

France, la concentration du nitrate chute par endroits de plus de 100 milligrammes par litre à zéro, en quelques centaines de mètres, grâce à l'action de ces bactéries.

Dans la plaine de l'Allemagne du Nord, la concentration de nitrate dans les nappes est aussi souvent quasi nulle, en dépit d'une agriculture intensive. C'est, là encore, grâce à l'action de bactéries dénitrifiantes. Ces bactéries ont une action légèrement différente : elles réduisent les nitrates en oxydant des sulfures de fer (où le soufre est réduit), abondants dans le sol, et non pas le carbone réduit des matières organiques. La réaction libère ainsi des sulfates (où le soufre est oxydé). Depuis les années 1960, il n'y a pas d'augmentation de la concentration de nitrate dans les nappes, malgré une agriculture intensive, mais, en contrepartie, on y observe un accroissement régulier des concentrations en sulfate, qui se rapprochent dangereusement de la norme de potabilité pour ce composé.

La dénitrification se produit aussi en surface dans des zones humides, tels les sols engorgés des bordures boisées des grands fleuves. Là, sur quelques dizaines de centimètres de profondeur dans le sol et sur quelques dizaines de mètres latéralement, les eaux chargées de nitrate, lessivés latéralement, peuvent être dénitrifiées par des bactéries, qui oxydent simultanément du carbone en dioxyde de carbone. Cette dénitrification est efficace (trois kilogrammes d'azote par hec-

tare et par jour) : la pollution est ainsi réduite avant que ces eaux de surface ne rejoignent les rivières et les fleuves.

Divers travaux ont montré que l'on peut facilement promouvoir la dénitrification par des bactéries dans les eaux souterraines peu profondes, par exemple dans des nappes alluviales : il suffit d'injecter dans la nappe polluée par les nitrates de petites quantités de carbone organique soluble, de l'alcool par exemple. Dans toutes les expériences, la dénitrification démarre, sous l'action des bactéries naturellement présentes dans le milieu, et devient très efficace. Toutefois, très rapidement, les pores de l'aquifère sont colmatés par les corps bactériens de la biomasse dénitrifiante qui se reproduit trop rapidement : à terme, l'eau circule plus mal, introduisant un dysfonctionnement hydraulique de la nappe.

La pollution passe de l'eau à l'air

Par ailleurs, la dénitrification naturelle a une contrepartie : elle transfère vers l'atmosphère une partie de la pollution du sol et de l'eau. Le nitrate, forme la plus oxydée, est transformé en diazote, forme réduite, par une chaîne de réactions qui produisent de nombreux composés intermédiaires. Or, le rendement de la dernière de ces réactions, qui transforme l'oxyde nitreux en azote, est faible dans de nombreux milieux. La dénitrifica-

tion produit alors de l'oxyde nitreux, gaz stable dans la basse atmosphère (son temps moyen de résidence y est de 150 ans), responsable d'un fort effet de serre (six pour cent de l'effet additionnel depuis 1765) et qui contribue à la destruction de l'ozone dans la stratosphère, qu'il atteint à cause de sa longue durée de vie.

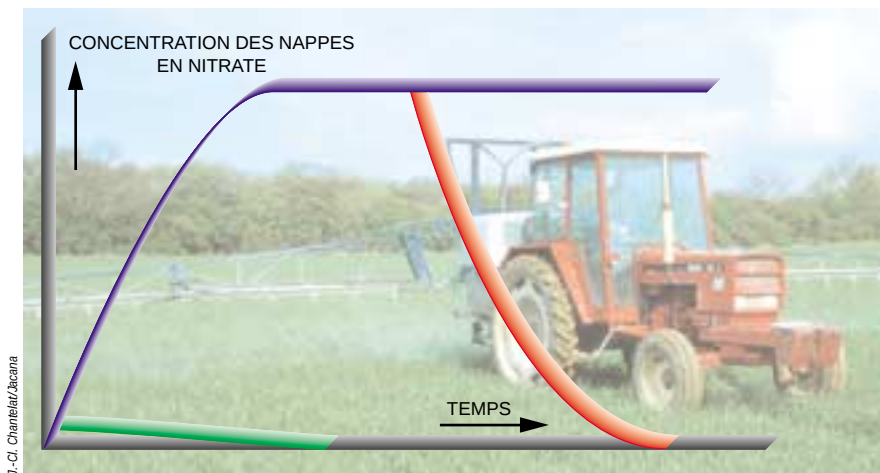
Ainsi, on cultive du colza pour produire du biocarburant, afin d'économiser du combustible fossile et de rejeter moins de dioxyde de carbone dans l'atmosphère. Mais cette culture nécessite des apports d'engrais, et elle est responsable, à certaines périodes de l'année, d'excédents de nitrate dans le sol. Des équipes de l'INRA de Grignon et de Dijon ont montré que la dénitrification naturelle peut alors se produire et émettre de l'oxyde nitreux, dont le fort effet de serre annihilerait le gain associé au dioxyde de carbone qui n'a pas été émis.

Quelles voies de recherche permettront-elles de relever le défi de l'agronomie écologique et économiquement rentable ? L'exemple de l'oxyde nitreux montre que nous devons prendre en compte l'ensemble des cycles biogéochimiques de la surface (cycles de l'eau, de l'azote, du carbone), dans le sol, dans la plante et dans l'atmosphère, ainsi que leurs couplages.

L'échelle naturelle d'étude de ces cycles est celle du bassin versant, voire de la région. Nous avons vu en effet que le fonctionnement écologique des agrosystèmes est couplé à celui des écosystèmes naturels qui les jouxtent : la dénitrification n'est que l'un des processus de dépollution qui se produisent dans les zones engorgées d'eau des bords de rivière.

En outre, les durées caractéristiques des cycles sont supérieures à l'année, donc à la période de la production végétale, et souvent en décalage avec celle-ci. Contrairement aux expériences de type agronomique, de courte durée, les expérimentations environnementales requièrent donc de longues durées, dans le cadre d'observatoires de terrain.

La compréhension des écosystèmes naturels guiderait aussi les efforts vers une agronomie à faible niveau d'intrant, notamment d'engrais. Ainsi, avec le laboratoire Fonctionnement et évolution des systèmes écologiques, de l'Université Paris 6 et de l'École normale supérieure, nous avons étudié le



4. LA QUANTITÉ DE NITRATE qui arrive chaque année dans une nappe aquifère (courbe en bleu) est la somme des pertes dues aux apports annuels successifs d'engrais (dont un élément est montré en vert). Lorsque l'on commence à utiliser des engrais, cette quantité augmente pendant plusieurs années, puis elle se stabilise : les pertes de nitrate compensent les apports. Le retour à l'équilibre antérieur (courbe en rouge), par la suppression des engrais, ne serait obtenu qu'après une longue durée.

cycle de l'azote dans la savane : celui-ci y est presque totalement fermé, sans pertes par lessivage et sans dénitrification notable.

Bien que les sols soient peu fertiles (ils produisent peu d'azote minéral, notamment de nitrate), la productivité atteint presque celle d'un champ de blé. Pourquoi n'y a-t-il pas de nitrate dans le sol ? Les plantes herbacées de la savane sont pérennes. Après leur mort, leur azote organique est minéralisé sous forme d'ammonium. L'ammonium, chargé positivement contrairement au nitrate, est retenu par l'argile et par l'humus ; il n'est pas lessivé, pas dénitrifié. Il est réutilisé, presque sans aucune perte, par la nouvelle génération de plantes. Il semble que les plantes empêchent le sol de nitrifier : elles posséderaient un système inhibiteur de nitrification, tel qu'en ont recherché, sans beaucoup de succès, les agronomes.

Pour remédier aux pollutions associées à l'azote, il reste à inventer de nouvelles pratiques dont nous savons que les résultats ne seront apparents qu'après de nombreuses années. L'interdiction des chlorofluorocarbones, dont physiciens et chimistes de l'atmosphère ne nous prédisent les premiers effets bénéfiques sur la couche d'ozone que dans plusieurs décennies, sera un exemple à suivre.

André MARIOTTI est professeur à l'Université Pierre et Marie Curie, à Paris, où il dirige l'UMR 7618 INRA / CNRS.

A. P. KINZING et R. H. SOCOLOW, *Human Impacts on the Nitrogen Cycle*, in *Physics Today*, novembre 1994.

A. MARIOTTI, *Dénitrification in situ dans les eaux souterraines : processus naturels ou provoqués : une revue*, in *Hydrogéologie*, vol. 3, pp. 43-68, 1994.

D. DENYS, A. MARIOTTI, J.C. MULLER, M. GRABLY, B. MARY et B. NICOLARDOT, *Utilisation conjointe de la lysimétrie et des techniques de marquage isotopique pour étudier le bilan de l'azote des sols cultivés*, in *Comptes-rendus de l'Académie d'agriculture de France*, vol. 81, n°4, pp. 131-162, 1995.

C. HÉNAULT et J. C. GERMON, *Quantification de la dénitrification et des émissions de protoxyde d'azote (N_2O) par les sols*, in *Agronomie*, vol. 15, pp. 321-355, 1995.

Vaclav SMIL, *Engrais et démographie*, in *Pour la Science*, septembre 1997.

Le chant des cigales

HENRY BENNET-CLARK

Les cigales mâles sont les plus bruyants des insectes. On a découvert comment fonctionne leur système acoustique.

Dans de nombreuses régions du globe, la fin du printemps est sonore : chaque année, quelques-unes des milliers d'espèces de cigales sortent du sol, et les mâles commencent à entonner un chant rauque et assourdissant. Parmi ces virtuoses du monde des insectes, les mâles de la cigale australienne *Cyclochila australasiae* semblent être ceux dont le chant est le plus puissant. Cette cigale a un cri aussi strident

qu'une alarme domestique. De plus, un mâle ne chante pas tout seul : il est généralement accompagné de dizaines, voire de centaines, d'autres cigales. Imaginez une pièce où retentiraient simultanément des dizaines d'alarmes !

Comment ces petits animaux (ils sont longs de quelque six centimètres) produisent-ils un tel vacarme ? Bien que la sortie de terre de ces insectes soit parfois un événement médiatique, surtout

aux États-Unis, leur système acoustique était mal connu. En 1954, J. Pringle, spécialiste anglais des insectes, publia un article sur le chant des cigales qui fit date, mais son travail ne fit guère d'émules. Depuis sept ans, avec David Young, de l'Université de Melbourne, nous étudions la production des sons par ces insectes. Nous avons utilisé de minuscules microphones, que nous avons mis au point, afin d'étudier le dispositif acoustique de *Cyclochila australasiae*.



LE MÂLE DE LA CIGALE AUSTRALIENNE (*Cyclochila australasiae*) a le chant d'appel le plus puissant jamais enregistré.

Un chant assourdissant

Les cigales, apparentées aux pucerons et aux cicadelles, sucent la sève des plantes. Pour des insectes qui se nourrissent ainsi, elles sont grandes et bruyantes : les plus petites mesurent un centimètre de longueur, les plus grandes dix. Les femelles pondent leurs œufs dans des tiges de plantes ou dans des arbres. Après l'éclosion, les larves tombent sur le sol et s'y enfouissent, à la recherche de racines de plantes à percer. Elles restent sous terre pendant toute leur vie larvaire, qui dure parfois plusieurs années ; les cigales américaines vivent entre 13 et 15 ans, et ce cycle de vie est parmi les plus longs, chez les insectes. Quand les larves sortent à l'air libre, elles muent en adultes ailés et vivent quelques semaines. Alors, les mâles chantent à tue-tête pour attirer les femelles (les cigales peuvent également produire des chants de protestation et un paisible chant nuptial).

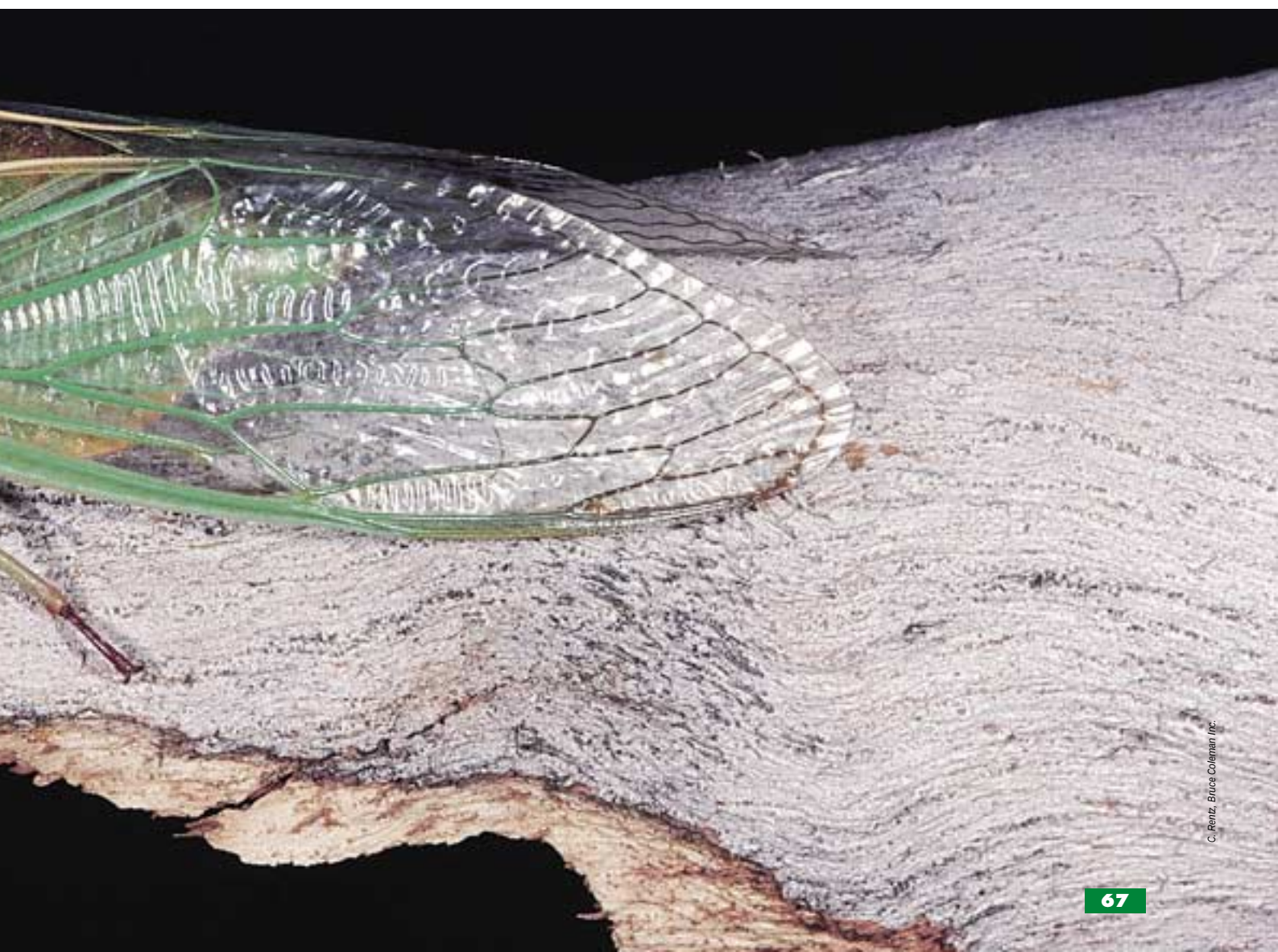
Pourquoi le chant sexuel de ces insectes est-il si bruyant ? Peut-être pour assourdir les prédateurs, qui ne peuvent plus localiser précisément les cigales. Peut-être les grandes cigales ont-elles un habitat très étendu, ce qui les oblige à chanter haut et fort pour attirer leurs partenaires. Par ailleurs, on sait que les femelles entendent bien les sons de plus de 30 décibels. Comme les grillons femelles, les cigales femelles reconnaissent vraisemblablement les mâles par l'intensité et la qualité de leur chant.

Des tambours incorporés

Pour comprendre comment les cigales mâles chantent aussi fort, on doit analyser les différents mécanismes de production de ces sons. Les mâles sont pourvus d'une paire de tambours, situés de chaque côté de l'abdomen. Chacun de ces tambours élastiques est une cavité résonante, renforcée par quatre nervures convexes qui courent

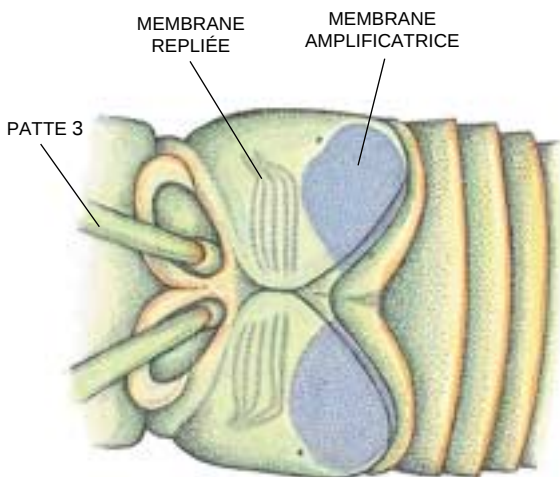
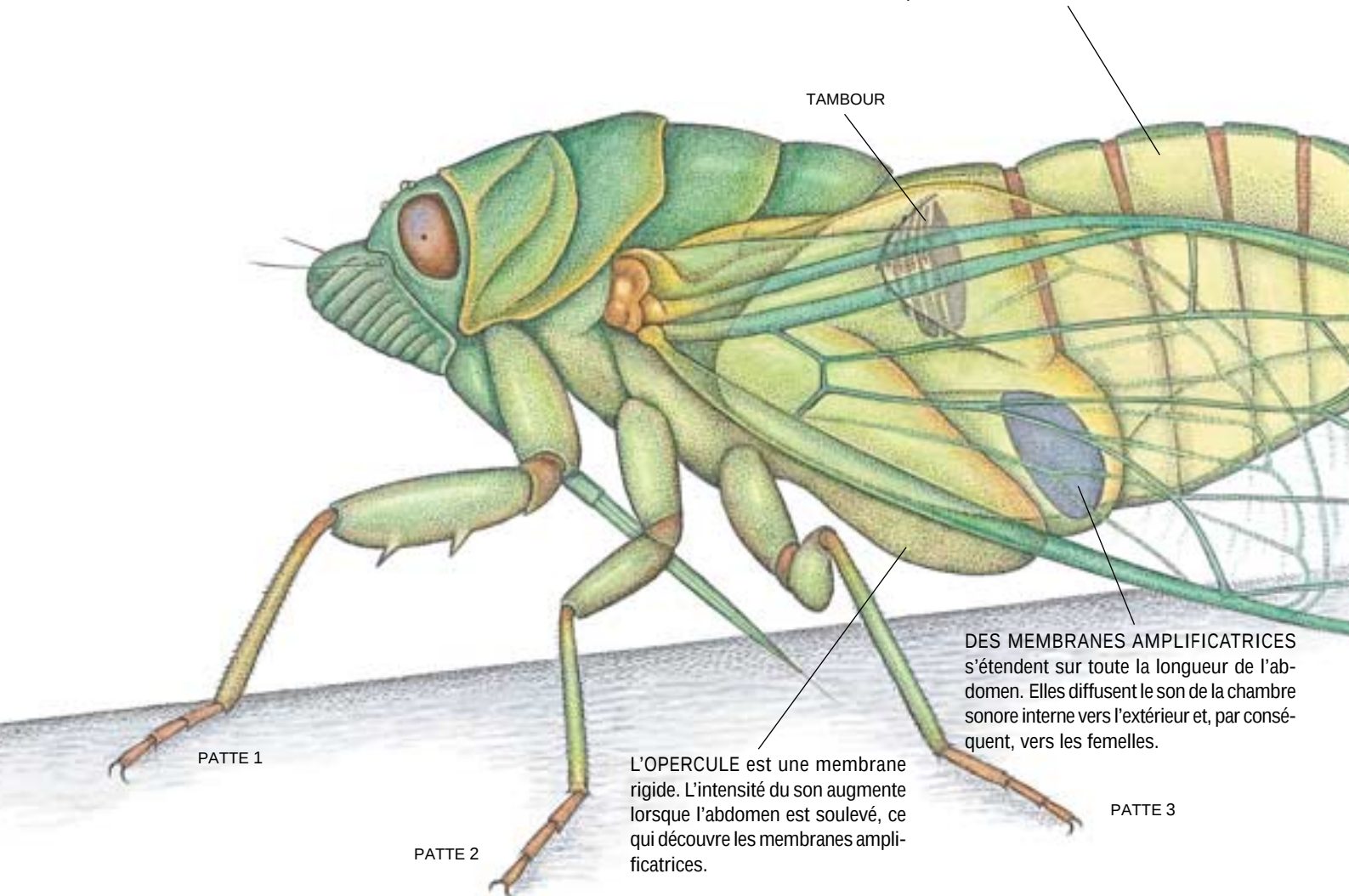
sur les deux faces des tambours. Ces nervures sont reliées les unes aux autres par une membrane, et les deux membranes sont réunies par un muscle puissant.

La contraction de ces muscles déforme les membranes, produisant un son. En fait, la meilleure comparaison serait celle d'une boîte de conserve dont le couvercle et le fond seraient légèrement bombés. Le son émis est comparable à celui que l'on produirait en appuyant sur le fond et sur le couvercle bombés qui, la pression relâchée, reprendraient leur position initiale. Ici le couvercle et le fond sont attirés l'un vers l'autre par le muscle qui les joint ; quand ils se déforment vers l'intérieur, ils produisent deux « clics ». Quand ils reprennent leurs positions initiales, ils émettent deux nouveaux clics. Comme ces muscles se contractent, alternativement, 120 fois par seconde chacun, le son produit par les tambours a une fréquence double, égale à 240 hertz (un hertz est l'unité de fréquence qui cor-

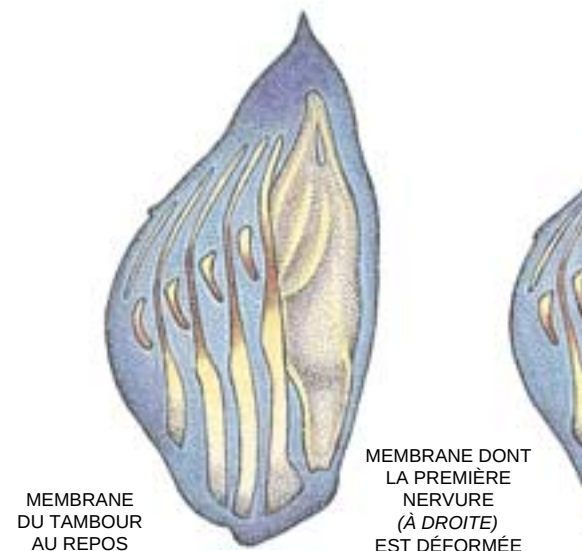


Anatomie du chant de la cigale

LA CHAMBRE SONORE occupe 70 pour cent de l'abdomen ; l'insecte l'accorde afin de renforcer les sons de 4,3 kilohertz produits par la déformation des nervures des tambours.

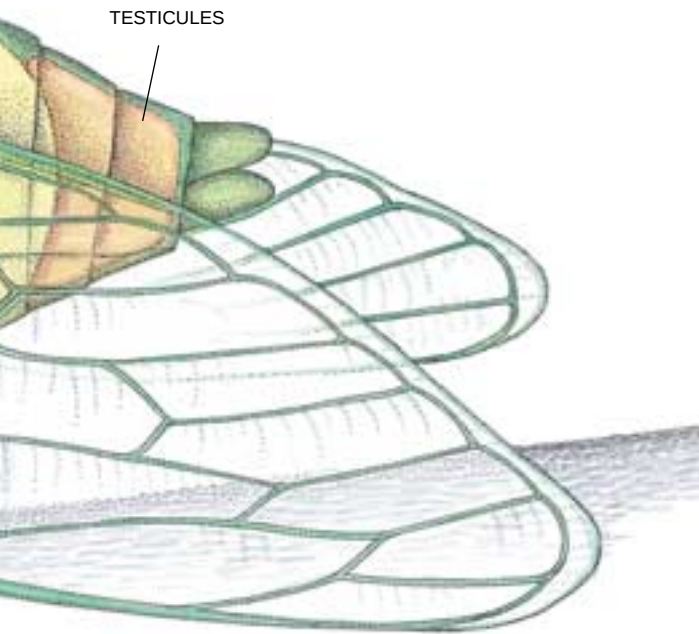


VUE DE DESSOUS

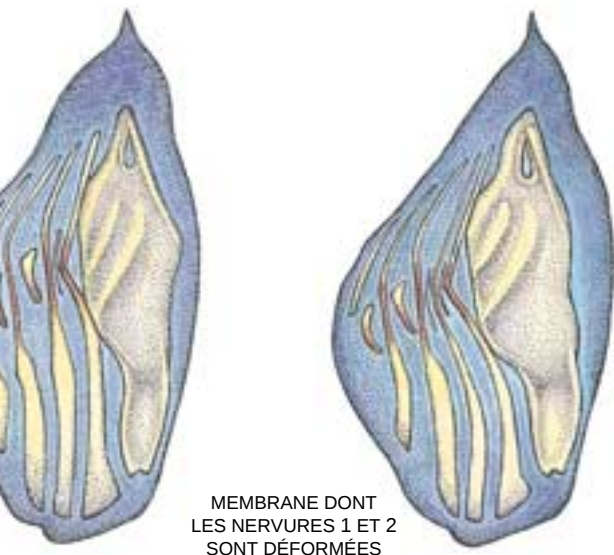


respond à un cycle par seconde). En fait, les deux membranes des tambours ne se déforment pas d'un bloc, mais nervure après nervure.

En se contractant rapidement, les muscles produisent suffisamment d'énergie, durant les trois premières milli-secondes de chaque contraction, pour déformer, les unes après les autres, deux ou trois nervures de chaque «cou-vercle». Ce mouvement déplace, en deux ou trois fois, les deux faces de chaque tambour vers l'intérieur. À chaque fois qu'une nouvelle nervure se déforme, un claquement



LES NERVURES sont déformées les unes après les autres par le puissant muscle de chaque tambour. Chaque déformation crée une pression sonore atteignant 158 décibels. Les nervures des membranes sont entourées d'un tissu élastique (en bleu).



bref et intense retentit. Comme, à chaque contraction des muscles, chaque nervure produit plusieurs clics, que les nervures d'une même membrane sont déformées les unes après les autres et que les nervures des deux membranes sont actionnées séquentiellement, l'ensemble aboutit à 4 300 clics par seconde : l'ensemble des clics produit un train de vibrations dont la fréquence résultante est celle du chant de la cigale, soit 4,3 kilohertz.

Le claquement d'une des nervures produit des pressions sonores élevées, atteignant 158 décibels, dans l'abdomen de la cigale, ce qui équivaut au bruit produit par l'explosion d'une grenade à un mètre de distance (un décibel est un dixième de bel, unité d'intensité sonore relative ; un son est un bel plus haut qu'un autre lorsque le rapport de leurs intensités est égal à dix). Chez la plupart des cigales, l'abdomen contient une grande poche d'air, ou chambre sonore ; chez la cigale australienne, cette poche, dont le volume atteint 1,8 millilitre, occupe 70 pour cent de l'abdomen de l'insecte. L'abdomen contient une paire de membranes amplificatrices qui s'étendent sur toute la largeur de la face ventrale de l'insecte et qui relie la chambre sonore à l'extérieur.

Les impulsions sonores produites par les tambours et par les nervures résonnent dans la chambre sonore abdominale. Les membranes amplificatrices transmettent efficacement le son vers l'extérieur et l'amplifient : le son est environ 20 fois plus puissant que s'il était émis par les tambours seuls. De cette façon, l'insecte est audible de beaucoup plus loin.

Pourquoi ce son de 158 décibels n'endommage-t-il pas le système auditif de la cigale ? Parce qu'il est transmis grâce aux membranes amplificatrices, tandis que la partie sensorielle du système auditif du mâle est localisée dans une capsule séparée et n'est reliée à ces membranes que par un petit canal. Cette séparation semble protéger les mâles de la surdité.

L'orchestration du chant

L'abdomen et les tympanes ne diffusent pas seulement les sons vers l'extérieur : ils garantissent la qualité du chant nuptial. En étirant l'abdomen et en ouvrant les opercules qui recouvrent les membranes amplificatrices, la cigale ajuste son résonateur abdominal à la fréquence de 4,3 kilohertz, celle des vibrations sonores produites par les tambours. Les structures abdominales améliorent à la fois la pureté du chant et son intensité : elles corrigent et équilibrent les tambours.

De nombreuses espèces de cigales semblent pourvues d'un mécanisme similaire de production des sons, et d'autres insectes sonores «chantent» quasiment de la même façon. Toutefois, pour autant que nous le sachions, les mâles des cigales australiennes restent les insectes les plus bruyants du monde... au grand dam des habitants de Melbourne et de Sydney.

Henry BENNET-CLARK est attaché au département de zoologie des invertébrés de l'Université d'Oxford.

H.C. BENNET-CLARK et D. YOUNG, *A Model of the Mechanism of Sound Production in Cicadas*, in *Journal of Experimental Biology*, vol. 173, pp. 123-153, 1992.

D. YOUNG et H.C. BENNET-CLARK, *The Role of the Tymbal in Cicada Sound Production*, in *Journal of Experimental Biology*, vol. 198, pp. 1001-1019, 1995.

Patricia J. Wynne

