

Exercice de paléontologie et climatologie

1 - Le CO₂ et l'évolution des végétaux feuillés.

D'après Beerling D. J. et R. A. Berner, *PNAS* 120 (2005) et Beerling D. J., *Annals of Botany* (2005)

Les données fossiles

Les premières plantes terrestres apparaissent à la fin du Silurien, vers 410 Ma, et présentent des formes simples, tubulaires, peu ramifiées, entièrement photosynthétisantes (*i.e.* sans organe de type feuille (mégaphylle) spécialisé dans la photosynthèse).

Les premières feuilles n'apparaissent dans le registre fossile que 40 à 50 Ma après les premières plantes terrestres et ne deviennent communes qu'à la fin du Dévonien, vers 360 Ma.

Or les données fossiles montrent que les éléments structuraux nécessaires au développement d'une structure de type feuille (méristèmes, vascularisation, cuticule, épiderme...) ont été acquis bien avant l'apparition des feuilles mégaphylles. Durant cette même période, les plantes ont pourtant acquis de nombreuses autres innovations évolutives (modes de dispersion, cycles de vie diplophasique dominant, augmentation de taille...).

Composition atmosphérique et évolution morphologique des végétaux au Dévonien

On cherche à comprendre comment les conditions climatiques du Dévonien pourraient avoir influencé l'évolution morphologique des végétaux.

La Figure 1 représente la succession de formes constatées chez les plantes fossiles du Dévonien (410 Ma) au Carbonifère (370 Ma).

Rq : Les flèches n'impliquent aucune relation évolutive directe, mais simplement l'évolution générale des formes végétales majoritaires.

Kenrick P., *Nature* 410, 2001

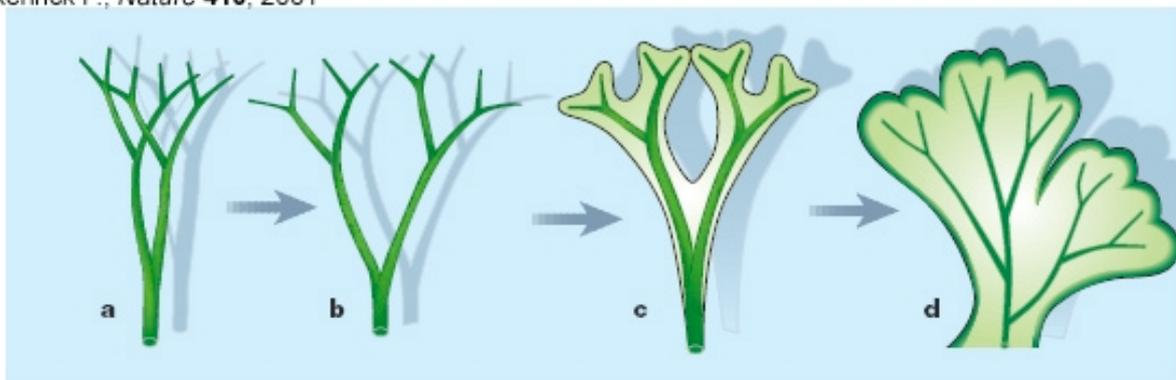


Figure 1 - Évolution constatée de la forme des tiges des premières plantes terrestres au cours du Dévonien et du Carbonifère.

La Figure 2 vous présente l'évolution du CO₂ atmosphérique au Dévonien et au Carbonifère, déduite d'une modélisation numérique et de l'analyse isotopique des nodules carbonatés retrouvés dans des paléosols du Dévonien.

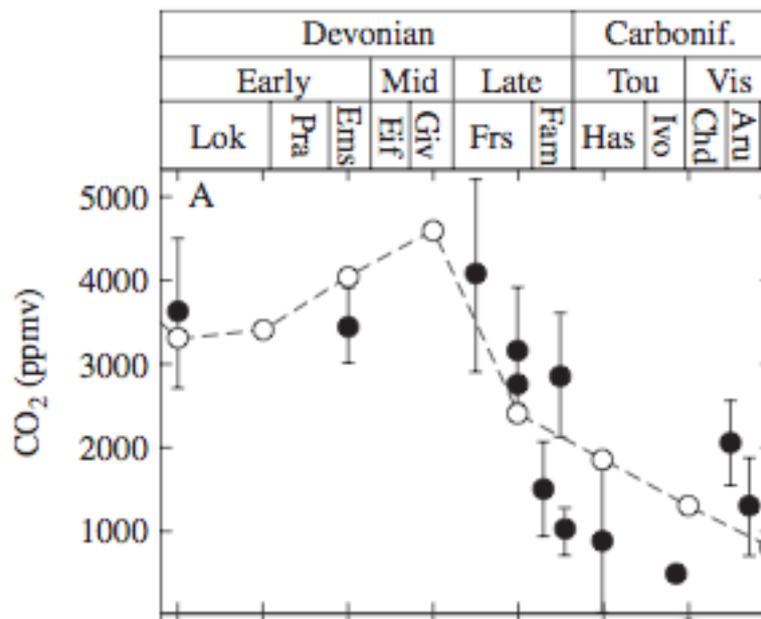


Figure 2 - Évolution modélisée et estimée de la concentration atmosphérique de dioxyde de carbone au cours du Dévonien et du Carbonifère.

Question 1 : Qu'implique cette figure pour le climat global du Dévonien puis du Carbonifère ?

Dévonien : fort taux de CO₂, donc fort effet de serre. Climat (probablement) plus chaud qu'aujourd'hui.
Carbonifère : taux de CO₂ atmosphérique plus faible, climat plus frais qu'au Dévonien.

Le Tableau 1 vous montre l'évolution de la densité stomatique des végétaux durant la période considérée.

Tableau 1 - Évolution de la densité stomatique des premières plantes terrestres.

Age (Ma)	Densité stomatique des végétaux (nombre de stomates par mm ²)
Siluro-dévonien (410 Ma)	5 à 10
Fin du Dévonien (370 Ma)	800 à 1000

Question 2 : Comment pourriez-vous interpréter cette évolution anatomique des végétaux ?

L'augmentation de la densité stomatique pourrait s'expliquer comme une adaptation phénotypique des plantes à la baisse du taux de CO₂ atmosphérique : l'augmentation du nombre de stomate par unité de surface permet aux plantes d'alimenter leurs tissus en CO₂ malgré la baisse de la concentration en dioxyde de carbone atmosphérique.

La Figure 3 résume les modalités de gain et de pertes de chaleur par les feuilles des végétaux.

Question 3 : Comparez les morphologies « feuille aplatie » et « tige cylindrique » du point de vue du bilan thermique *pour une même densité stomatique*.

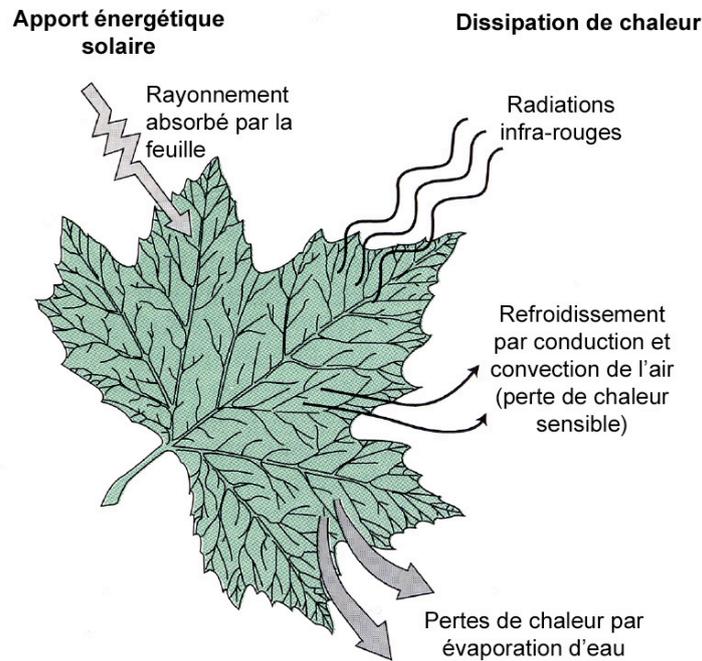


Figure 3 - Composantes du bilan thermique d'une feuille.

Les stomates contribuent au bilan thermique de la feuille, car ce sont les régions privilégiées d'évapo-transpiration, donc de perte de chaleur par évaporation d'eau. Pour une densité stomatique fixée, une feuille aplatie intercepte plus de rayonnement qu'une feuille cylindrique (surface augmentée) et perd plus d'eau (surface augmentée, donc nombre total de stomates accru). En se recouvrant légèrement, les feuilles diminuent aussi la circulation de l'air et donc les pertes thermiques par convection. En conséquence, on peut supposer qu'une feuille aplatie s'échauffe plus qu'une tige cylindrique.

Question 4 : Les documents et les questions précédents vous permettent-ils de proposer une interprétation à l'absence de feuilles aplaties chez les végétaux du Dévonien ancien et moyen ?

Au Dévonien, l'effet de serre important et les hautes températures résultantes étaient défavorable à l'apparition de feuilles aplaties chez des végétaux dont la densité stomatique était faible (faible évapo-transpiration). Les feuilles aplaties auraient causé une mortalité par surchauffe, elles étaient donc contre-sélectionnées.

Question 5 : Quelles ont pu être les conséquences sur le bilan thermique des feuilles de l'évolution rapportée dans le Tableau 1 ?

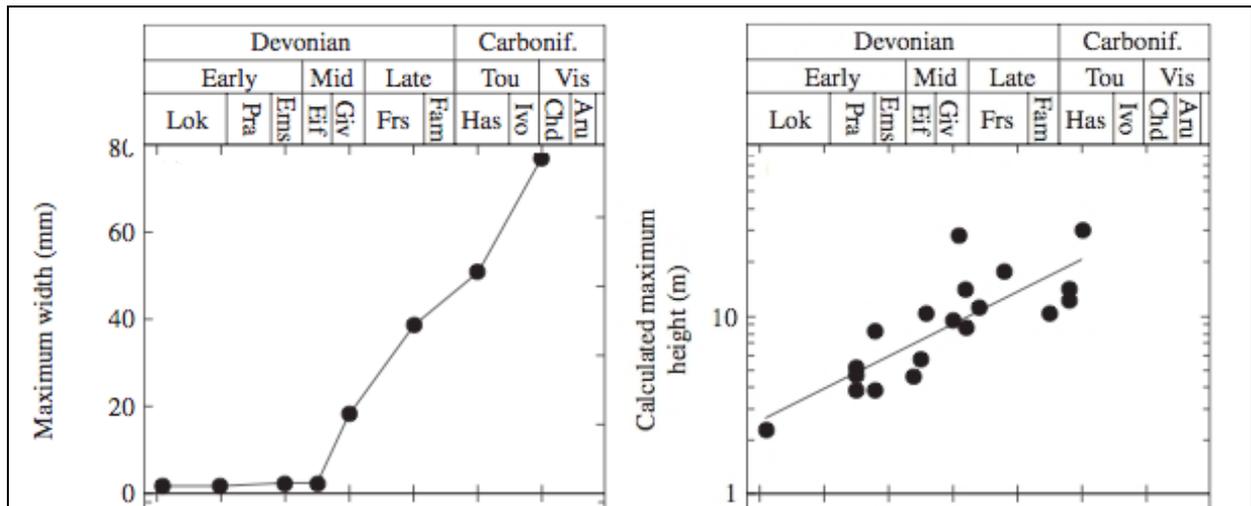


Figure 4 - Évolution de la largeur maximale des feuilles des végétaux terrestres au Dévono-Carbonifère (en mm, coordonnées linéaires) et de la taille maximale des plantes calculées à partir du diamètre des tiges fossiles (en coordonnées logarithmiques).

Question 9 : Rappelez l'influence, sur les temps géologiques, de l'altération et de l'érosion des silicates calciques sur les teneurs atmosphériques de dioxyde de carbone. Comment la température agit-elle sur l'intensité de ces processus ?

Les réactions d'altération des silicates calciques et magnésiens, suivies de la précipitation de carbonates de calcium et de magnésium ont pour bilan net la fixation de dioxyde de carbone atmosphérique. Ce couple de réactions constituerait donc un puit de CO₂ à l'échelle des temps géologiques. La baisse de la température, en diminuant la vitesse des réactions, pourrait ralentir l'intensité de ce processus. Dans ce cas, le refroidissement dû à la diminution du taux de CO₂ atmosphérique ralentirait cette baisse : il s'agirait donc d'une *rétroaction négative*.

Question 10 : Qu'implique la Figure 4 pour l'évolution de l'altération et du CO₂ atmosphérique ?

L'augmentation de l'épaisseur des sols, impliquée par les tailles accrues des végétaux, s'est probablement accompagnée d'une augmentation de l'altération et de l'érosion des roches continentales silicatées. Cette altération des silicates, couplée à la sédimentation carbonatée marine, a pour bilan net une séquestration de dioxyde de carbone atmosphérique. L'évolution des végétaux pourrait donc avoir contribué aux modifications des teneurs en CO₂ enregistrées entre le Dévonien et le Carbonifère.

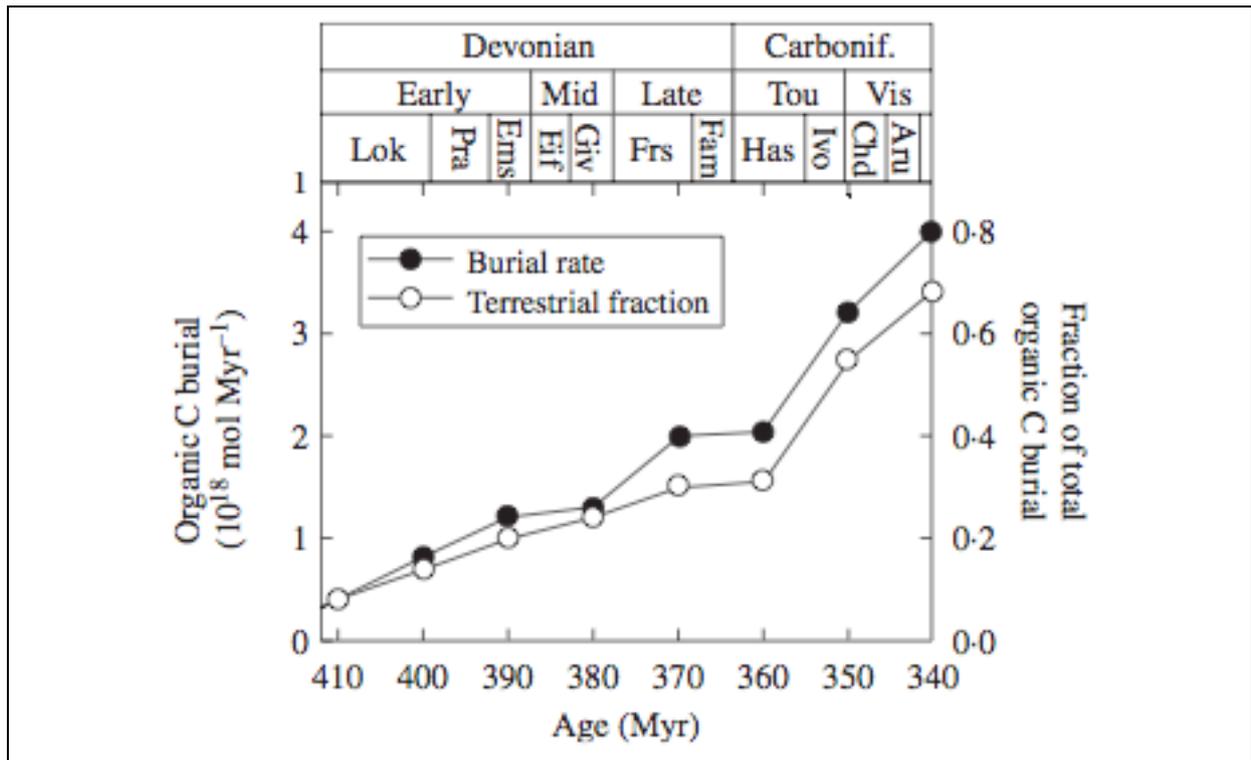
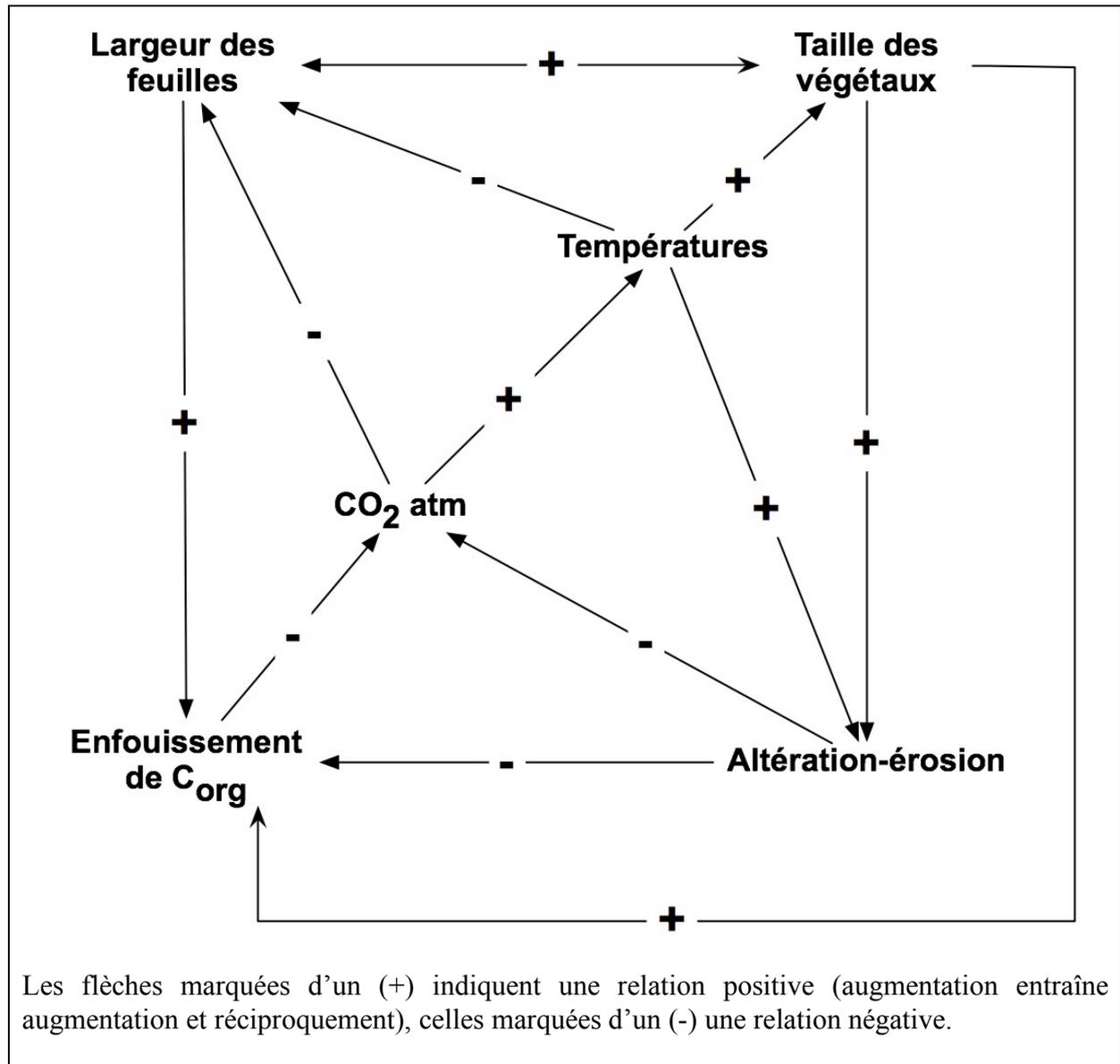


Figure 5 - Évolution de l'enfouissement de carbone organique au cours du Dévonien. La figure distingue le carbone organique total (disques noirs) et la fraction de ce total issu des terres émergées (disques blancs).

Question 11 : Interprétez la Figure 5 à l'aide des données de la Figure 4 et vos précédentes conclusions. Quels ont pu être les conséquences de l'évolution présentée sur cette figure sur l'évolution des teneurs en dioxyde de carbone atmosphérique ?

La figure 5 montre que le taux d'enfouissement de carbone organique dans les sols a augmenté à partir du dévonien, de manière parallèle à l'augmentation de taille des végétaux. La taille accrue des végétaux s'accompagnait logiquement d'une plus grande quantité de matière organique morte, mais la figure 5 implique aussi que cette matière organique n'était pas complètement dégradée et s'accumulait dans les sols et les sédiments, surtout continentaux (cercles blancs de la figure). Ce carbone organique enfoui, échappant donc à l'oxydation, soustrait du CO₂ à l'atmosphère. Là encore, le développement des végétaux a pu contribuer aux modifications atmosphériques et climatiques du Dévonien-Carbonifère.

Question 12 : Synthétisez vos conclusions en résumant les mécanismes de rétroaction mis en évidence à l'aide des figures 4 et 5 et en reprenant le scénario établi à la question 6.



Question 13 : Les indicateurs paléoclimatiques montrent que le niveau du CO₂ atmosphérique s'est à nouveau stabilisé au Carbonifère. Quels mécanismes ont pu contrebalancer l'évolution étudiée dans les précédentes questions ?

- La diminution de température a pu contribuer à ralentir le pompage du CO₂ par le couple « altération des silicates calciques et magnésiens / dépôt de carbonates).
- d'autres facteurs géologiques, comme les éruptions volcaniques, ont pu contrecarrer la baisse du CO₂.

À la limite Trias-Jurassique, l'éruption des trapps de la Province Magmatique de l'Atlantique Central pourrait avoir provoqué une libération massive de CO₂ dans l'atmosphère qui expliquerait le climat particulièrement chaud enregistré durant cette période (la teneur atmosphérique en CO₂ revient à des valeurs voisines de celles du Dévonien).

Question 12 : Par analogie avec l'interprétation proposée pour le Dévonien, quels modifications de la morphologie foliaire pourrait-on s'attendre à rencontrer chez les végétaux de la période Trias-Jurassique ?

Une augmentation de la quantité de CO₂ atmosphérique température globale a pu avoir comme conséquence pour les végétaux une diminution adaptative de la densité stomatique. L'augmentation des températures a pu affecter les plantes à feuilles larges, par surchauffe létale, et favoriser par conséquent les espèces à feuilles étroites et dentées.

Question 13 : Quelles rétroactions, et avec quelles conséquences, ont-elles pu se mettre en place lors de ce nouvel épisode chaud ?

- Forte chaleur => surchauffe des plantes => moindre enfouissement de Corg dans les sol.	=> rétroaction positive,
- Forte chaleur => végétation à feuilles plus étroites => végétation moins dense	augmentation du taux de CO ₂
Augmentation du taux de CO ₂ => forte chaleur => altération accélérée => pompage accru du CO ₂ par l'altération des silicates calciques et magnésien => régulation du taux de CO ₂	=> rétroaction négative, régulation du taux de CO ₂

2 - Paléo-pCO₂ et stomates des végétaux

D'après Chen L-Q. *et al.*, *Am. J. Bot.* 88 (2001), D. J. Beerling, *PNAS* 99 (2002), D. L. Royer, *Review of Palaeobotany & Palynology* 114 (2001), G. J. Retallack, *Nature* 411 (2001).

Les stomates des végétaux assurent la capture du dioxyde de carbone atmosphérique nécessaire à la photosynthèse. La quantité de stomates par unité de surface des feuilles des végétaux dépend ainsi pour partie de la concentration atmosphérique du CO₂. Ce paramètre peut donc potentiellement servir de traceur paléoenvironnemental de la pCO₂ des temps anciens.

Pour ce faire, on définit deux modes de calcul de la surface foliaire occupée par les stomates :

- **La densité stomatique (SD)**, mesurée comme le nombre de stomates par unité de surface foliaire et exprimé en mm⁻².
- **L'indice stomatique (SI)**, construit à partir de la densité stomatique SD et de la quantité de cellules épidermiques présentes par unité de surface foliaire ED :

$$SI = (SD / (SD + ED))$$

Le Tableau 2 suivant rassemble les densités et les indices stomatiques mesurés sur des représentants actuels et fossiles du genre *Gingko*.

Question 1 : rappelez les principales caractéristiques biologiques du représentant actuel de ce genre (*Gingko biloba*). Pourquoi s'intéresser à ce genre pour ce type d'étude ?

Les premiers représentants du Genre *Gingko* remontent au Permien. Cette espèce est donc particulièrement intéressante pour étudier l'évolution de la densité stomatique sur de grande échelle de temps.

Question 2 : Quelles sources d’erreurs peut-on envisager avant d’utiliser les données du tableau pour reconstruire les teneurs atmosphériques en dioxyde de carbone du passé ?

- Validité du principe d’actualisme ? Le genre *Gingko* a évolué, même si sa morphologie générale et son cycle de vie semblent avoir peu changé. La relation actuelle densité stomatique – pCO₂ obtenu sur l’espèce actuelle pourrait être différente de celles des espèces passées.

- Les relations obtenues correspondent à une gamme de valeurs de pCO₂ relativement étroite. Ces relations restent-elle valables pour des pCO₂ beaucoup plus élevées qu’actuellement (10 fois plus grandes par exemple) ?

Question 3 : Commentez les données du tableau 2. Comparez quantitativement les indices stomatiques des *Gingko* fossiles et du *Gingko biloba* avant l’augmentation récente des teneurs en CO₂ perceptible à partir des années 1950.

Tableau 2 - caractéristiques stomatiques de feuilles d'individus du genre *Gingko* d'âges différents

Espèces	Âge	SD		SI	
		Moyenne	Écart - type	Moyenne	Écart - type
<i>Gingko biloba</i>	1998	97,7	0,1	9,3	0,01
<i>G. biloba</i>	1924	134,0	3,7	?	
<i>G. coriacea</i>	Crétacé ancien	20,3	0,8	3,4	0,1
<i>G. huttoni</i>	Jurassique moyen	44,8	1,2	5,5	0,1
<i>G. yimaensis</i>	Jurassique moyen ancien	10,1	0,4	2,6	0,1
<i>G. obrutschewii</i>	Jurassique ancien	59,3	0,7	6,7	0,04

On constate que les valeurs de la densité stomatique ont diminué de 1924 à 1998 mais restent plus élevées que les valeurs du Jurassique et Crétacé. La pCO₂ actuelle et récente est donc inférieure à celle du Crétacé. On remarque également qu’au Jurassique ancien, la densité stomatique et l’index stomatique étaient supérieurs à ceux du Jurassique moyen et du Crétacé : L’intervalle de temps Jurassique moyen – Crétacé apparaît donc comme une période à pCO₂ particulièrement élevée par rapport aux temps précédents et suivants.

La Figure 6 vous présente les relations Indice Stomatique – pCO₂ obtenues sur des espèces **actuelles**, dont le *Ginkgo biloba*.

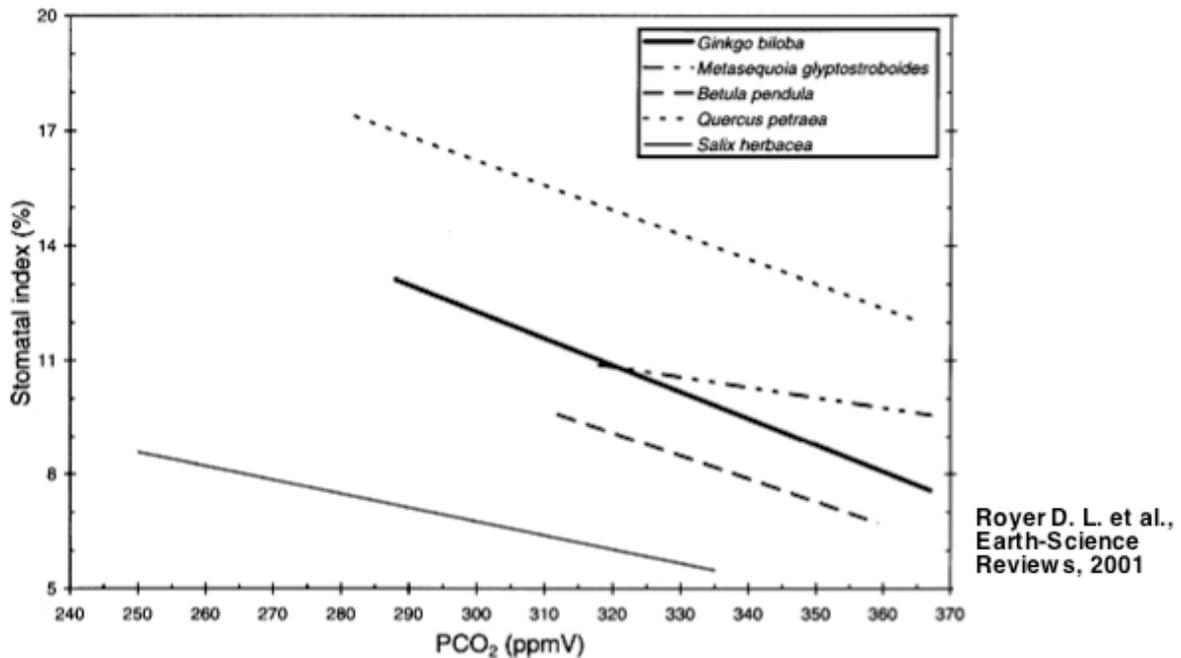


Figure 6 - réponse de l'indice stomatique aux valeurs de pCO₂ pour cinq espèces végétales actuelles. Les données proviennent d'une compilation de mesures, effectuées sur des feuilles provenant d'herbiers et de transects altitudinaux.

Question 4 : déduisez du graphique la relation linéaire pCO₂ = f(SI) pour *G. biloba*. Quelles valeurs passées de pCO₂ en déduisez-vous avec les données du Tableau 2 ? Commentez ces résultats.

Relation obtenue : pCO₂ (ppmv) = -14 x SI + 472

Espèces	Âge	SI Moyenne	pCO ₂ Relation 1
<i>Ginkgo biloba</i>	1998	9,3	341,8
<i>G. biloba</i>	1924	?	
<i>G. coriacea</i>	Crétacé ancien	3,4	424,4
<i>G. huttoni</i>	Jurassique moyen	5,5	395
<i>G. yimaensis</i>	Jurassique moyen ancien	2,6	435,6
<i>G. obrutschewii</i>	Jurassique ancien	6,7	378,2

La Figure 7 donne une autre équation, non linéaire, reliant indice stomatique et teneur en dioxyde de carbone pour le *Ginkgo biloba* (G. J. Retallack, 2001)

Question 5 : À l'aide de cette nouvelle équation, calculez à nouveau les valeurs de pCO₂. Comparez les résultats des questions 4 et 5.

Espèces	Âge	SI	pCO ₂
		Moyenne	Relation 2
<i>Gingko biloba</i>	1998	9,3	296
<i>G. biloba</i>	1924	?	
<i>G. coriacea</i>	Crétacé ancien	3,4	5720,4
<i>G. huttoni</i>	Jurassique moyen	5,5	2547
<i>G. yimaensis</i>	Jurassique moyen ancien	2,6	7291,7
<i>G. obrutschewii</i>	Jurassique ancien	6,7	1350,3

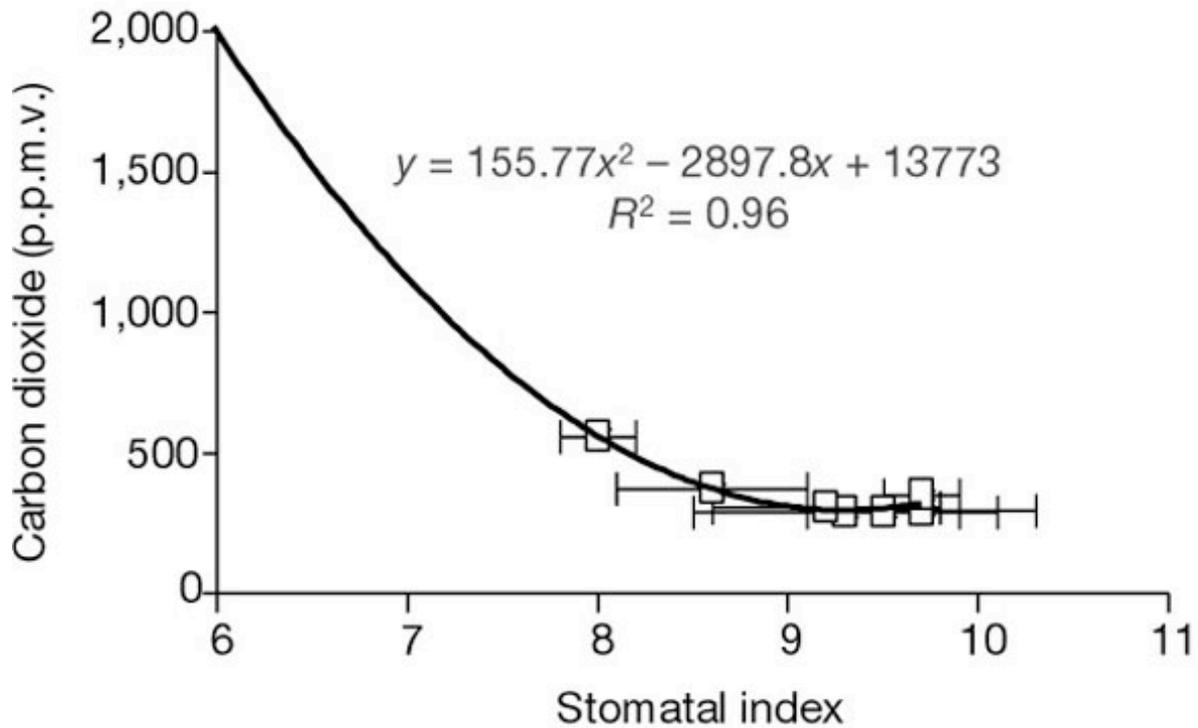


Figure 7 - Relation pCO₂ - indice stomatique obtenue à partir de feuilles de Gingko élevés en conditions contrôlées sous des pCO₂ fixées et de feuilles provenant d'herbiers remontant jusqu'à 1888. D'après G. J. Retallack, 2001.

La nouvelle relation étant une parabole, les valeurs de pCO₂ obtenues pour les faibles valeurs de l'indice stomatiques sont largement plus élevées que celles calculées avec la relation linéaire. Les pCO₂ du Crétacé atteignent plus de vingt fois la valeur actuelle.

Question 6 : Déduisez de vos calculs précédents les valeurs de RCO₂, proportion passée de CO₂ atmosphérique par rapport à la valeur actuelle (**prise égale à 300 ppmv**).

Espèces	Âge	pCO ₂	pCO ₂	RCO ₂	RCO ₂
		Relation 1	Relation 2	Relation 1	Relation 2
<i>Gingko biloba</i>	1998	341,8	296	1,139	0,987
<i>G. biloba</i>	1924				
<i>G. coriacea</i>	Crétacé ancien	424,4	5720,4	1,415	19,07
<i>G. huttoni</i>	Jurassique moyen	395	2547	1,317	8,49

<i>G. yimaensis</i>	Jurassique moyen ancien	435,6	7291,7	1,452	24,30
<i>G. obrutschewii</i>	Jurassique ancien	378,2	1350,3	1,261	4,5

La Figure 8 présente la courbe d'évolution de RCO_2 au cours des temps géologiques, calculée à l'aide d'un modèle géochimique du cycle du carbone (GEOCARB II, Berner, 1997) ainsi que ses marges d'erreur et les valeurs obtenues par différents auteurs à l'aide d'indicateurs paléoclimatiques.

Question 7 : Comparez vos résultats à ceux de ce modèle.

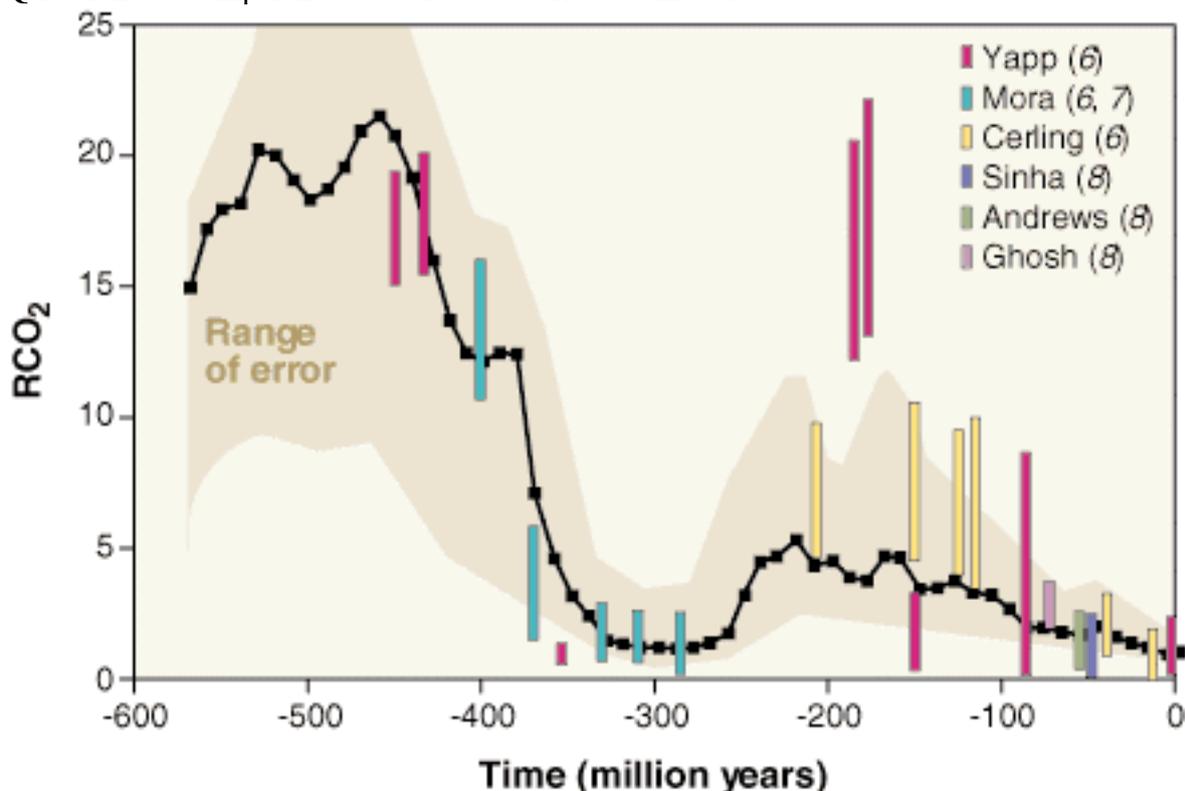


Figure 8 - Évolution calculée de la proportion atmosphérique de CO₂ par rapport à l'actuelle (RCO₂) et comparaison avec les estimations obtenues par plusieurs auteurs à l'aide d'autres indicateurs paléoclimatiques (paléosols).

Les valeurs obtenues avec la relation 2 (équation du second degré) fournissent des valeurs plus proches de celles proposées par le modèle numérique GEOCARB II pour le Jurassique ancien et moyen, alors que les valeurs du Jurassique moyen ancien et du Crétacé sont largement supérieures à la courbe de Berner, même en tenant compte de la marge d'erreur associée au modèle (ces valeurs se rapprochent par contre de celles de Yapp). Les valeurs fournies par la relation 1 (relation linéaire) sont systématiquement plus basses que celles du modèle.

Ces deux évaluations de la pCO₂ à partir de l'index stomatique ne permettent donc pas de valider le modèle et inversement, si le modèle semble plus en accord avec la relation 2, sa grande marge d'erreur ne permet pas d'exclure définitivement la première relation.