

Chapitre 2

Les cycles biogéochimiques et leur perturbation

Chapitre 2. Les cycles biogéochimiques et leur perturbation

2.1. Définition du cycle biogéochimique

Les cycles biogéochimiques, également appelés cycles des nutriments, décrivent le mouvement des éléments chimiques dans différents milieux, tels que l'atmosphère, le sol, les roches, les plans d'eau et les organismes. Les cycles biogéochimiques permettent de maintenir les éléments essentiels à la disposition des plantes et d'autres organismes.

Le terme "cycles biogéochimiques" est composé de trois parties qui reflètent les différents aspects de ces cycles :

- **Bio** : Ce préfixe indique que les cycles impliquent des organismes vivants. Les organismes jouent un rôle crucial dans les cycles en absorbant, transformant, et libérant des éléments chimiques. Exemple : La photosynthèse, où les plantes capturent le dioxyde de carbone (CO_2) de l'air et le transforment en matière organique.
- **Géo** : Ce préfixe fait référence aux processus qui se déroulent dans la croûte terrestre et les sédiments. Les interactions géologiques, comme l'altération des roches et les dépôts sédimentaires, sont essentielles pour le cycle des nutriments. Exemple : Le cycle du carbone, où le dioxyde de carbone est stocké dans les roches et les sols sous forme de carbonates.
- **Chimique** : Ce terme souligne l'aspect des réactions chimiques qui transforment les éléments et les composés à travers les différentes parties du cycle. Exemple : Les réactions chimiques qui convertissent l'azote atmosphérique en formes utilisables par les plantes (fixation de l'azote).

L'énergie circule de manière directionnelle à travers les écosystèmes, entrant sous forme de lumière solaire (ou de molécules inorganiques pour les chimio-autotrophes) et sortant sous forme de chaleur lors de la transformation énergétique entre les niveaux trophiques. Plutôt que de traverser un écosystème, la matière qui compose les organismes est conservée et recyclée. La loi de conservation des masses stipule que la matière n'est ni créée ni détruite. Par exemple, après une réaction chimique, la masse des produits (molécules terminales) sera identique à la masse des réactifs (molécules de départ). Il en va de même pour un écosystème. La matière se déplace dans différents milieux et les atomes peuvent réagir pour former de nouvelles molécules, mais la quantité de matière reste constante.

2.2. Le cycle de l'eau

L'eau est un constituant essentiel de la biosphère : la vie apparut dans l'océan ; les êtres vivants sont constitués d'eau pour 70 % de leur poids en moyenne ; l'eau est le substrat fondamental des activités biologiques. La biosphère renferme environ 1390 millions de km³ d'eau dont la majeure partie (97 %) constitue les océans et est salée. L'eau douce ne représente donc que 41,7 millions de km³ dont 33 immobilisés dans les glaciers. L'atmosphère en renferme 13000 km³ sous forme de vapeur et la biomasse animale et végétale seulement 400 km³. Ainsi, la part des réserves d'eau de la biosphère présente dans les êtres vivants est absolument infime (0,00005 %).

Il existe deux cycles de l'eau : Un cycle lent dans les océans et les nappes souterraines, et un cycle court sur la surface de la Terre et dans l'air. Si l'eau des cellules est remplacée après quelques heures, le cycle de l'eau dans les rivières dure en moyenne 16 jours. L'eau des lacs et des grandes mers intérieures connaît un cycle qui varie de 10 à 1000 ans tandis que le cycle des eaux souterraines est d'environ 1500 ans. L'eau des océans se renouvelle quant à elle tous les 2500 à 3500 ans. Le cycle le plus lent se situe dans les glaciers qui peuvent retenir l'eau pendant une période de 9500 à 15000 ans.

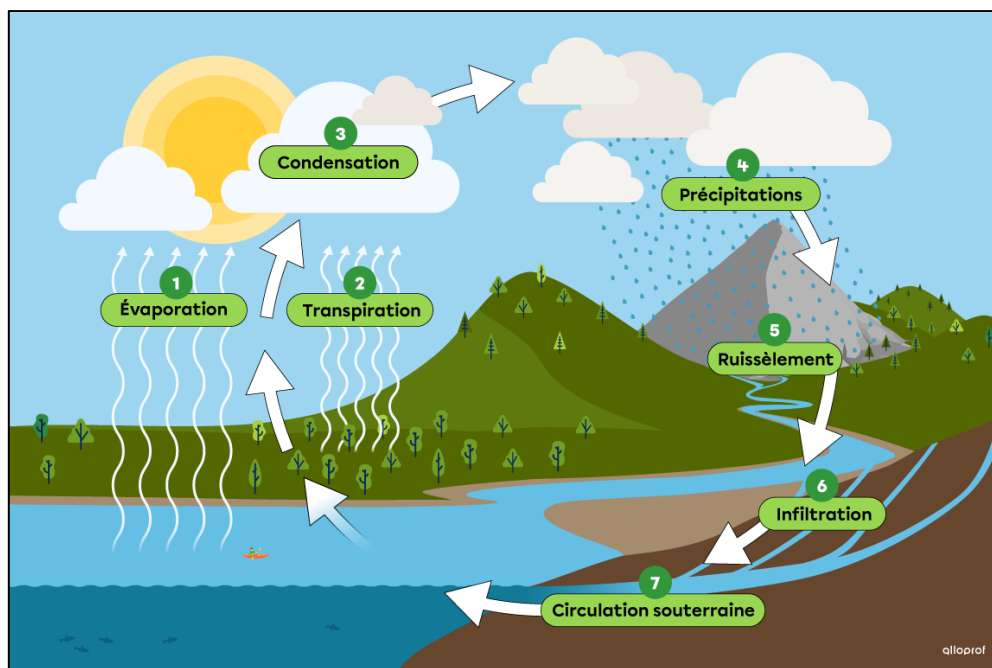


Fig.1. Cycle de l'eau

Sous l'effet du flux solaire, l'eau des nappes liquides superficielles (Mers, fleuves, lacs...) s'évapore. L'eau transpirée par les végétaux s'évapore également. Les masses d'air chargées de vapeur d'eau se déplacent tandis que celle-ci condense en nuages. Leur refroidissement ramène cette eau à la surface du sol ou des mers sous forme de précipitations (pluie, neige, grêle ou plus rarement par condensation sur des corps froids « rosée »). Le 7/9 de leur volume total retombe à la surface des

océans et le 2/9 seulement sur les continents. La majeure partie du cycle de l'eau s'effectue donc entre océan et atmosphère. La circulation de l'eau dans la lithosphère emprunte trois voies :

Percolation (Infiltration) : Phénomène de migration de l'eau à travers les sols (perméables). Joue un rôle essentiel dans les écosystèmes terrestres puisqu'il assure la réhydratation des sols qui emmagasinent l'eau, en particulier dans les couches superficielles. L'infiltration assure aussi l'alimentation des nappes phréatiques.

Evaporation et évapotranspiration : Constitue le phénomène opposé de l'infiltration. Certes, l'évaporation à la surface d'un sol joue un rôle important dans le régime hydrique, mais les végétaux accélèrent beaucoup ce processus en transpirant des masses considérables d'eau par l'intermédiaire de leur système foliaire et/ou racinaire. Cette transpiration du couvert végétal vaporise chaque année des quantités d'eau considérables. L'évapotranspiration, somme de la quantité d'eau transpirée par les plantes et évaporée par les sols, joue donc un rôle essentiel dans le cycle de l'eau sur les continents. Il s'évapore en effet jusqu'à 50 tonnes d'eau chaque année d'un hectare de forêt feuillue.

Ruissellement : Phénomène d'écoulement des eaux à la surface des sols. Favorisé par la destruction du couvert végétal, il représente l'agent principal de l'érosion des sols. Ruissellement superficiel et résurgence des nappes souterraines assurent l'alimentation des cours d'eaux qui restituent en dernier lieu ce volume d'eau à l'océan mondial.

2.3. Le cycle du carbone

Le carbone représente 49 % du poids sec des organismes et 24,9 % de la composition par atomes de la biosphère sensu stricto. C'est, à égalité avec l'oxygène, le second élément constitutif de la biosphère, après l'hydrogène (49,8 % de la composition atomique de la biosphère). Les voies et mécanismes fondamentaux du cycle du carbone faisant intervenir des êtres vivants sont rappelés dans la figure 2 et l'ensemble du cycle est schématisé par la figure 3.

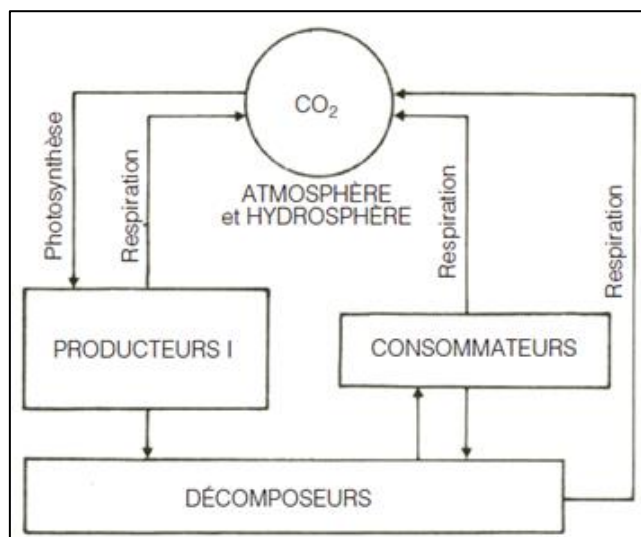


Fig.2. Voies et mécanismes fondamentaux du cycle du carbone

Le principal réservoir du carbone impliqué dans le fonctionnement de la biosphère est constitué par le CO_2 dissous (ions carbonates) dans les mers et les océans (38000 milliards de tonnes de carbone) mais le réservoir atmosphérique (750 milliards de tonnes) est évidemment essentiel à l'existence des organismes terrestres. Les échanges entre l'atmosphère et la biosphère sont essentiellement liés à l'activité des êtres vivants. Lors de la photosynthèse, les producteurs autotrophes fixent le carbone pour assurer leurs constituants organiques. Les consommateurs permettent par ailleurs le transfert de ces constituants dans les divers réseaux trophiques. A l'opposé, d'autres échanges biochimiques vont équilibrer ces prélèvements en rejetant dans l'atmosphère un flux identique de carbone : 100 Gt (Gigatonnes) issu de la respiration cellulaire et la fermentation (décomposition de la matière organique). De même, les éruptions volcaniques, les industries et les véhicules de transports, rejettent du (CO_2) dans l'atmosphère.

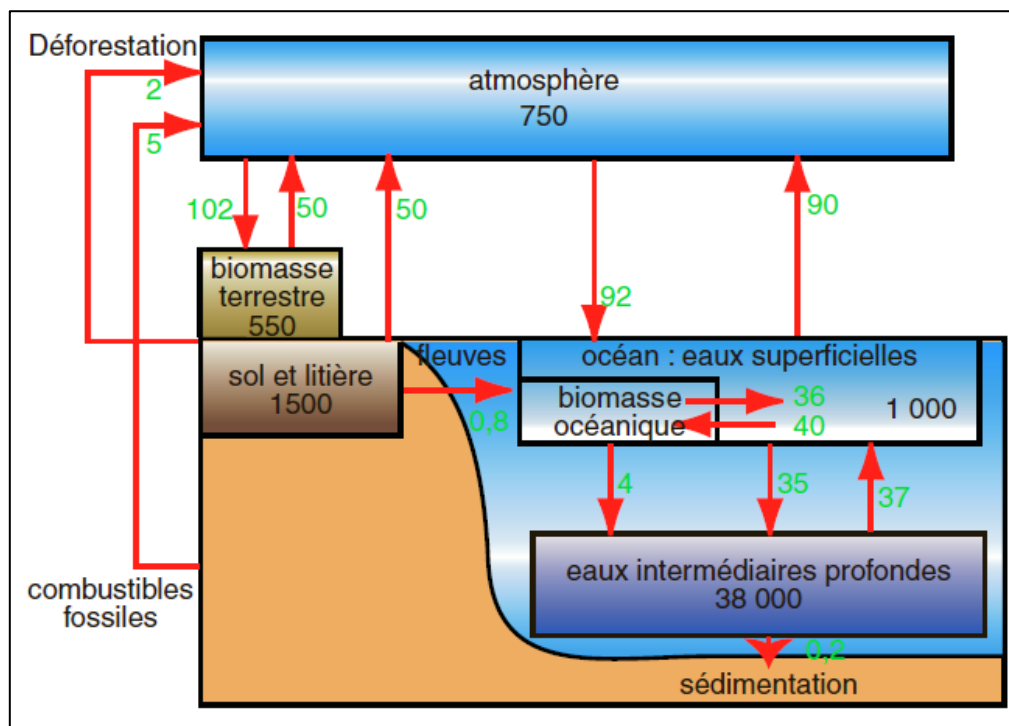


Fig.3. Échanges de carbone entre les principaux réservoirs de la planète

Quant aux flux du carbone entre l'air et l'eau des océans, ils sont équilibrés et du même ordre. Les échanges physicochimiques aux interfaces des deux éléments font apparaître un rejet de 100 Gt de (CO_2) dans l'atmosphère et une absorption identique de 100 Gt de ce gaz par l'eau. La quantité de dioxyde de carbone dissous dans les océans est environ 50 fois plus grande que celle qui est présente dans l'atmosphère. Dans les sols, il se produit souvent un ralentissement du cycle du carbone : Les matières organiques ne sont pas entièrement minéralisées mais transformées en un ensemble de composés organiques acides qui s'accumule dans diverses formations sédimentaires (Acides humiques). Il se produit une stagnation et même un blocage du cycle du carbone. C'est le cas de la constitution de grands dépôts de pétrole et d'autres hydrocarbures fossiles, lesquels malgré leur forte teneur en carbone, n'interfèrent pas dans les conditions naturelles avec le cycle du carbone.

Le cycle du carbone est d'une importance cruciale pour la biosphère. Sans les processus de recyclage, le carbone aurait pu depuis longtemps être complètement séquestré dans les roches crustales et les sédiments, et la vie n'existerait plus. La photosynthèse permet non seulement de mettre de l'énergie et du carbone à la disposition des niveaux trophiques supérieurs, mais elle libère également de l'oxygène gazeux. L'oxygène gazeux est nécessaire à la respiration cellulaire. Les bactéries photosynthétiques ont probablement été les premiers organismes à effectuer la photosynthèse, datant d'il y a 2 à 3 milliards d'années. Grâce à leur activité et à la diversité des organismes photosynthétiques actuels, l'atmosphère de la Terre contient actuellement environ 21 %

d'O₂. De plus, cet O₂ est vital pour la création de la couche d'ozone, qui protège la vie des rayons ultraviolets nocifs émis par le soleil. L'ozone (O₃) est créé par la décomposition et le réassemblage de l'O₂.

2.4. Le cycle de l'azote

À la différence du carbone l'atmosphère est riche en azote (79 %), mais peu d'organismes sont capables de l'utiliser sous cette forme (N₂). En revanche, les ions nitrates (NO₃⁻) constituent la seule forme d'azote minéral assimilable par les plantes avec les ions ammonium. Cet élément se retrouve entre autres dans les acides aminés constituant les protéines et dans les bases azotées de l'ADN. Du point de vue biologique le principal réservoir d'azote est constitué par l'azote organique (urée, protéines, acides nucléiques) et minéral (ammoniac, nitrite, nitrate). Le cycle de l'azote implique une série de transformations chimiques qui sont l'œuvre d'un petit nombre d'organismes spécialisés :

2.4.1. Fixation de l'azote

Pour devenir biologiquement utilisable l'azote N₂ doit être fixé sous la forme de molécules inorganiques telles que l'ammoniac (NH₃) et les nitrates (NO₃⁻). Cette fixation peut résulter de processus physico-chimiques (grâce à l'énergie lumineuse ou aux décharges électriques des orages). La quantité de nitrates ainsi produite annuellement s'élève à quelque 7,5 millions de tonnes. Bien plus importante est la fixation biologique qui est estimée à 44 millions de tonnes par an. Enfin il ne faut pas oublier la synthèse industrielle d'engrais qui atteignait déjà 30 millions de tonnes par an à la fin des années soixante et qui n'a cessé de croître depuis.

La fixation biologique d'azote est le fait de bactéries, d'algues bleues et de certains champignons. La majeure partie fait intervenir des formes symbiotiques, telles que les bactéries du genre *Rhizobium* qui forment des nodules dans les racines de légumineuses. Il existe aussi des formes libres capables d'effectuer cette opération, soit en condition d'aérobiose (*Azotobacter*), soit en condition d'anaérobiose (*Clostridium*).

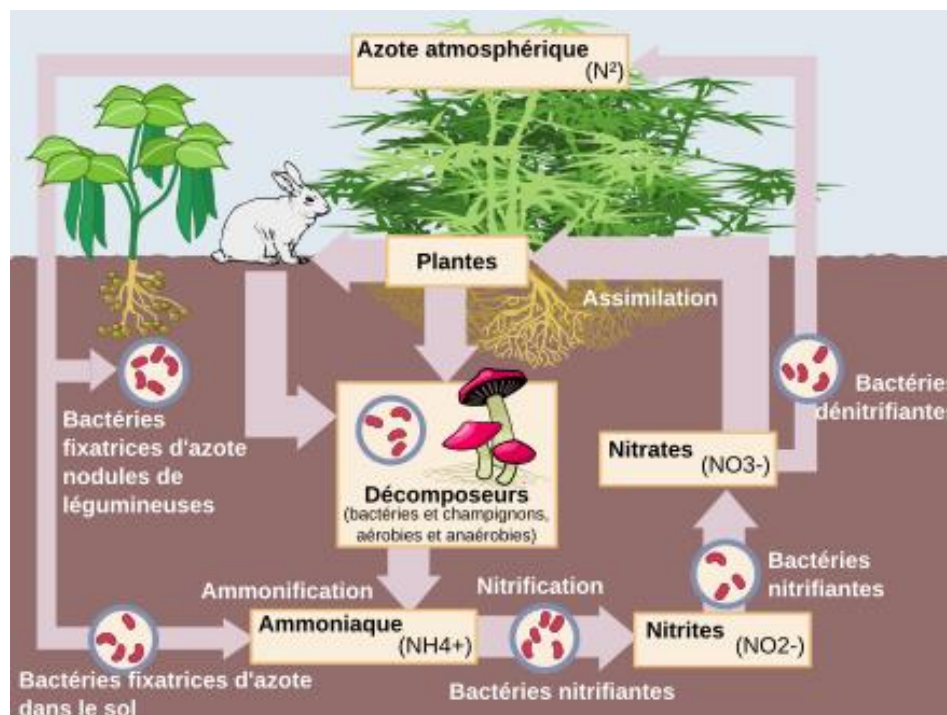


Fig.19. Voies et mécanismes fondamentaux du cycle de l'azote

2.4.2. L'ammonification

Le métabolisme des êtres vivants implique l'élimination de déchets azotés. Les cadavres constituent aussi partiellement une source de matière azotée organique. De nombreux organismes hétérotrophes, bactéries, actinomycètes et champignons, vivent de ces substrats organiques en libérant de l'azote inorganique (NH_4^+). C'est un processus de minéralisation appelée ammonification. L'énergie est utilisée par les bactéries.

2.4.3. La nitrification

La plupart des organismes ne peuvent utiliser l'azote sous forme d'ammonium et celui-ci doit être transformé en nitrate. Cette nitrification se déroule en deux étapes, la nitrosation — conversion de l'ammonium en nitrite ($NH_4^+ \rightarrow NO_2^-$) — et la nitratisation — conversion du nitrite en nitrate ($NO_2^- \rightarrow NO_3^-$). Chacune est contrôlée par des micro-organismes spécifiques, tels que les *Nitrosomonas* dans le premier cas et les *Nitrobacter* dans le second.

2.4.4. La dénitrification

La nitrification rend l'azote utilisable pour le métabolisme des êtres vivants. Cependant, certains organismes sont capables de couper le cycle en convertissant les nitrates en nitrites (bactéries telles que *Pseudomonas* et champignons) puis les nitrites en ammonium.

L'industrie, en mettant à la disposition des agriculteurs de nombreux fertilisants de synthèse, intervient pour une certaine part dans le cycle de l'azote. Beaucoup d'engrais azotés sont en effet

synthétisés par réduction de l'azote de l'air. Comme ils doivent libérer soit des ions (NO_3^-), soit des ions (NH_4^+), leur obtention met en jeu des réactions chimiques utilisant de l'acide sulfurique ou de l'acide nitrique. Ces deux engrais, avec le nitrate de calcium ainsi obtenus chimiquement, sont les plus usités. Ceux qui apportent directement des nitrates ont une action très rapide, mais sont une source importante de pollution parce qu'ils sont très solubles.

2.5. Le cycle du phosphore

En dépit de la rareté du phosphore minéral dans la biosphère, cet élément reste important pour la matière vivante (Constituant de l'ADN, de l'ARN, de l'ATP et des phospholipides qui constituent les membranes biologiques). Plusieurs formes d'azote (azote gazeux, ammonium, nitrates, etc.) ont été impliquées dans le cycle de l'azote, mais le phosphore reste principalement sous forme d'ion phosphate (PO_4^{3-}). De plus, contrairement au cycle de l'azote, il n'y a aucune forme de phosphore dans l'atmosphère.

Le phosphore possède un cycle qui passe par deux phases : L'une qui se déroule dans les écosystèmes terrestres, l'autre dans les écosystèmes aquatiques. Son réservoir principal est constitué par diverses roches qui cèdent peu à peu leurs phosphates aux écosystèmes.

Le phosphore est mis en circulation par lessivage et dissolution et introduit ainsi dans les écosystèmes terrestres où il est absorbé par les végétaux. Ceux-ci l'incorporent dans diverses substances organiques et le font ainsi passer dans les réseaux trophiques. Les phosphates organiques sont restitués au sol avec les cadavres, déchets et excréta produits par les êtres vivants, attaqués par les microorganismes et retransformés en orthophosphates minéraux, à nouveau disponibles pour les plantes vertes et autres autotrophes.

Le phosphore introduit dans les écosystèmes aquatiques par les eaux de ruissellement, rejoint les océans, permettant ainsi le développement du phytoplancton et des animaux des divers maillons de la chaîne trophique. Un retour partiel des phosphates des océans vers les terres émergées s'effectue grâce à la pratique de la pêche ou par les excréments des oiseaux marins piscivores. Cependant, dans les océans, le cycle du phosphore se fait avec des pertes, puisqu'une partie importante des phosphates entraînée en mer se retrouve immobilisée dans les sédiments profonds (Fragments de cadavres de poissons non consommés par les détritivores et les décomposeurs). Lorsqu'il n'existe pas de courants ascendants permettant la remontée des eaux en surface, la pénurie de phosphore devient un facteur limitant. Le cycle du phosphore est donc incomplet et ouvert. Du fait de sa rareté et en raison de ces pertes pour le cycle, le phosphore constitue donc le principal facteur limitant qui contrôle la majeure partie de la production primaire.

Les roches sont un réservoir de phosphore, et ces roches trouvent leur origine dans l'océan. Les sédiments océaniques contenant du phosphate se forment principalement à partir des organismes marins et de leurs excréments. Cependant, les cendres volcaniques, les aérosols et les poussières minérales peuvent également être d'importantes sources de phosphate. Ce sédiment est ensuite déplacé vers le sol au fil du temps géologique par le soulèvement de la surface de la Terre. Le transport du phosphate de l'océan vers la terre et à travers le sol est extrêmement lent, l'ion phosphate moyen ayant un temps de séjour océanique compris entre 20 000 et 100 000 ans.

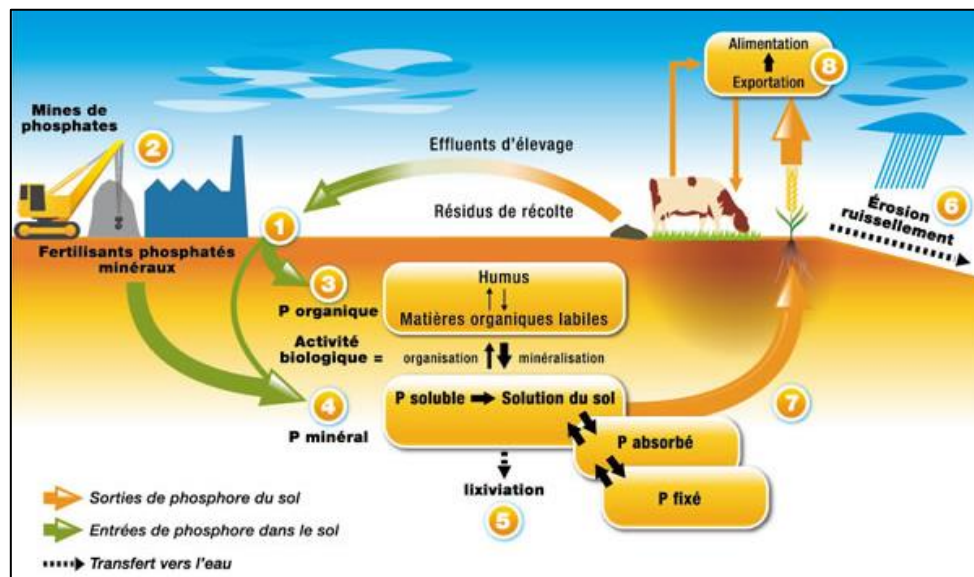


Fig. Cycle du phosphore

Les oiseaux marins jouent un rôle unique dans le cycle du phosphore. Ces oiseaux absorbent le phosphore des poissons de mer. Leurs excréments sur terre (guano) contiennent des niveaux élevés de phosphore et sont parfois extraits à des fins commerciales.

L'altération des roches libère des phosphates dans le sol et les plans d'eau. Les plantes peuvent assimiler les phosphates présents dans le sol et les incorporer dans des molécules organiques, mettant ainsi le phosphore à la disposition des consommateurs dans les réseaux alimentaires terrestres. Les déchets et les organismes morts sont décomposés par les champignons et les bactéries, libérant ainsi des phosphates dans le sol. Une partie du phosphate est lixiviée du sol et se retrouve dans les rivières, les lacs et l'océan. Les producteurs primaires des réseaux alimentaires aquatiques, tels que les algues et les bactéries photosynthétiques, les phosphates assimilables et les phosphates organiques, sont donc accessibles aux consommateurs des réseaux alimentaires aquatiques. Comme dans les réseaux trophiques terrestres, le phosphore est échangé réciproquement entre le phosphate dissous dans l'océan et le phosphore organique des organismes marins.

Le mouvement du phosphore de la roche vers les organismes vivants est normalement un processus très lent, mais certaines activités humaines accélèrent le processus. Les roches contenant du phosphate sont souvent extraites pour la fabrication d'engrais et de détergents. Cette production commerciale accélère considérablement le cycle du phosphore. De plus, le ruissellement des terres agricoles et le rejet d'eaux usées dans les réseaux d'alimentation en eau peuvent provoquer une surcharge locale en phosphate. La disponibilité accrue de phosphate peut provoquer une prolifération d'algues. Cela réduit le niveau d'oxygène, provoquant l'eutrophisation et la destruction d'autres espèces aquatiques.

2.6. Le cycle du soufre

Le soufre est un élément essentiel pour les molécules des êtres vivants. Faisant partie de la cystéine, un acide aminé, elle joue un rôle essentiel dans la forme tridimensionnelle des protéines. Le soufre atmosphérique se trouve sous forme de dioxyde de soufre (SO_2), qui pénètre dans l'atmosphère de trois manières : d'abord, par la décomposition de molécules organiques ; deuxièmement, par l'activité volcanique et les événements géothermiques ; et, troisièmement, par la combustion de combustibles fossiles par les humains.

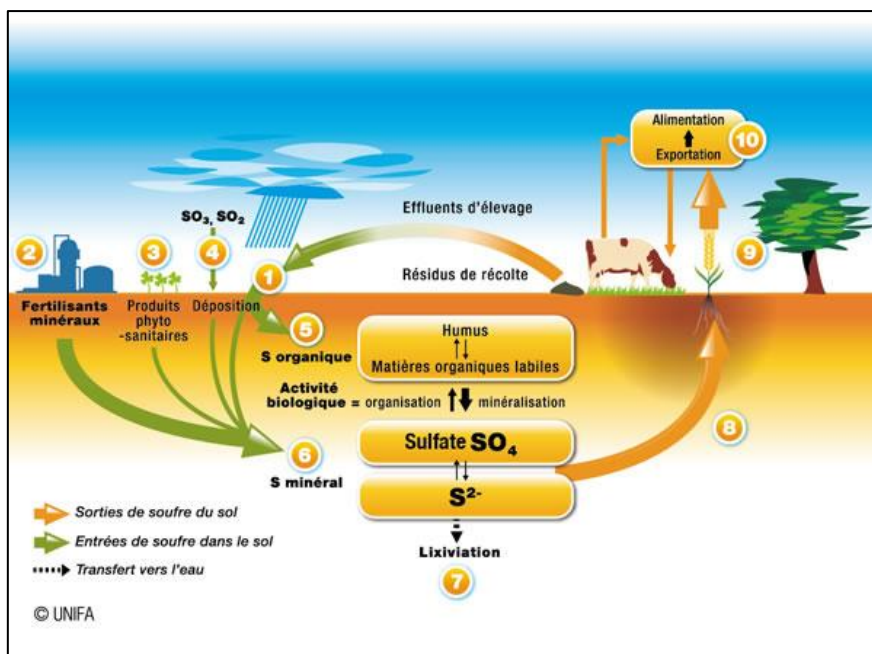


Fig. Cycle du soufre

Sur terre, le soufre se dépose de quatre manières principales : les précipitations, les retombées directes de l'atmosphère, l'altération des roches et les événements géothermiques. Le soufre atmosphérique se trouve sous forme de dioxyde de soufre (SO_2) et lorsque la pluie tombe dans l'atmosphère, le soufre est dissous sous forme d'acide sulfurique faible (H_2SO_4). Le soufre peut également tomber

directement de l'atmosphère dans le cadre d'un processus appelé retombées. De plus, à mesure que les roches contenant du soufre se dégradent, du soufre est libéré dans le sol. Ces roches proviennent de sédiments océaniques qui sont déplacés vers la terre par le soulèvement géologique des sédiments océaniques. Les écosystèmes terrestres peuvent ensuite utiliser ces sulfates du sol (SO_4^{2-}), qui pénètrent dans le réseau trophique en étant absorbés par les racines des plantes. Lorsque ces plantes se décomposent et meurent, le soufre est rejeté dans l'atmosphère sous forme de sulfure d'hydrogène (H_2S) gazeux.

Le soufre pénètre dans l'océan par ruissellement provenant du sol, des retombées atmosphériques et des cheminées hydrothermales. Certains écosystèmes dépendent de microorganismes utilisant le soufre comme source d'énergie biologique (contrairement aux écosystèmes dotés de producteurs photosynthétiques). Ce soufre soutient ensuite les écosystèmes marins sous forme de sulfates.

Les activités humaines ont joué un rôle majeur dans la modification de l'équilibre du cycle mondial du soufre. La combustion de grandes quantités de combustibles fossiles, notamment du charbon, libère du dioxyde de soufre, qui réagit avec l'atmosphère pour former de l'acide sulfurique. Comme l'acide nitrique, l'acide sulfurique contribue aux dépôts acides.

2.7. Perturbation des cycles biogéochimiques

Les perturbations des cycles biogéochimiques se réfèrent aux modifications anormales ou aux déséquilibres dans les flux naturels des éléments chimiques et des nutriments au sein des différents compartiments de l'environnement. Ces perturbations peuvent avoir des impacts importants sur les écosystèmes et les sociétés humaines.

2.7.1. Perturbations du cycle du carbone

Les activités humaines perturbent ce cycle de manière significative. La combustion massive de combustibles fossiles, comme le charbon, le pétrole et le gaz, libère d'énormes quantités de dioxyde de carbone (CO_2) dans l'atmosphère, augmentant la concentration de ce gaz à effet de serre et contribuant au réchauffement climatique. La déforestation, qui consiste à abattre des arbres pour faire place à des terres agricoles ou à des développements urbains, diminue la capacité des forêts à absorber le CO_2 , exacerbant encore le problème. Ces perturbations entraînent une augmentation des températures globales, des changements dans les régimes de précipitations, et des événements climatiques extrêmes. En outre, l'acidification des océans, causée par l'absorption accrue de CO_2 par les eaux marines, menace les écosystèmes marins, notamment les récifs coralliens et les mollusques.

2.7.2. Perturbations du cycle de l'azote

Le cycle de l'azote est essentiel pour la fertilité des sols et la croissance des plantes, mais il est gravement perturbé par les activités humaines. L'utilisation excessive d'engrais azotés dans l'agriculture augmente les niveaux de nitrates dans le sol, qui peuvent ensuite être lessivés dans les rivières et les lacs, entraînant des phénomènes d'eutrophisation. Cette surabondance de nutriments favorise la prolifération d'algues, ce qui conduit à une désoxygénation de l'eau et à la mort des poissons et autres organismes aquatiques. Ce processus est responsable de zones mortes, de vastes zones de lacs et d'océans proches de l'embouchure des rivières qui sont périodiquement épuisées de leur flore et de leur faune normales, et de la mort massive de poissons, qui se produit souvent pendant les mois d'été. Les émissions industrielles et les combustibles fossiles libèrent également des oxydes d'azote dans l'atmosphère, qui se transforment en acides lorsqu'ils réagissent avec l'eau, produisant des pluies acides. Ces pluies acides peuvent acidifier les sols et les cours d'eau, endommager les forêts et réduire la biodiversité.

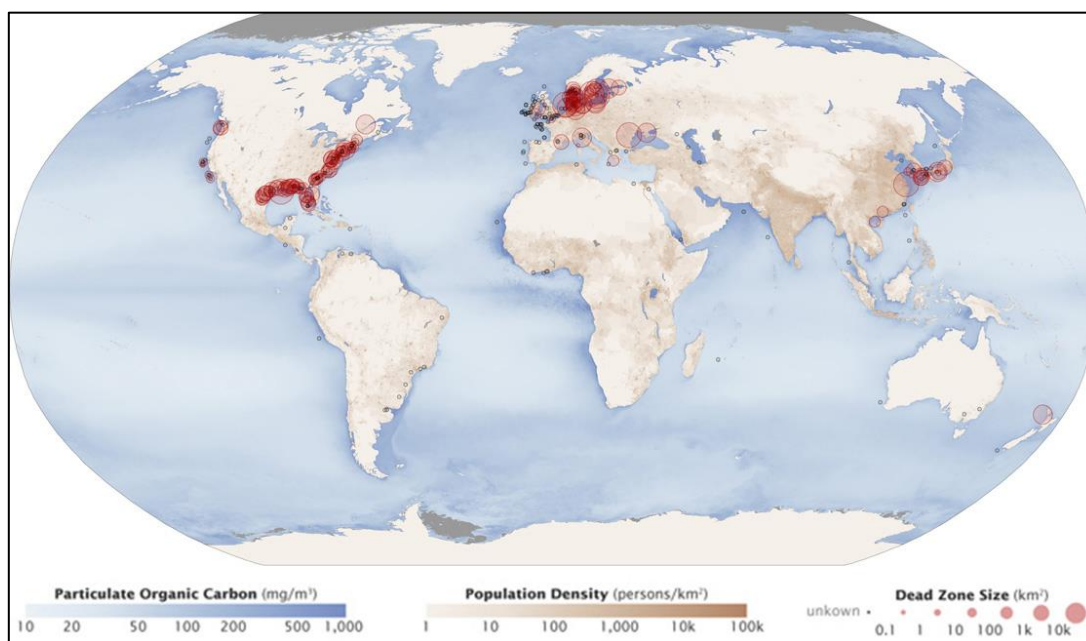


Fig.1. Les zones mortes dans le monde

2.7.3. Perturbations du Cycle du Phosphore

Le cycle du phosphore est fondamental pour la croissance des plantes et le fonctionnement des écosystèmes aquatiques, mais il est perturbé par plusieurs pratiques humaines. L'application intensive d'engrais phosphatés dans l'agriculture augmente la concentration de phosphore dans les sols. Lorsque ce phosphore excédentaire est lessivé par les pluies, il se retrouve dans les cours d'eau et les lacs, contribuant à l'eutrophisation. Comme dans le cas de l'azote, cette surcharge de nutriments

stimule la croissance excessive d'algues, perturbant les écosystèmes aquatiques et dégradant la qualité de l'eau. De plus, la déforestation et l'érosion des sols amplifient ce problème en augmentant le lessivage du phosphore vers les cours d'eau, réduisant ainsi la capacité des écosystèmes terrestres à recycler efficacement cet élément vital.

2.7.4. Perturbations du cycle de l'eau

Le cycle de l'eau est essentiel pour maintenir l'équilibre hydrique et soutenir la vie sur Terre. Cependant, les perturbations liées au changement climatique et à l'urbanisation ont des impacts importants. Les changements dans les régimes de précipitations, tels que les sécheresses prolongées et les inondations plus fréquentes, affectent la disponibilité de l'eau douce et modifient les schémas d'écoulement des rivières. L'urbanisation, avec l'imperméabilisation des sols par des infrastructures telles que les routes et les bâtiments, augmente le ruissellement de l'eau, réduisant l'infiltration dans les aquifères et exacerbant les problèmes d'approvisionnement en eau. En outre, la pollution des eaux par les produits chimiques industriels, les métaux lourds et les déchets organiques altère la qualité de l'eau, mettant en danger les écosystèmes aquatiques et la santé humaine.

2.7.5. Perturbations du cycle du soufre

Les perturbations de ce cycle proviennent principalement des activités industrielles. La combustion de charbon et de pétrole dans les centrales électriques et les processus métallurgiques libère des dioxydes de soufre (SO_2) et des sulfures dans l'atmosphère. Ces composés peuvent réagir avec l'eau dans l'air pour former des pluies acides, qui acidifient les sols, les rivières et les lacs. Les pluies acides ont des effets délétères sur les écosystèmes terrestres, en diminuant la fertilité des sols, en altérant les structures des végétaux, et en menaçant les habitats aquatiques. De plus, les changements dans la disponibilité du soufre peuvent perturber les équilibres écologiques et les cycles nutritifs dans divers environnements.