



INTERNATIONAL ATOMIC ENERGY AGENCY
UNITED NATIONS EDUCATIONAL, SCIENTIFIC AND CULTURAL ORGANIZATION



INTERNATIONAL CENTRE FOR THEORETICAL PHYSICS
34100 TRIESTE (ITALY) - P.O. B. 586 - MIRAMARE - STRADA COSTIERA 11 - TELEPHONES: 234281/2 3 4 5 6
CABLE: CENTRATOM - TELEX 460392-I

SMR/112 - 2

IV^e SEMINAIRE SUR L'ENERGIE SOLAIRE

(10 - 21 septembre 1984)

LA BIOCONVERSION DE LA LUMIERE SOLAIRE OU PHOTOSYNTHESE.
SON RENDEMENT, LE STOCKAGE ET LA VALORISATION DE SES PRODUITS.

A. MOYSE
Université de Paris-Sud
Centre d'Orsay
Physiologie Cellulaire Végétale
Bâtiment 430
91405 Orsay Cedex
France

IV^eème Séminaire sur
L'Energie Solaire

Centre International de
Physique Théorique

Trieste - Miramare
10 - 21 Sept. 1984

LA BIOCONVERSION DE LA LUMIERE SOLAIRE OU PHOTOSYNTHESE.
SON RENDEMENT, LE STOCKAGE ET LA VALORISATION DE SES PRO-
DUITS.

Alexis MOYSE

La bioconversion de la lumière, ou photosynthèse, est de loin le procédé biochimique le plus important sur le globe terrestre, car il produit les substances organiques initiales sans lesquelles notre vie ne serait plus possible.

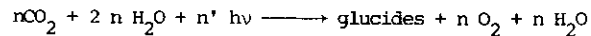
Elle est essentiellement l'œuvre des végétaux possesseurs de chlorophylle. Elle ne touche que la partie visible des radiations électromagnétiques arrivant au niveau de la végétation terrestre ou marine. Ce sont les radiations comprises entre 400 et 700 nanomètres (en abrégé PAR : photosynthetically active radiations). En sont donc exclues l'ultraviolet et l'infrarouge).

La photosynthèse ne concerne donc en moyenne que 48 % du flux solaire arrivant au niveau des sols ou des eaux. Ce que l'on appelle biomasse comprend toute une série de produits organiques dérivant de la photosynthèse et plus ou moins transformés par les végétaux eux-mêmes, les bactéries, les animaux et l'homme. Pour les pays en développement, son utilisation représente plus de 40 % de l'utilisation de l'énergie (voir HALL et DA SILVA, 1983). Notre propos est d'examiner le mécanisme photosynthétique, comme modèle d'utilisation de l'énergie solaire, sa cinétique, son rendement, au niveau des structures végétales organisées avec leurs pigments et enzymes, puis les transformations de ses produits en substances de stockage, les perspectives de valorisation énergétique de ces dernières, ainsi que les différentes voies de ce que l'on appelle la *biotechnologie solaire*.

1. La photosynthèse.

Schématiquement, elle consiste en la transformation de l'énergie lumineuse en énergie chimique accumulée dans les liaisons carbone-hydrogène de substances organiques, principalement des glucides (saccharose, amidon), ses matières premières étant l'eau et le bioxyde de carbone ou gaz carbonique. Il s'agit de la réduction de ce dernier par l'eau, selon

la réaction :



Par molécule gramme de glucose formé à titre d'exemple de glucide, elle réalise le stockage d'environ 2 800 Kjoule. On remarquera de plus qu'elle purifie notre atmosphère en lui prenant du bioxyde de carbone et en lui restituant de l'oxygène. Elle s'oppose ainsi à la respiration des organismes vivants et aux combustions industrielles.

Ses caractéristiques banales peuvent se résumer ainsi:

- utilisation de la lumière telle qu'elle parvient aux feuilles ou aux algues en fonction des éclairagements naturels, sans concentration, variant de 0 à quelques centaines de watt par m² au maximum, le flux moyen annuel se situant nettement au-dessous de 100 W (75 W environ sous les climats tempérés).
- sauf exceptions quantitativement de très faible importance, réalisation dans une gamme de température échelonnée de 0 à 50°C (la température des feuilles peut être de 10°C plus élevée que celle de l'air qui les entoure, malgré l'effet régulateur de l'évapotranspiration).
- déroulement en présence de concentrations atmosphériques de 340 µl.l⁻¹ à pour CO₂ et 210 ml.l⁻¹ pour l'oxygène.

2. L'appareil photosynthétique, les composantes de son fonctionnement.

Dans les feuilles des arbres, des herbes, dans les Mousses ou les Algues, ce sont toujours les mêmes types de structures organisées qui réalisent la photosynthèse: les chloroplastes, organites généralement ellipsoïdes de quelques microns de diamètre. Situés au sein des cellules, baignant dans le cytoplasme aqueux et protéique, ils sont, dans les feuilles, plaquées contre la paroi cellulosique qui constitue le squelette des végétaux. Très nombreux dans chaque cellule de feuilles, ils développent une surface réceptrice de la lumière beaucoup plus importante que la surface foliaire et beaucoup d'entre eux forment écran à l'égard de leurs semblables.

Les chloroplastes comprennent 3 parties essentielles: une double enveloppe assurant une perméabilité sélective aux composés minéraux nutritifs et notamment une facile entrée du CO₂ dissout dans l'eau du cytosol. Un ensemble membranaire interne replié sur lui-même en sacs et contenant les pigments capteurs de la lumière: les chlorophylles, accompagnées de caroténoïdes et chez les algues rouges ou bleues d'autres pigments. Les chloro-

phylls sont incluses dans les membranes lipido-protéiques. Enfin un gel de protéines hydrosolubles, enzymes responsables de la fixation et de la réduction de CO₂ en glucides (Fig. 1).

Cette hétérogénéité structurale se retrouve sur le plan fonctionnel dont les différentes composantes sont décrites ci-dessous et illustrées par la figure 2.

a. La composante optique. Seule la lumière absorbée par les pigments suivants est utilisée: chlorophylles } végétaux
caroténoïdes } verts

auxquels s'ajoutent les phycobiliprotéines, pigments rouges ou bleus des Algues rouges et des Cyanobactéries ou Algues bleues (Fig. 3).

b. La composante photochimique, localisée dans les membranes intrachloroplastiques, ^{caractérisée par l'excitation} électromagnétique des pigments, le transfert de l'énergie qu'ils absorbent à des complexes lipoprotéiques d'une seule chlorophylle, la chl a, avec des changements d'orbite d'électrons périphériques, transitions électroniques extrêmement rapides (10⁻¹⁵ à 10⁻⁹ secondes), à caractère strictement quantique, dans toute la gamme de fréquence efficace; c'est le cas de toutes les radiations de 400 à 700 nm qui possèdent effectivement plus du minimum énergétique requis pour assurer les transitions d'orbitales électroniques mises en jeu. Cette composante est soumise strictement aux lois de PLANCK et d'EINSTEIN, hors de toute considération des valeurs énergétiques échelonnées en valeurs décroissantes des radiations bleues aux rouges. Ainsi, un photon, quelle soit sa fréquence, sa longueur d'onde, sa couleur, s'il est absorbé par les chlorophylles, a le même pouvoir d'excitation efficace, d'où l'importance du nombre de photons absorbés et non de leur "valeur énergétique" particulière étalée de 170 Kilojoule par Einstein de lumière rouge à 250 Kilojoule par Einstein ou mole de lumière bleue (voir Tab. 1).

c. La composante électronique, également localisée dans les mêmes membranes que les précédentes et comprenant le transfert d'électrons de la chlorophylle, excités par les photons absorbés, à différents transporteurs d'électrons, molécules susceptibles de subir des oxydo-réductions (réduction: gain d'électrons; oxydation: perte d'électrons) (voir Fig. 4). Sa durée ^{est} de l'ordre de quelques millisecondes.



Fig. 1 a : Chloroplaste dans une cellule de Tabac. A: grains d'amidon; C: cytosol de la cellule; E: enveloppe externe; G: empilements membranaires internes (grana); L: lamelle membrane interne; M: mitochondrie; P: paroi de la cellule; St: stroma du chloroplaste.

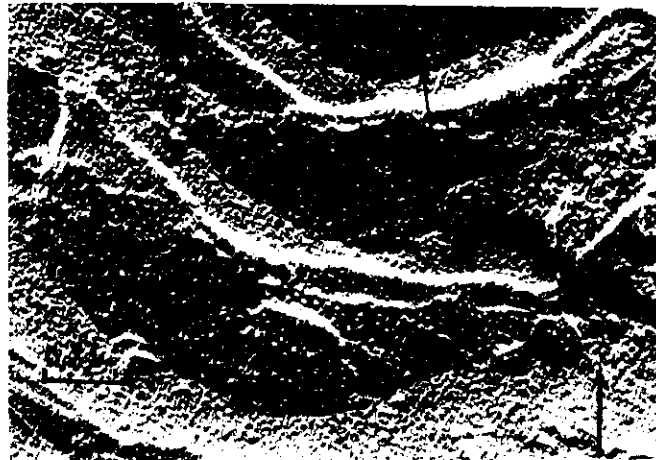


Fig. 1 b : Réplique en cryodécapage d'un chloroplaste d'Orge. R: rebord d'une trace de membrane au contact du stroma; St: stroma; X 2: surface de lamelle membranaire à grosses particules (Photosystème II et Antennes collectrices?). X" 2: d° avec traces de particules arrachées; Y 2: surface de lamelles membranaires à petites particules (Photosystèmes I ?). ↑ direction de l'ombage.

Photographies: Laboratoire de Physiologie Cellulaire Végétale, Associé au CNRS (L.A. 40).

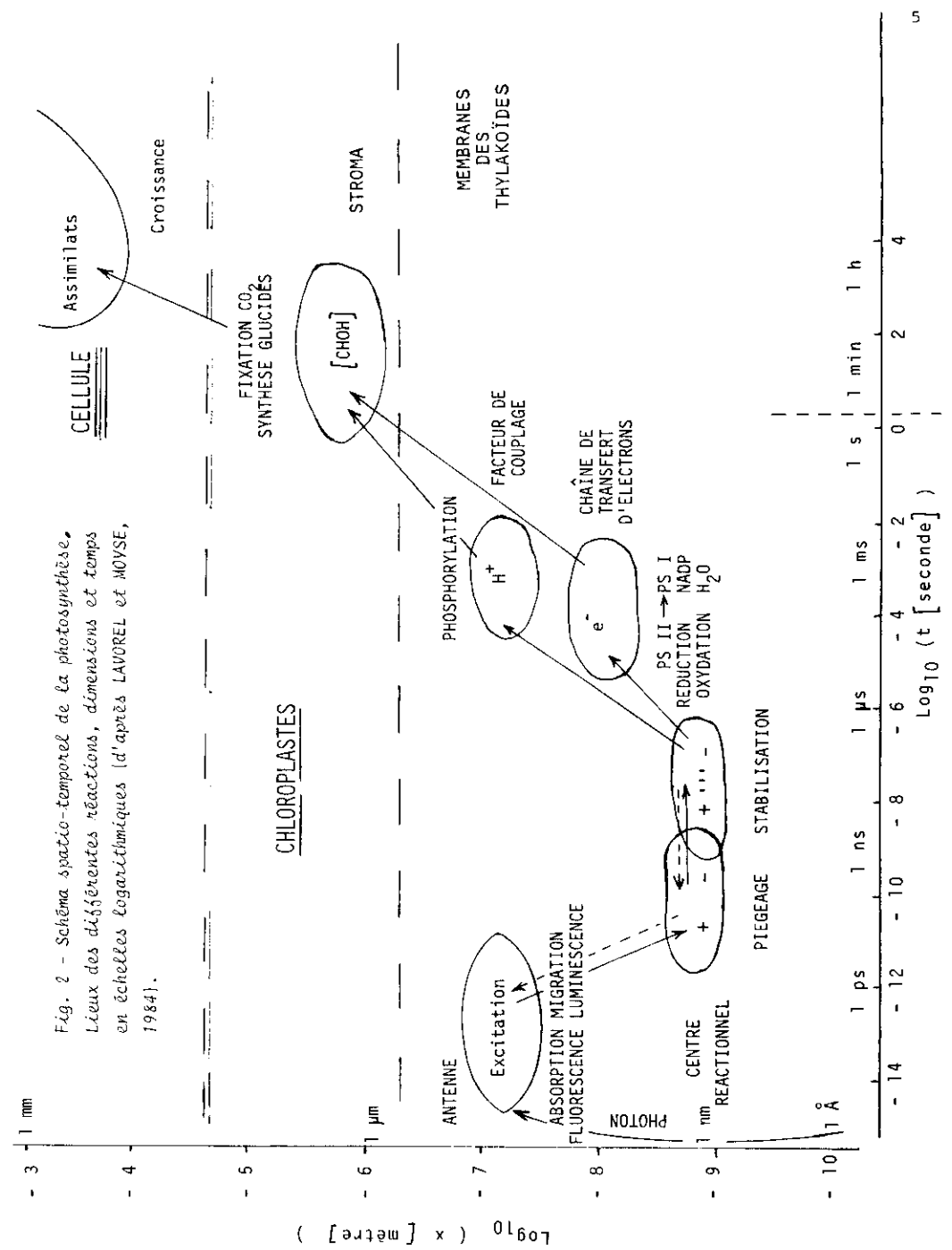


Fig. 2 - Schéma spatio-temporel de la photosynthèse. Lieux des différentes réactions, dimensions et temps en échelles logarithmiques (d'après LAVOREL et MOYSE, 1984).

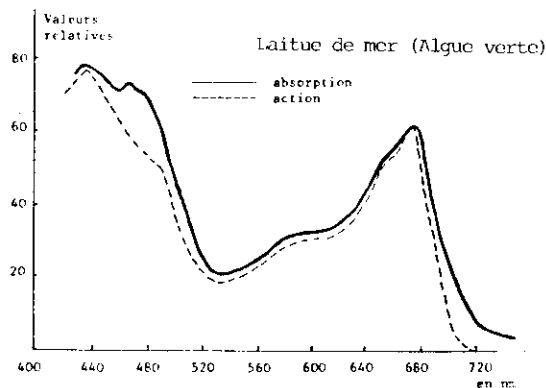


Fig. 3 a - Spectre d'absorption et spectre d'action d'un végétal chlorophyllien. Le spectre d'absorption est donné en densités optiques pour les différentes radiations. Le spectre d'action est mesuré par l'émission d' O_2 ou l'absorption de CO_2 quand l'organisme reçoit des radiations monochromatiques distribuées en nombre de photons constant, quelle que soit la longueur d'onde. Les échelles des deux types de grandeur sont choisies de telle sorte que le maximum d'action coïncide avec le maximum d'absorption.

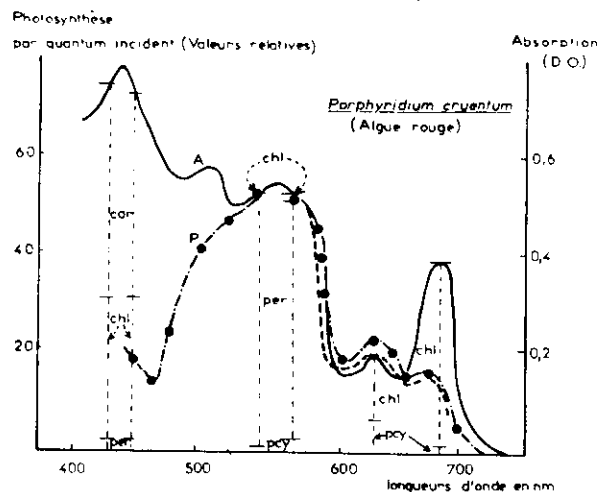


Fig. 3 b - Spectre d'absorption A et spectre d'action photosynthétique P d'une Algue rouge. car: pigments caroténoïdes; chl: chlorophylle a; pcy: phycocyanine; per: phycoérythrine (les deux derniers pigments sont spécifiques des Algues rouges et des Cyanobactéries ou Algues bleues). Les barres horizontales délimitant les capots d'absorption des différents pigments dans les régions du spectre considéré.

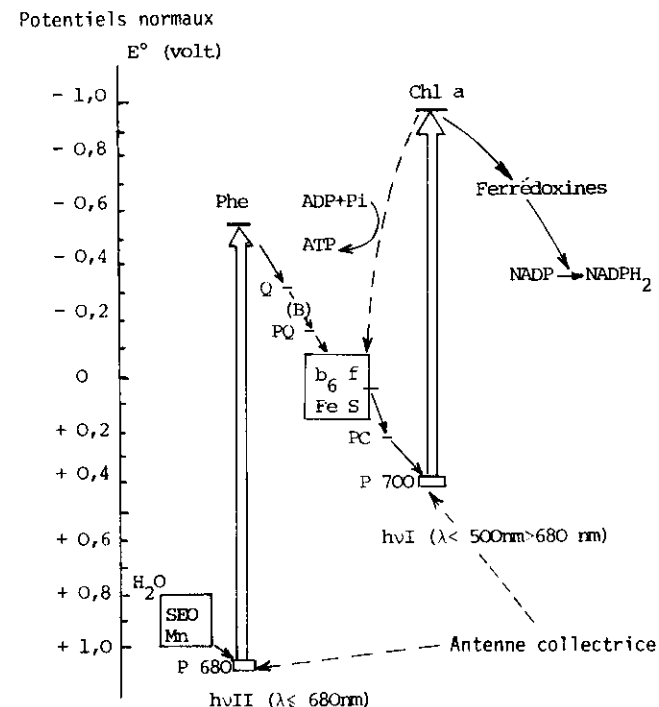


Fig. 4 - Schéma des 2 réactions photochimiques et des transferts d'électrons et de la photophosphorylation qui les accompagnent.

(B), PQ, Q : plastoquinones.

b 6, f, FeS : cytochromes b 6, f et facteur de Rieske Fe S qui les accompagne.

Chl a : chlorophylle a, accepteur de Photosystème I.

Mn : Manganèse.

P 680 : complexe Chl a - protéine composant du Photosystème II.

P 700 : complexe Chl a - protéine composant du Photosystème I.

PC : plastocyanine

Phe : phéophytine, accepteur du Photosystème II.

SEO : système d'émission d'oxygène lors de la photoxydation de l'eau.

(d'après LAVOREL et MOYSE, 1984).

TABLEAU 1

Unités usuelles et valeurs d'équivalence énergétique.

$$q = h\nu = \frac{hc}{\lambda}$$

1 Einstein E ou mole de lumière = $Nq = 170 \text{ KJ}$ pour $\lambda = 670 \text{ nm}$
 = 250 KJ pour $\lambda = 470 \text{ nm}$

correspondant aux 2 maximums, dans le rouge et dans le bleu, de l'absorption par les pigments chlorophylliens.

$$\left. \begin{array}{l} 100 \mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1} \\ \text{ou } 100 \mu\text{mol} \end{array} \right\} = 20 \text{ W.m}^{-2}$$

$$1 \text{ joule} = 10^7 \text{ ergs}$$

$$1 \text{ W} = 1 \text{ joule.s}^{-1}$$

$700 \mu\text{mole PAR.s}^{-1}.\text{m}^{-2}$ = saturation lumineuse des plantes C_3
 (PAR correspond aux radiations de 400 à 700 nm)

Autres unités encore utilisées (parfois abusivement)

$$\begin{aligned} 1 \text{ lux (éclairage)} &= 5 \text{ ergs.cm}^{-2}.\text{s}^{-1} = 5 \cdot 10^3 \text{ W.m}^{-2} \\ &= 2,5 \cdot 10^{-12} \text{ E} \end{aligned}$$

$$1 \text{ foot candle} = 10,8 \text{ lux}$$

$$1 \text{ calorie (cal)} = 4,18 \text{ J} \quad 1 \text{ thermie (th)} = 10^6 \text{ cal}$$

$$1 \text{ erg.s}^{-1}.\text{cm}^{-2} = 10^{-3} \text{ W.m}^{-2}$$

$$1 \text{ TEP (Tonne Equivalent Pétrole)} = 10^4 \text{ th}$$

Produits pétroliers liquides : 1 TEP par tonne

Charbons : 0,67 TEP par tonne

Gaz naturel (méthane) : 1,2 TEP par tonne

ou 0,9 TEP pour 100 m^3

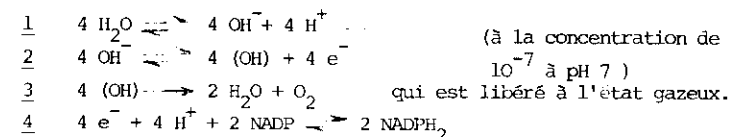
à T et P normales

Hydrogène : 3,3 TEP par tonne

Biomasse sèche : 0,3 à 0,4 TEP par tonne

Deux actes photochimiques disposés en série interviennent, deux photosystèmes à chlorophylle a assurent le transfert d'électrons fournis par l'eau, ou plus précisément par les ions OH^- provenant de sa dissociation ionique, à un transporteur d'électrons (+ protons) universel chez les être vivants: le nicotinamide adénine dinucléotide-phosphate (NADP).

L'ensemble des transferts d'électrons (+ protons) peut se schématiser ainsi :

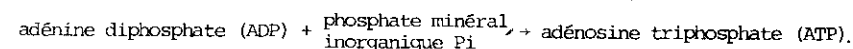


Le photosystème dit II (PS II) après sa photo-oxydation, est réduit par OH^- , c'est-à-dire reçoit des électrons libérés dans la réaction 2, avec intervention d'au moins 2 complexes protéine-manganèse et 4 transferts d'électrons par molécule d' O_2 libéré. Ce photosystème, par gain de photons, est porté à un potentiel d'oxydo-réduction plus élevé d'un ^{un million} volt. Ensuite une chaîne de transporteurs; quinones, cytochromes (protéines à Fer); plastocyanine (protéine à cuivre) assurent la réduction spontanée du point de vue énergétique de l'autre photosystème dit I (PS I) qui fonctionne d'une manière analogue au précédent, un complexe de chlorophylle étant énergisé par les photons absorbés avec gain ^{un million} volt. Ensuite, et au cours de transferts spontanés du point de vue énergétique, est assurée la réduction du NADP en NADPH_2 par l'intermédiaire d'une protéine à Fer.

L'intervention des divers métaux complexés dans des molécules protéines souligne leur importance. Indispensables à la vie végétale, quoique en petites quantités (oligoéléments), leur carence, due à des déficiences des sols, entraîne une diminution de la capacité photosynthétique, voire son disfonctionnement, avec des effets pathologiques néfastes.

d. La composante phosphorylante.

Simultanément à la composante électronique, les transferts de protons qui équilibrent sur le plan ionique les transferts d'électrons assurent la photophosphorylation schématisée par la réaction;



La liaison triphosphate de l'ATP, adjuvant énergétique du NADPH_2 , est de 33 Kjoule par molécule grame formée.

L'ensemble minimal membranaire structuré, capable d'assurer les transferts d'électrons et de protons décrits ci-dessus, constitue l'unité photosynthétique. Celle-ci comprend plusieurs centaines de molécules de chlorophylle et tous les transporteurs requis. On peut l'assimiler à un ensemble plurimoléculaire ellipsoïde d'au moins 10 millimicrons de diamètre, une masse particulière de plusieurs millions de dalton et dont les éléments sont dotés d'une mobilité et d'échanges avec les unités voisines.

e. La composante chimique: la synthèse primaire de glucides. Sa durée est de 1/10 de s à quelques s. Elle utilise le NADPH_2 comme fournisseur d'électrons (+ protons) et l'ATP comme appoint énergétique. Elle aboutit toujours à la stabilisation de l'énergie initialement lumineuse sous la forme d'énergie chimique stockée dans des liaisons covalentes C - H de glucides, soit 2800 Kjoule par molécule gramme de glucose ou de fragment glucidique équivalent.

Les réactions mises en jeu ne sont plus photochimiques. Elles peuvent avoir lieu à l'obscurité, à la condition que le NADPH_2 et l'ATP soient fournis aux systèmes enzymatiques qui les catalysent.

Ce sont des protéines en suspension aqueuse dans le stroma des chloroplastes. Les réactions produites alors, non photochimiques, sont appelées réactions sombres ou encore "thermiques", car sensibles à la température, contrairement aux réactions photochimiques.

Elle présente plusieurs modalités. La plus simple est réalisée dans les plantes des régions tempérées comme le Blé, dans une céréale de pays chauds comme le Riz et dans tous les arbres. La figure 5 la schématise.

Un glucide-phosphate, le ribulose-bisphosphate (RuBP) possédant 5 atomes de C, fixe CO_2 avec formation de phosphoglycérate, composé tricarbone ($\text{C}_5 + \text{CO}_2 \rightarrow 2 \text{C}_3$), d'où le nom de type C_3 attribué à ces végétaux.

Puis le phosphoglycérate (PGA) est réduit en glucide à 3 C grâce aux systèmes enzymatiques appropriés dont les cofacteurs sont le NADPH_2 et l'ATP.

Une fraction des glucides à 3 C (phosphotrioses) assure la régénération du fixateur de CO_2 , tandis que l'excédent donne naissance à des glucides-phosphates qui se polymérisent en amidon dans les chloroplastes eux-mêmes, ou bien émigrent hors des chloroplastes et participent à la synthèse du saccharose.

Remarquons que parmi les enzymes mises en jeu, la ribulose-bisphosphate

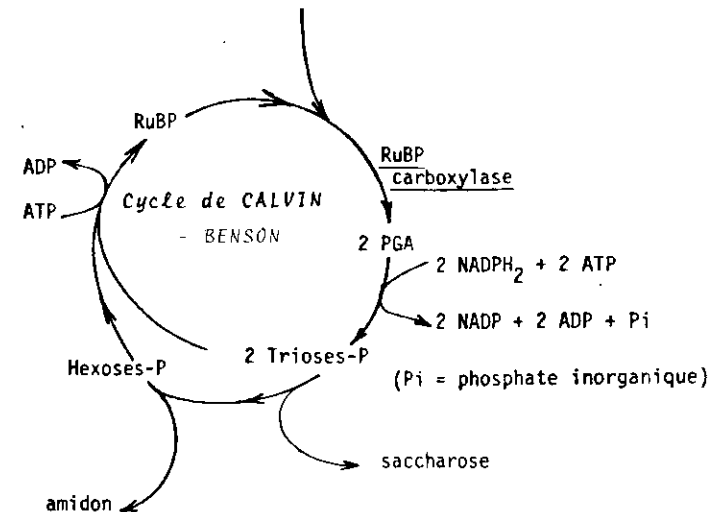


Fig. 5 - Le cycle photosynthétique réductif du carbone conduisant du CO_2 aux glucides (Cycle de CALVIN-BENSON).

carboxylase qui catalyse la fixation initiale du CO_2 est la protéine la plus abondante du monde.

L'ensemble des réactions peut se schématiser ainsi:

$\text{CO}_2 + 2 \text{NADPH}_2 + 3 \text{ATP} + 3 \text{H}_2\text{O} \rightarrow (\text{HCHO}) + 2 \text{NADP} + \text{H}_2\text{O} + 3 \text{ADP} + 3 \text{Pi}$,
(HCHO) représentant un maillon monocarboné d'une chaîne glucidique, soit un sixième d'une molécule de glucose).

D'autres espèces végétales, d'origine tropicale ou de terrains riches en sel marin: Canne à sucre, Maïs, divers Atriplex, présentent une modalité plus compliquée. La fixation initiale de CO_2 y a lieu dans les cellules du mésophylle foliaire sous-épidermique avec intervention d'un composé tricarboné, le phosphoenol-pyruvate (PEP) et formation d'un corps à 4 atomes de C, l'oxaloacétate (OAA). Schématiquement: $\text{C}_3 + \text{CO}_2 \rightarrow \text{C}_4$, d'où le nom de type C_4 donné aux plantes qui réalisent cette modalité.

L'OAA, peu stable, est réduit en malate (MAL), voire aminé en aspartate, et ces composés, après migrations dans des cellules foliaires plus internes (gainnes périvasculaires) fournissent du CO_2 aux chloroplastes de ces dernières. Ceux-ci réalisent alors comme dans le cas des plantes de type C_3 la biosynthèse des glucides (Fig. 6).

Etant donné la très grande affinité de la PEP carboxylase pour le CO_2 (ou plus précisément pour l'ion HCO_3^- qui résulte de son hydratation), cette modalité C_4 est plus efficace que la "seule modalité C_3 ". Elle permet, en atmosphère close, d'épuiser complètement le CO_2 de l'air, alors que la modalité de type C_3 demande pour démarrer une concentration de CO_2 d'environ 40 à 50 μl par litre d'air (point de compensation de CO_2) - (Voir l'exposé de G. GOSSE et "L'énergie solaire, les échanges de CO_2 et d'oxygène par les êtres vivants" (A. MOYSE)).

Le procédé C_4 permet d'élever la concentration interne en CO_2 au niveau de la RuBP carboxylase. Par ailleurs les plantes de type C_4 ont un optimum thermique nettement plus élevé, utilisent mieux les éclaircissements élevés et possèdent une économie hydrique meilleure caractérisée par un rapport plus élevé dans la plante

carbone fixé/eau transitant.

Leur croissance est plus rapide et leur rendement en matière végétale finalement stockée (biomasse) plus élevé (voir Tableau II).

Un troisième type métabolique est représenté par les plantes grasses, au métabolisme crassulacéen (type CAM) d'origine désertique des climats chauds: Cactées, Euphorbes cactiformes, auxquelles il faut joindre l'Ananas. Elles fixent le CO_2 la nuit; leurs orifices foliaires ou stomates sont ouverts lorsque la température est plus fraîche, par un processus de

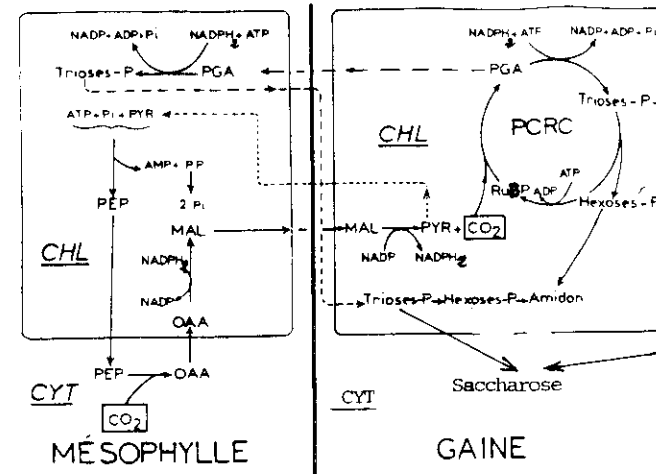


Fig. 6 - Mécanisme de réduction de CO_2 dans une plante de type C_4 , le Maïs. Le mésophylle sous-épidermique des feuilles effectue une première fixation de CO_2 . Ce dernier est ensuite "transporté" (sous forme de malate) dans les cellules plus internes formant une gaine autour des vaisseaux conducteurs de sève (gaine périvasculaire). AMP: adénosine-monophosphate; PCRC: cycle photosynthétique réductif du carbone; PP: pyrophosphate; PYR: pyruvate; Hexose-P, Trioses-P: hexoses et trioses-phosphates. Les autres abréviations sont définies dans le texte.

Tableau II

Caractéristiques physiologiques des végétaux de type C_3 , C_4 et CAM
(d'après JOLIVET E. et MOYSE A., 1982).

	C_3	C_4	CAM
Ouverture des stomates, en forte lumière.	Grande	Faible	Nulle ou très faible
Vitesse de la photorespiration	3 à 5 fois celle de la respiration à l'obscurité	5 à 10 fois plus faible que la respiration à l'obscurité	Difficile à mesurer
Sensibilité de la photosynthèse à l'oxygène	Nette, photorespiration 30-50 % de photosynthèse brute	Très faible, photorespiration effacée	Nette
Point de compensation de CO_2 ($\mu l. l^{-1}$)	30-70	0-10	0-200 selon la période de la journée
Éclairement pour la vitesse maximale de photosynthèse ($W. m^{-2}$)	50-150	≥ 500	Probablement ≥ 500
Température optimale de photosynthèse.	15-25 °C	30-47 °C	35 °C
Rapport eau transitant dans les tissus/carbone assimilé	150-250	50-100	30-110
Vitesse de photosynthèse nette ($mg CO_2$ absorbé dm^{-2} feuille h^{-1}) (en lum. saturante: $CO_2 = 300 \mu l. l^{-1}$; $O_2 = 21 \%$; $T = 25^\circ C$)	10-30	50-70	1-10
Vitesse maximale de croissance pondérale (g substance sèche dm^{-2} feuille j^{-1})	0,5-2	4-5	0,015-0,02

type C_4 et accumulant du malate. Le jour, le malate leur fournit le CO_2 et un reste tricarbone qui rentrent dans le cycle des synthèses de glucides.

Leurs stomates sont alors fermés, ce qui leur évite les pertes d'eau. Ces plantes sont adaptées aux climats des déserts caractérisés par leur pauvreté en eau et leur température diurne élevée. Leurs principales caractéristiques sont données dans le tableau II.

f. Les composantes métaboliques de la photosynthèse et celles qui lui succèdent.

Leur durée s'étale sur toute la vie de la plante. La photosynthèse ne se déroule pas seule. Pour les plantes de type C_3 , il existe à la lumière une respiration importante liée au mécanisme photosynthétique: la photorespiration. Celle-ci est due essentiellement à la propriété oxygénase de la RuBP carboxylase, catalysant alors la fixation d'oxygène sur le ribulose-bisphosphate à la place du CO_2 . Il en résulte une perte importante et la photosynthèse nette (Pn) s'exprime par la différence entre la photosynthèse brute, totale (Pb) et la photorespiration (Pr): $Pn = Pb - Pr$.

La photorespiration, pour les plantes C_3 , peut atteindre, en présence d'éclairements élevés, jusqu'à 50 % de la photosynthèse brute, réduisant donc de moitié son efficacité.

La photorespiration existe également chez les plantes C_4 , mais elle s'y trouve effacée par l'intense affinité de la PEPcarboxylase à l'égard du bicarbonate.

S'ajoutent, et pour toutes les plantes, les pertes de substances carbonées et d'énergie liées à la respiration banale non seulement des feuilles, surtout importante la nuit, mais également des organes non chlorophylliens: tiges non vertes, racines, etc....

Le coût de la croissance végétale, celui des synthèses d'acides nucléiques, de protéines, de lipides, etc. entrent en ligne de compte dans

l'accumulation finale des composés carbohydrogénés azotés ou non.

3. Le rendement énergétique de la photosynthèse et celui du stockage final du matériel végétal (biomasse).

Le mécanisme photosynthétique se déroulant initialement sur la base photonique, il est logique d'en exprimer le rendement sous la forme quantitative. En se référant aux fig. 4 et 5, on remarque que la réduction d'une molécule de CO_2 demande au moins 8 photons (exigence quantique). Expérimentalement, on le constate avec les organismes probablement les plus actifs, telles les algues unicellulaires (chlorelles par ex.) et pour des éclaircissements faibles, alors que la photorespiration est pratiquement négligeable.

Avec les feuilles des plantes comme le Blé, en raison d'absorption parasitaire par les nervures, les épidermes inactifs, de la photorespiration, l'exigence est de 18 à 25 photons par molécule de CO_2 (soit 18 à 25 einstein par molécule gramme).

Le rendement exprimé en valeur d'énergie, en prenant comme base celle du "photon moyen", ne dépasse alors pas 10 à 11 %. Cette valeur n'est bien entendu valable que pour les éclaircissements inférieurs au plateau de saturation lumineuse. Rapporté à l'accumulation de substance sèche, pendant une durée de 24 h, le rendement n'atteint plus qu'à peine 7 % (Tab. III).

Il est du même ordre de grandeur pour bien d'autres plantes de culture (Tab. IV).

Mais ces valeurs, obtenues en ne tenant compte que de l'énergie absorbée, ne sont pas transposables dans les conditions naturelles, face aux conditions lumineuses infraliminales pendant une partie de la journée, excédentaires par rapport aux possibilités de nombreuses plantes pendant les heures les plus ensoleillées. Si, de plus, l'on se réfère au développement de la végétation dans son cycle qui peut s'étendre sous plusieurs variables climatiques saisonnières, le rendement global des cultures ne dépasse pas quelques pour cent (Tab. V).

Tableau III

Rendement de la Bioconversion du CO_2 en matière sèche chez *Triticum aestivum* cv. Champlain (d'après PINTO-CONTRERAS, 1981).

	EN LUMIÈRE BLANCHE ABSORBÉE (400-700 nm)		
	Rendement quantique mole CO_2 /einstein	Exigence quantique einstein/mole CO_2	Rendement énergétique en % d'énergie
1° Assimilation brute diurne (sur 16 h)	0,054	18,5	10,7 %
2° Assimilation brute totale journalière (sur 24 h)	0,049	20,4	9,7 %
3° Assimilation nette diurne (sur 16 h)	0,040	25,1	7,9 %
4° Assimilation nette totale journalière (sur 24 h), ou accumulation de matière sèche (sur 24 h)	0,034	29,4	6,7 %

Tableau IV

Rendements énergétiques de la photosynthèse nette, d'après les accroissements de masse sèche pendant les durées d'activité journalière (d'après HALL, 1976).

Cultures	Rendements en % de l'énergie lumineuse
a) en régions tempérées	
Ray-grass	5
Betterave à sucre	8
Orge	3
Maïs	7
Blé	3
Pois	4
b) en régions subtropicales	
Lucerne	3
Canne à sucre	6
Maïs	6
Coton	4
Riz	3
c) en régions tropicales	
Riz	4 à 6
Canne à sucre	7 à 8
Maïs	5 à 6

Tableau V

Efficacité de la conversion de l'énergie de la lumière solaire et ses composantes dans différentes cultures (d'après VARLET-GRANCHER, 1982).

	Durée du cycle considéré (en jours)	RENDMENT ÉNERGÉTIQUE		Rendement
		Composantes interception	biologiques	
<i>Lucerne :</i>				
cv. Du Puit	49			2,5 %
cv. Roumaine	365	≈ 1	0,049	2,7 %
<i>Maïs</i>				
BIP (hybride double)	202	0,85	0,057	2,2 %
WHWJ		0,93	0,048	2 %
F. F. (hybrides simples)		0,83	0,047	1,8 %
<i>Canne à sucre</i>				
PR 1059	340	1,4	0,057	3,8 %
HF 5741		1,3	0,064	4 %
B 64277		1,3	0,052	3,2 %

Les rendements forestiers sont du même ordre de grandeur, avec une prédominance pour les arbres à feuilles persistantes. *(La réserve de biomasse est pour 90% présente dans les arbres)*.

Les cultures de plantes pérennantes ont toujours un rendement d'accumulation de biomasse supérieur à celui des plantes annuelles. Quant aux plantes de type C_4 par rapport aux C_3 , elles ne présentent un rendement supérieur que dans les climats à grandes luminosité et à températures élevées, bien entendu compatibles avec la vie végétale (BJÖRKMAN, 1981), en raison des dépenses énergétiques supplémentaires qu'impliquent leur double cycle, même si elles effacent la photorespiration (Tab. VI).

Des rendements annuels de 2 % ne tenant compte que de la lumière, ce qui ne correspond qu'à 1 % de l'énergie solaire totale parvenant au niveau de la végétation, peuvent être considérés comme encore excellents, car si l'on intègre la faiblesse des régions désertiques froides (arctique et antarctique) où le facteur limitant est la température, et celle des déserts arides chauds pour lesquels le facteur limitant est l'eau, le rendement moyen sur la surface terrestre totale n'atteint que quelques millièmes.

4. Grandeur de la bioconversion et du stockage annuel.

Malgré ces faiblesses, mais en raison des surfaces touchées, la grandeur de la bioconversion utilisable, c'est-à-dire celle du stockage annuel représentant l'excédent de la photosynthèse par rapport aux consommations des végétaux, est quantitativement énorme.

Elle correspond approximativement à 170 milliards de Tonnes de substance organique accumulée chaque année, soit à l'intégration de 70 milliards de Tonnes de carbone. Les deux tiers au moins sont dus à l'excédent terrestre proprement dit et un tiers environ au domaine marin. Les productions sont bien entendu plus élevées dans les régions équatoriales et les régions

Tableau VI

Rendements énergétiques annuels de la production de matière sèche végétale (d'après HALL, 1976).

Végétation	Rendements en % de l'énergie lumineuse	Tonnes/ha/an
a) en régions tempérées		
plantes pérennantes (cultures)	2	29
plantes annuelles (cultures)	1,6	22
prairies	1,6	22
forêts à feuilles caduques	1,2	15
forêts à feuilles persistantes	1,6	22
b) régions tropicales		
plantes pérennantes (cultures)		75-80
plantes annuelles (cultures)		30
canne à sucre	2,4	66
plantes aquatiques	2,2	59
forêts/régions humides		35-50
c) déserts	0,02	1

tempérées que dans les autres. La moyenne est de 800 g.m^{-2} de matière organique stockée par la végétation terrestre et de 116 g.m^{-2} par la végétation marine.

L'accumulation annuelle a une valeur énergétique de $2,7.10^{18}$ kilojoule chaque année; elle est 10 fois plus grande que la consommation actuelle totale d'énergie dans les activités humaines quelle que soit leur nature, y compris celle des industries les plus gourmandes.

5. Comment améliorer le rendement végétal et la bioconversion.

a - L'amélioration du rendement végétal par celle des cultures de type traditionnel.

1. Puisque la composante climatique (voir exposé de M. G. GOSSE) est une donnée que nous ne pouvons modifier, les améliorations à apporter sont d'un autre ordre. Elles relèvent essentiellement de deux possibilités. La première est l'application des méthodes de sélection aboutissant à la création de variétés, de cultivars, à rendement global plus élevé que les actuels.

On sait que l'amélioration du rendement en grains des céréales comme le Blé a été obtenue par une augmentation de la surface du feuillage et par un apport accru aux grains de substances synthétisées dans les dernières feuilles apparues. De 1948 à 1978, le rendement en grains des Blés a doublé en Grande-Bretagne. La moitié au moins de cette augmentation est due à la sélection de cultivars hautement productifs. Il en est sensiblement de même en France (voir RIVES, 1984).

Il est donc important, pour les cultures dont les populations végétales n'ont pas été soumises aux critères de sélection comparables à celle des plantes de grande culture des régions tempérées, de prendre en compte la géométrie du feuillage permettant une plus grande efficacité de la composante optique, avec un accroissement de l'indice foliaire (rapport de la somme des surfaces des feuilles à la surface du sol occupé par le végétal) et une meilleure disposition des feuilles les unes par rapport aux autres.

La longueur dans le temps de la période de photosynthèse active est également un facteur important, en particulier quand la récolte n'entraîne pas une interruption trop prolongée de l'occupation du sol. A ce propos le rendement énergétique des plantes vivaces dont la végétation s'étend sur plusieurs années est plus élevé que celui des plantes annuelles. Le tableau VII donne une liste de végétaux ligneux à l'étude aux fins énergétiques.

TABLEAU VII

Quelques plantes dont la culture est étudiée aux fins énergétiques

<u>Espèces</u>	<u>Pays</u>	<u>Rendements attendus</u>
Eucalyptus	Brésil	28 à 30 T (matière sèche) par ha et par an
Canne de Provence	France méditerranéenne	20
	autres régions	8 à 11
Peuplier x Saule	Suède	20 à 40
Peuplier hybride	Canada	10 à 25
Jacinthe d'eau	diverses régions tropicales	150 ?

Dans ces dernières années, de nouvelles méthodes de sélection, de multiplication, voire de créations de variétés, de cultivars, voire d'espèces nouvelles, sont apparues.

Les cultures de tissus isolés, notamment des zones de croissance (méristèmes), permettent en peu de temps d'obtenir un nombre considérable de plants, en tubes à essais, mais qui peuvent passer ensuite au stade de culture banal.

L'obtention par ces procédés de plantes indemnes de parasites, la régénération de plantes entières par culture de cellules mâles uniquement, ou seulement femelles, ou à partir de cellules isolées, la fusion de protoplastes (cellules isolées dépourvues de paroi cellulosique par digestion enzymatique de la cellulose), enfin les transferts de gènes (génie génétique) apportent des possibilités de sélection génétique dont plusieurs sont déjà exploitées avec succès, d'autres, en particulier les dernières citées n'étant qu'au stade des essais de laboratoire. (voir RIVES, 1984).

Ces propos ne doivent pas masquer deux points importants. Tout d'abord, la sélection aux fins énergétiques ne soit pas se faire au détriment des exigences alimentaires.

On peut à ce sujet faire quelques remarques.

La population humaine dans son ensemble ne consomme, aux fins alimentaires, qu'environ 5 % de l'énergie fixée annuellement par les végétaux et 95 % de ses aliments sont tirés d'une vingtaine seulement d'espèces (voir COSTES, 1981 : Protéines foliaires et alimentation).

Il est probable que parmi les 300 environ, également sujets de culture, de nombreuses pourraient être à l'origine, par les voies de la sélection génétique, de cultivars intéressants. Ainsi, l'utilisation de jeunes feuilles de Tabac est-elle à l'étude comme source de protéines avec des rendements élevés (voir BERNON, 1984).

A ce sujet il est regrettable de constater que, le Soja mis à part, le rapport production de Légumineuses a diminué au cours des dernières années alors que les Légumineuses donnent une récolte plus riche en protéines.

Et il ne faut pas négliger le fait que la consommation directe de protéines végétales, avec quelques correctifs en raison de leur fréquence pauvre relative en quelques acides aminés (lysine, méthionine), par rapport à la consommation de viande, est importante à considérer (Il faut 5 Kg de protéines végétales pour obtenir 1 Kg de protéines de lait ou des oeufs ainsi que de la viande de poulet, 7 Kg de protéines végétales pour 1 Kg de protéines de porc et 17 Kg de protéines végétales pour 1 Kg de protéines de bœuf).

Les mêmes remarques peuvent être faites à propos des oléagineux dont les graines ont une valeur énergétique et parfois alimentaire plus élevée que celle des grains de céréales.

D'autre part, la sélection ne doit pas oublier de prendre en compte la résistance aux parasites variés et les exigences d'engrais ainsi que les adaptations aux sols locaux. Des efforts sont actuellement tentés en France au profit des Mils africains, sous l'égide de l'ORSTOM.

La seconde possibilité touche à l'amélioration des conditions de culture, par apport d'eau et d'engrais en cas de carences dues à la pauvreté des sols, en particulier en azote, phosphore, potassium, etc.

A propos de l'apport d'azote, le développement de Bactéries fixatrices de N_2 moléculaire se présente sous plusieurs formes:

- Bactéries "libres" des sols, Cyanobactéries (ou algues bleues) des eaux, dans les rizières.
- Plusieurs microorganismes "libres" peuvent vivre en association au contact des racines de graminées terrestres, dans leur "rhizosphère". Ils favorisent soit l'apport d'azote, soit l'assimilation des phosphates, selon leurs capacités propres.
- Enfin, et c'est la contribution à l'apport azoté naturel le plus substantiel, le développement des Bactéries vivant en symbiose dans les nodosités (excroissances des racines) des Légumineuses. (voir exposé "Assimilation de l'azote minéral et photosynthèse. A. MOYSE).

b. Les améliorations escomptées par la culture de microorganismes, de cellules isolées de plantes supérieures ou de biostructures simplifiées. La Biotechnologie solaire.

Différents organismes végétaux possèdent une grande souplesse dans leur métabolisme, qui peut conduire à des productions qualitativement intéressantes. Le tableau VIII en donne quelques exemples avec la culture des Spirulines pour la production de protéines, celle d'Algues unicellulaires vertes (Chlorelles, *Scenedesmus*) qui en carence azotée accumulent des lipides, ou bien comme l'algue *Dunaliella* excrètent du glycérol d'une manière abondante quand elles sont cultivées en milieu riche en sel marin.

Un autre cas intéressant à l'étude est celui de *Botryococcus braunii* (algue verte) excrétant des hydrocarbures. A l'étude sont également des Algues fixées sur supports artificiels, producteurs de carraghénanes et des Bactéries photosynthétiques productrices d'hydrogène (voir HALL et DA SILVA, 1983; VIGNAIS, 1983).

TABLEAU VIII

Quelques microorganismes producteurs de "matières nobles".

<i>Porphyridium cruentum</i> (algue rouge) :	carraghénanes
<i>Botryococcus braunii</i> (algue verte) :	hydrocarbures (CASADEVALL <u>et al.</u> , 1983)
<i>Dunaliella salina</i> (algue verte) :	glycérol (jusqu'à 80 % de la substance sèche).
Spirulines (Cyanobactéries) :	protéines d'intérêt alimentaire (jusqu'à 70 % de la masse sèche) (CLEMENT, 1975).
<i>Rhodospseudomonas capsulata</i> (Bactérie pourpre) :	hydrogène (VIGNAIS, 1983).

Dans le même ordre d'idée, des essais de couplage de membranes chloroplastiques extraites de feuilles, avec des hydrogénases d'origine bactérienne, afin d'obtenir de l'hydrogène à partir de l'eau, ont donné des résultats positifs, mais dans des conditions trop coûteuses pour passer dans le domaine appliqué.

Différents essais de cultures de cellules chlorophylliennes isolées, aux fins de production de substances nobles (alcaloïdes, hétérosides à usages pharmacodynamiques, relèvent également de ce que l'on appelle la Biotechnologie solaire, comme les cultures de microorganismes citées dans ce paragraphe. Mais ce ne sont encore que des travaux de laboratoires de recherches dont l'intérêt économique du point de vue général comme de celui de la bioconversion n'est pas encore démontré. A ce titre, la Bioindustrie solaire n'est encore qu'à l'état embryonnaire.

c. Les transformations des produits/déchets végétaux et leur valorisation.

Différentes voies ont été prospectées, certaines ont déjà un développement important, telle la fabrication du biométhane, utilisant soit des déchets animaux, soit des mélanges mixtes de déchets végétaux et animaux. Ainsi les ferments gastriques des rejets des animaux, alliés à des fermentations bactériennes, tantôt aérobies, tantôt anaérobies, permettent d'obtenir un gaz possédant une fraction importante de méthane.

La valeur énergétique de ce gaz: 880 Kilojoule par molécule gramme, c'est-à-dire par atome de carbone, est nettement plus élevée que celle des matières premières utilisées et cette production a l'avantage de limiter les agents de pollution que sont les rejets directs de déchets d'agglomérations humaines ou d'animaux d'élevage. (voir Conférence de Mr J.F. COUSIN).

D'autres programmes ont été lancés (voir Conférence de Mr Y. LAMBERT sur la filière bois). Certains, comme celui de l'utilisation de la cellulose des déchets de bois, des bagasses de canne à sucre pour fabriquer de l'alcool paraissent à première vue intéressants, mais leur limitation économique tient à l'extraction de l'éthanol élaboré par les microorganismes (Levures), en milieu aqueux. Ainsi cette extraction ^{ne} devient bénéfique qu'à partir de solutions renfermant au moins 8 % d'alcool puisqu'alors elle ne nécessite qu'une dépense de 0,4 joule par joule récupéré finalement. Aux concentrations inférieures, elle risque d'être une opération d'un

rendement énergétique nul tant qu'un procédé de récupération solaire très économique ne sera pas mis au point (voir GOMA et MONSAN, 1983). La transformation de déchets cellulotiques ou sucriers en protéines, par culture de Champignons tels que Candida lipolytica, Trichoderma viride, est également une voie intéressante.

6. Conclusions.

Si la photosynthèse est encore notre plus grande source de richesse énergétique (et ceci est vrai pour le passé comme pour le présent), (N'oublions pas l'origine photosynthétique des charbons, lignites, pétroles), l'amélioration de son rendement passe encore le plus sérieusement par les méthodes de l'agronomie moderne à base de sélection de variétés productives d'abord et de pratiques culturales améliorées ensuite.

Dans les deux cas, production de variétés nouvelles ou amélioration des plantes d'une part et amélioration des terrains et des méthodes de cultures, d'autre part, plusieurs écueils sont à éviter et se situent dans une double perspective économique : énergétique et financière qui en sont les deux volets.

Sur le plan énergétique, n'oublions pas que la "révolution verte" qui, de 1945 à 1970 a permis, dans les pays à climat tempéré, de doubler au moins les rendements des cultures de Maïs et de Blé par unité de surface de sol, tout en réduisant la peine des cultivateurs, s'est accompagnée d'une baisse de 25% environ du rapport entre l'énergie solaire récupérée et l'énergie fossile - pétrole ou charbon - investie dans les nouvelles pratiques culturales (sous forme d'engrais, de pesticides, de mécanisation): en 1945, pour 1 joule investi dans ces pratiques admises comme un progrès, on récupérait 3,7 joule d'énergie lumineuse dans les récoltes. En 1970, on n'en retirait plus que 2,8.

L'application d'engrais d'une manière intensive, la mécanisation de l'agriculture à caractère industriel des pays des régions tempérées ne sont pas transposables certainement dans les pays en voie de développement. Une politique agronomique modérée à ce point de vue, mais beaucoup plus active du côté de la sélection des espèces cultivées localement est sans aucun doute beaucoup plus payante sur le plan économique.

Il en est de même au point de vue économique, en effet

On a calculé que la généralisation de l'emploi des nitrates comme engrais, au taux d'utilisation des pays de climat tempéré, à l'ensemble

des terres cultivées dans le monde demanderait le développement préalable d'une industrie équivalente dans les deux cas, ou bien, pour leur seul transport depuis les pays industrialisés producteurs aux autres pays uniquement devenus consommateurs intensifs, la mobilisation du tiers environ de la flotte mondiale.

De même que le rapport; $\frac{\text{valeur énergétique solaire recueilli}}{\text{valeur énergétique investi}}$ doit

être nettement positif, les rapports;

$\frac{\text{augmentation du rendement des cultures}}{\text{augmentation du coût des cultures}}$

et;

$\frac{\text{valeurs des récoltes obtenues}}{\text{valeur des dépenses nécessaires}}$

doivent être en augmentation dans tout système rationnel d'amélioration.

Puisque les lois de la génétique et de la physiologie sont universelles, la sagesse est de les appliquer aux espèces cultivées dans vos pays, avec rigueur, en y soumettant les cultivars adaptés à vos climats, à vos sols, dans une perspective d'amélioration des plantes en prenant en compte les exigences minimum d'engrais et les meilleures résistances aux parasites en même temps que les élévations du rendement d'utilisation de l'énergie solaire.

BIBLIOGRAPHIE GENERALE

- Images de l'environnement, 1983 - Le Courrier du CNRS. Supplément au n° 52, CNRS éditeur, Paris, 15, Quai Anatole France, 75007 PARIS.
- LAVOREL J. et MOYSE A., 1984 - Photosynthèse, Encyclopedia universalis, Paris (sous presse).
- La Photosynthèse. C.R. Séances de l'Académie d'Agriculture de France. Séances des 19 et 26 Mai 1982, 68 (n° 11), 18, rue de Bellechasse, 75007 PARIS.
- La Photosynthèse, 1983 - Actualités botaniques. Bulletin de la Soc. Bot. de France, Tome 130.
- Les processus de la production végétale primaire. Les travaux français du Programme Biologique International sur la photosynthèse, 1977 - A. MOYSE, Dir., Coll. Géobiologie, écologie, aménagement, Gauthier-Villars éd., Paris.
- Protéines foliaires et alimentation, 1981 - Cl. COSTES dir., Coll. Biochimie Appliquée, Gauthier-Villars éd., Paris.

REFERENCES CITEES

- BERNON M., 1984 - Le tabac, une nouvelles source de protéines. La Recherche, Vol. 15, fasc. 153, 411-413.
- BJÖRKMAN O., 1981 - Responses to different quantum flux. In Physiological Plant ecology. I. Responses to the physical environment. O.L. LANGE, P.S. NOBEL, C.B. OSMOND et H. ZIEGLER éd., Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 57-107.
- CASADEVALL E., LARGEAU C., METZGER P., CHIRAC C., BERKALOFF C. et COUTE A., 1983 - Production d'hydrocarbures à partir de l'algue unicellulaire Botryococcus braunii. Bio-Sciences, 2, 129-133.
- CLEMENT G., 1975 - Production et constituants caractéristiques des algues Spirulina platensis et maxima, Ann. Nutrition et Alimentation, 29, 477-488.
- GOMA G. et MONSAN P., 1983 - Les bioindustries ont-elles un avenir? La Recherche, Vol. 14, fasc. 147, 1149-1156.
- HALL D.O., 1976 - Photobiological energy conversion. FEBS Letters, 64, 6-16.
- HALL D.O. et DA SILVA E.J., 1983 - La photosynthèse : un outil biosolaire au service du développement. Nature et ressources, 19, fasc. 2, 2-9.
- JOLIVET E. et MOYSE A., 1982 - Les types métaboliques végétaux du point de vue photosynthétique. C.R. Acad. Agriculture de France, 68, 859-871.
- PINTO CONTRERAS M., 1981 - Etude des coûts énergétiques de la croissance de plantules de Blé lors du passage de l'hétérotrophie à l'autotrophie. Thèse de Docteur-Ingénieur de l'Institut National Agronomique Paris-Grignon, 75005 Paris.
- RIVES M., 1984 - L'amélioration des plantes. La Recherche, Vol. 15, fasc. 155, 752-766.

VARLET-GRANCHER C., 1982 - Analyse du rendement de la conversion de l'énergie solaire par un couvert végétal. Thèse de Doctorat d'Etat (Sc. Nat.), Université de Paris-Sud, 91405 ORSAY.

VIGNAIS P. M., 1983 - Utilisation de microorganismes photosynthétiques dans les économies d'énergie. Production d'hydrogène par les Bactéries photosynthétiques. *Bio-Sciences*, 2, 134-136.

Tableau 1. Réserves et ressources en combustibles fossiles, et production de biomasse et bilans de CO_2 .

	En tonnes d'équivalent charbon	Tonnes de carbone	Carbone des combustibles fossiles	Joules
<i>I. Réserves vérifiées</i>				
Charbon	5×10^{11}			
Pétrole	2×10^{11}			
Gaz	1×10^{11}			
	8×10^{11}			$= 3 \times 10^{22}$
<i>II. Réserves estimées</i>				
Charbon	85×10^{11}			
Pétrole	3×10^{11}			
Gaz	3×10^{11}			
Gaz et pétrole non conventionnels	20×10^{11}			
	111×10^{11}			$= 3 \times 10^{23}$
<i>III. Photosynthèse annuelle (production primaire nette)</i>		8×10^{10}	(2×10^{11})	$= 3 \times 10^{21}$
<i>IV. Stock de la biomasse (90% dans les arbres)</i>		8×10^{11}		$= 2 \times 10^{22}$
<i>V. Utilisation annuelle mondiale d'énergie</i>		5×10^9 (des combustibles fossiles)		3×10^{20}
<i>VI. CO_2 atmosphérique</i>		7×10^{11}		
<i>VII. CO_2 dans les couches supérieures de l'océan</i>		6×10^{11}		

Ces données, si imprécises soient-elles, montrent que : a) l'utilisation annuelle mondiale de l'énergie ne représente que 1/10 du stockage annuel d'énergie photosynthétique ; b) le stock dans la biomasse équivaut aux réserves vérifiées de combustibles fossiles ; c) la quantité de carbone stockée dans la biomasse est approximativement la même que celle du carbone de l'atmosphère (CO_2) et du même ordre que celle du carbone sous forme de CO_2 dans les couches superficielles des océans ; d) la destruction des forêts et de l'humus du sol libère chaque année environ de 4 à $8 \cdot 10^9$ tonnes de carbone vers l'atmosphère, ce qui équivaut à la quantité libérée par la combustion des combustibles fossiles.

d'après HALL D. O. et DA SILVA E. J., 1983.

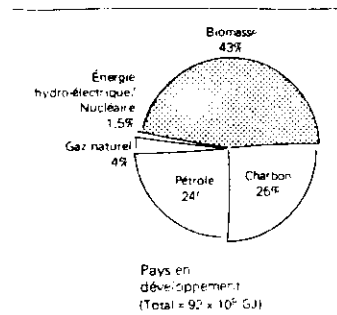
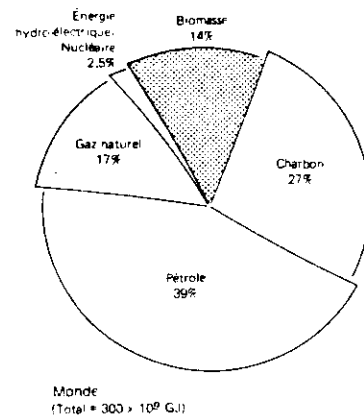
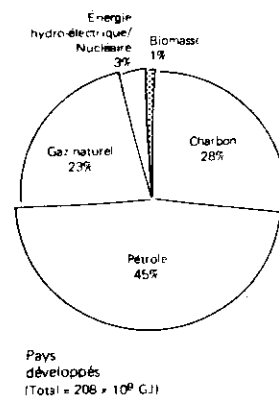


Fig. 1 Répartition mondiale de l'utilisation d'énergie (1978).
(D'après Bernard et Hall.)



T12