

SYLVICULTURE ET PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE

LE DÉLICAT ÉQUILIBRE THERMIQUE DES FEUILLAGES

par Louis ROUSSEL

1. LE ROLE THERMORÉGULATEUR DE LA TRANSPIRATION

Quand l'on compare les quantités importantes d'eau qui tombent dans le Nord-Est de la France, par exemple, à celles qui sont effectivement incorporées dans les arbres lors de leur croissance annuelle, on est surpris de la faiblesse du rapport constaté. Une récolte de 6.000 kg de bois sec, par hectare et par an, dans une sapinière du Jura et des Vosges, n'immobilise que 370 kg d'hydrogène, seul élément de l'eau fixé dans le bois sous forme de cellulose, de lignine, etc... L'oxygène est rejeté, on le sait, dans l'atmosphère. Or, avec une pluviosité voisine de 10.000.000 kg par hectare et par an, la proportion de l'eau incorporée effectivement dans la récolte annuelle est voisine de 0,004 %. Si l'on considère cependant que le " bois sec " n'existe pas dans le milieu forestier, on peut estimer que la récolte annuelle enlève, au maximum, de 12.000 à 15.000 kg de bois frais par hectare. La proportion d'eau retirée du sol ne dépasse guère, dans ces conditions, 0,1 % de l'ensemble des précipitations annuelles. Ce chiffre est inférieur à celui qui caractérise la proportion d'énergie effectivement incorporée dans la récolte annuelle, soit environ 0,2 %.

Et cependant, il est indéniable que l'eau est indispensable à la croissance des végétaux, tout autant que l'énergie solaire. Que devient donc le surplus : les 99,9 % des précipitations qui atteignent les cimes des peuplements forestiers ?

Les postes de répartition sont très variés et vont de l'évaporation au niveau du sol et des cimes, au ruissellement et aux infiltrations, avec, bien entendu, l'absorption par les appareils radiculaires des grands arbres, ainsi que de tous les autres végétaux de la forêt. L'eau absorbée est utilisée à véhiculer les matières minérales, les matières élaborées, à constituer les réserves des plantes. Elle est très partiellement fixée dans la photosynthèse, on l'a vu plus haut, et surtout, elle est rejetée dans l'air **sous forme de transpiration**. Et c'est sur l'un des effets encore mal connus de cette transpiration que l'on voudrait ici insister. Le passage d'un gramme d'eau de l'état de liquide, tel qu'il existe dans le sol, à l'état de vapeur, tel qu'il est rejeté par la transpiration, nécessite, on le sait, un apport de chaleur considérable (580 calories à 30 °C par exemple). Or, l'énergie solaire prodigue, en bloc des radiations, certes indispensables aux végétaux à chlorophylle, pour effectuer leur photosynthèse (en gros, les radiations rouges et les radiations bleues), et d'autres, moins utiles dans le métabolisme, qui viennent, d'une façon souvent excessive, échauffer les feuillages. Il en résulte, même si aucun effet léthal n'est constaté, une baisse parfois considérable de l'intensité de la fonction constructive essentielle des végétaux : la photosynthèse. Il faut rappeler, en effet, comment se présente ce phénomène :

La figure 1 représente les relations complexes entre l'intensité de la lumière, la température des feuillages et l'importance de l'assimilation chlorophyllienne dans une atmosphère contenant une proportion voisine de la normale en gaz carbonique (0,03 %) (1).

Pour fixer les idées, on indiquera que, sous un éclaircissement moyen de l'ordre de 30.000 lux, par exemple (point *M* de la figure 1), l'assimilation carbonée nette n'atteint son maximum (*MA*, soit 2,65 g de gaz carbonique fixé par gramme d'aiguilles sèches et par heure, dans le cas de l'épicéa de plaine, par exemple) que si la température des aiguilles est voisine de + 18 °C. Si cette température augmente, l'importance de l'assimilation diminue et quand elle atteint + 37 °C (*T2*) il n'y a plus d'assimilation nette : la respiration équilibre l'assimilation brute. A l'opposé, quand on se rapproche des basses températures, en *T1*, vers - 5 °C environ, l'assimilation nette s'annule également. Le maintien des organes foliacés à une température voisine de l'optimum, est donc d'une importance vitale pour les végétaux.

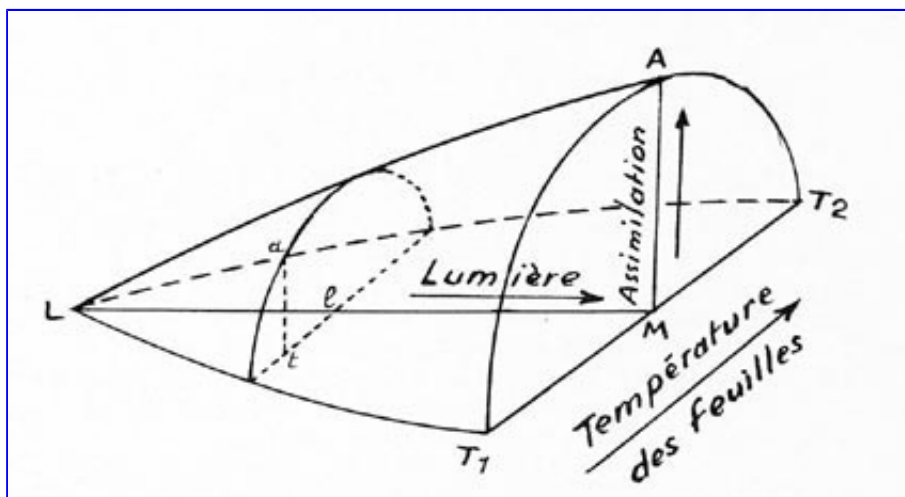


FIG. 1. - (Combinaison des figures 23, 24, 25 et 50 de " Photologie Forestière ".)
Relations entre lumière, température des feuilles et assimilation carbonée.

Une situation microclimatique quelconque (lumière l , température t de la figure 1) se traduit par une assimilation carbonée déterminée : t. a. Quand il n'y a plus de lumière, en L , toute la photosynthèse est arrêtée. Seule alors fonctionne la respiration (qui serait représentée au-dessous du plan L - T_1 - T_2 de la fig. 1).

La prise en considération de la température des feuillages est donc, théoriquement, des plus importantes, aussi bien pour les sujets situés en plein découvert que pour ceux qui se développent dans les sous-bois.

On peut, très schématiquement, analyser de la façon suivante la façon dont interviennent les multiples facteurs du milieu :

1) une feuille, détachée, placée sous un abri (du type météorologique, par exemple) tend à se mettre à une température égale à celle de l'air ambiant,

2) la même feuille, détachée, exposée aux rayonnements solaire et céleste (dont elle repousse une partie grâce à son albédo propre) tend à s'échauffer. Mais elle perd une partie de cette chaleur par son rayonnement propre et par convection au contact de l'air ambiant,

3) une feuille identique, mais reliée à un arbre vivant, outre les processus décrits au paragraphe 2 ci-dessus, transpire, plus ou moins activement, et tend maintenant à se refroidir, parfois nettement même au-dessous de la température de l'air ambiant.

En outre, cette dernière feuille, fixe par la photosynthèse, une proportion, généralement très faible du rayonnement absorbé.

2. BILAN DES ÉCHANGES D'ÉNERGIE AU NIVEAU DE LA FEUILLE

L'équilibre entre l'absorption de l'énergie naturelle par la feuille, et la déperdition de cette même énergie par cet organe, peut être exprimé sous la forme simplifiée suivante (en négligeant l'énergie fixée par la photosynthèse):

$$\begin{array}{ccccccc}
 Q & = & E & + & T & + & C \\
 \text{(quantité} & & \text{(émission} & & \text{(perte de} & & \text{(perte de} \\
 \text{d'énergie} & & \text{d'énergie sous} & & \text{chaleur par} & & \text{chaleur par} \\
 \text{absorbée)} & & \text{forme de radiations)} & & \text{transpiration)} & & \text{convection)}
 \end{array}$$

Voici quelques précisions sur ces divers éléments, tels qu'ils résultent d'une importante étude de D. M. GATES et E. LAVERNE PAPIAN (II) :

Q = Selon D. M. GATES, les feuillages absorbent environ 50 % de l'énergie solaire directe et diffusée par le ciel, et environ 95 % de l'énergie de grande longueur d'onde réémise par l'atmosphère de la terre. Ceci donne, au total, les ordres de grandeur suivants, pour une inclinaison des feuilles de 45 °C par rapport à la direction du soleil au milieu de la journée :

- Dans les déserts, en été, la quantité d'énergie absorbée est évaluée à 1,1-1,4 cal/cm²/mn.
- Dans les régions basses ou moyennes, de climat tempéré, la même quantité d'énergie, en été, varie de 0,95 à 1,1 cal/cm²/mn.
- Dans les régions alpines, en été, cette quantité est de 0,8 à 0,95 cal/cm²/mn.
- En hiver, toutes ces valeurs diminuent (dans les régions alpines, elles peuvent osciller entre 0,2 à 0,7 cal/cm²/mn.

E = Cette émission radiante, faible en général, est, pour un feuillage déterminé, proportionnelle à la 4^e puissance de sa température absolue (loi de STEFAN-BOLTZMANN).

T = Cet élément est souvent le plus important, mais aussi le plus complexe à évaluer, puisqu' interviennent, outre naturellement la chaleur latente de vaporisation de l'eau transpirée, la densité de vapeur saturante dans l'air et dans la feuille, l'humidité relative de l'air, les dimensions de la feuille et la vitesse du vent, le tout, en relation avec les températures respectives de l'air et de la feuille.

C = La perte de chaleur par convection est conditionnée par la différence de température entre l'air et la feuille, les dimensions de cette feuille et la vitesse du vent.

Au total, D. M. GATES retient 9 variables :

La quantité d'énergie absorbée par la feuille, la vitesse de l'air, la température de l'air, la température de la feuille, la transpiration, l'humidité relative de l'air, la résistance interne à la diffusion de l'eau, la dimension de la feuille dans le sens du vent et la dimension de la feuille perpendiculairement au sens du vent.

Ces variables interviennent, dans une formule générale, avec un certain nombre de constantes physiques classiques, ou résultant d'expériences spéciales. Le calcul, dans chaque cas, est très compliqué. Aussi, et c'est l'intérêt principal de l'ouvrage mentionné (II), les principaux résultats sont présentés, pour des valeurs d'encadrement caractéristiques, sous forme de tableaux (280) et de graphiques (110) à 2 ou 4 variables. Il est ainsi facile de se faire une idée globale de l'ensemble de ces phénomènes.

3. QUELQUES TYPES DE RÉSULTATS

Les régions désertiques tropicales.

Le climat désertique tropical, très chaud en été, à faible pluviosité estivale, à air souvent sec, présente des caractères très spéciaux, et, en général, défavorables à la végétation. Toutefois, si les végétaux peuvent trouver, parfois assez profondément dans le sol, des réserves d'eau suffisantes, la transpiration peut aider efficacement à refroidir les feuillages - donc à améliorer le rendement de la photosynthèse, ainsi qu'on peut le voir ci-dessous :

Données générales :

Energie absorbée 1,433 cal/cm²/mn.

Résistance à la diffusion : 1 s/cm.

Température de l'air: + 40 °C.

Humidité relative de l'air: 0 % et 100 %

--- Vitesse du vent : 10 cm/s.

Température des feuilles de 1 cm x 1 cm = 35°,5 (HR 0 %) à 45°,4 (HR 100 %).

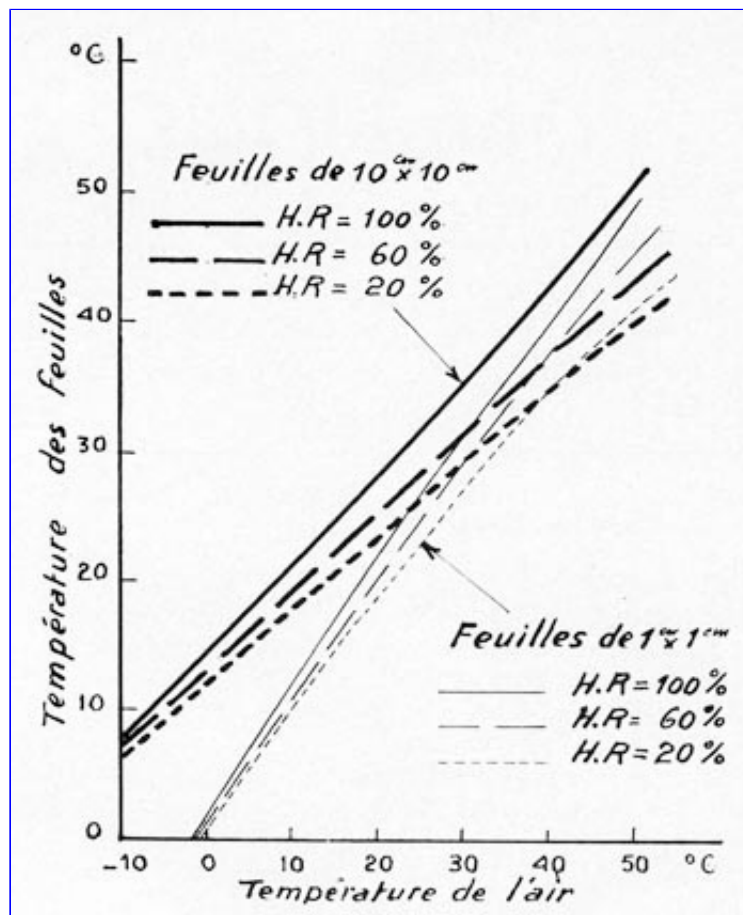
Température des feuilles de 20 cm x 10 cm = 44°,9 (HR 0 %) à 54 °C (HR 100 %).

--- Vitesse du vent : 100 cm/s.

Température des feuilles de 1 cm x 1 cm = 34°,8 (HR 0 %) à 44°,3 (HR 100 %).

Température des feuilles de 20 cm X 10 cm = 35°,9 (HR 0 %) à 47°,6 (HR 100 %).

NB. En conditions microclimatiques égales (sous réserve des variations indiquées) et pour une surface foliaire totale égale : les petites feuilles sont moins chaudes que les grandes feuilles la température des feuilles est d'autant plus basse que l'humidité relative de l'air, même chaud (40 °C) est plus faible, et que la vitesse de l'air est plus grande. On note ici l'effet antithermique très net de la transpiration.



Radiation absorbée : 1,1 cal/cm²/sec

Résistance interne : 1 sec/cm

Vitesse du vent : 100 cm/sec

FIG. 2. - (Extraites des graphiques no 5 et 6 de D. M. GATES et LAVERNE E. PAPIAN.)

Les régions basses tempérées en été.

En général, à une latitude voisine de 45°, le climat estival, dans les régions basses, sous influence maritime, est caractérisé par des journées à température assez élevée, entrecoupées de jours plus frais, avec pluies orageuses, ou non, assez abondantes. La végétation y trouve rarement des conditions climatiques excessives aboutissant à des dommages marqués, ou à un retard net de croissance. On retrouve, mais d'une façon atténuée, les mêmes types de résultats que ci-dessus :

Données générales :

Énergie absorbée 1,15 cal/cm²/mn.
Résistance à la diffusion : 1 s/cm.
Température de l'air: + 30 °C.
Humidité relative de l'air : 0 % et 100 %

--- Vitesse du vent : 10 cm/s.
Température des feuilles de 1 cm x 1 cm = 27°,6 (HR 0 %) à 32°,8 (HR 100 %).
Température des feuilles de 20 cm x 10 cm = 29°,9 (HR 0 %) à 38°,6 (HR 100 %).

--- Vitesse du vent : 100 cm/S.
Température des feuilles de 1 cm x 1 cm = 28° (HR 0 %) à 32°,2 (HR 100 %).
Température des feuilles de 20 cm x 10 cm = 28°,3 (HR 0 %) à 37°,1 (HR 100 %).

En réalité, les quelques valeurs reproduites ci-dessus ont été choisies parmi les plus démonstratives et une analyse complète des divers cas révèle bien plus de nuances et même fait apparaître certaines inversions dans les conclusions générales précédentes.

La figure 2 extraite de l'ouvrage analysé, montre comment se présentent certains des 110 graphiques, plus généraux, mais moins précis, que les 280 tables.

4. APPLICATIONS PRATIQUES

Il est légitime de se demander dans quelle mesure les résultats ci-dessus, qui sont acquis, il faut bien le répéter, **par une méthode théorique** (bien que basée sur des données physiques bien classiques et, sur certains facteurs déterminés expérimentalement), se raccordent avec des observations globales, faites en laboratoire ou sur le terrain.

On peut citer quelques faits :

Les expériences de W. TRANQUILLINI (1964) relatées dans : Photologie forestière, page 68 (I). Au phytotron du Patscherkofel, l'accélération de la transpiration des aiguilles de jeunes mélèzes d'Europe peut abaisser leur température de 10 °C environ, et, ainsi, majorer très sensiblement l'importance de leur photosynthèse nette, en conditions microclimatiques par ailleurs égales.

Les observations de H. TURNER (1971) dans les Haute Alpes de Suisse. Le développement des mélèzes d'Europe et de l'épicéa commun, au voisinage de 2.000 m d'altitude, est beaucoup plus important sur les versants ensoleillés (lumière et chaleur plus fortes), que sur les versants ombragés. Ceci par vent faible, inférieur ou voisin de 100 cm/s. Un vent plus fort tend à égaliser la température du sol (et des aiguilles) dans les diverses stations. Les différences de croissance s'atténuent et disparaissent presque quand la vitesse du vent atteint 300 cm/s.

Le problème des sapinières de plaine peut, sans doute, être compris en partie de cette façon. En altitude modérée (de 500 à 800 m par exemple) la température des aiguilles reste au voisinage de celle qui correspond à l'assimilation carbonée optimale. En plaine, si le sol est bien approvisionné en eau (cas de certaines vallées par exemple), la transpiration contribue efficacement à abaisser la température des aiguilles, dans une atmosphère généralement plus chaude qu'en altitude, et il peut en résulter une croissance satisfaisante de certains peuplements de sapins.

Dans les régions tropicales sèches, on rencontre fréquemment des arbres et des arbustes à petites feuilles (du genre des mimosées, par exemple). Cette morphologie fait, qu'en conditions microclimatiques identiques, leurs cimes sont plus fraîches que celles des arbres à grandes feuilles. Par ailleurs - mais il s'agit là d'un problème différent - la constitution de plans successifs, en quinconce, pour les feuillages, permet un rendement photosynthétique d'ensemble maximal, pour une surface foliaire minimale.

Évidemment, il ne s'agit encore que d'observations isolées, de concordances, apparentes peut-être, dues au hasard, ou bien à l'intervention de processus encore ignorés des physiologistes. Il n'en demeure pas moins que la question de l'équilibre thermique des feuillages semble susceptible, pour les sylviculteurs, de développements intéressants.

BIBLIOGRAPHIE

- I. ROUSSEL, L. (1972). - Photologie forestière. Masson.
- II. GATES, D. M. et LAVERNE PAPIAN, E. (1971). - Atlas of energy budgets of plants leaves. Academic Press.