

Reconstitutions des paléovégétations

Mesure de la composition en isotopes stables des végétaux

Chantal Descolas-Gros

Summary

Paleovegetation reconstructions: use of stable isotope ratios in plants

The impact of climatic factors on plant repartition is well suited by their physiological types (C3 and C4 plants). $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratio of organic carbon is a useful tool to characterize plant types even in fossil sediments. Resolution and accuracy of the data is improved if $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratio is measured on plant molecules instead of bulk carbon. In such a case it is necessary to follow the molecular structure too. The example of pollen sporopollenin is developed.

Mots-clés

$\delta^{13}\text{C}$, plantes, sporopollénine, pollen.

Key-words

$\delta^{13}\text{C}$, plants, sporopollenin, pollen.

Les différents facteurs climatiques (température, teneur en gaz carbonique et en oxygène de l'atmosphère, précipitations et saisonnalité de la pluviosité) conditionnent la répartition des plantes sur les continents [1]. Les interactions entre la végétation et le climat sont particulièrement bien mises en évidence si l'on considère la répartition des plantes sur la base de leurs types de métabolisme photosynthétique (C3, C4). En effet, dans les milieux chauds et secs, on rencontre des espèces (dites plantes C4) dont l'anatomie, les adaptations morphologiques et les cycles métaboliques responsables de la fixation du CO_2 sont différents de ceux de la majorité des plantes tempérées (plantes C3). La proportion relative d'espèces C3 et d'espèces C4 au cours des temps géologiques est une donnée importante à connaître car largement définie par les facteurs climatiques. Il faut donc pouvoir identifier ces différentes catégories avec un maximum de précision dans le matériel fossile.

Les plantes C3 (figure 1) sont les plus anciennes et les plus répandues. Les arbres et les herbacées tempérées en font partie. Les plantes C4 (figure 2) sont mieux adaptées aux climats tropicaux que les plantes C3 et sont particulièrement bien représentées dans les savanes herbacées. Elles seraient apparues simultanément dans plusieurs familles de plantes et leur expansion aurait eu lieu entre 6 et 8 millions d'années avant notre ère, à une période où la teneur en gaz carbonique de l'atmosphère était plus faible qu'actuellement [2].

Pour reconstituer dans les formations végétales du passé (paléovégétations), la contribution respective des plantes C3 et C4, il faut s'appuyer sur les parties de la plante qui fossilisent et se retrouvent dans les sédiments anciens. Dans certaines formations, du fait des conditions de fossilisation, on peut retrouver des feuilles, et sur la base de critères anatomiques (anatomie de type Kranz), les plantes de type C4 peuvent être identifiées. Pour des études plus exhaustives, on utilise les diagrammes polliniques [3] élaborés à partir des déterminations basées sur les caractères morphologiques des grains de pollen. Ils ne permettent souvent que la différenciation entre genre ou famille. Ainsi, dans les grandes formations herbacées actuelles (notamment tropicales), composées de graminées, il est impossible de différencier au niveau morphologique les grains de pollen d'espèces différentes. A partir des diagrammes polliniques, nous n'aurons

donc qu'une information partielle sur le couvert végétal à une époque donnée. Aussi, pour améliorer la précision des reconstitutions de paléovégétations, d'autres mesures sont parfois associées, comme l'étude des phytolithes (formations siliceuses, fréquentes chez les graminées notamment) [4]. Par ces méthodes, il est cependant difficile d'arriver à déterminer les espèces présentes et ainsi d'en déduire les types métaboliques. De plus, ceci n'est applicable que pour des périodes assez récentes où les espèces sont

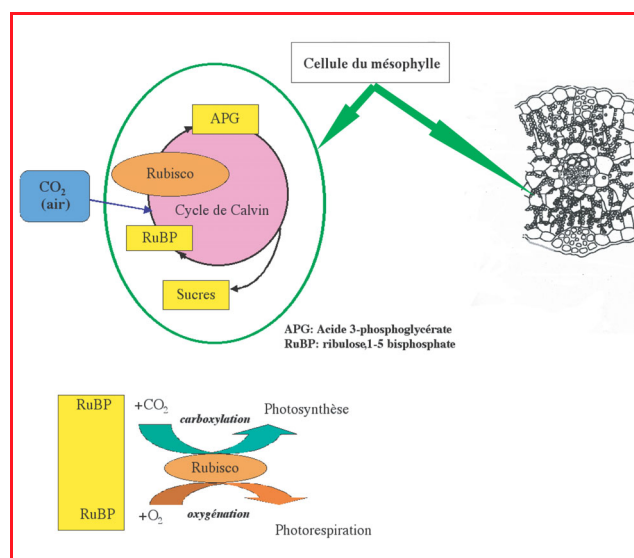


Figure 1 - Les types physiologiques chez les végétaux : les plantes C3.

Les plantes C3 fixent le CO_2 , après diffusion de celui-ci dans les cellules des feuilles, par le cycle de Calvin [10].

Chez elles, le premier produit stable formé dans la suite de réactions qui transforment le CO_2 en sucres est un composé à trois atomes de carbone (3-phosphoglycérate), d'où l'appellation C3 donnée à ces plantes.

Une seule enzyme catalyse la première étape de carboxylation du cycle de Calvin : la ribulose,1-5 bisphosphate carboxylase/oxygénase (Rubisco). Elle se trouve dans les chloroplastes des cellules du mésophylle. Cette enzyme est bifonctionnelle et peut fonctionner comme oxygénase (photorespiration). Dans ce cas, le substrat est l'oxygène et non le CO_2 .

Ce processus conduit à une perte de carbone organique pour les plantes et est très lié à la température ; ceci rend les plantes C3 moins efficaces lorsque les teneurs en CO_2 sont faibles et les températures élevées. Ces réactions se produisent dans un seul type de cellules des feuilles (cellules du mésophylle).

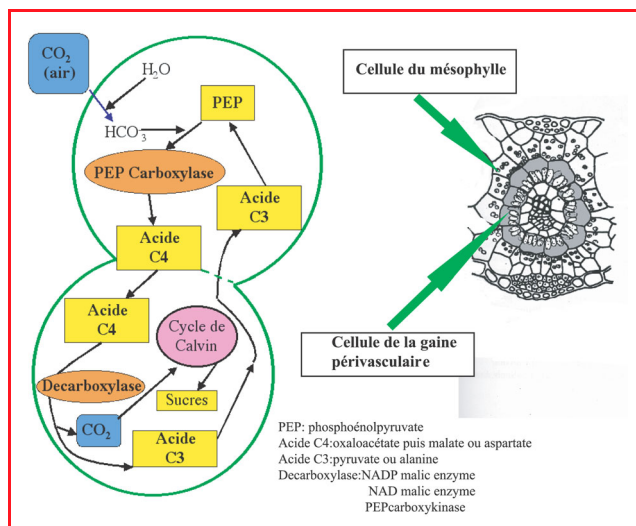


Figure 2 - Les types physiologiques chez les végétaux : les plantes C4.

Les plantes C4 [11] ont développé, en plus d'une structure foliaire avec deux types de cellules (anatomie de type Kranz), des mécanismes biochimiques de concentration du CO₂ qui suppriment la photorespiration.

La fixation du CO₂ atmosphérique (carboxylation) a lieu dans le cytoplasme des cellules du mésophylle sous forme d'ion HCO₃⁻. L'enzyme de carboxylation est la phosphoénolpyruvate carboxylase (PEP carboxylase). Le premier produit stable formé est un acide organique à quatre atomes de carbone (oxaloacétate) ; d'où l'appellation C4 donnée à ces plantes. Après transport dans les cellules de la gaine périvasculaire, l'acide en C4 est décarboxylé, produisant du CO₂ dans le cytoplasme de ces cellules, qui est ensuite fixé par le cycle de Calvin.

La ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase est située dans les chloroplastes des cellules de la gaine périvasculaire. Les cellules de la gaine étant relativement peu perméables et l'étape initiale de fixation du carbone inorganique plus efficace que la fixation ultérieure du CO₂ par la Rubisco, le CO₂ est concentré dans les cellules de la gaine supprimant ainsi la photorespiration.

Il existe plusieurs sous-catégories de plantes C4 qui diffèrent par la nature de l'enzyme de décarboxylation de l'acide en C4.

Les autres plantes (non représentées sur la figure).

Il existe des plantes qui utilisent des cycles métaboliques différents, comme les CAM (« crassulacean acid metabolism ») et les intermédiaires C3-C4. Très intéressantes compte tenu des mécanismes physiologiques qu'elles ont développés et de leur rôle dans la compréhension d'un point de vue évolutif de la mise en place des plantes C4, elles ne représentent qu'un très petit nombre d'espèces et ont une contribution très faible dans la biomasse et la productivité végétale terrestre globale. Elles ne sont pas prises en compte actuellement dans les modèles reliant végétation et climat.

considérées comme identiques à celles qui sont rencontrées actuellement (quaternaire).

L'utilisation des isotopes stables du carbone est intéressante puisque sur la base de la mesure des rapports des deux isotopes stables (¹²C et ¹³C) du carbone organique végétal, on peut différencier les plantes C3 et C4 (figure 3) [5]. Dans les sédiments lacustres notamment, on a pu caractériser, grâce aux valeurs de δ¹³C du carbone organique total, des changements de végétation C3-C4 et les relier à des modifications du climat. Cependant, certains artefacts peuvent exister lorsque l'on prend en compte la totalité de la matière organique. Par exemple, la contribution des algues ou des plantes aquatiques (phanérogames) dans le carbone organique conduit à des valeurs de δ¹³C comprises entre celles des plantes C3 et C4. Dans les eaux douces, le δ¹³C du carbone inorganique dissous est très variable (0 à - 16) et la forme sous laquelle il est assimilé (CO₂ ou HCO₃⁻) contribue à l'hétérogénéité des signatures isotopiques rencontrées chez les plantes aquatiques. Dans ce cas, la caractérisation des changements de types physiologiques des végétaux continentaux terrestres inclus dans cette matière organique totale devient très difficile.

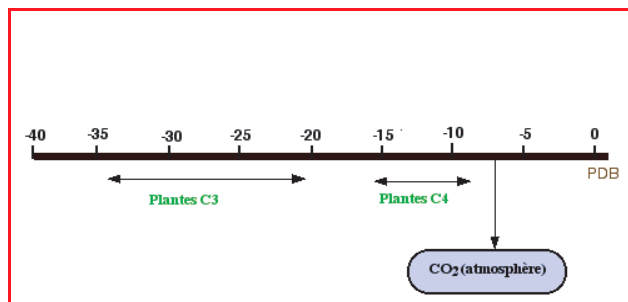


Figure 3 - Les isotopes stables du carbone (δ¹³C) des plantes.

Le ¹³CO₂ représente 1 % du CO₂ total de l'air, le reste est du ¹²CO₂. Les plantes sont généralement appauvries en ¹³C relativement au CO₂. Ce fractionnement isotopique est dû aux processus de diffusion du CO₂ de l'extérieur vers l'intérieur des feuilles et aux réactions enzymatiques qui catalysent dans les plantes les carboxylations et les décarboxylations. Le fractionnement isotopique associé aux réactions de carboxylation par la ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase est plus élevé que celui par la phosphoénolpyruvate carboxylase. Cette différence est accentuée par le fait que les deux enzymes de carboxylation n'utilisent pas le même substrat : CO₂ gazeux pour la ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase et HCO₃⁻ pour la phosphoénolpyruvate carboxylase (plantes C4) [12], HCO₃⁻ étant plus riche en ¹³C que le CO₂. Sur la base des valeurs du rapport isotopique ¹³C/¹²C du carbone organique, il est donc possible de différencier les plantes C3 des plantes C4. Ces mesures sont effectuées sur un spectromètre de masse isotopique. Le matériel végétal est d'abord transformé en CO₂ et la mesure s'effectue par rapport à un standard de mesure (PDB : rostre de bélemnite du Crétacé).

$$\delta^{13}C (\text{‰}) = [(R_{\text{échantillon}} - R_{\text{standard}}) / R_{\text{standard}}] \times 10^3$$

où R est la valeur du rapport ¹³CO₂/¹²CO₂.

D'autre part, lors de la fossilisation, la composition de la matière organique des sédiments évolue et de nombreuses molécules ne sont pas conservées.

Des méthodes se sont donc développées qui permettent de mesurer les variations du δ¹³C directement sur des molécules résistantes isolées du matériel végétal fossile.

Un exemple : la sporopollénine du pollen

Le pollen est très utilisé dans les reconstitutions de paléovégétations car la partie externe des grains, l'exine (figure 4), composée principalement de sporopollénine, est bien conservée dans les sédiments fossiles. En mesurant le δ¹³C de la sporopollénine du pollen fossile, il sera donc possible d'identifier les espèces C3 ou C4 dans un sédiment ancien. C'est un outil intéressant pour améliorer la connaissance de la répartition de ces types physiologiques au cours des temps géologiques en relation avec les modifications du climat.

Ceci est particulièrement utile lorsque certaines familles de plantes comprenant des espèces C3 et C4 sont bien

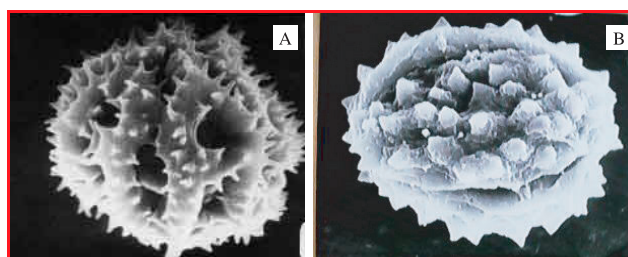


Figure 4 - La structure de l'exine des grains de pollen.

A : grain de pollen actuel de la famille des composées (photo G. Cambon).
B : grain de pollen fossile attribué à la même famille (époque tertiaire), Afrique du Sud (www.wits.ac.za).

représentées, mais que la morphologie pollinique ne permet pas de les différencier : c'est le cas par exemple pour la famille des graminées, des cyperacées, des chenopodiacees et des amaranthacées. C'est également un moyen d'avoir accès à des informations sur le type physiologique des plantes pour des périodes plus anciennes que le quaternaire, lorsque les espèces étaient différentes de celles qui sont rencontrées actuellement.

Ce type d'approche demande de connaître la variabilité des données de $\delta^{13}\text{C}$ depuis les feuilles jusqu'à la sporopollénine du pollen retrouvée dans les sédiments.

- Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ mesurées sur des grains de pollen entier actuels montrent que les types physiologiques C3 et C4 sont aussi bien caractérisés qu'à partir du carbone organique des feuilles [6] : les valeurs observées sont comprises dans la gamme de variations des $\delta^{13}\text{C}$ des végétaux (figure 3).

- Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de la sporopollénine extraite à partir des grains de pollen sont plus négatives que celles du pollen entier (lorsque l'on extrait la sporopollénine à partir du pollen actuel). L'écart est plus ou moins important selon le traitement chimique utilisé. Nous avons observé des écarts de plusieurs ‰, variables selon les espèces. La variabilité associée au fractionnement dû à la synthèse et à la composition chimique de la molécule doit être différenciée de celle due aux artefacts des traitements chimiques. En parallèle avec l'étude de la variabilité des mesures isotopiques, l'étude de la variabilité de la structure chimique de la sporopollénine est indispensable.

- Le rôle des processus de diagenèse sur les $\delta^{13}\text{C}$ de la sporopollénine du pollen fossile devra être évalué et la structure de la sporopollénine fossile comparée à celle obtenue après traitement chimique du pollen actuel.

Cette étude est délicate car la structure de ce polymère est encore incomplètement connue et sa solubilisation demeure problématique ; nos essais, comme ceux de la littérature, montrent que les méthodes spectroscopiques en phase solide sont de ce fait les mieux adaptées à notre problématique [7].

Dans nos études, nous associons aux mesures de $\delta^{13}\text{C}$ celles de $\delta^{15}\text{N}$. L'interprétation des variabilités est plus

complexe pour les isotopes stables de l'azote, mais c'est un moyen d'aborder les liens entre le cycle du carbone et celui d'azote chez les plantes actuelles et fossiles [8].

Ces développements méthodologiques ont pour but de permettre d'améliorer la qualité des données qui pourront ensuite être utilisées comme paramètres dans les modèles climatiques [9].

Remerciements

Je remercie Jaleh Ghashghaie pour sa relecture approfondie du manuscrit et ses remarques constructives.

Références

- [1] Ehleringer J.R., Bowling D.R., Flanagan L.B., Fessenden J., Helliker B., Martinelli L.A., Ometto J.P., *Plant Biol.*, **2002**, *4*, p. 181.
- [2] Cerling T.E., *C4 Plant Biology*, R.F. Sage, R.K. Monson (eds), Academic Press, **1999**, p. 445.
- [3] McGlone M.S., Moar N.T., *Rev. Paleobot. Palynol.*, **1997**, *96*, p. 317.
- [4] Scott L., *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **2002**, *177*, p. 47.
- [5] Griffiths H., *Stable isotopes in ecology and environmental science*, Oxford, Blackwell, **1998**.
- [6] Descolas-Gros C., Calleja M., Cour P., Richard P., Perruchetti C., Jame P., *C.R.A.S. Paris, Sciences de la Terre et des planètes*, **2001**, *332*, p. 755.
- [7] Wiermann R., Ahlers F., Schmitz-Thom I., *Biopolymers*, A. Steinbüchel, Wiley, **2001**, p. 210.
- [8] Long S.P., *C4 Plant Biology*, R.F. Sage, R.K. Monson, Academic Press, **1999**, p. 215.
- [9] Prentice I.C., Cramer W., Harrison S., Leemans R., Monserud R.A., Solomon A.M., *J. Biogeogr.*, **1992**, *19*, p. 117.
- [10] Leegood R.C., Sharkey T.D., von Caemmerer S., *Photosynthesis: physiology and metabolism*, Kluwer Academic Publishers, **2000**.
- [11] Hemming D.L., Switsur V.R., Waterhouse J.S., Heaton T.H.E., Carter A.H.C., *Tellus*, **1998**, *50B*, p. 25.
- [12] Hatch M.D., Slack C.R., *Biochem. J.*, **1966**, *101*, p. 103.

Chantal Descolas-Gros

est chercheur CNRS à l'université de Montpellier II*.



* UMR 5554, Université de Montpellier II, case courrier 061, 34095 Montpellier Cedex 05.
Tél. : 04 67 14 49 39. Fax : 04 67 04 20 32.
E-mail : descolas@isem.univ-montp2.fr

À la rentrée d'octobre 2003 le CNAM propose

UN NOUVEAU DIPLÔME DE **PREMIER CYCLE TECHNIQUE (DPCT)** DE **CHIMIE (BAC+2)**

• **Programmes rénovés, avec en particulier la CRÉATION des UV suivantes**

- fondements structurels des industries chimiques et pharmaceutiques
- initiation au génie chimique
- outils informatiques appliqués à la chimie et à la biologie
- bases scientifiques adaptées à la chimie et à la biologie

• **Tronc commun large entre le DPCT de CHIMIE et le DPCT de BIOCHIMIE-BIOLOGIE** pour favoriser les passerelles entre les deux disciplines

Informations : <http://www.cnam.fr/> - valeur@cnam.fr ; bardez@cnam.fr

