Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 50 (1940)

Artikel: Le rôle de la lumière dans l'établissement de la limité supérieure des forêts : nouvelles observations

Autor: Collaer, Paul

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-34265

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 09.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Le rôle de la lumière dans l'établissement de la limité supérieure des forêts.

Nouvelles observations.

Par *Paul Collaer,* Bruxelles.

Manuscrit reçu le 2 mars 1940.

Dans une première étude sur la « Limite supérieure des forêts dans les Grisons », parue dans le Bulletin de la Société botanique suisse 1934, tome 43, cahier I, p. 90—126, nous avons fait part de nos observations sur le comportement des Conifères, et spécialement de *Picea excelsa* à cette limite.

Nous avons constaté qu'à cette altitude, les aiguilles d'un exemplaire de *Picea* exposées à la pleine lumière sont de couleur olive, alors que sur le même individu, ombragées, elles conservent la teinte vert foncé qu'elles ont normalement à des altitudes moins élevées. Les rameaux exposés au soleil sont plus courts que les rameaux ombragés. La teneur en chlorophylle des cellules du parenchyme subit une forte diminution au soleil; par contre leur teneur en amidon est fortement augmentée, tandis que la coniférine des tissus ligneux subit une diminution.

Nous avons montré que ce comportement n'était attribuable ni au froid, ni au vent, et que la seule explication plausible est donnée par l'augmentation de l'intensité lumineuse à mesure que l'on atteint des niveaux plus élevés. Nous avons ainsi été amenés à admettre que *Picea excelsa* trouve, à la limite supérieure de sa végétation dans les Alpes des Grisons, l'intensité lumineuse maxima qui lui soit supportable, et nous avons envisagé la possibilité que non seulement l'intensité totale de cet éclairage soit nuisible à sa végétation, mais encore que l'augmentation proportionnelle des rayons bleus et violets par rapport aux rouges et jaunes soit la cause d'une différence de vitesse entre le phénomène de la photosynthèse proprement dit et celui de l'assimilation (ou mieux : l'évacuation des produits formés vers les tissus sous-jacents), provoquant ainsi un trouble dans la circulation des produits, une inhibition plus ou moins accentuée de la nutrition.

I. Observations sur *Picea excelsa.*

Il était intéressant de continuer cette étude en observant ce qui se passe chez *Picea* dans d'autres régions des Alpes helvétiques où la limite supérieure des forêts se trouve à une altitude moins élevée que dans les Grisons, par exemple dans les Préalpes.

Ernst Furrer, dans « Kleine Pflanzengeographie der Schweiz » (1923), publie à la page 81 un profil intéressant de la répartition des forêts. Nous y voyons que la limite de la forêt de *Picea* se trouve dans les Préalpes extérieures vers 1750 m, alors que dans les Grisons elle se trouve vers 1900 m. Ces renseignements concordent avec ceux que nous trouvons dans Carl Schrœter (« Das Pflanzenleben der Alpen », 1926, tab. 7 et taf. I).

Une autre limite qui nous intéresse se rencontre dans les fonds d'effondrement du Jura, et spécialement à la Sèche des Amburnex, vers 1320 m.

Dans ces deux cas, Préalpes et Jura, quelle que soit la cause de l'arrêt imposé à la végétation de *Picea,* il est exclu que ce puisse être l'intensité de la lumière. En effet, les mesures faites à 1700 et a fortiori à 1300 m accusent, pour une même époque et par temps découvert, une intensité inférieure à celle qui règne à 1900 m. En ce qui concerne la région du Pilate, l'intensité totale annuelle est encore affaiblie par rapport à des régions de même altitude dans les Alpes centrales, par le fait d'une nébulosité plus grande.

En conséquence, si notre explication de l'arrêt de la forêt de *Picea* dans les Alpes, par un excès d'intensité lumineuse, est exacte, les arbres examinés à la limite supérieure des forêts dans les Préalpes extérieures et dans les effondrements du Jura ne doivent pas présenter le même comportement que ceux étudiés dans les Grisons. Plus précisément, il faut que nous n'y trouvions ni la couleur olive caractéristique de l'exposition ensoleillée dans les Alpes à la limite supérieure, ni une diminution de la quantité de chlorophylle, ni un excès d'amidon dans les cellules du parenchyme. Par contre il faut que la limite de la forêt, dans ces districts, présente d'autres caractères, correspondant à d'autres causes.

Ainsi orientés, examinons à présent le résultat de nos nouvelles investigations.

A. Préalpes. (Pilatus; Stanserhorn.)

Nous avons parcouru (septembre 1934) la limite des *Picea* sur les versants sud et nord du Stanserhorn. Sur le versant sud, nous avons rencontré les derniers *Picea* isolés à 1890 m. Sur un même individu, les aiguilles étaient olives sur les rameaux exposés au soleil, et vert foncé à l'ombre. Les extrémités des rameaux étaient desséchées par le vent. Il en est de même pour les arbres trouvés à même hauteur sur le versant nord, ainsi que pour les Larix qui s'y trouvent.

Sur le versant sud, vers 1880 m, les exemplaires de *Picea,* protégés contre les vents, ne présentent pas de traces de dessication sur les branches. Leurs aiguilles sont olives au soleil, vertes à l'ombre.

Si nous descendons le versant nord, les effets du vent continuent à se faire sentir. A 1700 m nous trouvons *Picea* très abîmé par le vent. Mais les aiguilles ne présentent pas de différence de couleur au soleil et à l'ombre. A 1680 m l'action du vent ne se fait plus sentir. Les arbres sont encore isolés, les aiguilles au soleil sont d'un vert légèrement plus clair qu'à l'ombre. A 1600 m se trouve la limite de la forêt. Toutes les aiguilles ont même couleur verte. Même constatation vers 1580 m.

Descendons maintenant le versant sud-est du Pilatus. A 1800 m, voici les derniers *Picea,* rabougris, avec la plupart de leurs rameaux desséchés par le vent. A 1700 m les exemplaires sont encore très ravagés par le vent. Les aiguilles sont petites, très minces, d'un vert légèrement plus pâle au soleil qu'à l'ombre. Jusqu'à cet endroit de la descente, nous n'avons rencontré que des *Picea* ne dépassant pas 50 cm de hauteur alors qu'à la même altitude il y a des *Pinus* atteignant 5 m. Cette taille ne se retrouve pour *Picea* qu'à 1650 m. Les aiguilles y sont de forme et de couleur normales. Plus bas encore, à 1600 m, un exemplaire ravagé par le vent porte des aiguilles normales. A 1500 m enfin, nous rejoignons la forêt de *Picea.* Dès la lisière les arbres sont normaux, tant pour le port que pour la forme et la couleur des aiguilles.

B. Jura.

« Les Amburnex. 1298 et 1827 m. Chalet et alpage du Jura vaudois situé à 2 km sud-ouest de la route du Marchairuz qui relie Morges et Nyon à la vallée de Joux. Terrain marécageux. Un peu en dessous de ce pâturage, vers le nord-ouest, se trouve le pâturage de la Sèche des Amburnex, à 1303 m. » (Dictionnaire géographique de la Suisse.)

Ce site, très connu des botanistes, est caractérisé par un effondrement de terrain ne présentant aucune voie d'écoulement. Il constitue un des endroits où s'accusent les températures les plus basses, puisqu'on y enregistre, par suite de l'accumulation d'air froid, des températures de —60°.

Sur le rebord de l'effondrement, à l'altitude moyenne de 1360 m, il y a un bois de *Picea.* A la lisière, toutes les aiguilles sont parfaitement vertes. Les branches partent du tronc à ras du sol. Elles sont très touffues jusqu'à 0,75 à 1 m de haut. Au-dessus de cette hauteur, les troncs présentent une région où les branches sont rares. La plupart de ces branches sont mortes. Pour les arbres qui ont résisté au climat et dont le tronc a continué à croître, cette zone ravagée s'étend jusque 4 à 5 m de hauteur. Au delà, la cime présente de nouveau un aspect normal.

Cet état de choses s'explique aisément : la couche de neige protège le bas des arbres contre les grands froids hivernaux. Au-dessus de la surface de la neige s'accumule un air très froid, presque immobile, étant contenu dans une cuvette. C'est lui qui commet les ravages, par suite

de sa longue persistance. Les cimes dépassant le niveau du bord de la cuvette sont soumises aux courants qui opèrent un brassage de l'air. Elles se trouvent dans une atmosphère moins froide.

Descendons au fond de l'effondrement. Nous rencontrons par-ci, par-là des *Picea* de très petite taille, de port normal, mais au branchage desséché. Il ne s'y perçoit pas de déformations dues à l'action du vent. Ici aussi, le froid intense et persistant tue les cimes, alors que les branches tapies contre le sol sont bien vivantes. A partir de 1320 m jusqu'au fond du trou (1287 m), il n'y a plus d'arbres.

Dans cette région l'on ne trouve pas d'aiguilles de teinte olive, ni des différences de coloration entre expositions ensoleillées et ombragées.

En résumé : *nous avons rencontré la limite supérieure de la forêt de* ***Picea*** *à 1600 m sur le versant nord du Stanserhorn; à 1500 m sur le versant sud-est du Pilatus, et une autre limite naturelle à 1360 m aux Amburnex. Au-dessus de la limite forestière dans les Préalpes, nous avons rencontré des arbres isolés, de même qu'en dessous de la limite vers le fond des Amburnex. A ces trois limites forestières, nous n'avons ni les changements de couleur des aiguilles, ni les modifications du port des arbres que nous avons constatés à 1900 m dans les Alpes des Grisons. Ces dernières modifications n'ayant pu être attribuées qu'à l'excès d'intensité lumineuse supportable pour* ***Picea****, et d'autre part la lumière étant plus faible aux limites forestières des Préalpes et du Jura, il était logique de n'y pas rencontrer les mêmes modifications. La constatation de cette absence renforce la vraisemblance de notre explication.*

Les seuls points où nous ayons trouvé des aiguilles olives au soleil sont, sur le Stanserhorn, au-dessus de 1880 m sur des arbres isolés, exposition sud. En cet endroit, les conditions lumineuses ne sont certes pas inférieures à celles existant au niveau le plus bas où nous observâmes le même phénomène dans les Grisons, c'est-à-dire à 1520 m. On consultera à cet égard les tableaux et graphiques dans les travaux de Auren, Dorno, Lindholm, cités dans la bibliographie jointe au présent mémoire, et spécialement ceux que nous avons reproduits dans notre premier travail (loc. cit. p. 110). Il suffit d'ailleurs de rappeler que le rapport d'intensité pour le violet, est de 1,15 à 1, entre les 1800 m de Hochserfaus et les 1560 de Davos. (Lindholm.)

Il est à noter aussi que partout à la limite des forêts des Préalpes et des Amburnex, les aiguilles de *Picea* ont la forme normale : longues, fines, à la coupe caractéristique (fig. 4), obliques sur le rameau; alors qu'à la limite supérieure dans les Alpes, les aiguilles sont plus larges, aplaties (cf. Collaer, loc. cit. fig. 18, p. 103) retroussées sur le rameau.

Passons à l'examen microscopique.

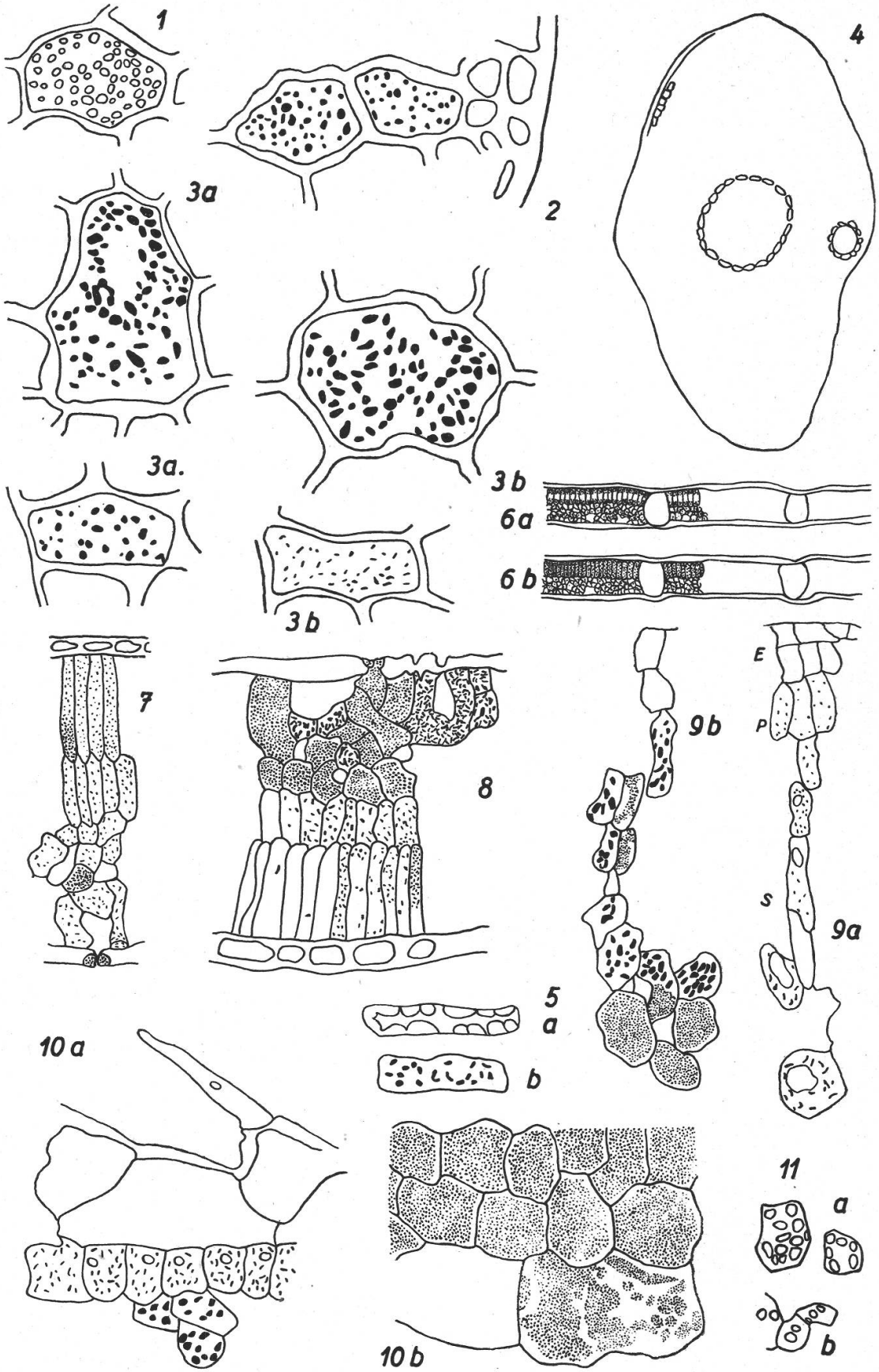


Fig. 1—11. Explication dans le texte. *3 a* centre parenchyme, *3 a.* sous l'épiderme, *9 a E* épiderme, *P* palissade, *S* lacuneux, *10 a* épiderme supérieur, *10 b* épiderme inférieur.

1—2 agr. 275, *3* agr. 230, *4—6* agr. 45, *7—8* agr. 220, *9* agr. 240, *10* agr. 280.

Rappelons d'abord que dans *Picea* à la limite supérieure de la forêt dans les Grisons, nous avons constaté une diminution du nombre de grains de chlorophylle dans les aiguilles exposées au soleil, comparées à celles du même individu qui sont ombragées.

Voici maintenant (fig. 1) la teneur en grains de chlorophylle d'une cellule du parenchyme dans une aiguille de *Picea* exposée au soleil, à la limite de la forêt sur le Pilatus. Elle est normale (cf. Collaer, loc. cit. p. 91 et 120).

En appliquant la réaction à l'Iode (cf. ibid. p. 118) nous avions constaté pour les aiguilles exposées au soleil, à la limite, dans les Grisons, une teneur en amidon anormalement élevée, par rapport à ce qui se passe à l'ombre. La fig. 2, s'appliquant aux cellules d'aiguilles de *Picea* à la limite sur le Pilatus, et la fig. 3, s'appliquant aux Amburnex, exposées au sud (a) et au nord (b), montrent clairement, par comparaison avec le travail précédent, que l'excès d'amidon ne se présente pas à cette limite.

Enfin, nous avions appliqué aux coupes d'aiguilles la réaction au Thymol-HCl (cf. ibid. p. 118) qui révèle par une teinte bleue plus ou moins foncée la présence plus ou moins grande de la Coniférine, glucoside faisant partie de la lignine des Conifères. A la limite des forêts dans les Grisons, nous obtenions une teinte bleue très pâle, révélant une diminution de production de glucosides pour les aiguilles fortement éclairées. La même réaction nous donne, aux limites du Pilatus et des Amburnex, une couleur bleue foncée bien franche. Nous en déduisons qu'ici il n'y a pas diminution de production de coniférine.

De ces examens microscopiques il résulte qu'*à la limite des Amburnex et des Préalpes extérieures la production de chlorophylle et l'assimilation se font normalement.* En conséquence, l'arrêt de la forêt de *Picea* dans ces districts est dû à des causes autres que celles qui arrêtent l'assimilation.

Elles ne peuvent être que la dessication par le vent, dans les Préalpes, et une température moyenne d'hiver trop basse au fond des Amburnex.

* * *

Les observations qui précèdent ont la valeur de contre-épreuves.

Le comportement de ***Picea*** *à sa limite supérieure dans les Alpes diffère nettement de celui qu'il présente à sa limite des Préalpes et du Jura.*

Il est donc dû à une cause qui n'existe pas dans ces deux derniers districts. La température moyenne hivernale est moins basse à la limite de la forêt dans les Alpes que dans le fond de la Sèche des Amburnex. Le vent y est moins fort que dans les Préalpes extérieures. Ces deux causes ne peuvent donc expliquer le comportement de *Picea* à sa limite supérieure dans les Alpes.

Par contre, l'intensité lumineuse et la richesse relative en rayons de courtes longueurs d'onde sont plus faibles dans le Jura et les Préalpes, pour une même altitude, que dans les Alpes.

Nos nouvelles observations renforcent nos idées concernant le rôle de la lumière dans l'établissement des limites supérieures à la végétation de *Picea excelsa* dans les Alpes.

II. Observations sur *Fagus silvatica.*

Nous référant aux observations faites sur les Conifères, nous sommes amenés à relater les observations que nous avons faites dans les forêts de hêtres en montagne. Elles nous révèlent certains faits très semblables à ceux que nous avons décrits pour les Conifères.

L'extension de la forêt de *Fagus silvatica* se poursuit, d'après Ernst Furrer (« Pflanzengeographie der Schweiz », p. 81), dans les Préalpes jusque vers 1500 m. Cependant, dans les Grisons, il en existe au sein des massifs alpins, notamment dans le Prättigau. Furrer fait remarquer que nulle part en Suisse le hêtre n'atteint à sa limite supérieure naturelle. Aux rares endroits où aucune autre espèce arborescente ne lui succède en hauteur, son extension est arrêtée par les vents desséchants. Si nous consultons l'important ouvrage rédigé par E. Rübel (« Die Buchenwälder Europas »), nous y relevons que les limites supérieures atteintes par *Fagus silvatica* en Europe vont en croissant vers le sud.

Voici quelques altitudes limites de la forêt de *Fagus*, données par les collaborateurs de Rübel, et par des auteurs cités par H. Christ (La Flore de la Suisse et ses Origines) :

Pologne	1150 m	(W. Szafer)
Riesengebirge . . .	1185 m	(K. Domin)
Carpathes centrales .	1280 m	(K. Domin)
Belchen (Allemagne).	1400 m	(Fr. Markgraf)
Crimée	1400 m	(E. V. Wulff)
Jura	1500 m	(A. Uehlinger)
Piémont et Dauphiné	1500 m	(H. Christ)
Alpes	1570 m	(A. Uehlinger)
Pyrénées orientales .	1600 m et plus	(Martins).

Ces divers auteurs, et tous ceux qui ont étudié la distribution géographique de *Fagus silvatica,* sont d'accord pour faire concorder cette distribution avec certaines exigences de température moyenne, tant hivernale qu'estivale, et avec l'existence d'un climat caractérisé par une atmosphère humide. Ils sont d'accord également pour attribuer à la dessication de l'air dans le sud de l'Europe le fait que le hêtre monte plus haut dans les régions sud, puisqu'il y trouve des zones plus humides.

Nous partageons cette façon de voir les choses. Toutefois, nos observations sur le comportement de *Fagus* dans les Alpes suisses nous ont amené à croire que l'éclairage joue parfois un rôle non négligeable dans l'établissement d'une limite supérieure à la forêt de *Fagus*.

Avant de décrire nos propres observations, nous rappellerons les quelques remarques sur ce sujet qu'il nous a été donné de lire, remarques dont nous n'avons pris connaissance qu'après avoir noté nos propres conclusions, avec lesquelles elles concordent.

I. Fr. Markgraf, in Rübel (loc. cit. p. 23) nous donne un exemple de la sensibilité du hêtre à l'intensité lumineuse : « ... die Buche ... auf besser bestrahlten Geländeformen im Vorteil gegen die Fichte ist : sie steigt auf Klippen noch über 1100 m in Deckungsverhältnis *Fagus* 5 zu *Picea* 1 empor, während in Schluchten ein Wald aus *Picea* 5 mit *Fagus* 1 viel tiefer als 1100 m herabzieht. »

Or, il y a plus d'humidité atmosphérique au fond d'une gorge que sur un promontoire rocheux. L'éclairage joue ici un rôle prépondérant.

II. J. Wiesner (« Der Lichtgenuss der Pflanzen ») consacre un chapitre à la constance et la variation de la couleur des feuilles (p. 227 à 250). Il y est dit que la nuance de la couleur verte des feuilles atteint une très grande constance sur un individu, à condition que l'éclairage ne soit pas trop fort. Souvent, en été, les feuilles exposées au soleil pâlissent par suite de la destruction partielle de la chlorophylle. — « In der Regel wird eine Annäherung an das konstante spezifische Grün des Laubes desto mehr ausgeprägt sein, je enger die Grenzen des Lichtgenusses sind; z. B. bei der Lärche (*Larix decidua*; $L = 1—\frac{1}{5}$) oder der Birke (*Betula verrucosa;* $L = 1—\frac{1}{9}$). Es wird ein durch die Beleuchtung verursachter Unterschied in der Laubfarbe desto mehr zum Vorschein kommen, je weiter die Grenzen des Lichtgenusses gezogen sind. Alle oben genannten Bäume, welche leicht ersichtlich zu machende Unterschiede in der Laubfärbung je nach der Beleuchtung darbieten, sind dadurch gekennzeichnet, dass das Lichtgenussmaximum sehr weit vom Minimum abliegt, z. B. die Buche (*Fagus silvatica*), bei welcher das Maximum des Lichtgenusses $= 1$ ist, aber das Minimum $\frac{1}{60}$ (normaler Waldbaum) bis $\frac{1}{85}$ (gut kultivierter freistehender Gartenbaum) beträgt. »

Nos observations et mesures sur *Larix* et *Picea* sont en parfait accord avec cette règle. Ce que nous verrons au sujet de *Fagus* dans la montagne y est également fidèle.

Plus loin, Wiesner attire l'attention sur les erreurs de plantation : « Wird beispielsweise *Vinca minor* in zu sonnigen Beeten angepflanzt, so verblassen die Blätter, um endlich zu vergilben und zugrunde zu gehen. »

Nous étudierons par la suite un tel cas d'erreur de plantation, entraînant pour la plante un éclairage dont l'intensité dépasse celle qui lui est supportable.

Parlant toujours d'arbres situés dans la plaine en Europe centrale, l'auteur fait remarquer que les jeunes grains de chlorophylle sont peu résistants à un excès de lumière. Il cite *Fagus* comme une espèce où cette résistance reste faible même lorsque les feuilles sont arrivées au plein développement. Il établit expérimentalement que des feuilles ayant été exposées à un excès de lumière, non seulement voient se détruire leur chlorophylle et même une partie de leur xanthophylle, mais sont incapables, remises à l'ombre, de refaire de la nouvelle chlorophylle, ce qui entraîne la destruction de la feuille.

Ce sont exactement les conclusions auxquelles nous ont menées nos expérimentations sur *Picea* à sa limite supérieure.

Toutefois, il est un point sur lequel nos vues diffèrent de celles de Wiesner. Cet auteur attribue dans ses mesures la valeur 1 à l'éclairage total. Mais il ne tient pas compte du fait que la valeur de l'éclairage total varie énormément. Aussi, lorsqu'il voit des plantes dont la chlorophylle résiste à l'éclairage total sous le ciel de Vienne p. ex., il en déduit que c'est parce que les grains de chlorophylle sont plus riches en matière colorante.

Or, nous avons vu, au cours de notre précédent mémoire, que la chlorophylle de *Larix decidua* est parfaitement résistante à 2000 m d'altitude dans les Alpes. Cette espèce n'est pourtant pas caractérisée par une couleur verte très foncée, et l'on ne peut prétendre que ses plastides sont fortement imbibés de matière colorante. Nous savons d'autre part qu'à 2000 m la valeur de l'éclairage total, que Wiesner définirait ici aussi par 1, est bien plus grande qu'à l'altitude de Vienne. Si *Larix* ne commence à pâlir que vers 2000 m, c'est que pour chaque espèce il existe un maximum d'intensité lumineuse supportable, qui doit être aussi déterminé que le minimum utilisable, si clairement mis en évidence par Wiesner.

III. Willstätter u. Stoll (« Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure », 1918, p. 13) signalent qu'au 10 juillet, pour *Fagus silvatica,* le quotient chlorophylle/carotinoïdes est de 6,02 pour les feuilles ombragées et de 3,45 pour celles exposées au soleil.

Examinons maintenant nos observations sur *Fagus* en montagne, en comparaison avec celles que nous fîmes sur les Conifères, et avec celles de Wiesner sur diverses espèces, dont les conclusions viennent d'être passées en revue.

Nous avons observé les hêtres sur le Stanserhorn et sur le Pilatus, au début de septembre.

Voici d'abord, sur le versant nord du Stanserhorn, à la cote 750, une belle forêt d'*Abies*. Il s'y mêle des *Fagus* en petit nombre. Ces

arbres ont un port normal et toutes leurs feuilles sont d'un beau vert franc. Plus haut se forme une forêt de *Fagus*. A 975 m, exposé à la pleine lumière, le hêtre y est toujours normal. Les mêmes constatations s'appliquent à la forêt de *Fagus* qui recouvre le versant sud du Lopperberg, arête du Pilatus qui se termine à Stansstad. Tout en haut du Lopperberg, à 995 m, les hêtres exposés à la pleine lumière présentent à la surface de leur couronne des feuilles plus petites que celles qui sont ombragées. Elles sont de couleur olive, tandis que les autres sont restées vertes.

Retournons au Stanserhorn. A 1180 m nous rencontrons les derniers hêtres. Ils sont disséminés dans une forêt de Conifères et s'y trouvent tous en sous-bois, bien ombragés. Ces exemplaires sont normaux. Mais quelques individus à la lisière du bois présentent de nouveau les feuilles extérieures olives.

Le versant sud-est du Pilatus, vers 1220 m, est couvert d'une forêt de hêtres, avec des sapins en sous-bois. A 1250 m nous rencontrons le dernier hêtre isolé qui présente un port normal. A 1320 m, sous l'Aemsigenalp, se trouvent encore quelques hêtres qui croissent à l'ombre de *Picea*. Les feuilles exposées à la lumière sont olives-jaunâtres, celles qui sont ombragées restent vertes. Les cimes qui dépassent la hauteur des épicéas ont les feuilles mortes.

Enfin, sur ce même sentier qui mène vers le sommet du Pilatus, un dernier hêtre se trouve vers 1380 m parmi des Conifères. Toutes ses feuilles sont jaunes-olivâtres.

Que voyons-nous dans les Grisons ?

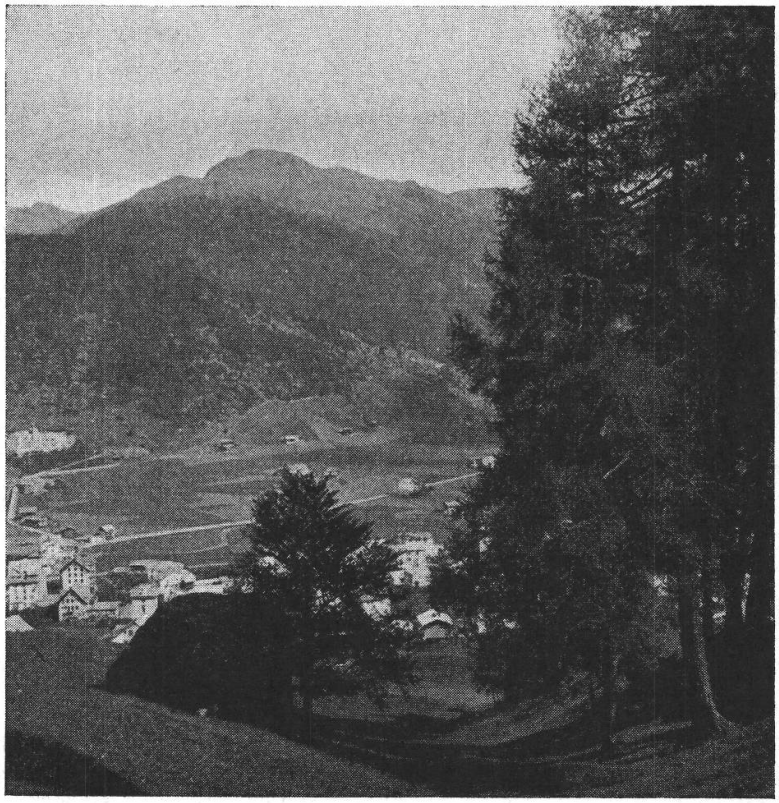
Au-dessus de Klosters, le massif forestier est bien plus compact que sur le Stanserhorn et le Pilatus. A sa limite supérieure, qui oscille entre 1300 et 1350 m, la forêt de hêtres se glisse pour ainsi dire sous la forêt d'épicéas qui lui succède. A cette limite, tous les hêtres sont plus petits que les épicéas. Ils ne poussent qu'au centre de bouquets serrés formés par ce Conifère. Et si des branches des hêtres dépassent le bouquet d'épicéas (que nous ne pouvons nous empêcher d'appeler un bouquet protecteur), les feuilles sont repliées autour de la nervure centrale vers la face supérieure.

Ce n'est point là un phénomène causé par le froid, ni par le vent, mais bien typiquement par excès d'éclairage, ainsi que l'a montré Jean Massart dans sa Biologie générale. Wiesner aussi (loc. cit.) parle de ce caractère panphotométrique, pour *Aesculus flava*.

Nous avons d'ailleurs rencontré la même situation du hêtre en Corse, dans la forêt d'Aïtone, où il monte avec la forêt de *Pinus*, et toujours à l'ombre de celle-ci, en sous-bois, jusqu'à 1800 m. Notons qu'à cette altitude, l'hiver est très rude en Corse : on y compte 4 à 6 mètres de neige.

Il existe d'ailleurs à Davos même, sur le flanc du Schiahorn, un hêtre qui y pousse fort bien à 1667 m d'altitude. Il supporte donc bien le froid, qui y est plus intense qu'à la limite de la forêt de hêtres, et (quoi qu'on en ait dit) les gelées tardives. Mais cet exemplaire unique, qui en 1935 y vivait depuis plus de 30 ans, est admirablement ombragé (voir photo). En 1935 il mesurait environ 4 m de hauteur. Il a poussé

Nord



Sud

Fagus silv. *Larix dec.*

Fig. 12.
Fagus silvatica, isolé, situé à Davos, à 1667 m d'altitude, photographié le 10 septembre 1934, à 14.30 h.

à l'abri d'un bloc de rocher de 2,50 m de haut qui le protège du nord. Au sud et à l'est l'arbre est protégé contre une insolation trop forte par un rideau de mélèzes de 20 m de hauteur. Le diamètre du tronc du hêtre était à la même époque de 25 cm. La végétation est lente, mais l'arbre ne présente pas de traces de dessication, ni sur les feuilles, ni sur les rameaux. Les feuilles au centre de la cime sont bien vertes. A la surface, elles présentent seulement une légère tendance à la couleur olive. Remarquons encore que sur cet exemplaire, les feuilles extérieures sont plus épaisses que celles qui se trouvent à l'ombre, ce qui est normal chez les plantes possédant un grand degré d'adaptation aux différences d'intensité lumineuse (cf. J. Massart: Esquisse de la Géographie botanique de la Belgique, 1910, p. 102—105).

Ainsi, cet arbre isolé vit d'une façon normale, à plus de 300 m au-dessus de la limite de sa forêt, sous un froid hivernal plus intense et des gelées nocturnes de printemps plus fréquentes. Mais il est admirablement protégé contre l'insolation directe.

Il semble bien en considérant ce qui précède, que vers 1350 m, dans les Alpes à Klosters, *Fagus* rencontre le maximum de lumière qu'il puisse tolérer, ce qui ne permet à la forêt de *Fagus* de s'élever encore qu'à l'ombre de *Picea*. Mais ici *Picea* se trouve dans sa zone optimale et sa forêt est tellement dense qu'elle ne permet plus une végétation de hêtres en sous-bois.

Afin de confirmer cette influence de la luminosité trop forte, nous avons appliqué aux feuilles de *Fagus* l'essai sur la teneur en amidon par la réaction Iode-Chloral (cf. Collaer, loc. cit. p. 118).

Voici d'abord une cellule du tissu en palissade, prélevée sur une feuille ombragée à Hergiswil a. S. (Seeblick). La fig. 5 a montre la disposition des grains de chlorophylle. La fig. 5 b révèle les grains d'amidon. Cette feuille était cueillie le 9 septembre, vers 14.30 h., par temps ensoleillé. L'amidon y est normalement distribué.

Ensuite, voici l'aspect général, sous faible grossissement, d'un fragment de coupe transversale dans des feuilles prélevées le 21 août à 11 h. par temps ensoleillé, à 1000 m d'altitude, au sommet du Lopperberg.

La fig. 6 a représente l'emplacement de l'amidon dans une feuille ombragée; la fig. 6 b, dans une feuille exposée à la pleine lumière, sur le même arbre.

Nous retrouvons, dans ce dernier exemple, le même bourrage d'amidon que nous observions sur *Picea* à sa limite supérieure.

Pour le hêtre de Davos (voir ci-dessus) nous constatons :

a) Feuille bien ombragée, 10 septembre, 14.30 h., temps ensoleillé : grains d'amidon petits et nombreux dans le tissu en palissade, moins nombreux dans les couches inférieures. Distribution normale (fig. 7).

b) Feuille cueillie au même moment, sur le même arbre, à la périphérie, en pleine lumière : peu d'amidon dans le tissu en palissade; par contre, les couches inférieures en sont bourrées (fig. 8).

c) Sur le même arbre, le 13 septembre, par jour gris, sans soleil, à 11 h., une feuille prise à la périphérie, présentant des taches brunes sur l'épiderme supérieur. Ces taches se trouvent assez souvent sur les feuilles olives, à la limite de la forêt; on les trouve aussi sur les aiguilles de *Picea*, à leur limite supérieure. Sous le microscope, ces taches se révèlent être des destructions de l'épiderme. Sous ces destructions, les cellules du tissu en palissade

sont bourrées d'amidon. D'autres cellules du même tissu sont par contre vides d'amidon. Le tissu lacuneux est, lui aussi, riche en amidon, mais moins que les cellules bourrées du tissu en palissade. Certaines parties de la feuille, vertes, présentent une teneur normale d'amidon dans toutes les couches. D'autres parties, également vertes, ont le tissu lacuneux bourré d'amidon et le tissu en palissade normal ou vide.

Le comportement très irrégulier de telles feuilles montre que la circulation des produits y est troublée. Le fragment de la palissade qui n'est plus protégé par l'épiderme conserve l'amidon formé, qui ne parvient plus à être transformé en composés solubles et à être évacué. Nous retrouvons d'ailleurs la même accumulation d'amidon dans les aiguilles de *Picea*, sous les taches de l'épiderme. (Schiahorn 1950 m.)

Ces diverses observations sur les feuilles de ***Fagus****, à sa limite supérieure, sont concordantes avec celles faites sur les aiguilles de* ***Picea*** *à sa limite supérieure. Les conclusions relatives à l'influence de la lumière sur l'assimilation chlorophyllienne à la limite de la forêt de* ***Picea*** *sont également applicables à* ***Fagus****.*

III. Observations sur *Rhododendron ponticum*.

Poussons nos vérifications plus loin. Quittons la montagne et allons dans la plaine flamande, où l'altitude ne dépasse pas 10 m. Malgré que l'intensité lumineuse maxima, l'intensité moyenne, la richesse relative en rayons de courtes longueurs d'ondes soient bien inférieures à celles qui règnent dans les Alpes, il y a encore nombre de plantes pour lesquelles l'exposition à la pleine lumière y est néfaste.

Dans cette plaine au climat maritime tempéré, il ne peut être question de températures trop basses ou de périodes froides trop prolongées pour les plantes que nous allons examiner.

Devant une maison, par une erreur de plantation, se trouve, isolé, exposé au sud, devant un horizon entièrement libre, un pied de *Rhododendron ponticum*. Il est notoire que cette plante ne pousse bien que sous un ombrage léger, p. ex. en sous-bois de *Pinus* silvestris, en lisière de bois de hêtres ou de chênes. L'exemplaire qui nous intéresse a des feuilles normales bien vertes, au centre de la touffe; celles de la périphérie sont, une fois de plus, olives; elles sont repliées vers le bas, autour de la nervure centrale. Et voici le plus curieux : deux feuilles se superposent partiellement. Celle dont une partie est recouverte, est restée verte sous la protection de l'autre, tandis que la partie découverte est olive. Devant une preuve aussi frappante de l'influence de la lumière, nous nous empressons de faire la réaction à l'iode pour déceler l'amidon.

La feuille est cueillie le 9 juillet, à 8 h. du matin, avant que la plante n'ait reçu les rayons du soleil. Normalement, après la nuit il ne faudrait trouver que fort peu d'amidon dans les cellules de la palissade, celui élaboré la veille ayant été transformé pendant la nuit.

La fig. 9 a montre le résultat de la partie verte qui ne reçoit que la lumière diffuse. Tout y est normal.

La fig. 9 b rend compte de la situation dans la partie olive qui reçoit les rayons directs du soleil pendant une partie de la journée. Malgré l'heure matinale, il y a déjà de gros mains d'amidon dans le tissu en palissade; le tissu lacuneux en est bourré, ce qui prouve que, malgré la nuit, la transformation en produits solubles n'a pu se faire que très imparfaitement, ou pas du tout.

Dans ces conditions, la plante ne peut que végéter péniblement.

IV. Observations sur *Pseudotsuga Douglasii.*

Pour en finir avec ces expériences de plein air, et terminer la démonstration de l'utilité que présente, au point de vue de l'étude de la marche de l'assimilation, l'application simultanée des réactions à l'Iode-Chloral pour l'amidon et au Thymol-HCl pour la Coniférine, signalons le cas d'un *Pseudotsuga Douglasii,* au Jardin botanique de Malines (Belgique). Ce petit arbre, que nous observons depuis de nombreuses années, végète misérablement malgré un sol qui lui convient. Il se contente d'une lumière modérée, à peu près comme *Picea* (cf. F. W. Neger u. E. Münch : « Die Nadelhölzer »). Sa végétation est aussi médiocre que celle du *Rhododendron* dont il vient d'être question. Mais ici, les réactions nous apprennent que la cause est inverse de la précédente. Ce *Pseudotsuga* se trouve au pied de grands platanes dans une ombre très forte et permanente. Nous en cueillons une aiguille le 11 juillet. La réaction à l'Iode n'accuse la présence que de quelques très rares et très petits grains d'amidon. L'épiderme ne contient qu'une trace de Coniférine à peine décelable par sa couleur bleue très pâle après réaction au Thymol-HCl. La Coniférine ne se trouve en quantité normale que dans les parois des cellules stomatiques et dans celles des vaisseaux ligneux. L'interprétation de ce résultat est aisée : élaboration chlorophyllienne très pauvre, par conséquent faible production de glucosides. Ici la lumière est simplement trop faible pour provoquer une élaboration chlorophyllienne suffisante. Nous rappelons qu'à la limite supérieure de la forêt d'épicéas dans les Alpes, il y a excès d'amidon et trop peu de Coniférine (cf. Collaer, loc. cit. p. 121). Il s'agit alors d'une élaboration chlorophyllienne vigoureuse, mais d'un ralentissement ou même d'une cessation de l'action des diastases.

V. Observations sur *Tradescantia viridis*, en serre.

Les observations dont il vient d'être rendu compte concernent le rôle de la totalité de la lumière reçue. Dans notre précédente étude, nous avions abordé également le rôle de la région rouge-jaune du spectre, et celui des courtes longueurs d'onde. Nous terminerons le présent travail par quelques observations concernant cette dernière région du spectre lumineux.

A lire de nombreux travaux, l'on pourrait croire que le rôle des rayons bleus et violets dans l'assimilation est minime, comparé à celui des ultra-violets. L'importance de ceux-ci ne doit point faire perdre de vue celle des courtes longueurs d'onde de la lumière visible. En effet, dans bien des cas, la lumière reçue par les plantes est pauvre en ultra-violet, p. ex. dans les plaines maritimes voisines de la Mer du Nord où l'air chargé de vapeur d'eau intercepte la plus grande partie de l'ultra-violet. La lumière peut en être dépourvue, telle celle que reçoivent les plantes cultivées en serres ou en appartements, derrière des vitrages.

Afin de montrer que les phénomènes décrits jusqu'à présent dans nos travaux s'expliquent parfaitement par l'effet de la seule lumière visible, nous signalerons quelques observations sur des plantes cultivées en serre sous le verre « Cardinal » ordinaire, qui intercepte complètement l'ultra-violet.

Il a déjà été fait allusion au changement de couleur estival dans les feuilles de *Cattleya,* cultivé dans une telle serre (cf. Collaer, loc. cit. p. 102). Nous avons choisi *Tradescantia viridis* pour montrer les effets de la variation d'intensité d'une lumière dépourvue d'ultra-violet.

Les plantes poussent en pleine terre. La plupart se trouvent sous les tablettes de bois de la serre, entièrement ombragées. D'autres ont été placées à un endroit où il n'y a pas de tablettes : elles reçoivent la pleine lumière à travers les vitres.

Nous sommes dans la serre à *Cattleya,* tempérée humide. La température de l'air est uniforme dans toute la serre, contrôlée spécialement aux environs des deux groupes de *Tradescantia.* Elle oscille en ce mois de juillet entre 17 et 23° C. Les arrosages fréquents du sol assurent l'homogénéité de son humidité, les bassinages et le soin apporté à la régularité de l'aération assurent l'homogénéité de l'humidité atmosphérique. De tous les facteurs qui nous intéressent, il n'y a réellement que l'éclairage qui varie en proportions importantes entre les deux groupes de plantes.

Or, nous allons constater une fois de plus les mêmes différences entre plantes à l'ombre et au soleil, que nous avons constatées chez *Picea* à la limite dans les Alpes. Le fait que dans cette expérience de contrôle il n'y a qu'une valeur variable en larges proportions : l'inten-

sité lumineuse, et le fait que la lumière est dépourvue d'ultra-violet, permettent de conclure que ce n'est pas le froid qui provoque les modifications observées dans les aiguilles de *Picea,* mais bien l'intensité lumineuse et l'augmentation des rayons bleus et violets.

A l'ombre, nos *Tradescantia* ont une croissance rapide, des feuilles d'un vert franc. La première couche de cellules du parenchyme présente (12 juillet, 12 h., temps ensoleillé) des grains d'amidon très petits; les couches intérieures en présentent de plus gros, mais également clairsemés (fig. 10 a).

Au soleil, la croissance est lente, les feuilles sont jaune-olive; toutes les couches du parenchyme sont bourrées d'amidon, à tel point qu'après la réaction à l'iode, il n'y a plus moyen de distinguer leur structure. Il y a même de l'amidon dans les cellules de l'épiderme (fig. 10 b).

Il n'y a pas que le comportement au point de vue de la teneur en amidon qui soit identique à celui des plantes examinées en plein air à leur limite supérieure de végétation normale, il y a aussi la teneur en chlorophylle.

La fig. 11 a montre les grains de chlorophylle dans une cellule du parenchyme foliaire d'une plante ombragée. La fig. 11 b montre la diminution du nombre des plastides dans les plantes ensoleillées.

Conclusion.

Ce deuxième chapitre de notre travail sur le rôle de la lumière dans l'arrêt de la végétation nous apporte, comme suite au premier, les résultats suivants :

1° *Une contre-épreuve confirmant nos vues sur la cause lumineuse de la fixation d'une limite supérieure à la forêt de* ***Picea*** *dans les Alpes.* En effet, les limites supérieures dans les Préalpes et le Jura se trouvent à une altitude plus basse, et partant à éclairage moins intense; elles ne présentent pas les mêmes symptômes que les limites dans les Alpes, mais d'autres caractères dus à l'action du vent et du froid.

2° *La probabilité que l'intensité trop forte de la lumière est également une des causes imposant une limite supérieure à la forêt de* ***Fagus silvatica.***

3° *La certitude que, dans cette action lumineuse, les effets décrits sont explicables par la lumière visible, sans devoir invoquer les rayons ultra-violets.*

Ces résultats confirment les conclusions de certains auteurs, et montrent qu'elles sont susceptibles de généralisation; notamment : que *les chloroplastes peuvent être inactivés temporairement ou définitivement* (Pfeffer, « Pflanzenphysiologie » 1897); que *dans une même*

cellule, les chloroplastes peuvent avoir des couleurs différentes (Küster, « Die Pflanzenzelle », 1935, p. 260); que *les chloroplastes peuvent être tués par un excès de lumière, sans que meure le protoplasme* (Pringsheim, « Ueber Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion in der Pflanze », 1881).

Littérature.

1929 Auren: Observations concerning ultra-violet solar radiation in some places in Sweden (in Geographiska Annaler).

1883 H. Christ: La flore de la Suisse et ses origines.

1934 P. Collaer: Le rôle de la lumière dans l'établissement de la limite supérieure des forêts; observations faites dans le canton des Grisons. (Ber. d. Schweiz. Bot. Ges., Bd. 43, Heft I.)

1928 C. Dorno: Tägliche, jährliche und sekuläre Schwankungen der Sonnenstrahlung in Davos.

1923 E. Furrer: Kleine Pflanzengeographie der Schweiz.

1935 E. Kuster: Die Pflanzenzelle.

1929 F. Lindholm: Normalwerte der Gesamtstrahlung und der auf die Cadmiumzelle wirksamen Ultraviolettstrahlung der Sonne für Davos. (Festschrift für die 110. Jahresversammlung der Schweizer. Naturf. Ges. in Davos.)

1910 J. Massart: Esquisse de la Géographie botanique de la Belgique.

1923 — Biologie générale.

1927 F. W. Neger u. E. Münch: Die Nadelhölzer und übrige Gymnospermen.

1897 Pfeffer: Pflanzenphysiologie.

1881 N. Pringsheim: Ueber Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion in der Pflanze.

1923 M. Rikli und E. Rübel: Vegetationsbilder, Korsika.

1932 E. Rübel: Die Buchenwälder Europas.

1926 C. Schrœter: Das Pflanzenleben der Alpen.

1918 Willstätter und Stoll: Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure.