

Les défis du cycle du Carbone

Philippe CIAIS, Patrick MONFRAY et André GAUDRY

Centre des Faibles Radioactivités, avenue de la Terrasse, et Laboratoire de Modélisation du Climat et de l'Environnement, CEA Saclay, Bâtiment 709, Orme des Merisiers, 91191 GIF-sur-YVETTE cedex.

1. INTRODUCTION

2. LE CYCLE NATUREL DU CARBONE

- 2.1 Réservoirs et flux
 - 2.1.a Océan
 - 2.1.b Biosphère
 - 2.1.c Atmosphère
- 2.2 Échange de CO_2 entre océan et atmosphère
 - 2.2.a Échange de gaz à l'interface air-mer
 - 2.2.b $\Delta p\text{CO}_2$ dans l'océan
- 2.3 Échange de CO_2 entre biosphère et atmosphère
 - 2.3.a La photosynthèse
 - 2.3.b La respiration
 - 2.3.c Flux net et cycle saisonnier du CO_2 atmosphérique

3. LE CYCLE DU CARBONE PERTURBÉ PAR L'HOMME

- 3.1 Rejets dans l'atmosphère
 - 3.1.a Source de CO_2 fossile
 - 3.1.b Source de CO_2 due à la déforestation
- 3.2 Réponse du cycle du carbone à la perturbation anthropique
 - 3.2.a Accumulation moyenne du CO_2 dans l'atmosphère
 - 3.2.b Réponse de l'océan

- 3.2.c Réponse de la biosphère
- 3.3 Diagnostic des sources et des puits
- 3.3.a Les mesures de CO₂ atmosphérique
- 3.3.b Les isotopes du carbone
- 3.3.c Fluctuations interannuelles

4. **CONCLUSIONS**

BIBLIOGRAPHIE

Les défis du cycle du Carbone

Philippe CIAIS, Patrick MONFRAY et André GAUDRY

I. INTRODUCTION

Le CO_2 est un gaz à effet de serre qui contribue à maintenir une température propice à la vie à la surface de notre planète. À l'échelle du siècle, la concentration atmosphérique de ce gaz est régulée par un échange perpétuel avec l'océan et la biosphère. Les études du cycle du carbone visent à mieux comprendre les mécanismes du transfert de carbone entre l'atmosphère et ces deux réservoirs. Alors que depuis deux siècles, les activités humaines contribuent à une augmentation inquiétante du contenu en CO_2 de l'atmosphère, il s'agit de prédire l'évolution du cycle du carbone afin de pouvoir évaluer l'effet de serre lié à un excès de CO_2 . Les modèles climatiques indiquent que pour un doublement du CO_2 , l'on peut prévoir un réchauffement de quelques degrés à la surface du globe. Au rythme actuel des émissions, ce doublement pourrait être atteint au début du siècle prochain, puis dépassé par la suite. À très long terme, l'océan, de par sa taille, résorbera une partie de la perturbation anthropique et le cycle du carbone retournera très lentement vers un nouvel état d'équilibre. Le problème est de savoir quelle va être la réponse transitoire de l'océan et de la biosphère tant que dureront les émissions. De cette estimation risque de dépendre le climat que les générations futures subiront au cours des prochains siècles. Nous nous attachons ci-dessous à présenter les mécanismes «naturels» d'échange du carbone entre les trois réservoirs, puis à évaluer comment l'océan et la biosphère répondent à la perturbation anthropique actuelle.

2. LE CYCLE NATUREL DU CARBONE

2.1 Réservoirs et flux

La figure 1 représente le cycle naturel du carbone et les principaux réservoirs qui échangent du CO_2 avec l'atmosphère. Sur des échelles de temps inférieures au millénaire, les deux réservoirs qui contrôlent la teneur en CO_2 de l'atmosphère sont l'océan et la biosphère terrestre (végétation et sols). L'érosion des sédiments carbonatés de la croûte terrestre ou le volcanisme ne représente que des flux négligeables.

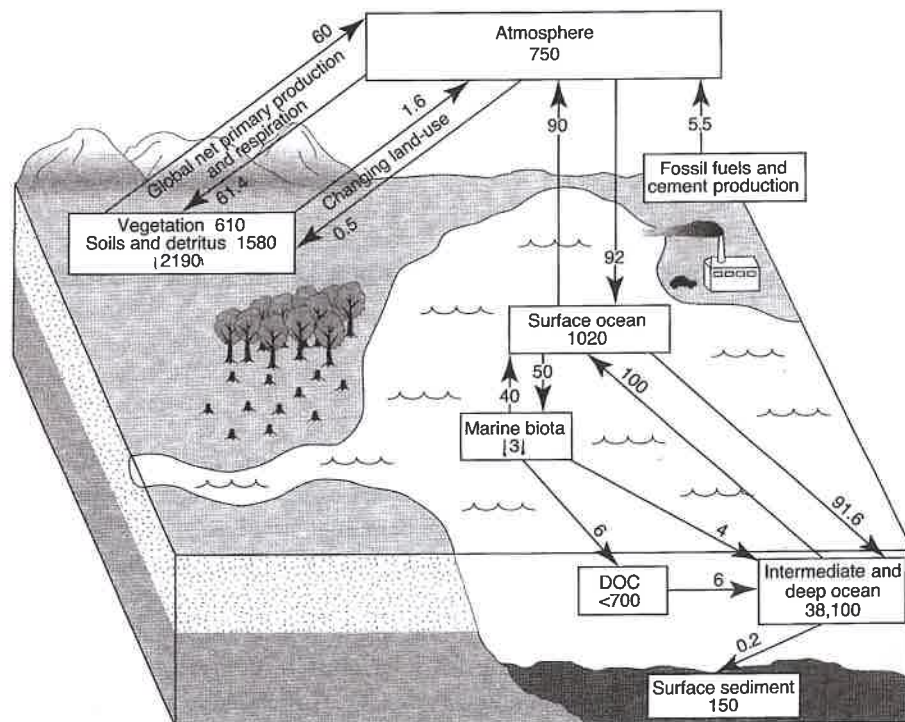


Figure 1 : Le cycle global du carbone avec les principaux flux d'échange entre l'atmosphère, le réservoir de carbone dissout dans l'océan et le carbone biosphérique.

2.1.a OCÉAN

De prime abord, l'on constate sur la figure 1 que l'océan renferme beaucoup plus de carbone que la biosphère terrestre. Le CO_2 étant un acide faible, au pH de l'océan qui est environ de 8, la quasi totalité du carbone dissout se trouve sous forme d'ions bicarbonates HCO_3^- , contre seulement 1% de CO_2 dissout et 10% d'ions carbonates CO_3^{2-} . À cause de l'effet tampon dans l'équilibre acido-basique du CO_2 , un apport supplémentaire de CO_2 dans l'océan entraîne une variation dix fois plus faible du contenu total en carbone dissout. La quantité de carbone océanique qui est réellement susceptible d'être échangée avec l'atmosphère représente donc un réservoir de taille dix fois moindre que celle indiquée sur la figure 1, soit l'équivalent de 4 000 GT, environ six fois ce que renferme l'atmosphère. De surcroît, l'océan profond n'est ventilé que très lentement, de sorte que sur quelques années, seul l'océan superficiel échange du CO_2 avec l'atmosphère. Cela implique que 100 GT seulement du réservoir océanique peuvent interagir rapidement avec l'atmosphère. À l'inverse, sur le long terme, il faut prendre en compte la capacité de dilution de l'océan intermédiaire et profond qui au bout de quelques siècles finit par réguler la teneur atmosphérique.

2.1.b BIOSPHERE

Le carbone du réservoir biosphérique comprend à la fois les tissus des plantes, la litière formée par les débris végétaux en surface du sol et la matière organique en décomposition dans le sol. Les végétaux renferment globalement moitié moins de carbone que les sols. Toutefois, le contenu en carbone des sols dépend du type de végétation et des conditions climatiques. Les sols les plus riches en carbone correspondent aux toundras et aux zones inondées ; viennent ensuite les terres cultivées et les forêts boréales. Comme pour l'océan, la question se pose de savoir quelle est la fraction du carbone du sol qui interagit vraiment avec l'atmosphère sur de courtes périodes, sachant que bon nombre de composés organiques dans le sol sont très résistants à la décomposition. La réponse est fonction du type d'écosystème que l'on considère. Sur une année, une forêt tropicale échange environ 20% du carbone du sol avec l'atmosphère, une terre agricole environ 5 à 10%, alors que pour une toundra, cette fraction tombe à moins de 1% (Jenkinson *et al.*, 1991). Si ces valeurs démontrent que les sols des toundras n'ont probablement pas beaucoup d'incidence sur les variations interannuelles du cycle du CO₂, ils sont de par leur inertie susceptibles de jouer un rôle majeur sur de plus longues échelles de temps, par exemple au cours du prochain siècle.

2.1.c ATMOSPHERE

La figure 1 montre que les flux nets annuels de carbone pour l'océan et pour la biosphère résultent de la superposition de deux flux bruts de sens opposés qui transfèrent chacun d'énormes quantités de CO₂. Pour la biosphère, les flux bruts de photosynthèse et de respiration représentent environ 15% du contenu total en CO₂ de l'atmosphère. Pour l'océan, les flux bruts de dégazage et de dissolution du CO₂ équivalent chacun à 12%. La mesure du CO₂ préservé dans les glaces de l'Antarctique et du Groenland indique qu'il n'y a pas eu de variations très importantes dans la teneur en CO₂ atmosphérique au cours des 10 000 dernières années précédant la période industrielle (Raynaud *et al.*, 1993 ; Barnola *et al.*, 1995). Si l'on admet donc l'existence d'un **état d'équilibre** pour le cycle naturel du carbone, autrement dit que la concentration en CO₂ de l'atmosphère reste à un niveau constant, alors la somme des flux bruts globaux entrant et sortant de l'atmosphère doit être égale à zéro. Les flux bruts sont compensés en moyenne globale et sur des échelles de temps de l'ordre de plusieurs années. Pourtant, localement ou saisonnièrement, il se produit un échange net avec l'atmosphère. Dans la suite, nous présentons plus en détail les mécanismes physiques qui sont à l'origine des transferts de carbone représentés sur la figure 1, en adoptant pour convention qu'un flux positif représente un gain de CO₂ pour le réservoir atmosphérique.

2.2 Échange de CO₂ entre océan et atmosphère

2.2.a ÉCHANGE DE GAZ À L'INTERFACE AIR-MER

L'océan échange du dioxyde de carbone avec l'atmosphère par transfert de gaz lorsque la concentration en CO₂ dissous des eaux de surface c_o , est différente de celle qui correspondrait à l'équilibre avec l'atmosphère, notée c_a . Le flux net d'échange entre atmosphère et océan F_o , est alors proportionnel au gradient de concentration, ce qui s'exprime par :

$$F_o = v (c_o - c_a) \quad (1)$$

Les flux bruts de dégazage F_{oa} , et de dissolution F_{ao} du CO₂ à l'interface air-mer que représente la figure 1 sont respectivement égaux aux produits $v.c_o$ et $-v.c_a$. Si les concentrations sont exprimées en $g\ cm^{-3}$ et les flux de CO₂ en $gC\ cm^{-2}\ a^{-1}$, la quantité v qui possède la dimension d'une vitesse est appelée **vitesse de transfert de gaz** (*piston velocity* en anglais).

La figure 2a représente v en fonction de la vitesse du vent à l'interface air-mer à partir des résultats d'expériences de transfert de gaz en soufflerie (Liss et Merlivat, 1986) ou en plein océan. L'on constate que le transfert de CO₂ s'intensifie aux fortes vitesses de vent et que v peut être décrit par une suite de fonctions linéaires. La loi de Henry indique qu'à l'équilibre avec l'atmosphère $c_a = S P_a$ avec S la solubilité du CO₂ dans l'eau de mer et P_a sa pression partielle dans l'air. En définissant la "pression partielle" du CO₂ dans l'eau P_o , par $c_o = S P_o$, nous pouvons réécrire l'équation (1) sous la forme :

$$F_o = v S (P_o - P_a) = K_{ex} (P_o - P_a) \quad (2)$$

Le terme $K_{ex} = v S$ définit le **coefficient d'échange** du CO₂ entre l'atmosphère et l'océan. Au contraire de v et S , le coefficient d'échange ne dépend pratiquement pas de la température, mais est surtout fonction de la vitesse du vent.

La figure 2b présente la variation de K_{ex} en fonction de la latitude. Face à l'approche physique de Liss et Merlivat, les géochimistes ont pu estimer la valeur globale de K_{ex} en utilisant l'isotope radioactif ¹⁴C du CO₂ produit par les essais nucléaires dans l'atmosphère au cours des années 50. De l'inventaire du ¹⁴C qui a progressivement envahi l'océan, (Broecker *et al.*, 1985) obtiennent une valeur globale de K_{ex} qui, de manière surprenante, est nettement supérieure à celle que l'on déduit de la relation de Liss et Merlivat. Les raisons de cette différence d'environ 50% sont mal connues. L'extrapolation de la détermination physique de Liss et Merlivat à l'ensemble de l'océan sous-estime peut-être les vents forts, ou l'effet du transfert par les grosses bulles dans l'échange du CO₂. D'autre part, l'inventaire océanique du ¹⁴C qui se base en fait sur plusieurs traceurs géochimiques pourrait être révisé à la baisse, et donc conduire à un K_{ex} plus faible (Hesshaimer *et al.*, 1994). L'incertitude sur la valeur exacte du coefficient d'échange K_{ex} reste l'un des obstacles qui empêche l'estimation directe des flux de CO₂ entre l'atmosphère et l'océan.

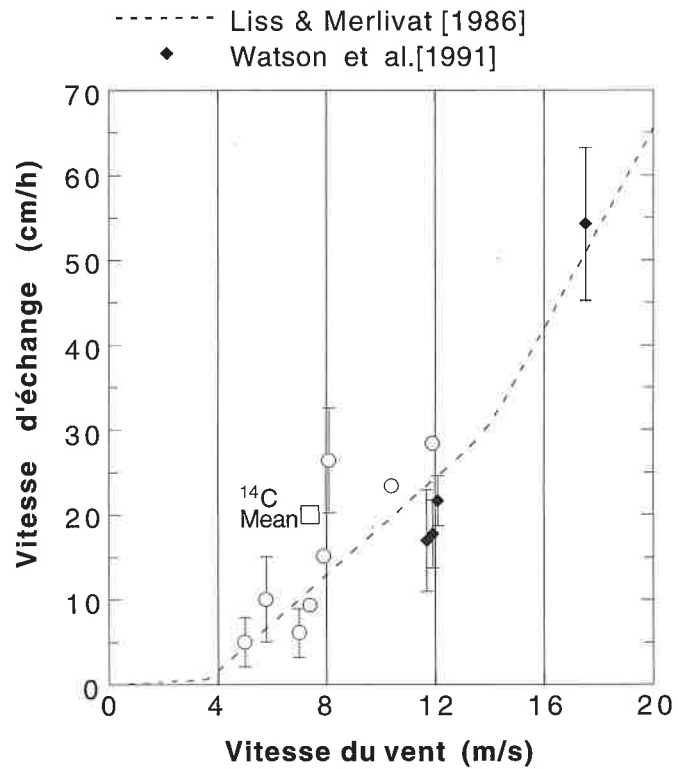


Figure 2a : Vitesse d'échange du CO₂ à l'interface air-mer à 20 °C déterminée expérimentalement en fonction de la vitesse du vent à 10 m. En pointillé : relation de Liss et Merliva ; carré blanc : valeur moyenne de la vitesse d'échange établie en faisant l'inventaire global du ¹⁴C naturel dans l'océan ; losanges noirs = mesures de vitesse d'échange : déterminés par des mesures de SF₆ et ³He en mer du Nord ; ronds blancs = mesures de vitesse d'échange : déterminés par l'inventaire de ²²²Rn dans différents bassins océaniques.

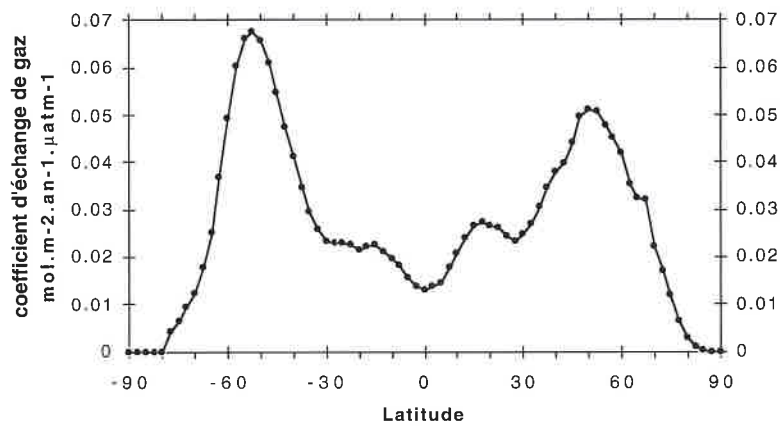


Figure 2b : Coefficient d'échange du CO₂ à 20 °C en moyenne annuelle et zonale, estimé à partir de la relation de Liss et Merlivat en utilisant les vents à 10 m et les SST analysées au CEPMMT (Centre Européen de Prévisions Météorologiques à Moyen Terme). pour l'année 1990 (d'après Ramonet, 1994).

2.2.b $\Delta p\text{CO}_2$ DANS L'OcéAN

Le flux de CO_2 avec l'atmosphère est proportionnel à la différence de pression partielle ($P_o - P_a$) que l'on appelle $\Delta p\text{CO}_2$. Les mesures de $\Delta p\text{CO}_2$ lors de campagnes océanographiques ne couvrent pas la totalité de l'océan mondial ni l'ensemble des saisons (Takahashi *et al.*, 1986, 1994). Néanmoins, les données existantes montrent clairement que les zones d'*upwelling* à l'équateur dégazent du CO_2 dans l'atmosphère. L'Atlantique Nord et la zone subantarctique sont les principaux puits, avec dans une moindre mesure les gyres tropicales. Les remontées d'eaux profondes près du continent Antarctique représentent une faible source.

La valeur du $\Delta p\text{CO}_2$ dans l'océan dépend de l'échange de gaz avec l'atmosphère, de l'activité biologique et de la circulation des masses d'eau. Un premier effet d'ordre thermodynamique appelé **pompe de solubilité** établit qu'un réchauffement des eaux de surface provoque un dégazage de CO_2 (la solubilité diminue avec la température), alors qu'inversement des eaux plus froides vont dissoudre plus de CO_2 . Interviennent ensuite des effets biologiques. Premièrement, le phytoplancton assimile le carbone dissous dans l'océan et cause une diminution du $\Delta p\text{CO}_2$ par un mécanisme que l'on appelle **pompe biologique**. Deuxièmement, la formation des squelettes en calcite des organismes planctoniques consomme des ions CO_3^{2-} et, via l'équilibre acido-basique du CO_2 , a pour conséquence une augmentation du $\Delta p\text{CO}_2$ qualifiée de **contre-pompe des carbonates**. Au total, la pompe biologique l'emporte sur la contre-pompe des carbonates et l'on mesure effectivement une sous-saturation en CO_2 de l'océan en présence de phytoplancton. Ainsi, il n'est pas rare de trouver des valeurs de -80 ppm lors des floraisons printanières dans l'Atlantique Nord. L'activité biologique dans l'océan transfère du carbone depuis la surface vers le fond de l'océan. L'océan profond est donc riche en carbone dissous car c'est là que s'opère la minéralisation de la matière organique produite en surface. Au niveau des *upwellings* équatoriaux du Pacifique et de l'Atlantique, les remontées d'eaux profondes entraînent une sursaturation en CO_2 de l'océan de surface par rapport à l'atmosphère et l'on peut y mesurer des $\Delta p\text{CO}_2$ aussi élevés que +110 ppm.

Il est à noter que l'on ne dispose de mesures régulières de $\Delta p\text{CO}_2$ que sur très peu de sites, de sorte qu'à l'échelle d'un bassin océanique la variation saisonnière du $\Delta p\text{CO}_2$ reste mal connue. Elle pourrait être très prononcée dans l'Atlantique Nord, là où l'activité biologique est la plus intense. Certains modèles numériques permettent de simuler le champ de $\Delta p\text{CO}_2$ global, en prenant en compte les processus thermodynamiques et biologiques et la dynamique des masses d'eau (Maier-Reimer, 1993 ; Winguth *et al.*, 1994). Le champ de $\Delta p\text{CO}_2$ calculé par un autre modèle qui réalise en fait l'interpolation et l'extrapolation des données existantes (Takahashi *et al.*, 1997) et multiplié par le coefficient d'échange K_{ex} donne une image de la distribution globale des flux air-mer de CO_2 (figure 3).

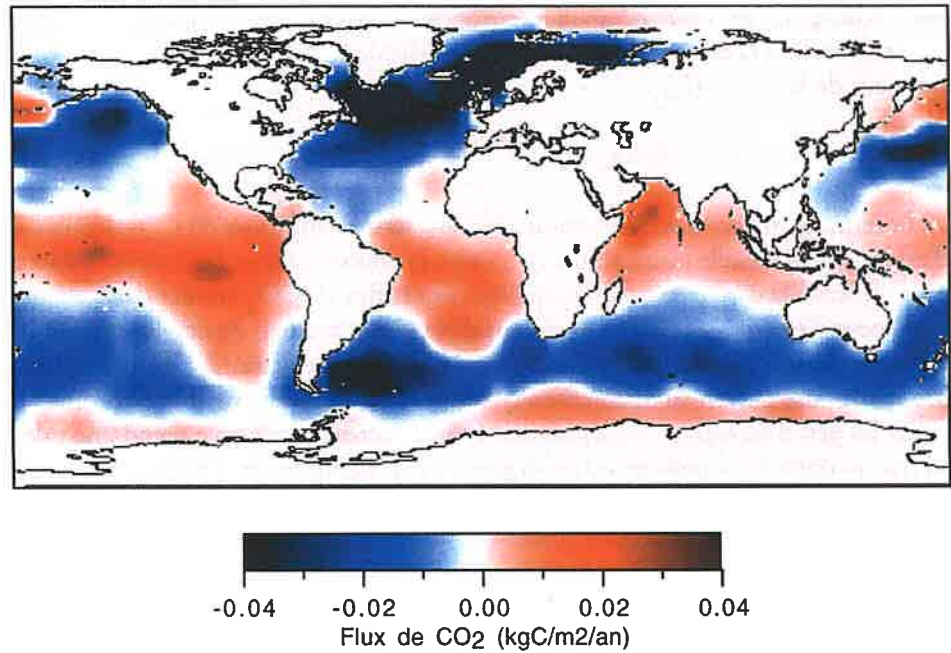
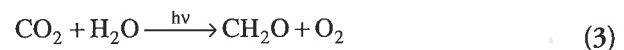


Figure 3 : Flux de CO₂ échangé entre l'océan et l'atmosphère. Ce flux est calculé par la formule $\text{Flux} = K_{ex} \Delta p\text{CO}_2$ où K_{ex} est estimé d'après la relation donnée sur la figure 2a et le champ de $\Delta p\text{CO}_2$ est simulé par un modèle global qui interpole en fait les mesures de plusieurs campagnes océanographiques (Takahashi *et al.*, 1997). Une valeur positive du flux indique que l'océan émet du CO₂ vers l'atmosphère et vice-versa.

2.3 Échange de CO₂ entre biosphère et atmosphère

2.3.A LA PHOTOSYNTHÈSE

Photosynthèse et respiration sont les deux flux d'échange du CO₂ entre atmosphère et biosphère terrestre. Le flux de photosynthèse correspond à une consommation de CO₂ par les plantes, et entraîne donc une diminution de la teneur en CO₂ de l'atmosphère. La photosynthèse s'effectue selon une suite de réactions complexes qui permettent aux plantes, moyennant l'apport d'énergie lumineuse $h\nu$, de réduire le CO₂ atmosphérique afin d'en incorporer l'atome de carbone dans les molécules organiques qui forment les tissus des végétaux. Elle peut être simplifiée par la réaction :



La photosynthèse s'opère dans les cellules des feuilles, c'est-à-dire là où l'énergie lumineuse du rayonnement solaire est absorbée. L'absorption de photons par la chlorophylle rend possible la réaction (3) qui, sans apport d'énergie, serait endothermique ($\Delta G > 0$). Au niveau d'un écosystème, le taux moyen d'assimilation du CO₂ de

l'atmosphère par la photosynthèse est appelé **Production Primaire Brute**. Comme pour l'échange de gaz entre océan et atmosphère, la Production Primaire Brute (A) est proportionnelle à la différence de pression partielle de CO_2 entre l'atmosphère (P_a) et l'intérieur de la feuille (P_i) :

$$A = g_s (P_a - P_i) \quad (4)$$

Le terme g_s , ou **conductance stomatale**, caractérise la diffusion du CO_2 depuis l'air à l'extérieur de la feuille jusqu'au site où s'opère la photosynthèse. Les stomates sont de petits orifices à la surface des feuilles qui régulent le flux de CO_2 entrant dans la feuille et la vapeur d'eau transpirée. On peut considérer que la stratégie de développement des végétaux consiste à optimiser l'assimilation du CO_2 . Cependant, il n'est pas toujours « profitable » aux plantes de maintenir des stomates grand ouvert car il importe aussi de limiter les pertes en eau par transpiration. La conductance stomatale prend une valeur qui traduit donc un compromis entre la gestion des ressources en carbone et en eau par les plantes. En conséquence, elle varie à l'échelle de la journée en fonction des conditions climatiques et dépend aussi fortement du stress hydrique ou des conditions de développement de la plante. Ball (1988) a déterminé expérimentalement plusieurs facteurs qui influencent g_s pour diverses espèces de plantes de type C3 poussant en environnement contrôlé. L'appellation « C3 » comprend des plantes qui ont un schéma commun pour la photosynthèse et regroupe l'ensemble des arbres et des herbacées, à l'exception notable de quelques espèces d'herbacées tropicales abondantes, notamment dans les savanes et des plantations de maïs qui sont de type C4. Il obtient une relation empirique entre g_s et l'environnement de la plante :

$$g_s = g_0 + g_1 \frac{A \cdot h}{P_a} \quad (5)$$

h = humidité relative à la surface de la feuille
 A = taux d'assimilation du CO_2 par la plante
 P_a = Pression partielle de CO_2 dans l'air

g_0 et g_1 sont deux coefficients déterminés empiriquement, et s'avèrent à peu près indépendants de l'espèce considérée. Les variables P_i , A et g_s ne sont pas indépendantes.

En utilisant les équations (4) et (5) avec la relation physique que la photosynthèse implique entre A et P_i (Farquhar *et al.*, 1980 ; Collatz *et al.*, 1980), il est possible de calculer explicitement la Production Primaire Brute (Sellers *et al.*, 1992 ; Randall *et al.*, 1996). La globalisation de cette approche physiologique pour différents types d'écosystèmes requiert toutefois de connaître la distribution dans l'espace et dans le temps de la densité du couvert végétal. Les satellites qui mesurent certaines propriétés optiques de la végétation apportent des informations précieuses qui servent à paramétrer des modèles globaux de l'assimilation du carbone par la biosphère.

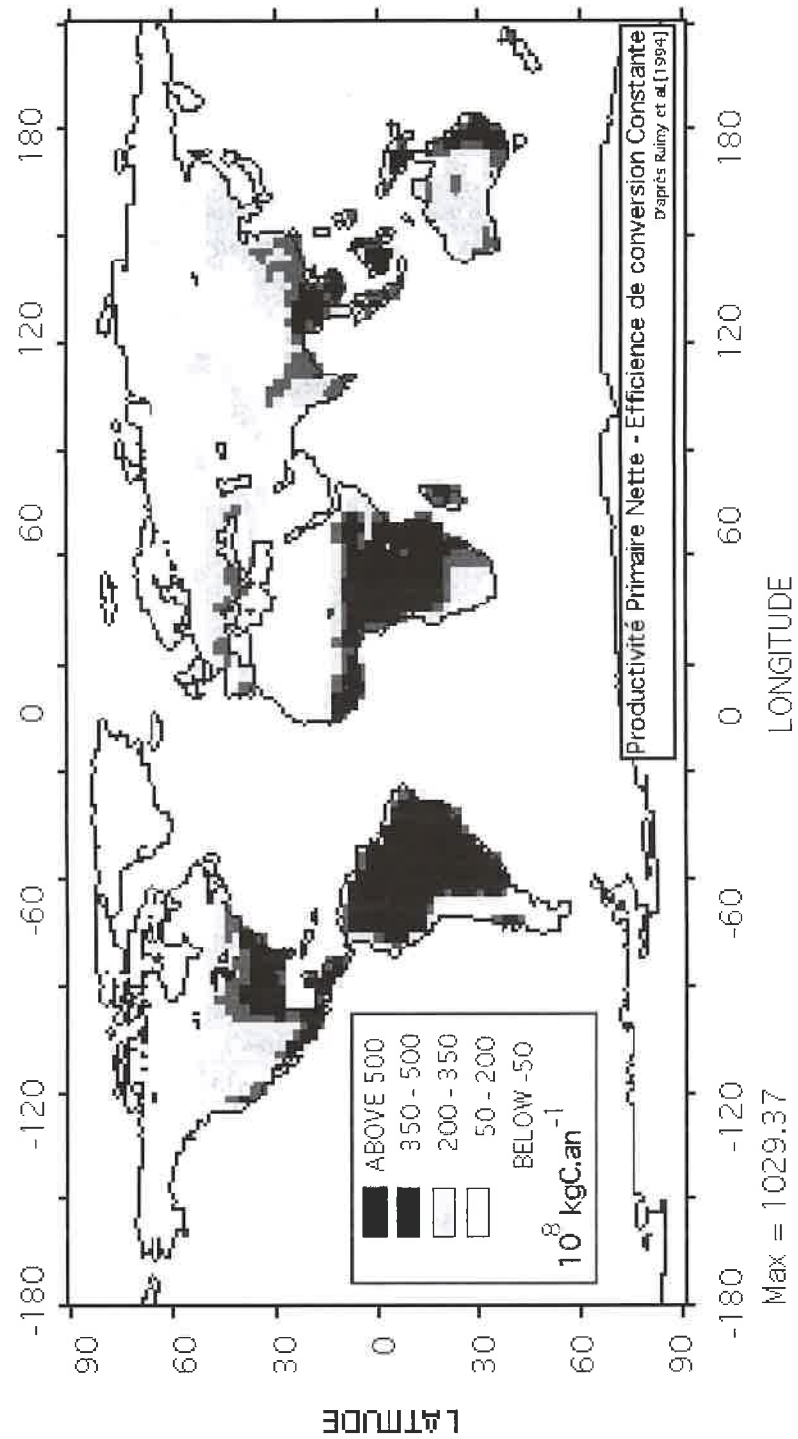


Figure 4 : Distribution des flux annuels de CO₂ correspondant à la Productivité Primaire Nette (NPP) de la biosphère continentale, d'après l'estimation du modèle TURC (Ruimy et al., 1994).
Unités = 10⁸ KgC an⁻¹ sur une grille de 2,5° par 2,5°.

Sur la figure 4, on remarque que les écosystèmes les plus productifs sont les forêts équatoriales, les forêts tempérées et les zones de culture. Les forêts boréales de conifères ont une productivité plus faible, tout comme les toundras dans l'Arctique ou les steppes que l'on rencontre dans les régions arides.

2.3.b LA RESPIRATION

Le terme de respiration désigne de manière générale tous les flux qui transfèrent du CO_2 depuis la biosphère terrestre vers l'atmosphère. En fait cette dénomination regroupe des processus biologiques et physiques de nature différente, parmi lesquels l'on distingue la **respiration de maintenance** des plantes et la **respiration hétérotrophe** qui représente l'oxydation de la matière du sol par les décomposeurs et les processus chimiques. Quel que soit le processus à l'origine, l'intensité de la respiration augmente en général avec la température, ce que l'on traduit empiriquement par une fonction exponentielle :

$$\mathfrak{R} = Q_{10}^{\alpha(T)} \quad (6)$$

$$\alpha(T) = \frac{T - 298}{10}$$

La relation (6) est communément appelée **loi du Q_{10}** étant donné que lorsque T augmente de 10°C , le flux de respiration \mathfrak{R} est multiplié par le facteur Q_{10} , dont la valeur déterminée expérimentalement est en général voisine de 2 (Raich et Schlesinger, 1992).

2.3.c FLUX NET ET CYCLE SAISONNIER DU CO_2 ATMOSPHÉRIQUE

Le **flux net d'échange** de CO_2 entre un écosystème et l'atmosphère est la différence entre la photosynthèse et la respiration. Le cycle saisonnier de la photosynthèse est en général découplé de celui de la respiration, de sorte que le flux net dépend à la fois du type d'écosystème et des conditions climatiques (Fung *et al.*, 1987). Les forêts équatoriales subissent un apport en eau et des conditions de température à peu près constantes tout au long de l'année, de sorte que photosynthèse et respiration se compensent en permanence (figure 5a), donnant lieu à un flux net réparti uniformément toute l'année. Au contraire, les forêts boréales de conifères ou les forêts tempérées de feuillus ont un pic de photosynthèse en été tandis que leur respiration s'étale plus sur l'année, impliquant un flux net fortement saisonnier. Ces forêts absorbent donc du CO_2 en été et en émettent au printemps et en automne (figures 5b et 5c).

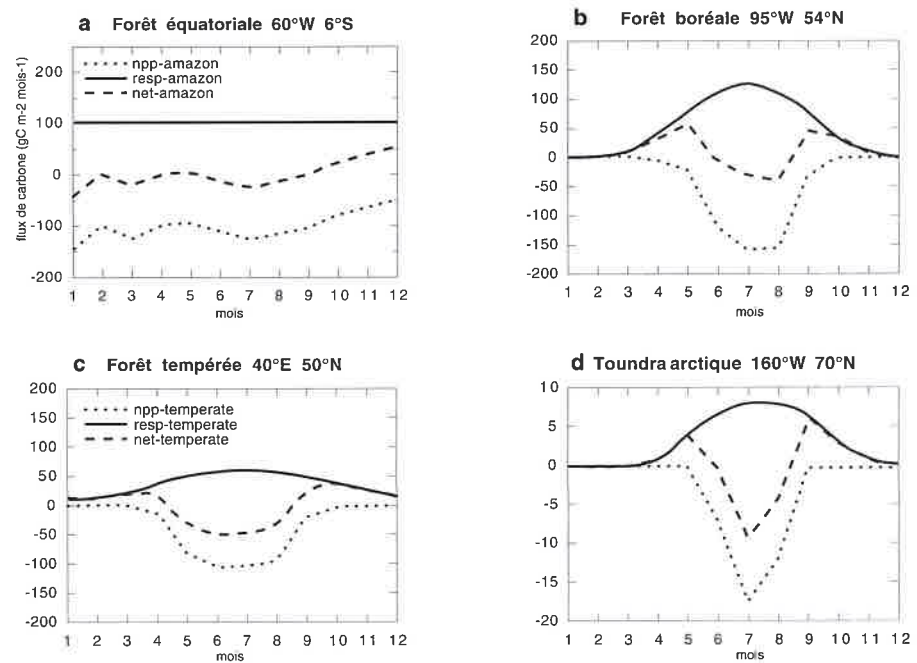


Figure 5 : Cycle saisonnier de la Productivité Primaire Nette (trait continu), de la respiration des sols ou respiration hétérotrophe (trait tireté) et du flux net de CO₂ échangé entre l'atmosphère et chaque type d'écosystème (trait pointillé). Par convention un flux de signe négatif dénote une absorption de CO₂ atmosphérique par la végétation (d'après Fung *et al.*, 1987).

5a : Forêt équatoriale en Amazonie
5c : Forêt tempérée d'espèces caduques

5b : Forêts boréales de conifères
5d : Toundra arctique

Cette forte oscillation du flux net de carbone des écosystèmes tempérés et boréaux se traduit pour l'atmosphère par un cycle saisonnier de la concentration en CO₂ atmosphérique (figure 6). À cause d'une plus grande superficie de végétation et d'une intensité plus marquée du cycle de photosynthèse et respiration, les fluctuations saisonnières du CO₂ sont beaucoup plus accentuées dans l'hémisphère nord (figure 5b, c et d). L'on observe ainsi un minimum de la concentration en CO₂ en août –au plus fort de la saison de croissance–, suivi d'un maximum en hiver, lorsque la respiration des sols l'emporte largement sur la photosynthèse. L'amplitude du cycle saisonnier du CO₂ dans l'atmosphère est maximale autour de la latitude 65°N qui correspond aux forêts boréales, composées surtout de conifères. À la station d'observation atmosphérique de Point Barrow, en Alaska, on enregistre chaque année une teneur en CO₂ de 15 ppm plus faible en août qu'en janvier (figure 6). L'oscillation saisonnière du CO₂ s'atténue vers les basses latitudes où le flux net biosphérique accuse moins de variations. À l'observatoire de Mauna Loa, sur l'île de Hawaii, on détecte une amplitude maximale de seulement 7 ppm (figure 6). Dans l'hémisphère sud, la saisonnalité du CO₂ est très faible, de signe opposé à celle de l'hémisphère nord et l'échange air-mer y contribue autant que celui avec la biosphère (Ramonet, 1994 ; Lambert, 1994).

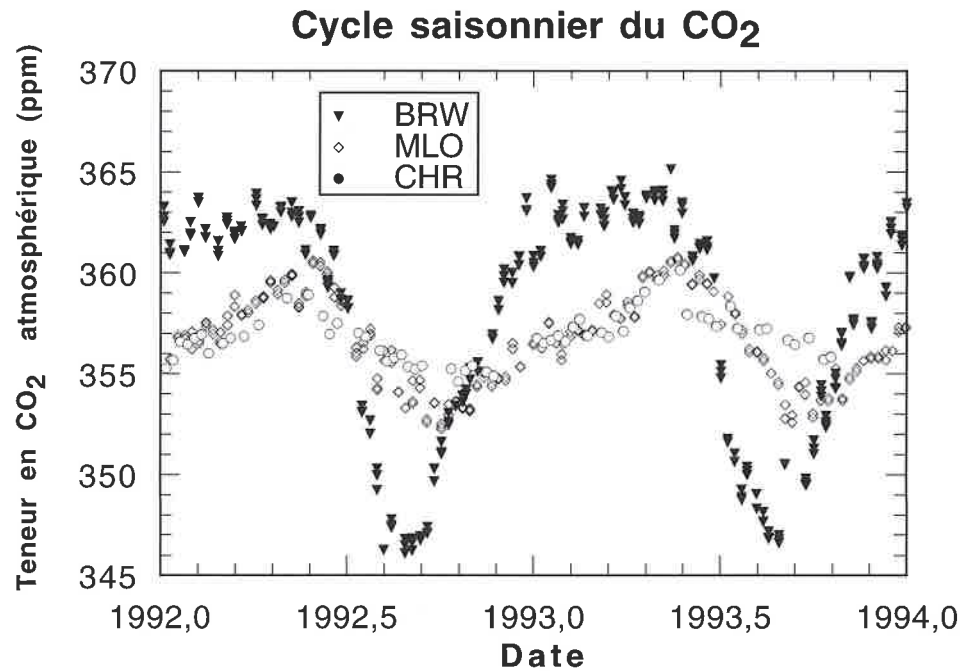


Figure 6 : Cycle saisonnier du CO₂ atmosphérique mesuré dans trois stations de mesure de l'hémisphère Nord : BRW (Point Barrow, Alaska, 75°N), MLO (Mauna Loa, Hawaii, 19°N), CHR (Île Christmas, Pacifique Équatorial, 2°S).

3. LE CYCLE DU CARBONE PERTURBÉ PAR L'HOMME

3.1 Rejets dans l'atmosphère

3.1.a SOURCE DE CO₂ FOSSILE

Depuis le XVII^e siècle, les activités industrielles sont liées à l'exploitation de sources d'énergie, au premier rang desquelles se trouve le **carbone fossile** du charbon, du pétrole et du gaz naturel. La combustion du carbone fossile émet essentiellement du CO₂ dans l'atmosphère, et un peu de monoxyde de carbone CO. En faisant l'inventaire de la consommation en carbone fossile de chaque pays, il est possible d'évaluer les émissions de CO₂ dans l'atmosphère à environ 10% près (Marland *et al.*, 1985). Depuis le début du siècle, on estime que la source de CO₂ fossile a augmenté à peu près exponentiellement d'une année sur l'autre, pour atteindre une valeur globale FOSSIL = 6,15 GT par an en 1993 (5,5 GT pour les années 80). Les plus fortes émissions ont lieu en Europe, au Japon, aux États-Unis et dans les pays récemment industrialisés, en particulier la Chine et l'Inde (figure 7). En moyenne globale, la source fossile présente peu de saisonnalité.

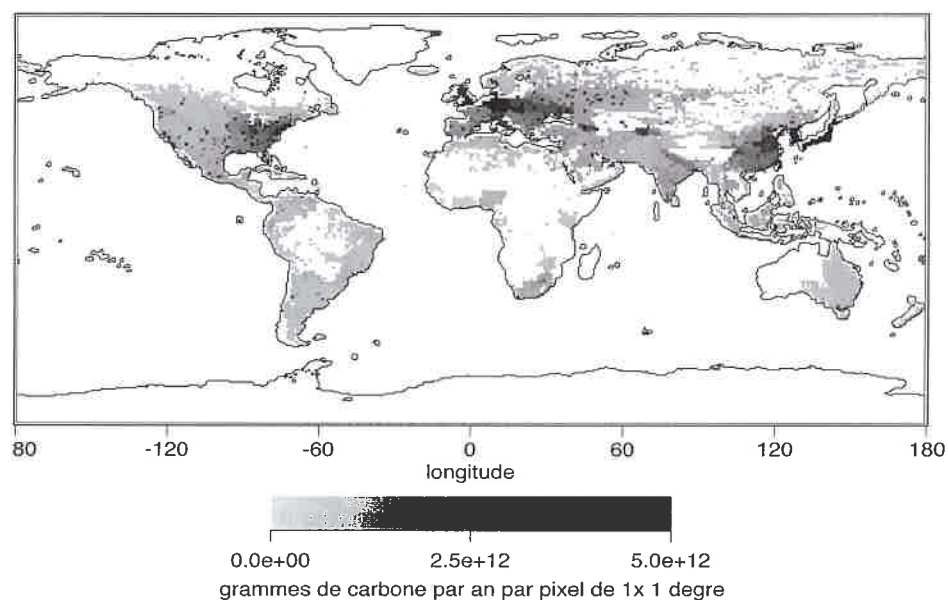


Figure 7 : Distribution géographique des émissions de CO₂ fossile sur une grille de 1° par 1°. Les unités sont des grammes de carbone émis annuellement par pixel de 1° par 1°.

3.1.b SOURCE DE CO₂ DUE À LA DÉFORESTATION

La seconde source de CO₂ qui est imputable aux activités humaines est la **déforestation**. Depuis le Moyen Âge, s'est opéré un défrichement massif en Europe, puis en Amérique du Nord qui a conduit à la disparition de la plupart des forêts d'origine. Depuis cinquante ans, la déforestation des régions tempérées a progressivement cessé tandis que la pression démographique dans la zone tropicale cause une destruction continue des forêts tropicales à des buts de culture, d'élevage ou d'exploitation des ressources du sous sol. Actuellement, la déforestation tropicale se poursuit à très grande échelle en Amazonie, en Afrique Équatoriale et surtout en Asie du Sud-Est, notamment en Birmanie, en Thaïlande et en Indonésie (Houghton *et al.*, 1987 ; Houghton, 1991a, 1991b). En général, la suppression de la forêt se fait par l'incendie des parcelles boisées qui sont ensuite exploitées pour l'agriculture. Au total, le remplacement de la couverture forestière par des herbacées ou des cultures se traduit par une perte nette de carbone pour l'écosystème, donc une source de CO₂ pour l'atmosphère, dont la valeur globale DEFOR vaut $1,6 \pm 1$ GT par an (IPCC, 1994).

L'incertitude sur l'émission de CO₂ par déforestation est importante car l'injection de CO₂ dans l'atmosphère a d'abord lieu lors des incendies ou lors de l'abattage des arbres, puis se poursuit plus lentement lors de la décomposition de l'humus contenu dans les sols. D'autre part, la mise en culture d'une parcelle défrichée peut entraîner un nouveau stockage de carbone qui contrebalance partiellement la perte initiale. De même, l'on observe souvent un retour progressif de la forêt par suite de

l'abandon de la culture des zones défrichées. Le flux de déforestation intègre par définition la repousse de la végétation : il est inférieur de moitié environ au flux brut produit par la combustion de biomasse seulement (Hao *et al.*, 1990).

3.2 Réponse du cycle du carbone à la perturbation anthropique

3.2.a ACCUMULATION MOYENNE DU CO₂ DANS L'ATMOSPHÈRE

Bien qu'ils ne représentent sur une année que seulement 1% du contenu en carbone de l'atmosphère, les rejets fossiles et la déforestation cumulés depuis presque deux cent ans ont causé une forte augmentation du CO₂ dans l'atmosphère. D'environ 280 ppm vers 1750 (Neftel *et al.*, 1982), le CO₂ est passé à 355 ppm en 1994, alors qu'à l'état naturel la teneur atmosphérique est restée stable à ±10 ppm sur plusieurs millénaires (Barnola *et al.*, 1995). Le taux d'accumulation du CO₂ dans l'atmosphère, ACCUM, est maintenant mesuré avec une très grande précision sur plus de 60 stations réparties dans le monde entier. En moyenne ACCUM vaut 3,3 GT par an pour la période 1981-1992 (Conway *et al.*, 1994). Par conséquent, seulement la moitié des émissions anthropiques de CO₂ s'accumulent dans l'atmosphère, l'autre moitié étant absorbée par l'océan (puits OCEAN) et par la biosphère (puits BIO). Ce bilan se traduit par :

$$\begin{aligned} \text{FOSSIL} + \text{DEFOR} &= \text{ACCUM} + \text{OCEAN} + \text{BIO} \\ 5,5 + 1,6 &= 3,3 + 3,8 \end{aligned}$$

D'après les valeurs ci dessus, la somme des puits OCEAN + BIO vaut environ 4 GT par an. La question est de déterminer comment se partage l'absorption du CO₂ entre ces deux réservoirs. **Séparer la contribution respective de l'océan par rapport à la biosphère est cruciale** si l'on veut établir des prédictions fiables de la concentration de CO₂ dans l'atmosphère au cours du siècle prochain. En effet, si la majorité de l'excès en CO₂ anthropique se dissout actuellement dans l'océan, elle y sera stockée durablement, le temps de résidence du carbone dans l'océan étant l'ordre de 100 à 1000 ans. Au contraire, si la perturbation anthropique est fixée par les écosystèmes des continents, la durée du stockage est plus incertaine. D'une part, le temps de résidence du carbone dans la biosphère excède rarement quelques décennies. D'autre part, un stockage du carbone par les plantes et les sols s'avérerait sans nul doute plus vulnérable à l'action directe de l'homme ainsi qu'à un éventuel changement du régime climatique.

3.2.b RÉPONSE DE L'OCEAN

Le puits OCEAN, peut être calculé à partir de modèles du cycle du carbone dans l'océan. Depuis Oeschger *et al.* (1975), ont été développé des modèles de complexité croissante. L'idée de base est de calculer la quantité de CO₂ anthropique que dissout l'océan à partir de l'augmentation enregistrée dans l'atmosphère, en prenant en compte l'équilibre acido-basique du CO₂ dans l'océan. Les premiers modèles d'océan compor-

taient seulement deux couches, l'une représentant l'océan superficiel rapidement mélangé et qui échange activement avec l'atmosphère, et l'autre l'océan profond où le transfert de carbone s'effectue beaucoup plus lentement. Dans ces modèles 1D, l'entraînement du carbone dans l'océan profond est traité numériquement comme un processus diffusif, et son intensité est calibrée par la pénétration dans l'océan du ^{14}C émis lors des essais nucléaires atmosphériques des années 50. Plus récemment, sont apparus des modèles tridimensionnels qui possèdent une représentation de la circulation beaucoup plus réaliste et permettent d'établir la distribution géographique et la saisonnalité du puits de CO_2 dans l'océan (Maier-Reimer et Hasselmann, 1987). L'ensemble des modèles d'océan, s'accordent sur un puits de carbone de l'ordre de $2 \pm 0,8$ GT par an (IPCC, 1994), soit en gros entre 1/4 et 1/3 des rejets anthropiques actuels.

3.2.c RÉPONSE DE LA BIOSPHERE

Le puits BIO est difficile à établir directement car, d'une part le réservoir biosphérique est très hétérogène, et d'autre part, nous connaissons mal les processus biologiques susceptibles d'accroître la fixation du carbone par les plantes ou sa rétention dans les sols. Toutefois, plusieurs mécanismes ont été proposés. En premier lieu, il faut tenir compte d'une ré-augmentation générale de la superficie des forêts de la zone tempérée, souvent au détriment de terres agricoles (Dixon *et al.*, 1994). Ce reboisement pourrait stocker environ 0,5 GT par an, avec une forte incertitude sur la valeur exacte (tout comme pour la déforestation). Deuxièmement, un taux de CO_2 plus élevé dans l'atmosphère est à même de fertiliser la végétation. Si plusieurs expériences en laboratoire ont bien montré une stimulation de la photosynthèse lorsque l'on ajoute du CO_2 , il s'avère plus difficile de mettre en évidence une réelle fertilisation lors d'études sur le terrain. Les espèces naturelles semblent répondre moins fortement à une élévation du CO_2 que les plantes cultivées, peut-être en raison d'un manque de nutriments à l'état naturel. En revanche, les écosystèmes limités en eau amélioreraient leur taux de photosynthèse car une augmentation du CO_2 atmosphérique diminuerait la transpiration. Troisièmement, l'apport de nutriments azotés dû à l'utilisation d'engrais et au dépôt d'oxydes d'azote atmosphériques pourrait améliorer la fixation du carbone par la biosphère. Ainsi, dans une certaine mesure, les écosystèmes limités en azote peuvent tirer parti d'un apport supplémentaire de ce nutriment pour fixer plus de carbone (Townsend *et al.*, 1995), à condition qu'un seuil de toxicité ne soit pas dépassé (Aber *et al.*, 1989). Enfin, il est certain que le climat influence la fixation du CO_2 par les plantes, bien qu'il soit difficile d'en quantifier les effets (Dai et Fung, 1993). Un réchauffement aurait pour conséquence d'augmenter la respiration des sols (loi du Q_{10}), mais en contrepartie pourrait aussi accélérer la minéralisation de l'azote contenu dans le sol. À l'inverse, un refroidissement diminuerait le taux de respiration, renforçant ainsi le puits BIO. Enfin, une augmentation des précipitations se traduirait par une productivité accrue de la biosphère. Au total, en faisant la somme des quantités de carbone que pourrait stocker chacun des mécanismes ci-dessus, nous obtenons :

Stockage dans la biosphère	GT par an
Fertilisation par le CO ₂	0,5-2
Apport d'azote anthropique	0,2-1
Effet du climat	0-1
Repousse des forêts tempérées	0-1
Total du puits BIO	0,7-5

Il est légèrement inexact de présenter le puits BIO comme le résultat d'une simple addition, compte tenu du fait que toutes ses composantes ne sont pas indépendantes – par exemple, la repousse peut être liée à l'azote. Toutefois, ces valeurs montrent qu'il est possible que d'importantes quantités de CO₂ soient absorbées au niveau de la biosphère, du moins sur de courtes périodes. Il subsiste cependant une forte incertitude sur l'estimation du puits biosphérique. La détection directe du puits BIO par la mesure s'est pour l'instant avérée peu concluante et l'on n'a pu mettre en évidence à grande échelle aucune augmentation systématique du contenu en carbone de la végétation ni des sols. De même, les mesures par satellite des indices de végétation – corrélés avec la photosynthèse – ne présentent aucune tendance au cours des dix dernières années.

3.3 Diagnostic des sources et des puits

3.3.a LES MESURES DE CO₂ ATMOSPHÉRIQUE

Les mesures de CO₂ dans l'atmosphère sur un grand nombre de sites, combinées à une modélisation du transport apportent des informations irremplaçables et permettent d'établir un diagnostic dans l'espace et le temps des sources et des puits. Le CO₂ fossile émis principalement en Europe et en Amérique du Nord est progressivement réparti dans l'atmosphère avec une constante de temps de l'ordre de un an. En simulant la distribution du CO₂ fossile dans des modèles de transport atmosphérique, l'on constate son accumulation dans l'hémisphère nord, au dessus des régions sources. Les modèles de transport prédisent que la source fossile crée une différence d'environ 5 ppm entre le nord et le sud. En réalité, l'on observe bien des teneurs en CO₂ plus élevées dans l'hémisphère nord, mais de seulement 3 ppm au lieu de 5. Cette différence requiert l'existence d'un puits de CO₂ dans l'hémisphère nord qui contrecarre en partie les émissions fossiles. Ce puits est d'environ 3 GT par an pour la décennie 1980 (voir tableau ci-dessous).

	Océan	Biosphère (en incluant la source de déforestation)	Émissions anthropiques
16-90 °N	-0,6	-2,3	+4,9
Équateur	+1,3	+0,5	+0,2
16-90 °S	-1,1	-0,1	+0,2
	-0,4	-1,9	+5,3

d'après Tans *et al.*, 1989

La nature du puits boréal des années 1980, océanique ou biosphérique, reste controversée. Les mesures de $\Delta p\text{CO}_2$ dans l'Atlantique et le Pacifique Nord indiquent que l'océan ne peut stocker plus de 0,6 GT par an, ce qui implique un puits complémentaire de 2,3 GT dans la biosphère au nord de l'équateur. Ce raisonnement proposé par Tans *et al.* (1990) suggère donc que les forêts tempérées et boréales absorbent de fortes quantités de CO_2 . L'incertitude principale concerne la qualité et la densité des mesures de $\Delta p\text{CO}_2$ dans les océans boréaux. À noter que le puits océanique global de 0,4 GT estimé de cette manière est inférieur au calcul des modèles océaniques (1,2-2,8 GT).

3.3.b LES ISOTOPES DU CARBONE

L'isotope naturel ^{13}C du carbone permet de détecter les flux de CO_2 biosphériques. La photosynthèse assimile préférentiellement l'isotope le plus léger ^{12}C du CO_2 de l'air, de sorte que le rapport isotopique $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ des végétaux est inférieur à celui du CO_2 atmosphérique. Une fixation de carbone par la biosphère se traduit donc par une augmentation du rapport $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ de l'atmosphère, soit un enrichissement isotopique (figure 8). En revanche, la dissolution du CO_2 dans l'océan laisse une empreinte négligeable sur la teneur isotopique du CO_2 dans l'atmosphère. On exprime les rapports isotopiques de chaque réservoir dans l'échelle delta par rapport au standard V-PDB- CO_2 .

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{réservoir}} = \left[\frac{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{réservoir}}}{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{PDB}}} - 1 \right] \cdot 1000$$

Un réservoir est d'autant plus pauvre en ^{13}C que son $\delta^{13}\text{C}$ est négatif.

Réservoir de carbone	Valeur moyenne du $\delta^{13}\text{C}$ en ‰ PDB
Atmosphère	-7,8‰
Biosphère	de -25 ‰(plantes C3) à -13 ‰(plantes C4)
Océan	de -9‰ (CO_2 dissous) à + 1,5‰ (ions bicarbonates)

En analysant le cycle saisonnier et la distribution en latitude du $\delta^{13}\text{C}$, il est possible de déterminer les flux biosphériques, en moyenne annuelle le puits BIO, duquel on déduit l'échange avec l'océan par soustraction du puits total OCEAN + BIO qu'indiquent les mesures du CO_2 atmosphérique.

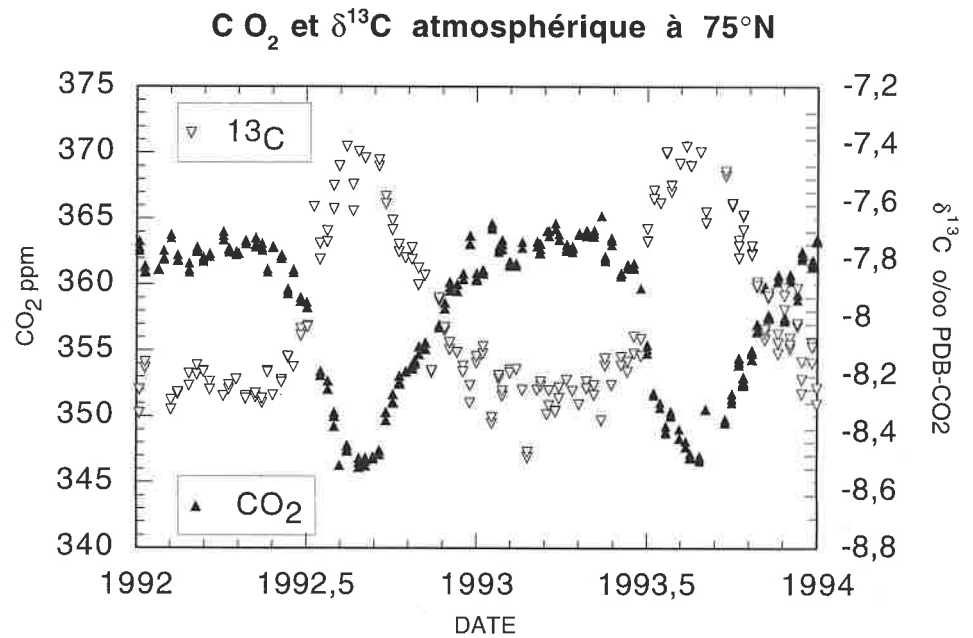


Figure 8 : Cycle saisonnier du CO₂ atmosphérique et de sa teneur isotopique en ¹³C ($\delta^{13}\text{C}$) à Barrow, Alaska, 74 °N.

• Période 1980-1989

Keeling *et al.*, (1989a, 1989b) en utilisant un modèle 3D du transport atmosphérique, se servent d'abord du profil nord-sud du CO₂ atmosphérique comme on l'a vu plus haut pour établir la distribution des puits en fonction de la latitude, puis utilisent le profil nord-sud mesuré du $\delta^{13}\text{C}$ pour déduire le partage entre océan et biosphère. Bien que la valeur du puits OCEAN + BIO soit analogue à celle qu'obtiennent Tans *et al.*, leur étude fait apparaître un puits boréal essentiellement océanique. Ce résultat diffère donc sensiblement de celui établi à partir des mesures de $\Delta p\text{CO}_2$. Une incertitude demeure quant à la représentativité des mesures de $\delta^{13}\text{C}$ qui ont été utilisées : environ six sites de mesure à la longitude 180°, dont seulement 3 pour contraindre le bilan de carbone de l'hémisphère nord.

	Océan	Biosphère (en incluant la source de déforestation)	Émissions anthropiques
16-90°N	-2,3	-1,0	+4,8
Equateur	+1,1	+0,9	+0,2
16-90°S	-1,1	+0,3	+0,2
	-2,3	+0,2	+5,2

d'après Keeling *et al.*, 1989

• *Période 1990-1993*

La mesure du $\delta^{13}\text{C}$ s'est généralisée sur plus de 60 sites dans le monde, ce qui rend possible une estimation plus précise des puits OCEAN et BIO (Ciais *et al.*, 1995a, 1995b). Ces nouvelles mesures isotopiques mettent en évidence un puits boréal essentiellement biosphérique qui absorbe 4 GT par an en 1992 et 1993, soit la moitié des émissions anthropiques par déforestation et combustion du carbone fossile. Ce puits BIO apparaît particulièrement intense en 1992 et 1993, peut être par suite du refroidissement de l'hémisphère nord provoqué par l'atténuation du rayonnement solaire à la surface due aux aérosols du volcan Pinatubo (Juin 1991). Il est certain que les années 1990 sont différentes de la décennie précédente au niveau des puits de CO_2 .

3.3.c FLUCTUATIONS INTERANNUELLES

Le suivi des fluctuations du CO_2 atmosphérique sur la figure 9 montre que la valeur de ACCUM fluctue d'une année sur l'autre, en relation avec la variation du climat à court terme en particulier les anomalies climatiques globales El Niño (chaud) et La Niña (froid) (Lambert *et al.*, 1994). Ces **fluctuations rapides** se superposent à la valeur moyenne des puits OCEAN et BIO. Il est très important d'en faire un diagnostic précis afin de mieux comprendre les mécanismes qui les provoquent. Ainsi disposons nous d'expériences «en grandeur nature» qui permettent de mieux analyser les facteurs climatiques susceptibles d'influencer l'absorption du CO_2 anthropique.

Taux de croissance du CO_2 à Mauna Loa

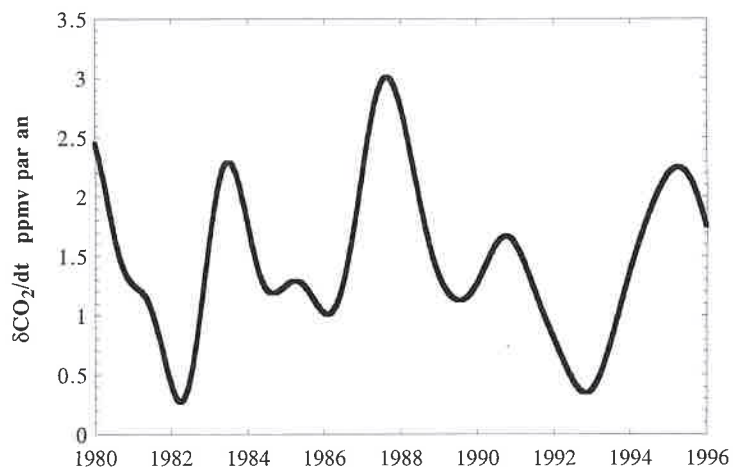


Figure 9 : Variations interannuelles du taux de croissance du CO_2 dans l'atmosphère pour les années 1980. La station Mauna Loa est représentative de l'ensemble du globe.

En utilisant l'évolution dans le temps du $\delta^{13}\text{C}$ entre 1977 et 1994, Keeling (1995) trouve que les flux biosphériques modulent largement les anomalies interannuelles du CO_2 . Ce résultat suggère que les écosystèmes tropicaux pourraient être fortement perturbés par les variations de température et de précipitations (mousson) qui

accompagnent les années El Niño. Toutefois, l'utilisation du $\delta^{13}\text{C}$ pour l'interannuel est très sensible à l'étalonnage des mesures isotopiques, et tous les jeux de données ne confirment pas cette interprétation (Francey *et al.*, 1994). En revanche, pour la période récente du début des années 1990, toutes les mesures de $\delta^{13}\text{C}$ indiquent sans ambiguïté un stockage de carbone plus intense dans les écosystèmes tempérés et les forêts boréales (Ciais *et al.*, 1995a ; Ciais *et al.*, 1995b).

4. CONCLUSIONS

Notre connaissance du cycle du carbone contemporain a progressé notablement au cours des vingt dernières années. L'atmosphère est le réservoir que nous connaissons le mieux. D'une part, l'archive des carottes de glace a permis de retracer l'accroissement du CO_2 atmosphérique qui dure depuis plus d'un siècle et ne cesse de s'amplifier. D'autre part, la surveillance de l'atmosphère se poursuit actuellement en plusieurs dizaines de stations dans le monde et fait maintenant partie d'un effort international. À partir du suivi du CO_2 et de sa composition isotopique, mais aussi d'autres traceurs qui sont très liés au cycle du carbone comme l'oxygène, la modélisation du transport atmosphérique permet d'établir un diagnostic grossier de la distribution géographique et saisonnière des puits et des sources. Les études atmosphériques mettent en évidence un fort puits de CO_2 aux moyennes latitudes de l'hémisphère nord que l'océan tout seul ne suffit à expliquer, ce qui requiert l'absorption d'une partie des rejets fossiles au niveau la végétation boréale.

Ce diagnostic est une étape nécessaire mais non suffisante dans la compréhension des processus qui gouvernent la teneur en CO_2 de l'atmosphère. Il nous faut en particulier établir des prédictions fiables de l'évolution du cycle du carbone pour différents scénarios *a priori* des rejets anthropiques au siècle prochain. Il existe des modèles globaux de la géochimie du carbone dans l'océan qui possèdent une description fine de la dynamique et intègrent les processus biologiques fondamentaux. Ces modèles demandent à l'heure actuelle un énorme temps de calcul informatique et sont progressivement améliorés par des mesures de traceurs dans l'océan. Le réservoir biosphérique est le plus mal connu. Toutefois, nombre de propriétés de la végétation peuvent être maintenant cartographiées au moyen des satellites, et aident ensuite au développement de diagnostics globaux de la productivité primaire des principaux écosystèmes. Dans l'avenir on peut penser qu'un calcul plus réaliste de la photosynthèse et de la respiration basé sur la prise en compte des processus biologiques sera possible. Le but ultime reste de coupler les modèles atmosphériques avec ceux de l'océan et de la biosphère, afin de disposer d'une simulation réaliste des transferts du carbone entre les trois réservoirs. De tels outils pourraient être testés en premier lieu pour les fluctuations rapides du CO_2 atmosphérique que l'on observe à l'échelle de quelques années, puis servir à établir de meilleures prédictions pour le futur.

BIBLIOGRAPHIE

- ABER J.D., K.J. NADELHOFFER, P. STEUDER et J.M. MELILLO (1989). Nitrogen saturation in northern forest ecosystems. *Bioscience*, **39**, 378-386.
- BALL J.T. (1988). An analysis of stomatal conductance. Ph. D. Thesis, Stanford University, CA, 89p.
- BARNOLA J.M., M. ANKLIN, J. PORCHERON, D. RAYNAUD, J. SCHWANDER et B. STAUFFER (1995). CO₂ evolution during the last millennium as recorded by Antarctic and Greenland ice. *Tellus*, **47**, 264-272.
- BROECKER W.S., T.-H. PENG, G. OSTLUND et M. STUIVER (1985). The distribution of bomb radiocarbon in the ocean. *J. Geophys. Res.*, **90**, 6953-6970.
- CIAIS P., P.P. TANS, M. TROLIER, J.W.C. WHITE et R.J. FRANCEY (1995a). A large northern hemisphere terrestrial CO₂ sink indicated by the ¹³C/¹²C ratio of atmospheric CO₂. *Science*, **269**, 1098-1102.
- CIAIS P., P.P. TANS, J.W. WHITE, M. TROLIER, R. FRANCEY, J.A. BERRY, D. RANDALL, P.J. SELLERS, J.G. COLLATZ et D.S. SCHIMMEL (1995b). Partitioning of ocean and land uptake of CO₂ as inferred by δ¹³C measurements from the NOAA Climate Monitoring and Diagnostic Laboratory global air sampling network. *J. Geophys. Res.*, **100**, 5051-5070.
- COLLATZ G.J., J.T. BALL, C. GRIVET et J.A. BERRY (1991). Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration : a model that includes a laminar boundary layer. *Agricultural and Forest Meteorology*, **54**, 107-136.
- CONWAY T.J., P.P. TANS, L.S. WATERMAN, K.W. THONING, D.R. KITZIS, K.A. MASARIE et N. ZHANG (1994). Evidence for interannual variability of the carbon cycle from the National Oceanic and Atmospheric Administration/Climate Monitoring and Diagnostic Laboratory Global Air Sampling Network. *J. Geophys. Res.*, **99**, 22831-22855.
- DAI A. et I. FUNG (1993). Can climate variability contribute to the «missing» CO₂ sink ? *Global Biogeochemical Cycles*, **7**, 599-609.
- DIXON R.K., S. BROWN, R.A. HOUGHTON, A.M. SOLOMON, M.C. TREXLER et J. WISNIEWSKI (1994). Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science*, **263**, 185-190.
- FARQUHAR G.D., S.V. CAEMMERER et J.A. BERRY (1980). A biochemical model of photosynthetic assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, **149**, 78-90.
- FRANCEY R.J., P.P. TANS, C.E. ALLISON, I.G. ENTING, J.W.C. WHITE et M. TROLIER (1994). Changes in the oceanic and terrestrial carbon uptake since 1982. *Nature*, **373**, 326-330.

FUNG I.Y., C.J. TUCKER et K.C. PRENTICE (1987). Application of advanced very high resolution radiometer vegetation index to study atmosphere-biosphere exchange of CO₂. *J. Geophys. Res.*, **92**, 2999-3013.

HAO W.M., M.H. LIU et P.J. CRUTZEN (1990). Estimates of annual and regional release of CO₂ and other trace gases to the atmosphere from fires in the Tropics, based on the FAO statistics for the period 1975-1980. *In* : Fires in the tropical biota : ecosystem processes and global challenges, G. J. Goldammer (Ed.), Berlin, Springer-Verlag, 440-462.

HESSHAIMER V., M. HEIMANN et I. LEVIN (1994). Radiocarbon evidence for a smaller oceanic carbon dioxide sink than previously believed. *Nature*, **370**, 201-203.

HOUGHTON R.A. (1991). Releases of carbon to the atmosphere from degradation of forests in tropical Asia. *Canadian J. Forest Res.*, **21**, 132-142.

HOUGHTON R.A., R.D. BOONE, J.R. FRUCI, J.E. HOBBIE, J.M. MELLILO, C.A. PALM, B.J. PETERSON, G.R. SHAVER, G.M. WOODWELL, B. MOORE, D.L. SKOLE et N. MYERS (1987). The flux of carbon from terrestrial ecosystems to the atmosphere in 1980 due to changes in land use : geographic distribution of the global flux. *Tellus*, **39B**, 122-139.

HOUGHTON S. (1991). Biomass burning from the perspective of the global carbon cycle. *In* : Global biomass burning : atmospheric, climatic and biospheric implications, J. S. Levine (Ed.), Cambridge, MIT Press, 321-325.

IPCC (1995). Climate change 1994. Radiative forcing of climate change. An evaluation of the IPCC IS92 emissions scenarios. Cambridge, Cambridge University Press, 329p.

JENKINSON D.S., D. E. ADAMS et A. WILD (1991). Model estimates of CO₂ emissions from soil in response to global warming. *Nature*, **351**, 304-306.

KEELING C.D. (1995). Interannual extremes in the rate of rise of atmospheric carbon dioxide since 1980. *Nature*, **375**, 666-670.

KEELING C.D., R.B. BACASTOW, A.F. CARTER, S.C. PIPER, T.P. WHORF, M. HEIMANN, W.G. MOOK et H.A. ROELOFFZEN (1989a). A three-dimensional model of atmospheric CO₂ transport based on observed winds : 1. Analysis of observational data. *In* : Aspects of climate variability in the Pacific and Western Americas, *Geophysical monograph*, **55**, Washington, AGU (Ed.), 164-236.

KEELING C.D., S.C. PIPER et M. HEIMANN (1989b). A three-dimensional model of atmospheric CO₂ transport based on observed winds : 4. Mean annual gradients and interannual variations. *In* : Aspects of climate variability in the Pacific and Western Americas, *Geophysical monograph*, **55**, Washington, AGU Editor, 304-363.

LAMBERT G., P. MONFRAY, B. ARDOUIN, G. BONSAING, A. GAUDRY, V. KAZAN et G. POLIAN (1995). Year-to-year changes in atmospheric CO₂. *Tellus*, 47B, 53-54.

LISS P.S. et L. MERLIVAT (1986). Air-sea gas exchange rates : introduction and synthesis. *In* : The role of air-sea exchange in geochemical cycling, P. Buat-Menard (Ed.), Dordrecht, D. Reidel, NATO-ASI series 185, 549p.

MAIER-REIMER E. (1993). Geochemical cycles in an ocean general circulation model. Preindustrial tracer distribution. *Global Biogeochemical Cycles*, 7, 645-677.

MAIER-REIMER E. et K. HASSELMANN (1987). Transport and storage of CO₂ in the ocean - an inorganic ocean-circulation carbon cycle model. *Climate Dynamics*, 2, 63-90.

MARLAND G., R.M. ROTTY et N.L. TREAT (1985). CO₂ from fossil fuel burning : global distribution of emissions. *Tellus*, 37B, 243-258.

NEFTEL A., H. OESCHGER, J. SCHWANDER, B. STAUFFER et R. ZUMBRUNN (1982). Ice core sample measurements give atmospheric CO₂ content during past 40,000 years. *Nature*, 295, 220-223.

OESCHGER H., U. SIEGENTHALER, U. SCHOTTERER et A. GUGELMANN (1975). A box diffusion model to study the carbon dioxide exchange in nature. *Tellus*, 27, 168-191.

RAICH J.W. et W.H. SCHLESINGER (1992). The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus*, 44B, 81-89.

RAMONET M. (1994). Variabilité du CO₂ atmosphérique en régions australes. Thèse de doctorat, Paris, Université Pierre et Marie Curie, 295p.

RANDALL D.A., P.J. SELLERS, J.A. BERRY, D.A. DAZLICH, C. ZHANG, J.A. COLLATZ, A.S. DENNING, S.O. LOS, C.B. FIELD, I. FUNG, C.O. JUSTUCE et C.J. TUCKER (1996). A revised land surface parameterization (SiB2) for GCMs. Part 3 : the greening of the Colorado State University general circulation model. *J. of Climate*, 9, 738-763.

D. RAYNAUD, J. JOUZEL, J. M. BARNOLA, J. CHAPPELAZ, R. J. DELMAS et C. LORIOUS (1993). The ice record of greenhouse gases. *Science*, 259, 926-934.

RUIMY A., B. SAUGIER ET G. DEDIEU (1994). Methodology for the estimation of terrestrial net primary production from remotely sensed data. *J. Geophys. Res.*, 99, 5263-5283.

- SELLERS P.J., J.A. BERRY, G.J. COLLATZ, C.B. FIELD ET F.G. HALL (1992). Canopy reflectance, photosynthesis, and transpiration. III. A reanalysis using improved leaf models and a new canopy integration scheme. *Remote Sensing Environment*, 42, 187-216.
- TAKAHASHI T., J. GODDARD, S. SUTHERLAND, D.W. CHIPMAN et C.C. BREEZE (1986). Seasonal and geographic variability of carbon dioxide sink/source in the oceanic areas. New-York, Lamont-Doherty Geological Observatory, Final Technical Report for contract MRETTA 19X-89675C.
- TAKAHASHI T., J. OLAFSON, J.G. GODDARD, D.W. CHIPMAN et S.C. SUTHERLAND (1994). Seasonal variation of CO₂ and nutrients in the high-latitude surface oceans : a comparative study. *Global Biogeochemical Cycles*, 7, 843-878.
- TANS P.P., I.Y. FUNG et T. TAKAHASHI (1990). Observational constraints on the global atmospheric CO₂ budget. *Science*, 247, 1431-1438.
- TOWNSEND A.R., B.H. BRASWELL, E.A. HOLLAND et J.E. PENNER (1995). Nitrogen deposition and terrestrial carbon storage : linking atmospheric chemistry and the global carbon budget. *Ecological Applications*, 6, 806-814
- TROLIER M. (1996). Monitoring the isotopic composition of atmospheric CO₂ : measurements from the NOAA global air sampling network. *J. Geophys. Res.*, 101, D20, 25897-25916.
- WINGUTH A. M. E., M. HEIMANN, K.D. KURZ, E. MAIER-REIMER, U. MIKOLAJEWICZ & J. SEGSCHNEIDER (1994). El Niño-southern oscillation related fluctuations of the marine carbon cycle. *Global Biogeochemical Cycles*, 8, 39-63.