

*La plus importante réaction chimique
de la terre*

La photosynthèse (2)

par Louis Roussel

*Régénération naturelle de *Khaya ivorensis* et
Entandrophragma utile au Ghana.
Photo Taylor.*



PHOTOSYNTHESE ET CROISSANCES DES ARBRES ET DES PEUPELEMENTS FORESTIERS

Il est bien évident que **la croissance** des arbres et des peuplements forestiers a, comme support indispensable, **leur nutrition** en général, c'est-à-dire, en fait, leur activité photosynthétique. Mais, il n'y a pas, dans de nombreux cas, de concordance absolue, **dans le temps**, entre cette activité photosynthétique, et la croissance en longueur, en diamètre, en volume ou en poids des sujets observés ; ceci tient au fait que les phénomènes de la croissance sont liés, comme on l'a expliqué précédemment (*Bois et Forêts des Tropiques*, no, 149 et 158) à divers éléments, soit d'origine interne, comme certains rythmes biologiques, soit d'origine externe, comme les variations de certains facteurs du milieu, qui diffèrent parfois de ceux qui conditionnent la photosynthèse, Le fait est particulièrement évident pour les résineux des régions tempérées, par exemple, qui conservent des aiguilles pendant toute l'année, et qui auront, pendant 8 à 10 mois, par exemple, une activité photosynthétique indéniable, alors que leur croissance peut ne se manifester que pendant 3 ou 4 mois seulement. Il semble que, dans les régions équatoriales, il existe bien une certaine périodicité annuelle dans la croissance en longueur et en diamètre de nombreuses espèces forestières (périodicité liée davantage aux saisons sèches et humides, qu'au photopériodisme, peu marqué) ; mais ces rythmes sont difficilement décelables. La période de croissance, dans ces régions, est certainement plus longue que dans les régions plus nordiques, et le bois d'apparence plus homogène (CHEVALIER et NORMAND).

Que deviennent donc les matières élaborées, et non immédiatement utilisées à la croissance ? une partie non négligeable sert à entretenir les besoins énergétiques des arbres, et ces processus se traduisent par les phénomènes respiratoires (respiration diurne et nocturne des feuilles, respiration permanente du surplus du corps de l'arbre, proportionnelle à sa surface extérieure, laquelle ne représente, très souvent, que 15 à 20 % de la surface des feuillages). Une autre partie des substances synthétisées est évacuée des feuilles et mise en réserve ; leur migration a été suivie par divers chercheurs : BONNEMAIN, KURSANOV, EVANS, notamment, grâce en particulier au ^{14}C dont il a été parlé plus haut. Des feuilles, ces substances passent dans les " tubes criblés " verticaux, élément essentiel du " liber ", situés, grossièrement, entre le bois et l'écorce. La vitesse de transfert longitudinal est élevée, et de l'ordre de 1 m par heure (BONNEMAIN). En outre, il existe des transferts transversaux, par les rayons libériens et ligneux (files de cellules disposées horizontalement, et se prolongeant du liber jusqu'au cylindre central) ; mais ces transferts sont plus lents (1 cm par heure), et ils se terminent par une mise en réserve, dans les cellules ligneuses souvent : les glucides, par exemple, transportés sous forme de saccharose soluble, sont déposés sous forme d'amidon insoluble. Les oléorésines des arbres résineux correspondent également à ce type de mise en réserve (DAVID). Ils sont transformés, à nouveau, en produits solubles, au moment de la reprise annuelle de la croissance, et ils servent, avec des lipides et des protéines, également stockés, à la formation des nouvelles pousses feuillées.

D'un autre côté, les forestiers ont tendance à ne considérer que la formation du bois du tronc, économiquement la plus intéressante partie de l'arbre ; mais, outre le fût proprement dit, cet arbre doit faire des feuilles, des branches, des racines, des semences aussi, qui tombent périodiquement au sol et cette biomasse, toute entière, ne peut s'élaborer que grâce à la photosynthèse.

Par ailleurs, pour que la photosynthèse elle-même puisse s'accomplir dans de bonnes conditions, il faut que **l'ensemble** des facteurs du milieu soit présent dans des proportions convenables, et si, **un seul** d'entre eux est déficient, la photosynthèse sera réglée par ce facteur. C'est ce que l'on appelle habituellement : " **la loi du minimum** ". Ceci est particulièrement évident pour les deux éléments climatiques qui paraissent les plus importants : l'énergie lumineuse et l'eau du sol, et il n'est pas besoin d'insister sur le fait qu'il sera tout aussi inefficace d'arroser abondamment un jeune arbre forestier privé de lumière, que de le suréclairer, s'il se développe sur un sol absolument sec... Ceci est vrai, aussi, pour certains facteurs édaphiques : certes, la matière organique totale d'une forêt comprend à peu près 98,5 % de carbone, d'hydrogène et d'oxygène, éléments qui proviennent de l'air et de l'eau du sol, mais le surplus, soit 1,50 %, peut parfois se révéler important.

Dans la chênaie-hêtraie à charmes de Virelles Blaimont, en Belgique, DUVIGNEAUD et ses collaborateurs ont trouvé, sur une masse totale de 156.000 kg par ha, 1.248 kg de calcium (0,80 %) 533 kg d'azote (0,34 %) 342 kg de potassium (0,22 %) 102 kg de magnésium (0,06 %) 81 kg de soufre (0,05 %) et 44 kg de phosphore (0,03 %).

Les feuilles, seules, sont bien plus riches en matières minérales que l'ensemble de la biomasse (2,11 % d'azote, 1,56 % de calcium, et 1,04 % de phosphore, notamment). Fort heureusement, elles retombent au sol, chaque année, ou périodiquement, et lui restituent leurs éléments minéraux qui, plus ou moins rapidement, redeviennent réabsorbables par les racines. Du reste, d'autres substances, même en quantité très minime, sont à considérer ; le chlore, le sodium, le silicium, le fer, l'aluminium, le manganèse, le cuivre, le zinc, etc... peuvent se révéler utiles à la croissance des jeunes arbres.

On ne sait pas encore très bien à quoi servent, exactement, toutes ces substances, mais il est évident, par exemple, que l'azote et le phosphore sont toujours présents dans les noyaux des cellules végétales (où ils participent à la construction des acides nucléiques : ADN et ARN) et qu'ils interviennent, on l'a vu plus haut, dans les réactions de la photosynthèse. L'azote, avec le magnésium, sert à l'édification de la molécule de chlorophylle, sans doute grâce à la présence, transitoire, du fer. Le zinc joue un rôle dans la synthèse d'un acide aminé, le tryptophane, qui conduit à l'hormone naturelle ou AIA, facteur de croissance indispensable aux végétaux ; le potassium règle, probablement, la perméabilité des membranes des cellules, etc...

Il est donc indispensable, quand on veut tenter de relier l'activité photosynthétique à la croissance, de tenter de se placer dans des conditions de milieu, aussi exactement contrôlées que possible ; l'idéal serait, évidemment, d'utiliser les possibilités considérables offertes par les phytotrons. Dans la " phytotronic newsletter " que publie, périodiquement N. DE BILDERLING au Phytotron de Gif-sur-Yvette, on peut trouver des indications sur les diverses installations qui, dans le monde entier, s'occupent des jeunes arbres forestiers : de Stockholm à Oslo, à Moscou et à Irkoutsk, d'Ottawa à Innsbruck et à Rotorua en Nouvelle-Zélande, leur nombre se multiplie constamment. Mais, la plupart du temps, étant donné les grandes dimensions qu'atteignent, rapidement, certaines espèces forestières, on doit rester dans le milieu naturel, et il faut s'efforcer de se placer dans des conditions, de sol en particulier, aussi uniformes que possible.

RÔLE DE LA PHOTOSYNTÈSE DANS L'INSTALLATION ET LE PREMIER DÉVELOPPEMENT DES ARBRES FORESTIERS.

L'analyse, même très sommaire, des publications, relativement récentes, qui ont traité de l'installation et de la croissance des jeunes arbres forestiers entraînerait l'auteur de cette analyse à des développements d'une ampleur exagérée. On se bornera à examiner 3 cas précis :

- les recherches faites, sans aucune préparation du sol, en milieu forestier,
- les recherches faites en utilisant des caissettes de végétation, en forêt,
- les recherches faites en pépinières, l'éclaircissement étant gradué grâce à l'emploi de grandes cages de bois, ou de fibres de verre, et dont les lattes sont diversement espacées.

Recherches faites, sans aucune préparation du sol, en milieu forestier.

Dans l'exemple qui va être donné, pris dans les forêts résineuses du Haut Doubs, vers 800/1.000 m d'altitude, on a utilisé pour mesurer l'éclaircissement des diverses stations, des cellules photoémissives (luxmètres usuels, sensibles aux seules radiations visibles) ; les mesures étaient faites vers le milieu de la journée, soit, par temps couvert, au point d'observation lui-même, soit, par temps ensoleillé, avec ciel sans nuages, mais dans ce cas en prenant la moyenne de 65 mesures effectuées sur un carré de 10 m x 10 m, avec le point d'observation à l'intersection des diagonales. Les valeurs étaient exprimées par le rapport entre l'éclaircissement lumineux mesuré sous bois, et celui mesuré, à peu près au même moment, sur une surface très largement dégagée : ce rapport est l'éclaircissement lumineux relatif de la station (ELr, ou plus simplement Er).

On parlait de la lisière, exposée au sud, et, tous les 10 m, on mesurait l'Er régnant à environ 1 m de hauteur au-dessus du sol ; le peuplement étudié était composé de résineux communs dans cette région (*Abies pectinata* et *Picea excelsa*), âgés d'une centaine d'années, et implantés d'une façon régulière (521 tiges et 729 m³ par ha). L'Er était voisin de 65 %, à l'alignement des arbres de lisière, et il s'abaissait régulièrement jusqu'à 4 % environ, vers 70 ou 80 m de cette lisière. Sauf dans de petites trouées, où l'Er remontait un peu, ou, au contraire, dans des emplacements plus sombres, où il descendait à 3 et même 2 %, les valeurs relevées restaient très proches de 4 %.

Quatre ans avant ces observations avait eu lieu une production très abondante de semences d'épicéas, et les semis s'étaient installés partout, d'une façon bien uniforme ; comme les bonnes années de fructification de cette espèce sont assez espacées, dans cette région, il était donc facile de suivre le développement des sujets, et l'on a pu établir une différence considérable de dimensions, entre ceux qui s'étaient développés dans les 25 à 30 m de la lisière (jusqu'à un Er d'environ 10 à 15 %), et ceux situés plus profondément dans le massif, ou bien à l'intérieur de sous-étages assez fournis. Comme les résineux étudiés perdent, très rapidement, leur faculté phototropique, l'effet de lisière ne produit aucune déformation de l'axe principal ; c'est donc la hauteur qui a été choisie comme test de croissance, et l'on a pu observer, approximativement que cette hauteur variait comme le logarithme de l'éclaircissement relatif. Au voisinage de 4 %, et au-dessous, la survie n'était plus assurée, et au bout de quelques années, on a observé, en effet, que la majorité des sujets avait disparu, faute d'une lumière suffisante.

Ces observations étaient faites sur un sol de rendzine calcaire, profond et fertile, sans aucun affleurement rocheux ; les précipitations printanières et estivales sont, dans cette région du Jura régulières et abondantes, et la régularité du peuplement supérieur incitait à penser que la concurrence radicaire devenait, dès que l'on s'écartait de la lisière, assez uniforme. On pouvait donc estimer que les variations de l'éclaircissement, en agissant sur l'allure de la photosynthèse, déterminaient d'une façon stricte le développement des jeunes sujets. En fait, des expériences faites ultérieurement, en cas de végétation à divers types de sol, l'éclaircissement étant mesuré, cette fois, en continu, ont apporté les mêmes conclusions et montré que, dans des cas analogues, la méthode utilisée avait une valeur pratique suffisante. L'évaluation de l'éclaircissement par la méthode des photographies hémisphériques (BECKER), conviendrait très bien à ce type de recherches.

Recherches faites en utilisant des caissettes de végétation installées en pleine forêt.

Les arbres feuillus, les Fagales en particulier qui ont, en France une grande importance économique, sont, pendant de nombreuses années,

très sensibles à l'action de la lumière latérale ; il est donc difficile de se placer, pour les étudier, dans des lisières, comme dans le cas précédent. Le type de recherches à effectuer, dans la moyenne vallée de la Saône, avait un but assez précis : tenter de déterminer, pour *Quercus pedunculata* et *Quercus sessiliflora*, le point de compensation pratique, c'est-à-dire l'éclaircissement minimal au-dessous duquel les matières oxydées par la respiration étaient plus importantes que celles produites par la photosynthèse, ce qui entraînait la disparition rapide des semis naturels. Dans cette région, les glandées abondantes ne sont pas très fréquentes (tous les 6 ou 8 ans, par exemple, mais avec de grandes irrégularités) et il importait d'en tirer parti, au mieux, afin de développer les ensemencements naturels en chênes, dans des forêts traitées souvent en conversion de futaie. Or, on observait assez souvent que des régénérations naturelles, d'apparence bien florissantes, disparaissaient rapidement, même si on les mettait en lumière pendant l'hiver qui suivait leur installation ; on pouvait se demander donc si la nature du sol n'intervenait pas aussi dans ce cas, et il fallait opérer avec certaines précautions. Par ailleurs, comme le peuplement supérieur était très irrégulier, et que l'on devait rechercher divers types de couverts naturels, on pouvait craindre que la concurrence racinaire des grands arbres en place ne vienne perturber sérieusement, dans certains cas, l'alimentation en eau des jeunes sujets. Il était donc indispensable de recourir à des caissettes de végétation, remplies d'un sol uniforme et soustraites, très efficacement, à la concurrence des racines voisines, pendant les premières années tout au moins.

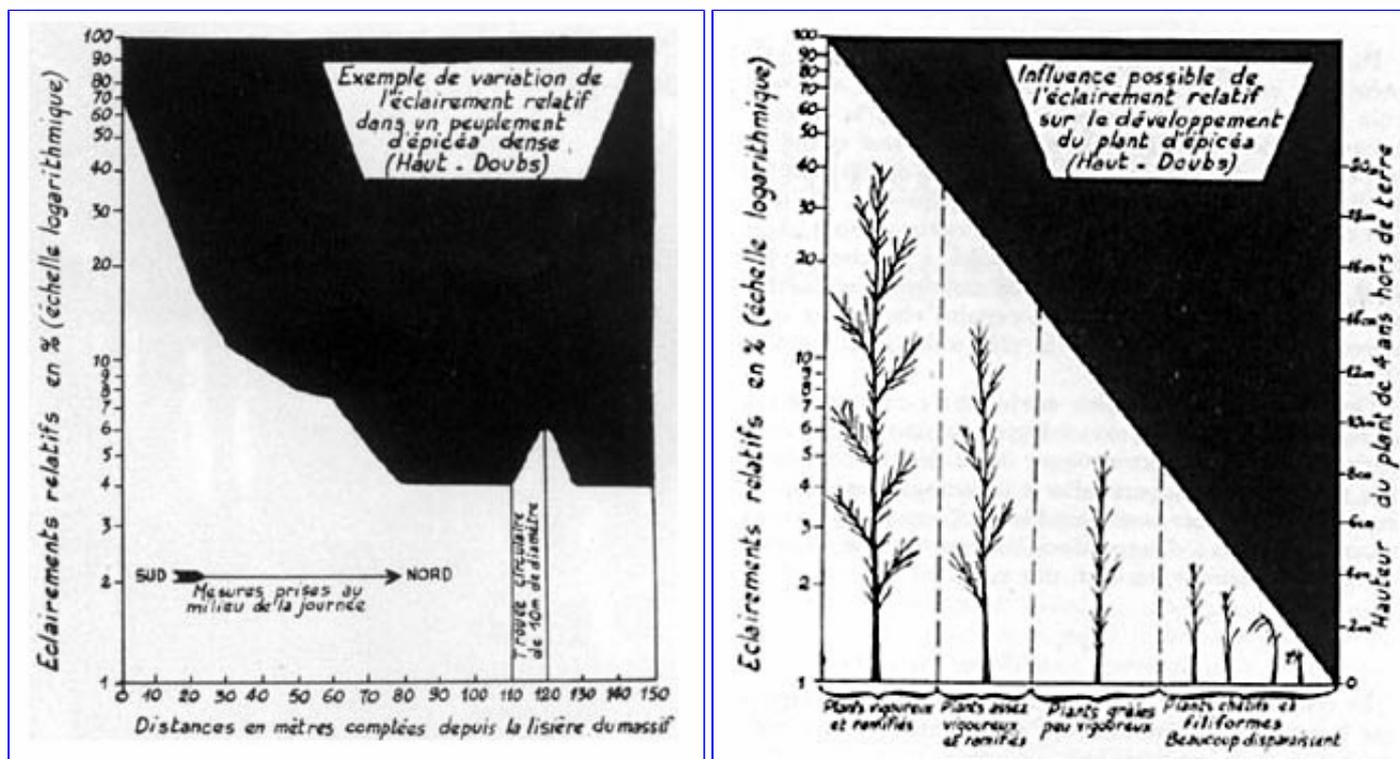


FIG. 8. - Variations de l'ELr, quand on pénètre dans une futaie résineuse dense du Haut Doubs (521 liges et 729 m³ par hectare), et relations observées entre ces variations et le développement des régénérations naturelles de *Picea excelsa*, à l'âge de 4 ans.



Lamto. Côte-d'Ivoire. Photo hémisphérique de forêt riveraine du Bandama. Photo Bony.

On a donc installé 6 de ces caissettes dans 6 emplacements choisis, des taillis sous futaie très denses à la très grande trouée, largement dégagée, et assimilée au plein découvert. Pour la mesure de l'éclairement, on a installé, près de chaque caissette, un pyranomètre totalisateur de Bellani, enregistrant l'ensemble des radiations provenant du soleil et ciel : ces appareils étaient relevés chaque jour, dans les stations bien dégagées, et chaque semaine, dans les stations les plus sombres ; les observations ont été poursuivies pendant 2 années complètes, en continu pendant le printemps et l'automne, par périodes seulement, en été et en hiver (quand le couvert reste stable).

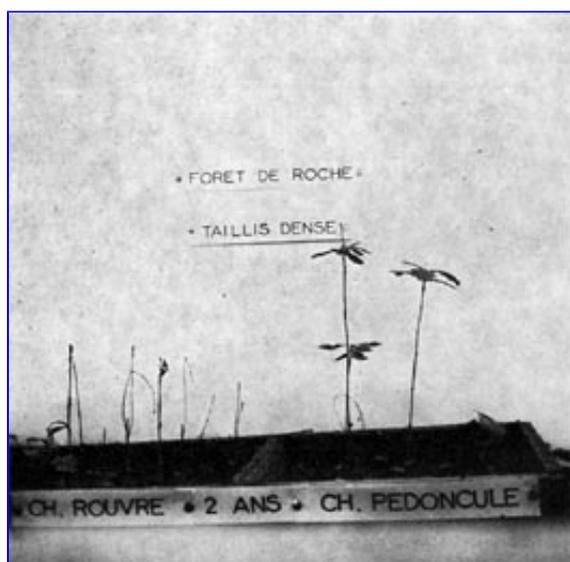
Les résultats furent exprimés par le rapport entre l'éclairement énergétique de la station, et celui reçu dans la grande trouée, très largement dégagée : c'est l'éclairement énergétique relatif ou EEr (désigné plus simplement par Rr). Les résultats obtenus ont été les suivants, pendant la période de végétation active: 3,5 %, 4,3 %, 13,5 %, 57 %, 66 %, et, naturellement 100 %. En même temps, des mesures instantanées répétées d'éclairement étaient faites au voisinage des 2 stations les plus ombragées, et l'on relevait, sur quelques mètres de distance, de légères variations (de 2 % à 5 % de Rr, approximativement). Une caissette, en outre, était abritée par une claie très faiblement ajourée, et recevait au sol environ 1 % de Rr.



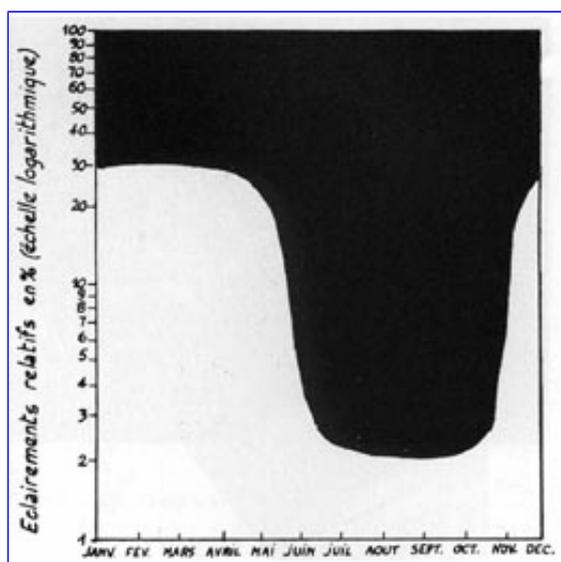
Etat des semis au bout de 2 ans sous un EEr de 4,3 % en été.



Etat des semis au bout de 2 ans sous un EEr de 100 % en été.



Etat des semis au bout de 2 ans sous un EEr de 3,5 % en été.



Variation de l'EEr, au cours d'une année complète, sous un taillis sous futaie très dense.

FIG. 9. -Expériences pour la détermination du point, de compensation pratique de deux espèces de chêne, dans un taillis sous futaie dense de la moyenne vallée de la Saône.

Des glands de *Quercus pedunculata* et de *Quercus sessiliflora* furent mis dans chaque caissette, à l'automne, et recouverts de quelques feuilles mortes, pour se rapprocher au maximum des conditions existant dans le milieu naturel.

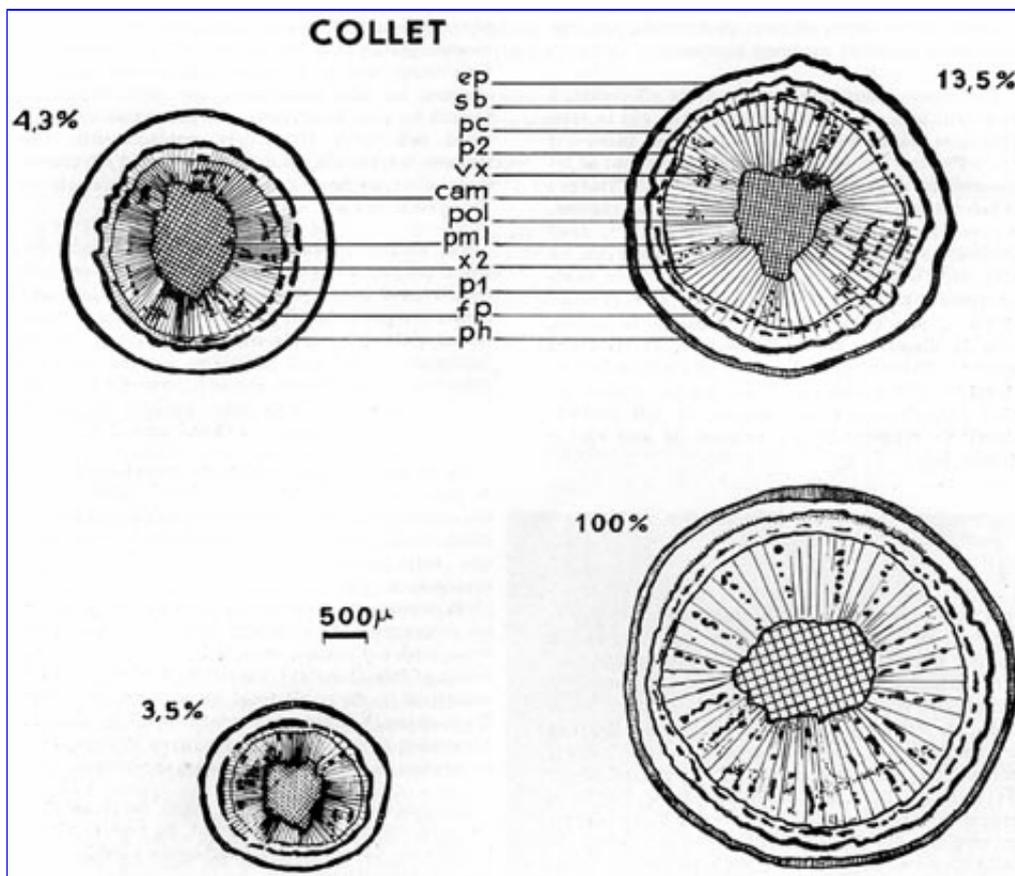


FIG. 10. - Coupes effectuées au niveau du collet, sur des sujets de *Quercus pedunculata*, prélevés après le 2^e été, après développement sous des EEr de 3,5 %, 4,3 %, 13,5 % et 100 %.

ep : épiderme ; sb. : suber ; pc : parenchyme cortical ; p₂ : phloème secondaire ; vx : vaisseaux ligneux ; cam : cambium ; pol : pôle ligneux ; pml : parenchyme médullaire lignifié ; x₂ : xylème secondaire ; p₁ : phloème primaire ; fp : fibres péricycliques ; ph : phloème (A. TRONCHET et J. GOGUELY).

Dès le mois d'Avril suivant, on a constaté, dans toutes les caissettes, une germination très régulière (taux de 80 %) et les jeunes sujets se sont maintenus partout en bon état, tout au moins en apparence. Même sous 1 % de Rr, les petits chênes semblaient en parfaite santé, mais un essai simultané de germination, dans une obscurité complète, donnait des tiges très minces et très longues, décolorées, avec les feuilles réduites à l'état de petites écailles. Tous ces résultats, bien entendu, s'expliquaient très bien par les réserves abondantes existant dans les glands, qui rendaient la germination indépendante de la photosynthèse. Des examens plus poussés montraient cependant des différences nettes de structure entre les sujets développés dans les diverses stations. Lors du printemps suivant, tous les sujets ont développé leurs feuillages, et effectué leur accroissement en longueur, mais, ceux situés sous un Rr de 3,5 %, et au-dessous, perdaient progressivement leurs feuilles, dépérissaient visiblement, et, à l'automne, étaient presque tous morts. Les hampes, représentant les anciennes tigelles, restaient cependant bien visibles et persistaient pendant plusieurs années. À peine au-dessus de 4 %, la survie, assez pénible, semblait cependant assurée, et les sujets se sont maintenus, pas très florissants, pendant quelques années.

Des observations analogues ont été effectuées, à nouveau, lors de glandées abondantes qui se sont produites, par la suite, dans des forêts du Nord-Est de la France, sur sol travaillé ou sur sol nu, et les conclusions ci-dessus se sont trouvées confirmées : le point de compensation pratique, dans ces régions, est voisin de l'éclairement relatif de 4 % (soit environ 16 calories par cm² et par jour moyen, en été). Des observations microscopiques très nombreuses ont été effectuées, sur les sujets des diverses stations, par l'Institut Botanique de Besançon, sous la direction de A. TRONCHET, et elles ont apporté diverses précisions sur les anomalies de structure que présentaient les jeunes chênes les plus sous-alimentés en lumière, et qui permettaient de comprendre les raisons de leur rapide disparition.

Recherches faites en utilisant des cages aux parois diversement ajourées.

Il n'est pas toujours facile de se procurer, d'installer, et de relever régulièrement des appareils enregistreurs, ou totalisateurs de lumière, ou de radiations solaires ; on peut, évidemment utiliser des méthodes plus rapides, comme les photographies hémisphériques, on l'a déjà indiqué. Mais, depuis de nombreuses années, certains chercheurs se servent de dispositifs (films de plastique, claies, cages, etc...) qui simulent plus ou moins exactement les couverts naturels. E. BJÖRKMANN (1945) a rapporté les résultats d'expériences de longue durée, entreprises, dès l'année 1932, dans le nord de la Suède (au voisinage du 64° parallèle) sur de jeunes sujets de *Pinus sylvestris*, provenant de régénérations naturelles surtout, et placés pendant de nombreuses années (9 ans, et 5 ans) dans de grandes cages de bois (réduisant l'éclairement à 50 % et à 25 %), ou sous des claies (réduisant l'éclairement à 50%). Les résultats, difficiles à interpréter en raison des rigueurs du climat dans ces régions assez voisines du cercle polaire, montrèrent, surtout, qu'il fallait éviter tout changement trop rapide dans les conditions d'éclairement naturel des sujets.

Plus récentes sont les expériences de K. T. LOGAN, au Canada, dans la station de recherches forestières de Petawawa, au voisinage du Lac Ontario, commencées en 1957, avec 22 espèces, résineuses et feuillues, dans une vaste pépinière ; l'ombragement était obtenu grâce à de grands abris en lattes et fibres de verre laissant passer respectivement : 13 %, 25 % et 45 % de la lumière du plein découvert. Le sol, uniforme, était une argile sablonneuse, et les sujets étaient arrosés pendant les périodes de sécheresse estivale, surtout en plein découvert. Des mesures d'humidité du sol, effectuées par moments, montraient que le sol était plus humide dans les stations les plus ombragées que

dans celles qui étaient les plus découvertes. Le pH variait extrêmement peu entre les divers emplacements. Des mesures intermédiaires des sujets étaient effectuées, mais, c'est au bout de 9 ans que les résultats les plus précis ont été obtenus.

Par exemple, pour 4 résineux : *Picea mariana*, *Picea glauca*, *Abies balsamea* et *Thuja occidentalis*, on a trouvé que la hauteur totale des sujets augmentait régulièrement jusqu'à 45 % d'éclaircissement relatif, puis alors que la croissance augmentait plus faiblement, pour les 2 premières espèces, dans des éclaircissements supérieurs, elle diminuait un peu pour les 2 dernières. Mêmes constatations en ce qui concernait le diamètre de la racine au collet.

En ce qui concerne le poids sec de la seule tige, et le poids de l'ensemble de la partie aérienne, on constatait une augmentation régulière avec l'éclaircissement relatif, jusqu'à une valeur de 45 %, puis, alors que cette augmentation se poursuivait moins rapidement pour les 3 premières espèces, jusqu'au plein découvert, il diminuait pour la 4^e ; peut-être les arrosages d'été n'étaient-ils pas suffisants pour cette espèce d'ombre, caractérisée du reste par un feuillage très abondant (en poids, à 9 ans, il représentait 88 % du poids total de la partie aérienne). En tout cas, l'éclaircissement relatif de 45 % semblait constituer un point d'inflexion dans l'allure de la croissance de toutes les espèces en expérience.

En conclusion de ces trois types de recherches, on peut conclure que, du point de vue sylvicole, 2 éléments du microclimat lumineux semblent très importants à déterminer

a) *le point de compensation pratique*, en milieu naturel, qui correspond à l'éclaircissement relatif minimal au-dessous duquel les jeunes arbres ne peuvent survivre, leurs pertes par la respiration devenant supérieures à leurs gains, par la photosynthèse ;

b) *le point de saturation pratique, en milieu naturel*, qui correspond à l'éclaircissement relatif maximal, au-dessus duquel on ne constate plus de gain appréciable de croissance, la photosynthèse étant alors freinée par suite de la déficience de certains autres facteurs du milieu ; il s'agira alors souvent de l'eau disponible dans le sol.

Ces deux éléments, exprimés de préférence en valeurs relatives, peuvent être déterminés : le premier, grâce à des luxmètres, pyranomètres, etc., à des cages, ou par la méthode des photographies hémisphériques ; le second, par les procédés qui viennent d'être indiqués, ou bien par une méthode théorique adaptée par R. CATINOT aux régions équatoriales et qui sera souvent suffisante.

RÔLE DE LA PHOTOSYNTÈSE DANS L'ACCROISSEMENT DES PEUPELEMENTS FORESTIERS CONSTITUÉS.

Espèce	Par mètre carré de peuplement ou de projection de cime		
	Poids sec (gr)	Surface simple des feuilles ou des aiguilles (m ²)	Nombre des feuilles ou des aiguilles
<i>Fagus sylvatica</i>	212 à 302	5,22 à 7,48	3.114 à 7.924
<i>Quercus (pedunculata ?)</i>	390 à 402	6,11 à 6,29	2.108 à 2.170
Peuplement ± éclairci	(179 à 195)	(2,58 à 3,14)	(625 à 656)
<i>Betula (peruvosa ?)</i>	304 à 348	4,35 à 4,99	7.960 à 9.125
<i>Picea excelsa</i>	813 à 1.470	8,48 à 15,34	270.000 à 504.000
		2	
<i>Pinus strobus</i>	?	11,7 à 15,9	?
		2	
<i>Pinus (sylvestris ?)</i>	?	6,6 à 7,3	?
		2	
<i>Pseudotsuga Douglasii</i>	?	18,4 à 27,1	?
		2	

La photosynthèse étant le support indispensable de la croissance des peuplements constitués, il doit exister certaines relations entre leur surface foliaire, et leur accroissement courant, ou moyen annuel. Mais, pour les raisons exposées plus haut, ces relations ne sont évidentes que statistiquement, si l'on considère un certain nombre de types de peuplements, et ce, pendant un certain nombre d'années. La mesure de la surface foliaire est donc importante : c'est un problème qui, en lui-même, ne présente pas de difficultés techniques spéciales, à condition, évidemment, de s'armer de beaucoup de courage et de patience !!! Du reste, à côté de cette surface proprement dite, d'autres paramètres doivent intervenir : si l'on admet que la lumière qui agit sur la photosynthèse a une direction principale verticale (ce qui n'est vrai qu'approximativement), il faut considérer l'inclinaison moyenne de l'axe de la feuille (ou de l'aiguille) par rapport au plan horizontal, et également, le degré d'ouverture ou de fermeture du limbe, uniquement cette fois pour les arbres feuillus, de part et d'autre de cet axe.

En ce qui concerne la mesure de la surface foliaire des arbres isolés, ou des peuplements, après divers résultats plus ou moins fragmentaires, il semble que ce soit C. MOLLER qui, en 1945, ait publié le travail le plus important, sur des dénombrements opérés dans les forêts danoises, mais surtout du reste, sur *Fagus sylvatica* et *Picea excelsa* : les chiffres varient, naturellement, avec chaque espèce, chaque qualité de station, chaque âge et chaque densité de peuplement, et le tableau ci-dessus montre à quels " ordres de grandeurs " on peut s'arrêter.

L'angle d'inclinaison des feuilles sur l'horizontale, et le coefficient d'ouverture du limbe ont été étudiés spécialement par GRULOIS (1966), dans la chênaie-hêtraie à charme de Virelles Blaimont, en Belgique. Voici quelques valeurs obtenues à la suite de ces observations, dirigées par A. GALOUX.

Pour *Quercus pedunculata*, l'angle d'inclinaison des feuilles, sur l'horizontale varie de 29° 7, au sommet de la cime, à 18° 1 dans la partie basse de celle-ci. Le degré d'ouverture varie de 7,35 % au sommet de la cime (feuille un peu repliée), à 2,32 % à la base de celle-ci (feuille nettement plus étalée).

Pour *Fagus sylvatica*, l'angle d'inclinaison des feuilles, sur l'horizontale, varie de 33° 2, au sommet de la cime, à 7° dans la partie inférieure de celle-ci. Le degré d'ouverture du limbe varie de 17,14 % au sommet de la cime (feuille déjà bien repliée), à 0,37 % à la base de celle-ci (feuille pratiquement plane).



*Poussée d'un jeune Niangon mis en lumière par des travaux d'amélioration des peuplements naturels en Côte d'Ivoire.
Photo Lepître.*

Photosynthèse, surface foliaire, et accroissement en poids de la biomasse.

On admet, en général, que l'affaiblissement du rayonnement naturel, quand il pénètre dans le milieu forestier, obéit à la loi de BEER, modifiée pour être adaptée aux caractéristiques de ce milieu. Au niveau du sol, en particulier, on a :

$$E_F = E_O e^{-kF},$$

relation dans laquelle E_F représente l'éclairement énergétique au niveau du sol E_O l'éclairement énergétique à la surface supérieure du peuplement, e la base des logarithmes népériens, F la surface foliaire simple, et k le coefficient d'extinction du milieu. On a surtout attribué les variations de k à la plus ou moins grande inclinaison des feuilles sur l'horizontale, et au plus ou moins grand degré d'ouverture de leurs limbes. Or, il faut observer qu'en appliquant à une hêtraie, par exemple, les éléments déterminés ci-dessus, on arrive à une " **surface moyenne projetée** " sur le plan horizontal de plus de 5 ha par hectare de peuplement. Si ces feuilles étaient jointives, et exactement superposées, on n'enregistrerait presque plus aucun éclairement au niveau du sol (1 feuille de lumière et 1 feuille d'ombre superposées ne laissent plus passer que $2/1.000^\circ$ de la lumière incidente). Or, les mesures faites dans de telles hêtraies donnent des valeurs d'éclairement relatif de l'ordre de 3,4 ou 5 % par exemple ; en levant les yeux, on perçoit parfaitement que le couvert est percé de nombreux orifices par lesquels pénètrent les rayons lumineux et la méthode des photographies hémisphériques est basée, précisément, sur cette discontinuité du couvert. Un élément important, sur lequel on n'insiste que très peu, est la façon dont les feuillages, quelle que soit leur surface totale, sont groupés : partant de cette constatation simple, on peut donc imaginer des peuplements théoriques dans lesquels les feuilles sont placées sur des plans horizontaux successifs, mais **de façon discontinue**, permettant à chacun d'entre eux, et jusqu'au niveau du sol, de recevoir une partie de l'éclairement qui atteignait le plan immédiatement supérieur.

Dans l'exemple qui va être donné, une hêtraie, on retiendra les éléments suivants : les feuillages sont répartis sur 6 plans horizontaux, et ils occupent, sur chaque plan, la moitié de la surface totale disponible.

L'éclairement moyen qui règne, dans l'Europe de l'ouest, à la surface supérieure des forêts, peut être estimé à 30.000 lux environ ; le 1^{er} plan reçoit donc un éclairement moyen de 30.000 lux, sur la moitié de sa surface, le second de 15.000 lux, le 3^e de 7.500 lux, etc...

L'activité photosynthétique de chaque plan est déterminée en considérant, conformément à ce que l'on trouve dans les études élémentaires de la photosynthèse, que sous 30.000 lux, un dm^2 de feuillage assimile, par heure, environ 12 mg de dioxyde de carbone, sous 15.000 lux 9 mg environ, etc..., en se raccordant progressivement aux valeurs trouvées pour les feuillages d'ombre. Tout le système fonctionne pendant un nombre d'heures estimé, arbitrairement, à 2.100 par an (5 mois de végétation active). Le chiffre total trouvé correspond à l'**assimilation dite " nette "** (c'est-à-dire, déduction faite de la respiration diurne des feuillages, qui semble, de beaucoup, la plus importante). On arrive ainsi, par hectare, à une assimilation nette de dioxyde de carbone de l'ordre de 35 t par an (soit l'équivalent approximatif de 21 t de polyholosides : cellulose, lignines, amidon, etc...) ; mais la biomasse ne s'accroît pas d'un tonnage aussi important, car, dans les évaluations ci-dessus, on n'a pas tenu compte encore des pertes supplémentaires dues à la respiration nocturne des feuillages, ainsi qu'à celle, permanente, du surplus du corps des arbres du peuplement : les troncs avec leurs branches, et les racines. Des divergences assez grandes existent entre les estimations de ces respirations supplémentaires : SCHULZE & KOCK (1971) pensent qu'elle peut représenter 50 % de l'assimilation nette, mais TRANQUILLINI (1959), dans un travail très poussé effectué sur de jeunes résineux, enfermés entièrement dans des enceintes transparentes, où les variations de la teneur de l'air en dioxyde de carbone étaient minutieusement enregistrées, arrivait à des chiffres nettement inférieurs (39 % de l'assimilation brute, soit à peu près 25 % de l'assimilation nette, respiration diurne des feuillages déduite) ; en retenant cette valeur, on arriverait à un accroissement net de la biomasse, en supposant les conditions d'éclairement et d'alimentation en eau convenablement remplies, de 15 à 16 t de matières sèches, par hectare et par an. On n'est pas très loin des estimations de MÖLLER, obtenues par des voles plus directes : 11 à 16 t, pour les hêtraies, ni de celles de DUVIGNEAUD & AMBROES, pour des chênaies, cette fois, de 12 à 15 t.

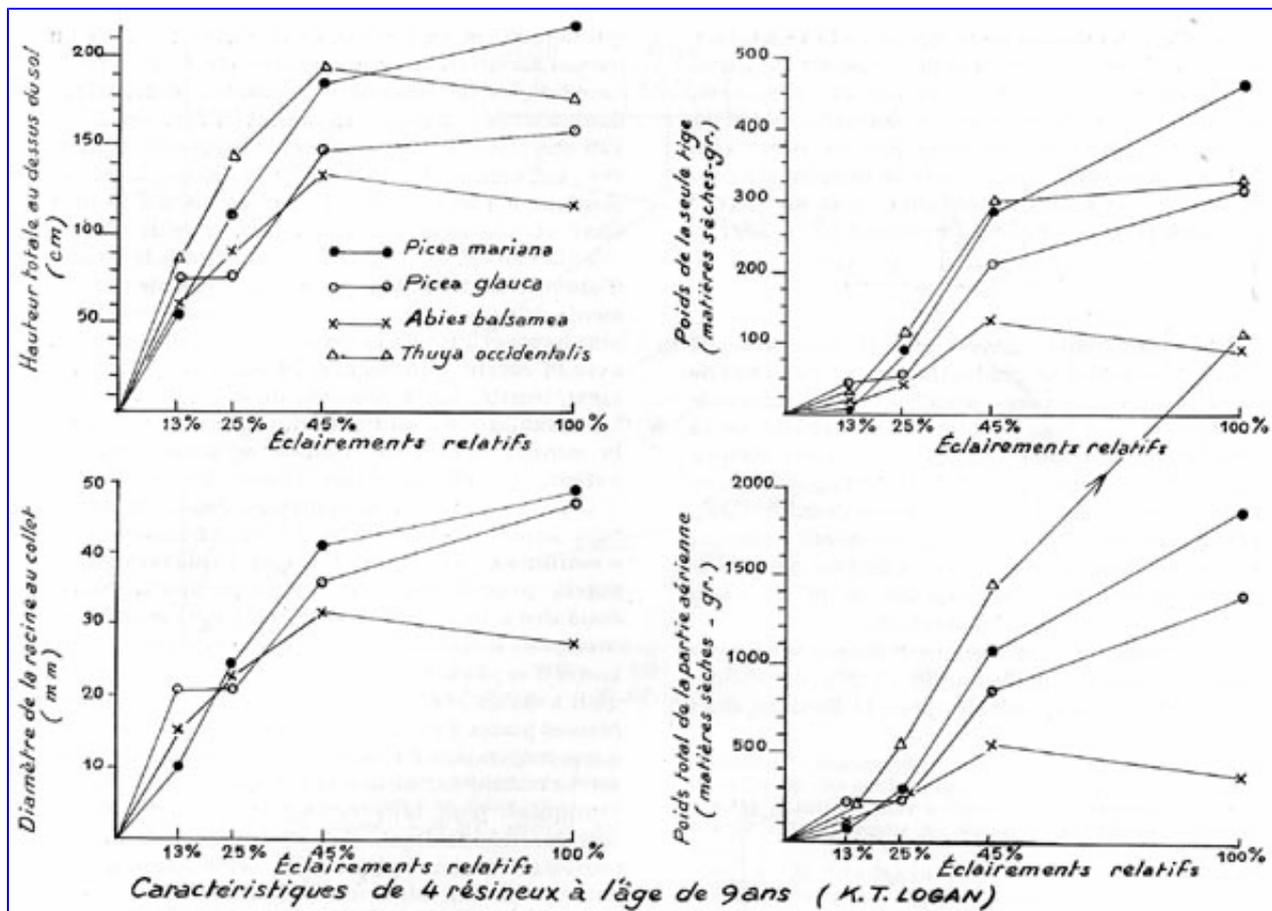


FIG. 11.

Dans cet exemple, très théorique, la surface foliaire projetée n'était que de 3 ha, mais le calcul montre qu'avec 12 étages de feuilles, représentant, avec le même espacement, 6 ha de surface projetée, la production potentielle de la biomasse ne serait majorée que de 5 % environ ; on peut, bien entendu, procéder de diverses autres façons, et cet exemple montre seulement que l'on peut, à partir de considérations relatives à la photosynthèse unitaire des feuillages, à leur répartition dans l'espace, et à leur surface totale, et au temps pendant lequel ils fonctionnent effectivement chaque année, arriver à des conclusions qui ne sont pas trop déraisonnables.

Photosynthèse, absorption de l'énergie lumineuse par les cimes, et accroissement en bois fort des peuplements forestiers.

On peut reprendre ce problème d'une façon plus détaillée, en faisant intervenir la densité des peuplements qui entraîne, incontestablement, une variation dans l'importance de la masse foliaire, laquelle, on l'a vu, conditionne l'allure de la photosynthèse. On peut d'abord établir que la quantité de radiations absorbées par les cimes est d'autant plus élevée que le peuplement est plus dense, ce qui est évident, mais aussi qu'elle se fait selon certaines lois qui relient ces deux éléments entre eux d'une façon plus précise. À la base des études de l'absorption de l'énergie lumineuse par les cimes de peuplements de densité différente est la mesure, expérimentale, du pourcentage de cette énergie reçu au niveau du sol du sous-bois : toutes les relations obtenues entre ces deux éléments sont matérialisées, graphiquement, par des branches d'hyperboles. La partie située au-dessous de la courbe représente l'énergie transmise, et la partie située au-dessus, l'énergie retenue par l'ensemble des cimes ; on a trouvé que, pour les peuplements feuillus, environ 1/3 de l'énergie absorbée est retenue par les seuls feuillages, les 2/3 restants sont retenus par les branches et le tronc, qu'ils contribuent surtout à réchauffer, au moment de la reprise de la végétation annuelle. Pour les peuplements résineux du Jura, où diverses séries de mesures ont été effectuées, on a pu proposer la relation suivante, entre la proportion d'énergie absorbée par les cimes (Q), l'albédo de la surface supérieure du peuplement (A), le nombre de tiges par hectare (N), et un facteur constant pour ces espèces forestières (K = 20) :

$$Q = I - \left(A + \frac{K}{K + N} \right)$$

D'un autre côté, divers auteurs forestiers ont établi des " tables de production " pour certaines de leurs espèces forestières principales. Ces tables de production sont des " tables de probabilité de la production ligneuse " qui donnent, pour chaque espèce, pour chaque qualité de station, pour chaque âge du peuplement et pour chaque densité d'implantation des arbres, l'accroissement courant annuel, ou moyen annuel, sur lequel on peut vraisemblablement compter, exprimé en m³ de " bois fort ", de 7 cm et plus de diamètre.

En Allemagne, E. ASSMANN (1965) a établi, par exemple, pour *Picea excelsa*, des " tables de production " très précises, valables pour la Bavière, mais qui sont citées, ou copiées, dans toute une partie du monde forestier. Cet auteur envisage de très nombreux types de stations (33 qualités différentes), dans chacune d'elles des classes d'âge, de 20 à 120 ans (tous les 5 ans), et divers degrés de densité des peuplements (de 0,4 à 1,2 ; la densité 1 correspondant à l'accroissement courant annuel le plus élevé et supérieur d'environ 3 % à celui obtenu avec la densité de 1,2). Or, en comparant la courbe d'absorption des radiations par les cimes de peuplements de densité croissante, ainsi qu'on l'a expliqué plus haut, et jusqu'à la densité maximale observée, avec la courbe représentant la relation : accroissement/densité, selon ASSMANN, on constate une certaine similitude d'allure. Ceci, sauf au voisinage de la densité considérée comme optimale par cet auteur, qui est lui-même étonné de cette sorte d'anomalie puisqu'il se demande, dans l'un de ses plus importants ouvrages, " Waldertragskunde " : " comment est-il possible que l'enlèvement de sujets productifs, dans un peuplement, puisse conduire à

une augmentation de son accroissement ? ". Il élabore donc diverses hypothèses pour tenter d'expliquer, physiologiquement, cette relation qu'il a établie, expérimentalement, sur de très nombreuses places d'expérience ; il pense, naturellement, à une majoration de l'activité photosynthétique des arbres restant sur pied, à la suite des coupes légères pratiquées, pour faire revenir les peuplements de leur densité maximale (1,2 environ) à leur densité considérée comme optimale (1). Selon ASSMANN, On pourrait obtenir ainsi une petite augmentation de la teneur en dioxyde de carbone de l'air des sous-bois, une amélioration des conditions de transpiration, maintenant plus longtemps les stomates des aiguilles ouverts, etc... On peut penser aussi que, dans ces peuplements " travaillés ", les aiguilles d'ombre sont, périodiquement (au moment des éclaircies) légèrement suréclairées, et, comme elles ont une activité photosynthétique un peu supérieure à celle des aiguilles de lumière, il pourrait en résulter un accroissement, assez minime, de l'ensemble de la nutrition des arbres demeurant sur pied.

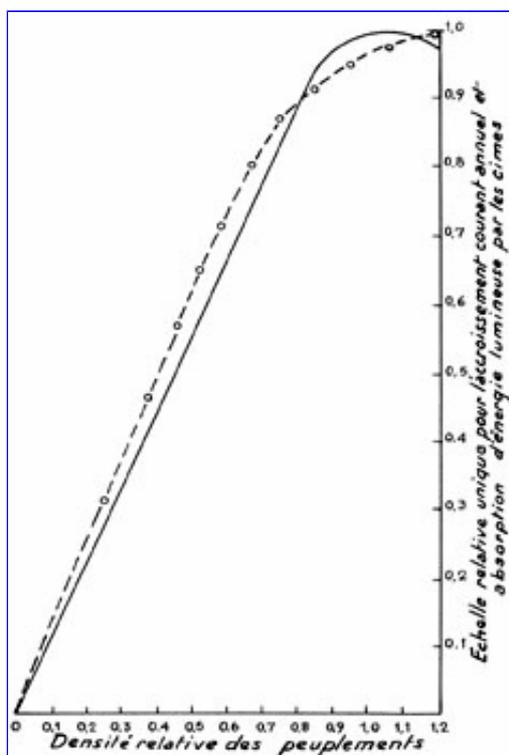


FIG. 12. - La courbe représentant les relations entre la densité d'un peuplement et son accroissement courant annuel, et la courbe représentant les relations entre la même densité et l'énergie lumineuse absorbée par les cimes, ont une certaine similitude d'allure :

— Peuplement régulier de *Picea excelsa*, âgé de 50 ans, dans une station de Bavière de très bonne qualité (classe 0,36-ME selon E. ASSMANN). La densité optimale (1,0), inférieure à la densité maximale (1,2) est celle qui permet l'accroissement courant annuel le plus élevé (1,0).

o - - - o Peuplement régulier de *Picea excelsa*, âgé de 50 ans, dans une station du Jura d'excellente qualité. La densité maximale (1,2) correspond à l'absorption maximale d'énergie lumineuse (1,0).

N. B. - Remarquer la divergence des courbes, au voisinage de la densité optimale d'E. ASSMANN.

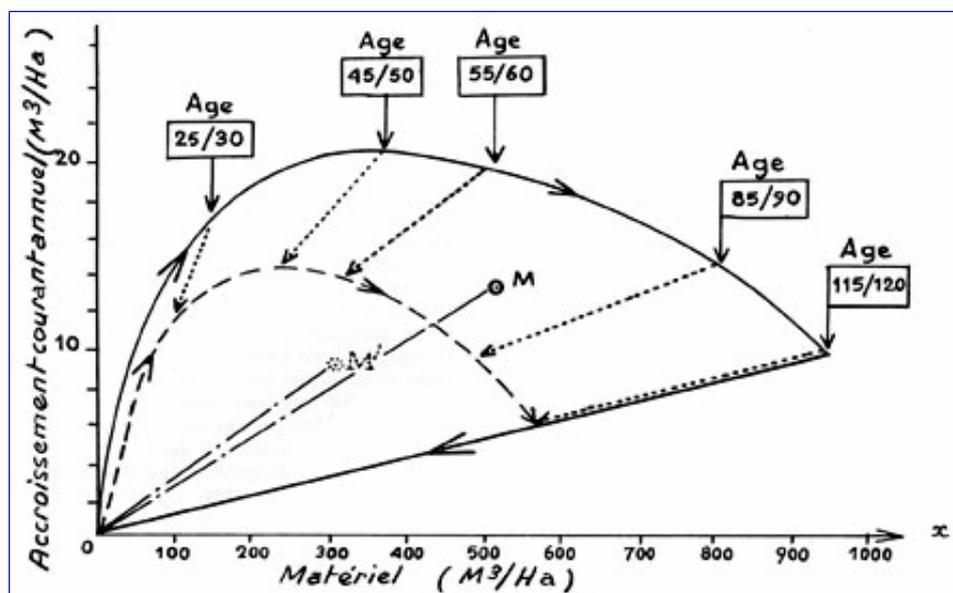


FIG. 13. - Relations entre le matériel sur pied et l'accroissement courant annuel d'un peuplement régulier de *Picea excelsa*, de son origine à son exploitation totale, dans une station de très bonne qualité (classe : 0,36-ME, selon E. ASSMANN) :

___ Densité optimale.

- - - Densité relative égale à 60 % de la densité optimale.

En constituant deux forêts théoriques aménagées (par exemple : 12 classes d'âges : 1 à 10 ans, 11 à 20 ans, etc.... réparties sur des surfaces égales), on obtient :

en M, la relation entre le matériel et l'accroissement courant annuel pour l'ensemble des classes d'âge, à la densité optimale,

en M', la relation entre le matériel et l'accroissement courant annuel pour l'ensemble des classes d'âge, à une densité égale à 60 % de la densité optimale.

Les tangentes des angles MOx et M'Ox matérialisent, respectivement, les taux d'accroissement de ces deux types de forêts.

Les tables de production, en général, peuvent donner bien d'autres renseignements, sur lesquels on n'insistera que très peu :

1) Une forêt aménagée étant constituée par une série de peuplements d'âges croissant, on peut constituer des forêts aménagées théoriques, et calculer l'accroissement courant annuel, ou **moyen annuel total** : par exemple, avec les tables d'ASSMANN, on peut montrer que, dans une station très uniforme, une forêt aménagée d'épicéa dont le matériel moyen sur pied ne sera égal qu'à 60 % du matériel considéré comme optimal, aura un accroissement courant annuel égal à 70 % environ de celui obtenu avec le peuplement de densité optimale. Le facteur " densité ", sur lequel les sylviculteurs peuvent souvent agir, est donc l'un des éléments importants de la production ligneuse.

2) Si l'on considère, par contre, le volume moyen de l'arbre produit, dans les deux forêts théoriques décrites ci-dessus, on trouvera qu'il est plus élevé dans le premier cas (forêt un peu allégée), que dans le second cas (forêt à densité optimale). Le taux d'accroissement du matériel sur pied sera également un peu plus fort dans le premier cas.

3) On constate, très généralement, que l'accroissement courant de chaque peuplement régulier, quel que soit l'auteur de la table de production, passe par un maximum à un âge, en général peu avancé dans les stations de très bonne qualité (40 à 50 ans pour *Picea excelsa* ; 50 à 60 ans, pour *Quercus sessiliflora*) ; quand la qualité de la station se dégrade, l'âge augmente dans d'assez grandes proportions. On en a déduit, un peu hâtivement, que **les arbres** de ces peuplements perdent assez vite leur activité de croissance, et qu'ensuite, ils végètent plus ou moins péniblement, jusqu'à ce que les forestiers se décident à les réaliser. Cette conclusion est inexacte. En effet, si l'on calcule **l'accroissement de l'arbre moyen restant sur pied**, dans les divers types de peuplements étudiés, on constate qu'il ne cesse d'augmenter avec l'âge, ainsi que ceci avait été avancé par HÜFFEL, il y a plus d'un demi-siècle. Pour *Picea excelsa*, par exemple, les tables d'ASSMANN montrent qu'à l'âge de 20/25 ans, l'arbre sur pied s'accroît de 0,003 m³ par an, à l'âge de 60/65 ans, de 0,019 m³ par an, et à 115/ 120 ans, de 0,024 m³ par an (soit 8 fois plus qu'à 20/25 ans). Pour *Quercus sessiliflora*, les tables de PARDÉ-DECOURT donnent à 30 ans, pour un arbre sur pied, un accroissement annuel de 0,003 m³, - à 60 ans, de 0,011 m³, - à 90 ans de 0,017 m³, - à 120 ans, de 0,028 m³, - à 180 ans de 0,040 m³, et à 220 ans, près de la limite d'âge retenue par ces tables, de 0,137 m³. Or, plus l'arbre se développe, plus la surface de ses feuilles s'accroît, et plus il est isolé, plus l'éclaircissement de sa cime est intense ; il est donc très logique que son activité photosynthétique soit fortement majorée, donc que son accroissement annuel soit de plus en plus élevé, jusqu'à la limite de sa longévité naturelle, bien entendu. En tout cas, la diminution de l'accroissement courant annuel d'un peuplement, que l'on constate généralement, à partir d'un certain âge, n'est pas due, **essentiellement**, à la baisse de l'activité physiologique de chacun des arbres qui le constituent, mais, d'une façon beaucoup plus directe, **à la diminution du nombre des arbres restant sur pied**, diminution, en partie inéluctable, en partie provoquée par les habitudes culturelles des forestiers.

On arrêtera là ces commentaires qui prouvent, d'une façon surabondante, **que la production forestière est liée, très directement, à l'intensité du phénomène de la photosynthèse**, elle-même conditionnée par un certain nombre de facteurs : la surface foliaire, et le temps pendant lequel elle fonctionne, sa sensibilité aux variations des éléments microclimatiques au niveau des cimes, comme aux changements qui peuvent survenir dans les conditions édaphiques du milieu prospecté par les racines ; c'est par une recherche, minutieuse et tenace, de chacun de ces éléments essentiels, que l'on pourra, en définitive, faire progresser cette physiologie végétale appliquée qui constitue la base de la sylviculture moderne.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

ASSMANN (E.) (1961). -Waldertragskunde. B. L. V. Verlag, München, Bonn, Wien, 490 pages.

BASSHAM (J. A.) et CALVIN (M.) (1959). -Le cycle du carbone dans la photosynthèse, Dunod, 112 pages.

BUVAT (R.) (1954). - Chimiosynthèse et photosynthèse, P. U. F., 208 pages.

CATINOT (R.) (1965). - Sylviculture tropicale en forêt dense africaine. *Bois et Forêts des Tropiques*, n°100 à 104, 71 pages.

COSTES (C.) et divers (ouvrage collectif) (1975). - Photosynthèse et production végétale, Gauthier Villars, 283 pages.

GIESE (A.) et divers (ouvrage collectif) (1964). - Photophysiology, tome 1, Academic Press, London, New York, 377 pages.

GRULOY (J.) (1967). - Extinction du rayonnement global, tropismes et paramètres foliaires. *Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique*, tome 100, pp. 315-334.

JACQUIOT (C.) (1964). - La forêt, Masson et Cie, 160 pages.

LARCHER (W.) (1973). - Ökologie der Pflanzen. Ulmer, Stuttgart, 320 pages.

- LOGAN (K. T.) (1969). - Growth of tree seedlings as affected by light intensity. Canadian Forestry Service, Publication n°1256, 12 pages.
- MOYSE (A.) (1952-1953). - La photosynthèse. Année biologique, tomes 28 (pp. 217-293) et 29 (pp. 165-244).
- MÖLLER (C.) (1945). - Laubmenge, Stoffverlust, und Stoffproduction des Waldes. Kandrups Bogtrykkeri-Kobenhavn, 287 pages + tableaux annexes.
- RABINOWITCH (E. 1.) (1945-1951). - Photosynthesis and related process (tomes 1 et II). Intersciences publishers, New York.
- ROUSSEL (L.) (1972). - Photologie forestière, Masson et Cie, 144 pages.
- SESTAK (Z.), CATSKY (J.), et JARVIS (P. G.) et divers (ouvrage collectif) (1971). - Plant photosynthetic production. Manual of methods. W. Junk publishers. The Hague, 818 pages + annexes.
- TRONCHET (A.) et GRANDGIRARD (A.) (1956). - L'analyse histométrique et son application à l'écologie forestière. Ann. Sci. Univ. Besançon, 2° série, Botanique 8, pp. 3-30.
- UNESCO (1971). - Actes du colloque de Bruxelles de l'année 1969. Voir notamment : La chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont, en Haute Belgique et Flux et transferts d'énergie au niveau des écosystèmes forestiers, par P. DUVIGNEAUD, A. GALOUX, et divers.