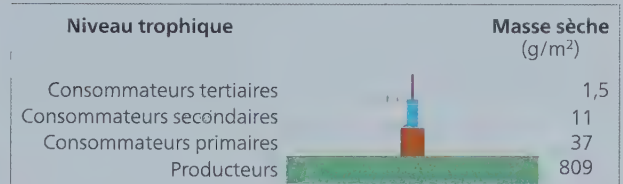
Forme d'énergie	kcal (m <sup>2</sup> · année)
Rayonnement solaire	600 000
Productivité brute, graminées	34 580
Productivité nette, graminées	6 585
Productivité brute, insectes	305
Productivité nette, insectes	81
Détritits sortant du marais	3 671

**Source des données:** J. M. Teal, Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia, *Ecology* 43: 614-624 (1962).

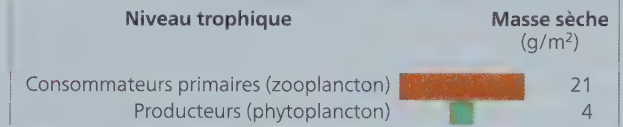
#### INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ▼

1. Quel pourcentage de l'énergie solaire atteignant le marais est incorporé à la productivité primaire brute? À la productivité primaire nette?
2. Quelle quantité d'énergie est perdue par la respiration cellulaire des producteurs primaires dans cet écosystème? Quelle quantité est perdue par la respiration cellulaire de la population d'insectes?
3. Si tous les détritits sortant du marais sont d'origine végétale, quel pourcentage de toute la productivité primaire nette quitte le marais sous forme de détritits chaque année?

▼ **Figure 55.11** Les pyramides des biomasses. Les nombres indiquent la masse sèche totale des organismes de chaque niveau trophique.



(a) Comme la plupart des pyramides des biomasses, celle d'une tourbière située en Floride présente une diminution marquée de la biomasse d'un niveau trophique à l'autre, en partant de la base vers les niveaux supérieurs.



(b) Dans certains écosystèmes aquatiques, par exemple dans la Manche, une petite biomasse mesurable de producteurs (phytoplancton) sert de nourriture à une grande biomasse mesurable de consommateurs primaires (zooplancton).

inefficace d'exploiter la production photosynthétique. Les 500 g de soja qu'une personne mange pour consommer des protéines végétales ne lui fourniraient qu'un cinquième ou moins de cette quantité en viande s'ils servaient d'abord à nourrir une vache. L'agriculture à l'échelle planétaire pourrait fournir de la nourriture à bien plus de gens et utiliser beaucoup moins de terres cultivables si nous étions tous végétariens et nous nourrissions plus efficacement, en tant que consommateurs primaires.

## RETOUR SUR LE CONCEPT 55.3

1. Un insecte mange des grains contenant 100 J d'énergie. Il utilise 30 J de cette énergie pour sa respiration et en élimine 50 J dans ses excréments. Quelle est sa productivité secondaire nette? Quelle est son efficacité écologique?
2. Les feuilles de tabac renferment de la nicotine, une substance nocive dont la production exige beaucoup d'énergie de la part de la plante. Quel avantage celle-ci peut-elle tirer de l'utilisation d'une partie de ses ressources pour produire de la nicotine?
3. **ET SI ?** ► Les détritivores sont des consommateurs qui puisent leur énergie dans les détritits. Combien de joules d'énergie sont potentiellement utilisables par les détritivores dans l'écosystème représenté à la figure 55.10?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

## CONCEPT 55.4

### Des processus biologiques et géochimiques recyclent les nutriments et l'eau dans les écosystèmes

Bien que la plupart des écosystèmes reçoivent de l'énergie solaire en grande quantité, les réserves d'éléments chimiques

sont limitées. Par conséquent, la vie repose sur le recyclage des éléments chimiques essentiels. Presque toutes les réserves de substances chimiques d'un organisme sont renouvelées continuellement par l'absorption de nutriments et le rejet de déchets. Quand l'organisme meurt, les décomposeurs dégradent les molécules de son corps et renvoient les atomes dans l'atmosphère, l'eau ou le sol. En libérant des nutriments contenus dans la matière organique, la décomposition reconstitue les réserves d'éléments nutritifs inorganiques que les végétaux et les autres autotrophes utilisent pour fabriquer de la nouvelle matière organique.

## Les vitesses de décomposition et de recyclage des nutriments

Les détritvires sont des hétérotrophes qui puisent leur énergie dans les détritvires. Leur croissance est fonction des mêmes facteurs qui limitent la productivité primaire dans les écosystèmes, notamment la température, l'humidité et la disponibilité des nutriments. De façon générale, les décomposeurs (un type de détritvires) se développent et décomposent la matière plus rapidement dans les écosystèmes chauds et humides (**figure 55.12**). Dans les forêts

tropicales humides, la majeure partie de la matière organique se décompose en quelques années, voire en quelques mois. En revanche, dans les forêts tempérées, la décomposition prend en moyenne de quatre à six ans. Cette différence est en grande partie attribuable aux températures plus chaudes et aux précipitations plus abondantes des forêts tropicales. Puisque la décomposition se produit rapidement dans les forêts tropicales humides, une faible proportion de la matière organique s'accumule sur le sol sous forme de litière de feuilles mortes; les troncs ligneux des arbres renferment environ 75 % des nutriments de l'écosystème, et le sol n'en contient qu'environ 10%. Par conséquent, les concentrations relativement faibles de certains nutriments dans le sol des forêts tropicales humides sont attribuables à un temps de recyclage court, et non pas à la rareté des éléments dans l'écosystème. Dans les forêts tempérées, où la décomposition est beaucoup plus lente, le sol peut contenir 50 % de toute la matière organique de l'écosystème. Une bonne partie des nutriments présents dans les forêts tempérées se trouvent donc dans les détritvires et dans le sol. Ils peuvent y rester longtemps avant que des végétaux les assimilent.

La décomposition au sol est également plus lente lorsque le manque d'humidité nuit à la prolifération des décomposeurs ou

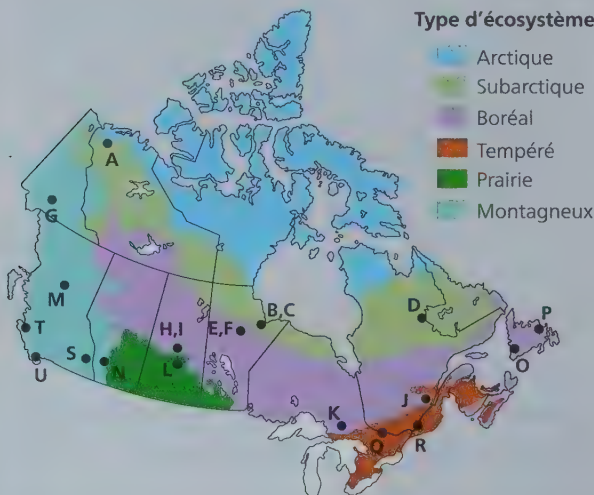
## DÉMARCHE SCIENTIFIQUE

### INVESTIGATION

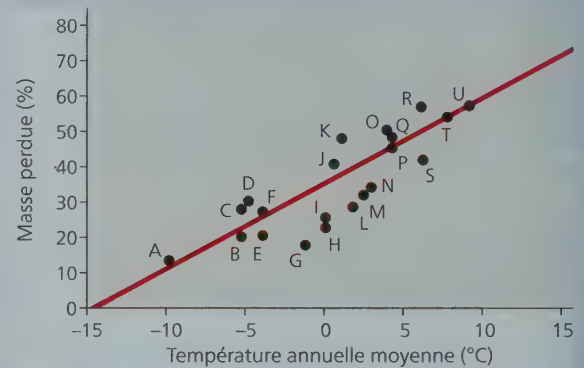
#### Quelle influence la température exerce-t-elle sur la décomposition de la litière d'un écosystème ?

**■ HYPOTHÈSE ■** Des chercheurs du Service canadien des forêts (ou Forêts Canada) ont voulu déterminer l'influence de la température sur la vitesse de décomposition de la litière d'un écosystème. Ils ont postulé que plus la température était élevée, plus la décomposition était rapide.

**■ EXPÉRIENCE ■** Pour vérifier leur hypothèse, les chercheurs ont déposé une litière – des échantillons identiques de matière organique – sur le sol de 21 sites répartis dans tout le pays (et désignés par des lettres sur la carte ci-dessous). Trois ans plus tard, ils sont retournés sur les lieux pour constater l'état de décomposition de chaque échantillon.



**■ RÉSULTATS ■** La masse de litière s'est décomposée quatre fois plus vite dans l'écosystème le plus chaud que dans l'écosystème le plus froid.



**■ CONCLUSION ■** Presque partout au Canada, la décomposition s'accélère à mesure qu'augmente la température.

**Sources des données:** J. A. Trofymow et le groupe de travail de la CIDET, *Expérience canadienne sur la décomposition interstationnelle (CIDET): Rapport sur l'implantation des stations et sur le projet* (Rapport d'information BC-X-378F), Ressources naturelles Canada, Service canadien des Forêts, Centre de foresterie du Pacifique (1998); et T. R. Moore et coll., Litter decomposition rates in Canadian forest, *Global Change Biology* 5: 75-82 (1999).

**ET SI ?** ▶ À l'exception de la température, quels facteurs pourraient avoir varié d'un site à l'autre ? En quoi cette variation a-t-elle pu influencer sur l'interprétation des résultats ?

qu'un excès d'humidité prive ces derniers d'O<sub>2</sub>. Les écosystèmes froids et humides, comme les tourbières, emmagasinent d'importantes quantités de matière organique; les décomposeurs ne s'y développent pas bien et la productivité primaire nette dépasse de beaucoup la décomposition.

Dans les écosystèmes aquatiques, la décomposition qui se produit dans les boues anaérobies peut s'étendre sur 50 ans ou plus. Les sédiments du fond sont comparables à la couche de détritus des écosystèmes terrestres. Mais, généralement, les algues et les végétaux aquatiques tirent les nutriments directement de l'eau. Par conséquent, les sédiments constituent souvent des puits d'éléments nutritifs. Les écosystèmes aquatiques ne peuvent donc être très productifs que s'il y a des échanges entre les couches d'eau du fond et celles de la surface (comme cela se produit dans les zones de remontée des eaux mentionnées plus tôt).

## Les cycles biogéochimiques

Comme les cycles des nutriments comportent des éléments tant biotiques qu'abiotiques, ils sont appelés **cycles**

**biogéochimiques.** Les cycles biogéochimiques peuvent être planétaires ou locaux. D'une part, le carbone, l'oxygène, le soufre et l'azote circulent dans l'atmosphère à l'état gazeux; leur cycle se réalise essentiellement à l'échelle planétaire. Ainsi, une partie des atomes de carbone et d'oxygène qu'une plante retire de l'air sous forme de CO<sub>2</sub> peut avoir été libérée dans l'atmosphère par la respiration d'une autre plante ou d'un animal vivant loin de cette plante. D'autres éléments comme le phosphore, le potassium et le calcium sont trop lourds pour se retrouver à l'état gazeux à la surface de la Terre, bien qu'ils soient transportés sous forme de poussière. Dans les écosystèmes terrestres, ces éléments sont recyclés plus localement et sont absorbés par les racines des plantes avant de retourner dans le sol grâce aux décomposeurs. Leur cycle se fait cependant à une plus grande échelle dans les écosystèmes aquatiques où, sous forme dissoute, ils sont transportés par les courants.

Penchons-nous d'abord sur un modèle général du recyclage des nutriments qui montre les réservoirs de nutriments, de même que les processus de transfert entre ces réservoirs (**figure 55.13**). Les nutriments contenus dans les organismes vivants eux-mêmes

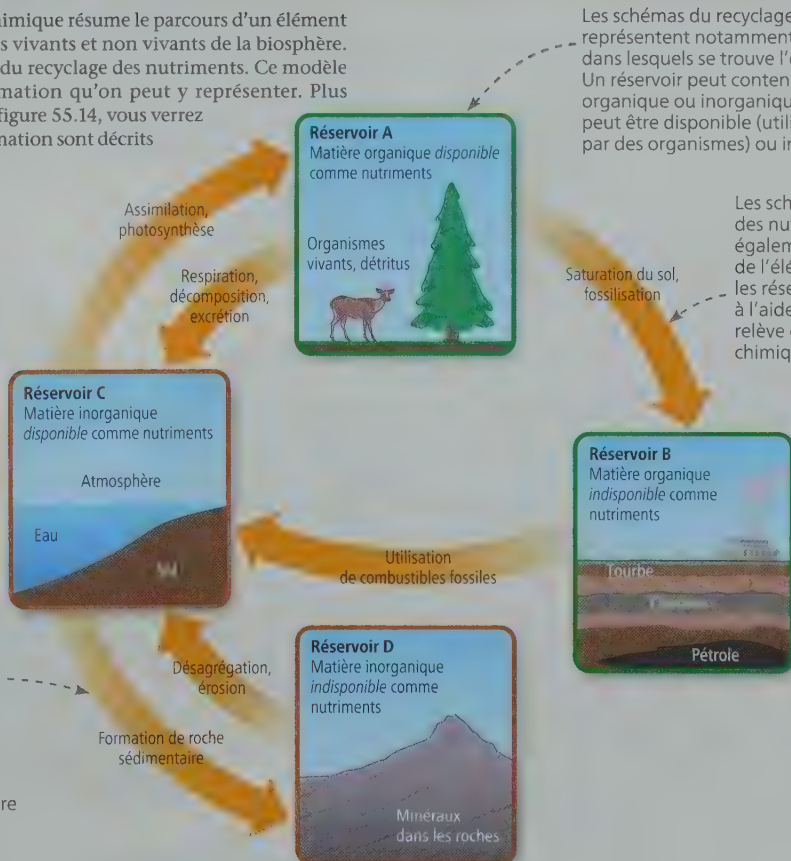
▼ Figure 55.13

## Les cycles biogéochimiques

Le schéma d'un cycle biogéochimique résume le parcours d'un élément chimique entre les composants vivants et non vivants de la biosphère. On voit ici un modèle général du recyclage des nutriments. Ce modèle montre les éléments d'information qu'on peut y représenter. Plus loin, lorsque vous étudierez la figure 55.14, vous verrez comment ces éléments d'information sont décrits selon le cycle.

Les schémas du recyclage des nutriments n'indiquent pas toujours l'échelle temporelle des différents processus. Il faut donc garder à l'esprit que certains processus, comme la photosynthèse, ont lieu sur une brève période, durant la vie d'un individu, tandis que d'autres processus, comme la formation rocheuse, se déroulent sur de très longues périodes de temps géologique.

**?** 2. Comparez les échelles temporelles du parcours suivi par la matière qui entre dans les réservoirs A et B et qui en sort.



Les schémas du recyclage des nutriments représentent notamment les **réservoirs** dans lesquels se trouve l'élément chimique. Un réservoir peut contenir de la matière organique ou inorganique, et cette matière peut être disponible (utilisable directement par des organismes) ou indisponible.

Les schémas du recyclage des nutriments montrent également le parcours de l'élément chimique entre les réservoirs, habituellement à l'aide de flèches. Ce parcours relève de processus biologiques, chimiques ou géologiques.

**?** 1. Supposons que les vitesses de décomposition ont beaucoup diminué. Utilisez ce schéma pour formuler une hypothèse selon laquelle ce ralentissement pourrait affecter le transfert de matière du réservoir A aux réservoirs B et C.

et dans les détritiques (le réservoir A) sont disponibles pour d'autres organismes quand les consommateurs se nourrissent et quand les détritivores consomment de la matière organique non vivante. Le faible pH des sédiments gorgés d'eau des marais ainsi que leur faible teneur en O<sub>2</sub> peuvent inhiber la décomposition et entraîner la formation de tourbe. Lorsque cela se produit, la matière organique des organismes morts peut passer du réservoir A au réservoir B; la tourbe finit par se transformer en combustibles fossiles comme le charbon et le pétrole. Des substances inorganiques dissoutes dans l'eau ou présentes dans le sol ou l'air (réservoir C) sont disponibles comme nutriments. Bien que la plupart de ces organismes ne puissent pas utiliser directement les éléments retenus dans la roche (réservoir D), les nutriments sont lentement mis à leur disposition par la désagrégation et l'érosion.

La **figure 55.14** illustre en détail les cycles de l'eau, du carbone, de l'azote et du phosphore. En étudiant chaque cycle, demandez-vous quelles étapes relèvent d'un processus biologique. Pour le cycle du carbone, par exemple, la plupart des étapes clés, dont la photosynthèse et la décomposition, dépendent des végétaux,

des animaux et d'autres organismes. En revanche, pour le cycle de l'eau, ce sont des processus purement physiques qui interviennent dans plusieurs des étapes clés, comme l'évaporation des océans. Notez également que les activités humaines, comme la combustion de combustibles fossiles et la production d'engrais, ont des conséquences majeures sur le recyclage du carbone et de l'azote à l'échelle planétaire.

Comment les écologistes s'y sont-ils pris pour comprendre les cycles des éléments chimiques à l'œuvre dans les écosystèmes? Selon une première méthode répandue, on suit le mouvement d'isotopes non radioactifs naturels dans les composants biotiques (organiques) et abiotiques (inorganiques) d'un écosystème. Une seconde méthode courante consiste à ajouter de faibles quantités d'isotopes radioactifs à des éléments ciblés et à suivre leur déplacement. Les scientifiques ont également réussi à utiliser le carbone radioactif (<sup>14</sup>C) libéré dans l'atmosphère lors des essais atomiques réalisés dans les années 1950 et 1960. Ces « pointes » de <sup>14</sup>C permettent de voir les zones et la vitesse de circulation du carbone dans les composants des écosystèmes, notamment dans les végétaux, les sols et les océans.

## ▼ Figure 55.14 PANORAMA Les cycles de l'eau et des nutriments

Examinez attentivement chacun de ces cycles, en prêtant attention aux principaux réservoirs d'eau, de carbone, d'azote et de phosphore, ainsi qu'aux processus qui les définissent. La largeur des flèches dans les schémas reflète la contribution relative de chaque processus au mouvement de l'eau ou d'un nutriment dans la biosphère.

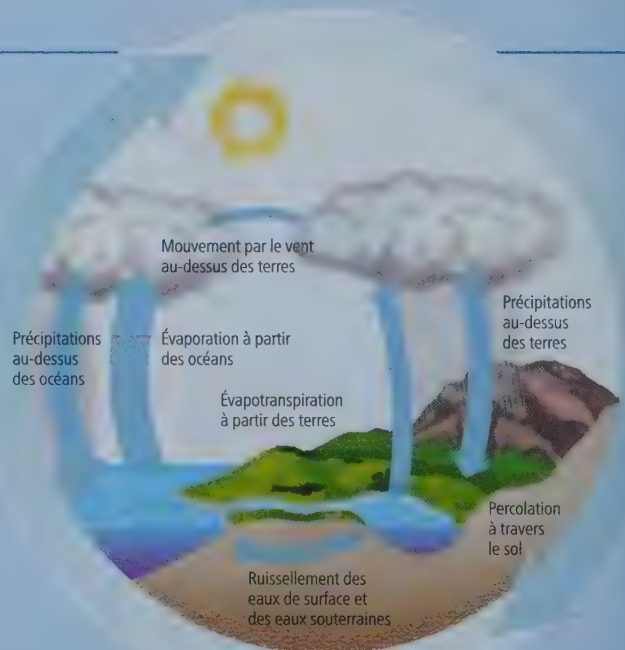
### Le cycle de l'eau

**Importance biologique** L'eau est essentielle à tous les organismes, et sa disponibilité influe sur la vitesse des processus des écosystèmes, en particulier sur la productivité primaire et la décomposition dans les écosystèmes terrestres.

**Formes utilisables par les organismes vivants** Tous les organismes sont capables d'échanger de l'eau directement avec leur environnement. C'est à l'état liquide que l'eau est le plus souvent utilisée, quoique certains organismes soient en mesure de recueillir la vapeur d'eau. Le gel de l'eau du sol peut limiter la disponibilité de l'eau pour les végétaux terrestres.

**Réservoirs** Les océans contiennent 97 % de l'eau de la biosphère. Approximativement 2 % de l'eau est retenue dans les glaciers et les calottes polaires. Les lacs, les cours d'eau et les nappes d'eau souterraines représentent le 1 % qui reste, la quantité d'eau contenue dans l'atmosphère étant négligeable.

**Processus clés** Les principaux processus responsables du cycle de l'eau sont l'évaporation de l'eau grâce à l'énergie solaire, la formation des nuages par condensation de la vapeur d'eau et les précipitations. La transpiration des plantes terrestres fait aussi circuler d'importants volumes d'eau dans l'atmosphère. Enfin, les eaux de surface et les eaux souterraines peuvent se déverser dans les océans, ce qui complète le cycle de l'eau.



## Étude de cas : le recyclage des nutriments dans la forêt expérimentale de Hubbard Brook

Depuis 1963, l'écologiste Gene Likens et ses collègues étudient les cycles des nutriments dans la forêt expérimentale de Hubbard Brook, située dans les White Mountains du New Hampshire, aux États-Unis. Ce site de recherche est une forêt décidue tempérée qui s'étend sur six petites vallées, chacune étant drainée par un seul ruisseau. Le sol de la forêt repose sur un substrat rocheux imperméable.

Les chercheurs ont commencé par établir le bilan minéral des six vallées. Pour ce faire, ils ont mesuré les apports et les pertes de quelques nutriments essentiels. Pour mesurer la quantité d'eau et de minéraux dissous qui entrait dans l'écosystème, ils ont recueilli l'eau de pluie en différents endroits. Pour calculer les pertes d'eau et de minéraux, ils ont construit un petit barrage de béton, muni d'un déversoir en forme de V, en travers du ruisseau situé au fond de chaque vallée (figure 55.15a). Ils ont constaté qu'environ 60 % des eaux que recevait l'écosystème sous forme de pluie et de neige en ressortaient par le ruisseau. Les 40 % restants étaient perdus par évapotranspiration.

Les études préliminaires ont confirmé le fait que les cycles se déroulant à l'intérieur d'un écosystème terrestre conservaient la majeure partie des nutriments minéraux. Ainsi, la quantité de calcium ( $\text{Ca}^{2+}$ ) qui sort d'une vallée par son ruisseau ne dépasse que d'environ 0,3 % la quantité fournie par l'eau de pluie. Or, cette perte minime est probablement compensée par la décomposition chimique du substrat rocheux. Au cours de la plupart des années, la forêt a connu de faibles gains nets pour quelques nutriments minéraux, notamment des composés azotés.

Le déboisement expérimental d'un **bassin versant**, c'est-à-dire la surface terrestre qui reçoit les eaux alimentant un cours d'eau, a accru considérablement la sortie de l'eau et des minéraux de la vallée (figure 55.15b). En trois ans, le ruissellement des eaux dans le bassin versant déboisé a augmenté de 30 à 40 % par rapport à un bassin versant témoin, manifestement parce qu'il n'y avait pas de plantes pour absorber l'eau du sol et l'évaporer par transpiration. Les pertes de minéraux dans le bassin versant modifié ont été très importantes. La perte la plus importante a été celle des nitrates, dont la concentration dans le ruisseau a été multipliée par 60, au point de rendre l'eau impropre à la consommation (figure 55.15c). L'expérience de déboisement

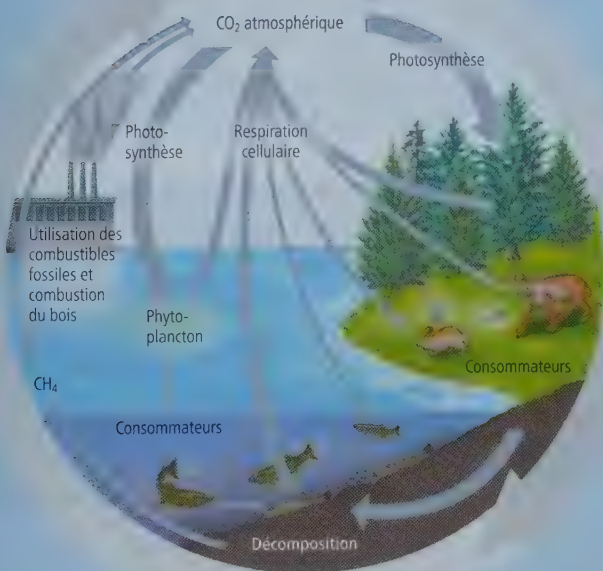
## Le cycle du carbone

**Importance biologique** Le carbone constitue la charpente des molécules organiques essentielles à tous les organismes.

**Formes utilisables par les organismes vivants** Les organismes photosynthétiques utilisent du  $\text{CO}_2$  au cours de la photosynthèse et convertissent le carbone en matière organique utilisée par les consommateurs, dont les animaux, les eumycètes, ainsi que les eucaryotes unicellulaires et les procaryotes hétérotrophes.

**Réservoirs** Les principaux réservoirs de carbone sont les combustibles fossiles, les sols, les sédiments des écosystèmes aquatiques, les océans (composés de carbone dissous), la biomasse des végétaux et des animaux ainsi que l'atmosphère ( $\text{CO}_2$ ). Ce sont les roches sédimentaires comme le calcaire qui constituent le plus important réservoir de carbone; ce carbone y demeure toutefois très longtemps. Presque tous les organismes sont capables de retourner directement le carbone dans leur environnement, sous sa forme originale ( $\text{CO}_2$ ) par la respiration.

**Processus clés** La photosynthèse effectuée par les végétaux et le phytoplancton élimine chaque année de l'atmosphère une quantité considérable de  $\text{CO}_2$ . Cette quantité est à peu près égale à celle du  $\text{CO}_2$  qui s'ajoute à l'atmosphère par l'intermédiaire de la respiration cellulaire des producteurs et des consommateurs. L'utilisation des combustibles fossiles et la combustion du bois envoient dans l'atmosphère beaucoup de  $\text{CO}_2$  supplémentaire. À l'échelle du temps géologique, les volcans représentent une importante source de  $\text{CO}_2$ . Certains procaryotes vivant en conditions anaérobies, des archées *méthanogènes*, produisent et libèrent du méthane ( $\text{CH}_4$ ). On les trouve dans les zones humides comme les sédiments au fond des lacs, dans les tourbières et les océans, ou à l'intérieur des systèmes digestifs de nombreux animaux, dont l'humain et les ruminants. Ce  $\text{CH}_4$  est libéré dans l'atmosphère où il est oxydé lentement et transformé en  $\text{CO}_2$ . À l'échelle planétaire, le  $\text{CH}_4$  libéré dans l'atmosphère contribue grandement à l'effet de serre.



Suite ►

**Le cycle de l'azote**

**Importance biologique** L'azote entre dans la composition des acides aminés, des protéines et des acides nucléiques; il constitue souvent pour les végétaux un nutriment limitant.

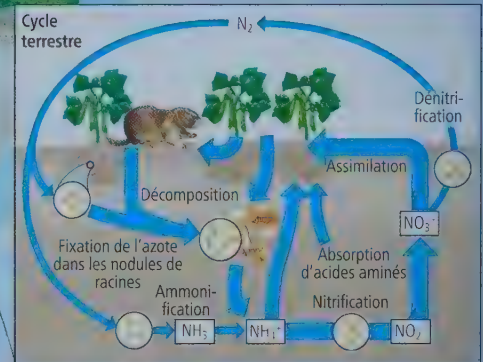
**Formes utilisables par les organismes vivants**

Les végétaux peuvent métaboliser deux formes inorganiques d'azote – l'ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ) et le nitrate ( $\text{NO}_3^-$ ) – et certaines formes organiques, comme les acides aminés. Diverses bactéries peuvent métaboliser toutes ces formes ainsi que le nitrite ( $\text{NO}_2^-$ ). Chez les animaux, seules les formes organiques de l'azote sont utilisables.

**Réservoirs** Le principal réservoir d'azote est l'atmosphère, qui se compose de 80% d'azote gazeux ( $\text{N}_2$ ). Les autres réservoirs de composés azotés organiques et inorganiques sont les sols, les sédiments des lacs, des cours d'eau et des océans, des cours d'eau et des océans, les eaux de surface et les eaux souterraines, ainsi que la biomasse des organismes vivants.

**Processus clés** La principale voie qu'emprunte l'azote pour pénétrer dans un écosystème est la *fixation de l'azote*, processus par lequel des bactéries transforment le  $\text{N}_2$  de manière qu'il puisse servir à la synthèse de composés organiques azotés. La foudre fixe l'azote naturellement, de même que l'activité volcanique et certaines

bactéries. L'apport d'azote découlant des activités humaines dépasse aujourd'hui les contributions naturelles en milieu terrestre. Les engrais industriels et les cultures de légumineuses dont les nodules de racines contiennent des bactéries fixatrices d'azote constituent à cet égard deux sources importantes. D'autres bactéries dans le sol convertissent l'azote en différentes formes. Il existe par exemple des bactéries qui effectuent la nitrification, c'est-à-dire la conversion de l'ammonium en nitrates, et d'autres bactéries qui effectuent la dénitrification, c'est-à-dire la conversion des nitrates en azote gazeux. Cette activité bactérienne, indésirable sur les terres cultivables, est pourtant favorisée par des ajouts massifs d'engrais riches en nitrates. Les activités humaines libèrent en outre d'importantes quantités d'azote gazeux réactif dans l'atmosphère, notamment des oxydes d'azote.



► **Figure 55.15** L'étude du recyclage des nutriments dans la forêt expérimentale de Hubbard Brook: un exemple de recherche écologique à long terme.



(a) Les chercheurs ont fait construire des barrages et des déversoirs de béton en travers des ruisseaux qui drainaient les bassins versants de Hubbard Brook. Ils ont ainsi pu mesurer les sorties d'eau et de nutriments minéraux de l'écosystème.



(b) Les chercheurs ont déboisé complètement un bassin versant pour étudier les effets de la coupe à blanc sur le drainage et le recyclage des nutriments. Ils ont laissé la matière végétale originale se décomposer sur place.

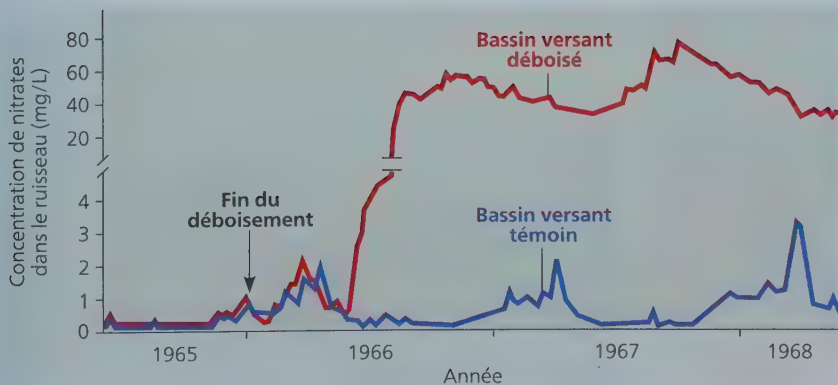
## Le cycle du phosphore

**Importance biologique** Les organismes ont besoin de phosphore, un des principaux éléments des acides nucléiques, des phospholipides, de l'ATP et d'autres molécules qui emmagasinent l'énergie; le phosphore entre également dans la constitution des os et des dents.

**Formes utilisables par les organismes vivants** La forme inorganique de phosphore la plus importante sur le plan biologique est le phosphate ( $\text{PO}_4^{3-}$ ), que les végétaux absorbent et utilisent pour synthétiser les composés organiques.

**Réservoirs** Les plus importantes accumulations de phosphore se trouvent dans les roches sédimentaires d'origine marine. Les sols, les organismes et les océans contiennent aussi de grandes quantités de phosphore, sous forme dissoute dans le dernier cas. Comme les particules du sol se lient au  $\text{PO}_4^{3-}$ , le cycle du phosphore tend à être localisé dans les écosystèmes terrestres.

**Processus clés** La désagrégation des roches enrichit progressivement le sol en  $\text{PO}_4^{3-}$ ; une partie des phosphates parvient par lessivage aux eaux souterraines et aux eaux de surface, et aboutit à la mer. Les phosphates absorbés par les producteurs et incorporés à des molécules biologiques peuvent être ingérés par les consommateurs. Les phosphates retournent dans le sol ou dans l'eau par l'intermédiaire de la décomposition de la biomasse ou de l'excrétion des consommateurs. Comme il existe peu de gaz contenant du phosphore, seules de petites quantités de phosphore circulent dans l'atmosphère, habituellement sous forme de poussière ou d'embrun.



(c) Les eaux de ruissellement provenant du bassin versant déboisé contenaient 60 fois plus de nitrates que les eaux de ruissellement provenant d'un bassin versant témoin (non déboisé).

de Hubbard Brook a montré que la quantité de nutriments quittant un écosystème forestier intact dépend principalement de la végétation en place. La conservation des nutriments d'un écosystème contribue à soutenir la productivité des écosystèmes et à éviter les fleurs d'eau ainsi que d'autres problèmes causés par le ruissellement des eaux contenant des nutriments en quantités excessives.

#### RETOUR SUR LE CONCEPT 55.4

1. **FAITES UN DESSIN** ► Pour chacun des quatre cycles biogéochimiques présentés en détail à la figure 55.14, tracez un schéma simplifié montrant la voie que pourrait suivre un atome ou une molécule de chaque élément chimique, de ses réservoirs abiotiques à ses réservoirs biotiques, puis de ses réservoirs biotiques à ses réservoirs abiotiques.
2. Pourquoi le déboisement d'un bassin versant provoque-t-il l'augmentation de la concentration de nitrates dans les ruisseaux qui le drainent ?
3. **ET SI ?** ► Pourquoi la disponibilité des nutriments dans une forêt tropicale humide est-elle particulièrement touchée par l'exploitation forestière ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

#### CONCEPT 55.5

### L'écologie de la restauration contribue à ramener les écosystèmes dégradés à un état plus naturel

Les écosystèmes peuvent se remettre naturellement de la plupart des perturbations (y compris le déboisement expérimental de Hubbard Brook) grâce aux stades de succession écologique (voir le concept 54.3). Cependant, il faut parfois des siècles pour

rétablir la situation, particulièrement lorsque les humains ont dégradé l'environnement. Les régions tropicales défrichées à des fins agricoles peuvent devenir rapidement improductives en raison de la perte de nutriments. Les activités d'une exploitation minière peuvent s'étendre sur plusieurs décennies, après quoi les terres sont abandonnées, dans un mauvais état. De nombreux écosystèmes peuvent également être endommagés par l'accumulation de sels dans les sols trop irrigués ou par des produits chimiques toxiques ou des déversements de pétrole. Les biologistes sont de plus en plus appelés en renfort pour restaurer les écosystèmes endommagés.

L'écologie de la restauration vise à lancer ou à accélérer le rétablissement des écosystèmes endommagés. Selon une des hypothèses fondamentales, les dommages qu'a subis l'environnement sont partiellement réversibles. Cependant, une autre hypothèse fondamentale nuance cet optimisme : les écosystèmes ne résistent pas indéfiniment aux dommages. C'est pourquoi les écologistes de la restauration cherchent à découvrir et à modifier les processus qui limitent le plus le rétablissement des écosystèmes perturbés. Lorsque la perturbation est trop importante pour qu'il soit envisageable de restaurer tout l'habitat, les écologistes tentent de rétablir le maximum d'un habitat ou d'un processus écologique, selon le budget et le temps dont ils disposent.

Dans les cas extrêmes, il peut être nécessaire de rétablir la structure physique d'un écosystème avant qu'une restauration biologique soit possible. Ainsi, pour contrer l'érosion des berges d'un ruisseau que l'on a redressé pour canaliser plus rapidement l'eau vers une banlieue, les écologistes peuvent redonner au cours d'eau un parcours sinueux afin de ralentir le courant. Et pour restaurer une mine à ciel ouvert, des ingénieurs peuvent d'abord devoir niveler le site au moyen d'équipement lourd afin de rétablir une pente douce, avant d'y répandre une couche de terre superficielle (figure 55.16).

Une fois achevée, la reconstruction physique doit être suivie d'une restauration biologique. L'objectif à long terme est de ramener l'écosystème à un état le plus près possible de celui dans lequel il était avant la perturbation. La figure 55.17 présente

▼ **Figure 55.16** Un site comprenant une carrière de gravier et une mine d'argile dans l'État du New Jersey, aux États-Unis, avant et après la restauration.



(a) En 1991, avant la restauration



(b) En 2000, vers la fin de la restauration

Les exemples présentés dans ces pages ne représentent que quelques-uns des nombreux projets réalisés dans le domaine de l'écologie de la restauration un peu partout dans le monde.

### La rivière Kissimmee, en Floride (États-Unis)

Dans les années 1960, la rivière Kissimmee, qui était à l'origine un cours d'eau sinueux, a été transformée en un canal de 90 km afin de contrôler les inondations. Cette intervention détournait l'eau de la plaine inondable, causant l'assèchement des milieux humides, ce qui a eu d'importants effets nuisibles sur des populations de poissons et d'oiseaux. Pour restaurer la rivière Kissimmee, on a remblayé 12 km du canal de drainage et rétabli 24 des 167 km sur

lesquels s'étendait à l'origine le lit naturel de ce cours d'eau. Sur la photo, on voit une partie du canal qui a été comblée (la large bande claire, à droite); cette opération a permis de détourner le cours de la rivière vers les branches résiduelles (qui figurent au centre de la photo). Grâce à ce projet, le régime d'écoulement naturel sera aussi rétabli, ce qui permettra aux populations d'oiseaux des milieux humides et de poissons de subvenir à leurs propres besoins.



### Le Succulent Karoo, en Afrique du Sud

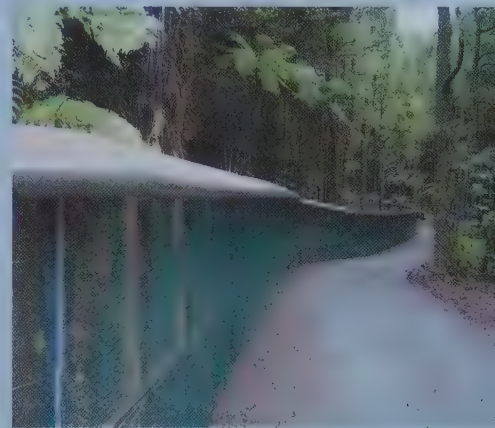
Dans cette région désertique d'Afrique du Sud, comme dans beaucoup de régions arides, le surpâturage a endommagé de vastes zones. Des propriétaires terriens et des organismes gouvernementaux sud-africains restaurent de grandes étendues de cette région unique, en rétablissant la végétation des terres et en employant une gestion

des ressources plus durable. La photo donne un aperçu de l'exceptionnelle diversité végétale de Succulent Karoo; parmi les 5 000 espèces de plantes que compte cette région, on trouve la plus grande variété de plantes succulentes (famille des crassulacées) au monde.

### Maungatautari, en Nouvelle-Zélande

Les belettes, les rats, les porcs et d'autres espèces introduites en Nouvelle-Zélande menacent sérieusement certains végétaux et certains animaux indigènes, notamment les kiwis (*Apteryx spp.*), des espèces d'oiseaux terrestres incapables de voler. Le projet de restauration de Maungatautari, dans l'île du Nord, vise à exclure tous les mammifères exotiques d'une réserve de 3 400 hectares située sur un cône volcanique boisé. Une

clôture conçue à cette fin entoure la réserve et élimine la nécessité de placer des pièges ou d'utiliser des poisons susceptibles de nuire aux espèces indigènes. En 2006, un couple de takahés (*Porphyrio hochstetteri*, de la famille des rallidés), des oiseaux coureurs menacés d'extinction, a été relâché dans la réserve dans l'espoir de rétablir une population féconde de cet oiseau coloré sur l'île du Nord de la Nouvelle-Zélande.



### Les côtes du Japon (Asie)

Les bancs d'algues et de graminées marines sont d'importantes zones de reproduction pour une grande variété de poissons, de mollusques et de crustacés. Autrefois très étendus, mais aujourd'hui réduits par le développement, ces bancs sont en voie de restauration dans les

régions côtières du Japon. Les techniques utilisées sont notamment la construction d'habitats de fond convenables, la transplantation de peuplements naturels à l'aide de substrats artificiels et l'ensemencement manuel (illustré par la photo).

quatre projets de restauration qui, s'ils paraissaient ambitieux au départ, ont été couronnés de succès. Ces projets, comme beaucoup d'autres de ce genre sur la planète, s'articulent autour de deux grandes stratégies : la biorestauration et l'accélération des processus écosystémiques.

## La biorestauration

La **biorestauration** repose sur l'utilisation d'organismes, généralement des bactéries, des eumycètes ou des végétaux, pour détoxifier les écosystèmes pollués. Certaines plantes et certains lichens adaptés à des sols renfermant des métaux lourds ont la capacité d'emmagasiner des concentrations élevées de métaux potentiellement toxiques, comme le plomb et le cadmium, dans leurs tissus. Les écologistes introduisent de telles espèces dans les sites pollués par l'exploitation minière et d'autres activités humaines, puis les récoltent pour débarrasser l'écosystème de ces métaux. Des chercheurs du Royaume-Uni ont découvert une espèce de lichen qui croît sur des sols pollués par la poussière d'uranium laissée par l'exploitation des mines. Ce lichen, qui peut être utile pour la biosurveillance de l'uranium et éventuellement comme restaurateur des sols, concentre l'uranium dans un pigment foncé.

Les écologistes mettent déjà les propriétés de nombreux procaryotes au service de la biorestauration des sols et de l'eau (voir le concept 27.6). Des scientifiques ont d'ailleurs séquencé le génome d'au moins 10 espèces de procaryotes spécialement

pour leur potentiel en matière de biorestauration. L'une d'elles, la bactérie *Shewanella oneidensis*, semble particulièrement prometteuse. Capable de métaboliser au moins une douzaine d'éléments dans des conditions aérobies et anaérobies, elle convertit ainsi des formes solubles d'uranium, de chrome et d'azote en des formes non solubles et donc moins susceptibles de s'infiltrer dans les ruisseaux et les nappes phréatiques. Des chercheurs du Oak Ridge National Laboratory, dans le Tennessee, ont stimulé la croissance de *Shewanella* et d'autres bactéries réductrices d'uranium en ajoutant de l'éthanol à une nappe phréatique contaminée par l'uranium ; l'éthanol devient alors une source d'énergie pour la bactérie. En cinq mois seulement, la concentration d'uranium soluble dans l'écosystème a chuté de 80 % (**figure 55.18**).

## L'accélération des processus écosystémiques

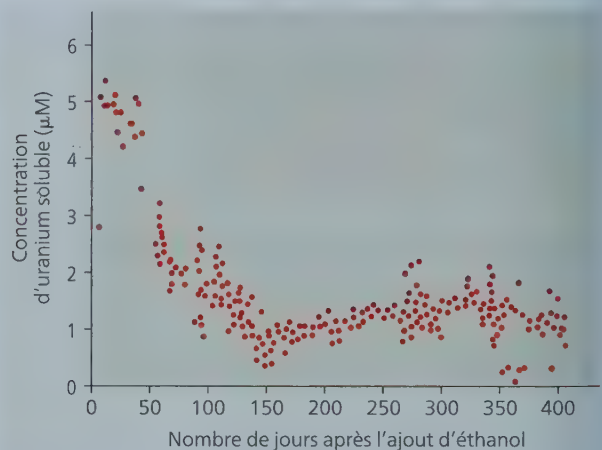
Contrairement à la biorestauration, une stratégie qui consiste à enlever les substances nocives d'un écosystème, l'**accélération des processus écosystémiques** repose sur la présence d'organismes pour *ajouter* des matières essentielles à un écosystème dégradé. Pour accélérer les processus d'un écosystème, il faut déterminer quels nutriments chimiques ont été perdus par cet écosystème et limitent sa restauration.

En favorisant la croissance de végétaux qui poussent bien dans des sols pauvres en nutriments, on accélère souvent la succession écologique et le rétablissement des écosystèmes. Dans

▼ **Figure 55.18** La biorestauration d'une nappe phréatique contaminée par l'uranium, au Oak Ridge National Laboratory, dans l'État du Tennessee, aux États-Unis.



(a) Les déchets contenant de l'uranium ont été déversés dans 4 bassins sans revêtement pendant plus de 30 ans. Cette pratique a contaminé les sols et la nappe phréatique.



(b) Après l'addition d'éthanol, l'activité microbienne a fait chuter la concentration d'uranium soluble dans la nappe phréatique près des puits.

les écosystèmes alpins de l'Ouest des États-Unis, on plante souvent des végétaux fixateurs d'azote, comme des lupins (*Lupinus spp.*), pour accroître la concentration d'azote dans les sols perturbés par l'exploitation minière ou d'autres activités. Une fois ces premiers végétaux bien établis, les espèces indigènes ont plus de facilité à trouver l'azote nécessaire à leur survie. Dans des écosystèmes où le sol a été gravement perturbé ou qui sont totalement dépourvus de couche de terre superficielle, les racines des végétaux ne trouvent pas les symbiotes mycorrhiziens nécessaires pour combler leurs besoins nutritionnels (voir le concept 31.1). Les écologistes s'intéressant à la restauration d'une prairie d'herbes hautes dans l'État du Minnesota, aux États-Unis, ont constaté ce fait et ont accéléré le rétablissement des espèces indigènes en ajoutant des symbiotes mycorrhiziens au sol qu'ils ontensemencé.

La restauration de la structure physique et de la communauté végétale d'un écosystème ne garantit pas le retour et l'établissement des espèces animales qui y vivaient. Comme les animaux jouent un rôle essentiel dans l'écosystème, notamment pour ce qui est de la pollinisation, de la dissémination des graines et de l'herbivorisme, les écologistes de la restauration aident parfois la faune à réintégrer et à utiliser les écosystèmes restaurés. Ils relâchent des animaux sur le site, par exemple, ou aménagent des corridors biologiques pour relier le

site restauré à d'autres sites où vivent les animaux recherchés. Ils peuvent aussi installer des perchoirs pour les oiseaux ou creuser des terriers. Ce ne sont là que quelques-unes des mesures susceptibles d'améliorer la biodiversité des écosystèmes restaurés et de soutenir la communauté.

### Les écosystèmes: un résumé

La **figure 55.19** illustre le transfert d'énergie, le recyclage des nutriments et d'autres processus clés qui se déroulent dans un écosystème de toundra arctique. Vous remarquerez les similarités entre cette figure et la figure 10.23 intitulée « La cellule au travail ». L'échelle des deux figures est différente, mais les lois physiques et biologiques qui gouvernent la vie sont les mêmes.

#### RETOUR SUR LE CONCEPT

**55.5**

1. Quel est l'objectif principal de l'écologie de la restauration ?
2. **ET SI ?** ► De quelle manière le projet de la rivière Kissimmee constitue-t-il une restauration plus complète que le projet de Maungatautari ? (Voir la figure 55.17.)

*Voir les réponses proposées à l'appendice A.*

# FAITES DES LIENS

▼ Figure 55.19

## L'écosystème au travail

Cet écosystème de toundra arctique regorge de vie chaque été, durant les deux mois de la courte saison de croissance. Dans tout écosystème, les organismes interagissent les uns avec les autres ainsi qu'avec leur environnement. Ces interactions sont de toutes sortes, dont celles présentées ici.

### Les populations sont dynamiques (chapitre 53)

- 1 La natalité et la mortalité, de même que l'immigration et l'émigration, font varier la taille des populations. Chaque année, les caribous migrent dans la toundra vers leur aire de mise bas afin d'y donner naissance. (Voir la figure 53.3.)
- 2 Les oies des neiges et beaucoup d'autres espèces migrent en Arctique chaque printemps pour profiter de l'abondante nourriture qui s'y trouvera en été. (Voir le concept 51.1.)
- 3 Les taux de natalité et de mortalité influent sur la densité de toutes les populations. Les causes de mortalité dans la toundra sont de toutes sortes, dont la prédation, la compétition pour les ressources et le manque de nourriture en hiver. (Voir la figure 53.18.)

### Les espèces interagissent de diverses façons (chapitre 54)

- 4 La prédation est une interaction dans laquelle une espèce en tue une autre pour s'en nourrir. (Voir le concept 54.1.)
- 5 L'herbivorisme est une interaction dans laquelle une espèce mange une partie d'une plante ou d'un autre producteur primaire. Par exemple, le caribou broute le lichen. (Voir le concept 54.1.)
- 6 Le mutualisme est une interaction dans laquelle deux espèces ont une relation mutuellement avantageuse. Dans certaines associations mutualistes, les deux partenaires vivent en contact direct l'un avec l'autre, formant une symbiose. Par exemple, le lichen est un cas de mutualisme symbiotique entre un eumycète et une algue ou une cyanobactérie. (Voir le concept 54.1 et les figures 31.22 et 31.23.)
- 7 La compétition est une interaction dans laquelle des espèces veulent la même ressource limitée. Par exemple, les oies des neiges et les caribous mangent tous deux de l'ériophoron (herbe à coton). (Voir le concept 54.1.)

Renard arctique



Prédation

Oie des neiges

Caribou

Oies des neiges

Herbivorisme

## Les organismes transfèrent l'énergie et la matière dans les écosystèmes (chapitre 55)



- 8 Les producteurs primaires convertissent l'énergie lumineuse du Soleil en énergie chimique par photosynthèse. Leur croissance est souvent limitée par des facteurs abiotiques tels que les basses températures, la rareté des nutriments dans le sol et le manque de lumière en hiver. (Voir les figures 10.6, 52.12 et 55.4.)
- 9 Les chaînes alimentaires sont habituellement courtes dans la toundra, car la productivité primaire y est plus faible que dans la plupart des autres écosystèmes. (Voir la figure 54.14.)
- 10 Lorsqu'un organisme en mange un autre, le transfert d'énergie d'un niveau trophique au niveau suivant est généralement de 10% seulement. (Voir la figure 55.10.)
- 11 En recyclant les éléments chimiques, les détritivores les rendent disponibles aux producteurs primaires. (Voir les figures 55.3 et 55.4.)
- 12 Les éléments chimiques comme le carbone et l'azote se déplacent suivant des cycles entre l'environnement physique et les organismes. (Voir les figures 55.13 et 55.14.)



**LIENS DES LIENS** Les activités humaines provoquent des changements climatiques qui se repercutent sur les écosystèmes de la Terre, dont peu ont été aussi durement touchés que ceux de l'Arctique. Formulez une hypothèse pour expliquer comment les changements climatiques pourraient entraîner une évolution dans les populations de la toundra arctique. Expliquez votre réponse. (Voir les concepts 1.1, 22.2 et 25.4)

# RÉVISION DU CHAPITRE 55



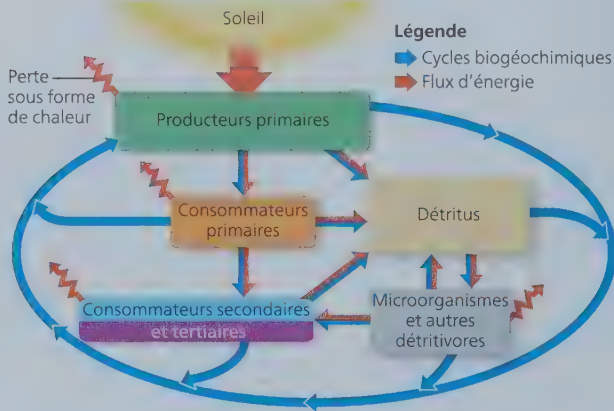
Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux **animations**, aux **exercices** et à la plateforme d'**anatomie interactive**.

## Résumé des concepts clés

### CONCEPT 55.1

#### Les lois de la physique gouvernent le flux d'énergie et les cycles des éléments chimiques dans les écosystèmes (p. 1358 à 1360)

- Un **écosystème** comprend tous les organismes d'une communauté ainsi que tous les facteurs abiotiques avec lesquels ils interagissent. Au cours des processus qui ont lieu dans les écosystèmes, l'énergie est conservée, mais elle est libérée sous forme de chaleur. L'énergie parcourt les écosystèmes (au lieu d'être recyclée).
- Les éléments chimiques entrent et circulent dans un écosystème et en sortent selon la **loi de la conservation de la masse**. Les gains et les pertes sont généralement faibles, comparativement aux quantités recyclées, mais leur bilan indique si un écosystème s'enrichit ou s'appauvrit d'un élément au fil du temps.



- ? Selon le deuxième principe de la thermodynamique, diriez-vous que la biomasse type des producteurs d'un écosystème est plus grande ou plus faible que celle des consommateurs primaires du même système ? Expliquez votre raisonnement.

### CONCEPT 55.2

#### La productivité primaire dans les écosystèmes est limitée par l'énergie et d'autres facteurs (p. 1360 à 1364)

- La **productivité primaire** fixe les limites du bilan énergétique planétaire. La **productivité primaire brute (PPB)** est l'énergie totale assimilée par un écosystème pendant une période déterminée. La **productivité primaire nette (PPN)**, qui est l'énergie accumulée dans la biomasse des organismes autotrophes, c'est-à-dire les producteurs, correspond à la différence entre la productivité primaire brute et l'énergie utilisée par les producteurs pour la respiration cellulaire. La **productivité nette de l'écosystème (PNE)** est l'accumulation totale de la biomasse d'un écosystème, définie par la différence entre la productivité primaire brute et la respiration totale de l'écosystème.

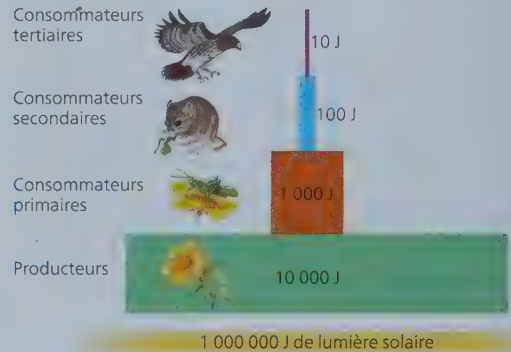
- Dans les écosystèmes aquatiques, la lumière et les nutriments limitent la productivité primaire. Dans les écosystèmes terrestres, des facteurs climatiques comme la température et l'humidité déterminent la productivité primaire sur un vaste territoire géographique. À l'échelle locale, un nutriment du sol est souvent le facteur limitant de la productivité primaire.

- ? Quelle autre variable doit-on connaître pour estimer la PNE à partir de la PPN ? Pourquoi cette variable peut-elle s'avérer difficile à mesurer dans un échantillon d'eau océanique, par exemple ?

### CONCEPT 55.3

#### L'efficacité du transfert d'énergie entre les niveaux trophiques est d'environ 10 % (p. 1364 à 1367)

- La quantité d'énergie disponible à chaque niveau trophique dépend de la productivité primaire nette et de l'**efficacité écologique**, c'est-à-dire l'efficacité avec laquelle l'énergie alimentaire est convertie en biomasse à chaque niveau de la chaîne alimentaire.
- Le pourcentage d'énergie transférée d'un niveau trophique à l'autre, appelé **efficacité trophique**, est généralement de 10%. Les pyramides d'énergie et de biomasses rendent compte de la faiblesse relative de l'efficacité trophique.



- ? Pourquoi la réserve énergétique (son efficacité écologique) d'un coureur de fond serait-elle normalement inférieure à celle d'une personne sédentaire ?

### CONCEPT 55.4

#### Des processus biologiques et géochimiques recyclent les nutriments et l'eau dans les écosystèmes (p. 1367 à 1374)

- Activé par l'énergie solaire, le cycle de l'eau se produit à l'échelle planétaire. Le cycle du carbone repose surtout sur la réciprocité de la photosynthèse et de la respiration cellulaire. L'azote entre dans les écosystèmes principalement par l'intermédiaire de dépôts atmosphériques et de la fixation de l'azote par des procaryotes.
- La proportion d'un nutriment sous une forme donnée varie d'un écosystème à l'autre, surtout à cause de différences dans la vitesse de décomposition.

- Le recyclage des nutriments est fortement déterminé par la végétation. L'étude menée dans la forêt de Hubbard Brook a montré que le déboisement augmente le ruissellement des eaux et entraîne des pertes considérables de minéraux.

? Si les décomposeurs se développent et décomposent la matière plus rapidement dans les écosystèmes plus chauds, pourquoi la décomposition se produit-elle relativement lentement dans les déserts ?

## CONCEPT 55.5

### L'écologie de la restauration contribue à ramener les écosystèmes dégradés à un état plus naturel (p. 1374 à 1379)

- Les écologistes de la restauration recourent à des organismes vivants pour détoxifier les écosystèmes pollués selon l'approche de la **biorestauration**.
- Les écologistes facilitent l'**accélération des processus écosystémiques** en utilisant certains organismes pour ajouter des matières essentielles aux écosystèmes.

? Dans le cadre de la préparation d'un site minier en vue d'une exploitation à ciel ouvert et des travaux de restauration qui suivront, quels avantages y aurait-il à retirer d'abord la couche superficielle du sol pour l'entreposer séparément des couches inférieures, plutôt que de creuser et de tout mélanger dans un seul tas ?

## Évaluation

### NIVEAU 1 : CONNAISSANCES ET COMPRÉHENSION

- Laquelle des associations suivantes est *incorrecte* ?
  - Cyanobactérie : producteur.
  - Sauterelle : consommateur primaire.
  - Zooplancton : producteur.
  - Eumycète : détritivore.
- Lequel des écosystèmes ou biomes suivants a la *plus faible* productivité primaire nette par m<sup>2</sup> ?
  - Un marais salé.
  - Un océan, en haute mer.
  - Un récif corallien.
  - Une forêt tropicale humide.
- La discipline qui consiste à appliquer les principes écologiques pour ramener un écosystème dégradé à un état plus naturel s'appelle :
  - écologie de la restauration.
  - thermodynamique.
  - eutrophisation.
  - biogéochimie.

### NIVEAU 2 : APPLICATION ET ANALYSE

- Le rôle des bactéries nitrifiantes dans le cycle de l'azote consiste surtout :
  - à convertir l'azote à l'état gazeux en ammoniac (NH<sub>3</sub>).
  - à libérer l'ammonium des composés organiques et, ce faisant, à le renvoyer dans le sol.
  - à convertir l'ammonium en nitrates que les plantes pourront absorber.
  - à incorporer l'azote à des acides aminés et à des composés organiques.

- Parmi les phénomènes suivants, lequel contribue le plus à la vitesse du recyclage des nutriments dans un écosystème ?
  - La vitesse de décomposition dans l'écosystème.
  - L'efficacité écologique des consommateurs.
  - L'efficacité trophique de l'écosystème.
  - L'endroit où se trouvent les réservoirs de nutriments dans l'écosystème.
- Parmi les conclusions suivantes, laquelle *n'est pas* issue du déboisement expérimental d'un bassin versant de la forêt de Hubbard Brook ?
  - La majeure partie des minéraux sont recyclés dans un écosystème forestier.
  - Dans le sol des zones déboisées, les concentrations de calcium demeurent élevées.
  - Le déboisement augmente le ruissellement des eaux.
  - La concentration de nitrates augmente dangereusement dans les cours d'eau qui drainent un territoire déboisé.
- Parmi les mesures suivantes, laquelle constitue un exemple de biorestauration ?
  - L'ajout de microorganismes fixateurs d'azote dans un écosystème dégradé afin d'accroître la disponibilité de l'azote.
  - L'utilisation d'un buteur (bulldozer) pour niveler une mine à ciel ouvert.
  - La reconfiguration du lit d'un cours d'eau.
  - L'ensemencement d'un sol contaminé au chrome par une espèce végétale qui emmagasine ce métal.
- Quel effet l'application d'un fongicide sur un champ de maïs aurait-elle sur la vitesse de décomposition et sur la productivité nette de l'écosystème (PNE) ?
  - La vitesse de décomposition et la PNE diminueraient.
  - Elle n'aurait aucun effet.
  - La vitesse de décomposition augmenterait et la PNE diminuerait.
  - La vitesse de décomposition diminuerait et la PNE augmenterait.

### NIVEAU 3 : SYNTHÈSE ET ÉVALUATION

- FAITES UN DESSIN** ► (a) Tracez un schéma simple du cycle de l'eau à l'échelle planétaire en y montrant les océans, les terres, l'atmosphère et le ruissellement des eaux, du continent vers les océans. Intégrez à votre schéma les données annuelles suivantes :
  - évaporation de l'eau des océans, 425 km<sup>3</sup> ;
  - évaporation de l'eau des océans qui retourne dans les océans sous forme de précipitations, 385 km<sup>3</sup> ;
  - évaporation de l'eau des océans qui tombe sous forme de précipitations sur le continent, 40 km<sup>3</sup> ;
  - évapotranspiration des plantes et du sol qui tombe sous forme de précipitations au sol, 70 km<sup>3</sup> ;
  - ruissellement des eaux vers les océans, 40 km<sup>3</sup>.
 (b) Quel est le rapport entre l'évaporation de l'eau des océans qui tombe sous forme de précipitations sur le continent et le ruissellement des eaux du continent vers les océans ?  
 (c) Comment ce rapport changerait-il s'il y avait une période glaciaire ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

