



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



INTERNATIONAL CENTRE FOR THEORETICAL PHYSICS
34100 TRIESTE (ITALY) - P.O. B. 589 - MIRAMARE - STRADA COSTIERA 11 - TELEPHONES: 02328123456
CABLE: CENTRATOM - TELEX 460392-1

SMR/112 - 7

IVème Séminaire sur
L'Energie Solaire

Centre International de
Physique Théorique

Trieste-Miramare
10-21 Sept. 1984

L'ENERGIE SOLAIRE, LES ECHANGES DE CO₂ ET D'OXYGENE PAR LES
ETRES VIVANTS.

On sait, depuis les travaux de PRIESTLEY (1772-1776) que l'air est purifié par les végétaux chlorophylliens à la lumière. La photosynthèse se traduit, dans les échanges de gaz, par une absorption de bioxyde de carbone (CO₂) et une émission sensiblement équivalente d'oxygène (O₂), en volume. Le quotient d'assimilation photosynthétique, si l'on s'en tient à la réduction du CO₂ en glucides par l'eau, sous l'effet de l'énergie lumineuse, est égal à 1 :

$$Q_p = \frac{\text{mol O}_2 \text{ émis}}{\text{mol CO}_2 \text{ absorbé}} = 1$$

Dans la réalité ce quotient est généralement supérieur à 1 (jusqu'à 1,3), en raison d'autres réductions utilisant le flux d'électrons venant de l'eau : réduction des nitrates par ex., sans négliger de plus, dans les longues durées de croissance végétale, l'enrichissement en protéides et lipides plus réduits que les glucides, et ce malgré la photorespiration (voir § suivants)

Les aspects quantitatifs des échanges de CO₂ et de O₂.

On estime que les plantes terrestres assimilent la quantité de carbone présent sous forme de CO₂ dans l'air qui les surmonte en moins de 10 ans. Chaque jour, une forêt de pins consommerait tout le CO₂ présent dans la colonne d'air qui est au-dessus d'elle jusqu'à 50 m.

Elle consomme environ

22 % du CO₂ qui est au-dessus d'elle en un an. L'ensemble des végétaux terrestres assimilent une quantité de CO₂ équivalente au CO₂ total de l'air présent au-dessus des continents en moins de 10 ans. (La masse du carbone du CO₂ atmosphérique est de l'ordre de 7.10¹¹ Tonnes et la production végétale annuelle en assimile environ 8.10¹⁰ Tonnes).

Pour les océans, les estimations sont plus difficiles, l'atmosphère étant à propos du CO₂ en équilibre dynamique avec l'ensemble CO₂+HCO₃⁻ des eaux marines dont le pH moyen est voisin de 8. Dans ces eaux, environ 4,25 % du carbone minéral se trouve sous forme de CO₂, 95,4 % sous forme de HCO₃⁻ et une trace (0,302 %) sous forme d'ions CO₃²⁻.

Mais, globalement, l'intensité de la photosynthèse est telle que pour l'ensemble du monde végétal, la totalité du CO₂ de l'atmosphère

L'ENERGIE SOLAIRE, LES ECHANGES DE CO₂ ET D'OXYGENE PAR
LES ETRES VIVANTS

A. MOYSE

Université Paris Sud
Bâtiment 430
91405 Orsay Cedex
France

Ces notes sont préliminaires. Vous trouverez les copies qui vous manquent et des supplémentaires au Bureau 231.

s'y trouve recyclé en 300 à 400 ans.

Quant à l'oxygène atmosphérique, il se trouve recyclé par l'intermédiaire de la respiration animale et végétale d'une part et de la photosynthèse de l'autre environ tous les deux mille ans. Et puisque l'oxygène émis par la photosynthèse tire son origine de l'eau, une quantité équivalente à toute l'eau des océans doit se trouver décomposée en environ 2 millions d'années.

La photosynthèse se présente donc comme un processus fondamental dans le maintien de la vie sur le globe terrestre. (voir RABINOWITCH, 1945; HALL et DA SILVA, 1983).

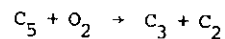
L'antagonisme CO_2/O_2 , la photorespiration.

En même temps qu'elles émettent de l'oxygène à la suite de la photooxydation de l'eau, les plantes en absorbent et les feuilles des végétaux de type C_3 en particulier présentent une intense respiration à la lumière, ou photorespiration. Cette dernière peut atteindre 40 à 50 % des échanges inversés de CO_2 et de O_2 de la photosynthèse totale (photosynthèse brute). Il en résulte que le bilan d'échanges de gaz de la photosynthèse nette (différence photosynthèse brute - photorespiration) = 50 à 60 % de l'activité de la photosynthèse brute.

Les végétaux de type C_3 (1er composé formé lors de la fixation initiale de CO_2 par le ribulose-bisphosphate : le phosphoglycérate, à 3 atomes de C, ($\text{C}_5 + \text{CO}_2 \rightarrow 2 \text{C}_3$) sont les plus communs dans les régions à climat tempéré. Ils comprennent de nombreuses plantes de culture: Blé, Betterave. Il faut y ajouter le Riz, culture de pays de climats chauds et tous les arbres.

La photorespiration y est due à deux mécanismes que l'on peut distinguer expérimentalement en plaçant les végétaux dans une atmosphère close enrichie en oxygène lourd, l'isotope ^{18}O , alors que l'eau renferme essentiellement l'oxygène de masse atomique 16. Dans des expériences de durée courte, afin d'éviter les échanges isotopiques parasites, l'appauvrissement de l'atmosphère en ^{18}O par respiration et son enrichissement en ^{16}O par photosynthèse donnent la meilleure mesure de la photorespiration et de la photosynthèse brute.

Cette photorespiration est due pour une petite partie à la réoxydation de transporteurs de la chaîne des intermédiaires des transferts d'électrons, au voisinage du photosystème I, et, pour la plus grande part, à l'activité oxygénase de la ribulose-bisphosphate carboxylase qui catalyse non seulement la fixation de CO_2 selon le schéma $\text{C}_5 + \text{CO}_2 \rightarrow 2 \text{C}_3$, mais également la fixation d' O_2 selon une réaction du type



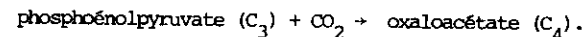
Le composé tricarboné formé est bien le phosphoglycérate, mais le composé C_2 : le phosphoglycolate, est engagé dans une série de transformations schématisées dans la fig. 1: intervention d'organites cellulaires différents des chloroplastes: peroxyosomes et mitochondries, avec absorption d' O_2 et émission de CO_2 .

Le calcul montre que cette photorespiration entraîne une perte d'énergie qui se trouve augmenter de 30 à 40 % l'énergie lumineuse nécessaire pour assimiler une molécule de CO_2 (voir GAUDILLERE, 1982).

L'antagonisme O_2/CO_2 est d'autant plus élevé que la pression partielle d' O_2 est élevée (fig. 2). Dans l'air ordinaire qui contient environ 21 % d' O_2 et 0,034 % de CO_2 , la photosynthèse ne devient positive que si la concentration de ce dernier ne s'abaisse pas au-dessous de 0,004 - 0,005 % (40 - 50 $\mu\text{l.l}^{-1}$): point de compensation de CO_2 .

Cependant, il existe des végétaux de type C_3 : plantes à fleurs, marines, d'une part et algues d'eau douce, d'autre part, (unicellulaires du type Chlorella) qui ont une photorespiration faible. On ne connaît pas encore le mécanisme qui pallie cette perte de CO_2 et d'activité photosynthétique nette.

En revanche, les plantes de type C_4 , originaires des régions à climat chaud, telles le Maïs, la Canne à sucre, les Mirlons ou encore des terrains salés des pays tempérés (divers Atriplex et Amaranthes) effacent leur photorespiration grâce à leur très forte activité de fixation de CO_2 due à leur possession d'une phosphoénolpyruvate carboxylase d'une grande vitesse catalytique. Ces plantes sont dites C_4 , puisque le 1er produit de fixation de CO_2 possède 4 atomes de carbone, issu de la réaction :



Cette réaction, qui a lieu dans les cellules immédiatement sous-épidermiques des feuilles, est suivie d'une transformation de l'oxaloacétate en malate ou en aspartate plus stables, toujours composés à 4 atomes de C et qui, après migration dans les cellules plus internes de la gaine périvasculaire des feuilles, distribuent le CO_2 aux chloroplastes riches en ribulose-bisphosphate carboxylase. Celle-ci a également la propriété oxygénase, mais le pool de CO_2 apporté par les composés tétracarbonés est beaucoup plus élevé que celui dont disposent les chloroplastes de plantes de type C_3 .

Par ex. pour le Maïs (type C_4), ce pool est de 540 nanomoles par gramme de feuille fraîche, alors qu'il n'est que de 45 nanomoles pour la tomate (type C_3), d'après GALMICHE (1973). La conséquence en est que le rapport des activités carboxylase / oxygénase de l'enzyme fixatrice des deux composés en compétition est beaucoup plus élevé pour une plante de type C_4 que pour une plante de type C_3 . De plus, le CO_2 qui tendrait à s'échapper des tissus foliaires se trouve piégé, dans les feuilles de type C_4 , par le phosphoénolpyruvate dans

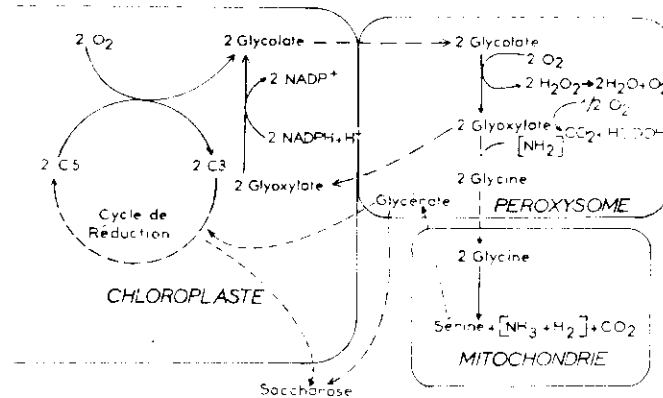


Fig. 1 - Schéma des échanges de métabolites au cours de la photorespiration (MOYSE, 1980). Absorption d' O_2 par le ribulose-bisphosphate catalysée par la ribulose-bisphosphate carboxylase/oxygénase. Oxydation du glycolate avec absorption d' O_2 et formation de glyoxylate aminé en glycine dans les peroxysoмес. Formation de sérine à partir de la glycine, avec émission de CO_2 dans les mitochondries. Récupération du glycérate et de la sérine dans la synthèse du saccharose. Le bilan des échanges de CO_2 et de O_2 correspond à 1 CO_2 émis et à 3 O_2 absorbés.

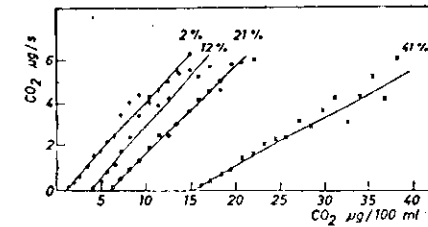


Fig. 2 - Effet des concentrations de O_2 et de CO_2 sur la photosynthèse nette de feuilles de Tabac traduite en ordonnée par les quantités de CO_2 absorbé en μg par seconde, en fonction de la concentration de CO_2 , en abscisse, pour différentes concentrations d'oxygène (2, 12, 21, 41 %) dans l'atmosphère. ($7 \mu g CO_2/100 ml \approx 40 \mu l.l^{-1}$ correspondent au point de compensation de CO_2 , pour lequel, dans ce cas, photosynthèse et photorespiration s'équilibrent) (d'après TREGUNNA et al., 1966).

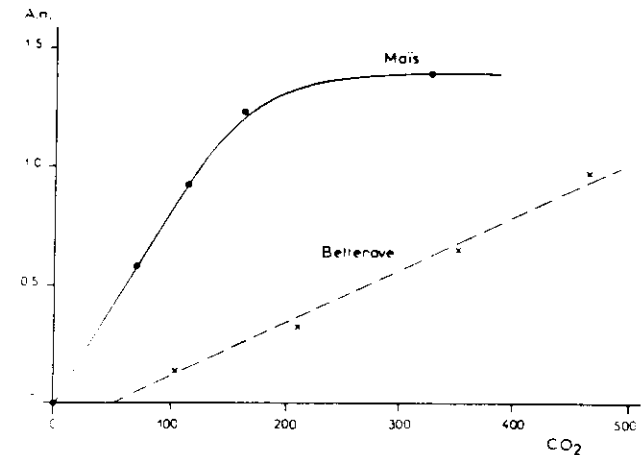


Fig. 3 - Assimilation nette A.n. (Photosynthèse nette) de feuilles de Maïs (C_4) et de Betterave (C_3) en fonction de la concentration de CO_2 dans l'atmosphère (en $\mu l.l^{-1}$). On remarque que le point de compensation de CO_2 est nul pour le Maïs, alors qu'il est de $50 \mu l.l^{-1}$ pour la Betterave.

(d'après CHARTIER et al., 1975).

les cellules du mésophylle externe en raison de la très grande affinité de la phosphoenolpyruvate carboxylase.

Il en résulte qu'en atmosphère close, les plantes de type C_4 peuvent absorber la totalité du CO_2 présent et que leur point de compensation de CO_2 est voisin de 0 (fig. 3).

Une autre conséquence du "confinement" du CO_2 dans les cellules des gaines des plantes de type C_4 est le faible fractionnement isotopique du ^{13}C à l'égard du ^{12}C , contenus dans le CO_2 atmosphérique.

Dans l'air, l'abondance des 3 isotopes naturels du carbone du CO_2 est le suivant

$$\begin{aligned}^{12}C &\approx 98,89 \% \\^{13}C &\approx 1,11 \% \\^{14}C &\approx 1.10^{-10} \% \text{ (seul radioactif)}\end{aligned}$$

Toutes les plantes absorbent plus rapidement le $^{12}CO_2$ que le $^{13}CO_2$, mais la différence est moins grande pour les plantes de type C_4 (discrimination moyenne de 4‰) que pour les plantes de type C_3 (discrimination moyenne de 20‰ par rapport à la composition de l'air en CO_2). (voir DELEENS, 1976).

Cette différence est due à la rétention du CO_2 , quelle que soit sa masse moléculaire (45 pour le $^{13}CO_2$, 44 pour le $^{12}CO_2$), plus élevée dans les feuilles des plantes de type C_4 que dans celles des plantes de type C_3 .

L'augmentation de la concentration de CO_2 dans l'atmosphère.

On observe depuis plus d'un siècle une augmentation très significative de la concentration de CO_2 dans l'atmosphère. Elle était voisine de 260 parties par million (ppm, en volume = $\mu l.l^{-1}$) à l'époque préindustrielle alors que la concentration actuelle est de 335 ppm au moins (voir LORIUS, 1983). Au cours des 20 dernières années, une augmentation de 6 % par an a été constatée: elle serait passée de 316 à 355 ppm de 1959 à 1978 d'après les mesures faites à Hawaï et sur le continent antarctique (voir MERLIVAT, 1983), soit environ de 2 ppm chaque année. Cette augmentation est indubitablement liée au développement industriel accompagné de la combustion du charbon, du gaz naturel et du fuel.

De plus, l'augmentation totale de la production de CO_2 doit être nettement supérieure, probablement multipliée par 1,75, l'air ne contenant finalement que 55 ± 5 à 10 % du CO_2 qui est dégagé en surplus de l'absorption photosynthétique des végétaux chlorophylliens, en raison de la rétention du CO_2 sous forme de bicarbonates par les eaux océaniques légèrement alcalines, de pH voisin de 8.

La non compensation de l'excès de l'émission de CO_2 par l'activité photosynthétique est aggravée par la désertification croissante, notamment au nord et au sud du Sahara et par la déforestation dans plusieurs régions du monde, notamment en Amazonie.

Or cette augmentation de la concentration en CO_2 de l'atmosphère terrestre, s'ajoutant à d'autres facteurs modificateurs du climat (introduction de composés chlorofluorocarbonés (fréon), peut avoir d'importantes conséquences sur le climat terrestre.

L'étude des variations thermiques du passé, par l'analyse isotopique de la composition de la neige en ^{18}O , depuis la dernière grande glaciation (il y a environ 16 000 ans) jusqu'à l'époque actuelle, montre un relatif parallélisme avec la teneur en CO_2 retenue dans la glace. Vers la fin de la dernière glaciation, cette teneur se situait aux environs de 200 ppm et l'on estime que son élévation qui accompagne le réchauffement post-glaciaire peut être un facteur important de l'élévation de température elle-même (voir LORIUS, 1983).

Cette élévation entraînant une fonte des glaces antarctiques, arctiques et des montagnes élevées pourrait avoir pour conséquence une élévation importante du niveau des eaux océaniques aux conséquences encore peu précisément prévisibles, mais certainement de grande gravité.

Conclusion

Il est temps de prendre conscience des quantités de CO_2 et de O_2 mises en jeu par la photosynthèse, parallèlement à son aspect énergétique. Il est également temps de réaliser la grandeur de l'impact de l'augmentation de la concentration de CO_2 dans l'atmosphère terrestre, augmentation qui ne peut continuer au rythme actuel sans grand risque de dommages.

L'élévation de la capacité photosynthétique est possible par plusieurs voies. Tout d'abord par le ralentissement, l'arrêt rapide, lorsque l'irrigation s'y prête, de la désertification, l'arrêt des déforestations excessives non remplacées au moins partiellement par des plantations à haut rendement de stockage de matière végétale. L'accroissement de la productivité par l'application rationnelle des méthodes de sélection qui ont fait leurs preuves dans les grandes cultures, l'amélioration par la voie sélective des cultures de plantes de type C_4 dans les pays chauds, sont des impératifs à la portée des agronomes et des agriculteurs qui profitent de leurs expériences. Une amélioration acceptable des pratiques culturales les moins coûteuses en énergie fossile est également une voie à rechercher, tout en prêtant une attention particulière à l'économie des engrais, notamment de ceux au coût énergétique et par suite financier élevé, comme le sont les nitrates dont

l'abus est de plus source de pollution des eaux. Une recherche également des Légumineuses acclimatables dans des conditions favorables à la fixation de l'azote moléculaire par des Rhizobiums appropriés est à prospecter partout où la possibilité s'y prête. Ces divers aspects de l'amélioration des plantes et de la production végétale sont d'importance primordiale pour l'avenir humain, sur le plan énergétique comme sur le plan nutritif.

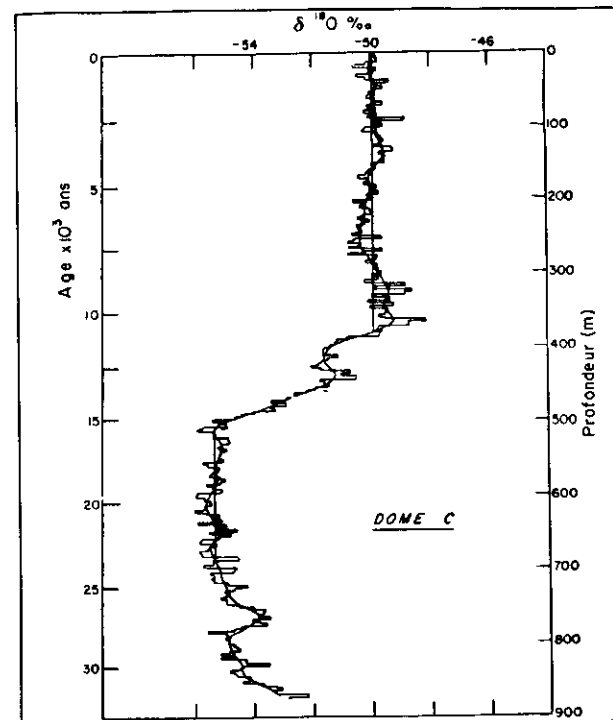
BIBLIOGRAPHIE

- CHARTIER P., MOROT-GAUDRY J.F., BETHENOD O. et THOMAS D.A., 1975 - The net assimilation of C_4 and C_3 plants as influenced by light and CO_2 and an analysis of the role of the gene opaque 2 in young maize. Communication au Long Ashton Symposium: environmental effects on crop physiology. Bristol U.K., 13-16 Avril.
- DELEENS E., 1976 - La discrimination du ^{13}C et les trois types de métabolisme des plantes. Physiologie Végétale, 14, 641-656.
- GALMICHE M., 1973 - Studies on the mechanism of glycerate-3-phosphate synthesis in tomato and maize leaves. Plant Physiology, 51, 512-519.
- GAUDILLERE J.-P., 1982 - La photorespiration, son coût énergétique. La Photosynthèse, C.R. Acad. Agriculture de France, 68, 872-882.
- HALL D.O. et DA SILVA E.J., 1983 - La photosynthèse : un outil biosolaire au service du développement. Nature et Ressources, 19, 2-9.
- LORIUS C., 1983 - Environnement atmosphérique et climats passés à partir des archives glaciaires. Le Courrier du CNRS. Images de l'environnement. Supplément au n° 52, 26-34.
- MERLIVAT L., 1983 - Le problème de l'environnement à l'échelle planétaire: une composante océanique du cycle du CO_2 . Le Courrier du CNRS. Images de l'environnement. Supplément au n° 52, 21-25.
- MOYSE A., 1980 - La photorespiration : différents aspects de la respiration des végétaux à la lumière. Physiologie Végétale, 18, 543-565.
- RABINOWITCH E.I., 1945 - Photosynthesis and related processes, Vol. I. Interscience Publishers Inc., New York,
- TREGUNNA E.B., KROTKOV G. et NELSON C.D., 1966 - Effect of oxygen on the rate of photorespiration in detached tobacco leaves. Physiologia plantarum, 19, 723-733.

	Effet thermique (°C)
Doublement du CO ₂ dans l'atmosphère	+ 2.8
Augmentation de 1% du flux solaire au sommet de l'atmosphère	+ 1.6
Augmentation de 5% de la proportion du rayonnement solaire réfléchi par le sol	- 1.3
Augmentation de 2% de la nébulosité à moyenne altitude	- 0.4
Augmentation de l'eau stratosphérique de 0.2 à 0.56 parties par million	+ 0.6
Augmentation du méthane (CH ₄) atmosphérique de 1.6 à 3.2 parties par million	+ 0.4
Introduction de deux parties par milliard dans la stratosphère des trois principaux composés chlorofluorocarbones (freon)	+ 1.5 (3 x 0.5)
Diminution de l'ozone stratosphérique de 25 %	- 0.5
Augmentation de x% du pouvoir absorbant de l'atmosphère vis-à-vis du rayonnement solaire, sous l'effet d'aérosols.	
x = 20% (aérosols stratosphériques)	- 1.9
x = 10% (aérosols troposphériques)	- 1.2
x = 2% (aérosols troposphériques)	+ 0.5

Tableau 1 - Effets thermiques comparés de différentes causes de perturbations du climat (D'après Hansen, Lacis and Lee - Symposium on "Mt St-Helens Eruption: its atmospheric effects and potential climatic impact", Washington - nov. 1980)

Le Courrier du CNRS, 1983, supp. au n° 1952, Cité par P. BUAT-MENARD et G. LAMBERT.



Antarctique

Figure 7 - Les variations de la composition isotopique de la neige déposée au Dôme C mettent en évidence différents stades climatiques au cours desquels on observe des fluctuations d'importance moindre et certains événements caractéristiques. Le dernier âge glaciaire s'est terminé il y a environ 16 000 ans : un réchauffement de la température au sol d'environ 7°C durant une période de transition d'environ 5 000 ans conduit au climat proche de l'actuel qui existe depuis plus de 10 000 ans.

Le Courrier du CNRS, 1983, supp. au n° 52, (C. LORIUS, Environnement atmosphérique et climat passés à partir des archives glaciaires).

7 m

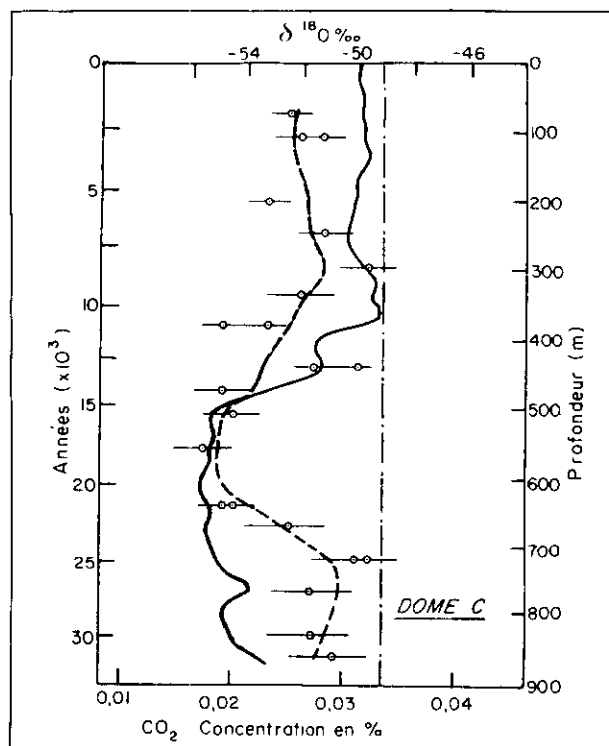


Figure 10 - Dome C - Antarctique. Variation du climat (représentée par la composition isotopique en trait continu) et de la teneur en CO_2 (points expérimentaux et courbe lissée en pointillés) en fonction de la profondeur et de l'âge. Ces résultats mettent en évidence des changements importants de la composition de l'atmosphère. La phase terminale de l'âge glaciaire est ainsi caractérisée par de très faibles concentrations en CO_2 . La courbe verticale en tirets et points indique la teneur de l'atmosphère actuelle.

Le Courrier du CNRS, 1983, supp. au n° 52 (C. LORIS: Environnement atmosphérique et climat passés à partir des archives glaciaires).

