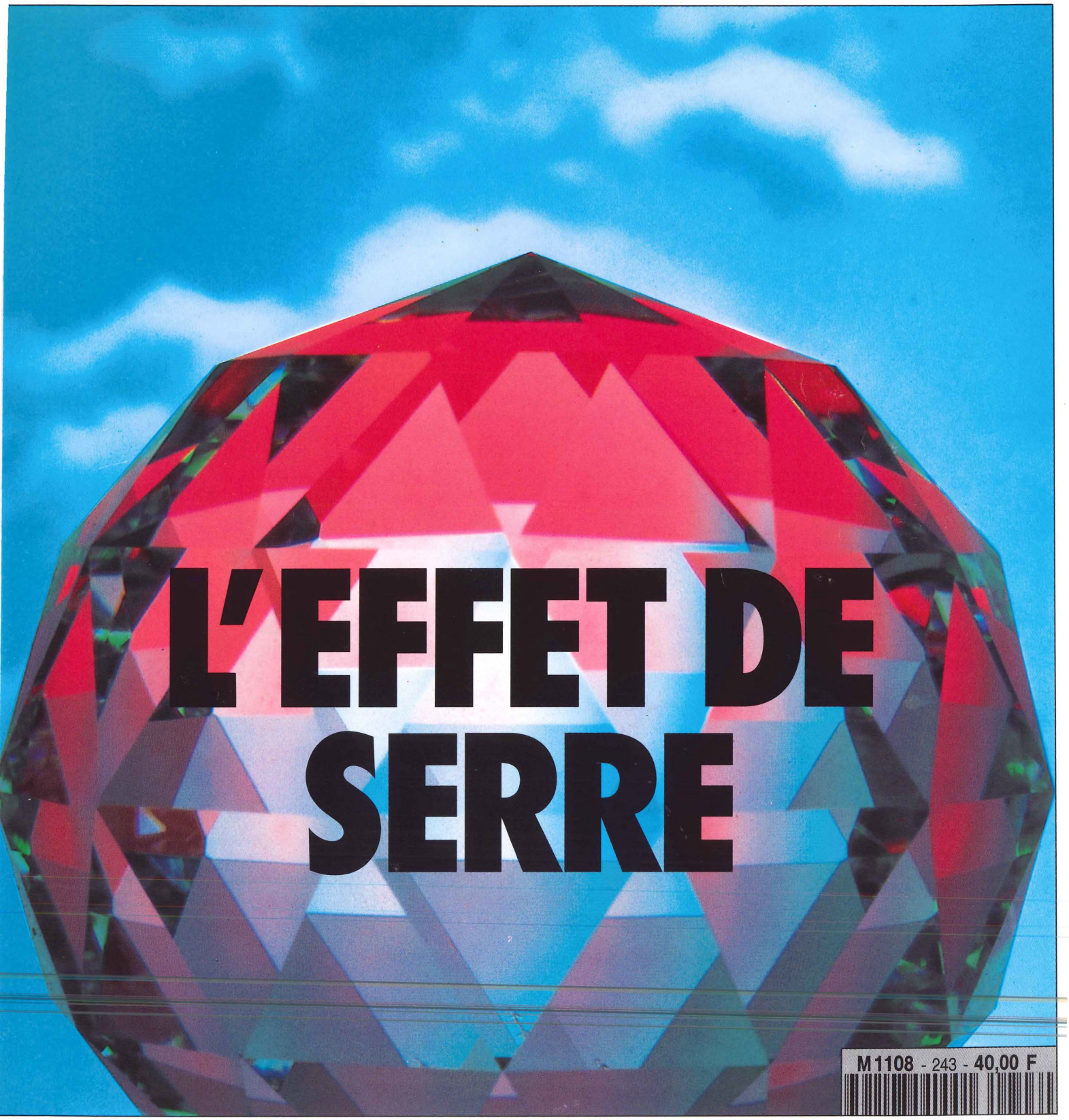
SPÉCIAL

LA RECHERCHE



L'EFFET DE SERRE

M 1108 - 243 - 40,00 F

ENSUEL N°243 MAI 1992 • 40 FRANCS

Vol exclusif non stop PARIS - CANCUN

Le site Maya de Chichen Itza, entre Cancun et Merida

et le Mexique en plus !

Aeromexico vous propose en exclusivité, le vol **le plus court, 10h10**, entre la France et le Mexique. **3 vols** hebdomadaires en **Bœing 767, Paris - Cancun - Mexico** et **retour.** **En "Clase Premier"** (sa super Classe Affaires), vous serez installés dans un **vaste compartiment réservé,** à l'avant de l'apparreil. L'accueil et le service à bord unanimement apprécié par tous les passagers, **feront de votre vol une vraie fête.** Mais **Aeromexico** vous conduit vers **une autre fête : le Mexique.**

Ses plages immenses, ses sites archéologiques Aztèque et Maya (notre photo), ses soirées au son des guitares Mariachis, vous feront aimer ce pays passionnant. Vous le découvrirez, grâce aux **35 escales**, des vols intérieurs d'**Aeromexico.**

Pour en savoir plus sur le Mexique :
Adressez ce bon à Aeromexico, 12, rue Auber 75009 Paris
Vous recevrez gracieusement le magazine en couleurs "Escales Mexicaines"
Nom : .....
Adresse : .....

aeromexico

12, rue Auber 75009 Paris - Tél. : (1) 47.42.40.50 - Tél. n° vert : 05.42.30.91
Minitel 36.15 Aeromexico ou consultez votre agent de voyages

Celui-ci se développe jusqu'à épuiser les sels nutritifs disponibles, comme les nitrates, qui sont apportés par les courants. Cela affecte la concentration de carbone dissous de plusieurs manières : tout d'abord, les espèces biologiques incorporent du carbone dans leur tissu organique ; ensuite, certaines espèces de plancton se fabriquent un squelette de carbonate de calcium. Les effets de ces deux processus sur les équilibres chimiques régissant la proportion de chaque espèce de carbone sont contradictoires, mais le résultat net est une diminution de la pression partielle du gaz carbonique dissous.

La majeure partie des déchets de cette activité biologique est recyclée dans la couche euphotique ; cependant, une fraction de l'ordre de 10 % est incorporée dans de la matière particulaire, essentiellement des pelotes fécales, particules d'environ cinquante microns de diamètre qui coulent vers l'océan profond à une vitesse de l'ordre de 100 m/jour. Elles sont alors reminéralisées dans les couches d'eaux intermédiaires et profondes. Cela déplace les équilibres chimiques entre espèces du carbone dans le sens opposé de celui lié à l'activité biologique de surface : l'effet net est une augmentation de la pression partielle du gaz carbonique dissous. Au cours de leur trajet (en subsurface ou au fond), ces couches d'eau s'enrichissent progressivement en carbone dissous (de même qu'en nitrates) : la pression partielle de gaz carbonique est donc maximale dans les eaux les plus « vieilles », c'est-à-dire les eaux profondes du Pacifique.

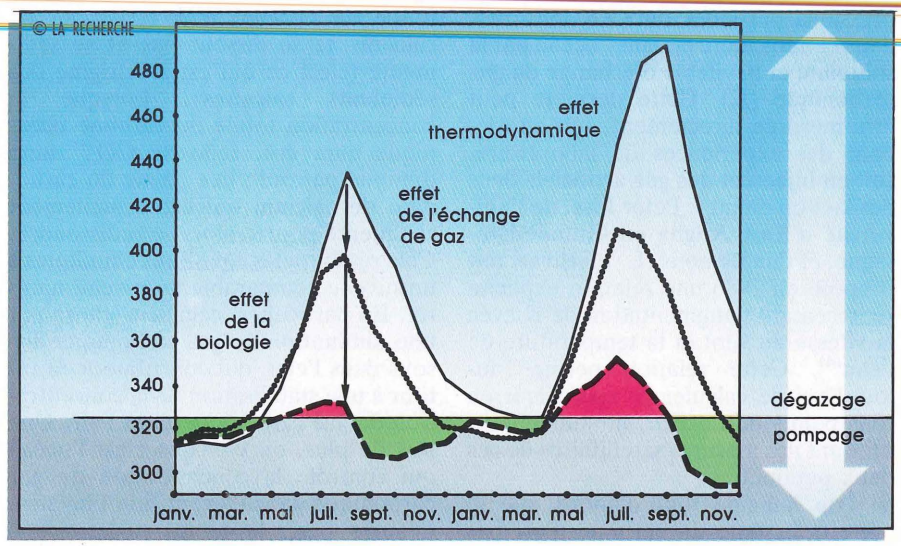
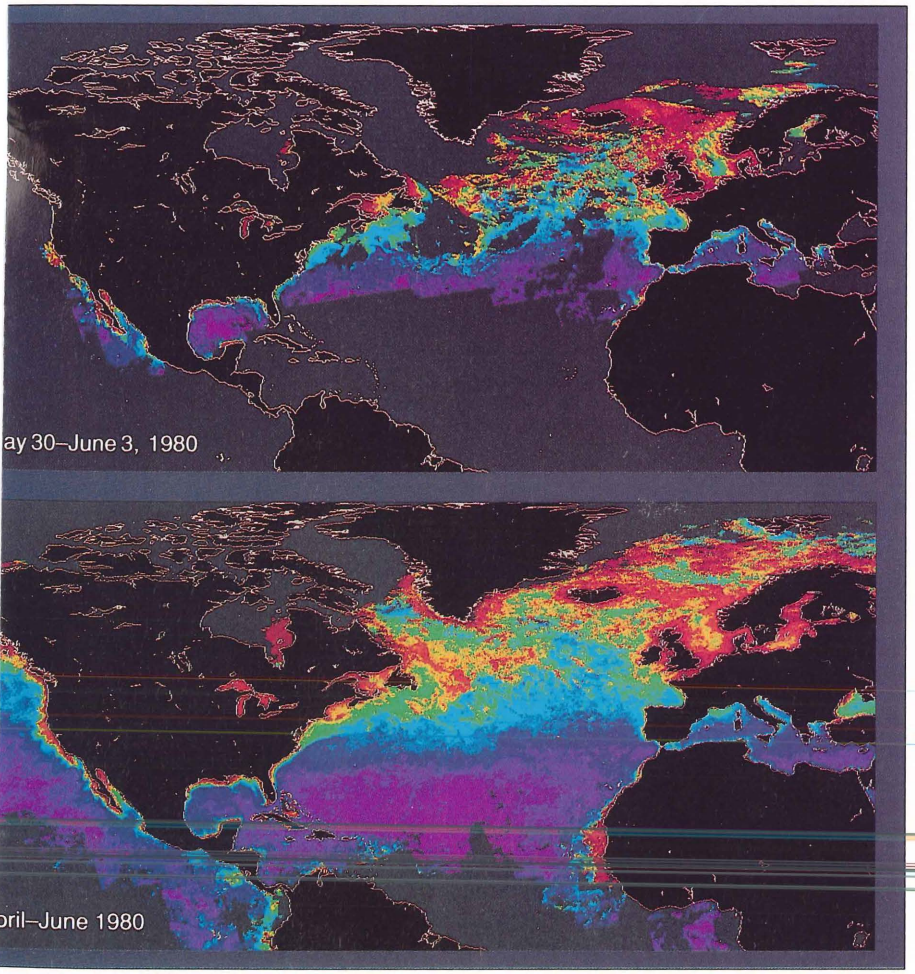


Figure 3. La pression partielle du gaz carbonique dans la couche superficielle de l'océan subit une évolution saisonnière en fonction de la température de l'eau (effets thermodynamiques qui influent sur les équilibres chimiques), de la vitesse du vent (effet sur l'échange du gaz avec l'atmosphère) ou de l'activité biologique. Les variations de la température font ainsi croître fortement la pression du gaz en été. L'échange de gaz avec l'atmosphère est d'autant plus important que l'écart de pression avec celle-ci est grande (ce qui est le cas l'été), mais aussi que la vitesse du vent est élevée (ce qui est le cas en hiver) ; cela réduit l'effet thermodynamique d'un tiers environ. Enfin, l'activité biologique diminue la pression partielle du gaz carbonique, surtout au printemps ; cela annule pratiquement ses fluctuations saisonnières. Cependant, l'écart de pression partielle avec l'air change de signe avec les saisons : le flux net annuel est le résultat de la somme de ces flux saisonniers de signes contraires. Le calcul présenté ici a été réalisé par V. Garçon et ses collaborateurs de l'équipe de J.F. Minster, dans l'océan Pacifique nord, pour les années 1972-1973.



Ainsi, l'eau qui remonte en surface le long de l'équateur est très riche en gaz carbonique. En conséquence, la pression partielle du gaz dissous dans l'eau est excédentaire par rapport à l'atmosphère dans les zones tropicales, tandis qu'elle est déficitaire dans les zones de hautes latitudes. Il en résulte des flux d'échange de gaz entre océan et atmosphère qui sont gigantesques, de l'ordre de 90 milliards de tonnes de carbone par an dans chaque sens. En régime stationnaire, ces deux flux s'équilibrent. Notons que ces flux sont estimés indirectement à partir de la quantité de ^{14}C produit par le rayonnement cosmique dans l'atmosphère et qui se retrouve absorbé par l'océan[3].

Pour comprendre comment le gaz carbonique anthropogène de l'atmosphère va être absorbé par l'océan, il faut examiner les facteurs qui contrôlent l'échange de gaz entre ces deux réservoirs. Ce dernier est proportionnel à la différence de leurs pressions partielles. Plus explicitement, ce flux est obtenu en multipliant la différence entre les

(1) Y. Sugimura et Y. Susuki, *Marine Chemistry*, 24, 105, 1988.
(2) R. Revelle et H.F. Suess, *Tellus*, 9, 18, 1957.
(3) W.S. Broecker et T.H. Peng, *Tracers in the sea*, Eldigio Press, 1982.
(4) P.Liss et L. Merlivat, *in The Role of air-sea exchange in geochemical cycling*, P. Buat-Ménard (ed.), NATO ASI Series, vol. 185, Reidel, 1985, p. 113.
(5) A.J. Watson *et al.*, *Nature*, 350, 50, 1991.
(6) J.L. Sarmiento *et al.*, *J. Geophys. Res.* sous presse, 1992.
(7) E. Maier-Reimer et K. Hasselmann, *Clim. Dyn.*, 2, 63, 1987.
(8) voir par exemple P.Tans *et al.*, *Science*, 247, 1431, 1990.

pressions partielles du CO_2 mesurées dans l'atmosphère et dans l'océan par la solubilité et la vitesse d'échange du gaz carbonique (K). Cette dernière peut être mesurée directement, soit en menant des expériences de laboratoire, soit en injectant des gaz artificiels dans des lacs ou en mer. Peter Liss, de l'université d'East Anglia en Grande-Bretagne, et l'un de nous (L. Merlivat) ont proposé en 1986 une relation explicite représentant l'augmentation de K avec la vitesse du vent et la température de l'eau[4]. Cette relation permet aujourd'hui de calculer ce coefficient en tous points de l'océan, notamment en utilisant des mesures satellitaires de ces deux paramètres.

Si l'on imagine tout d'abord que le cycle océanique du carbone n'est pas modifié, on peut alors comprendre ce qui se passe quand on augmente la pression du gaz dans l'air : le flux de dégazage en zones tropicales devient plus faible, tandis que le pompage en hautes latitudes devient plus fort. Il y a donc un effet net d'absorption par l'océan. Etant donné les valeurs très élevées des flux d'échange dans les deux sens, il est très facile de les perturber pour que l'océan absorbe de un à trois milliards de tonnes de carbone anthropogène par an, comme il semble le faire.

A ce stade, il faut se demander comment se modifiera le cycle océanique du carbone si la quantité de carbone dissous augmente. Il faut d'abord noter que l'effet sera faible, puisque la quantité dissoute est très grande. Cependant, on peut déjà mesurer une augmentation de quelques pour cent de cette concentration dans l'océan de surface et dans les eaux profondes les plus « jeunes » comme celles de l'Atlantique nord. En outre, la quantité de carbone dissous dans l'eau ne limite pas le développement de l'activité biologique, si bien que celle-ci ne devrait pas être directement affectée.

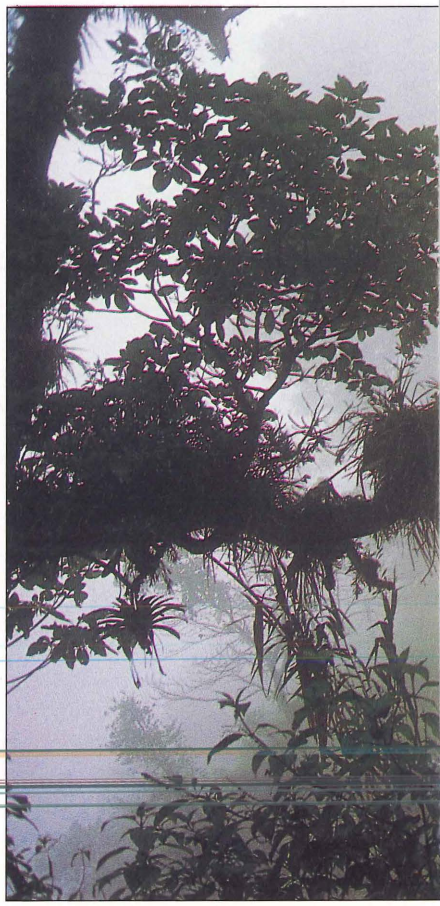
Le plus important ne réside pas dans les variations de la quantité globale de carbone dissous mais dans les déplacements d'équilibre chimique qui en résultent : ils consistent essentiellement en une diminution de l'abondance de l'espèce carbonate CO_3^{2-}, l'augmentation de CO_2 dissous déplaçant les équilibres vers une augmentation de HCO_3^-. Or cette abondance contrôle la redissolution du carbonate de calcium provenant des squelettes de plancton. On a vu que la concentration de carbone était élevée dans l'océan profond, si bien que l'abondance de CO_3^{2-} y est plus faible qu'en surface. C'est pourquoi le carbonate de calcium des particules peut s'y redissoudre. En revanche, quand les particules biogéniques tombent dans une zone peu profonde de l'océan, leur carbonate de calcium ne se dissout pas et se sédimente (c'est ce qui est à l'origine des sédiments calcaires). Lorsque la concentration totale du carbone océanique aura crû, celle de CO_3^{2-} aura diminué partout ; une partie du carbonate de calcium qui est actuellement sédimenté pourra alors se redissoudre. Cela rétablira les équilibres chimiques à un niveau comparable au niveau naturel. En particulier, cela se traduira par une diminution du gaz carbonique dissous dans l'eau, qui contribuera en retour à une stabilisation de la concentration du gaz carbonique dans l'air. Une fois de plus, on voit que c'est l'océan qui contrôle la concentration du gaz carbonique dans l'air, et non l'inverse. D'autre part, le temps nécessaire à l'aboutissement de ce processus est encore une fois régi par les temps de circulation dans l'océan, c'est-à-dire de plusieurs centaines d'années.

Voyons maintenant comment on peut estimer le flux actuel d'invasion du gaz carbonique anthropogène dans l'océan. Il est clair qu'on doit se préoccuper d'un régime transitoire, ce qui est toujours plus difficile. On ne peut aussi mesurer l'augmentation de la quantité de carbone dans l'océan comme on le fait pour l'atmosphère : la répartition est très inhomogène, si bien qu'il faudrait un très grand nombre de mesures pour observer un signal dont nous avons vu qu'il est très petit ; or la mesure fiable de la concentration de carbone dans l'eau de mer est assez lourde (par titration ou à l'aide de la chromatographie infrarouge), et seulement une dizaine d'équipes au monde la font au niveau de précision requis. Nous pouvons citer par exemple celles de T. Takahashi, du Lamont Doherty Geological Observatory, de C.D. Keeling, à l'Institution Scripps à San Diego, ou celles de A. Poisson, du laboratoire de physique et de chimie de l'université Pierre et Marie Curie à Paris, et de la Française C. Goyet, à l'Institut d'océanographie de Woods Hole aux Etats-Unis.

Une approche possible consiste à bien comprendre ce qui contrôle les échanges de gaz entre l'océan et l'atmosphère, et à estimer comment cet échange sera perturbé. Nos deux équipes ont beaucoup travaillé dans cet objectif au cours des dernières années. Nous avons déjà mentionné comment on pouvait cartographier régulièrement la vitesse d'échange du gaz et sa solubilité à partir de mesures satellitaires. La pression partielle du CO_2 dans l'air est bien surveillée. Reste celle de l'eau ; le nombre des mesures s'accroît très régulièrement, notamment grâce au travail intensif de l'équipe d'Alain Poisson. D'autre part, bien que cette pression partielle ne soit pas directement mesurable depuis l'espace, on a vu qu'elle variait avec la température de l'eau et l'activité biologique. Or ces deux paramètres sont accessibles à l'observation spatiale : on peut en effet estimer la concentration de chlorophylle dans l'océan en mesurant la « couleur de la mer ». Celle-ci est d'autant plus verte que la quantité de chlorophylle est plus élevée (fig. 2). Un premier instrument adapté à ce problème, appelé le *Coastal Zone Color Scanner* (CZCS) a fonctionné à bord du satellite météorologique américain Nimbus 7 de 1979 à 1986 ; il a fourni les premières cartes saisonnières globales de la concentration de chlorophylle dans l'océan. Un deuxième instrument, appelé *Seawifs*, devrait être lancé par la NASA en 1993 à bord d'un mini-satellite spécialisé.

Il s'agit donc de transformer ces mesures en concentration de gaz dissous ! Des méthodes empiriques sont développées par J. Etcheto du LODYC. Ce travail n'en est encore qu'à ses débuts. Une approche plus complète doit s'appuyer sur une description mathématique des processus physiques, chimiques et biologiques de l'océan de surface qui sont couplés et jouent tous un rôle dans la concentration du CO_2[5].

LE RÔLE DI



De tels outils ont en particulier montré comment, en un point de l'océan, la concentration du gaz carbonique évoluait en fonction des variations saisonnières de la température de l'eau (effet thermodynamique sur les équilibres chimiques), de la vitesse du vent (effet sur l'échange du gaz avec l'atmosphère) ou de l'activité biologique (fig. 3). Ces calculs mettent en évidence que non seulement le flux d'échange de gaz varie d'un point à l'autre, mais encore qu'en chaque point de l'océan, il se modifie, voire change de sens, avec les saisons... L'estimation directe de l'évolution du flux net d'échange de gaz entre l'océan et l'atmosphère reste donc très difficile, même si les estimations actuelles donnent une valeur tout à fait raisonnable de l'ordre de deux milliards de tonnes de carbone.

Une autre méthode est donc utilisée pour estimer ce flux d'absorption. Elle s'appuie sur des modèles numériques de tout l'océan, qui représentent la circulation océanique globale, ainsi que sur une description simplifiée du cycle du carbone. Certains paramètres de ces modèles sont tout d'abord ajustés pour que la répartition naturelle des espèces du carbone dans l'océan soit bien représentée (par exemple, on « règle » l'intensité de la production biologique en surface). Sans changer aucun autre facteur, on augmente ensuite la concentration du gaz carbonique de l'atmosphère et on calcule comment elle évolue. E. Maier-Reiner et ses collègues, de l'institut Max-Planck à Hambourg, ainsi que J. Sarmiento et ses collègues, du laboratoire de dynamique des fluides géophysiques à Princeton, ont ainsi trouvé que l'océan absorbait 2±0,8 milliard de tonnes de carbone par an d'origine anthropogène[6, 7]. On notera que si la valeur réelle est près de la borne supérieure de cette fourchette, l'océan absorberait pratiquement tout le gaz carbonique anthropogène qui ne se retrouve pas dans l'atmosphère. Si l'océan n'absorbe qu'une gigatonne de carbone par an, on se retrouve devant une grosse difficulté qu'on ne sait pas actuellement résoudre[8].

Ces calculs sont très coûteux, et nécessitent l'utilisation des plus gros calculateurs existants. Ils sont nécessairement limités et ne peuvent représenter les variations à haute fréquence et à haute résolution de tous les phénomènes impliqués. Ainsi, on ne représente guère que les effets saisonniers à une échelle de plusieurs centaines de kilomètres dans le meilleur des cas. Or on ne connaît pas leur importance ; par exemple, on se demande si les zones côtières et les mers peu profondes, lieux d'une intense activité biologique, sont des zones puits importantes pour le carbone, alors que de tels modèles sont incapables de les décrire.

Enfin, si l'augmentation du gaz carbonique dans l'atmosphère perturbe le climat, cela modifiera la température et la circulation des océans, et donc les équilibres entre espèces de carbone, le transport du carbone dissous et l'intensité de l'activité biologique. L'absorption du gaz carbonique anthropogène par l'océan en sera affectée sans que personne ne soit actuellement capable de prévoir comment... ■

POUR EN SAVOIR PLUS

■ W.S. Broecker et T.H. Peny, *Tracers in the sea*, Eldigio Press, 1982.

■ J.T. Houghton *et al.*, *Climate change, The IPCC scientific assessment*, Cambridge University Press, 1990.

■ J.Sarmiento, « Uncertainties in oceanic CO_2 uptake », *Global Biogeochemical Cycles, 5*, 309, 1991.

■ P. Buat-Ménard (ed.), *The Role of air-sea exchange in geochemical cycling*, NATO ASI Series, vol. 185, Reidel, 1985, p. 113.

LA VÉGÉTATION

JAN GOUDRIAAN

Figure 1. La végétation est à la fois une source de gaz carbonique, notamment du fait de la déforestation, et un réservoir de carbone. Les recherches tentent d'estimer ces fonctions, de manière à prévoir la part que peuvent avoir les plantes dans la lutte contre l'effet de serre. (Cliché Jean Copreaux)

ON SAIT DEPUIS LES ANNÉES 1970 QUE LA DESTRUCTION DE LA VÉGÉTATION, NOTAMMENT CELLE DES FORÊTS TROPICALES, ENTRAÎNE LA PRODUCTION DE GAZ CARBONIQUE. EN REVANCHE, LA POSSIBILITÉ QUE LES PLANTES PUISSENT JOUER UN RÔLE TAMPON VIS-À-VIS DES REJETS D'ORIGINE INDUSTRIELLE EST RESTÉE LONGTEMPS INCERTAINE. LES ÉTUDES DE PHYSIOLOGIE ET D'ÉCOLOGIE VÉGÉTALES APPORTENT AUJOURD'HUI UNE PREMIÈRE RÉPONSE À CETTE INTERROGATION.

JAN GOUDRIAAN est chercheur au département d'écologie théorique de l'université agronomique de Wageningen, aux Pays-Bas.

Il n'est pas encore certain que l'homme soit en train de provoquer un changement climatique. En revanche, la croissance du taux de gaz carbonique (CO_2) est, elle, parfaitement prouvée, et les relations entre ce gaz et la végétation sont beaucoup mieux connues. Même si aucun changement climatique n'intervient, le CO_2 en lui-même a un effet important sur la végétation et, inversement, la végétation a un rôle à jouer pour ralentir l'augmentation du taux de dioxyde de carbone (fig. 1).

Le CO_2 de l'air, présent à une concentration de 0,03 % (300 µmol par mole d'air), est en effet la seule source de carbone pour les plantes. Les végétaux doivent le capter et l'incorporer dans leurs tissus. Le passage de ce gaz dans les plantes a lieu par diffusion du milieu où il est le plus concentré, l'air, vers le milieu le moins concentré, le liquide intracellulaire (cytosol), où il est ensuite dissous et mis à la disposition de la machinerie cellulaire. La matière sèche végétale a un contenu en carbone assez stable, variant de 45 à 50 % selon les espèces, et qui constitue la charpente de toutes les substances organiques des cellules (protides, glucides, lipides). Cette variation est en fait bien plus faible que pour d'autres éléments minéraux comme l'azote, le phosphore et le potassium, dont les taux peuvent varier d'un facteur cinq selon l'espèce et le fumage du sol.

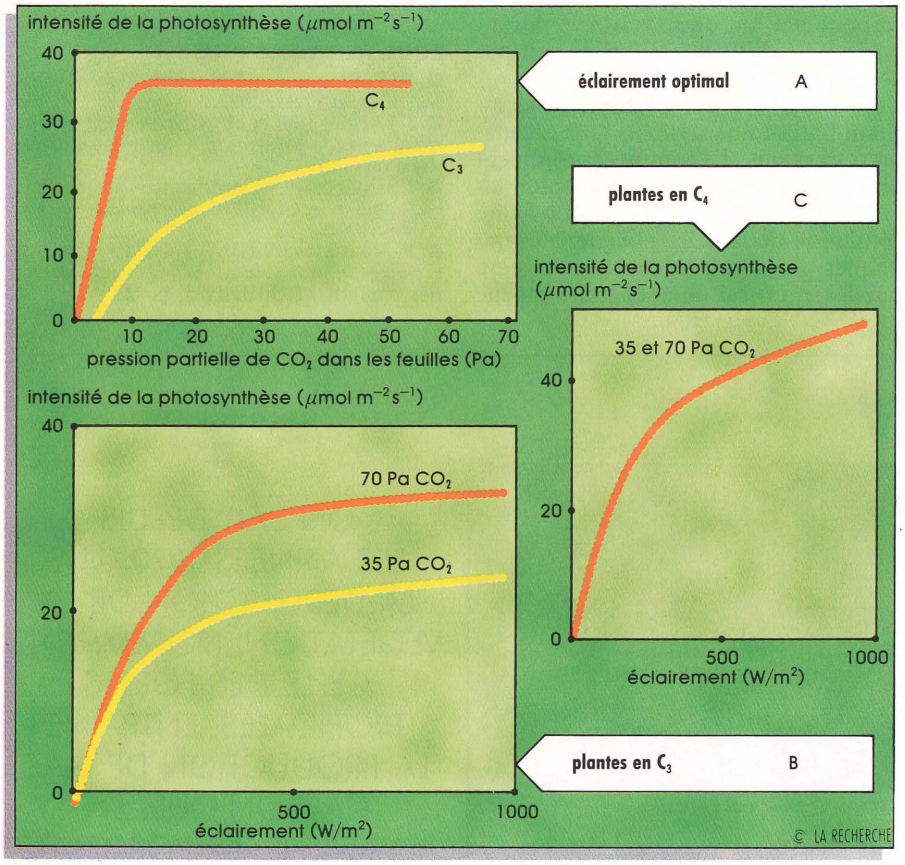


Figure 2. Les plantes en C_3 (la plupart des plantes de culture) et en C_4 (maïs, canne à sucre, etc.) ont des réponses différentes à l'augmentation du taux de CO_2 de l'air. Pour un ensoleillement optimal, les secondes assimilent mieux le CO_2 aux basses concentrations, mais leur photosynthèse est déjà maximale pour le taux de CO_2 actuel (0,03 % = 30 Pa), tandis que les plantes en C_3 ont une intensité photosynthétique qui croît avec le CO_2 (A). Pour une concentration donnée de CO_2, l'augmentation de l'éclairement stimule en revanche davantage les plantes en C_4 que les plantes en C_3 (B et C). Cela est dû à la photorespiration, un phénomène affectant les secondes mais pas les premières (voir l'encadré 1).

Ainsi, la végétation est elle-même un réservoir de carbone de même importance que la réserve atmosphérique : deux mille milliards de tonnes de carbone (2000 Gt C ou Pg C) (500 Gt dans la biomasse et 1500 Gt dans le sol) contre sept cents tonnes de carbone dans l'atmosphère (1t C = 3,66 t CO_2). Une stimulation du développement végétal pourrait donc réduire le taux de CO_2 en permettant de stocker le carbone dans les tissus des plantes, et en le transférant sous des formes plus résistantes, telles que le bois, l'humus et le carbone des sols, c'est-à-dire essentiellement le charbon.

L'intensité de l'impact humain sur l'atmosphère provient du fait que ce « réservoir » est très petit et facilement modifiable. Cependant, à une échelle de temps géologique, de plus de mille ans, le taux de CO_2 de l'air est parfaitement stabilisé par l'équilibre des échanges de carbone qui s'établit entre l'atmosphère, l'océan et les roches carbonatées (calcaires, etc.) (voir dans ce numéro la figure du cycle du carbone dans l'article de Gérard Lambert). La proportion de gaz carbonique est ainsi maintenue à un niveau où la vie végétale est encore possible. Les taux d'échanges de carbone de l'atmosphère avec l'océan et avec la biosphère terrestre sont chacun de l'ordre de soixante milliards de tonnes de carbone par an, si bien qu'une molécule de CO_2 demeure dans l'atmosphère pendant environ sept ans. Une fois dans l'océan, le carbone y reste beaucoup plus longtemps : huit cents ans. Enfin, il demeure en moyenne quarante ans dans la biosphère terrestre, mais avec des variations selon qu'il est stocké dans les feuilles, dans les tiges des végétaux ou dans le sol.

La principale source anthropique de gaz carbonique provient de la consommation de combustibles fossiles (charbon, pétrole essentiellement). Ce taux d'émission est si élevé (entre cinq et six milliards de tonnes par an) que la biosphère ne peut compenser ces rejets. Une autre source importante de CO_2 d'origine humaine est due à la destruction des forêts sur une grande échelle, par brûlage du bois et décomposition de la matière organique amassée dans le sol (environ 1,7 Gt C par an). Les estimations les plus récentes de la FAO (Organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture) chiffrent à environ dix-sept millions d'hectares les surfaces de forêt tropicale disparaissant chaque année (soit le tiers de la superficie d'un pays comme la France). En superficie, la déforestation dans les zones tempérées est quant à elle globalement négligeable.

Il y a quinze ans, les chercheurs savaient que la déforestation pratiquée à large échelle faisait de la biosphère une source importante de CO_2. Ce fait avait été signalé pour la première fois en 1973 par le groupe de R.H. Whittaker et G.M. Woodwell, aux Etats-Unis[1]. Mais son rôle comme absorbeur du CO_2 était encore très incertain. Aujourd'hui, les chercheurs estiment que l'augmentation du CO_2 atmosphérique induit elle-même, en stimulant la photosynthèse, une augmentation de la productivité végétale globale si importante que la biosphère peut absorber, selon mes calculs[2], environ 20 % (1,1 Gt C/an) de l'émission totale de CO_2, soit un taux légèrement inférieur à celui libéré par la déforestation.

Cette conclusion est fondée sur plusieurs faits primordiaux. Tout d'abord, l'importante augmentation (plus qu'un doublement) du stockage de carbone dans la matière organique depuis le dernier maximum glaciaire[3] a sans doute été un effet combiné de la température et de l'augmentation du CO_2 atmosphérique (de 200 à 280 µmol/mol), cette dernière résultant probablement d'une vaste libération de ce gaz à partir de l'océan Atlantique. Ce fait historique suggère une tendance qui pourrait bien être celle des prochaines années. Autre observation, le surplus de CO_2 mesuré dans l'atmosphère est inférieur de plus de 50 % à la quantité totale émise de ce gaz. Or les océanographes ne comprennent pas comment les océans peuvent absorber cette différence, ce qui revient à dire qu'on ne sait pas où passe cette énorme quantité de CO_2 libéré (soit près de 7 Gt C /an). Cela est corroboré par une autre observation : le gradient nord-sud du CO_2 atmosphérique est beaucoup plus petit que le gradient attendu. Celui-ci est estimé, d'une part, sur la base des activités industrielles du Nord et, d'autre part, d'après le degré présumé de fixation du CO_2 par la mer qui, en raison de la répartition terrestre des océans, a lieu surtout dans l'hémisphère sud[4]. L'homogénéisation de la composition de l'air due à la circulation atmosphérique entre hémisphères nord et sud explique sans doute en partie ce fait. Mais la végétation joue probablement le rôle le plus important en absorbant une part de l'excès de CO_2. Il est aussi de plus en plus évident, d'après les recherches en physiologie végétale et en écologie, que l'augmentation du CO_2 dans l'air stimulera fortement la croissance des plantes dans les cultures et dans la végétation naturelle.

Depuis les travaux des Américains S.H. Wittwer et W. Robb en 1964, l'enrichissement des serres en CO_2 est d'ailleurs souvent employé pour accroître les rendements de cultures légumières ou de fleurs. L'effet physiologique initial d'un taux de gaz carbonique plus élevé est la stimulation de la quantité de CO_2 assimilée par les plantes. Il apparaît aussi que le taux de base de la respiration, calculé par rapport à la biomasse, est réduit[5]. Cette modification, dont l'origine exacte reste inconnue, n'intervient pas dans les organes riches en CO_2, comme les fruits, les tiges et les racines, et ne touche que les feuilles.

Les biologistes font souvent appel au concept de « facteur limitant », selon lequel un seul facteur (luminosité, température, etc.), si son intensité est trop faible, peut limiter la croissance végétale. Le dioxyde de carbone a, en revanche, un effet positif sur la matière sèche végétale produite si, par ailleurs, les conditions sont favorables (les facteurs limitants ont une intensité optimale), comme c'est le cas dans l'agriculture intensive, qui fournit engrais minéraux, irrigation, etc. La question essentielle est de savoir si cet effet « fertilisant » persiste dans des conditions naturelles, ou dans des agricultures peu intensives, telles que celles des pays en développement, où la croissance végétale est souvent limitée par de nombreux autres facteurs : luminosité faible, pauvreté du sol en sels minéraux, température trop élevée ou trop basse, parasites (insectes, nématodes, etc.), maladies dues à des champignons, à des bactéries ou à des virus, prédation par les espèces phytophages, compétition avec d'autres plantes, etc. Cependant, comme nous le verrons, une part de cet effet positif semble conservée, même si les conditions de croissance ne sont pas optimales. Pour le comprendre, nous devons adopter l'idée d'une co-limitation par des facteurs agissant ensemble, qu'on peut illustrer par l'exemple de l'interaction de l'eau et du CO_2.

En exposant la surface de leurs cellules à l'air, les plantes perdent inévitablement une partie de l'eau qu'elles contiennent, par évaporation. Ce taux d'évaporation étant très élevé à partir d'une surface humide, les plantes se sont protégées par la formation d'une enveloppe sèche, l'épiderme, sur les deux côtés de leurs feuilles. Cet épiderme contient des pores, les stomates, qui permettent l'entrée de CO_2 et les échanges d'eau avec l'air. Mais la surface couverte par ces ouvertures est généralement inférieure à 1 % de la surface de la feuille. Cet obstacle à l'absorption de CO_2 est cependant plus faible qu'on pourrait le penser : l'absorption n'est ainsi réduite que de 10 à 30 %, et non 99 %, par rapport à un épiderme totalement perméable. En revanche, la réduction de l'évaporation due à ce dispositif est bien plus grande et peut atteindre facilement 90 %. Cette adaptation morphologique a ainsi

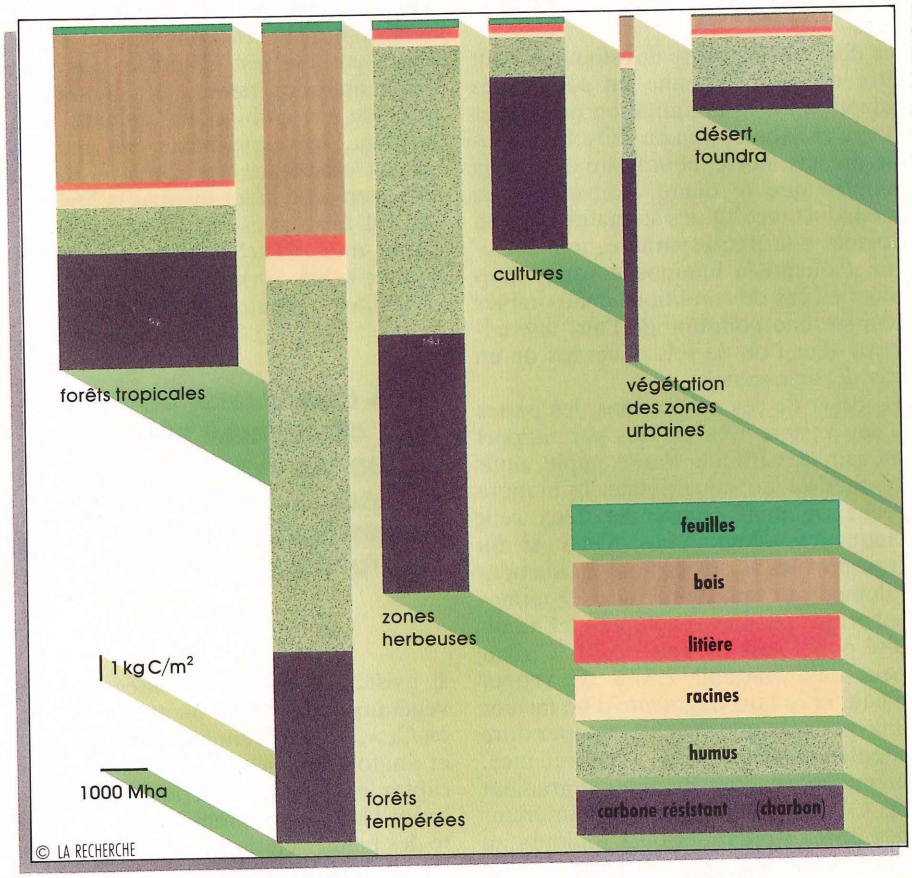


Figure 3. Les modèles informatiques permettent de calculer les quantités de carbone présentes dans les différentes parties d'un écosystème. On voit sur ce graphique qu'une grande part du carbone fixé par les végétaux est stocké dans le bois et au niveau du sol (humus, carbone fossile), essentiellement dans les forêts. Les feuilles, du fait de leur faible longévité, représentent en revanche moins de 5 % de la biomasse. En conséquence, le brûlage de ces forêts, notamment du bois, est une source importante de gaz carbonique. Le stockage du carbone dans le sol, dans la mesure où ce carbone est moins facilement émis vers l'atmosphère, compense cependant la destruction de la végétation. L'ensemble formé par les différentes strates des forêts représente donc bien un puits très important de CO_2.

(1) R.H. Whittaker *et al.*, *in Carbon in the Biosphere*, AEC Symposium Series 30, NTIS US Dept of Commerce, Springfield, Virginie, 1973.
(2) J. Goudriaan, *Vegetatio*, sous presse, 1992 ; *Annals of Botany*, sous presse, 1992.
(3) J.M. Adams *et al.*, *Nature*, *348*, 711, 1990.
(4) P.P. Tans *et al.*, *Science*, *247*, 1431, 1990.
(5). J.S. Amthor, *Plant, Cell and Environment*, *14*, 13, 1991.
(6) E.M.V. Nambidiri *et al.*, *Nature*, *276*, 816, 1978.
(7) J. Goudriaan et M.H. Unsworth, *in* B.A. Kimball *et al.* (eds), *Impact of carbon dioxide, trace gases and climate change on global agriculture*, ASA Spécial publication N° 53, Am. Soc. of Agronomy, Madison, 1990.
(8) R.J. Norby *et al.*, *Plant Physiol.*, *82*, 83, 1986.
(9) D.L. Ehret et P.A. Jolliffe, *Can. J. Bot.*, *63*, 2026, 1985.
(10) E.R. Lemon (ed), *CO_2 and plants*, AAAS Selected Symposium N° 84, Westview Press, 1983.
(11) A. Larigauderie *et al.*, *Oecologia*, *77*, 544, 1988.
(12) J. Peñuelas et R. Matamala, *J. Exp. Bot.*, *41*, 1119, 1990.
(13) M.M. Coûteaux *et al.*, *Oikos*, *61*, 54, 1991.

énormément amélioré l'« efficience d'utilisation de l'eau » par les plantes, c'est-à-dire le rapport de la masse de matière organique produite et de l'eau consommée. L'ouverture des stomates peut aussi varier grâce à des processus cellulaires, ce qui constitue une adaptation supplémentaire renforçant les capacités de la plante à absorber le CO_2 et à maîtriser sa transpiration. Ainsi durant la nuit, les stomates sont fermés de manière à ce qu'aucune perte d'eau n'intervienne, alors que la photosynthèse est de toute façon impossible par manque de lumière. Expérimentalement, la croissance du taux de CO_2 de l'air a pour effet la fermeture partielle des stomates en quelques dizaines de minutes, tandis que l'absence de CO_2, dans l'obscurité, provoque leur ouverture.

Le degré d'ouverture des stomates peut être considéré comme un compromis adaptatif entre la limitation des pertes d'eau et l'absorption du CO_2. Il y a plus de dix ans, notre laboratoire avait déjà montré que le degré d'ouverture (la « conductance ») des stomates est bien corrélé à la photosynthèse, non seulement quand la luminosité varie, mais aussi en cas de conditions défavorables comme une pollution de l'air, une pénurie d'eau ou de sels minéraux ou en cas de sénescence.

En dépit de ces adaptations, les pertes d'eau restent très élevées par rapport au gain de carbone. Par exemple, pour synthétiser un kilogramme de matière sèche, le maïs consomme deux cent cinquante kilogrammes d'eau et en transpire 98 %. Cela tient fondamentalement au taux faible de CO_2 atmosphérique (0, 03 %) comparé à l'humidité potentielle de l'air : à 20 °C, l'air peut déjà contenir 2,3 % de vapeur d'eau, et ce taux augmente d'un facteur 0,06 pour chaque degré de température supplémentaire. En conséquence, même en cas d'air humide, le gradient de CO_2 de l'extérieur vers l'intérieur des pores stomatiques est toujours au moins cent fois plus petit que le gradient opposé, de l'intérieur vers l'extérieur, de vapeur d'eau.

Cela signifie que l'élévation actuelle du taux de CO_2 atmosphérique devrait généralement suffire, en elle-même, à stimuler la croissance végétale. Dans des conditions de sécheresse, une meilleure disponibilité de l'eau, permise par un arrosage par exemple, accentuerait cet effet. Dans les deux cas, le CO_2 jouera alors un double rôle en fournissant plus de carbone à la plante et en réduisant la transpiration *via* la fermeture des stomates (voir « L'agriculture menacée par l'effet de serre » dans le supplément de *La Recherche* de décembre 1990). Il semble qu'avec davantage de CO_2 les végétaux acquièrent une meilleure résistance à la sécheresse, mais cela est encore très incertain.

La lumière, qui est indispensable au processus de fixation du gaz carbonique par les plantes photosynthétiques, est un autre facteur limitant, utilisé plus efficacement lorsque le taux de gaz carbonique augmente. Pour la plupart des espèces à croissance rapide (céréales, espèces fourragères, etc.), l'intensité de la luminosité naturelle et le taux de CO_2 sont inférieurs aux optima, qui permettent un rendement maximal de la production végétale (ce n'est pas le cas pour des plantes d'ombre telles que celles des sous-bois). Effectivement, le meilleur taux de CO_2 est d'environ 1 000 ppm (0,1 %) pour ces plantes, tandis que seules les feuilles exposées en plein soleil reçoivent un ensoleillement optimal. En conséquence, leur photosynthèse est stimulée par une augmentation commune de la luminosité et du gaz carbonique ambiant. Cependant, les expériences ont montré que la croissance est stimulée par le CO_2 non seulement lorsque la luminosité est forte mais aussi lorsqu'elle est faible, du moins chez certaines espèces comme le blé, le riz ou le tournesol, qui sont dites « plantes en C_3 ».

LA CROISSANCE DU TAUX DE CO_2 SEMBLE DÉJÀ AGIR SUR LES PLANTES. AINSI, CELLES-CI CONTIENDRAIENT MOINS D'AZOTE AUJOURD'HUI QU'IL Y A DEUX CENTS ANS

■

Il existe en effet deux catégories de végétaux, appelées « plantes en C_3 et en C_4 », qui diffèrent biochimiquement et anatomiquement par la manière de capter le CO_2 atmosphérique (voir l'encadré 1). Chez les premières, la majorité des plantes cultivées (blé, colza, betterave, pomme de terre, tabac, etc.), la photosynthèse augmente avec le taux de CO_2. Mais chez les secondes, dont la plupart sont d'origine tropicale (maïs, sorgho, mil, canne à sucre, etc.), elle est déjà presque maximale pour le taux actuel de ce gaz et ne croît quasiment plus au-delà (fig. 2).

Des preuves paléontologiques attestent de l'existence des plantes en C_4 à la fin de l'ère tertiaire[6] ; elles étaient alors adaptées à des concentrations de CO_2 un tiers plus faibles qu'aujourd'hui (200 µmol/mol, soit 0,02 %). Surtout présent chez les graminées tropicales, le caractère C_4 a évolué également chez d'autres plantes telles que les chénopodiacées (soudes, salicornes, etc.) vivant dans des milieux secs ou salés. Il n'existe cependant pas d'arbres en C_4. En raison de la concentration de CO_2 qui s'établit dans les cellules les plus internes de la feuille (voir l'encadré 1), les plantes en C_4 peuvent fermer près de deux fois plus leurs stomates que les plantes en C_3 pour un même taux de CO_2 fixé. Cela leur permet de doubler l'efficience d'utilisation de l'eau (EUE). Mais une augmentation du taux de CO_2 devrait réduire la différence de l'EUE entre plantes en C_3 et en C_4 : pour un doublement de ce taux, l'EUE augmenterait de 70 % chez les premières et de 35 % chez les secondes [7].

La quantité de sels minéraux disponibles dans le sol est le troisième facteur important qui influence la fixation du CO_2 par les plantes. Le manque de certains sels minéraux, notamment le phosphore et le potassium, tend à limiter la croissance végétale et l'action stimulante du CO_2, bien que R.J. Norby et ses collaborateurs, à Oak Ridge (Etats-Unis), aient retrouvé, en 1986, cet effet positif du CO_2, même à de faibles concentrations de minéraux, chez un chêne (*Quercus alba*)[8].

Dans le cas de l'azote, il y a davantage de consensus. Cet élément permet un petit effet positif du CO_2 sur la photosynthèse, même quand il est peu présent dans le milieu. Dans ces conditions, il y a accumulation d'amidon[9], mais également diminution de la quantité de l'enzyme catalysant la fixation du CO_2 (la Rubisco), qui contient jusqu'à 50 % de l'azote des feuilles. Inversement, diverses expériences ont montré que les tissus foliaires contiennent moins d'azote lorsque les plantes ont grandi en présence d'un taux élevé de CO_2 que lorsqu'elles ont été cultivées avec un taux faible de CO_2[10,11].

L'augmentation de la concentration de CO_2 depuis deux cents ans (de 285 à 350 µmol/mol) pourrait donc avoir eu un effet positif sur le rapport carbone/azote (C/N) des plantes. En 1990, J. Peñuelas et R. Matamala, à Barcelone, ont de fait trouvé une concentration d'azote nettement plus élevée dans des plantes provenant d'herbiers vieux de deux cents ans que chez des végétaux actuels des mêmes espèces et ayant connu les mêmes conditions de croissance[12]. Cette observation intéressante prouve que les résultats obtenus par maintes équipes, en chambres de croissance artificielle, peuvent être extrapolés à la végétation naturelle. Cette modification du rapport carbone/azote pourrait avoir des conséquences que l'on mesure encore mal, entre autres une baisse de qualité des aliments pour les animaux herbivores et l'homme. De plus, selon l'équipe de M.M. Coûteaux et M. Mousseau, au Muséum de Brunoy et à l'université d'Orsay, elle pourrait réduire la dé-

suite page 603

Les grandes découvertes ne sont pas le fruit du hasard ... l'équipement d'un laboratoire de recherche non plus!

Pour être toujours plus performant

Pour mieux s'adapter au marché

OSI se transforme

Et emménage à St Quentin-en-Yvelines.

Nouvelle adresse à partir de fin Avril 92 :
BP 124, 78321 Maurepas Cedex - Tél : (1) 30 13 24 00 - Fax : (1) 30 13 24 24

L'univers des laboratoires est en évolution permanente. Les découvertes s'accélèrent et les besoins se transforment : pour être toujours plus performant, il faut intégrer plus vite les innovations.
Depuis 60 ans, OSI maintient cet équilibre entre les exigences légitimes des laboratoires et les impératifs d'une distribution efficace par un dialogue permanent avec ses clients. Le déménagement d'OSI est dans la continuité de cet engagement : des entrepôts équipés de moyens de stockage, de manutention et d'emballage ultra-modernes, des bureaux dotés des tous derniers moyens de communication (PABX avec SDA, RNIS, précablage...), une organisation remaniée pour encore plus d'efficacité.
Mais c'est surtout par l'implication de ses femmes et de ses hommes que OSI tiendra l'engagement d'un service de qualité.
Comme une chenille se transforme pour nous offrir les couleurs du papillon, OSI a changé pour un cadre plus performant, avec la ferme détermination de fournir les prestations que méritent les laboratoires d'aujourd'hui.

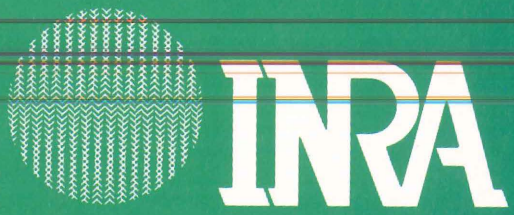
SERVICE LECTEUR N° 15

141, rue de Javel - 75739 Paris Cedex 15 - Tél : (1) 45 54 97 31 - Fax : (1) 45 54 26 28

OSI
Quand la Science aime la Vie

ANTARCTIC

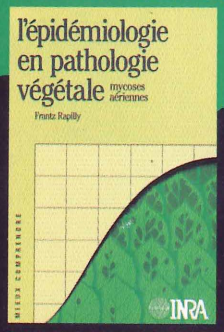
1992
Envoi de catalogues
sur demande



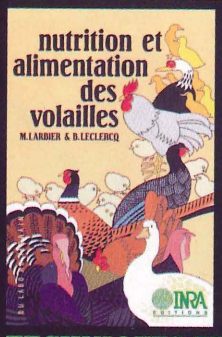
INRA EDITIONS

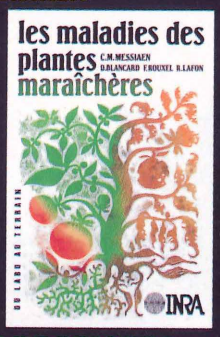
Institut National de la Recherche Agronomique
Route de St-Cyr - 78026 Versailles Cedex

MIEUX COMPRENDRE

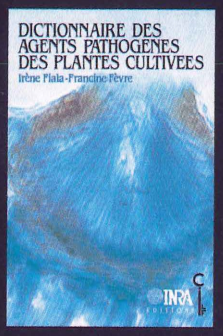


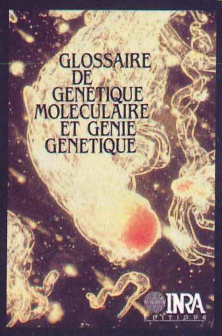
DU LABO AU TERRAIN

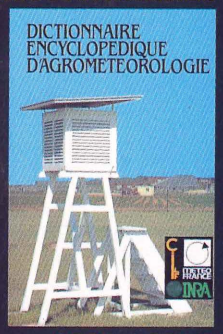




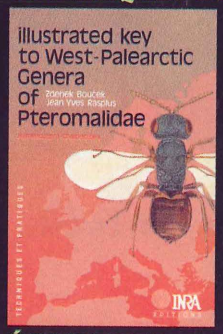
DICTIONNAIRES

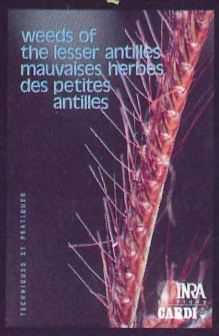


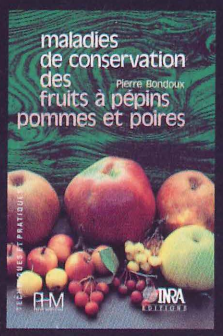




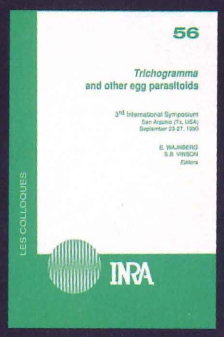
TECHNIQUES ET PRATIQUES

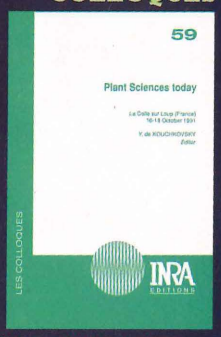




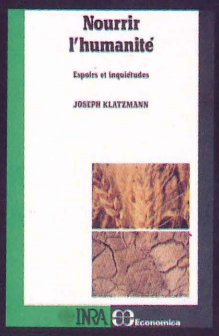


COLLOQUES

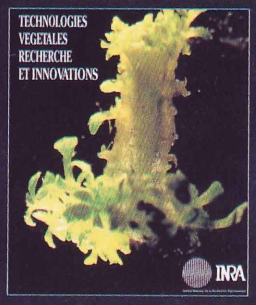


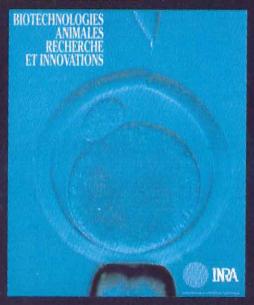


ÉCONOMIE

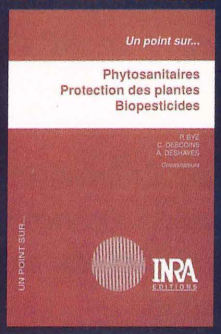


DOSSIERS DOCUMENTAIRES

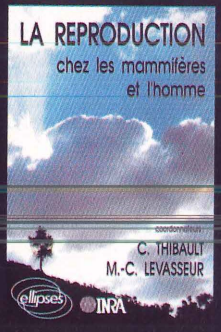


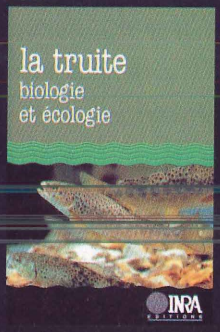


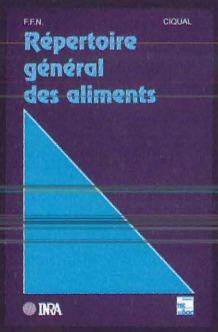
UN POINT SUR...

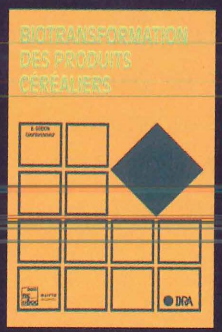


HORS COLLECTION

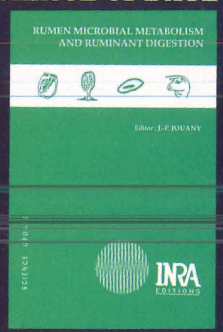








SCIENCE UPDATE



JOUVE — PARIS

SERVICE LECTEUR N° 16

suite de la page 600

composition de la matière organique de la litière par les micro-organismes et perturber la faune du sol[13], et de ce fait altérer la capacité du sol à stocker le carbone et modifier sa fertilité.

Une dernière question essentielle pour l'étude de l'effet de serre est de savoir comment la transpiration de la voûte de la végétation (la canopée), en contact direct avec l'atmosphère et donc fournisseur important de vapeur d'eau, est affectée par le CO_2, quand les substances minérales sont en quantités limitantes, comme souvent dans les conditions naturelles. G.M. Lenssen, de l'université de Wageningen, aux Pays-Bas, a montré à partir d'une étude sur le blé en 1986, que la réduction de la transpiration liée à un taux de CO_2 plus élevé (fermeture de stomates) existait encore dans des conditions où le phosphore était presque absent. Ce gain en eau serait plus important chez les arbres que pour les plantes herbacées, du fait de leur plus grande « rugosité » à l'air et de l'efficacité de leurs échanges avec l'atmosphère.

Que faut-il donc attendre de la croissance du taux de CO_2 atmosphérique ? Lorsque l'on cultive des plantes en atmosphère enrichie en CO_2 sur une longue période, c'est-à-dire pendant plus d'un mois, ou plus d'une saison pour les plantes pérennes, diverses adaptations, à la fois négatives et positives, peuvent être observées. L'intensité de la photosynthèse par unité de surface foliaire est souvent plus faible chez les plantes adaptées à de fortes concentrations de CO_2 — qui ont commencé et accompli leur croissance dans un air enrichi en CO_2 — que chez des plantes non adaptées placées dans des conditions identiques. Mais le contraire a aussi été trouvé : W.J. Campbell, L.H. Allen et leurs collègues, à Gainesville (Floride), ont obtenu un effet positif sur la croissance du soja adapté à un taux double de CO_2[14,15].

Lors d'une étude expérimentale de quatre ans, durant laquelle la végétation d'un marais salant de la baie de Chesapeake, près de Washington, a été exposée à un taux élevé de CO_2, W.J. Arp et B.G. Drake, du Smithsonian Institute, n'ont quant à eux trouvé aucun déclin du niveau de photosynthèse (augmenté par rapport à la normale) et de l'efficience d'utilisation de l'eau chez un jonc (*Scirpus olneyi*)[16].

Récemment, W.J. Arp a montré qu'une partie de ces résultats contradictoires pouvait être expliquée par des différences de la taille des pots utilisés pour les cultures expérimentales. L'adaptation négative constatée par certains chercheurs, tendant à la baisse de croissance, était associée à une culture dans des pots de petites dimensions. On peut donc penser que la limitation de la croissance des racines est un facteur majeur de restriction de la réponse positive initiale à l'augmentation du CO_2. Cette interprétation concorde avec une observation faite en 1990 par M. Mousseau et B. Saugier, à l'université d'Orsay, qui ont trouvé que des châtaigniers, en présence d'un taux doublé de CO_2, étendent leur système racinaire plutôt que leurs parties aériennes[17]. De même, un stimulus de CO_2 peut conduire les plantes cultivées en champ à mieux explorer le sol, si bien que l'absorption par les racines des sels minéraux augmente alors même que leur quantité est faible. En fait, il est probable que, chez maintes espèces, les feuilles tendent à maintenir une photosynthèse élevée lorsque le taux de

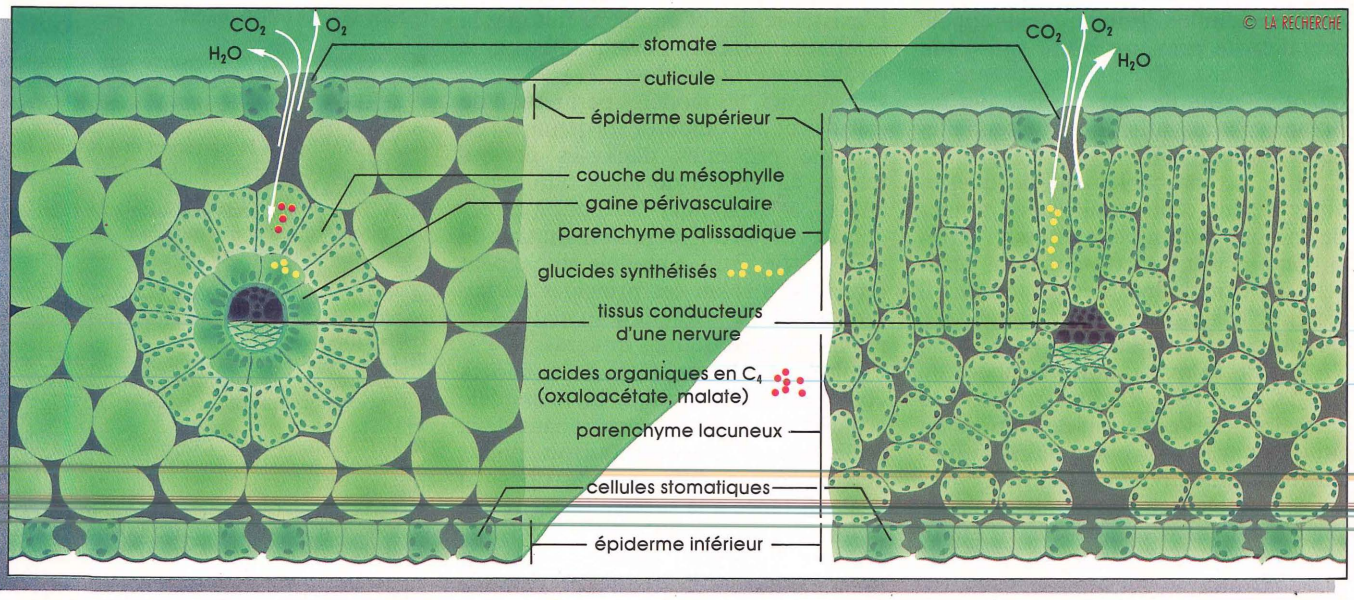
(14). R. Valle *et al.*, *Crop Sci.*, *25*, 333, 1985.
(15) W.J. Campbell *et al.*, *Plant Physiol.*, *88*, 1310, 1988.
(16) W.J. Arp, *Plant, Cell and Environment*, *8*, 869, 1991.
(17) M. Mousseau et B. Saugier, *Proc. EEC Symposium*, San Miniato, 1990.
(18) B. Acock *et al.*, *Agron. Abstr.*, *79*, 99, 1987.
(19) J. Goudriaan, *in* R. Rabbinge *et al.* (eds), *Theoretical production ecology : reflections and prospects*, Pudoc, Wageningen, 1990.
(20) J. Goudriaan et P. Ketner, *Climatic Change*, *6*, 167, 1984.
(21) G. Esser, *Tellus*, *39B*, 245, 1987.
(22) R.A. Houghton, *Climatic Change*, *19*, 99, 1991.
(23) F.M. Brouwer *et al.* (eds), *Land Use changes in Europe*, Kluwer Academic Pub., 1991.
(24) B. A. Kimball, *Agron. J.*, *75*, 779, 1983.
(25) J. Goudriaan *et al.*, *in* W. Day et R.K. Atkin (eds), *Wheat growth and Modelling*, NATO ASI Series, serie A : Life Science, vol. 86, Plenum Press, 1985.

Du C_3 ou du C_4 ?

Chez les espèces en C_3, les premières molécules formées lors de la photosynthèse possèdent trois atomes de carbone (acide 3-phosphoglycérique) (voir « Les photosynthèses des plantes » dans *La Recherche* d'avril 1984). L'enzyme qui catalyse la fixation du CO_2, la Rubisco (ribulose 1,5-biphosphate carboxylase oxygénase), facilite également la fixation d'oxygène. Celle-ci produit une oxydation indésirable aboutissant à la destruction du carbone réduit, c'est-à-dire des molécules glucidiques obtenues grâce à la fixation du CO_2. Comme la libération de CO_2 qui en résulte n'est observée qu'immédiatement après une illumination, ce processus est nommé photorespiration. Puisque le CO_2 et l'oxygène entrent en compétition pour le même site de l'enzyme, le rapport entre photosynthèse et photorespiration, donc la quantité de carbone fixé par les plantes, est proportionnel au rapport entre CO_2 et O_2. La photorespiration est donc inhibée, voire supprimée, par un taux élevé de CO_2.

Les plantes en C_4 sont appelées ainsi car les premiers produits de la fixation du CO_2 sont des molécules à quatre atomes de carbone (acide oxaloacétique, acide malique, etc.). Un substrat différent du processus en C_3 (le phosphoénolpyruvate, PEP) est utilisé comme accepteur primaire du CO_2. La fixation du CO_2 a lieu, grâce à une enzyme supplémentaire, la PEP-carboxylase, dans les cellules du parenchyme chlorophyllien des feuilles (mésophylle). Puis le CO_2 fixé est transporté sous la forme de ces acides organiques en C_4 vers des cellules plus internes, les cellules de la gaine périvasculaire, située juste autour des nervures (voir la figure). A cet endroit, les molécules organiques sont décarboxylées, le CO_2 est libéré et le processus en C_3 commence. Mais cette fois, c'est avec une forte concentration de CO_2.

1



CO_2 s'élève. Cela est particulièrement vrai pour les légumineuses (luzerne, soja, etc.), qui possèdent sur leur système racinaire des nodules contenant des bactéries symbiotes aptes à capter l'azote de l'air. La réponse de croissance de ces plantes au CO_2 tend à être particulièrement forte, car elles ne sont jamais limitées en azote[18].

Pour mieux mesurer et simuler l'effet positif du CO_2 sur la productivité végétale, et tenir compte de l'ensemble des facteurs impliqués, des modèles informatiques ont été mis au point. Ces modèles tentent également d'extrapoler les résultats obtenus à l'échelle d'une parcelle expérimentale à celle d'un écosystème ou d'une région (voir l'encadré 2). Passer à une échelle globale exige de quantifier les différents types de flux de carbone de la biosphère. L'influx primaire est appelé productivité primaire brute (ppb) (en Pg de C/an). Celle-ci représente la quantité brute de carbone fixé par les organes photosynthétiques (essentiellement les feuilles).

Ce flux est probablement de quatre-vingt à deux cents milliards de tonnes de carbone par an pour toute la Terre, si l'on en croit les extrapolations réalisées à partir de mesures de terrain. Il est difficile à estimer, car la moitié de ce flux quitte très rapidement les plantes, du fait de la respiration qui libère du CO_2. Ce qui reste de cette productivité primaire après ce retrait de matière est utilisé pour la croissance. C'est la productivité primaire nette (ppn). Ce flux est disponible pour les animaux phytophages ou les décomposeurs (hétérotrophes). Il est estimé, par la même méthode que précédemment, à une valeur de quarante à soixante milliards de tonnes de carbone par an. De plus, de nombreux écosystèmes ne sont pas stables ; ils accumulent de la matière sèche pendant quelques années, puis sont détruits par le feu. Celui-ci est en effet un processus naturel dans de nombreux écosystèmes ; il est nécessaire à la régénération de la forêt et à l'établissement de certaines espèces héliophiles (aimant la lumière).

Chaque année, des milliers de feux se produisent dans le monde. Ils entraînent au total un flux de carbone de l'ordre de quatre à sept milliards de tonnes de carbone par an, que l'on peut donc retrancher de la productivité nette. A l'échelle terrestre, pour qu'un équilibre s'instaure, ce flux doit être compensé par la somme des flux inverses dus à la photosynthèse dans les écosystèmes terrestres non perturbés. L'existence de cet équilibre fait que la biosphère terrestre devient une source ou un puits de carbone.

Par ailleurs, les modèles permettent de calculer et de comparer les quantités de carbone présentes dans les écosystèmes, au niveau de leurs différentes strates, et de simuler l'évolution de ces densités avec l'augmentation du taux de CO_2[19] (fig. 3). Un modèle global peut être réalisé selon ces principes en faisant varier la résolution spatiale et le nombre d'écosystèmes intégrés[20]. Par exemple, G. Esser, alors à Osnabrück en Allemagne, a fabriqué un tel modèle à partir d'un réseau comprenant deux mille quatre cent trente-trois points géographiques différents distribués à égale distance à la surface terrestre[21].

Selon mes propres calculs[2], le taux de carbone libéré par la déforestation est de 1,7 milliard de tonnes de carbone par an, en incluant les pertes de carbone du sol (matière organique, humus). Ce chiffre concorde avec une récente estimation de R.A. Houghton, à Woods Hole aux Etats-Unis[22]. Cependant, certains facteurs, tels la lenteur de la décomposition du carbone du sol et les reboisements dans les zones tempérées du monde[23], réduisent ce taux à près de 0,6 milliard de tonnes de carbone par an pour l'ensemble de la planète. De plus, le taux net de carbone libéré par la déforestation est contrecarré par le flux de gaz carbonique fixé par les végétaux (1,1 milliard de tonnes de carbone par an, soit environ 20 % des émissions totales de CO_2), si bien que la biosphère terrestre dans son ensemble fixe en valeur nette 0,5 milliard de tonnes de carbone par an (soit 1,1 Pg — 0,6 Pg)[2]. Le modèle d'Esser et celui de l'Australien R.M. Gifford aboutissent à des résultats similaires. Cette fixation nette représente donc environ 10 % du taux de carbone d'origine fossile émis, ce qui n'est pas négligeable. La biosphère terrestre agit donc bien à la fois en tant que source de carbone et en tant que piège à carbone, même si elle ne constitue pas un réservoir aussi grand que l'océan. Ces données soulignent combien la lutte contre la déforestation et les efforts, encore plus difficiles, de reforestation sont cruciaux, si l'on veut limiter l'accentuation de l'effet de serre et ses conséquences. Si l'on admet que la consommation de combustibles fossiles augmente d'environ 20 % tous les dix ans, on peut penser que la végétation nous donne, en quelque sorte, un sursis d'une durée équivalente. Mais cela ne suffira évidemment pas ; des mesures de plus grande ampleur seront indispensables (voir l'article de Michael Grubb dans ce numéro). ■

Modéliser la « fertilisation » des écosystèmes — 2

Comme l'Américain B.A. Kimball, du Water Conservation Laboratory à Phoenix (Arizona), l'a montré en 1983[24], les réponses d'une simple feuille au CO_2 peuvent être reportées au niveau d'une culture. Un doublement du taux de CO_2 conduirait à une augmentation moyenne du taux de matière sèche de 40 % chez les plantes en C_3 et de 15 % chez les cultures en C_4.

Une réponse globale semblable pour les plantes en C_3 a été simulée par un modèle fondé sur des études physiologiques, que nous avons testé à Wageningen[25]. Ce modèle a montré que la réponse des plantes en termes de production de carbone (Y), pour un taux C de CO_2, pouvait être décrite par une réponse logarithmique au CO_2 ambiant : $Y = Y_o [1 + \beta \ln (C/C_o)]$ (Y_o étant la production de référence à une concentration C_o de CO_2, le facteur β valant 0,5 quand C_o = 0,03 %). Cette équation est seulement indicative et n'a pas de signification physiologique ; mais elle est très utile pour résumer les résultats des observations et des simulations. Selon que le gain de carbone est réinvesti dans la production végétale ou stocké dans des organes de réserves, comme les tubercules, le facteur de réponse β du poids sec des cultures varie de 0,5 à 0,7. Il n'y a pas de raison de supposer que ce stimulus n'intervienne pas dans la nature. Bien qu'il n'y ait aucune preuve directe que l'effet de l'enrichissement en CO_2 puisse être extrapolé aux grands écosystèmes forestiers du monde, on peut faire l'hypothèse d'une réponse positive de tous les végétaux. Dans un modèle du cycle global du carbone, la valeur du facteur β, liée à la fertilisation par le CO_2, a été fixée à 0,45 pour tous les écosystèmes. Cette valeur est une extrapolation audacieuse, car nous n'avons aucune preuve qu'elle est valable à l'échelle d'un écosystème ; mais elle produit des résultats concordant avec les mesures de l'augmentation du taux de CO_2 dans l'atmosphère[19].

POUR EN SAVOIR PLUS

■ « Réponse des organismes aux modifications de l'atmosphère et du climat, » *Bulletin de la Société d'Ecophysiologie*, tome XV, fasc. 2, déc. 1990.

■ J.S. Amthor, « Respiration in a future, higher-CO_2 world », *Plant, Cell and Environment, 14,* 13, 1991.

■ W.J. Arp, « Effects of source-sink relations on photosynthetic acclimation to elevated CO_2 », *Plant, Cell and Environment, 14 (8),* 869, 1991.

■ S.B. Idso, *Carbon dioxide and Global change : Earth in transition,* IBR Press ; Tempe, Etats-Unis, 1989.

■ B.A. Kimball, « Carbon dioxide and agricultural yield : an assemblage and analysis of 430 prior observations », *Agron. J., 75,* 779, 1983.

■ E.R. Lemon (ed), *CO_2 and plants ;* AAAS Selected Symposium N° 84, Westview Press, Boulder, 1983.

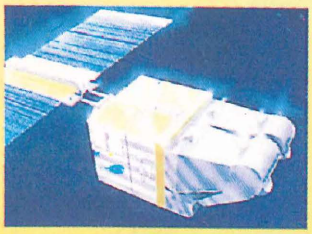
■ M.L. Parry, *Climate change and world agriculture,* Earthscan Pub. Ltd. London, 1990.

■ B.R. Strain et J.D. Cure, *Direct effects of increasing carbon dioxide on vegetation,* U.S. Dept of Energy, DOE/ER-0238, Washington D.C., 1985.

UNE IMAGE FANTASTIQUE DE VOTRE REGION

Une image Spot pour voir autrement la région où vous habitez, le "coin" qui vous est cher. Fleuves, plaines, montagnes, villes, tout y est...

Poster format total 50 x 60 cm. Impression couleurs sur papier 250 g. Pelliculage 1 face. Livraison standard en tube carton. 130 F.



Les satellites Spot

Le programme SPOT est le plus avancé à ce jour des programmes civils d'observation de la Terre. De nouvelles vues sont disponibles en permanence.

Pour tous renseignements :
Tél. (16) 50 92 94 46
Minitel : 3615 code CNESPACE (rubrique IMAGES)

Autres vues (hors carte) :

101 New-York
102 Bahamas
104 San Francisco
105 Londres
107 Rome
108 Bonn, Cologne
109 Madrid
111 Copenhague
112 Athènes
113 Amsterdam
114 Dublin
115 Lisbonne
116 Berlin
203 Hong Kong

Les carrés numérotés délimitent approximativement les vues disponibles

NOUVEAU
PARIS VILLE N° 66

SCIENCES-IMAGES, Editeur pour Spot Image

Cochez la case de votre choix

☐ 1	☐ 2	☐ 3	☐ 4	☐ 5	☐ 6	☐ 7	☐ 8	☐ 9	☐ 10
☐ 11	☐ 12	☐ 13	☐ 14	☐ 15	☐ 16	☐ 17	☐ 18	☐ 19	☐ 20
☐ 21	☐ 22	☐ 23	☐ 24	☐ 25	☐ 26	☐ 27	☐ 28	☐ 29	☐ 30
☐ 31	☐ 32	☐ 33	☐ 34	☐ 35	☐ 36	☐ 37	☐ 38	☐ 39	☐ 40
☐ 41	☐ 42	☐ 43	☐ 44	☐ 45	☐ 46	☐ 47	☐ 48	☐ 49	☐ 50
☐ 51	☐ 52	☐ 53	☐ 54	☐ 55	☐ 56	☐ 57	☐ 58	☐ 59	☐ 60
☐ 61	☐ 62	☐ 63	☐ 64	☐ 65	☐ 66	☐ 67	☐ 68	☐ 69	☐ 70
☐ 101	☐ 102	☐ 104	☐ 105	☐ 107	☐ 108	☐ 109	☐ 111	☐ 112	☐ 113
☐ 114	☐ 115	☐ 116	☐ 203						

OUI, JE COMMANDE :

Bon de commande à renvoyer avec votre règlement à : Sciences -images, Editeur pour Spot Image, B.P. 220 74105 Annemasse Cedex

❑ Adressez-moi le(s) poster(s) dont je coche la case correspondante ci-contre.

❑ Tube(s) à : 130 F ❑ Support(s) à : 275 F ❑ Cadre(s) à : 430 F
+ Forfait expédition : 25 F*. Soit au total : _____ F

❑ Je joins mon règlement par chèque bancaire ou postal à l'ordre de SCIENCES-IMAGES.

❑ M ❑ Mme ❑ Mlle *(Ecrire en majuscules SVP)*

LR 05

Nom _____ Prénom _____

N° _____ Rue _____

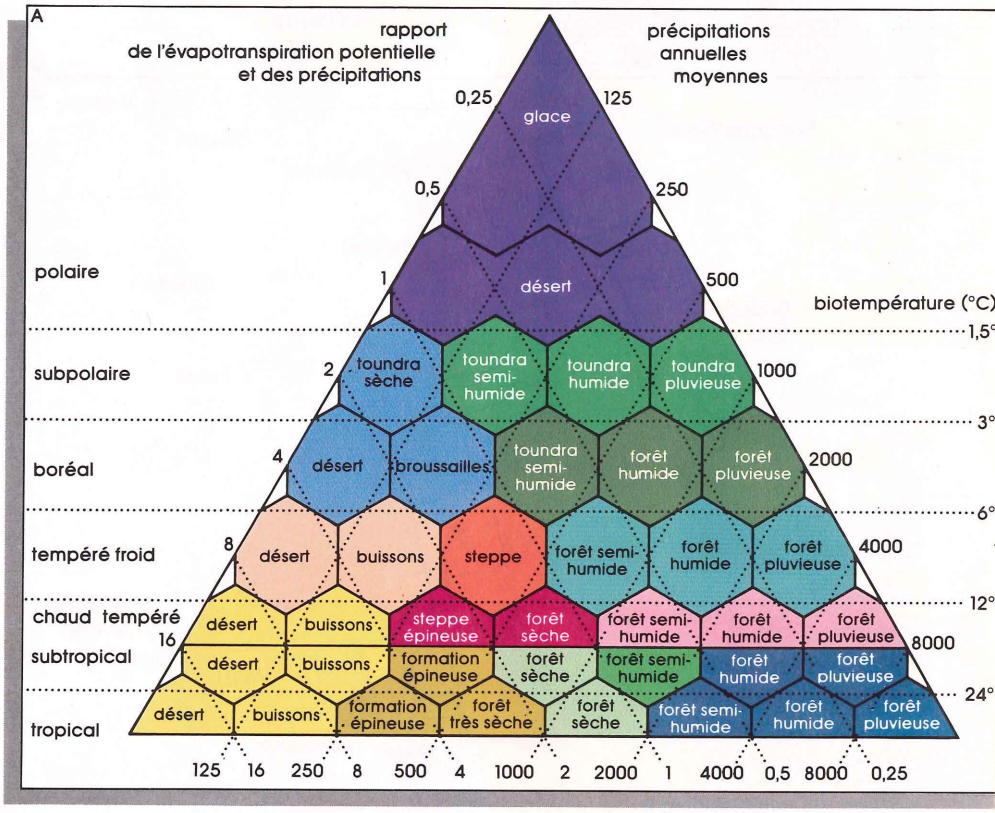
Code postal _____ Ville _____

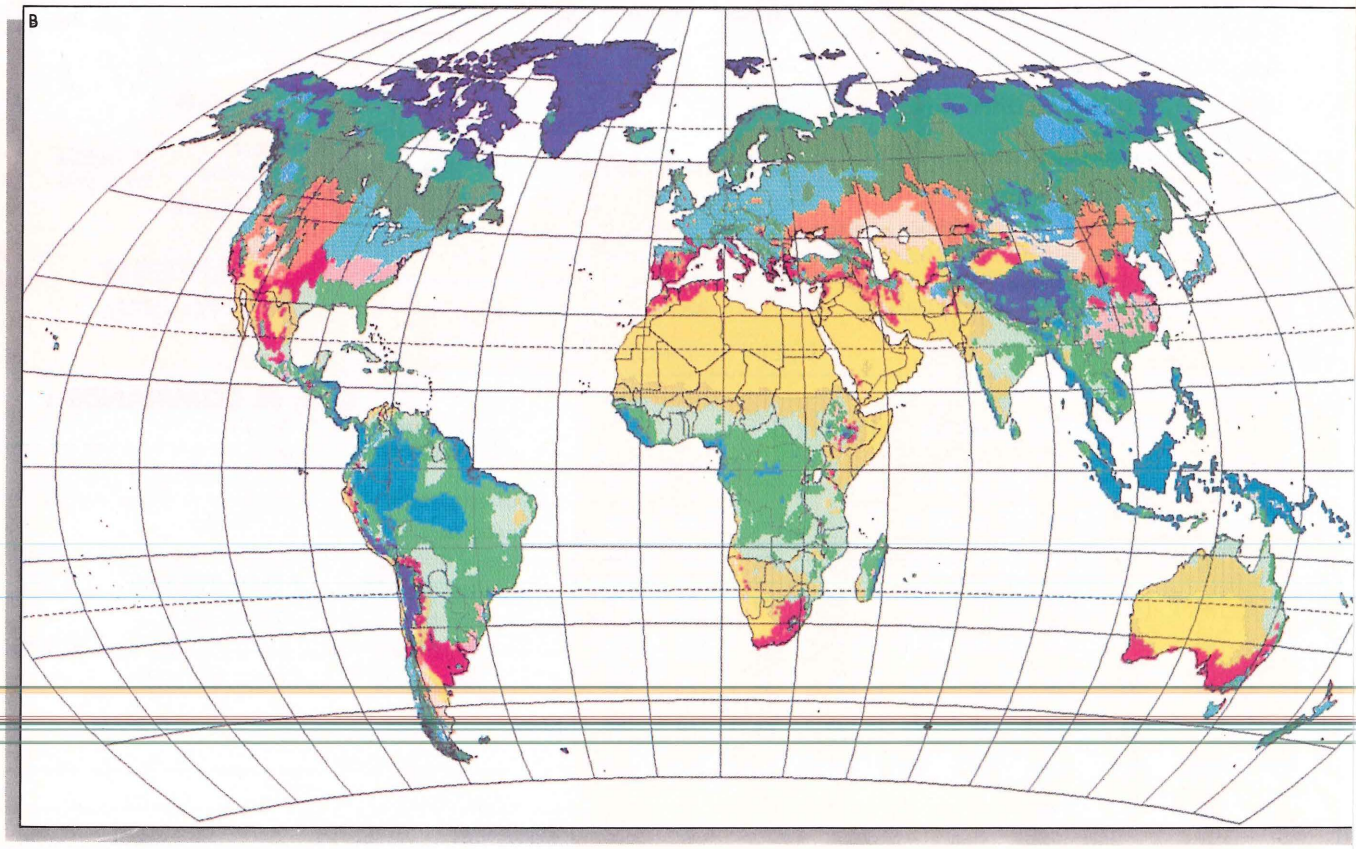
* Prix TTC pour la France - HT frais d'exportation compris pour le CEE - Autres destinations, nous consulter.

LE RÉCHAUFFEMEN

JAN GOUDRIAAN

LA VÉGÉTATION ET L'AGRICULTURE RISQUENT-ELLES DE SOUFFRIR DU RÉCHAUFFEMENT CLIMATIQUE, S'IL SE PRODUISAIT ? MALHEUREUSEMENT, LES ÉLÉMENTS DE RÉPONSE SONT ENCORE PEU NOMBREUX. JAN GOUDRIAAN PRÉSENTE ICI LES PLUS SIGNIFICATIFS.





ET LA VÉGÉTATION

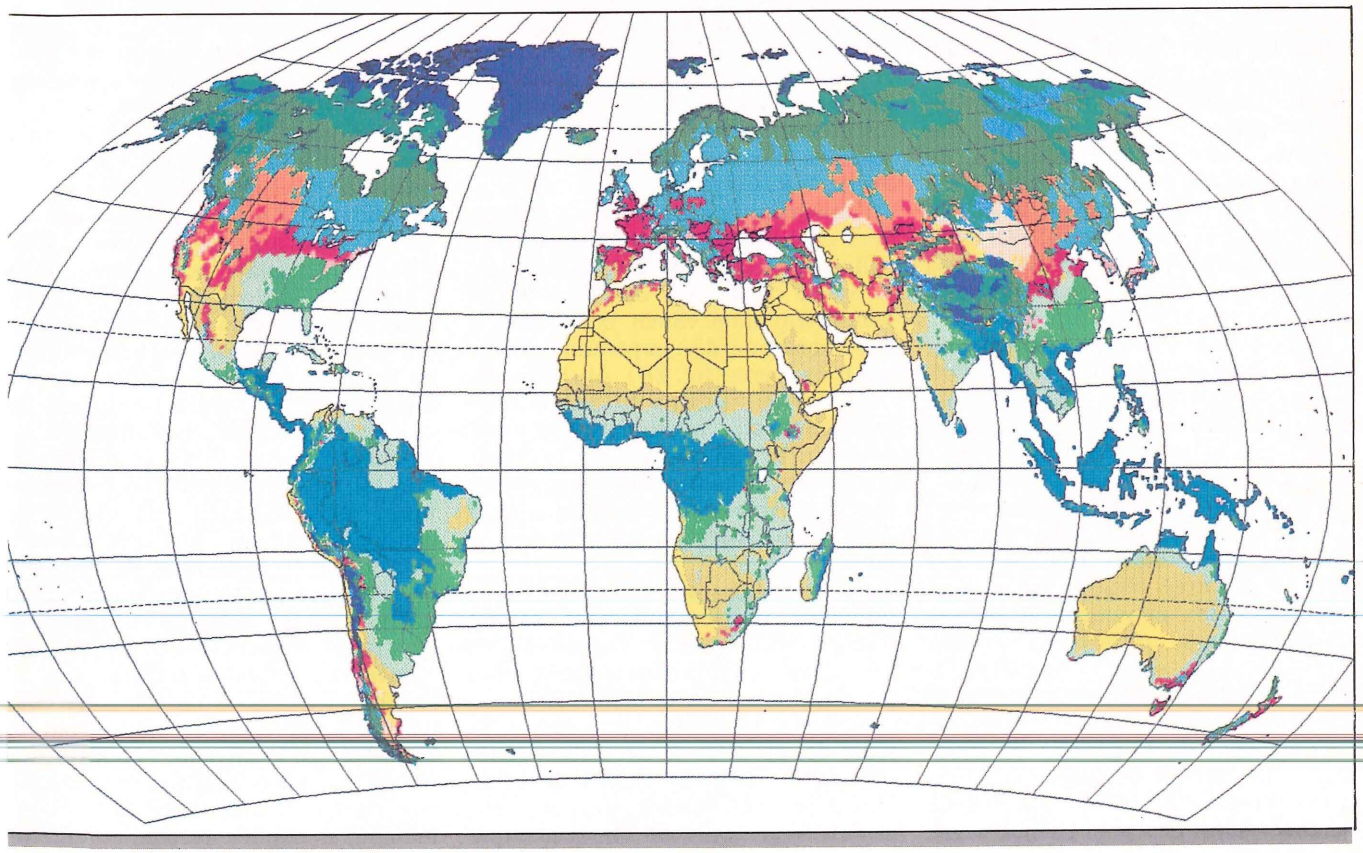
L'effet de serre, induit par la croissance des taux de CO_2 atmosphérique et d'autres gaz, modifiera probablement le climat des prochaines décennies. Mais l'intensité de ces changements demeure, pour une grande part, inconnue. Ainsi, les estimations faites en 1990 par le groupe d'experts intergouvernemental pour l'étude du changement climatique (Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC[1]) d'une élévation de température terrestre de 1,5 à 4,5 °C pour un doublement de la concentration de CO_2 constituent une représentation raisonnable de la diversité des opinions parmi les scientifiques.

Un climat plus chaud aura évidemment de grandes conséquences sur la distribution de la végétation et de l'agriculture sur la Terre[2]. En effet, la température terrestre influence directement les végétaux en agissant sur leur métabolisme. En outre, le changement de climat peut modifier l'évapotranspiration, c'est-à-dire la quantité d'eau évaporée par le sol et les végétaux, et donc la quantité d'eau disponible.

Une manière classique de représenter les relations globales entre végétation et climat est le diagramme établi par l'Américain L.R. Holdridge en 1967[3]. Ce diagramme illustre les corrélations existant entre le type de végétation (toundra, forêt tempérée, etc.), la température du milieu et le bilan en eau disponible, c'est-à-dire le rapport entre les précipitations et l'évapotranspiration potentielle (fig. 1A). Il permet ainsi de dessiner une carte mondiale des types de végétation en fonction du climat (fig. 1B). De plus, les effets des changements climatiques peuvent être clairement visualisés. C'est, par exemple, ce qu'ont réalisé l'Américain R.A. Monserud et le Néerlandais R. Leemans en 1991[4] (fig. 1C).

Comme la température de l'environnement influence le métabolisme végétal, les cultures ont besoin d'une certaine quantité de chaleur, variable selon l'espèce, pour atteindre les stades de croissance tels que la floraison et la maturation des fruits. Cette quantité de chaleur correspond à la température située au dessus d'un seuil minimal, à partir duquel le développement des cultures est à peu près proportionnel à la température. Cela signifie que, pour une espèce donnée, la quantité de chaleur

Figure 1. Les relations entre la végétation, les précipitations et la température, qui pourraient être modifiées par l'effet de serre, sont classiquement représentées par le diagramme de Holdridge, qui permet de définir différentes zones de vie, du désert chaud et aride au désert de glace et à la forêt tropicale humide (A). Dans ce diagramme triangulaire, la biotempérature, c'est-à-dire la température moyenne pendant la période de croissance, diminue du bas vers le haut ; l'humidité efficace disponible pour les plantes diminue avec le rapport entre l'évapotranspiration potentielle et les précipitations annuelles moyennes, ici du sommet vers le côté inférieur gauche. Les précipitations, au contraire, augmentent du sommet vers le côté inférieur droit. Il s'agit ici d'un système logarithmique. A partir de ces indicateurs climatiques, il est possible d'établir des cartes de répartition des différents types de végétation. L'une (B), qui est la simple projection cartographique du diagramme, peut servir, en la comparant à la distribution réelle de la végétation, à mesurer le rôle exact des précipitations et de la température sur la végétation terrestre. L'autre (C) résulte d'une interprétation, faite par les chercheurs américain et néerlandais R.A. Monserud et R. Leemans [4] en 1991, des conséquences climatiques d'un doublement du taux atmosphérique de gaz carbonique selon le modèle de Holdridge.



JAN GOUDRIAAN est chercheur au département d'écologie théorique de l'université de Wageningen, aux Pays-Bas.

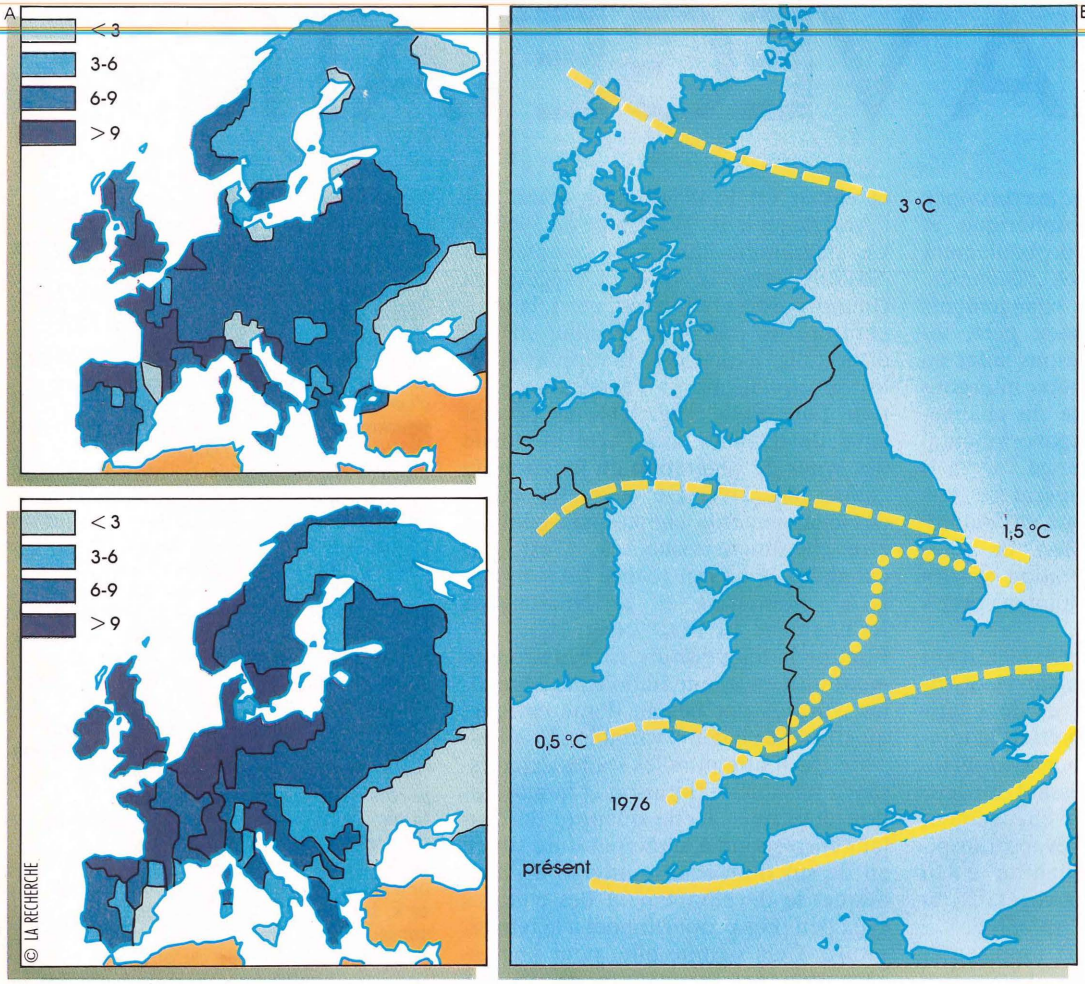


Figure 2. Différents modèles permettent d'esquisser les changements de la période de croissance des végétaux sous l'effet d'un réchauffement dû à un doublement du taux de gaz carbonique de l'atmosphère. En A, le modèle élaboré par l'Office météorologique de Grande-Bretagne (scénario UKMO) considère le nombre de mois dont la température moyenne est au dessus de 5 °C et les précipitations dépassent la moitié de l'évapotranspiration. On peut voir qu'une période de croissance supérieure à neuf mois, actuellement réservée à la partie occidentale de l'Europe, glisserait vers le nord et vers l'est pour atteindre des régions à climat plus continental. En B est présentée la limite nord de culture du maïs à grains pour la Grande-Bretagne selon trois augmentations différentes de température. (A, d'après F. Brouwer ; B, d'après M.L. Parry, 1989)

accumulée (exprimée en degrés-jours), soit la somme des températures journalières dépassant ce seuil, est une bonne mesure du taux de croissance atteint. Aussi, les études agronomiques utilisent souvent cette mesure. Par exemple, les variétés précoces de pomme de terre ont besoin de 1 250 degrés-jours (°CJ) au dessus de 2 °C[5] tandis que le riz demande 545 °CJ entre sa transplantation et sa floraison, mais au dessus d'un seuil beaucoup plus élevé, de 11 °C[6].

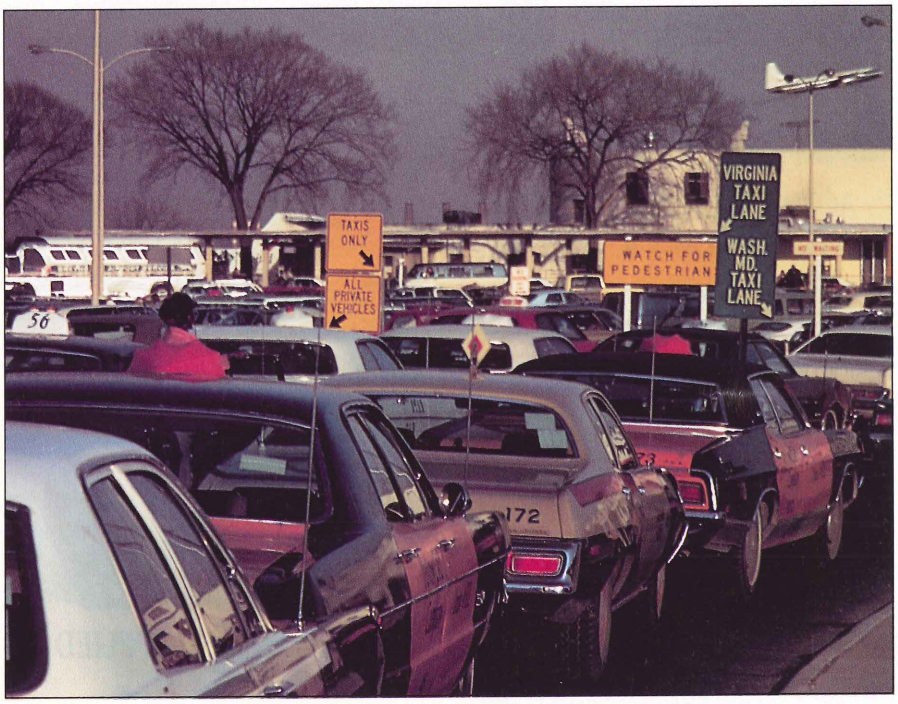
Ce type d'études peut être étendu à un niveau géographique plus détaillé. Différents modèles climatiques ont simulé la variation de la période de croissance sous l'effet d'un doublement du taux de CO_2 atmosphérique[7]. Tous obtiennent un allongement de cette période pour toutes les régions de l'Europe, sauf les méridionales (fig. 2A). Par ailleurs, d'autres projections se sont intéressées aux conséquences de ces variations pour différentes espèces végétales. Ainsi, selon M.L. Parry, aujourd'hui à l'université d'Oxford, la limite nord de culture du maïs, du fait de l'allongement de la période de croissance, devrait se déplacer d'environ trois cents kilomètres vers le nord dans les zones maritimes pour chaque degré de température en plus, et s'élever en altitude de cent cinquante mètres[2]. Dans les zones continentales centrales, la période de croissance reste plus brève que dans les zones littorales, où les hivers cléments permettent davantage son allongement. De ce fait, M.L. Parry, T.R. Carter et J.H. Porter, alors à l'université de Birmingham, ont suggéré en 1989 que la limite nord de la culture du maïs atteindrait le milieu de la Suède ou le nord de l'Ecosse, qui bénéficient d'un climat océanique, si l'augmentation de température dépassait trois degrés (fig. 2B). Au contraire, dans l'est de l'Europe ou dans le Midwest américain, aux climats plus continentaux, le mouvement de la limite supérieure du maïs ne dépasserait pas cent cinquante kilomètres vers le nord pour chaque degré de température en plus[8,9].

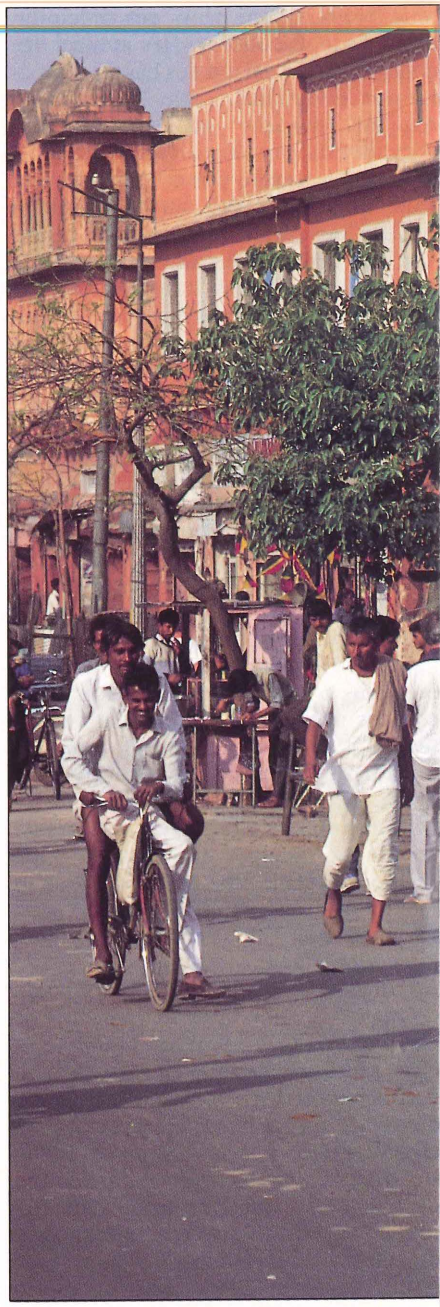
Dans les régions méditerranéennes, le problème du réchauffement devrait être beaucoup plus préoccupant. Les prévisions climatologiques sont encore très incertaines sur le plan régional, à cause de la résolution spatiale insuffisante des modèles de circulation générale de l'atmosphère (voir l'article de H. Le Treut et R. Kandel dans ce numéro). Néanmoins, on soupçonne que l'anticyclone estival méditerranéen pourrait se déplacer vers le nord. Dans ce cas, les précipitations estivales diminueraient dans la zone méditerranéenne. Mais d'un autre côté, les précipitations annuelles et l'évapotranspiration potentielle sont positivement corrélées à la chaleur. En effet, si réchauffement il y a, la mer comme l'air verront leurs températures augmenter. Puisque l'air chaud peut contenir plus d'humidité, la circulation hydrologique globale augmentera ; les conditions hydriques ne changeront pas beaucoup et, du point de vue de la végétation, certainement pas pendant la période de croissance. Bien sûr, durant une période chaude de courte durée, l'évaporation est plus grande que les précipitations, mais ce serait une erreur de considérer un été sec, par exemple celui qu'a connu le nord-ouest de l'Europe en 1976, comme caractéristique de ce qui pourrait se produire sous l'influence d'un réchauffement global, qui aura des conséquences très différentes.

En fait, l'explication du lien entre chaleur et sécheresse, et entre froid et humidité, est la suivante : en hiver, les océans sont encore relativement chauds et sont une source d'humidité. L'air humide, en contact avec les continents

POUR UN JUSTE CALCUL DES RESPONSABILITÉS

ANIL AGARWAL





UNE ACTION EFFICACE CONTRE LA SURPRODUCTION DE GAZ À EFFET DE SERRE IMPLIQUE QU'UN ACCORD INTERNATIONAL SURVIENNE POUR DÉTERMINER LES RESPONSABILITÉS RESPECTIVES DES NATIONS. TOUT LE PROBLÈME EST DE S'ACCORDER SUR LA MÉTHODE EMPLOYÉE. OR CERTAINS CHERCHEURS AMÉRICAINS N'HÉSITENT PAS À METTRE SUR LE MÊME PLAN LA POLLUTION URBAINE DE LOS ANGELES, TOKYO OU PARIS ET LES ÉMANATIONS DE MÉTHANE DES RIZIÈRES D'ASIE. LES RESPONSABILITÉS DES PAYS DU SUD ET DU NORD SERAIENT EN QUELQUE SORTE ÉGALES ET INDÉPENDANTES DE LA NATURE DES ACTIVITÉS POLLUANTES. ANIL AGARWAL EXPLIQUE POURQUOI CETTE VISION EST UNE SIMPLIFICATION NON FONDÉE SUR LE PLAN ÉTHIQUE ET SCIENTIFIQUE, QUI NE PEUT QUE FAIRE BARRAGE À UN CONSENSUS ENTRE LES NATIONS PROCHAINEMENT RÉUNIES À RIO.

Le risque de réchauffement climatique est un sujet capital, à la fois scientifique et politique. Tout effort pour le maîtriser doit être précédé par une évaluation scientifique et politique des contributions respectives des pays au phénomène d'effet de serre. Un certain niveau d'émisssions de gaz à effet de serre (gaz carbonique, méthane, CFC, etc.) est inévitable pour la survie et le développement de l'humanité. Personne ne s'est encore essayé à soutenir qu'il est nécessaire de stopper tous les rejets. Autrement dit, il existe un volume global de gaz que l'homme peut rejeter dans l'atmosphère sans provoquer de bouleversement climatique, quantité que les scientifiques sont chargés d'évaluer. La question est de savoir comment ce quota doit être partagé

plus froids, donne alors des précipitations, en particulier sur les marges des continents. En raison des basses températures hivernales, cette humidité ne regagne presque pas l'atmosphère (l'évapotranspiration est quasi nulle), si bien que le centre des continents reste froid et sec. En été, au contraire, la surface des mers se réchauffe moins vite que celle des terres. Le surplus de précipitations sur les continents disparaît, mais il est remplacé par une évapotranspiration plus importante. Celle-ci, combinée avec un air chaud davantage chargé en humidité, fait que le centre des continents est arrosé à son tour.

Si une augmentation de température se produit, elle sera de toute façon si lente que la température des mers et celle des terres changeront parallèlement, sans bouleverser le cycle global décrit précédemment. Cela ne signifie pas que des sécheresses locales ne pourraient pas intervenir. Les cultures traditionnelles des régions tempérées pourraient être plus ou moins remplacées par des espèces méridionales. On peut supposer qu'il en sera de même pour les maladies et les ravageurs. D'autre part, on ne sait pas dans quelle mesure les courants marins tels que le Gulf Stream pourraient changer de direction et de température. Il est certain que s'ils étaient affectés, un scénario plus catastrophiste que celui envisagé plus haut pourrait se jouer.

Au niveau des sols, le réchauffement pourrait stimuler la décomposition de l'humus et de la matière organique et donc réduire la fertilité de certains sols. La formation des sols et de l'humus est, en effet, fortement influencée par le climat, si bien que la composition d'un sol peut rendre compte de l'évolution du climat sur une longue période. La teneur en humus est, en général, plus élevée sous des climats froids, à cause d'une décomposition plus lente. En outre, l'humidité ralentit cette dernière, en particulier quand elle crée des conditions d'anaérobiose.

En ce qui concerne finalement les effets d'un réchauffement sur la végétation et l'agriculture, les incertitudes l'emportent encore sur les faits clairement dessinés. Il faudra intensifier les recherches pluridisciplinaires rassemblant agronomes, biologistes, climatologues et physiciens pour élaborer des modèles fiables nous permettant de prévoir au mieux ce que sera demain. ■

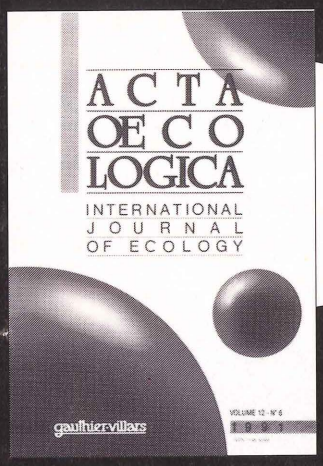
POUR EN SAVOIR PLUS

■ C.J. Pollock, « The response of plants to temperature change », *J. Agric. Sci.*, *115*, 1, 1990.

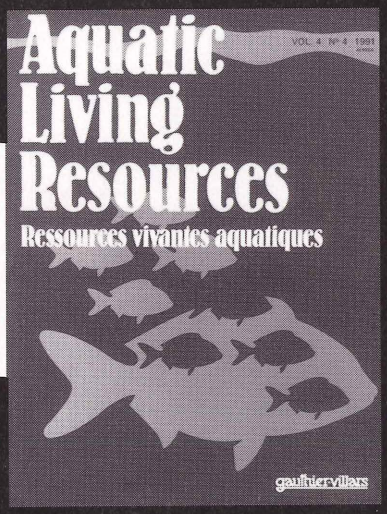
■ M.L. Parry, *Climate change and world agriculture*, Earthscan Publications Ltd., Londres, 1990.

1) J.T. Houghton *et al.*, *Climate change, the IPCC scientific assessment*, Cambridge University Press, 1990.
2) M.L. Parry, *Climate change and world agriculture*, Earthscan Publications Ltd, 1990.
3) L.R. Holdridge, *Life zone ecology*, San José, Costa Rica, 1967.
4) R.A. Monserud et R. Leemans, *Ecological modelling*, sous presse.
5) W. Stol *et al.*, *Agroecological characterization for potato production*, Rapport 155, CABO, Wageningen, 1991.
6) X. Morita et Y. Murakami, *Jap. J. Crop Sci.*, *50*, 338, 1981.
7) F. Brouwer, *J. Environ. Manage.*, *29*, 1, 1989.
8) M.L. Parry *et al.*, *The impact of climatic variations on agriculture*, vol. 1 : *Assessments in cool temperate and cold regions*, Kluwer Academic Pub., 1988.
9) M.L. Parry *et al.*, *J. R. Agr. Soc. Engl.*, *150*, 120, 1989.

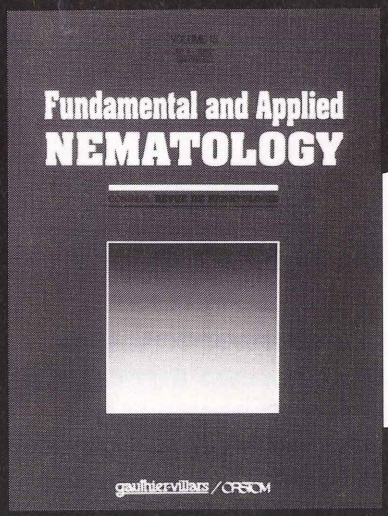
gauthier-villars
environnement



ACTA ŒCOLOGICA
Rédacteur en chef: **R. BARBAULT**
6 NUMEROS PAR AN
1992: FRANCE 900 F
EXPORT 1200 FF



AQUATIC LIVING RESOURCES
Rédacteur en chef: **B. MILCENDEAU**
4 NUMEROS
1992: FRANCE 790 F
EXPORT 930 FF



FUNDAMENTAL AND APPLIED NEMATOLOGY
Rédacteur en chef: **M. LUC**
6 NUMEROS PAR AN
1992: FRANCE 670 F
EXPORT 880 FF

RAPPEL
Numéro spécial environnement 2/1991 de
LA VIE DES SCIENCES

gauthier-villars
11-15, rue Gossin
92543 Montrouge Cedex - France
Abonnement :
CDR - Centrale des revues même adresse

SERVICE LECTEUR N° 18