

Essences d'ombre et de lumière

par Louis ROUSSEL

Il semble que l'on assiste, actuellement, à une sorte de retour aux conceptions qui, depuis de très nombreuses années, avaient guidé les forestiers de vieille tradition ; en effet, de hauts responsables de la politique forestière de notre pays ont réaffirmé récemment qu'il convenait désormais d'imiter la nature pour hâter son œuvre et que l'on ne commande à la nature qu'en lui obéissant. La grande "révolution" forestière du XX^e siècle s'achevant, au sens cinématique du terme, par une sorte de retour à son point de départ, tout au moins sur le plan des idées, il importe maintenant d'en développer les conséquences logiques ; mais, ceci est une autre histoire...

En tout état de cause, pour imiter la nature, il faut d'abord la connaître et tenter de la comprendre, ce qui n'est pas toujours une chose facile ; on prendra, comme exemple, une notion solidement ancrée dans les traditions forestières françaises, celle de l'existence d'essences d'ombre et d'essences de lumière. Faut-il considérer qu'elle correspond à une différence réelle de comportement de ces diverses espèces ligneuses vis-à-vis du microclimat lumineux, et, dans l'affirmative, est-il possible de formuler une "explication" qui soit en accord avec ce que l'on considère comme acquis, tant en ce qui concerne l'allure de la photosynthèse, que les processus complexes de la photomorphogénèse ? On s'efforcera de répondre à ces questions dans les lignes qui suivent.

Il est certain que depuis que les sylviculteurs interviennent dans les forêts, ils ont remarqué que certaines espèces ligneuses (comme le Sapin pectiné ou le Hêtre commun) se sont installées dans des sous-bois, même très sombres, et qu'elles s'y sont maintenues, tout au moins pendant quelques années, alors que d'autres semblaient affectionner plutôt les petites ou les grandes trouées, manifestement mieux éclairées, tandis qu'elles dépérissaient plus ou moins rapidement dans les peuplements fermés : le Mélèze d'Europe, le Pin maritime, les Chênes rouvre et pédonculé, par exemple, appartiennent à cette seconde catégorie. H. Perrin (1)*, dans son important traité de Sylviculture, expose ces concepts avec clarté, en fournissant de nombreux détails, et le lecteur qui désirera mieux suivre cet article pourra se reporter avec profit à cet excellent ouvrage. Il y trouvera en particulier un tableau complet, inspiré de Gayser, dans lequel les espèces forestières sont classées en essences d'ombre, de demi-ombre, de demi-lumière et de lumière.

* Les chiffres entre parenthèses renvoient à la bibliographie.

Mais, parallèlement en quelque sorte à ce développement des conceptions classiques (« modernisées » par Wiessner notamment, dès l'année 1908, grâce à des mesures de l'éclairement régnant dans les diverses stations forestières), se développaient des idées d'un genre tout différent, et dont l'un des premiers théoriciens semble avoir été Fricke, en Allemagne ; cet auteur, dès l'année 1904, s'élevait assez vivement contre la notion même d'essences d'ombre et de lumière, « un dogme scientifique non fondé » selon lui. En privant, grâce à de petits fossés latéraux, des placettes d'expériences situées sous divers peuplements, de la concurrence des racines des grands arbres voisins, il observait une amélioration assez sensible de la croissance des jeunes Pins sylvestres installés dans ces placettes. Biquet, dans les Landes de Gascogne, obtenait dès l'année 1912, des résultats du même genre sur de jeunes Pins maritimes, grâce à ses « fossés de séquée ». Toumey aux États-Unis, Hickel en France, Björkman en Suède apportaient leur appui aux partisans de ce nouveau point de vue, en insistant sur le fait que l'on devait tenir le plus grand compte de la nécessité d'alimenter les racines des jeunes sujets en eau et en matières minérales solubles, ce qui, présenté ainsi, ne soulevait guère d'objection. C'est, par contre, la tendance à ne considérer que cet aspect du problème de l'installation et de la survie des espèces forestières dans les divers sous-bois qui semble excessive, car de nombreuses expériences, dont certaines sont citées par H. Perrin, mais dont beaucoup d'autres ont été effectuées plus récemment, avec contrôle des facteurs énergétiques et hydriques, ont établi indiscutablement que la lumière intervient d'une façon très efficace, et différente selon les espèces en cause, pour déterminer leur installation et leur développement. Ceci vient confirmer qu'il existe bien, tout au moins pendant les premières années de leur vie, des espèces forestières d'ombre et de lumière ; pour adopter une terminologie physiologico-forestière, on parlera désormais des espèces sciaphiles et héliophiles.

La première idée qui vient à l'esprit, quand on veut reprendre cette question d'une façon moderne, est la suivante chez les plantes herbacées, il existe indéniablement des espèces dont l'activité photosynthétique maximale est atteinte sous des éclaircissements faibles ou modérés (de l'ordre de 5 à 10 ou 20 % par rapport au plein découvert) et qui se stabilise, aux éclaircissements supérieurs, à un niveau moyen ce sont des sciaphiles caractérisées, du type *Oxalis acetosella*, par exemple. Par contre, d'autres ont besoin de beaucoup plus de lumière pour atteindre leur activité photosynthétique maximale (au moins 40 à 50 % du plein découvert, parfois davantage) et, à ce moment, la quantité de dioxyde de carbone qu'elles assimilent, par unité de surface et de temps, est deux fois plus élevée que celle des sciaphiles ; ce sont des héliophiles, du type *nasturtium*, et C. Jacquiot l'expose très clairement dans son ouvrage : *La Forêt* (2). On pourrait donc penser que l'on va retrouver la même différence de comportement entre les espèces forestières considérées comme sciaphiles, ou comme héliophiles, ainsi qu'il a été exposé plus haut ; or, très vite, on fait une constatation décevante : toutes les espèces qui ont été étudiées, d'une façon précise, dans les appareils modernes à absorption d'infrarouges (type URAS et IRGA) et dont une description sommaire fut donnée, dans cette revue même en des temps reculés (3), présentent, à la fois, des feuilles d'ombre (à la base et à l'intérieur des cimes) et des feuilles de lumière (dans les parties les mieux éclairées des arbres), qui réagissent respectivement de la même façon que les plantes herbacées sciaphiles et héliophiles. Mais, il n'est pas possible, de ce point de vue, de déceler des différences entre la feuille de Hêtre commun et celle du Chêne pédonculé, ou bien entre l'aiguille de Pin sylvestre et celle du Sapin pectiné. Du point de vue anatomique, on trouve également le même nombre de stomates sur la face inférieure de la feuille de lumière du Hêtre, que sur celle du Chêne (environ 400 par mm²) et les dimensions des ostioles sont à peu près identiques (7 à 8 de long pour 1 de large, à leur plus grande ouverture).

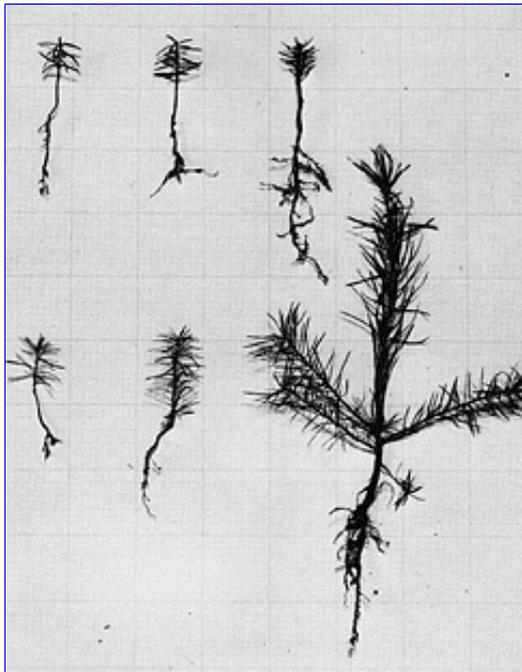


Figure 1

Essences d'ombre et essences de lumière : « Un dogme qui semble scienti-fiquement bien fonde »

Sapins pectinés (provenance Jura - ligne supérieure) et Mélèzes d'Europe (provenance Alpes du Nord - ligne inférieure) âgés de 2 ans et développés sous des éclairagements relatifs de 12 % (à gauche), 36 % (au centre) et 100 % (à droite). Expériences organisées sur le rebord du deuxième Plateau du Jura, région bien arrosée, dans des caissettes de végétation à sol identique, placées en milieu naturel en divers endroits d'une sapinière.

NB. - Le dispositif comprenait, en outre, un éclairage relatif de 6 % ; les Sapins pectinés s'y sont parfaitement maintenus, dans un état voisin de ceux développés sous 12 %, mais les Mélèzes, après une bonne germination, ont totalement disparu, dès la fin de la première année.

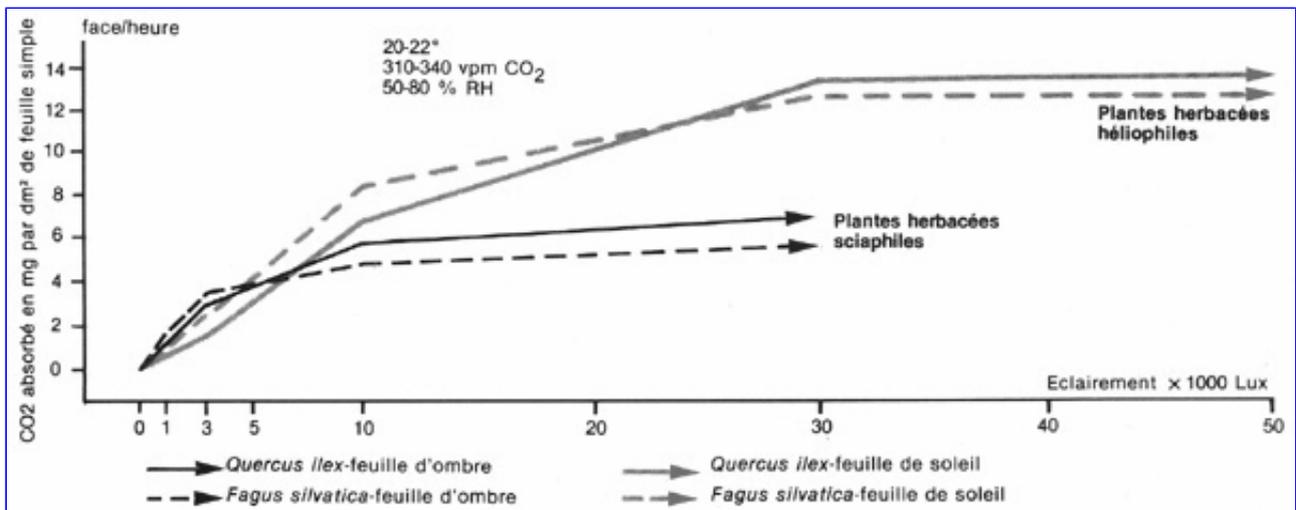


Figure 2

Comparaison entre l'activité photosynthétique des feuilles d'ombre et de lumière de deux espèces feuillues, et celle de plantes herbacées, typiquement sciaphiles et héliophiles.

NB. L'échelle numérique verticale ne concerne que les arbres (chiffres établis par W. LARCHER).

Au surplus, les physiologistes de l'institut botanique d'Innsbrück, qui, depuis près de trente ans, ont acquis une grande maîtrise dans l'étude de la photosynthèse des grandes espèces forestières (Pisek, Tranquillini, Larcher, Winkler, Retter et al.) ainsi que des plantes de toutes dimensions, classent dans leurs publications, les petits végétaux en *Schatten- und Sonnenkräuter*, alors que toutes les espèces forestières, du hêtre au tilleul et de l'érable au chêne, sont rassemblées **en une seule catégorie**, dans laquelle on distingue, évidemment, l'activité des feuilles d'ombre et celles des feuilles de lumière (*Schatten- und Lichtblätter*) (4).

Il faut cependant faire une réserve en ce qui concerne l'activité photosynthétique maximale du Mélèze d'Europe (de 50 à 100 % plus élevée, par unité de surface et de temps) que celle du Pin sylvestre par exemple) ; il semble, selon des publications récentes, que certaines espèces du genre *Larix* ont un « cycle photosynthétique » intermédiaire entre celui, tout à fait général, dit en C₃ (cycle classique, dit de Calvin, du nom de son auteur qui reçut en 1961 un Prix Nobel), et celui, mis en évidence bien plus récemment et à très fort rendement, dit en C₄, réservé à un groupe restreint de plantes privilégiées (dont plusieurs graminées tropicales). Les peupliers euraméricains se distinguent également par leur activité photosynthétique élevée, par unité de surface foliaire et de temps, mais en maintenant, semble-t-il, le cycle classique en C₃ ; ceci sans doute par suite d'un meilleur agencement de leur appareil photosynthétique.

On peut rechercher également si, en ce qui concerne l'éclairage minimal de compensation, on arrive à trouver certaines différences entre les espèces forestières sciaphiles et héliophiles. On rappellera brièvement que tous les végétaux à chlorophylle élaborent, à la lumière, des substances organiques diverses (glucides, protides et lipides) qu'ils utilisent pour leur croissance, mais que, pour satisfaire certains besoins énergétiques, ils en oxydent une partie c'est le phénomène de la respiration. Les appareils dont il a été question plus haut permettent d'obtenir des chiffres sur la valeur de l'éclairage instantané le plus bas, au-dessous duquel la photosynthèse n'équilibre plus la

respiration, et, si cette situation se prolonge, le végétal meurt, une fois ses réserves épuisées.

On a ainsi mis en évidence que le Hêtre commun présente encore un bilan positif un peu au-dessus de 300 lux, alors que le Chêne rouvre doit recevoir au moins 500 lux; le Sapin pectiné devrait recevoir au moins 300 lux, alors que le Pin sylvestre en exigerait au moins 1 000. Toutefois, ces indications, obtenues dans des chambres à atmosphère contrôlée et sur des rameaux convenablement alimentés en eau, pendant le temps de l'expérience, sont encore peu nombreuses, et l'on manque souvent de précisions sur la provenance, l'âge et les conditions de développements antérieur des sujets des espèces étudiées ; il serait souhaitable, sans doute, de poursuivre des observations systématiques dans cette direction.

On insistera davantage sur une autre façon de considérer le problème des espèces forestières sciaphiles et héliophiles, et qui a trait, non à la photosynthèse qui conditionne la nutrition, mais à la photomorphogénèse, c'est-à-dire à l'influence de la lumière sur la forme même des très jeunes sujets; comme l'auteur de cette analyse a déjà publié l'essentiel de ses observations, dans cette revue même, il se bornera à exposer brièvement des résultats obtenus, renvoyant, pour plus de détails, aux articles mentionnés : (5) - (6) - (7) - (8).

Chez les résineux communs en France (espèces et races étudiées : environ une vingtaine), dès la germination épigée, on observe une action ralentissante très nette de la lumière unilatérale, qui se traduit par une courbure phototropique ; ce phototropisme juvénile, qui du reste persiste deux ou trois ans au moins, est différent suivant les espèces. Très marqué chez les Pins laricio, sylvestre et maritime, les axes s'orientent parallèlement à la direction principale des rayons lumineux, dans des cases à seul éclairage latéral ; pour le Sapin pectiné, races du Jura et des Vosges, l'axe se maintient vertical sur la majeure partie de sa longueur, la partie supérieure se recourbant afin de placer les aiguilles dans un plan à peu près perpendiculaire à cette direction. L'Épicéa du Jura et des Alpes présente un type de réaction intermédiaire.

En corrélation, semble-t-il avec ce phototropisme (les deux types de réactions apparaissent et disparaissent en même temps), un abri circulaire latéral provoque, chez ces résineux, un allongement de leur axe hypocotylé et un raccourcissement de leur radicelle. Mais, comme dans le cas du phototropisme, l'effet est bien plus marqué chez les espèces considérées comme héliophiles, que chez les sciaphiles. Si l'on passe aux espèces feuillues, on rappellera les résultats obtenus depuis une vingtaine d'années sur de jeunes Chênes, rouvre, pédonculé et rouge d'Amérique, dont les tiges étaient abritées latéralement par des manchons opaques plus ou moins larges et qui manifestaient alors un allongement marqué, par rapport aux témoins non abrités. Dans tous ces cas, on peut penser qu'au moment de la germination, le très jeune sujet ne dispose que des réserves de la graine pour « se construire », et que ce qu'il utilise pour former son axe aérien et ses premières feuilles, vient diminuer ce qu'il utilisera pour former sa radicelle ; cet effet étant particulièrement marqué pour les espèces à graines légères. Cet ensemble de réactions a été appelé : « l'effet manchon » et, dans une publication très récente, l'auteur de cette analyse en a proposé une interprétation photophysologique ; la lumière, surtout latérale, agissant par l'intermédiaire d'un photosensibilisateur (comme la riboflavine), pour favoriser la photo-oxydation de certaines substances de croissance, dont l'auxine naturelle, ou AIA.

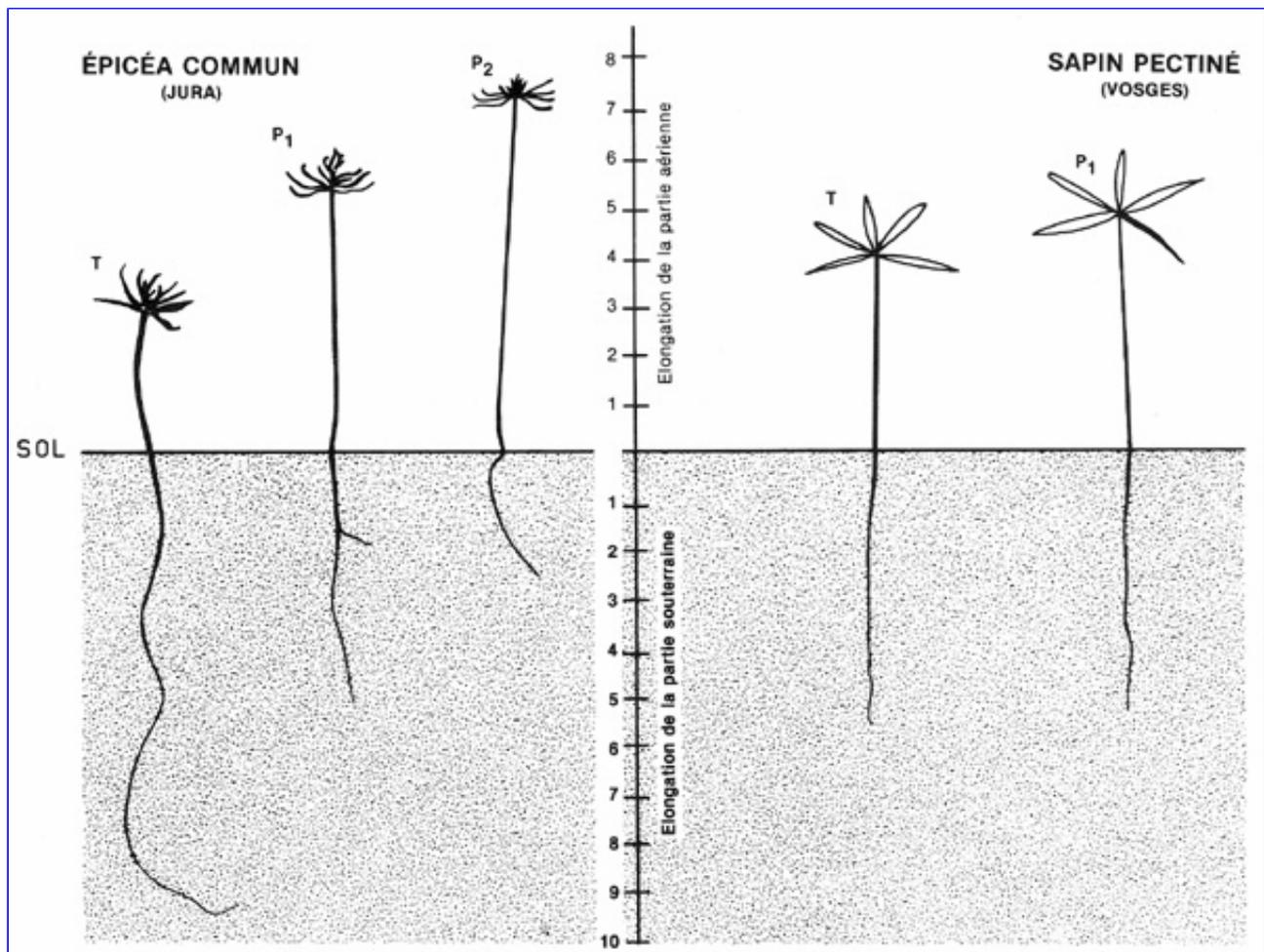


Figure 3

Développement comparé de sujets d'Épicéa commun et de Sapin pectiné, 3 mois après leur germination, dans des sols identiques, maintenus à un taux d'humidité régulier (50 % de leur capacité de saturation).

T : témoins développés en lumière naturelle. - P1 : sujets développés en lumière naturelle, mais abrités de la lumière latérale par un manchon opaque de 3,5 cm de haut. - P2 sujets développés en lumière naturelle, mais abrités de la lumière latérale par un manchon opaque de 7 cm de haut.

Il faut remarquer, que dans le milieu forestier, les choses se passent d'une façon analogue, ainsi qu'on peut l'observer assez facilement : dans un peuplement un peu dense, la lumière est principalement dispensée dans une direction verticale, par les interstices existant dans les cimes, la lumière latérale étant en général réduite ; dans ce cas, les espèces sciaphiles allongent peu leurs axes, et raccourcissent peu leurs racines, alors que les héliophiles s'élèvent le plus qu'elles peuvent au-dessus du sol, quitte à réduire tellement leurs racines qu'elles n'assurent plus une alimentation suffisante en eau, surtout en présence des racines des grands arbres en place ; un dessèchement des quelques centimètres supérieurs du sol, la présence de certaines substances toxiques (9) peuvent arriver à les faire disparaître, ou, tout au moins, à réduire leur croissance. C'est de cette façon, semble-t-il, que l'on peut interpréter les résultats, exposés précédemment, des expériences de Fricke, Biquet, et Toumey notamment. À l'inverse, dans les trouées, les héliophiles se présentent avec un axe hypocotylé court, donc avec une partie aérienne transpirant peu, et avec une racine longue qui assure mieux leur survie en conditions climatiques défavorables.

Après cette phase de croissance, hypocotylée, chez les espèces à germination épigée, suit un bref temps de repos ; puis, très vite, les aiguilles et les feuilles cotylédonaire se mettent à fonctionner, et la photosynthèse prend le relais des réserves de la graine, plus ou moins épuisées ; l'allure de la croissance se modifie alors, surtout pour les espèces héliophiles. Placées dans des trouées assez bien éclairées, ayant déjà une racine longue (et un axe court), elles se mettent à s'allonger par les deux extrémités, et la partie aérienne comme la partie souterraine vont profiter des substances élaborées par la photosynthèse. Mais, celles qui sont restées dans une lumière réduite, manifestent une photosynthèse peu active, et leur forme se modifie peu. Les espèces sciaphiles (résultats obtenus avec le Hêtre commun et le Sapin pectiné), se maintiennent mieux, comme on l'a vu, dans les sous-bois même denses (moins de 5 % d'éclaircissement relatif, par exemple), mais, faute de lumière, leur allure générale ne change guère ; celles qui se sont installées dans les trouées, mieux éclairées, et manifestant une activité photosynthétique plus marquée, vont utiliser les substances qu'elles élaborent à allonger et à ramifier leurs racines, pendant que leur partie aérienne s'épaissira, mais ne s'allongera guère.

Tous ces problèmes ont été également étudiés en Italie, spécialement à l'institut d'écologie forestière et de sylviculture de l'Université de Florence, notamment par Giannini, dès l'année 1971 (10) - (11) ; voici quelques chiffres démonstratifs, se rapportant du reste à un essai de 98 jours, à partir de la germination, c'est-à-dire que les résultats obtenus englobent les deux phases de croissance, hypo- et épicotylée, définies plus haut. Dans l'un de ces essais, 6 espèces ont été observées sous 3 degrés d'éclaircissement relatif (obtenus grâce à des filets de plastique « umbratex », soit 2 % 20 % et 45 %. On donnera seulement les chiffres relatifs aux degrés 2 % (peuplement très dense) et 20 % (petite trouée), qui sont les plus démonstratifs.

Rapports des longueurs des parties aériennes et souterraines

Degrés d'éclaircissement	2 %	20 %
Hêtre commun	0,89	0,42
Sapin pectiné	1,15	0,74
Épicéa commun	1,22	0,38
Pin laricio de Calabre	1,32	0,27
Mélèze d'Europe	0 *	0,42

* Après une bonne germination, tous les sujets ont disparu.

La longueur moyenne de la racine (au bout de 98 jours) s'accroît, chez le Hêtre commun, quand on passe de l'ombre dense à un éclaircissement moyen, de 48 % environ, chez le Sapin pectiné de 75 %, mais chez le Pin laricio de Calabre de 337 %. On doit remarquer cependant que ces expériences sont faites sur des races d'espèces se développant dans l'Italie centrale, donc considérées, en général, comme plus héliophiles que celles du Nord-Est de la France ; aussi est-ce avec beaucoup d'intérêt que l'on a accueilli les résultats, publiés en 1978 (11), de nouvelles expériences concernant le Sapin pectiné, sous 7 intensités d'éclaircissement relatif : 1 % ; 3 % ; 9 % ; 15 % ; 33 % ; 50 % ; et 100 %, et étendues sur 2 années. En quelques mots, on indiquera que le dispositif comportait une série d'essais sur sol sec, et une autre sur sol humide ; sous tous les éclaircissements relatifs, la germination des graines a été bonne, mais, sous 1 % de lumière relative les sujets ont rapidement disparu, sous 3 % assez peu existaient encore à la fin de la seconde année, les meilleurs résultats étant obtenus entre 15 et 33 % ; la hauteur de la partie aérienne des sujets était à peu près la même, sous tous les degrés d'éclaircissement permettant la survie des sujets, mais la longueur des racines augmentait avec l'intensité de la lumière. La conclusion des auteurs de cette expérience est que le Sapin des Apennins est une race « tolérant l'ombre » ; elle vient confirmer d'une façon très intéressante la position de Giacobbe, éminent spécialiste de l'écologie et de la sylviculture méditerranéennes, qui dans une importante étude, traduite intégralement par l'institut de botanique de Montpellier, a récemment disserté sur ce qu'il appelle : « la pseudo-héliophilie » des espèces ligneuses de l'Italie centrale (12).

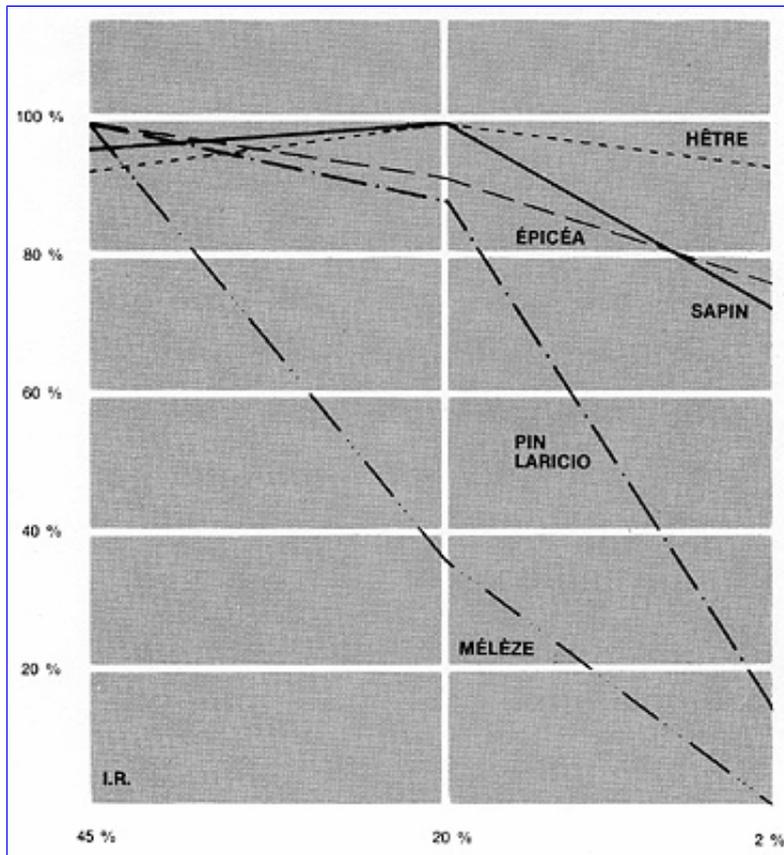


Figure 4

Pourcentage de survie, au bout de 98 jours, des semis de diverses espèces ligneuses,

1 feuillue et 4 résineuses, sous 3 éclairagements relatifs, d'après les expériences de Giannini (1971).

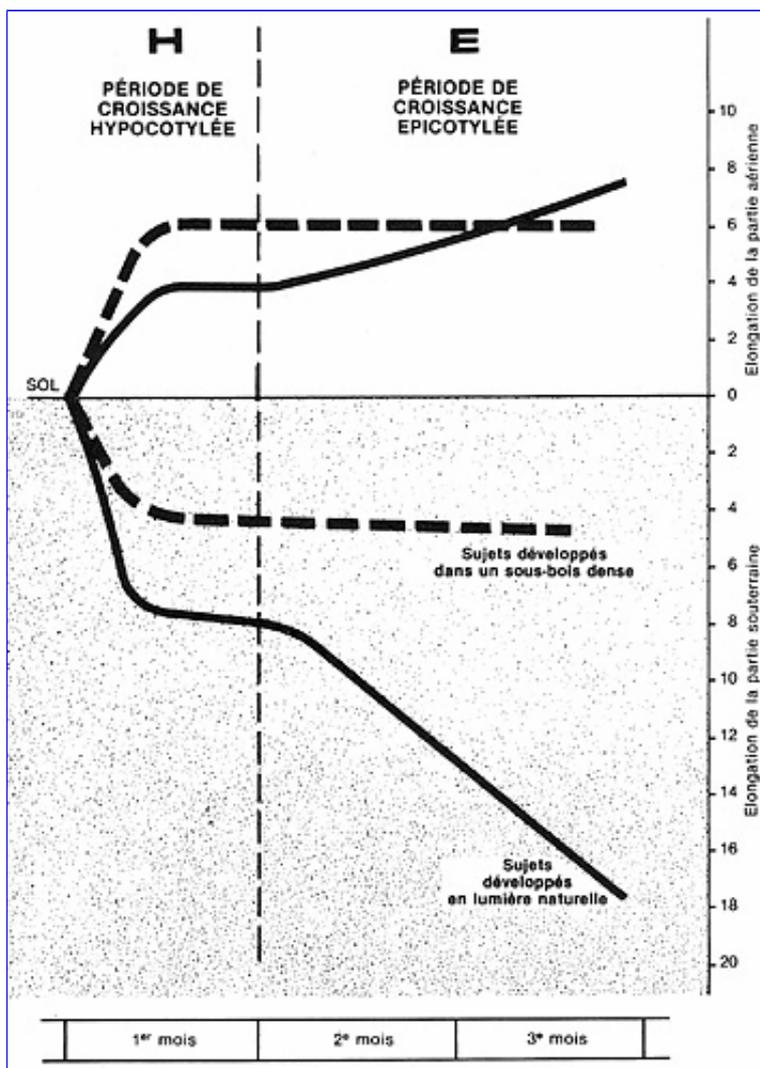


Figure 5

Représentation approximative du développement en longueur de la partie aérienne et de la partie souterraine d'une espèce héliophile typique (Pin laricio noir d'Autriche) pendant les 3 mois qui suivent sa germination.

N.B. Dans le cas d'une espèce sciaphile (type Sapin pectiné), les courbes sont bien plus rapprochées les unes des autres.

Que conclure de cet exposé, certes un peu touffu, mais la physiologie végétale n'est-elle pù, elle-même, une discipline complexe ?

Il existe très probablement des espèces forestières sciaphiles et héliophiles, tout au moins dans les parties extrêmes de la classification de Gayer-Perrin.

On ne trouve guère de différences entre l'activité photosynthétique des feuilles ou des aiguilles de ces deux sortes d'espèces, prises dans des positions homologues des cimes.

Un indice pourrait sans doute être trouvé dans la recherche de l'éclairement relatif de compensation.

L'élément qui semble le plus démonstratif est le changement de forme des très jeunes sujets, qui conditionne leur survie : chez les sciaphiles, dans les sous-bois denses, chez les héliophiles, dans les trouées mieux éclairées.

Mais de nombreux aspects de ces problèmes demeurent encore obscurs, et, fort heureusement pour les chercheurs forestiers, le sujet n'est nullement épuisé.

BIBLIOGRAPHIE

- 1 - PERRIN (H.). - Sylviculture. Nancy, École Nationale des Eaux et Forêts, tome I, 1952, 318 p.
- 2 - JACQUIOT (C.). - La Forêt - Paris, Masson, 1970, 160 p.
- 3 - ROUSSEL (L.). - [Le Phytotron du Patscherkofel](#). Revue Forestière Française, n° 12, 1960, pp. 769-774.
- 4 - LARCHER (W.). - Ökologie der Pflanzen. Stuttgart, Ulmer, 1973, 320 p.
- 5 - ROUSSEL (L.). - [Le phototropisme juvénile des résineux](#). Revue Forestière Française, n° 11, 1966, pp. 708-717.
- 6 - ROUSSEL (L.). - [De l'emploi des modèles réduits en sylviculture](#). Revue Forestière Française, n° 12, 1967, pp. 737-745.
- 7 - ROUSSEL (L.). - [Le très jeune épicéa et la lumière](#). Revue Forestière Française, n° 1, 1969, pp. 27-32.
- 8 - ROUSSEL (L.). - [Lumière, gourmands et rejets de souches](#). Revue Forestière Française, n° 3, 1978, pp. 186-200.
- 9 - DUCHAUFOR (Ph.) et ROUSSEAU (L.Z.). - Les phénomènes d'intoxication des plantules de résineux par le manganèse dans les humus forestiers. Revue Forestière Française, n° 12, 1959, pp. 835-847.
- 10 - GIANNINI (R.). - Ricerche sull'azione della luce nei confronti della sopravvivenza e dello sviluppo di semenzali di varie specie forestali. Accademia Italiana di Scienze Forestali, 1971, pp. 201-225.
- 11 - GIANNINI (R.). - TASCIONE D. - Ulteriori indagini sull'influenza della luce sulla nascita e le sviluppo di semenzali di abete bianco. L'Italia Forestale e Montana, n° 5 1978, pp 213- 225.
- 12 - GIACOBBE (A.). - Ricerche sull'eliofilia delle foreste nel clima mediterraneo. Accademia Italiana di Scienze Forestali, 1975, pp. 251-275