

LA RESPIRATION ET LA PHOTOSYNTHESE DE FRENES QUI POUSSENT DANS DES CONDITIONS DIFFERENTES

par

Lust N.

1. Introduction

Les aspects quantitatifs et écologiques de la photosynthèse et de la respiration ont une grande importance pour le sylviculteur car ils sont en rapport direct avec la production.

D'après Assmann (1) les feuilles qui sont exposées à la lumière présentent les taux brut et net les plus hauts d'assimilation. De façon absolue aussi bien que relative — c.à.d. par rapport à leur proportion à la masse du feuillage — la part qui revient aux feuilles d'ombre dans l'assimilation totale est d'après le même auteur, très limitée.

Les recherches de Burger et Ladefoged (voir Assmann, 1) ont confirmé cette théorie. Burger a établi que les hêtres et les épicéas de l'étage co-dominant et de l'étage dominé présentaient une production beaucoup plus limitée que les arbres de l'étage dominant. Par unité de poids, les feuilles de lumière produisaient près de 2 fois plus que les feuilles d'ombre.

Ladefoged a trouvé que pour les épicéas de 21 ans qui avaient de 9 à 11 couronnes de branches, les 2 ou 3 couronnes inférieures pouvaient être ôtées sans modifier la production. La moitié de la production était fournie par les 4 ou 5 couronnes du sommet (aiguilles de lumière), tandis que le tiers inférieur de la tête de l'arbre (aiguilles d'ombre) ne fournissait que 15 % de la production totale.

Par contre Tranquillini (14) a établi que les feuilles d'ombre à partir d'une lumière très faible (50-100 lux) atteignaient le point de compensation c.à.d. le point où il est produit autant de CO₂ qu'il en est absorbé. Pour 500-1000 lux, l'assimilation des feuilles d'ombre par unité de poids de matière sèche était de 4 à 5 fois plus importante que pour les feuilles de lumière et, par unité de surface de feuilles, 2 fois plus importante. Il a constaté aussi que les feuilles qui poussent là où il y a environ 2000 lux assimilent autant que les feuilles de lumière en pleine exposition. L'auteur montrait en même temps que la balance de carbone des feuilles

de hêtre aux endroits les plus obscurs (400 lux) était positive et qu'il n'était donc pas question de feuilles consommatrices aux dépens de feuilles productrices.

Il en a conclu que les feuilles d'ombre remplissent un rôle important dans le processus d'assimilation de l'arbre entier.

De son côté, Neuwirth (10, 11, 12) est arrivé à la conclusion que ce ne sont pas les arbres à grandes couronnes et dont la position sociale est dominante, mais les arbres à petite couronne de l'étage co-dominant et de l'étage dominé qui assimilent le plus intensément par unité de masse d'aiguilles ou de feuilles, du moins pour autant que la lumière ne devient pas un facteur de limitation.

Les recherches pour des peuplements hétérogènes ont démontré, de plus, que le facteur âge exerce une influence importante. Dans des conditions micro-climatiques définies, de jeunes plantes peuvent, en dépit d'un manque de lumière, assimiler plus intensément que les couronnes plus âgées qui se trouvent en pleine lumière. Ainsi se produit dans le peuplement une courbe d'assimilation en sens inverse de celle de lumière. Ce phénomène explique, d'après Neuwirth, l'extraordinaire caractère de tolérance à l'égard de l'ombre des jeunes plantes de certaines essences.

Finalement, au cours d'examen de feuilles du chêne rouvre prélevées dans les trois positions sociales, Van Miegroet (16-17) a constaté que la respiration et la photosynthèse réelles baissent avec la position sociale de l'arbre. L'influence de cette gradation descendante était plus notable pour la respiration que pour la photosynthèse. La balance d'assimilation (= photosynthèse apparente) progresse à mesure que baisse l'éclairement.

Les résultats obtenus par les divers auteurs ne concordent donc pas toujours, semblent parfois même se contredire. Le processus d'assimilation est donc à tout le moins un phénomène très complexe qui paraît variable d'un cas à l'autre.

Afin d'obtenir une meilleure perspective dans ces processus biologiques, la respiration et la photosynthèse ont été examinées chez des frênes qui croissent dans des conditions très différentes. Ce sont :

1. Une régénération naturelle de frêne ayant poussé durant 20 ans sous un couvert très épais de façon qu'elle atteignait à peine 45 à 60 cm. de haut. Une partie a été transplantée sur place (à Virelles) sous le même couvert (Rég. Nat. Supp. = Régénération Naturelle Supprimée), une autre partie a été transplantée à découvert à Gontrode (Rég. Nat. Dég. = Régénération Naturelle Dégagée).
2. Des plants de pépinière âgés d'un an, d'une hauteur de 40 à 60 cm. Ces plants ont été repiqués en partie sous le couvert à Virelles (Pép. Supp.) et à découvert à Gontrode (Pép. Dég.).

3. Une régénération naturelle âgée d'environ 15 ans et dont les dominantes ont une hauteur d'environ 6 à 7 m. Cette régénération se présente également à Virelles et on peut déduire de sa croissance annuelle qu'elle a toujours été modérément abritée. Dans ce groupe de régénération on a prélevé des feuilles des trois différents étages : de l'étage dominant (Rég. Nat. DOM.), de l'étage co-dominant (Rég. Nat. Co-Dom.) et de l'étage dominé (Rég. Nat. Dom.).
4. Une régénération artificielle âgée de 10 ans d'une hauteur d'environ 7 m. Ici aussi on a prélevé des feuilles des trois étages (Rég. Art. DOM., Rég. Art. Co-Dom. Rég. Art. Dom.).
5. Un arbre de la futaie mélangée, à Gontrode. Pour des raisons techniques, on n'a prélevé de cet arbre que des feuilles de l'étage dominé (Arbre Dom.).

Les déterminations ont été pratiquées fin juillet — début août, d'après la méthode manométrique directe de Warburg (15). Toutes les déterminations ont été exécutées à 10 reprises. Pour la photosynthèse, l'intensité de la lumière mesurée à la hauteur du tissu végétal s'élevait à 20.000 lux.

Les résultats ont été exprimés par :

- a. La régression linéaire de l'assimilation et de la respiration dans le temps.
 - b. L'intensité en $\mu\text{l O}_2/\text{h}$.
- et aussi bien par rapport à l'unité de poids de matière sèche que par rapport à la surface de feuilles.

2. La respiration

La respiration par unité de surface de feuilles varie très fort d'un sujet à l'autre (Tableau I).

Dans tous les cas comparables la respiration est plus intense pour les feuilles de lumière que pour les feuilles d'ombre.

- Rég. Nat. Dég./Rég. Nat. Supp. : 39,84 — 10,74
- Pép. Dég./Pép. Supp. : 46,92 — 13,02
- Rég. Nat. DOM./Rég. Nat. Dom. : 31,74 — 13,86
- Rég. Art. DOM./Rég. Art. Dom. : 59,40 — 29,52

Dans les diverses classes sociales de la régénération naturelle (sujets 5 à 7) et de la régénération artificielle (sujets 8 à 10) la respiration est plus active à mesure que s'élève la position sociale : suivant un rapport de 1 — 1,49 — 2,29 pour le premier cas cité et 1 — 1,31 — 2,01 pour les sujets qui sont cités ensuite. La différence est plus grande entre l'étage dominant et l'étage co-dominant qu'entre l'étage co-dominant et l'étage dominé.

TABEAU I
La respiration par 10 cm² de surface de feuilles

Objet	Régression linéaire	respiration $\mu\text{l O}_2/10 \text{ cm}^2/\text{h}$	Par rapport à la Rég. Nat. Supp.
Rég. Nat. Supp. (1)	$y = 0,179x$	10,74	100
Rég. Nat. Dég. (2)	$y = 0,664x$	39,84	371
Pép. Supp. (3)	$y = 0,217x$	13,02	121
Pép. Dég. (4)	$y = 0,782x$	46,92	437
Rég. Nat. DOM. (5)	$y = 0,529x$	31,74	296
Rég. Nat. Co-dom. (6)	$y = 0,345x$	20,70	193
Rég. Nat. Dom. (7)	$y = 0,231x$	13,86	129
Rég. Art. DOM. (8)	$y = 0,990x$	59,40	553
Rég. Art. Co-dom. (9)	$y = 0,644x$	38,64	360
Rég. Art. Dom. (10)	$y = 0,492x$	29,52	275
Abre Dom. (11)	$y = 0,444x$	26,64	248

L'intensité de la respiration n'est pourtant pas la même pour toutes les feuilles de lumière. C'est ainsi que les feuilles de l'étage dominant du groupe de régénération artificielle présentent une activité respiratoire de 49 % supérieure à celle de la régénération naturelle dégagée.

Il est clair que l'intensité lumineuse n'est pas seule à exercer une influence sur le niveau de la respiration mais que d'autres facteurs interviennent aussi. On peut en premier lieu penser encore à l'âge des plantes, ce qu'a fait Neuwirth, mais il est plus correct de prendre la hauteur en considération. En effet, l'âge des arbres n'est pas toujours en corrélation avec leur hauteur. Ainsi par exemple, les semis naturels dégagés sont caractérisés par une hauteur de 45 à 60 cm et un âge moyen de 20 ans, tandis que le groupe de régénération artificielle atteint une hauteur de 7 m. pour un âge de 10 ans.

Pour les feuilles d'ombre aussi le niveau de la respiration peut différer beaucoup. Les plus grandes différences se présentent entre les semis naturels supprimés et les feuilles de l'étage dominé de la régénération artificielle dans la proportion de 1/2,75.

La respiration par unité de surface de feuilles, aussi bien pour les feuilles de lumière que pour les feuilles d'ombre, est donc plus intense pour les grands arbres que pour les arbres plus petits.

Pourtant les différences entre les feuilles de lumière et les feuilles d'ombre sont plus grandes pour les petits plants que pour les grands :

objets	différences absolues/cm ² /h.	proportion
—Pép. Dég./Pép. Supp.	3,39	3,60
—Rég. Nat. Dég./Rég. Nat. Supp.	2,91	3,71
—Rég. Art. DOM./Rég. Art. Dom.	2,99	2,01

C'est quand on compare l'intensité de respiration des deux types de feuilles que les différences apparaissent le plus nettement.

Cependant en aucun cas il n'a été constaté que le niveau des feuilles d'ombre des grands plants approchent du niveau des feuilles de lumière des petits plants. Les différences les plus petites se trouvent entre les semis naturels dégagés et les feuilles d'ombre de l'étage dominé du groupe de régénération artificielle (39,84 – 29,52).

On pourrait supposer que l'influence de la hauteur est de fait déterminée par l'épaisseur des feuilles, parce que des plants plus grands possèderaient des feuilles plus épaisses. Ceci n'est pourtant pas le cas. En effet, l'épaisseur de feuilles des arbres plus grand est pratiquement la même que celle des petits plants :

— Rég. Nat. Dég. : 0,235 mm; Rég. Nat. Supp. : 0,125 mm
— Pép. Dég. : 0,201 mm; Pép. Supp. : 0,115 mm
— Rég. Art. DOM. : 0,227 mm; Rég. Art. Dom. : 0,145 mm

Ce n'est que pour les feuilles d'ombre qu'il y a une légère différence d'épaisseur de feuilles pour les petits et les grands plants.

Mais ce ne sont pas seulement l'intensité de la lumière et la hauteur qui exercent une influence sur la respiration, l'origine joue aussi un rôle certain. Ceci ressort de la différence entre les semis naturels supprimés et les plants de pépinière. Pour ces derniers l'activité par rapport à celle du premier groupe est supérieure de 21 % sous le couvert à Virelles, et de 18 % à découvert à Gontrode. Ce qui est en un certain sens remarquable, c'est qu'en toutes circonstances, aussi bien en pleine lumière que sous le couvert, les plants de pépinière présentent une plus grande intensité que les semis naturels.

Les résultats de l'activité respiratoire, déterminés par unité de poids, sont totalement différents de ceux déterminés par unité de surface (Tableau II).

Les phénomènes les plus frappants sont :

1. Les différences entre les divers sujets, donc aussi entre feuilles de lumière et les feuilles d'ombre ont beaucoup diminué : entre les deux extrêmes, il ne subsiste plus qu'une différence de 105%, tandis que ce taux se montait à 435 % quand il était exprimé par cm^2 .
2. Une distinction nette entre les feuilles de lumière et les feuilles d'ombre n'est pas toujours possible.
Les semis naturels et les plants de pépinière ont, à découvert, à Gontrode, une plus grande activité respiratoire que sous le couvert à Virelles : respectivement 1,22/1 – 1,17/1.
Pour le groupe de régénération naturelle modérément abrité (sujets 5, 6, 7) il n'y a pratiquement pas de différence entre les

TABLEAU II

La respiration par gramme de matière sèche

Objet	Régression linéaire	Respiration $\mu\text{l O}_2/\text{g}$ mat. sèche	Par rapport à la Rég. Nat. Supp.
Rég. Nat. Supp. (1)	$y = 8,182x$	490,92	100
Rég. Nat. Dég. (2)	$y = 10,004x$	600,24	122
Pép. Supp. (3)	$y = 12,578x$	754,68	154
Pép. Dég. (4)	$y = 14,693x$	881,58	180
Rég. Nat. DOM. (5)	$y = 16,773x$	1006,38	205
Rég. Nat. Co-dom. (6)	$y = 16,517x$	991,02	202
Rég. Nat. Dom. (7)	$y = 13,467x$	808,02	165
Rég. Art. DOM. (8)	$y = 12,135x$	728,10	148
Rég. Art. Co-Dom. (9)	$y = 15,580x$	934,80	190
Rég. Art. Dom. (10)	$y = 15,267x$	916,02	187
Arbre Dom. (11)	$y = 12,905x$	774,30	158

feuilles de l'étage dominant et celles de l'étage-codominant (1,5 %), mais la respiration est de 23 % plus intense à l'étage co-dominant qu'à l'étage dominé.

Finalement dans le groupe de régénération artificielle, les rapports sont totalement inversés. L'activité la plus basse est en effet, observée ici pour les feuilles de lumière. Entre l'étage co-dominant et l'étage dominé il n'existe pratiquement aucune différence. La respiration des feuilles de l'étage co-dominant est de 28 % plus intense que celle de l'étage dominant.

3. L'influence de la hauteur des plants n'est pas nette non plus. Il est pourtant possible que la respiration par poids de matière sèche soit, en général, plus intense pour les petits plants que pour les feuilles de lumière, tandis que le phénomène inverse se présente pour les grands arbres.

Les différences d'après l'origine persistent cependant. Les plants de pépinière ont sous le couvert, à Virelles, comme à découvert, à Gontrode, une activité respiratoire plus intense (54 % à Virelles et 47 % à Gontrode). Il est, de plus, à noter que la respiration des plants de pépinière supprimés est de 26 % supérieure à celle des semis naturels dégagés.

A l'aide de ces données sur la respiration, il est possible de constater, pour la pratique ultérieure, des réactions importantes qui peuvent être résumées comme suit :

1. Lorsque l'éclairement décroît, l'intensité respiratoire diminue par unité de surface de feuilles, alors qu'elle augmente lorsque l'éclairement s'accroît.

2. Quand on passe d'un climat de luminosité à un autre, le plant adapte aussi son intensité respiratoire au nouveau climat de luminosité; toutefois, le climat de luminosité d'origine continue d'exercer son influence: quand on transplante des éléments de pépinière à Virelles, l'intensité respiratoire par rapport à la surface diminue; mais elle demeure à un niveau plus élevé que celui des semis naturels sous le couvert, à Virelles; quand on opère une transplantation de Virelles à Gontrode, l'intensité respiratoire croît au point de vue surface, mais elle demeure à un niveau inférieur à celui des plants de pépinière repiqués à Gontrode.

Il apparaît spécialement que les semis naturels, supprimés pour une longue période, réagissent puissamment à la transplantation accompagnée d'un dégagement. Cela indique que ces plants qui ont, en moyenne, poussé de 2,5 cm, possèdent encore la possibilité de reprendre une croissance normale, du moins lorsque les circonstances leur sont favorables.

3. Photosynthèse

Les résultats de la photosynthèse, exprimés par unité de surface de feuilles, correspondent dans une grande mesure à ceux de la respiration par unité de surface de feuille. (Tableau III).

TABLEAU III

La photosynthèse par 10 cm² de surface de feuilles

Objet	Régression linéaire	Photosynthèse $\mu\text{l O}_2/10 \text{ cm}^2/\text{h}$	Par rapport à la Rég. Nat. Supp.
Rég. Nat. Supp. (1)	$y = 0,283x$	16,98	100
Rég. Nat. Dég. (2)	$y = 0,827x$	49,62	292
Pép. Supp. (3)	$y = 0,409x$	24,54	145
Pép. Dég. (4)	$y = 0,895x$	53,70	316
Rég. Nat. DOM. (5)	$y = 0,659x$	39,54	233
Rég. Nat. Co-dom. (6)	$y = 0,511x$	30,66	181
Rég. Nat. Dom. (7)	$y = 0,390x$	23,40	138
Rég. Art. DOM. (8)	$y = 1,192x$	71,52	421
Rég. Art. Co-dom. (9)	$y = 0,868x$	52,08	307
Rég. Art. Dom. (10)	$y = 0,769x$	46,14	272
Arbre Dom. (11)	$y = 0,655x$	39,30	231

1. La photosynthèse est notablement plus grande pour les feuilles de lumière que pour les feuilles d'ombre. Pour tous les sujets à comparer, ce fait s'exprime ainsi :

- Rég. Nat. Dég./Rég. Nat. Supp. : 49,62 — 16,98
- Pép. Dég./Pép. Supp. : 53,70 — 24,54
- Rég. Nat. DOM./Rég. Nat. Dom. : 39,54 — 23,40
- Rég. Art. DOM./Rég. Art. Dom. : 71,52 — 46,14

Aux divers étages, la photosynthèse augmente aussi à mesure que s'élève la position sociale.

2. Non seulement le caractère des feuilles à l'égard de la lumière, mais aussi la hauteur des plants exerce une influence sur l'intensité de la photosynthèse.

Pour les feuilles de l'étage dominant de la régénération artificielle, la photosynthèse est de 33 % plus élevée que pour les plants de pépinière dégagés et de 44 % plus élevée que pour la régénération naturelle dégagée.

Pour les feuilles d'ombre des divers sujets, les différences entre grands et petits plants sont encore plus importantes.

Les différences entre feuilles de lumière et feuilles d'ombre sont aussi plus considérables pour les petits plants que pour les plants plus grands, et cela ne s'exprime pas seulement dans la relation entre les différents types de feuilles mais même dans des différences absolues :

sujets	différences absolues/cm ² /h	rappports
— Rég. Nat. Dég./Rég. Nat. Supp	3,26	2,92
— Pép. Dég./Pép. Supp.	2,92	2,19
— Rég. Art. DOM./Rég. Art. Dom.	2,54	1,55

Bien que les principaux résultats de la respiration et de la photosynthèse par unité de surface de feuilles suivent la même tendance, certains résultats définis diffèrent dans une plus ou moins grande mesure :

- les différences entre les feuilles de lumière et les feuilles d'ombre sont généralement moindres pour la photosynthèse que pour la respiration. A l'égard de la photosynthèse, les extrêmes sont dans le rapport 1/4,21, tandis que pour la respiration, ils se trouvent dans le rapport 1/5,53.

Les semis naturels dégagés donnent 2,92 fois plus d'oxygène que les semis naturels supprimés mais ils absorbent 3,71 fois plus d'oxygène.

Pour les plants de pépinière ces rapports sont respectivement de 2,19 et 3,60.

Les différences entre les diverses classes sociales ne sont pas non plus aussi considérables : 55 % pour le groupe de régénération artificielle et 69 % pour le groupe de régénération naturelle modérément abrité, contre respectivement 101 % et 129 % pour la respiration.

- L'influence de l'origine n'est plus nettement marquée dans chacun des cas : à découvert à Gontrode, il n'y a pratiquement plus de différence entre les semis naturels et les plants de pépinière (1/1,08). Sous le couvert, à Virelles, par contre, les différences sont plus accusées : les plants de pépinière libèrent 45 % d'oxygène de plus que les semis naturels originaires de Virelles.
- Les différences entre les feuilles d'ombre des grands plants et les feuilles de lumière des petits plants ont beaucoup diminué : pour les feuilles de l'étage dominé du groupe de régénération artificielle, la photosynthèse est pratiquement égale à celle de la régénération naturelle dégagée et des plants de pépinière (1/1,08 et 1/1,16), mais elle est de 17 % supérieure à celle des feuilles de l'étage dominant du groupe de régénération naturelle modérément abrité.

Les résultats de la photosynthèse par poids de matière sèche diffèrent beaucoup de ceux par unité de surface de feuilles (Tableau IV).

TABLEAU IV

La photosynthèse par gramme de matière sèche

Objet	Régression linéaire	Photosynthèse $\mu\text{l O}_2/\text{g}$ mat. sèche	Par rapport à la Rég. Nat. Supp.
Rég. Nat. Supp. (1)	$y = 12,906x$	774,36	100
Rég. Nat. Dég. (2)	$y = 12,467x$	748,02	97
Pép. Supp. (3)	$y = 23,721x$	1423,26	184
Pép. Dég. (4)	$y = 16,804x$	1008,24	130
Rég. Nat. DOM (5)	$y = 21,004x$	1260,24	163
Rég. Nat. Co-dom. (6)	$y = 24,637x$	1478,22	191
Rég. Nat. Dom. (7)	$y = 22,750x$	1365,00	176
Rég. Art. DOM. (8)	$y = 14,620x$	877,20	113
Rég. Art. Co-Dom. (9)	$y = 21,043x$	1262,58	163
Rég. Art. Dom. (10)	$y = 23,850x$	1431,00	185
Arbre Dom. (11)	$y = 19,067x$	1144,02	148

Les résultats sont en général très complexes. La distinction entre feuilles de lumière et feuilles d'ombre n'est plus possible.

Pour les petits semis naturels il n'y a plus de différence entre les plants abrités à Virelles et ceux à découvert à Gontrode. Pour les plants de pépinière par contre, la photosynthèse par poids de matière sèche est notablement plus élevée (41 %) pour les plants supprimés que pour les plants dégagés. Pour le groupe de régénération artificielle aussi, ce sont les feuilles d'ombre qui montrent la plus grande activité (63 % de plus que les feuilles de lumière). Mais pour le groupe modérément abrité, l'activité la plus intense

est observée dans les feuilles de l'étage co-dominant, tandis qu'il existe seulement peu de différence entre les feuilles de l'étage dominé et celles de l'étage dominant.

Il n'existe plus de différence très marquante entre les divers sujets.

Ces résultats ne présentent plus guère de concordance avec la respiration par poids de matière sèche. C'est ainsi que les plants de pépinière dégagés consomment plus d'oxygène que les plants de pépinière supprimés, tandis que la libération d'oxygène est nettement plus intense pour les feuilles de lumière de ces sujets que pour leurs feuilles d'ombre. Le classement des sujets du groupe de régénération naturelle modérément abrité et de ceux du groupe de la régénération artificielle n'est également plus le même.

Dans la photosynthèse par poids de matière sèche l'influence de l'intensité de la lumière et de la grandeur des plants n'est pas nette. Par contre l'influence de l'origine est assez grande, surtout quand les plants sont supprimés. C'est ainsi qu'à Virelles les plants de pépinière libèrent 84% plus d'oxygène que les semis naturels. A découvert, à Gontrode, les différences sont moindres (35 %), mais ce sont les plants de pépinière qui exercent l'activité la plus intense.

4. Le rapport photosynthèse-respiration

La relation entre la photosynthèse et la respiration, exprimée par le rapport (activité de photosynthèse / activité respiratoire) $\times 100$, permet de rechercher l'efficacité de la photosynthèse. Le rapport est indépendant du mode selon lequel la photosynthèse et la respiration sont exprimées (Tableau V).

TABLEAU V
Le rapport photosynthèse — respiration

Objet	(Phot./resp.) $\times 100$	Par rapport à la Rég. Nat. Supp.
Rég. Nat. Supp. (1)	158	100
Rég. Nat. Dég. (2)	125	79
Pép. Supp. (3)	188	119
Pép. Dég. (4)	114	72
Rég. Nat. DOM. (5)	125	79
Rég. Nat. Co-dom. (6)	148	94
Rég. Nat. Dom. (7)	169	107
Rég. Art. DOM. (8)	120	76
Rég. Art. Co-Dom. (9)	135	85
Rég. Art. Dom. (10)	156	99
Arbre Dom. (11)	148	94

Il est important de constater que ce rapport est plus grand pour les feuilles d'ombre que pour les feuilles de lumière. Cela se présente pour tous les objets :

- Rég. Nat. Dég./Rég. Nat. Supp. : 125/158 ou 1/1,26
- Pép. Dég./Pép. Supp. : 114/188 ou 1/1,65
- Rég. Nat. DOM./Rég. Nat. Dom. : 125/169 ou 1/1,35
- Rég. Art. DOM./Rég. Art. Dom. : 120/156 ou 1/1,30

Ce rapport est à peu près le même pour les différents sujets d'ombre : 158—188—169—156. Entre les deux extrêmes il n'y a qu'une différence de 20 %. Pour les sujets de lumière l'analogie est encore plus grande : les différences maxima comportent seulement 10 %.

La hauteur des plants n'exerce donc apparemment aucune influence sur le rapport photosynthèse/respiration.

Par contre on peut constater une influence certaine de l'origine des plants. Cela ressort des différences entre les plants de pépinière et les semis naturels à découvert à Gontrode, mais surtout sous le couvert à Virelles.

Le rapport photosynthèse/respiration est en général supérieur de 39 % pour les feuilles d'ombre à l'égard des feuilles de lumière. Cela montre que dans des conditions de luminosité défavorables ou pour des plants qui ont poussé à l'ombre, l'efficacité de la photosynthèse se trouve surélevée.

Il est possible que ce phénomène contienne l'explication d'une croissance atteignant à retardement son point culminant pour des plants chez qui elle a été longtemps entravée par suite de leur situation à l'ombre; le même phénomène peut aussi expliquer l'extraordinaire puissance de récupération des semis naturels originaires de Virelles, supprimés pendant une longue période.

Dans le même ordre d'idées, il devient aussi plus clair que le passage d'un milieu de luminosité à un autre, aussi bien que les réactions qui s'ensuivent, seraient à expliquer par une efficacité augmentée ou diminuée de la photosynthèse; celle-ci trouverait sa cause dans le changement de teneur en chlorophylle par unité de poids ou de masse de la feuille.

L'adaptation des plants de pépinière au milieu de luminosité de Virelles serait ainsi à ramener à l'élévation de l'efficacité de la photosynthèse qui atteint même un point plus haut que pour les semis originaires de Virelles même.

Inversement la transplantation de ces semis dans une station avec un éclairage pratiquement illimité (Gontrode) s'accompagne d'une diminution d'efficacité de la photosynthèse.

Lorsque des plants de pépinière sont transplantés à Virelles, la réaction est d'autre part plus forte que lorsque des plants de Virelles sont transplantés à Gontrode : dans le premier cas l'efficiencia monte de 64 %, dans le second elle diminue de 26 %.

5. Photosynthèse apparente

Le calcul du rapport photosynthèse/respiration a pour inconvénient principal de ne donner de renseignements directs ni sur les différences absolues entre la photosynthèse et l'activité respiratoire, ni par conséquent sur le résultat de l'assimilation. Il est possible cependant qu'un rapport élevé photosynthèse/respiration coïncide avec une photosynthèse apparente peu élevée.

Bien que les différences entre feuilles de lumière et feuilles d'ombre s'expriment fort bien en calculant l'activité de la photosynthèse et celle de la respiration par unité de surface, il n'en est pas de même pour la photosynthèse apparente par cm^2 (Tableau 6).

TABLEAU VI
Photosynthèse apparente

Objet	Par surface de feuilles		Par gramme de matière sèche	
	Photos. apparente $\mu\text{l O}_2/10 \text{ cm}^2/\text{h}$	Par rapport à la Rég. Nat. Supp.	Phot. apparente $\mu\text{l O}_2/\text{g}$	Par rapport à la Rég. Nat. Supp.
Rég. Nat. Supp. (1)	6,24	100	283	100
Rég. Nat. Dég. (2)	9,78	157	148	52
Pép. Supp. (3)	11,52	185	669	236
Pép. Dég. (4)	6,78	109	127	45
Rég. Nat. DOM. (5)	7,80	125	254	90
Rég. Nat. Co-dom. (6)	9,96	160	487	172
Rég. Nat. Dom. (7)	9,54	153	557	197
Rég. Art. DOM. (8)	12,12	194	149	53
Rég. Art. Co-dom. (9)	13,44	215	328	116
Rég. Art. Dom. (10)	16,62	266	515	182
Arbre Dom. (11)	12,66	203	370	131

C'est lorsque la photosynthèse apparente est exprimée par rapport au poids de matière sèche que ces relations se manifestent le plus clairement.

Les habitats à respectivement haute et basse intensité d'éclaircissement sont caractérisés par des taux respectivement bas ou élevés de photosynthèse apparente par rapport au poids de matière sèche.

Les différences entre feuilles de lumière et d'ombre sont particulièrement accentuées pour les plants de pépinière. Pour

ces plants, la photosynthèse apparente sous le couvert, à Virelles, est 5,27 fois plus grande qu'à découvert. Pour les semis naturels, par contre, cette proportion est seulement de 1,91. Cela montre en même temps que l'origine des plants peut exercer une très grande influence sur la photosynthèse apparente.

Pour les feuilles de lumière typiques (Rég. Nat. Dég., Pép. Dég. et Rég. Art. DOM.) le niveau de la photosynthèse apparente demeure à peu près égal et se montre par conséquent indépendant de la grandeur. Pour les feuilles d'ombre, le niveau le plus élevé est celui des plants de pépinière et celui des semis naturels est de beaucoup le plus bas.

Le taux relativement bas de la photosynthèse apparente pour les semis naturels supprimés pendant une longue période est l'un des facteurs qui aide à expliquer la croissance en hauteur et en grosseur très limitée de ces plants. Mais, de son côté, le taux relativement élevé du rapport photosynthèse/respiration permet de comprendre que ces plants, malgré leurs circonstances de vie extrêmement difficiles, demeurent en vie.

Il est difficile de tirer des conclusions bien nettes des résultats de la photosynthèse apparente par unité de surface de feuille : les résultats varient tellement d'un sujet à l'autre qu'on ne peut reconnaître l'influence du milieu de luminosité, pas plus que celle de la hauteur et de l'origine des plants.

Pour les semis naturels le taux le plus élevé se rencontre pour les plants dégagés tandis que pour les plants de pépinière le taux le plus élevé se trouve chez les plants supprimés. Pour le groupe de régénération modérément abrité et pour le groupe de régénération artificielle, l'ordre des différentes classes sociales n'est pas le même. Le taux le plus bas du groupe de régénération artificielle est même supérieur à tous les taux des autres groupes.

Une explication de tous ces phénomènes ne pourra peut-être s'obtenir que par l'étude approfondie de tous les processus physiologiques qui se déroulent dans la feuille et dans le plant.

6. Le rapport photosynthèse/chlorophylle

Par la même occasion on a mesuré la teneur en chlorophylle de tous les sujets (Lust, 7). Ce paramètre est indépendant du mode selon lequel la photosynthèse et la teneur en pigment sont exprimés (Tableau VII).

L'influence de la lumière se manifeste très nettement pour les petits plants; et exactement de la même manière pour les semis naturels et pour les plants de pépinière. De fait, le rapport photo-

TABLEAU VII

Le rapport photosynthèse — chlorophylle

Objet	Photosynthèse en $\mu\text{l O}_2/\text{h}$ par mg chl (a + b)	Par rapport à la Rég. Nat. Supp.
Rég. Nat. Supp. (1)	53	100
Rég. Nat. Dég. (2)	267	504
Pép. Supp. (3)	81	153
Pép. Dég. (4)	407	768
Rég. Nat. DOM. (5)	85	160
Rég. Nat. Co-dom. (6)	102	192
Rég. Nat. Dom. (7)	85	160
Rég. Art. DOM. (8)	102	192
Rég. Art. Co-dom. (9)	132	249
Rég. Art. Dom. (10)	97	183
Arbre Dom. (11)	86	162

synthèse/chlorophylle est 5 fois plus élevé pour les plants dégagés que pour les plants supprimés.

Entre les deux groupes de plants il existe pourtant des différences essentielles. Le rapport est de 53 % plus grand pour les plants de pépinière que pour les semis naturels, aussi bien à découvert que sous le couvert. L'influence de l'origine est donc nette.

Dans chacun des cas, apparaît chez ces plants le fonctionnement assez médiocre de la chlorophylle quand ils sont abrités et de la haute activité de la photosynthèse par rapport à la teneur en chlorophylle quand ils sont exposés en pleine lumière. Les teneurs élevées en chlorophylle qu'on retrouve dans les feuilles d'ombre et dans les plants d'ombre seraient donc en grande partie compensées par une activité plus basse de la photosynthèse par rapport à l'unité de masse de chlorophylle.

Pour les plants modérément abrités et pour le groupe de régénération artificielle, ce rapport par contre n'atteint pas son taux le plus élevé dans les feuilles de l'étage dominant mais bien dans celles de l'étage co-dominant. Dans les deux cas le rapport est pratiquement le même à l'étage dominant et à l'étage dominé. Toutefois les taux sont partout un peu plus élevés pour le groupe de régénération artificielle que pour le groupe de régénération naturelle modérément abrité. Le rapport entre l'étage co-dominant et les autres étages est en moyenne de 1/0,79.

RÉSUMÉ

La respiration et la photosynthèse de frênes qui poussent dans des conditions différentes

On a déterminé divers taux physiologiques chez des frênes de hauteur et d'âges divers qui croissent dans des conditions différentes de luminosité :

- respiration par rapport à l'unité de surface et par rapport à l'unité de poids.
- photosynthèse par rapport à l'unité de surface et par rapport à l'unité de poids.
- photosynthèse apparente
- rapport photosynthèse — respiration
- rapport photosynthèse — teneur en chlorophylle

Cette étude fait ressortir que, non seulement le caractère des feuilles par rapport à la lumière, mais aussi l'âge, la hauteur et l'origine des plants exercent une influence sur la respiration et la photosynthèse.

Par unité de surface, les feuilles de lumière ont une respiration et une photosynthèse plus intense que les feuilles d'ombre.

Il est à noter aussi que lorsque des feuilles de lumière et des feuilles d'ombre se trouvent exposées au même éclaircissement, non seulement le rapport photosynthèse-respiration mais aussi la photosynthèse apparente est plus élevée pour les feuilles d'ombre que pour les feuilles de lumière.

SUMMARY

Respiration and photosynthesis of ashes, grown up under different circumstances

Some physiological characteristics have been researched on ashes of different ages and height and grown up under different light circumstances :

- the respiration pro unit of leaf surface and pro unit of weight.
- the photosynthesis pro unit of leaf surface and pro unit of weight.
- the apparent photosynthesis
- the relation photosynthesis-respiration
- the relation photosynthesis-chlorophyll content.

Besides the influence of the light characteristics of the leaves, the research proves also the influence of age, height and provenance on the amount of photosynthesis and respiration.

The respiration and photosynthesis pro unit of leaf surface is higher with sun leaves as with shade leaves.

With ashes, grown up at the same level of light intensity, not only the relation photosynthesis-respiration, but also the apparent photosynthesis is higher with shade leaves as with sun leaves.

ZUSAMMENFASSUNG

Atmung und Photosynthese von Eschen, unter verschiedenen Umstände aufgewachsen

Mehrere physiologische Merkmale sind untersucht worden bei Eschen verschiedenen Alters und Höhe und unter verschiedenen Umstände aufgewachsen :

- die Atmung pro Blattflächeneinheit und pro Gewichtseinheit
- die Photosynthese pro Blattflächeneinheit und pro Gewichtseinheit
- die apparente Photosynthese
- die Relation Photosynthese-Chlorophyllgehalt.

Die Untersuchung zeigt dass nicht nur der Lichtcharakter der Blätter aber auch das Alter, die Höhe und die Herkunft der Pflanzen die Atmung und die Photosynthese beeinflussen.

Die Intensität der Atmung und Photosynthese pro Blattflächeneinheit ist grösser bei Schattenblätter als bei Lichtblätter.

Eine gleiche Lichtquantität vorausgesetzt, ist nicht nur die Relation Photosynthese-Atmung, aber auch die apparente Photosynthese grösser bei Schattenblätter als bei Lichtblätter.

SAMENVATTING

Ademhaling en fotosynthese van essen die onder verschillende omstandigheden groeien

Bij essen van verschillende leeftijd en hoogte en die onder verschillende lichtomstandigheden groeien, werden diverse fysiologische waarden bepaald:

- de ademhaling per oppervlakte-eenheid en per gewichtseenheid
- de fotosynthese per oppervlakte-eenheid en per gewichtseenheid
- de schijnbare fotosynthese
- de verhouding fotosynthese-ademhaling
- de verhouding fotosynthese-chlorofylgehalte

In het onderzoek komt tot uiting, dat niet alleen het lichtkarakter van de bladeren, maar ook de leeftijd, de hoogte en de herkomst van de planten een invloed uitoefenen op de ademhaling en de fotosynthese.

Lichtbladeren hebben een grotere ademhaling en fotosynthese per oppervlakte-eenheid dan schaduwbladeren.

Belangrijk is eveneens, dat, wanneer licht- en schaduwbladeren blootgesteld worden aan een zelfde belichting, niet alleen de verhouding fotosynthese-ademhaling, maar ook de schijnbare fotosynthese groter is bij schaduwbladeren dan bij lichtbladeren.

LITERATURE

1. ASSMANN, F. : Waldertragskunde. *B.L.V. Verlagsgesellschaft*, München-Bonn-Wien, 1961.
2. BOURDEAU, P.F. : Relation between growth and unit rate of photosynthesis. *Pr. 5. Northeast. For Tree Improv. Con., Orono, Maine*, 1957-1958, 58-62.
3. GABRIELSEN, E.K. : Chlorophyllkonzentration und Photosynthese. *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, 1960, V, II, 157-167.
4. GRABRIELSEN, E.K. : Ueber Lichtabsorption in Photosyntheseorganen. *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, 1960, V, II 8-27.
5. HOFFMANN, P. : Zur Physiologie der Photosynthese bei höheren Pflanzen. *Bot. Studien*, 1968, 18.
6. KRAMER, P.J. & KOZLOWSKI, T.T. : *Physiology of trees*. New-York, Toronto, London, 1960.
7. LUST, N. : Etude sur la teneur en pigment de frênes qui croissent dans des conditions différentes. *Sylva Gandavensis*, 1973.
8. LYR, H., POLSTER, R.H. & FIEDLER H.J. : *Gehölzphysiologie*. Jena VEB. Gustav Fischer, 1967.
9. METZNER, H. : Photosynthese. *Fortschritte der Botanik*, 28 B, Springer Verlag; Berlin, Heidelberg, New-York, 1966, 45-59.
10. NEUWIRTH, G. : Assimilation, Atmung und Transpiration unterschiedlich gedüngter junger Koniferen während des Frühjahrsaustriebes in Abhängigkeit von Klimafaktoren. *Archiv für Forstwesen*, 1966, 516, 629-639.

11. NEUWIRTH, G. : Neue Ergebnisse auf dem Gebiet der Erforschung physiologische Grundlagen der Ertragsbildung im Walde. *Sozialistische Forstwissenschaft*, 1967, 17, 3, 72-75.
12. NEUWIRTH, G. : Neue Erkenntnisse über die Zusammenhänge zwischen Gasstoffwechsel und Ertrag von Waldbaumen. *Archiv für Forstwesen*, 1967, 16, 6/9, 765-768.
13. SCHOEPPER, W. : Beiträge zur Erfassung des Assimilationsapparates der Fichte. Stuttgart, 1961; *Schr. Landesforst. Baden-Württemberg*, 10.
14. TRANQUILLINI, W. : Das Lichtklima wichtiger Pflanzengesellschaften. *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, 1960, V, II, 304-308.
15. UMBREIT, W.W., BURRIES, R.H. & STAUPFER J.F. : Manometric techniques. United States, 1964.
16. VAN MIEGROET, M. : Kunstbeleuchtung und Gasaustausch — Mittel zur Erforschung der Baumart. *XIV. I.U.F.R.O. Kongress*, München, 1967.
17. VAN MIEGROET, M. : Untersuchungen über die Photoreaktivität einiger Laubbaumarten. *Sylva Gandavensis*, 1970, 23.
18. VAN MIEGROET, M. & LUST N. : Aufbau, Wachstum und Reaktionsvermögen von unterdrückten Eschenverjüngungen. *Sylva Gandavensis*, 1971, 34.