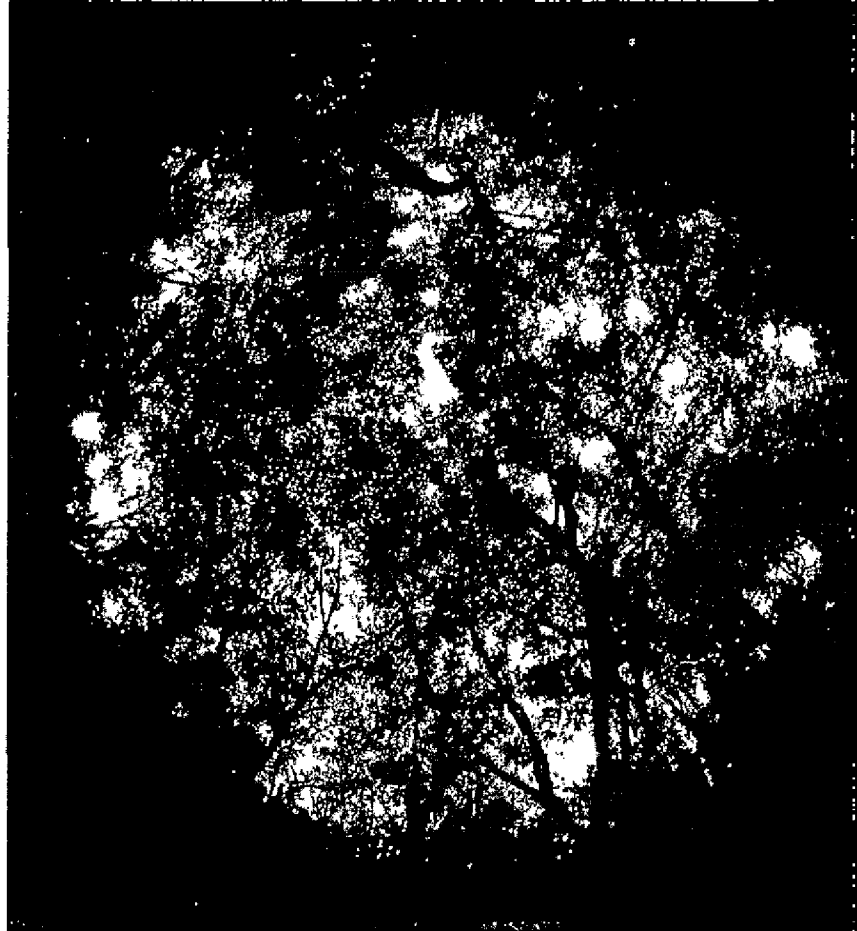


EFFETS PHYSIOLOGIQUES ET CARACTÉRISATION DU RAYONNEMENT SOLAIRE DANS LE CADRE D'UNE MÉTHODE D'AMÉNAGEMENT SYLVICOLE EN FORÊT DENSE AFRICAINE



par Ph. CHARTIER (1), M. BECKER (2),
R. BONHOMME (3) et J. P. BONY (4).

Photo Bony, Département de Physique, Université d'Abidjan.

*Photographie hémisphérique
sous forêt riveraine du Bandama*

SUMMARY

THE PHYSIOLOGICAL EFFECTS AND DISTINCTIVE FEATURES OF SOLAR RADIATION IN THE CONTEXT OF A METHOD OF SYLVICULTURAL DEVELOPMENT IN DENSE AFRICAN FOREST

Light affects at least three physiological processes in forest seedlings :

- *The production of assimilates through photosynthesis.*
- *The elongation of trunks (photomorphogenesis).*
- *The development of the radicular system.*

The light climate in forest must be measured at the site of the seedlings, and the results obtained set against measurements of growth in order to draw optimal conclusions. The authors propose using hemispherical photographs taken at the levels of the crests and the trunks to characterize the lighting at these levels.

The enrichment of the near infra-red in the undergrowth requires close attention to the sensors used to measure solar radiation in this medium.

RESUMEN

EFFECTOS FISIOLÓGICOS Y CARACTERIZACIÓN DE LA RADIACIÓN SOLAR EN EL MARCO DE UN MÉTODO DE ORDENACIÓN SILVÍCOLA EN SELVA Densa AFRICANA

La luz actúa, por lo menos, sobre tres procesos fisiológicos en relación con las jóvenes plantas forestales :

- *La producción de los asimilados, por efecto de fotosíntesis.*
- *La elongación de los troncos (fotomorfogénesis).*
- *El desarrollo del sistema radicular.*

El microclima luminoso bajo una cobertura forestal (The light climate in forest) debe ser medido en el emplazamiento de las jóvenes plantas y los resultados obtenidos comparados a su vez con las medidas de crecimiento para definir un despeje óptimo. Los autores proponen la utilización de fotografías hemisféricas (hemispherical photographs) tomadas en los niveles de la copa y de los troncos para caracterizar así la iluminación a estos niveles.

Finalmente, el enriquecimiento de la luz en sotobosque en el infrarrojo cercano (near infra red) requiere se ponga una gran atención en cuanto a los captadores (sensors) utilizados para la medición de la radiación de origen solar en este medio.

(1) I. N. R. A. Bioclimatologie, Versailles.

(2) I. N. R. A. Centre National de la Recherche Forestière, Nancy.

(3) I. N. R. A. Bioclimatologie, Petit-Bourg (Guadeloupe).

(4) Département de Physique, Université d'Abidjan (Côte-d'Ivoire).



PHOTO 1. — Niangons âgés de 3 ans et demi, méthode du recrû. Station sylvicole de l'Ikoy-Bandja, Gabon.

L'action de la lumière se manifeste au niveau du houppier (photosynthèse), de la tige (photomorphogénèse) et de l'enracinement (utilisation des assimilats).

Photo Leroy-Deval, C. T. F. T.

phytochrome ouvrent de nouvelles perspectives. Toutefois, en matière de photomorphogénèse, il est encore difficile d'avoir une vision globale des phénomènes, car on touche ici à des mécanismes biologiques fondamentaux comme celui de la différenciation cellulaire par exemple qui sont loin d'être élucidés.

Par ailleurs, il ressort nettement des travaux des forestiers chargés de la gestion de la forêt dense africaine (AUBRÉVILLE, 1937 ; AUBRÉVILLE, 1947 ; CATINOT, 1965, par exemple) que l'insuffisance de la lumière est le plus important des facteurs microclimatiques à considérer en forêt dense, pour la régénération. D'une manière plus précise, la lumière agit à deux niveaux sur le jeune plant (ROUSSEL, 1972) :

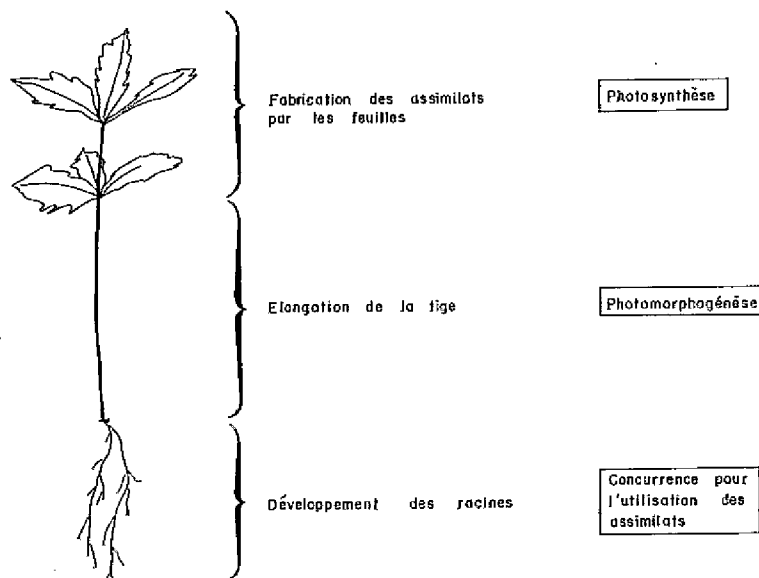
- l'éclairement du houppier,
- l'éclairement latéral du tronc.

Il existe donc, en tenant compte du travail nécessaire à l'aménagement, un optimum à définir sur le plan de l'ouverture du couvert forestier autour des jeunes plants.

Afin de préciser cet objectif, on traitera tout d'abord des aspects physiologiques de l'action de la lumière sur les arbres, puis du microclimat lumineux dans le couvert forestier, enfin on proposera une méthodologie adaptée aux exigences du terrain.

Les notions de physiologie végétale relatives à l'action de la lumière sur les plantes se sont précisées ces dernières années. L'action des facteurs du milieu sur l'assimilation nette du gaz carbonique grâce à la photosynthèse est maintenant mieux connue tant aux niveaux biochimique et cellulaire qu'à ceux de la feuille et du couvert végétal.

Le phototropisme n'est plus le seul phénomène de photomorphogénèse connu pour agir sur la forme des tiges ; les découvertes récentes relatives au



EFFETS PHYSIOLOGIQUES DE LA LUMIÈRE SUR LES JEUNES PLANTS

La lumière agit au moins sur trois processus (fig. 1). Elle est le facteur déterminant de la fabrication des assimilats par le houppier grâce au processus de photosynthèse. Elle intervient d'une manière extrêmement nette dans l'élongation de la tige (photomorphogénèse). Elle joue un rôle indirect sur le développement du système racinaire. En effet, cet organe souffre en premier de toute réduction de la quantité totale d'assimilats fabriqués par la photosynthèse.

FIG. 1. — Principales actions de la lumière sur la croissance des jeunes plants.

PHOTO 2. — Layon de niangons âgés de 10 ans. Gabon.

Le développement d'une abondante végétation en bordure du layon ombre la tige alors que le houppier est en pleine lumière. Notons qu'aux latitudes considérées, un layon orienté Est-Ouest a un bilan quotidien du rayonnement solaire beaucoup plus élevé qu'un layon orienté Nord-Sud (PERRIN DE BRICHAMBAUT, 1973).

Photo Leroy-Deval, C. T. F. T.



FABRICATION DES ASSIMILATS

L'assimilation nette du CO_2 par une feuille est un bilan entre la fixation du CO_2 grâce à la photosynthèse et le dégagement du CO_2 par la respiration ou plus précisément par la photorespiration.

On appelle photorespiration le processus de respiration qui se manifeste dès que la plante est soumise à la lumière. Elle est plus intense que la respiration mesurée à l'obscurité. Elle est caractéristique des plantes à cycle de Calvin par opposition aux graminées d'origine tropicale qui ont un cycle particulier dit en C_4 (maïs, sorgho, canne à sucre, etc...) et qui ne présentent pas de photorespiration apparente. A ce jour, il semble que tous les arbres tropicaux aient une photorespiration décelable

par un point de compensation pour le CO_2 , sous fort éclairage, différent de zéro vpm (HOFSTRA *et al.*, 1972). Ce sont donc des plantes à cycle de Calvin.

L'assimilation nette du CO_2 croît avec l'éclairage (fig. 2). Les éclairages caractéristiques de ce type de courbe sont :

- le point de compensation pour la lumière (ne pas confondre avec le point de compensation pour le CO_2) ;
- l'éclairage saturant.

Les autres éléments importants sont :

— le rendement lumineux maximal de la photosynthèse α qui dépend du rendement quantique des réactions photochimiques, de la photorespiration, des propriétés optiques des feuilles et de la composition spectrale de la source lumineuse ;

— l'assimilation maximale P_{max} qui dépend notamment des processus de diffusion du CO_2 de l'air aux chloroplastes (ouverture des stomates par exemple) et de la photorespiration.

La réponse d'une feuille dépend énormément des conditions d'éclairage pendant la croissance. C'est ainsi qu'il y a beaucoup plus de différence entre les feuilles de lumière et les feuilles d'ombre d'une même espèce qu'entre les espèces (fig. 3).

FIG. 3. — L'assimilation du CO_2 en fonction de l'éclairage dépend de l'éclairage reçu pendant la croissance :

Cas des feuilles d'ombre et de lumière :

- température 20-22°
- concentration en CO_2 310 à 340 vpm ,
- humidité relative 50 à 80 %.

(Courbes construites par ROUSSEL 1972), d'après LARCHER 1961, 1969 et RETTER, 1965.

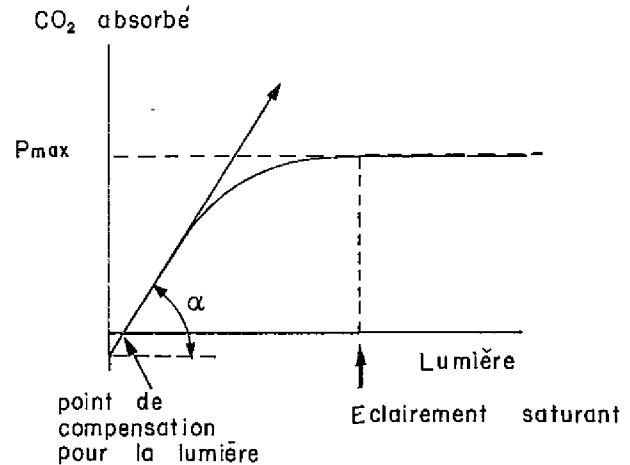
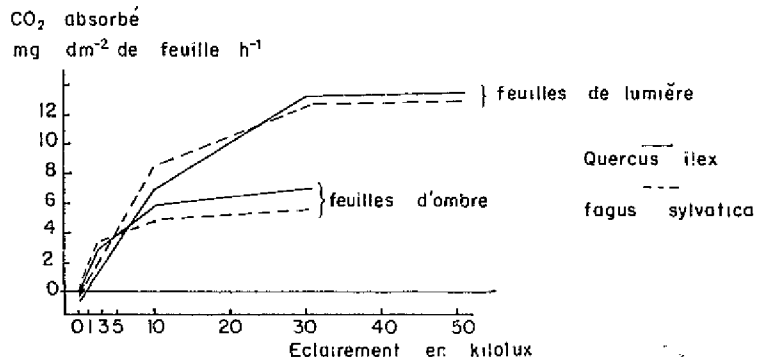


FIG. 2. — Fabrication des assimilats. Assimilation du CO_2 par une feuille en fonction de l'éclairage.



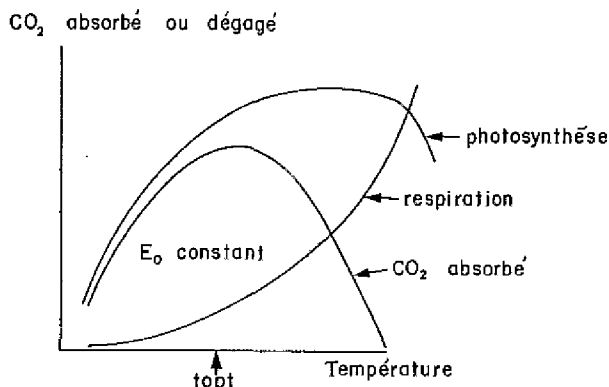


FIG. 4. — Assimilation du CO_2 en fonction de la température.

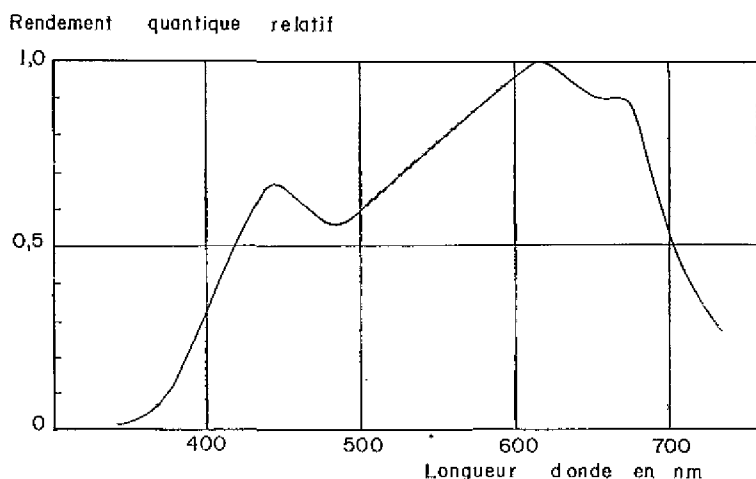


FIG. 5. — Rendements quantiques monochromatiques :
 — Moyenne de 22 espèces de plantes cultivées.
 — Le rendement quantique maximal est de l'ordre de 13 Einsteins absorbés par Môle.
 d'après MAC CREE, 1970.

Une analyse plus fine des différences observées montre que les feuilles d'ombre sont plus actives aux faibles éclairagements (α plus élevé, point de compensation pour la lumière plus faible) alors que les feuilles de lumière sont favorisées aux forts éclairagements (assimilation maximale plus élevée, éclairagement saturant plus intense).

La température agit également sur la fabrication des assimilats. On note l'existence d'une température optimale généralement comprise entre 20 et 35° selon les espèces et les conditions de croissance. A basse température, l'effet limitant est imposé par une photosynthèse peu active. A haute température, l'augmentation de la respiration, puis la dénaturation des protéines (si la température croît excessivement) expliquent l'effet dépressif (fig. 4).

La composition spectrale de la lumière se fait sentir sur la fabrication des assimilats par l'intermédiaire du rendement lumineux maximal α ou plus précisément par l'intermédiaire de sa compo-

sante essentielle : le rendement quantique (fig. 5). On notera l'effet très favorable des radiations rouges et la valeur relativement forte, *in vivo*, des rendements quantiques en lumière verte, contrairement à ce qui se passe pour des solutions de chlorophylle, *in vitro*, pour lesquelles les radiations vertes sont inactives.

Notons à ce sujet, on y reviendra plus loin, que les modifications de composition spectrale dans le visible, en sous-bois, ne sont pas telles généralement que l'assimilation nette en soit affectée.

Enfin, on ne perdra pas de vue que le temps de fonctionnement des arbres tropicaux est beaucoup plus long que celui des feuillus des régions tempérées même si l'on décèle des périodes de moindre activité des assises cambiales (CATINOT, 1970).

CONCURRENCE POUR L'UTILISATION DES ASSIMILATS ET DÉVELOPPEMENT DU SYSTÈME RADICULAIRE

Un jeune plant dont le houppier reçoit une quantité de lumière insuffisante (ombrage trop fort) fabrique une faible quantité d'assimilats. Il est intéressant de noter que les différentes parties de la plante ne sont pas affectées de la même manière par cette pénurie. Le système racinaire en supporte d'abord les inconvénients et se développe peu (tableau 1).

TABLEAU 1

Variation du rapport de la longueur de l'axe hypocotyle sur la longueur moyenne de la radicelle pour 6 espèces résineuses d'après ROUSSEL, 1972

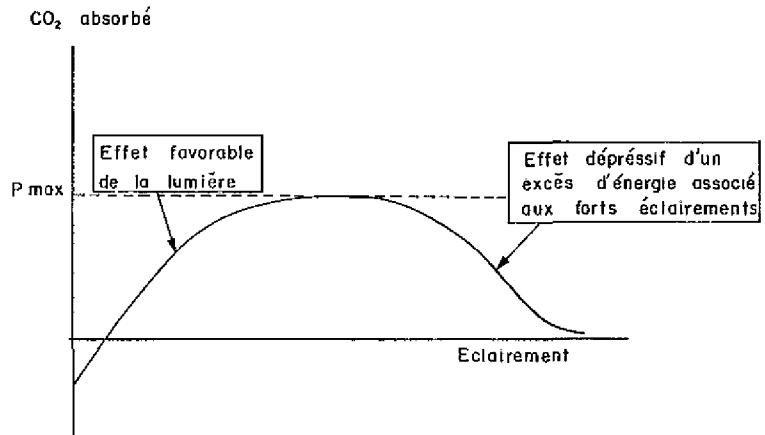
	Témoins non abrités	Témoins abrités	
Essences de pleine lumière	Mélèze des Alpes	1,56	1,93
	Pin sylvestre des Vosges	1,11	1,47
Essences tolérantes	Epicéa du Jura	0,68	1,12
	Epicéa des Alpes du Sud	0,67	1,17
Essence d'ombre	Sapin des Vosges	0,74	0,94

Cette sensibilité du système racinaire varie selon les essences. Elle est particulièrement grave chez les essences de lumière qui, élevées d'abord

FIG. 6. — Un excès d'énergie associé à une forte lumière peut provoquer une réduction dans la fabrication des assimilats.

L'excès d'énergie se traduit par une forte évaporation potentielle, la feuille se dessèche, les stomates se ferment et la température de la feuille s'élève.

à l'ombre, ne supportent plus le passage en pleine lumière. En effet, à une forte lumière est toujours associée une transpiration élevée et la faiblesse relative du système racinaire entraîne un dessèchement excessif du feuillage.



INTERACTIONS ENTRE L'EAU ET LA LUMIÈRE

Il est bon de revenir sur ce problème des interactions entre la lumière et l'eau. Sous un éclaircissement fort, le pourcentage de l'énergie solaire utilisée par la photosynthèse ne dépasse pas quelques %. Une grande partie de l'énergie absorbée par la feuille est utilisée pour évaporer de l'eau (environ la moitié si la feuille est bien alimentée en eau). Une autre partie enfin est réémise sous forme de rayonnements thermiques de grande longueur d'onde (centrée sur 10 μ) et échangée par convection avec l'air ambiant.

En conditions hydriques défavorables (eau dans le sol insuffisante, faible volume de sol prospecté par les racines, forte évapotranspiration), les stomates peuvent se fermer et l'assimilation du CO₂ être réduite de ce fait. La courbe donnant l'assimilation du CO₂ en fonction de l'éclairement prend alors la forme de la figure 6 au lieu de celle indiquée figure 2.

De la même manière, à éclairement constant, la quantité de CO₂ fixée décroît avec le déficit en eau de la feuille (fig. 7). Aux faibles déficits, la réduction de l'assimilation s'explique par la fermeture des stomates, aux forts déficits elle s'explique aussi par des altérations intracellulaires.

FIG. 7. — Assimilation du CO₂ en fonction du déficit en eau des feuilles.

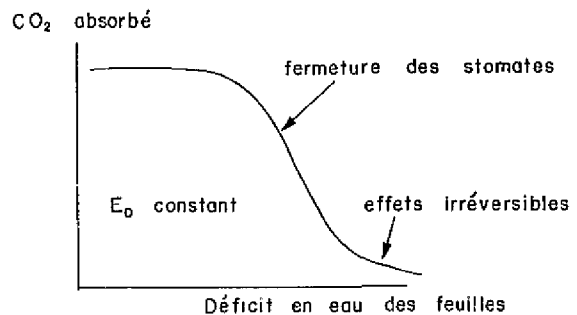


PHOTO 3. — Expérience d'ombrage latéral des tiges d'Okoumé à Ikoy-Bandja, Gabon

On voit les bâtis-supports qui supporteront les panneaux latéraux en cours de montage. Les éclaircissements relatifs des tiges étaient égaux à 12, 25 et 50 % de la pleine lumière. On notera qu'un ombrage artificiel diffère d'un ombrage végétal car la lumière n'est pas déséquilibrée au profit du proche infrarouge (700 à 1400 nm).

Photo Catinot, C. T. F. T.



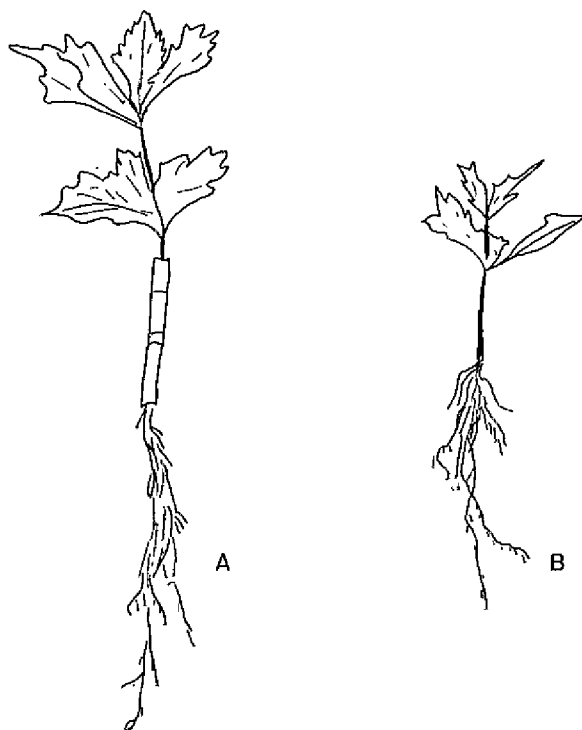


FIG. 8. — Chênes rouvres à la fin de la première année de croissance.
 A. en pleine lumière, tige abritée progressivement par des petits manchons opaques,
 B. en pleine lumière, tige non abritée.
 d'après ROUSSEL, 1957

ACTION MORPHOGÉNÉTIQUE DE LA LUMIÈRE SUR LA TIGE

L'action de la lumière sur la tige d'un jeune plant forestier se fait sentir sur :

- l'élongation et la croissance de la tige (réactions de photomorphogenèse dites à haute énergie) ;
- la courbure de celle-ci en cas de déséquilibre de l'éclairage latéral selon les directions (phototropisme).

En outre, sur les arbres adultes, un brutal dégagement autour du tronc provoque parfois le développement des bourgeons axillaires (descentes de cime). L'action de la lumière sur les hormones responsables de la dominance apicale (CATINOT, 1969) peut peut-être expliquer ce phénomène.

La figure 8 est une illustration du premier phénomène cité.

Le mode d'action de la lumière.

Certains photons (fig. 9) sont absorbés par des pigments, lesquels induisent des modifications successives qui atteignent le génome de la cellule ou qui activent plus ou moins des enzymes. Compte tenu de l'état de différenciation de la cellule cible,

le génome ou l'enzyme vont contrôler la mise en place de telle ou telle caractéristique cellulaire qui explique la manifestation macroscopique observée.

TABLEAU 2

Effet de la lumière sur une plantule de Moutarde.
Sinapis alba L. (MOHR, 1969)

- Inhibition de l'allongement de l'hypocotyle.
- Inhibition de la translocation à partir des cotylédons.
- Agrandissement des cotylédons.
- Etalement des limbes des cotylédons.
- Formation de poils sur l'hypocotyle.
- Dégagement de la plumule.
- Formation des ébauches de feuille.
- Différenciation des premières feuilles.
- Augmentation de la sensibilité géotrophique négative de l'hypocotyle.
- Formation des éléments de vaisseaux.
- Différenciation des stomates dans l'épiderme des cotylédons.
- Formation des plastides dans le mésophylle des cotylédons.
- Changement dans l'intensité de la respiration cellulaire.
- Synthèse de l'anthocyane.
- Accroissement de la synthèse de l'acide ascorbique.
- Accroissement de la vitesse d'accumulation des chlorophylles.
- Accroissement de la synthèse de l'ARN dans les cotylédons.
- Accroissement de la synthèse des protéines dans les cotylédons.
- Changement dans la vitesse de dégradation des lipides stockés.
- Changement dans la vitesse de dégradation des protéines stockées.

TABLEAU 3

Effet manchon chez des chênes pédonculés de quatre ans
 (ROUSSEL, 1972)

	Non protégés latéralement	Protégés latéralement
Aspect général	Buissonnant Nombreux rameaux latéraux	Etancé. tige nette, cime dégagée
Hauteur totale au-dessus du sol	0,40 à 0,50 m	0,90 à 1,10 m
Appareil racinaire	Profond, aussi développé que la partie aérienne	Plus superficiel : la moitié de la partie aérienne
Volume du bois de tige principale	6 à 8 cm ³	10 à 12 cm ³
Sections radiales et tangentielles au milieu du segment formé la 3 ^e année	Cellules (parenchyme médullaire et vertical, rayons ligneux, fibres) de dimensions comparables dans les deux cas. C'est surtout le nombre des cellules qui augmente longitudinalement chez le chêne protégé. Mais le nombre des rayons ligneux est inférieur, par unité de surface, chez le chêne protégé.	

L'état de différenciation des cellules cibles est donc l'aspect fondamental, le signal lumineux ne jouant que le rôle d'une gachette. Ainsi s'explique la multiplicité des effets physiologiques observés. Le tableau 2 en donne une longue liste pour une plantule de moutarde. Le tableau 3 indique les modifications observées lorsque l'on protège latéralement les tiges de jeunes plants de chênes pédonculés (fig. 8).

Les pigments photosensibles peuvent se regrouper en deux types :

— le phytochrome présent pratiquement dans toutes les cellules, sensible au rouge, au proche infra-rouge et au bleu (fig. 10) et dont l'action se fait sentir directement au sein de la cellule où il se trouve ou bien à son proche voisinage (réactions de photomorphogénèse à hautes énergies, photopériodisme),

— les pigments (flavoprotéines semble-t-il) sensibles au bleu (fig. 10) responsables du phototropisme et peut-être des levées de dormance de bourgeons latéraux. Ils agissent sur les hormones qui transmettent à distance une information aux cellules cibles. La zone d'absorption des photons par le pigment et la zone où l'effet se manifeste peuvent être alors à une certaine distance l'une de l'autre (fig. 9).

L'ensemble des propos ci-dessus résume schématiquement le mode d'action de la lumière et de nombreux travaux scientifiques restent à faire avant de pouvoir dresser un tableau clair exhaustif et précis du mode d'action de la lumière sur la morphogénèse.

Effets de la composition spectrale de la lumière et de l'éclairement associé à chaque longueur d'onde.

Les spectres d'action de réactions de photomorphogénèse et de phototropisme sont indiqués figure 10. Leur forme permet aux spécialistes de préciser la nature des pigments photorécepteurs.

Il convient toutefois d'être prudent lorsque l'on extrapole ces résultats aux conditions naturelles. Tout d'abord, la réponse associée à une longueur d'onde peut dépendre de

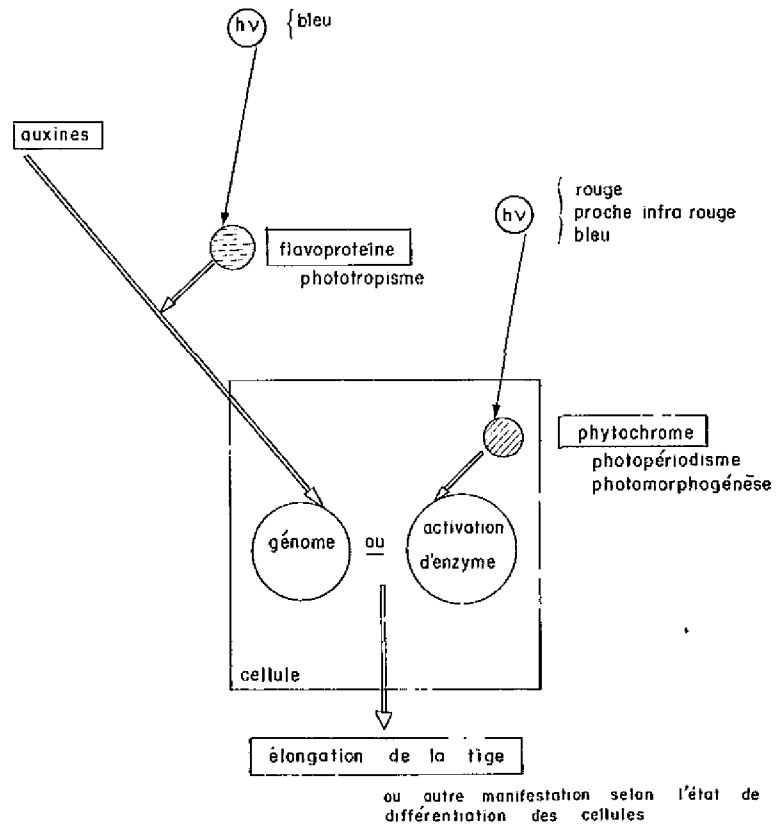
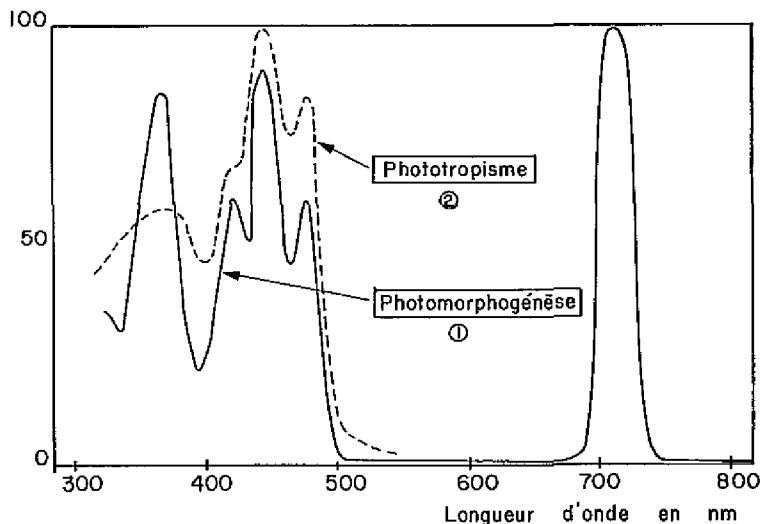


FIG. 9. — Résumé schématique des modes d'action de la lumière sur la morphogénèse.

FIG. 10. — Spectre d'action des réactions de photomorphogénèse et de phototropisme.

1. Inhibition de l'allongement de l'hypocotyle de plantules de laitue (*Lactuca sativa* L. cv Grand Rapids) HARTMANN, 1967 a.
2. Courbure de coléoptiles d'avoine. CURRY, 1969.

Action relative en %



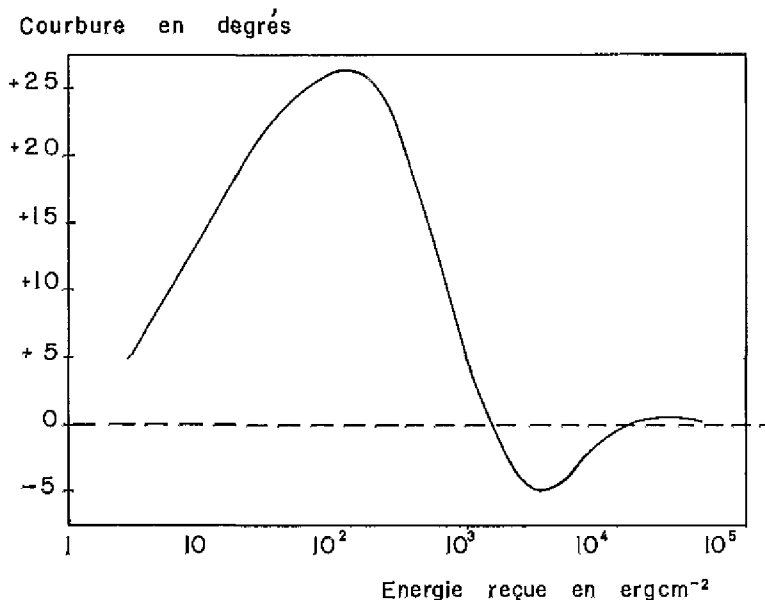


FIG. 11. — La courbure d'un coléoptile d'avoine éclairé latéralement en lumière monochromatique ($\lambda = 436 \text{ nm}$) dépend de l'irradiation reçue. L'irradiation ou dose de rayonnement est le produit de l'éclairement par la durée d'application (CURRY, 1969).

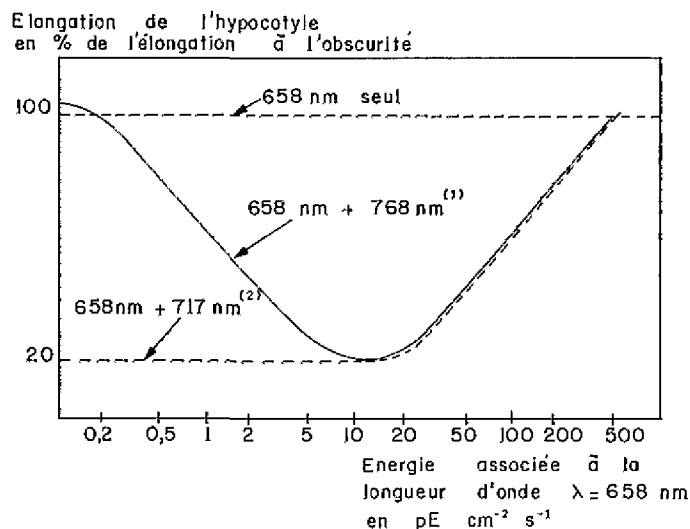


FIG. 12. — L'inhibition de l'allongement de l'hypocotyle de laitue en lumière composée dépend des éclaircissements relatifs associés à chaque longueur d'onde.

- (1) $2\,400 \text{ pE} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
 (2) $750 \text{ pE} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

(HARTMANN, 1967b)

l'énergie reçue. C'est ainsi (fig. 11) que la courbure du coléoptile d'avoine éclairé latéralement en lumière bleue dépend de l'irradiation reçue (éclairage multiplié par le temps). L'effet est tel que non seulement la courbure s'annule pour certaines valeurs de l'irradiation, mais que l'on peut même observer un léger phototropisme négatif.

D'un autre côté (fig. 12), le rapport des énergies associées à deux longueurs d'onde dans une lumière

composée conduit à des elongations variables de l'hypocotyle de laitue. En d'autres termes, pour un même état de différenciation cellulaire, l'effet de la lumière naturelle dépend non seulement de la présence de telle ou telle longueur d'onde connue pour son action favorable, mais aussi de l'énergie associée aux autres longueurs d'onde.

On notera que les modifications de la composition spectrale de la lumière en sous-bois sont suffisamment fortes à la limite du visible et du proche infrarouge pour avoir des incidences en matière de photomorphogenèse par l'intermédiaire du phytochrome (fig. 16 et 17). Enfin, on ne se contentera pas de considérer la lumière autour de l'organe, mais on tiendra compte des enveloppes végétales qui entourent les cellules contenant les pigments. Les formations de protection (de la cuticule au phloème) des tiges de jeunes plants forestiers affaiblissent l'énergie disponible au niveau des cellules actives (ROUSSEL, 1972). Les tissus chlorophylliens qui protègent tel ou tel méristème ne se contentent pas, quant à eux, de réduire l'énergie disponible, mais ils accentuent aussi les modifications spectrales mesurées en sous-bois autour de 700 nm (voir p. 29).

L'absorption de la lumière par le pigment se traduit soit par une modification de l'équilibre entre les deux formes du phytochrome (P_{730} et P_{660}), soit par une variation de la concentration en auxines disponibles au niveau de la cellule cible. On notera que l'intensité de l'effet observé dépend non pas de la disparition d'une forme de phytochrome, mais du rapport des concentrations P_{730}/P_{total} . Pour réduire efficacement l'élongation de l'hypocotyle de laitue par exemple, la valeur du rapport (P_{730} sur P_{total}) doit être comprise entre 0,002 et 0,300 avec un optimum assez accusé autour de 0,030. En ce qui concerne les auxines, on trouve également un optimum de concentration

variable avec chaque organe (fig. 13); le sens de la réponse variant également avec la concentration.

En résumé, les effets de la lumière sur la morphogenèse sont nombreux et divers compte tenu d'une part de la multiplicité des états possibles de différenciation cellulaire et, d'autre part, des interactions entre composition spectrale et énergie au niveau des informations délivrées par les pigments photorécepteurs. On ne peut donc guère

envisager de faire à ce sujet l'économie de recherches adaptées aux essences exploitées par les forestiers. Les connaissances scientifiques actuelles permettent de guider l'expérimentation ; elles ne la remplacent pas.

LA LUMIÈRE EN FORÊT

Le rayonnement solaire incident sur un couvert forestier se divise en trois parties :

— une partie est réfléchi (l'albédo varie de 15 à 25 % pour les feuillus et de 10 à 15 % pour les conifères) ;

— une autre est absorbée par les houppiers et les troncs ;

— la dernière est transmise au sol (en général, elle représente moins de 10 % de l'énergie incidente).

On s'intéressera dans le cadre de cet article, d'une part à l'éclairement au sol et, d'autre part, à l'éclairement des jeunes arbres en cours de croissance (au niveau du houppier et du tronc).

ÉNERGIE SOLAIRE DISPONIBLE EN SOUS-BOIS

D'un point de vue énergétique, le rayonnement solaire au sol varie énormément dans l'espace et dans le temps (fig. 14). Dans le sous-bois, on trouve :

- des zones couvertes de feuillage où il y a des taches d'ombre, des taches de soleil et toute une gamme de taches de pénombre ;
- des trouées ou autres ouvertures.

L'importance des zones de pénombre est une caractéristique des couverts forestiers. En effet, la distance entre le sol et la frondaison est telle qu'un grand nombre de trous ont un diamètre inférieur au diamètre apparent du soleil. Ceci explique la forme régulière de la courbe de la figure 14. Pour une culture par contre, le caractère ombre et tache de soleil est beaucoup plus tranché et ferait ressortir deux valeurs d'éclairement qui prédomineraient nettement.

Il résulte de cette hétérogénéité que les mesures de lumière en forêt sont délicates à mener, indépendamment des problèmes de maintenance des instruments, en forêt dense africaine notamment. Les résultats obtenus en un point fixe particulier sont difficilement représentatifs de la placette étudiée. En l'absence de rayonnement solaire direct (ciel nuageux) et en considérant le rayonnement intégré sur une période suffisamment longue, l'hétérogénéité est toutefois réduite, mais cela ne suffit pas à caractériser la placette.

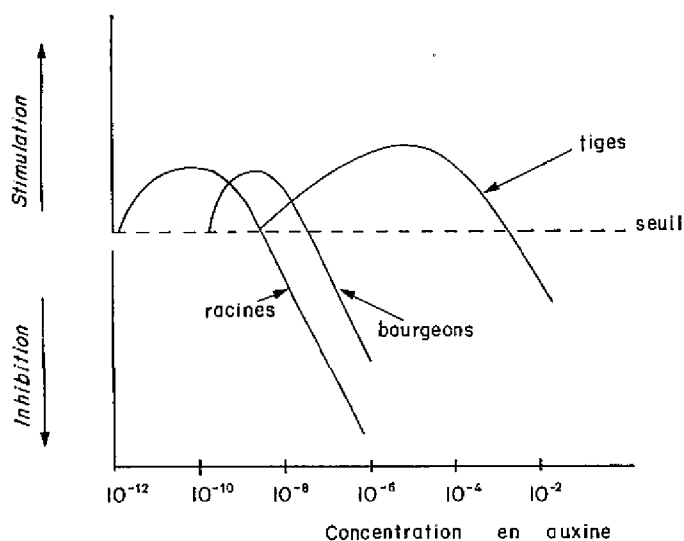


FIG. 13. — Variation de la croissance des racines, des bourgeons et des tiges selon la concentration en auxine. (THIMANN, 1969).

Eclairement en Wm^{-2}

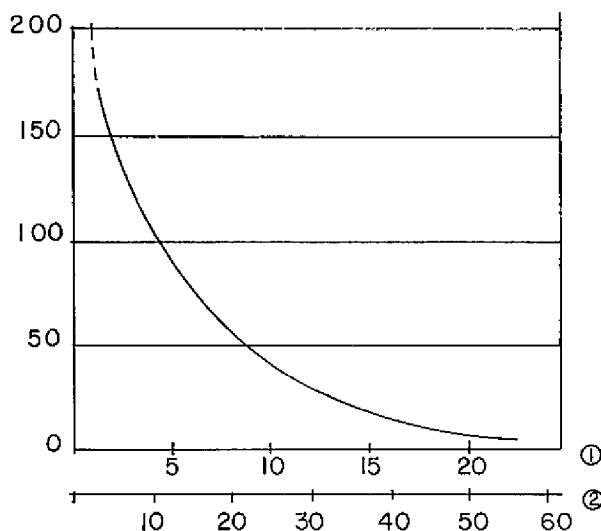


FIG. 14. — Hétérogénéité de l'éclairement au sol en forêt tropicale dense.

— Réserve forestière d'Okomu, Nigeria, 6°20' latitude Nord.
— Rayonnement incident mesuré en plein découvert égal à $600Wm^{-2} \cdot -^3 \text{ min}$.

1. Surface relative de sol forestier dont l'éclairement est supérieur à celui indiqué sur l'axe des ordonnées.
2. Temps en minutes pendant lequel l'éclairement en un point est susceptible de se maintenir à la valeur indiquée en ordonnées (dépend de la course du soleil, de la hauteur de la frondaison et de la dimension des taches de soleil) (d'après EVANS, 1966).

On notera que le problème de l'hétérogénéité dans l'espace perd beaucoup de son importance dès lors qu'il ne s'agit plus de faire une étude exhaustive de l'éclairement au sol, mais de connaître celui du houppier et du tronc de quelques individus bien définis.

UTILISATION DES PHOTOGRAPHIES HÉMISPHERIQUES POUR CARACTÉRISER LE CLIMAT LUMINEUX

Pour caractériser le climat lumineux en sous-bois, la photographie hémisphérique (photos 4 à 8) est-elle une technique adaptée ? (ANDERSON, 1964 et 1971 ; BECKER, 1971 ; BONHOMME *et al.*, 1972 ; MADGWICK *et al.*, 1969).

Notons tout d'abord que le doute est permis à ce sujet lorsque l'on analyse l'éclairement du sous-bois en dehors de toute ouverture car la voûte est percée d'une multitude de petits trous plus ou moins flous sur les photographies. Il est aussi difficile parfois de faire la différence entre des trous et des feuilles brillantes (photos 4 à 8). Par contre, lorsque l'on désire contrôler les dégagements autour des jeunes arbres (technique de la plantation en layons par exemple), le problème se pose différemment et se rapproche alors des méthodes proposées par ROUSSEL (1952) pour analyser les trouées (photos 9 et 10).

Pour chaque plant dont on désire suivre la croissance, on prendra :

- une ou plusieurs photographies au niveau du houppier ;
- une ou plusieurs photographies à mi-hauteur du tronc.

Tant que la couverture végétale n'est pas modifiée en un site donné (obstruction d'une trouée par exemple), il n'y a pas lieu de reprendre une nouvelle photographie. Le nombre de passages annuels est de ce fait limité. En connaissant par ailleurs les caractéristiques du rayonnement solaire au-dessus de la forêt, on peut calculer, à partir d'une photographie, l'éclairement à toute heure du jour. Notons à ce stade que tout réside d'une part dans l'interprétation des clichés et, d'autre part, dans l'existence d'un réseau météorologique en plein découvert fournissant le rayonnement diffus. On notera que les modifications de composition spectrale de la lumière solaire au-dessus de la végétation ne sont pas telles qu'il faille en tenir compte dans une étude à cette échelle.

Deux systèmes différents de dépouillement automatique des photographies hémisphériques ont été mis au point dans les laboratoires de l'INRA (BECKER, 1971 ; BONHOMME *et al.*, 1972). Le premier système, mieux adapté pour l'instant aux dépouillements en série des photographies prises sous forêt, est décrit en annexe. On supposera, en première approximation, que les feuilles sont des corps opaques à la lumière.

On distinguera le rayonnement solaire diffus et le rayonnement solaire direct. PERRIN DE BRICHAMBAUT (1973) fournit pour les latitudes considérées ici, un tableau permettant de calculer le rayonnement solaire diffus si l'on connaît seule-

ment le rayonnement global. On pourra également évaluer le rapport D/G (diffus sur global) à partir d'une corrélation de la forme :

$$D/G = a - bs/s_0$$

où s représente la durée d'insolation mesurée à l'aide d'un héliographe,
 s_0 représente la durée théorique d'insolation du lieu considéré.

La contribution du rayonnement diffus du ciel à l'éclairement à l'emplacement de la prise de vue est égal à :

$$dD$$

où D est le rayonnement solaire diffus fourni soit par le tableau ou la formule ci-dessus, soit par un pyranomètre muni d'un anneau équatorial et placé en plein découvert, D peut être sommé sur une période donnée, celle par exemple pendant laquelle la photographie reste représentative de l'obstruction à laquelle un jeune plant est soumis ;

d est le pourcentage de réduction du rayonnement diffus.

d est déterminé à partir des trouées inscrites sur la photographie, des corrections de hauteur dues à la déformation de l'image obtenue avec un objectif « fish-eye » (voir annexe) et éventuellement de la variation de la luminance du ciel en fonction de la direction d'observation donnée par différentes formules (PERRIN DE BRICHAMBAUT, 1963 ; DUCREY, 1973).

La contribution du rayonnement solaire direct à l'emplacement de la prise de vue est égale à :

$$iJ$$

où J est le rayonnement solaire direct reçu sur un plan horizontal et sommé sur la période considérée. Cette donnée est égale à la différence entre le rayonnement global et le rayonnement diffus mesurés au parc météorologique ;
 i est le pourcentage de J qui atteint le point de mesure.

i est déterminé à partir des trouées inscrites sur la photographie hémisphérique dans la zone du ciel balayée par le soleil. Pour une année entière, cette zone est limitée par les traces de la course apparente du soleil aux solstices (*). C'est le cercle d'illumination totale définie par ROUSSEL (1953) (fig. 15). On tiendra compte également des déformations de l'image dues à la prise de vue avec l'objectif « fish eye ». Il en est de même des variations du rayonnement solaire direct, mesuré sur un plan perpendiculaire aux rayons solaires. Ce dernier est plus faible pour les incidences rasantes

(*) Voir (PERRIN DE BRICHAMBAUT, 1973) pour la latitude 12° N.

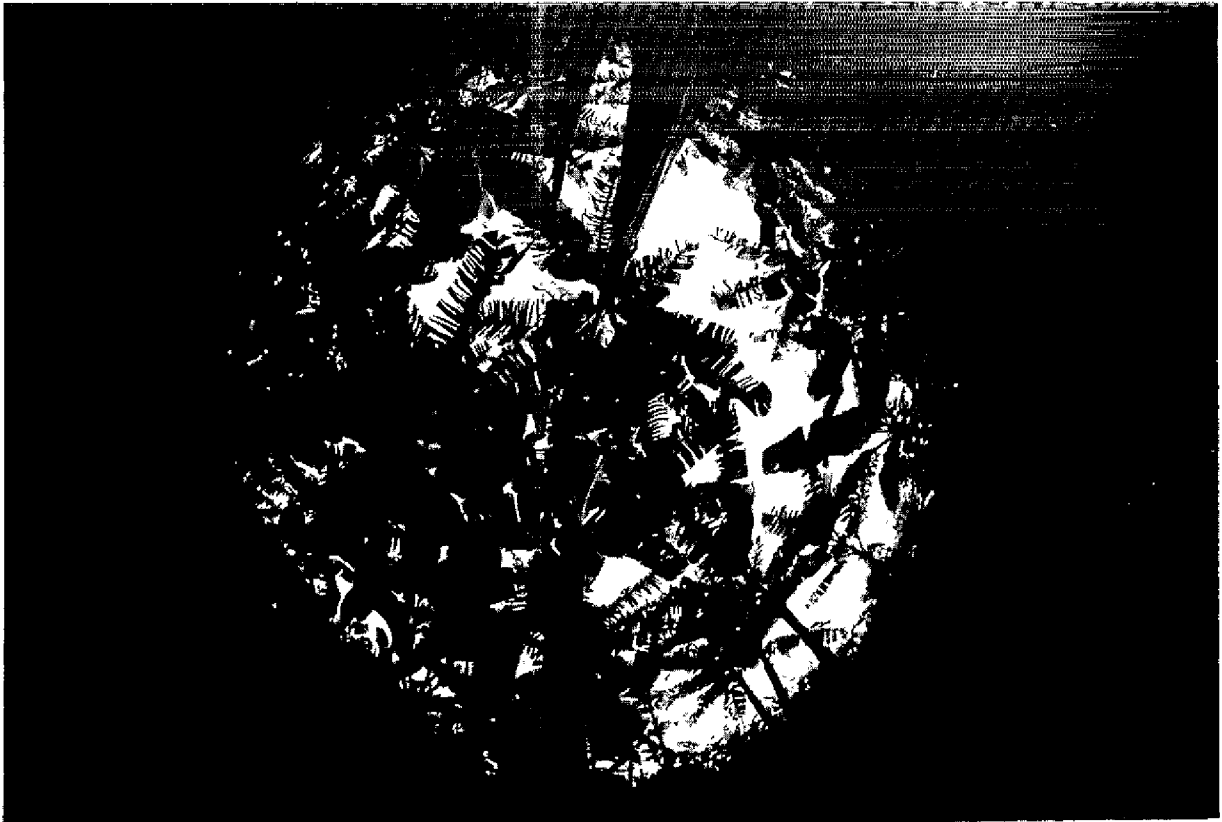


Photo Bonhomme et Varlet Grancher, I. N. R. A.

PHOTO 4. — Photographie hémisphérique dans une bananeraie à la Guadeloupe.

en raison de la plus grande épaisseur d'atmosphère traversée (voir annexe pour ces deux points).

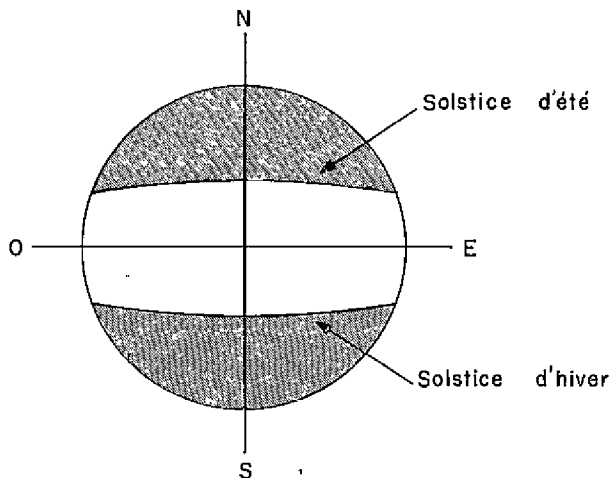
À l'emplacement d'une photographie, on peut

donc caractériser l'éclairement reçu en valeurs relatives :

$$\frac{dD + iI}{D + I}$$

Pour un plant donné, on associera aux mesures de croissance faites pour ce plant, les deux éclairagements relatifs du houppier et du tronc.

FIG. 15. — Cercle d'illumination totale pour une latitude comprise entre 0 et 5° (d'après CATINOT, 1965).



LES MODIFICATIONS DE COMPOSITION SPECTRALE ET LE CHOIX DES CAPTEURS

La composition spectrale de la lumière en sous-bois dans une zone ombrée se caractérise par un net enrichissement en radiations comprises entre 700 et 1.400 nm (fig. 16 et 17). Cet effet est généralement très supérieur aux différences apparaissant entre les radiations visibles.

Dans les taches de soleil, par rapport au plein découvert, on note un appauvrissement relatif dans l'ultraviolet et le bleu (fig. 17), compte tenu de l'obstruction de la plus grande partie de la voûte bleue du ciel par le feuillage.

Ces modifications de composition spectrale sont

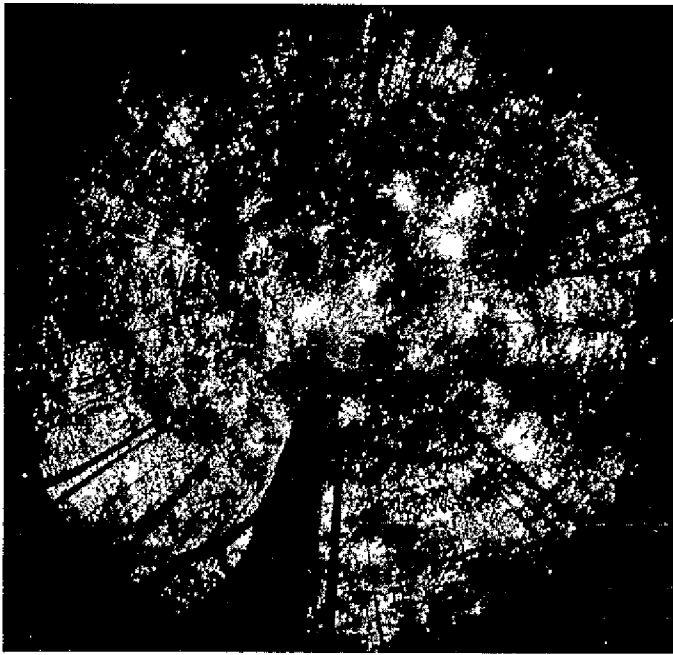


Photo Oldeman, O. R. S. T. O. M.

PHOTO 5. — Photographie hémisphérique dans la forêt guyanaise à Bœuf Mort

On reconnaît des *Terminalia* de 40 à 50 m de haut, des arbres intermédiaires de 25 à 30 m de haut et des arbustes de hauteur inférieure à 10 m.

On notera le faible diamètre apparent des trous de lumière dans la voûte foliacée. Ce diamètre apparent est le plus souvent inférieur à celui du soleil, ce qui explique l'abondance des zones de pénombre au sol à côté des zones d'ombre et des taches de soleil.

PHOTO 7. — Photographie hémisphérique sous forêt guyanaise: Embouchure de crique Grand Inini près de la station de l'Institut Pasteur.

Dès que le soleil brille, la photographie hémisphérique devient difficile à dépouiller.

Photo Oldeman, O. R. S. T. O. M.

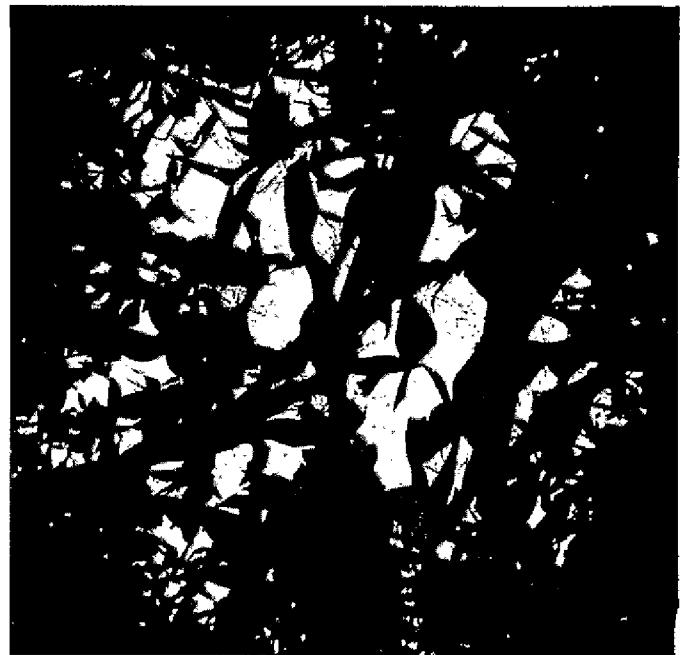


Photo Bonhomme et Chartier, I. N. R. A.

PHOTO 6. — Photographie hémisphérique sous une culture de maïs à Versailles. La Minière.

Le diamètre apparent des trous du feuillage est là bien supérieur à celui du disque apparent du soleil. Les phénomènes de pénombre deviennent négligeables. La transposition aux forêts des méthodes mises au point pour les cultures doivent tenir compte de ce problème.

PHOTO 8. — Photographie hémisphérique prise sous un grand arbre à Lamto, Côte d'Ivoire.

On notera l'effet d'une trouée sur la photographie hémisphérique.

Photo Bony, Département de Physique, Université Abidjan.

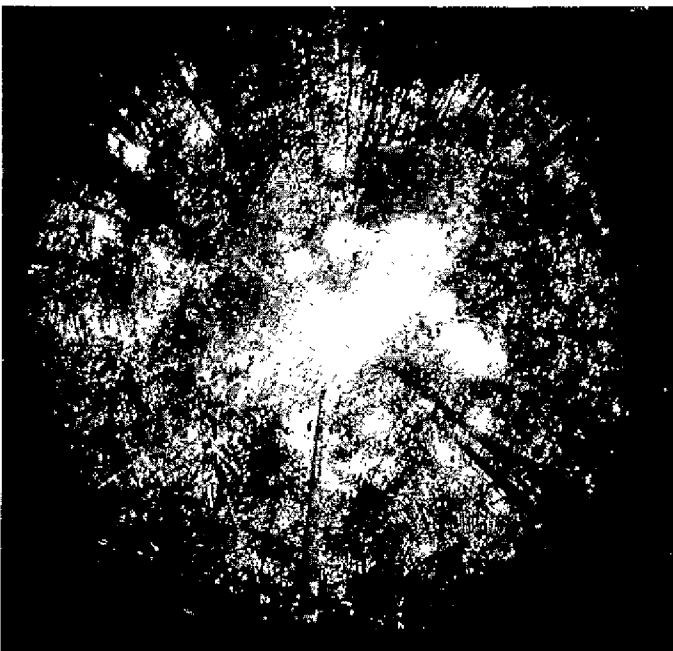




Photo Delaunay, C. T. F. T.

PHOTO 9. — Photographie hémisphérique prise sous le houppier d'un jeune Sipo de 1,30 m. Le layon (Sipo-Mopri) est orienté Est-Ouest.



Photo Delaunay, C. T. F. T.

PHOTO 10. — Photographie hémisphérique prise au-dessus du houppier du même arbuste que celui de la photographie 9. La hauteur de prise de vue est de 1,40 m. Les photos ont été prises au lever du soleil. On devine la brume.

PHOTO 11. — Aspect de la cale optique « rayonnement diffus ».

Photo Becker, I. N. R. A.

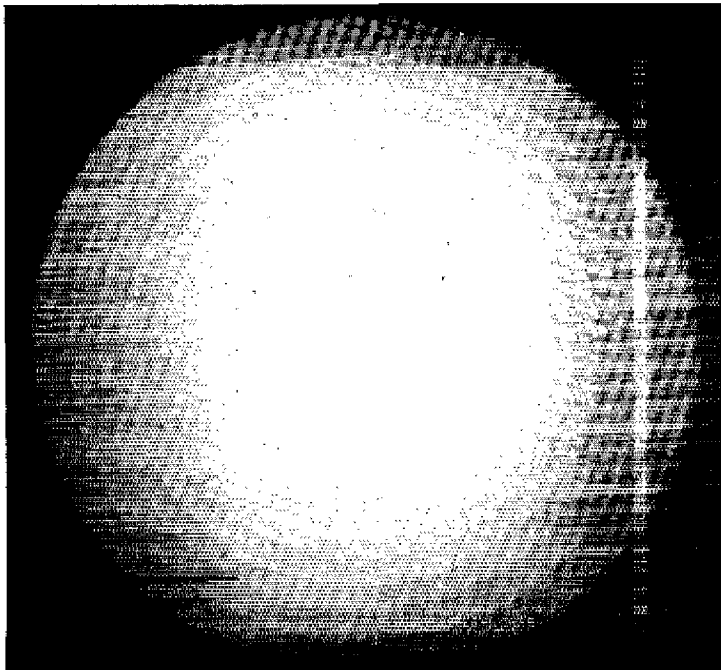
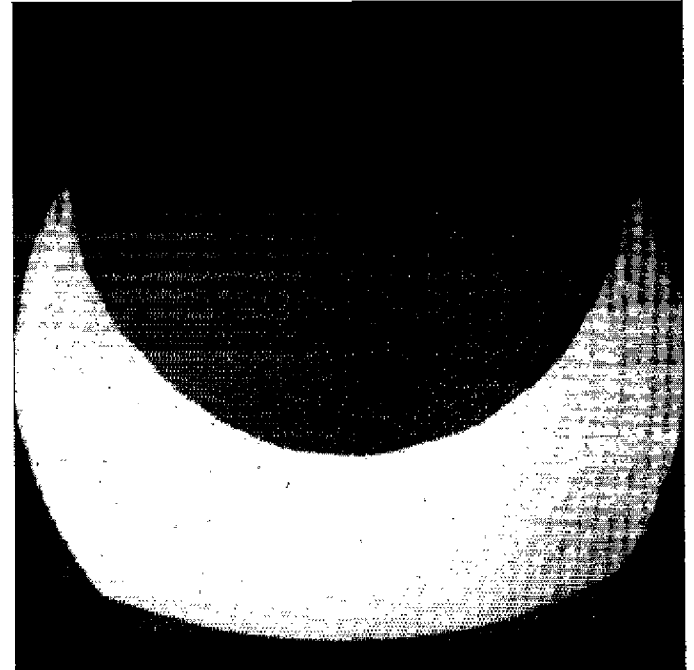


PHOTO 12. — Aspect de la cale optique « rayonnement direct » pour les régions proches de 48° de latitude Nord.

Photo Becker, I. N. R. A.



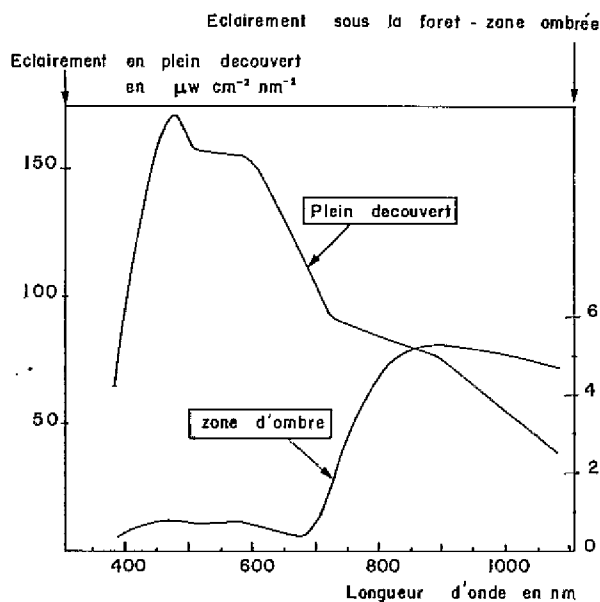


FIG. 16. — Composition spectrale de la lumière en plein découvert et à l'ombre, sous un couvert forestier.
 — Forêt dense tropicale de la basse vallée du Rio Negro, au Brésil.
 — Echelle des ordonnées : à gauche, pour le plein découvert ; à droite, pour la zone d'ombre.

(WILLIAMS et al., 1972).

susceptibles d'avoir des effets morphogénétiques. Le bleu et le proche infrarouge étant justement des longueurs d'onde particulièrement actives pour la photomorphogénèse (fig. 10).

Les propriétés optiques des feuilles (fig. 18) expliquent très bien l'enrichissement relatif en proche infrarouge de la lumière en sous-bois. De ce point de vue, il existe une différence nette entre un ombrage végétal et un ombrage artificiel.

Les appareils de mesure que l'on peut placer en forêt peuvent être :

- des pyranomètres (même sensibilité entre 300 et 3.000 nm),
- des luxmètres (sensibilité identique à celle de l'œil, dans le visible uniquement),
- des cellules, corrigées ou non avec des filtres (les cellules au silicium, utilisées sans filtre, sont sensibles entre 400 et 1.100 nm).

Compte tenu de ce qui a été établi concernant la composition spectrale de la lumière en sous-bois, on note que deux appareils différents donnent des éclaircissements relatifs variables (tableau 4).

TABLEAU 4

Eclairement sous forêt sempervirente de basse Côte-d'Ivoire ; Comparaison entre des mesures relatives faites à l'aide d'un luxmètre et d'un pyranomètre.

(d'après CACHAN, 1963)

Hauteur en m	Luxmètre	Pyranomètre
46 m	100 %	100 %
33 m	10	24
11 m	—	20
0 m	0.7	—

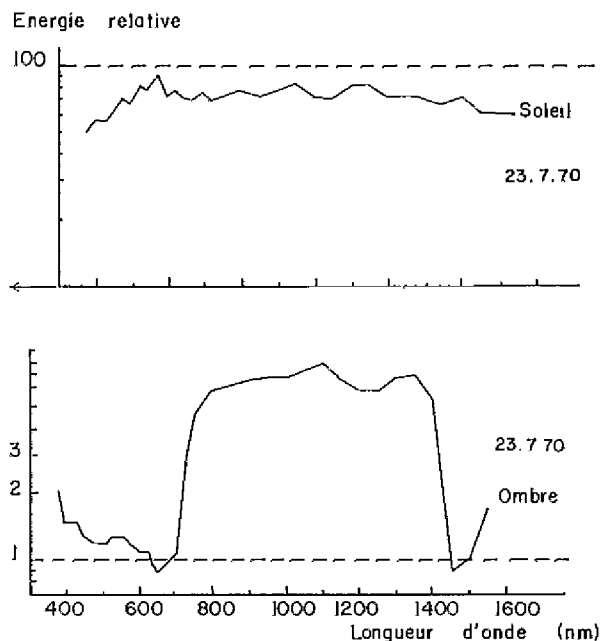


FIG. 17. — Composition spectrale de la lumière, sous pins sylvestres, à l'ombre et dans une tache de soleil.
 On notera l'affaiblissement relatif dans le bleu et le proche ultra violet pour les taches de soleil et l'importance du proche infra-rouge à l'ombre

(DUCREY, 1973).

Pour les phénomènes physiologiques de photosynthèse, les réponses d'un pyranomètre ou d'une cellule au silicium utilisée sans filtre ne sont pas adaptées car elles comptabilisent en sous-bois l'excès d'infrarouge compris entre 700 et 1.400 nm. Le luxmètre, bien qu'il ait la réponse de l'œil est en définitive plus intéressant si l'on a vérifié que les différences d'éclaircissement relatif dans le visible sont faibles. C'est le cas des figures 16 et 17.

L'ensemble des capteurs le plus adapté aux mesures dans la végétation devrait comprendre :

- un capteur ayant une sensibilité identique entre 400 et 700 nm et une sensibilité nulle en dehors de cette zone (photosynthèse et photomorphogénèse) ;
- un capteur ayant une sensibilité maximale entre 700 et 800 nm et une sensibilité nulle en dehors de cette zone (photomorphogénèse) ;

— un bilanmètre donnant le bilan des rayonnements d'origine solaire et d'origine thermique, sensible de 300 nm à 50.000 nm (évaporation et température).

Ces caractéristiques spectrales étant fixées, le problème de l'hétérogénéité au sol reste entier.

CONCLUSION

La technique des photographies hémisphériques devrait permettre de faire une étude arbre par arbre des modifications d'éclaircie apportées par une éclaircie et de mettre en parallèle les notations biométriques ou physiologiques et les éclaircissements du houppier et du tronc.

Des indications supplémentaires concernant les conditions d'évaporation et les caractéristiques du sol seront utiles à l'interprétation.

On profitera alors de l'inévitable hétérogénéité naturelle du microclimat lumineux autour des différents plants pour rechercher les conditions optimales de dégagement. Une ouverture insuffisante laisse arriver trop peu de lumière au niveau du houppier, une ouverture excessive risque d'avoir des effets dépressifs pour des raisons hydriques auxquelles s'associent des élévations de température. En outre, elles demandent beaucoup plus de travail. Enfin on tentera aussi de caractériser la meilleure « gaine » possible autour du jeune tronc.

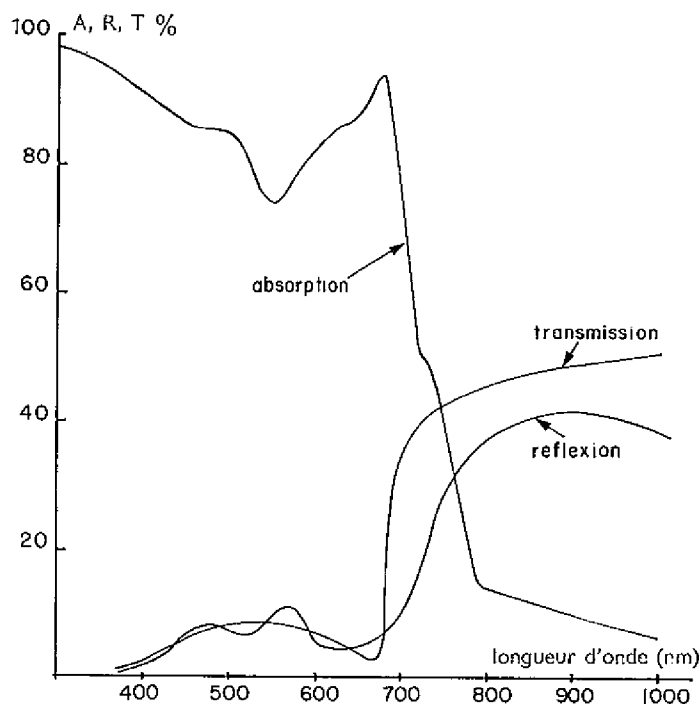


FIG. 18. — Propriétés optiques de feuilles vertes en fonction de la longueur d'onde (TRANQUILLINI, 1960).

Insistons pour finir sur le fait que ces études seront le fait des forestiers eux-mêmes ou ne seront pas. Les connaissances physiologiques et microclimatiques guideront efficacement les interventions, elles ne les remplaceront pas.

ANNEXE

par M. BECKER

UNE TECHNIQUE RAPIDE DE DÉPOUILLEMENT DES PHOTOGRAPHIES HÉMISPHERIQUES EN VUE D'APPRECIER LE CLIMAT LUMINEUX EN FORÊT

La technique proposée a pour but d'évaluer, en un point donné, la quantité d'énergie solaire devant être reçue sur l'ensemble d'une année moyenne ou d'une saison donnée. Elle fait appel aux photographies hémisphériques (ANDERSON, 1964 et 1971 ; MADGWICK *et al.*, 1969 ; BECKER, 1971 ; BONHOMME *et al.*, 1972), obtenues à l'aide d'un objectif spécial (« Fish-eye ») caractérisé par un angle de champ de 180° dans toutes les directions.

Description rapide de la technique.

PRISE DE VUE.

Les négatifs obtenus sont circulaires et, propriété importante, les angles solides sont restitués sans déformations dans l'ensemble du champ : $l = kt$ (voir fig. 19).

La pellicule utilisée est à très fort contraste (ex. :

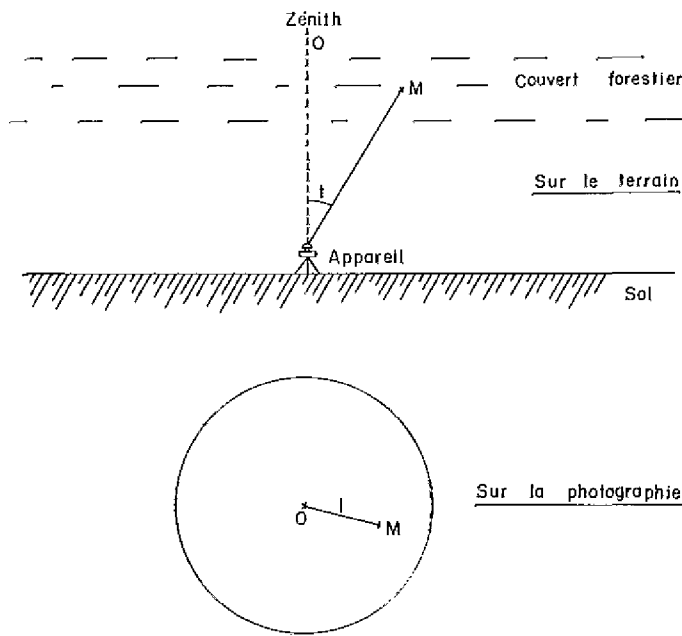


FIG. 19. — Restitution de la photographie hémisphérique : $1 = k.l$.

de vue, il est nécessaire de distinguer rayonnement solaire diffus R_f et rayonnement solaire direct R_r . A cette fin, deux mesures séparées sont faites, l'une en superposant au diapositif à analyser une cale optique « rayonnement diffus » (photo 11), l'autre en superposant une autre cale, appelée cale « rayonnement direct » (photo 12); toutes deux ont le même format que le diapositif.

La cale R_f est circulaire et sinusoïdale; elle a pour but de corriger, en chaque point, le coefficient de transmission du diapositif, de façon à tenir compte de la hauteur des trouées dans le couvert forestier au-dessus de l'horizon. De son centre à sa périphérie, le coefficient de transmission T de la cale R_f varie selon la loi :

$$T = \cos t$$

(t = distance au centre, en degrés).

La cale R_r est plus complexe. Elle doit tenir compte de la portion du ciel balayée en une année par le soleil dans la région d'étude. Un cache peut être aisément construit pour chaque région; ses limites correspondent, l'une à la course du soleil au solstice d'été, l'autre au solstice d'hiver. Dans la partie non cachée, le coefficient de transmission T de la cale varie selon une loi moins simple que dans le cas précédent, qui tient compte, non seulement de la hauteur des trouées au-dessus de l'horizon, mais aussi de la masse m d'atmosphère traversée par les rayons du soleil et du coefficient moyen d'absorption de l'atmosphère :

$$T = (1,341)^{1-m} \cos t, \quad m = f(t).$$

Pour le détail de la construction pratique des cales R_f et R_r , on pourra se reporter à BECKER, (1971).

Toutes les mesures s'opèrent naturellement en comparant la cale (R_f ou R_r) superposée au diapositif à analyser et la cale superposée à une pellicule vierge.

Les chiffres obtenus ne sont, à ce stade, que des pourcentages d'énergie lumineuse reçue aux points d'étude, par rapport à l'énergie parvenant au-dessus du peuplement. Ils permettent cependant de comparer entre elles des stations situées dans une région donnée. Pour les traduire en valeur d'énergie, il est donc nécessaire, pour cette région d'étude, d'envisager des mesures de longue durée de l'énergie reçue en plein découvert (rayonnement direct et rayonnement diffus), à l'aide de pyranomètres.

Microfile Kodak), de façon à obtenir un effet de contre-jour aussi absolu que possible. Il est impératif de n'opérer qu'en l'absence d'ensoleillement direct sur le peuplement, les conditions optimales étant un ciel uniformément couvert. L'appareil est réglé (vitesse, diaphragme) grâce aux indications d'une cellule photo-électrique très directionnelle (un degré) qui permet de déterminer, dans une trouée de feuillage, la luminosité du ciel au moment de la prise de vue; ainsi les clichés obtenus sont-ils largement indépendants des conditions de luminosité extérieure au peuplement au moment de la prise de vue.

L'appareil est soigneusement mis en position horizontale (visée du zénith) et orienté systématiquement vers le Nord.

MESURE DU COUVERT ANGULAIRE SEUL.

Le film est développé à l'aide d'un révélateur à grand contraste (type Kodak D 11), puis contretypé (avec les mêmes types de pellicule et de révélateur de façon à accentuer encore l'effet de contre-jour recherché). Puis l'on mesure le coefficient de transmission global du diapositif ainsi obtenu (à l'aide d'une source de lumière et d'une cellule photoélectrique); la valeur obtenue traduit le couvert angulaire au point de prise de vue, c'est-à-dire le pourcentage de la voûte du ciel occulté par de la matière végétale.

MESURE DU RAYONNEMENT ÉNERGÉTIQUE MOYEN ANNUEL.

Pour obtenir une valeur approchée du rayonnement énergétique moyen annuel au point de prise

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON, Margaret. — Studies of the woodland light climate. I. The photographic computation of light conditions. *J. Ecol.*, 52, 1964.
- ANDERSON, Margaret. — Radiation and crop structure. In *Plant Photosynthetic Production. Manual of Methods*, chapter 12, Junk, La Haye, 1971.
- AUBRÉVILLE. — Dix années d'expérience sylvicole en Côte-d'Ivoire. *Revue Forestière Française*, 1937.
- AUBRÉVILLE. — Les bois, richesse permanente de la Côte-d'Ivoire et du Cameroun. *L'Agronomie Tropicale*, 1947.
- BECKER. — Une technique nouvelle d'utilisation des photographies hémisphériques pour la mesure du climat lumineux en forêt. *Ann. Sci. Forest.*, 28, n° 4, 1971.
- BONHOMME et CHARTIER. — The interpretation and automatic measurement of hemispherical photographs to obtain sunlit foliage area and gap frequency. *The Israel Journal of Agricultural research*. Vol. 22, n° 2, 1972.
- CACHAN. — Signification écologique des variations microclimatiques verticales dans la forêt Sempervirente de Basse Côte-d'Ivoire. *Ann. Fac. Sci. Univ. Dakar*, 8, 1963.
- CATINOT. — Sylviculture tropicale en forêt dense africaine. *B. F. T.* n°s 100, 101, 102, 103, 104 et 105, 1965.
- CATINOT. — Les éclaircies dans les peuplements artificiels de forêt dense africaine. Principes de base et application aux peuplements artificiels d'Okoumé. *B. F. T.*, n° 126, 1969.
- CATINOT. — Premières réflexions sur une possibilité d'explication physiologique des rythmes annuels d'accroissement chez les arbres de la forêt tropicale africaine. *B. F. T.*, n° 131, 1970.
- CURRY. — Phototropism. In *Physiology of plant growth and development*. Chapter 7, McGraw-Hill, London, 1969.
- DUCREY. — Appréciation du rayonnement solaire dans et sous le couvert forestier. Congrès « Le soleil et la vie », Paris, 1973.
- EVANS. — Model and measurement in the study of woodland light climates. In *Light as an ecological factor*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1966.
- EVANS. — Effets de la lumière sur la croissance, le développement et le rendement des végétaux. Colloque d'Upsala sur la réponse des plantes aux facteurs climatiques, 1970, UNESCO, Paris (sous presse).
- HARTMANN. — Ein Wirkungsspektrum der Photomorphogenese unter Hochenergiebedingungen und seine Interpretation auf der Basis des Phytochroms (Hypocotyl wachstumshemmung bei *Lactuca sativa* L.). *Z. Naturforsch.*, 22b, 1967a.
- HARTMANN. — Photoreceptor problems in photomorphogenic responses under high energy conditions (UV blue far red). Book of abstracts, European Photobiology Symposium, 1967b.
- HOFSTRA, AKSORNKOAE, ATMOWIDJOJO, BANAA, SANTOSA, SASTRO HOETOMO, THU. — A study on the occurrence of plants with a low CO₂ compensation point in different habitats in the tropics. *Annales bogorienses*, vol. V, part 3, 1972.
- LARCHER. — The effects of environmental and physiological variables on the carbon dioxide gas exchange of trees. *Photosynthetica*, 3, 1969.
- MCCREE. — The action spectrum absorbance and quantum yield of photosynthesis in crop plants. *Agric. meteorol.*, 9, 1972.
- MADGWICK et BRUMFIELD. — The use of hemispherical photographs to assess light climate in forest. *J. Ecol.*, 57, n° 2, 1969.
- MOHR. — Photomorphogenesis. In *Physiology of plant growth and development*. Chapter 15, McGraw-Hill, London, 1969.
- PERRIN DE BRICHAMBAUT. — Rayonnement solaire et échanges radiatifs naturels, Gauthier Villars, 1963.
- PERRIN DE BRICHAMBAUT. — Rayonnements naturels et bilan énergétique. Applications aux régions intertropicales. *B. F. T.*, 147, 1973.
- ROUSSEL. — Recherches théoriques et pratiques sur la répartition en quantité et en qualité de la lumière dans le milieu forestier. Influence sur la végétation. *Ann. Ec. Nation. Eaux et Forêts et St. Rech. Expér.*, 13, n° 1, 1952.
- ROUSSEL. — Photologie forestière. Masson, 1972.
- THIMANN. — The auxins. In *Physiology of plant growth and development*. Chapter 1, McGraw-Hill, London, 1969.
- TRANQUILLINI. — In *Encyclopedia of Plant Physiology*. Springer Verlag, 1960.
- WILLIAMS, LOOMIS, ALVIM. — Environments of evergreen rain forests on the lower Rio Negro, Brazil. *Tropical Ecology*, 13, 1972.

