

ETUDE SUR LA TENEUR EN PIGMENT DE FRENES QUI CROISSENT DANS DES CONDITIONS DIFFERENTES

par

Lust N.

1. Introduction

L'étude de la teneur en pigment d'une essence peut aider à comprendre et à expliquer le caractère et la croissance des arbres.

On sait depuis longtemps que la teneur en pigment des feuilles de la même essence peut être différente et qu'il peut même exister des variantes entre les feuilles d'un même arbre. Les propriétés héréditaires et le milieu sont considérés comme les causes principales de ces variations.

Déjà en 1913 Willstätter et Stoll pouvaient démontrer clairement que la teneur en pigment des feuilles de lumière et des feuilles d'ombre du même arbre est différente (1). L'étude de Egle en 1937 confirmait ce résultat (2).

A partir de constatations de ce genre, les théories d'«adaptations chromatique et énergétiques» furent élaborées. En même temps l'attention fut attirée sur l'influence exercée par l'état nutritionnel du sol, par la qualité de la lumière — influence des diverses longueurs d'ondes — et par la température.

D'autres recherches ont souligné la grande complexité du phénomène, l'impossibilité de généraliser des résultats déterminés et la nécessité d'examiner individuellement les différentes situations.

L'analyse quantitative des pigments est un moyen de constater le caractère de feuilles de lumière ou de feuilles d'ombre et par conséquent de juger du tempérament d'une essence.

Les feuilles d'ombre contiennent en général plus de pigments verts et jaunes que les feuilles de lumière, du moins lorsque la teneur est exprimée par unité de poids. Ceci s'explique parce que les feuilles d'ombre sont très minces et légères.

Le phénomène inverse se produit en effet lorsque la teneur en pigments est exprimée par unité de surface (Tableau I).

TABLEAU I

Teneur en chlorophylle et en caroténoïdes des feuilles dont le caractère à l'égard de la lumière est différent

Auteur	Objet	mg pigment/10 g de poids de matière fraîche		mg pigment/10 g de poids de matière sèche		mg pigment/100 cm ² surface de feuilles	
		chlor.	carot.	chlor.	carot.	chlor.	carot.
Willstätter u.		25,9	6,32	78,4	13,83	—	—
Stoll (17)		28,2	5,07	111,7	10,63	—	—
Egle (2)		39,3 52,5	7,00 9,20	118,0 158,0	21,00 27,60	6,7 5,2	1,31 1,05

Van Miegroet (17) a examiné la teneur en pigment de différents arbres d'une futaie mélangée. Cela l'amena à la constatation que la teneur en chlorophylle par poids de matière fraîche est en général plus grande pour les feuilles de l'étage dominant que pour celles de l'étage co-dominant. Le frêne constitue néanmoins une exception :

	Chlor. a (mg/g poids de matière fraîche)	Chlor. b (mg/g poids de matière fraîche)
étage dominant :	1,57	0,74
étage dominé :	1,61	0,83

On constate, il faut aussi le noter, en ce qui concerne les feuilles de l'étage dominant, que le frêne et l'érable se présentent comme étant relativement des essences d'ombre, le hêtre et le charme comme des essences de transition, et le chêne comme une essence nettement de lumière. D'après la teneur en pigment des feuilles de l'étage dominé, le frêne, le charme, l'érable et le chêne sont par contre à considérer comme étant relativement des essences de lumière par comparaison au hêtre qui se présente maintenant de façon nette comme une essence d'ombre.

Il apparaît donc que le frêne occupe une place particulière. Afin d'examiner de plus près le caractère du frêne, on a déterminé la teneur en pigment de frênes qui poussent dans des conditions très différentes.

1. Une régénération naturelle de frêne qui, durant vingt ans, a poussé sous un couvert très épais, à tel point que sa hauteur atteignait à peine 45 à 60 cm. 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 d'un an d'âge, d'une hauteur de 40 à 60 cm. Ces plants ont été repiqués en partie à Virelles sous le couvert de (1) (Pép. Supp.) et en partie à découvert à Gontrode (Pép. Dég.).
3. Une régénération naturelle d'à peu près 15 ans d'âge dont l'étage dominant atteint environ 6 à 7 mètres. Cette régénération se trouve 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 de trois étages différents : 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 de 10 ans d'âge et dont les dominantes atteignent 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 de Gontrode. De cet arbre on a seulement pour des raisons techniques prélevé des feuilles de l'étage dominé (Arbre Dom.).

La détermination de pigment a été exécutée en juillet, août et septembre. La teneur en chlorophylle a, chlorophylle b et caroténoïdes (xanthophylle et carotène) fut déterminée par spectrophotométrie après avoir extrait la chlorophylle de la matière végétale au moyen de l'acétone. Les carotènes furent évalués en même temps par spectrophotométrie après extraction par éther de pétrole et acétone et après séparation des autres pigments, au moyen de la chromatographie de partage. La teneur en xanthophylle a été calculée d'après la différence entre la teneur en caroténoïdes et carotènes (15).

La teneur en pigment peut être exprimée de manières différentes (3). De l'examen préliminaire est apparu qu'il est souhaitable d'exprimer les résultats par poids de matière sèche et par unité de surface.

2. Pigments par unité de matière sèche

La teneur en chlorophylle peut différer de beaucoup dans la même essence (Tableau II). Il est clair que plusieurs facteurs interviennent ici.

TABLEAU II

Taux moyens de chlorophylle a, chlorophylle b et chlorophylle (a + b)
en mg/g de poids de matière sèche
au cours de la période juillet-août-septembre

Objet	Taux moyens de			Par rapport à la Rég. Nat. Supp.		
	chl. a	chl. b	chl. (a + b)	chl. a	chl. b	chl. (a + b)
Rég. Nat. Supp. (1)	9,93	3,79	13,72	100	100	100
Rég. Nat. Dég. (2)	2,58	0,52	3,10	26	14	23
Pép. Supp. (3)	12,31	4,72	17,03	124	125	124
Pép. Dég. (3)	2,34	0,58	2,92	24	15	21
Rég. Nat. DOM. (5)	10,89	4,08	14,97	110	108	109
Rég. Nat. Co-dom. (6)	10,07	4,00	14,07	101	106	103
Rég. Nat. Dom. (7)	11,42	4,94	16,36	115	130	119
Rég. Art. DOM. (8)	6,63	1,89	8,52	67	50	62
Rég. Art. Co-dom. (9)	7,12	2,45	9,57	72	65	70
Rég. Art. Dom. (10)	9,14	3,10	12,24	92	82	89
Arbre Dom. (11)	9,14	3,22	12,36	92	85	90

Il est clair que les conditions de luminosité dans lesquelles poussent les plants peuvent être de très grande importance. Cela est montré entre autres par les sujets 1 à 4 : la teneur totale de chlorophylle des semis supprimés à Virelles comporte 13,72, tandis que les mêmes plants à découvert à Gontrode n'ont que 3,10 mg/g; d'autre part la teneur en pigment des plants de pépinière varie de 17,03 sous le couvert à Virelles, à 2,92 à découvert à Gontrode.

La teneur en pigment par poids de matière sèche est donc plus bien grande pour les feuilles d'ombre que pour les feuilles de lumière. Cette conclusion se trouve confirmée par la régénération artificielle âgée de 10 ans (sujets 8-9 et 10) : les feuilles de l'étage dominant contiennent moins de chlorophylle que les feuilles de l'étage dominé.

Les feuilles de l'étage dominé de la régénération artificielle (sujet 10) ont pratiquement autant de chlorophylle que les semis naturels supprimés : 12,24-13,72. Entre les feuilles de lumière de ces deux groupes, il existe pourtant des différences essentielles. En effet, la teneur en chlorophylle de la régénération naturelle dégagée atteint seulement 3,10 tandis que celle des feuilles de l'étage dominant atteint 8,52. La différence entre l'étage dominant et l'étage dominé de la régénération artificielle est donc beaucoup plus petite qu'entre les régénérations naturelles dégagée et supprimée : élévation de 44 % dans le premier cas par rapport à une élévation de 343 % dans le second cas. Les feuilles de lumière d'une même essence n'ont donc pas toujours la même teneur en pigment.

De semblables résultats indiquent que le comportement à l'égard de la lumière n'entre pas seul en ligne de compte pour déterminer la teneur en pigment. D'autres facteurs comme l'âge, ou, plus vraisemblablement, la hauteur du plant, semblent exercer une influence considérable.

Spécialement complexes sont les résultats obtenus pour les semis naturels qui croissent sous un couvert modérément épais (sujets 5-6 et 7). La teneur totale en chlorophylle dépend peu de la position sociale où se trouvent les feuilles : 14,97 à l'étage dominant et 16,36 à l'étage dominé, ce qui veut dire que la transition d'une lumière modérément forte à une ombre absolue provoque une élévation de teneur en chlorophylle de 9 % seulement.

Ces résultats sont donc en contradiction avec les résultats cités plus haut et ne correspondent pas à la règle générale qui veut que la teneur en pigment par poids de matière sèche soit plus importante pour les feuilles d'ombre que pour les feuilles de lumière. D'autre part ils confirment les résultats de Van Miegrœt (15) qui ne constatait pratiquement pas non plus de différence entre les feuilles de l'étage dominant et de l'étage dominé.

Importante aussi la constatation que les feuilles de l'étage dominant de cette régénération modérément dégagée contiennent plus de chlorophylle que les semis totalement supprimés à Virelles et les feuilles de l'étage dominé de la régénération artificielle : 14,97—13,72—12,24. Puisque ce phénomène ne peut se justifier ni en raison de la luminosité, ni en raison de la hauteur des plants, d'autres facteurs encore doivent exercer une influence. Il est probable que ces plants, à la suite d'une longue période où ils ont été modérément abrités, se sont adaptés au milieu d'ombre.

Que le passé des plants, ou leur origine, exerce une influence se trouve démontré par les sujets 1 à 4. Les plants de pépinière repiqués sous le couvert à Virelles prennent de façon exceptionnelle un caractère de plants d'ombre. Le rapport entre la teneur en chlorophylle des plants de pépinière à Virelles et ceux à Gontrode est très élevé, c.a.d. $17,03/2,92 = 5,83$. De tous les sujets examinés, les plants de pépinière à Virelles présentent le plus de chlorophylle. Ces plants contiennent aussi 24 % de plus de chlorophylle que les plants naturels qui poussent depuis 20 ans déjà sous le couvert.

La réaction au changement de milieu de luminosité est plus grande pour les plants de pépinière que pour les semis naturels originaires de Virelles. En effet, ce dernier groupe présente sous le couvert 13,72 mg. de chlorophylle et, à découvert, 3,10, ce qui correspond à un rapport de 4,43 tandis que pour les plants de pépinière ce rapport est de 5,83.

Sous le couvert à Virelles des différences nettes se manifestent entre les semis naturels et les plants de pépinière : ces derniers sont

caractérisés par une meilleure tolérance à l'égard de l'ombre. A découvert, à Gontrode, on constate par contre peu de différence entre les deux groupes. On peut en conclure que les semis supprimés de Virelles s'adaptent plus facilement à la lumière que les plants de pépinière ne s'adaptent à l'ombre. Cela n'implique pas nécessairement que l'efficacité des feuilles à l'égard de l'absorption de la lumière augmente davantage par le passage de la lumière à l'ombre qu'elle ne diminue en passant de l'ombre à la lumière.

La teneur en chlorophylle est donc un phénomène très complexe. Dans certains cas, les conditions de lumière auxquelles les feuilles sont soumises exercent une grande influence, dans d'autres cas cette influence n'est pas constatée. De plus l'origine ainsi que la hauteur des plants semblent jouer un rôle considérable.

Les résultats indiquent que l'influence du milieu est plus importante sur les petits plants que sur les grands. Les feuilles de lumière des grands plants peuvent posséder les mêmes caractéristiques que les feuilles d'ombre de petits plants ou du moins s'en rapprocher.

Les taux de la chlorophylle a et de la chlorophylle b par poids de matière sèche, pris à part, suivent en général la tendance de la teneur totale en chlorophylle. Il est en même temps frappant que les semis naturels et les plants de pépinière repiqués à découvert à Gontrode, en comparaison de ces groupes sous le couvert à Virelles, contiennent relativement beaucoup moins de chlorophylle b que de chlorophylle a. (La relation mutuelle entre les divers pigments est examinée plus loin en détail.)

On sait que la teneur en caroténoïdes est beaucoup plus basse que celle des pigments verts (Tableau III).

TABLEAU III

Taux moyens de xanthophylle, de carotène et de caroténoïdes en mg/g de poids de matière sèche au cours de la période juillet-août-septembre

Objet	Taux moyens de			Par rapport à la Rég. Nat. Supp.		
	xant.	carot.	(x + c)	xant.	carot.	(x + c)
Rég. Nat. Supp. (1)	2,89	0,91	3,80	100	100	100
Rég. Nat. Dég. (2)	1,17	0,26	1,43	40	29	38
Rég. Supp. (3)	3,72	1,04	4,76	129	114	125
Pép. Dég. (4)	0,87	0,30	1,17	30	33	31
Rég. Nat. DOM. (5)	2,57	0,99	3,56	89	109	94
Rég. Nat. Co-Dom. (6)	2,63	0,84	3,47	91	92	91
Rég. Nat. Dom. (7)	3,13	0,62	3,75	108	68	99
Rég. Art. DOM. (8)	1,82	0,57	2,39	63	63	63
Rég. Art. Co-dom. (9)	1,91	0,63	2,54	66	69	67
Rég. Art. Dom. (10)	2,51	0,71	3,22	87	78	85
Arbre Dom. (11)	2,21	0,81	3,02	76	89	79

En général les pigments jaunes se comportent chez les divers sujets de la même façon que les pigments verts.

1. La teneur est plus grande sous le couvert à Virelles qu'à découvert à Gontrode : 3,80—1,43 pour les semis naturels et 4,76—1,17 pour les plants de pépinière.
2. Pour les plants plus grands, la différence entre les feuilles de lumière et les feuilles d'ombre n'est pas aussi grande que pour les petits plants :
pour la régénération artificielle le passage de l'étage dominant à l'étage dominé provoque une élévation de 35 % seulement, tandis que la teneur en pigments jaunes pour la régénération naturelle supprimée est de 166 % plus grande que pour la régénération naturelle dégagée et la teneur en caroténoïdes pour les plants de pépinière supprimés est de 307 % plus grande que pour les plants de pépinière dégagés.
3. L'importance de l'origine est évidente : les différences entre les régénérations naturelles supprimées et dégagées sont plus grandes que pour les plants de pépinière supprimés et dégagés (rapports de 1/0,38 contre 1/0,25). Les plants de pépinière sous le couvert à Virelles ont un caractère d'ombre plus accentué que les semis naturels (4,76—3,80), mais à Gontrode, ils réagissent plus fort à la lumière que les semis naturels (1,17—1,43).
4. Pour la régénération naturelle modérément dégagée (sujets 5—6 et 7) les résultats ne correspondent pas à la règle générale : il n'y a pratiquement pas de différence entre les feuilles de l'étage dominant et les feuilles de l'étage dominé (3,56—3,75).
5. Les plants de pépinière repiqués sous le couvert à Virelles montrent le caractère d'ombre le plus accentué : ils ont, au minimum, 25 % de plus de pigment jaune que les autres sujets.

Pourtant il faut souligner quelques différences essentielles :

- Les plants à découvert à Gontrode ont relativement plus de pigment jaune que de pigment vert : pour ce qui concerne les semis supprimés à Virelles, la teneur en pigment vert à Gontrode oscille entre 21 et 23 % tandis que la teneur en pigment jaune va de 31 à 38 %.
- A l'égard des pigments verts il n'y a pratiquement pas de différence entre les plants de pépinière et les semis naturels à découvert à Gontrode (ils n'augmentent que de 6 %), tandis que les semis naturels à Gontrode présentent 22 % de plus de pigments jaunes que les plants de pépinière.
- La régénération naturelle modérément dégagée (sujets 5—6 et 7) présente en moyenne 11 % de plus de pigment vert que la régénération naturelle supprimée, tandis que ce dernier

groupe contient en moyenne 6 % de plus de pigments jaunes que le premier groupe.

Les taux individuels de xanthophylle et de carotène présentent dans une grande mesure la même tendance que la teneur totale en caroténoïdes. On remarquera cependant que, en comparaison avec les semis naturels supprimés, les taux relatifs de carotène sont plus petits que ceux de xanthophylle. Il n'y a que pour l'étage dominant d'une régénération modérément dégagée pour laquelle la différence soit très nette.

Les plants de pépinière à découvert sont relativement pauvres en xanthophylle : les semis naturels dégagés ont 34 % de plus de xanthophylle. D'autre part, les plants de pépinière contiennent 5% de plus de carotène que les semis naturels, ceux-ci de leur côté sont pauvres en ce pigment.

3. Teneur en pigment par unité de surface de feuilles

Quand la teneur en chlorophylle se trouve exprimée par unité de surface de feuilles, les résultats sont totalement différents de ceux qui se trouvent exprimés par rapport au poids de matière sèche (Tableau IV).

TABLEAU IV

Taux moyens de chlorophylle a, de chlorophylle b et de chlorophylle (a + b) en mg/100 cm² au cours de la période juillet-août-septembre

Objet	Taux moyens de			Par rapport à la Rég. Nat. Supp.		
	chl. a	chl. b	chl. (a + b)	chl. a	chl. b	chl. (a + b)
Rég. Nat. Supp. (1)	2,04	0,79	2,83	100	100	100
Rég. Nat. Dég. (2)	1,64	0,33	1,97	80	42	70
Pép. Supp. (3)	2,15	0,82	2,97	105	104	105
Pép. Dég. (4)	1,33	0,34	1,67	65	43	59
Rég. Nat. DOM. (5)	3,14	1,16	4,30	154	147	152
Rég. Nat. Co-Dom. (6)	1,95	0,76	2,71	96	96	96
Rég. Nat. Dom. (7)	1,93	0,82	2,75	97	104	97
Rég. Art. DOM. (8)	5,08	1,45	6,53	249	184	231
Rég. Art. Co-Dom. (9)	2,83	0,97	3,80	139	123	134
Rég. Art. Dom. (10)	2,73	0,93	3,66	134	118	129
Arbre. Dom. (11)	3,38	1,19	4,57	166	151	161

La règle générale est que les feuilles de lumière contiennent plus de chlorophylle que les feuilles d'ombre quand la teneur se

trouve exprimée par unité de surface. Cette règle est (parfois) confirmée par la recherche que voici.

Pour le groupe de régénération naturelle modérément abritée, la teneur en chlorophylle de l'étage dominant est nettement supérieure à celle de l'étage dominé (4,30—2,75). Pour le groupe de régénération artificielle ceci est également le cas (6,53—3,66). Le passage de feuilles d'ombre à feuilles de lumière s'accompagne dans le premier groupe d'une élévation de 58 %, dans le second groupe d'une élévation de 78 %. Il faut aussi considérer comme normal que les feuilles de l'étage dominant de la régénération artificielle contiennent plus de chlorophylle par cm^2 que les feuilles de l'étage dominant du groupe de régénération naturelle modérément abrité.

Cependant les sujets 1 à 4 se comportent de façon totalement inverse à la règle normale. En effet, les groupes dégagés, qui devraient présenter plus de chlorophylle que les groupes supprimés, ont de fait moins de pigments verts : pour la régénération naturelle la relation est de 1/1,44 et pour les plants de pépinière de 1/1,87. Ce sont donc les plants de pépinière qui réagissent de la façon la plus anormale.

Ce phénomène s'explique en premier lieu par le caractère des groupes dégagés. Les groupes supprimés présentent en effet, autant de chlorophylle que les feuilles de l'étage dominé du groupe de régénération moyennement abrité qui réagit à la manière d'un sujet normal (2,83 et 2,97—2,75).

On pourrait normalement s'attendre aussi à ce que les différences entre l'étage co-dominant et l'étage dominé soient nettement sensibles. Ceci n'est pourtant pas le cas et, pour le groupe de régénération naturelle, les feuilles de l'étage co-dominant elles-mêmes présentent (un peu) moins de chlorophylle que celles de l'étage dominé.

Les résultats des sujets 1 à 4 montrent que l'influence de l'origine n'est pas évidente.

Pour ce qui concerne l'influence de la hauteur des arbres, on doit tenir compte, dans ce cas, de ce que :

- pour les petits plants, la teneur en chlorophylle/ cm^2 est plus grande pour les feuilles d'ombre que pour les feuilles de lumière.
- pour les grands plants, la teneur en chlorophylle/ cm^2 est plus grande pour les feuilles de lumière que pour les feuilles d'ombre.
- la teneur en chlorophylle/ cm^2 des feuilles de lumière des grands plants est beaucoup plus grande que la teneur des feuilles d'ombre de petits plants. Même les feuilles d'ombre de grands arbres présentent plus de chlorophylle que les feuilles d'ombre de petits plants.

Les taux individuels de la chlorophylle a et de la chlorophylle b suivent une courbe à peu près parallèle. Pour les groupes de régénération dégagée à Gontrode et pour l'étage dominant de la régénération artificielle seulement il n'existe pas d'équilibre entre les deux pigments verts. Pour les premiers sujets il est clair que la cause en est un manque de chlorophylle b, tandis que pour le second sujet la cause n'est pas évidente, mais est vraisemblablement la haute teneur en chlorophylle a.

La teneur en caroténoïdes/cm² est beaucoup plus basse que la teneur en chlorophylle/cm², mais suit environ la même courbe (Tableau V).

TABLEAU V

Taux moyens de xanthophylle, de carotène et de caroténoïdes en mg/100 cm² au cours de la période juillet-août-septembre

Objet	Taux moyens de			Par rapport à la Rég. Nat. Supp.		
	xant.	carot.	(x + c)	xant.	carot.	(x + c)
Rég. Nat. Supp. (1)	0,59	0,18	0,77	100	100	100
Rég. Nat. Dég. (2)	0,75	0,16	0,91	127	89	118
Rég. Supp. (3)	0,65	0,18	0,83	110	100	108
Pép. Dég. (4)	0,50	0,17	0,67	85	94	87
Rég. Nat. DOM. (5)	0,74	0,29	1,03	125	161	134
Rég. Nat. Co-dom. (6)	0,51	0,16	0,67	86	89	87
Rég. Nat. Dom. (7)	0,53	0,14	0,67	90	78	87
Rég. Art. DOM. (8)	1,39	0,44	1,83	236	244	238
Rég. Art. Co-dom. (9)	0,76	0,25	1,01	129	139	131
Rég. Art. Dom. (10)	0,78	0,21	0,99	133	117	129
Arbre Dom. (11)	0,82	0,30	1,12	139	167	145

On constate toutefois une différence importante pour les sujets 1 à 4. La teneur en caroténoïdes est en effet, relativement beaucoup plus haute que la teneur en chlorophylle. La régénération naturelle dégagée à Gontrode contient même 18 % de plus de pigment jaune que la régénération naturelle supprimée. En ceci elle répond dans une certaine mesure à la règle générale. Les plants de pépinière dégagés ont encore, il est vrai, moins de caroténoïdes que les plants supprimés, mais la différence n'est plus aussi importante que pour la teneur en chlorophylle (24 % - 78 %). L'influence de l'origine est donc encore nettement notable.

Moins normal est pourtant le phénomène que les feuilles de l'étage co-dominant et de l'étage dominé de la régénération

naturelle modérément abritée contiennent moins de caroténoïdes que les semis naturels totalement supprimés.

4. Rapports entre les différents pigments

Depuis le début de l'analyse quantitative une grande importance est accordée à des rapports moléculaires, c.a.d. au rapport chlorophylle a/ chlorophylle b ($Q\frac{a}{b}$), au rapport xanthophylle/ carotène ($Q\frac{x}{c}$) et au rapport chlorophylle/caroténoïdes ($Q\frac{a+b}{x+c}$). Ces rapports sont indépendants de la façon dont la teneur en pigment est exprimée.

Willstätter et Stoll (19) ont constaté que le rapport $Q\frac{a}{b}$ pour un même plant est indépendant des conditions de croissance, qu'il est à peu près constant et qu'il oscille autour de la valeur 3. Pour les feuilles qui ont poussé dans des conditions normales, le rapport $Q\frac{x}{c}$ comportait 1,5 à 2. Comme valeur moyenne du rapport pigments verts/pigments jaunes on a trouvé 3,56. Les valeurs individuelles oscillent dans ce cas entre 2 et 4.

Il a été aussi établi plus tard que les rapports entre les divers pigments peuvent varier fortement sous l'influence des conditions de luminosité. C'est ainsi que Egle (3) est arrivé à la conclusion que le rapport $Q\frac{a}{b}$ est plus élevé pour les feuilles de lumière que pour les feuilles d'ombre, que le rapport $Q\frac{x}{c}$ est au contraire plus élevé pour les feuilles d'ombre que pour les feuilles de lumière et que le rapport $Q\frac{a+b}{x+c}$ est assez variable.

La présente recherche confirme dans une grande mesure les règles générales mentionnées plus haut (Tableau VI).

Pour les groupes de régénération dégagée à Gontrode, le rapport $Q\frac{a}{b}$ est de beaucoup plus élevé que pour les groupes supprimés à Virelles : 5,85—2,75 pour les semis naturels et 5,93—2,71 pour les plants de pépinière.

TABLEAU VI

Rapports $Q \frac{a}{b}$, $Q \frac{x}{c}$ et $Q \frac{(a+b)}{(x+c)}$

Objet	$Q \frac{a}{b}$	$Q \frac{x}{c}$	$Q \frac{(a+b)}{(x+c)}$
Rég. Nat. Supp. (1)	2,75	3,33	3,63
Rég. Nat. Dég. (2)	5,85	4,59	2,18
Pép. Supp. (3)	2,71	3,60	3,57
Pép. Dég. (4)	5,93	2,97	2,48
Rég. Nat. DOM. (5)	2,72	2,59	4,18
Rég. Nat. Co.-dom. (6)	2,63	3,25	4,07
Rég. Nat. Dom. (7)	2,44	3,69	4,07
Rég. Art. DOM. (8)	3,59	3,21	3,59
Rég. Art. Co-dom. (9)	3,03	3,01	3,84
Rég. Art. Dom. (10)	2,97	2,88	4,09
Arbre. Dom. (11)	3,75	3,51	3,42

Pour les autres sujets les différences sont notables, mais pas aussi élevées : 2,72–2,44 pour l'étage dominant et l'étage dominé de la régénération naturelle moyennement abritée, et 3,59–2,97 pour le groupe de régénération artificielle.

Le rapport élevé $Q \frac{a}{b}$ pour les groupes dégagés à Gontrode doit être principalement attribué au fait que ce rapport est très élevé au mois de juillet. C'est qu'à ce moment il ne s'était encore formé que très peu de chlorophylle b.

Pour le rapport $Q \frac{x}{c}$ les résultats ne sont plus aussi uniformes. Dans ce cas les plants de pépinière et le groupe de régénération naturelle moyennement abrité répondent seuls à la règle générale. Pour les plants de pépinière supprimés le rapport est plus élevé que pour les plants de pépinière dégagés (3,60–2,97) et pour la régénération moyennement abritée le rapport s'élève en raison inverse de la position sociale (2,59–3,25–3,69).

Pour les autres sujets, les résultats sont toutefois opposés à la règle générale : pour la régénération naturelle dégagée le rapport $Q \frac{x}{c}$ est plus élevé que pour les plants supprimés (4,59–3,33) et pour la régénération artificielle ce rapport monte en raison directe de la position sociale (2,88–3,01–3,21).

A découvert, à Gontrode, il y a une très grande différence d'après les deux origines. Le taux relativement bas pour les plants de pépinière s'explique par la faible teneur en xanthophylle.

TABLEAU VII
Régressions linéaires concernant le rapport
entre les différents pigments

(x)	(y)	n	Pigments en mg/g poids de matière sèche				Pigments en mg/cm ²			
			régression linéaire	r	t	limites de x	régressions linéaire	r	t	limites de x
chl. a	chl. b	14	$y = -0,60 + 0,44x$	0,99	20,45 ^{ooo}	2,34-12,31	$y = 0,000066 + 0,323x$	0,92	7,94 ^{ooo}	0,0133 - 0,0508
chl. a	chl (a+b)	14	$y = -0,63 + 1,44x$	1,00	54,87 ^{ooo}	2,34-12,31	$y = 0,000066 + 1,323x$	0,99	27,27 ^{ooo}	0,0133 - 0,0508
chl. b	chl (a+b)	14	$y = 1,58 + 3,20x$	0,99	29,14 ^{ooo}	0,52 - 4,94	$y = 0,00173 + 3,76x$	0,96	11,39 ^{ooo}	0,00329 - 0,01453
xant.	car	14	$y = 0,021 + 0,287x$	0,87	6,11 ^{ooo}	0,87 - 3,72	$y = -0,000130 + 0,318x$	0,89	6,80 ^{ooo}	0,00459 - 0,0139
xant.	(xan+car)	14	$y = 0,021 + 1,287x$	0,99	27,27 ^{ooo}	0,87 - 3,72	$y = -0,000130 + 1,318x$	0,99	27,27 ^{ooo}	0,00459 - 0,0139
car.	(xan+car)	14	$y = 0,47 + 3,65x$	0,93	8,48 ^{ooo}	0,26 - 1,04	$y = 0,00178 + 3,496x$	0,94	9,52 ^{ooo}	0,00144 - 0,00441
chl. a	xan.	14	$y = 0,51 + 0,22x$	0,96	11,56 ^{ooo}	2,34-12,31	$y = 0,00236 + 0,199x$	0,87	6,00 ^{ooo}	0,0133 - 0,0508
chl. b	car.	14	$y = 0,24 + 0,15x$	0,89	6,80 ^{ooo}	0,52 - 4,94	$y = 0,000528 + 0,202x$	0,84	5,30 ^{ooo}	0,00329 - 0,01453
chl. (a+b)	(xan+car)	14	$y = 0,75 + 0,20x$	0,97	14,80 ^{ooo}	2,92-17,03	$y = 0,00301 + 0,197x$	0,86	5,95 ^{ooo}	0,0167 - 0,0654
chl. a	$Q \frac{a}{b}$	14	$y = 6,92 - 0,42x$	0,93	8,56 ^{ooo}	2,34-12,31	—	-0,38	—	—
chl. b	$Q \frac{a}{b}$	14	$y = 6,26 - 0,92x$	0,91	7,69 ^{ooo}	0,52-4,94	$y = 6,25 + 317,57x$	0,69	3,31 ^o	0,00329 - 0,0145
xant.	$Q \frac{x}{c}$	14	—	0,31	—	—	—	0,34	—	—
car.	$Q \frac{x}{c}$	14	$y = 4,56 - 1,63x$	0,63	2,81 ^o	0,26-1,04	—	0,44	—	—

Le rapport entre les pigments verts et jaunes est très complexe. Une influence nette des conditions de lumière n'est pas observable.

Les rapports entre les différents pigments peuvent aussi être représentés par des régressions linéaires (Tableau VII).

Comme pour ce qui concerne la teneur en pigment par poids de matière sèche comme par cm^2 de surface de feuille, il existe d'excellentes corrélations entre :

- les pigments verts pris séparément
- les pigments jaunes pris séparément
- les pigments verts d'une part et les pigments jaunes d'autre part.

Pour les cas ci-dessus, le coefficient de corrélation est de haut à très haut (0,84–1,00). Pourtant entre l'un des pigments et le rapport de deux pigments il n'y a pas toujours de corrélation spécifique.

Pour la régression linéaire entre chlorophylle a et chlorophylle (a + b) le coefficient de régression est exactement d'une unité plus élevé que dans l'équation entre chlorophylle a et chlorophylle b. Cela correspond à une loi.

En effet :

$$\begin{aligned} \text{chl. b} &= a_1 + b_1. \text{ chl. a et chl. (a + b)} = a_2 + b_2. \text{ chl. a} \\ \text{chl. (a + b)} - \text{chl. b} &= a_2 + b_2. \text{ chl. a} - (a_1 + b_1. \text{ chl. a}). \\ \text{chl. a} &= a_2 - a_1 + (b_2 - b_1). \text{ chl. a} \\ \text{pour que cette équation tombe juste il faut que} \\ a_2 &= a_1 \text{ et que } b_2 - b_1 = 1 \end{aligned}$$

Les régressions linéaires du tableau VII ont été calculées pour tous les sujets en même temps. En certains cas pourtant, il existe une différence notable entre les régressions linéaires calculées pour les petits plants (inférieurs à 1 m) et celles calculées pour les plants plus grands. Les possibilités suivantes se présentent ici.

1. Il existe une corrélation lorsque tous les plants sont considérés ensemble mais il n'en existe pas pour les deux groupes séparément.

a. pigments par poids de matière sèche.

— xanthophylle = x et carotène = y

$$\begin{aligned} \text{— petits plants : } y &= 0,053 + 0,311 x \\ n &= 7; r = 0,97; t = 9,21*** \\ \text{limites pour } x &: 0,87 \text{ et } 3,72 \end{aligned}$$

— grands plants : il n'y a pas de corrélation spécifique.

— carotène = x et caroténoides = y

$$\begin{aligned} \text{— petits plants : } y &= 0,270 + 4,042 x \\ n &= 7; r = 0,99; t = 12,73***; \\ \text{limites de } x &: 0,26 \text{ et } 1,04 \end{aligned}$$

grands plants : il n'y a pas de corrélation spécifique.

- chlorophylle b = x et carotène = y
- petits plants : $y = 0,172 + 0,18 x$
 $n = 7; r = 1,00; t = 50,75^{***};$
 limites de x : 0,52 et 4,72
- grands plants : il n'y a pas de corrélation spécifique.

b. Pigments par 100 cm²

- xanthophylle = x et carotène = y
- grands plants : $y = -0,00299 + 0,328 x$
 $n = 7; r = 0,95; t = 7,06^{***};$
 limites de x : 0,505 et 1,389
- petits plants : il n'y a pas de corrélation spécifique
- carotène = x et caroténoïde = y
- grands plants : $y = 0,0802 + 3,773 x$
 $n = 7; r = 0,97; t = 9,38^{***};$
 limites de x = 0,144 et 0,441
- petits plants : il n'y a pas de corrélation spécifique
- chlorophylle a = x et xanthophylle = y
- grands plants : $y = -0,0174 + 0,268 x$
 $n = 7; r = 0,98; t = 11,40^{***};$
 limites de x : 1,93 et 5,08
- petits plants : il n'y a pas de corrélation spécifique

2. Il n'existe pas de corrélation lorsque les petits plants et les grands plants sont considérés ensemble mais il en existe une pour l'un des deux groupes. Ces cas se présentent seulement pour la teneur en pigment par 100 cm².

- chlorophylle (a + b) = x et caroténoïde = y
- grands plants : $y = -0,138 + 0,293 x$
 $n = 7; r = 0,99; t = 13,53^{***};$
 limites de x : 2,69 et 6,54
- petits plants : il n'existe pas de corrélation spécifique.
- chlorophylle a = x et $Q \frac{a}{b} = y$
- grands plants : $y = 1,955 + 0,311 x$
 $n = 7; r = 0,90; t = 4,59^{**};$
 limites de x : 0,459 et 0,785
- grands plants : il n'y a pas de corrélation spécifique.

5. Evolution de la teneur en pigment

Les pigments évoluent dans une situation dynamique caractérisée par des processus d'assimilation et de désassimilation réversibles. Il est vraisemblable que les molécules des pigments se décomposent et se renouvellent continuellement. Ces variations continues ne peuvent pourtant pas être constatées de façon

quantitative. C'est pourquoi il faut se borner aux variations à plus longue échéance.

La teneur en pigment varie aussi bien en fonction du poids de matière sèche qu'en fonction de l'unité de surface. Dans cette étude, nous examinons seulement la première de ces variations (Tableau VIII et Tableau IX).

La teneur totale en chlorophylle a crû pour tous les sujets entre juillet et août; l'élévation moyenne est de 21 %. Entre août et septembre la teneur croît pour quelques sujets, tandis qu'elle diminue pour d'autres. En prenant tous les sujets ensemble il n'y a cependant pas de variation entre août et septembre.

Pour les semis naturels et les plants de pépinière supprimés la teneur en chlorophylle décroît déjà entre août et septembre; pour les plants dégagés de ce groupe la teneur en chlorophylle s'élève néanmoins encore jusqu'en septembre. Pour ces sujets il y a donc une influence nette de la luminosité. Cette influence ne se manifeste cependant pas aussi nettement pour les différentes classes sociales de la régénération naturelle modérément abritée et pour le groupe de régénération artificielle. Pour le premier groupe il est clair toutefois que la teneur en chlorophylle de l'étage dominé atteint son maximum plus tard que ne le font les autres classes sociales.

Les variations se manifestent en premier lieu pour la teneur en chlorophylle b. La teneur en chlorophylle b croît encore très fort entre août et septembre pour différents sujets : c'est le cas de la régénération naturelle dégagée et plus encore pour les plants de pépinière à découvert à Gontrode.

L'élévation de la teneur en chlorophylle b pour ces sujets est d'autant plus frappante que la chlorophylle b des plants supprimés appartenant à ces groupes diminue déjà durant cette période. Il est aussi plus ou moins clair que pour les sujets restants, les feuilles de lumière atteignent leur maximum en chlorophylle b plus tard que les feuilles d'ombre.

La teneur en chlorophylle a varie beaucoup moins que celle en chlorophylle b. En moyenne on constate encore entre juillet et août une élévation de 13 %. Cette augmentation se produit principalement chez les plants supprimés. Cependant entre août et septembre la teneur en chlorophylle a décroît en général pour les plants supprimés, surtout chez les plants les plus petits tandis qu'elle augmente encore pour les feuilles de lumière.

D'autre part les caroténoïdes évoluent très peu entre juillet et septembre. Si l'on prend ensemble tous les sujets, on ne constate même pas de différence. Entre les différents sujets on peut cependant constater de petites variations. Ces variations ont lieu en particulier pour les carotènes.

TABEAU VIII

Evolution de la chlorophylle a, de la chlorophylle b et de la chlorophylle (a + b) en mg/g de poids de matière sèche durant la période juillet-août-septembre

Objet	Rapport entre la teneur en juillet (J), août (A) et septembre (S)								
	chlorophylle a			chlorophylle b			chlorophylle (a + b)		
	A/J	S/A	S/J	A/J	S/A	S/J	A/J	S/A	S/J
Rég. Nat. Supp. (1)	130	87	112	196	81	158	144	85	122
Rég. Nat. Dég. (2)	111	120	133	204	161	328	120	127	152
Pép. Supp. (3)	119	84	100	177	67	119	133	79	104
Pép. Dég. (4)	102	127	130	200	262	524	111	149	165
Rég. Nat. DOM. (5)	107	108	115	106	109	115	106	108	115
Rég. Nat. Co-dom. (6)	121	90	91	149	120	178	128	98	125
Rég. Nat. Dom. (7)	130	104	135	203	92	186	148	100	148
Rég. Art. DOM. (8)	104	93	96	112	130	145	105	101	106
Rég. Art. Co-dom. (9)	96	91	88	156	68	107	108	84	92
Rég. Art. Dom. (10)	100	93	93	121	91	111	105	93	97
Arbre Dom. (11)	123	90	111	137	83	113	127	88	111
Moyen	113	99	109	160	115	189	121	101	122

TABEAU IX

Evolution de la xanthophylle, de la carotène et des caroténoïdes et de poids de matière sèche au cours de la période juillet-août-septembre

Objet	Rapport entre la teneur en juillet (J), août (A) et septembre (S)								
	xanthophylle			carotène			(xan + car)		
	A/J	S/A	S/J	A/J	S/A	S/J	A/J	S/A	S/J
Rég. Nat. Supp. (1)	87	102	89	129	127	163	95	108	102
Rég. Nat. Dég. (2)	77	125	96	109	116	126	82	123	101
Pép. Supp. (3)	104	86	89	102	111	113	104	91	95
Pép. Dég. (4)	116	98	114	74	128	94	104	104	109
Rég. Nat. DOM. (5)	102	111	114	94	104	98	100	109	109
Rég. Nat. Co.-Dom. (6)	99	82	81	144	105	152	107	88	93
Rég. Nat. Dom. (7)	122	94	115	121	111	135	121	98	119
Rég. Art. DOM. (8)	95	91	87	118	72	84	100	86	86
Rég. Art. Co-dom. (9)	70	112	78	90	98	88	74	109	81
Rég. Art. Dom. (10)	100	83	83	103	112	115	100	89	90
Abre Dom. (11)	107	93	100	174	82	143	121	90	109
Moyen	98	98	95	114	106	119	101	100	99

On ne peut pourtant constater une influence nette de la lumière. C'est ainsi par exemple, que, à Gontrode, entre juillet et août la teneur en carotènes pour les semis naturels augmente, tandis qu'elle diminue pour les plants de pépinière.

Les relations entre les différents étages de la régénération modérément abritée sont aussi très complexes. En général cependant la teneur en pigment jaune varie beaucoup moins que celle en pigment vert.

RÉSUMÉ

La teneur en pigment (chlorophylle a, chlorophylle b, xanthophylle et carotène) a été examinée chez des frênes qui poussent dans des conditions de luminosité différente et qui varient en âge et en hauteur.

Cette étude montre que les lois dites générales concernant l'influence de la lumière sur la teneur en pigment ne sont pas toujours valables.

Le phénomène est en général très complexe. En certains cas la luminosité a une très grande influence, pour d'autres cas, elle n'en a pas. De plus l'origine aussi bien que la hauteur des plants semblent exercer une influence importante. Les résultats indiquent en même temps que l'influence du milieu est beaucoup plus importante pour les petits plants que pour les grands.

La présente étude indique en même temps les corrélations qui existent entre les pigments verts pris séparément, les pigments jaunes pris séparément et entre les pigments verts d'une part et les pigments jaunes d'autre part.

SUMMARY

Pigment content of ashes grown up under different circumstances

The pigment content (chlorophyll a, chlorophyll b, xanthophyll and carotene) has been researched with ashes grown up under different light circumstances and varying in age and height.

The results prove that the general laws concerning the influence of light on the pigment content, don't always work.

The phenomenon is very complex. The light quantity is very important in some cases, but insignificant in others. It seems origine and height of plants have a strong influence. The results prove also the influence of the environment is much higher on small plants as on big ones.

The research indicates finally the correlation between the green pigments, the yellow pigments, and between the green pigments on the one side and the yellow ones on the other side.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Pigmentgehalt von Eschen unter verschiedenen Umstände aufgewachsen

Die Untersuchung betrifft den Pigmentgehalt (Chlorophyll a, Chlorophyll b, Xanthophyll und Caroten) von Eschen mit einem verschiedenen Alter und Höhe und unter verschiedenen Lichtumstände aufgewachsen.

Die Resultate zeigen, dass die allgemeine Gesetze betreffs des Einflusses des Lichts auf den Pigmentgehalt nicht immer gültig sind.

Das Phänomen ist im allgemeinen sehr komplex. In einzelnen Fällen hat der Lichtzustand einen grösseren Einfluss, in andern nicht. Auch die Herkunft und die Höhe der Pflanzen scheinen einen wichtigen Einfluss zu haben. Die Resultate zeigen auch, dass der Milieueinfluss wichtiger ist auf kleinere Pflanzen als auf grössere Pflanzen.

Die Untersuchung zeigt ausserdem die Korrelationen zwischen die grüne Pigmente separat, die gelbe Pigmente separat und zwischen die grüne Pigmente einerseits und die gelbe Pigmente andererseits.

SAMENVATTING

Onderzoek van het pigmentgehalte bij essen die onder verschillende omstandigheden groeien

Het pigmentgehalte (chlorofyl a, chlorofyl b, xanthofyl en caroteen) werd onderzocht bij essen die onder verschillende lichtomstandigheden groeien en die variëren naar leeftijd en hoogte.

Het onderzoek toont aan, dat de zogezegde algemene wetmatigheden betreffende de invloed van het licht op het pigmentgehalte niet altijd geldig zijn.

Het verschijnsel is in het algemeen zeer complex. In sommige gevallen heeft de lichttoestand een zeer grote invloed, maar in andere gevallen niet.

Daarenboven schijnen zowel de herkomst als de hoogte van de planten een belangrijke invloed uit te oefenen. De resultaten wijzen er tevens op, dat de invloed van het milieu veel belangrijker is op kleine planten dan op grote planten.

Het onderzoek wijst eveneens op de correlaties die bestaan tussen de groene pigmenten afzonderlijk, de gele pigmenten afzonderlijk en tussen de groene pigmenten enerzijds en de gele pigmenten anderzijds.

LITERATURE

1. BAUER, A. : Die Konstanz des Chlorophyllgehaltes bei Laubblättern im Laufe eines Tages. *Planta* (Berl.) 51, 84-98, 1958.
2. EGGLE, K. : Zur Kenntnis des Lichtfeldes der Pflanze und der Blattfarbstoffe. *Planta* (Berl.), 26, 546-583, 1937.
3. EGGLE, K. : Menge und Verhältnis der Pigmente. *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, 1960, V, I, 444-497.
4. EGGLE, K. : Die Farbstoffe. *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, 1955, I, 565-573.
5. GOODWIN, T.W. : Chemistry, biogenesis and physiology of the carotenoids *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, 1960, V, I, 394-443.
6. HAGER, A. : Ueber den Einfluss klimatischer Faktoren auf den Blattfarbstoffgehalt höherer Pflanzen. *Planta* (Berl.), 49, 524-560, 1957.
7. HANSEN, H.C. : Der Einfluss des Lichts auf die Bildung von Licht- und Schattenblättern der Buche, *Fagus silvatica*. *Physiol. Plantarum* (Cph) 12, 545-550, 1959.
8. HERZMANN, H. : Pflanzenfarbstoffe. 1962, Wittenberg, Lutherstadt.
9. KRAMER P.J. & KOZLOWSKI T.T. : Physiology of trees. New-York-Toronto-London, 1960.
10. LYR, H., POLSTER, R.H. & FIEDLER H.J. : Gehölzphysiologie, *Jena VEB. Gustav Fischer*, 1967.
11. RABINOWITH, E.I. & GOVINDJEE. : The role of chlorophyll in photosynthesis. *Scientific American*, July, 1965, 74-83.
12. SEYBOLD, A. : Beiträge zur Optik der Laubblätter. *Beitr. Biol. Pflanzen* 31, 499-513, 1955.

13. SEYBOLD, A. : Die pflanzenpigmente als physiologisches Problem. *Jb. Akad. Wiss. u.d. Literatur in Mainz*, 213-229, Wiesbaden : Franz Steiner 1957.
14. THAS, J. : A quantitative determination of the total chlorophyll content in higher plants. *Mededelingen Rijksfac. Landbouwwetenschappen, Gent*, 1966, XXXI, 4.
15. THAS, J. : A quantitative determination of the plastid pigments in higher plants. *Sylvia Gandavensis*, 1969, 14.
16. TRANQUILLINI, W. : Das Lichtklima wichtiger Pflanzengesellschaften. *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, 1960, V, II, 304-338.
17. VAN MIEGROET, M. : On the reactivity of some hardwood species studied by their leaf characteristics. *Sylvia Gandavensis*, 1970, 23.
18. VAN MIEGROET, M. & LUST, N. : Aufbau, Wachstum und Reaktionsvermögen von unterdrückten Eschenverjüngungen. *Sylvia Gandavensis*, 1972, 34.
19. WILLSTÄTTER, R. u. A. STOLL : Untersuchungen über chlorophyll. Berlin : Springer, 1913.
20. WILLSTÄTTER, R. u. A. STOLL : Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Berlin : Springer, 1918.