



LES FEUILLES

Avec l'arrivée de l'automne et la chute des feuilles Forêt wallonne saisit l'occasion de parler un peu de cet organe capital de nos arbres. Siège de la respiration, de la photosynthèse, acteur principal de l'ascension de la sève, cette usine à glucose est à la base même de toute la vie terrestre. Au-delà de l'accroissement en volume, l'intense activité des arbres aura contribué à alimenter et à oxygéner une multitude d'autres êtres vivants. Les principaux acteurs des ces activités étant les feuilles.

Pour bien comprendre de quelle manière la feuille remplit toutes les fonctions que nous venons d'énumérer, nous nous attarderons quelque peu sur sa structure.

Les cellules des végétaux supérieurs sont organisées en tissus plus ou moins spécialisés qui se juxtaposent ou s'imbriquent les uns dans les autres. Chacun d'eux assure un rôle spécifique dans le fonctionnement de l'individu végétal. La feuille en tant qu'organe à part entière n'échappe pas à cette règle et se voit donc elle-même constituée d'un certain nombre de tissus (voir coupe page suivante).

Le corps de la feuille

Grossièrement, on peut schématiser la feuille comme une lame de tissus coincée entre deux couches d'épiderme. La masse proprement dite de la feuille est constituée des *parenchymes*. Ce sont les tissus qui entrent dans le processus de la photosynthèse que nous détaillerons un peu plus bas. Selon leur rôle, ils portent le nom de *parenchymes assimilateurs* ou *parenchymes de réserve*.

Les premiers sont le siège de la photosynthèse c'est-à-dire de l'élaboration de la matière organique à partir du gaz carbonique atmosphérique (CO_2) et de l'eau. Les cellules qui les constituent contiennent la chlorophylle, responsable de la coloration verte des feuilles.

Les *parenchymes de réserve* constituent les tissus où sont stockés les produits de la photosynthèse. Quand les conditions sont favorables, celle-ci produit en effet bien plus de glucose que la plante ne peut en utiliser. Il est alors stocké sous d'autres formes comme par exemple l'amidon pour être utilisé ultérieurement.

Loin d'être une masse compacte de cellules, les parenchymes constituant le corps de la feuille présentent de nombreuses lacunes. Celles-ci forment entre elles un réseau qui communique avec l'extérieur et qui permet la circulation et l'échange des gaz (oxygène, vapeur d'eau et gaz carbonique) avec l'atmosphère environnante.

L'épiderme

La surface extérieure de la feuille est tapissée d'un tissu monocellulaire appelé *épiderme*. Il est rendu imperméable grâce à la sécrétion d'une sorte de couche cireuse appelée *cuticule*. La structure de celle-ci évolue en fonction de l'humidité atmosphérique ; plus il fait sec et moins elle est perméable, évitant ainsi à l'arbre de perdre son eau par évaporation.

Mais l'épiderme est également le siège de nombreux échanges au travers de pores appelés « stomates ». C'est par l'intermédiaire de ceux-ci que les échanges gazeux que nous évoquions en parlant des parenchymes sont réalisés avec le milieu extérieur. Bien plus que de simples trous dans l'épiderme, ces stomates sont de véritables sas dont le degré d'ouverture est régulé par la plante en fonction de son état physiologique.

Le principe de fonctionnement du stomate est très simple. Imaginons deux ballons allongés de structure homogène situés côte à côte et accolés par leurs extrémités. Si l'on gonfle davantage ces ballons rien de particulier ne se produira. Par contre, si le caoutchouc des extrémités de ces ballons est plus fin, il se déformera davantage lors du gonflement et laissera apparaître un vide entre les deux ballons. C'est ce processus qu'utilise la plante pour réguler l'ouverture et la fermeture de ses stomates si ce n'est que les cellules (ballons de notre exemple) se gonflent d'eau et non d'air.

Les stomates se situent principalement, dans le cas des arbres, à la surface inférieure des feuilles où l'on peut en dénombrer de 100 à 1000 par mm² (340 chez le hêtre, 860 chez l'érable). Chez les résineux tels que les sapins, l'épicéa de Sitka ou le douglas, on remarque même la concentration de ces stomates sous la forme de 7 à 12 lignes blanchâtres situées généralement à la face inférieure des aiguilles. Notons qu'à l'œil nu elles nous apparaissent comme deux larges bandes. Pour une ouverture normale, leur surface totale d'ouverture représente environ 1 à 2 % de la surface foliaire.

L'épiderme peut également produire des poils. Ceux-ci sont vivants ou

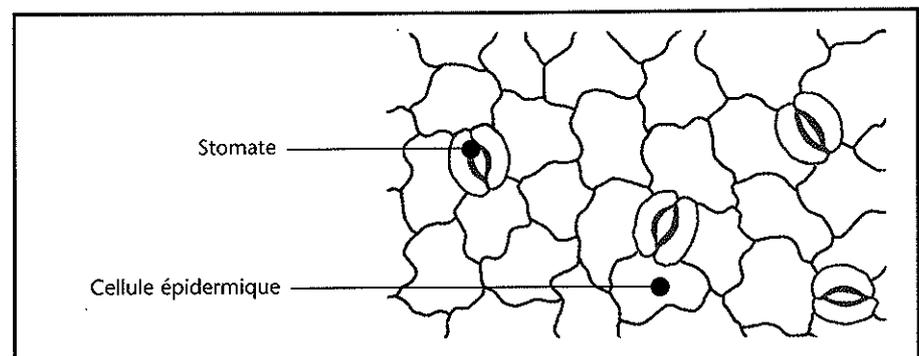
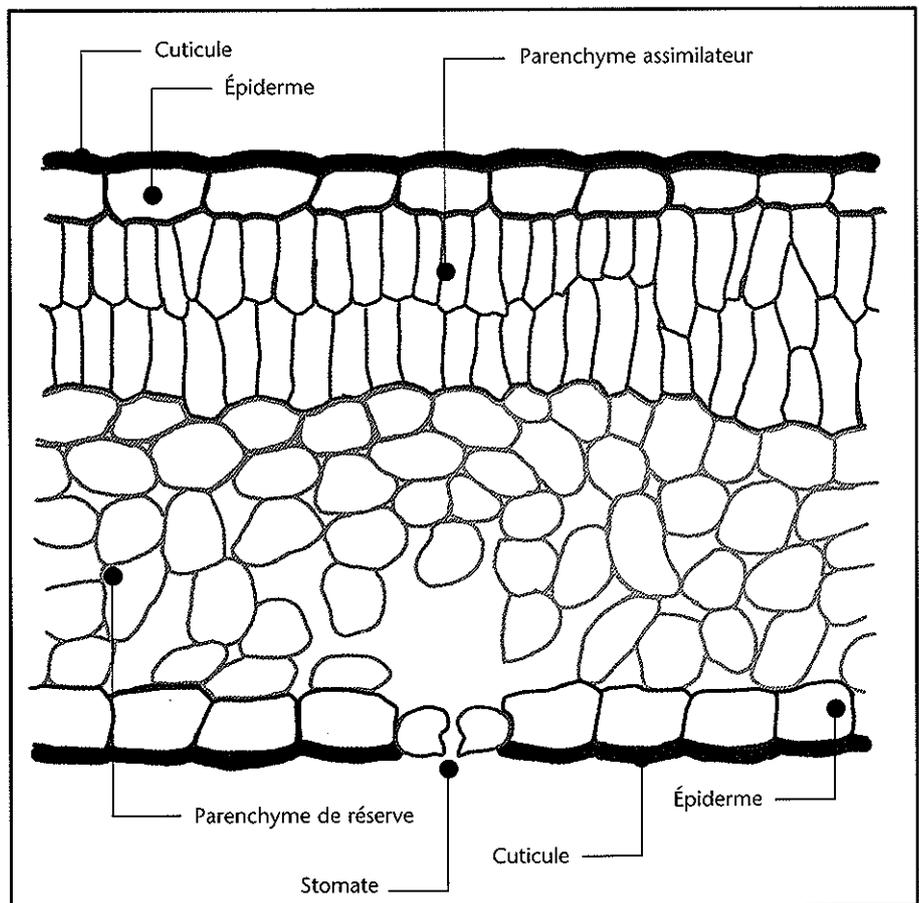
morts et quoique bien souvent de couleur blanchâtre ils peuvent revêtir d'autres couleurs. Tel est le cas du tilleul à petites feuilles qui se distingue du tilleul à grandes feuilles par la couleur rouille de ses poils. Si leur fonction est bien connue chez certaines plantes comme l'ortie (!), elle est moins évidente chez les arbres. On pense que ces poils pourraient contribuer à protéger les feuilles de certaines radiations de la lumière.

Enfin, la feuille est largement quadrillée de tissus conducteurs qui ont en charge le transport des sèves. La sève minérale provenant des racines et qui sera distribuée de façon directe ou indirecte à l'ensemble des cellules de la feuilles et la sève élaborée riche des substances synthétisées par les feuilles

qui sera, quant à elle, redistribuée à toutes les cellules vivantes de l'arbre. Groupés en véritables vaisseaux, ces tissus apparaissent en relief à la surface des feuilles sous la forme des nervures. Notons au passage que ces vaisseaux ne sont ni plus ni moins que le prolongement des vaisseaux de xylème et de phloème qui conduisent les sèves dans le tronc et dont nous avons déjà abondamment parlé dans nos précédents numéros.

LA FEUILLE : UNE POMPE

Les plantes supérieures comme beaucoup d'organismes ont besoin pour vivre de grandes quantités d'eau. Si l'être humain doit consommer deux à trois litres d'eau par jour, un érable



isolé d'environ 15 mètres de haut peut, en plein mois de juillet, prélever plusieurs centaines de litres par heure ! À quoi lui sert donc toute cette eau ?

Elle sert bien sûr à la photosynthèse puisqu'on sait que les plantes fabriquent les molécules de glucose à partir d'eau et de gaz carbonique ; chaque molécule de glucose produite nécessitant 6 molécules d'eau.

L'eau assure également la rigidité de la plante selon le même principe de « ballon » exposé un peu plus haut. Accolons bout à bout une série de ballons, la rigidité de l'ensemble ne sera assurée que si les ballons sont suffisamment gonflés. De même, privée d'eau, la plante se flétrit car ses cellules ne sont plus suffisamment « gonflées » d'eau.

Mais la plus grande part de l'eau ne fait que transiter à travers l'arbre. Puissée par les racines elle est évaporée quelques heures plus tard par les feuilles (220 litres par heure pour notre érable). Mais s'agit-il réellement d'un simple transit ?

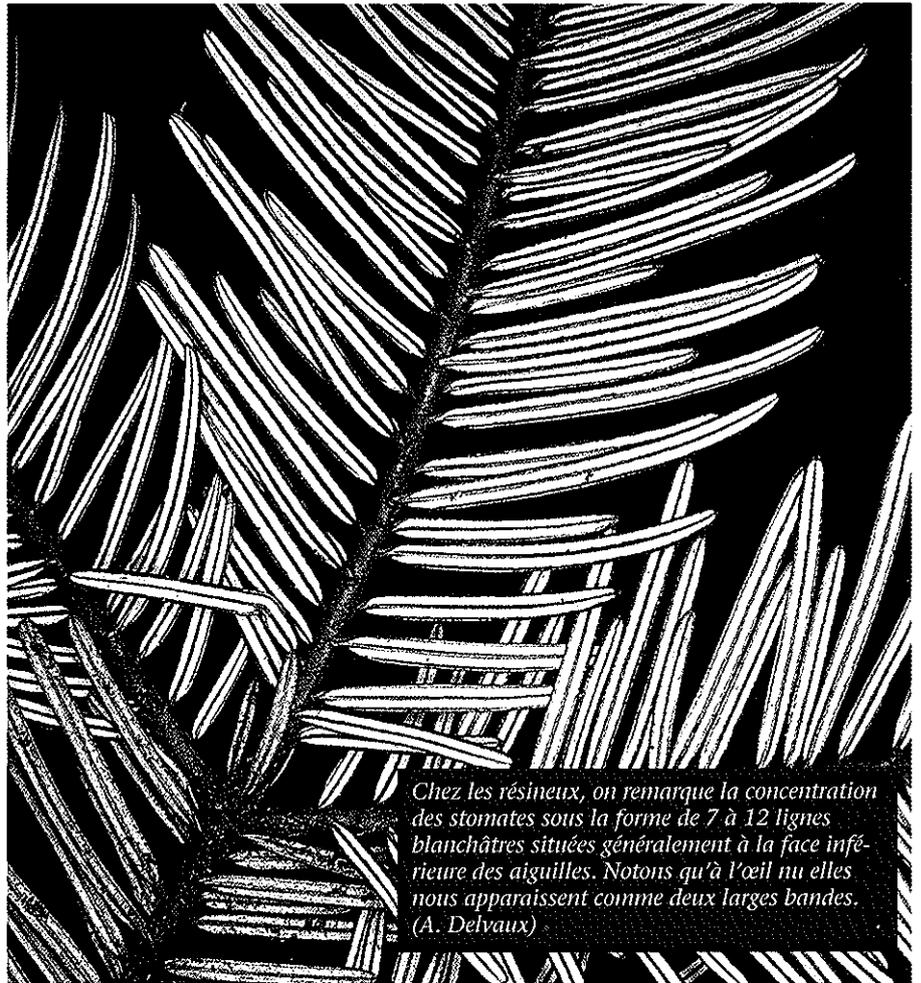
Si comme nous l'avons dit, l'arbre a besoin de l'eau qu'il prélève dans le sol, il a tout aussi besoin des éléments minéraux présents dans cette eau. Or ces minéraux n'y sont dissous qu'en relativement faible concentration. L'arbre doit donc faire transiter une grande quantité d'eau pour combler ses besoins.

On sait également que cette circulation d'eau permet à l'arbre de refroidir les feuilles et les autres organes exposés à l'insolation directe les préservant d'éventuelles brûlures et leur permettant de conserver une température compatible avec leur bon fonctionnement.

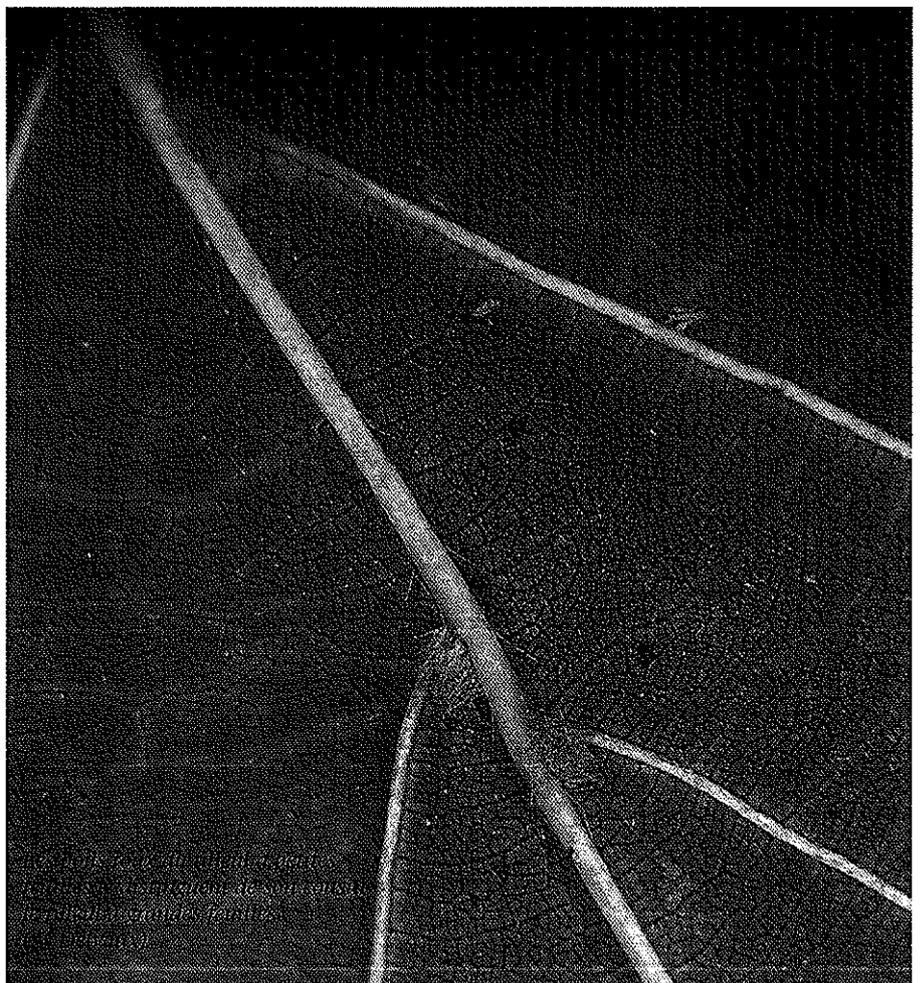
L'ascension de la sève

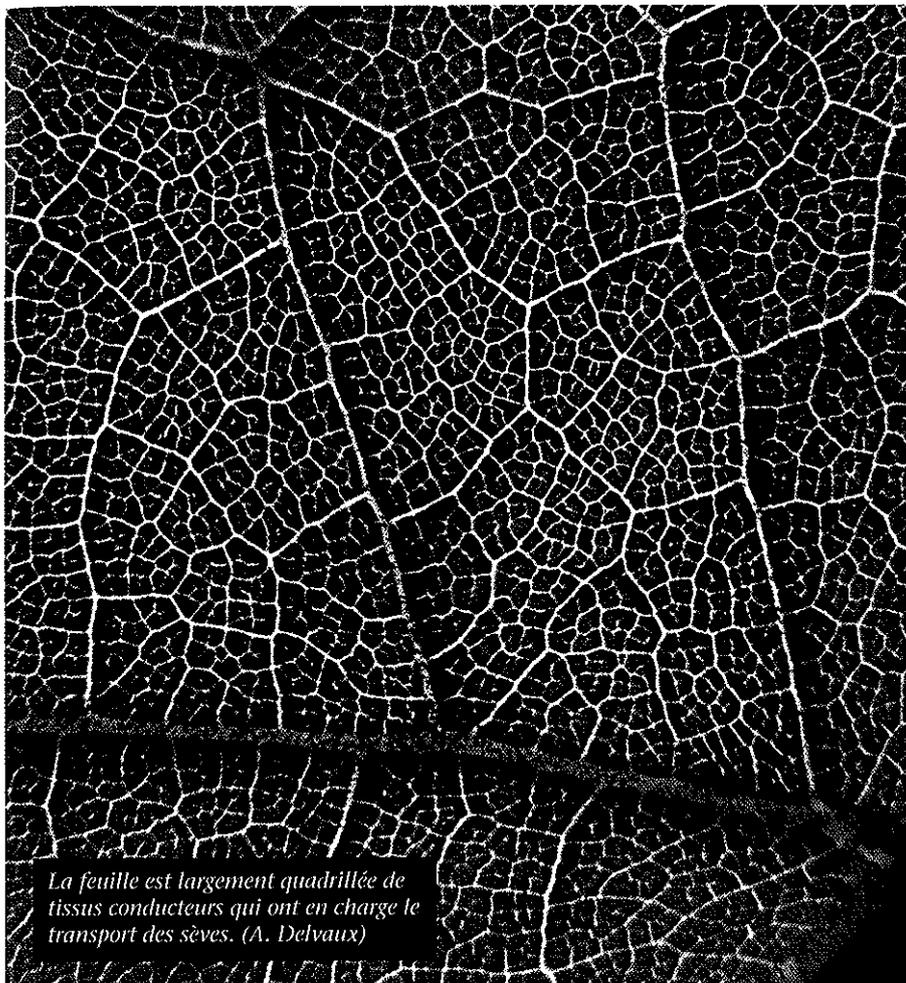
Il nous vient à l'esprit encore une question. Comment notre érable peut-il faire grimper plus de deux cent kilos d'eau par heure à 15 mètres de haut ou plus simplement pourquoi la sève monte-t-elle dans les arbres ?

Le processus d'ascension de la sève dans les végétaux est un phénomène à la fois passif et actif.



Chez les résineux, on remarque la concentration des stomates sous la forme de 7 à 12 lignes blanchâtres situées généralement à la face inférieure des aiguilles. Notons qu'à l'œil nu elles nous apparaissent comme deux larges bandes. (A. Delvaux)





La feuille est largement quadrillée de tissus conducteurs qui ont en charge le transport des sèves. (A. Delvaux)

Passif car généré principalement par des phénomènes physiques dont le *potentiel hydrique*. Nous ne rentrerons pas dans une description de ce que représente cette notion mais nous nous contenterons de la schématiser – que les physiciens nous pardonnent – à une tendance que présente l'eau à entrer ou sortir d'un milieu selon la saturation en eau de celui-ci. Plus les potentiels hydriques de deux milieux sont différents et plus l'eau a tendance à se déplacer du milieu à potentiel bas vers celui à potentiel haut. Or au niveau des feuilles, à l'interface entre les cellules et l'atmosphère, il existe une différence de potentiel qui tend à faire migrer l'eau des cellules vers l'atmosphère.

La cellule ainsi privée d'une partie de son eau, absorbe celle d'une cellule voisine et, ainsi de suite, l'échange se poursuit jusqu'à une cellule en contact avec un vaisseau conducteur de sève brut. Elle y prélève à son tour une certaine quantité d'eau. Or, ces vaisseaux conducteurs de la sève brut sont de réels tubes capillaires continus prenant naissance à l'extrémité des racines, traversant plusieurs mètres de

tronc et terminant au niveau des feuilles. La quantité d'eau prélevée par la feuille crée dès lors un effet de suction qui se transmet jusqu'aux racines. À leur tour mais en sens inverse ce sont les cellules des racines qui vont s'échanger des quantités d'eau et finalement puiser dans les réserves du sol.

Le phénomène est terriblement efficace puisqu'il permet à l'arbre de faire monter l'eau dans certains cas jusqu'à plus de 100 mètres de haut et ce à une vitesse qui se situe généralement entre un mètre et plusieurs dizaines de mètres à l'heure. Les forces qui entrent en jeu dans ce processus se manifestent particulièrement au niveau des vaisseaux de xylème du tronc. Elles y sont telles, qu'elles peuvent donner lieu à une contraction du tronc, légère certes, mais néanmoins perceptible !

L'évaporation foliaire quant à elle est assurée par un renouvellement constant de l'air au niveau des feuilles. Sans celui-ci on verrait rapidement apparaître au niveau de l'interface feuille-atmosphère une saturation de

l'air en vapeur d'eau qui rendrait impossible la transpiration et qui bloquerait l'aspiration de la sève brute. Mais ce renouvellement constant d'air peut également dans certaines conditions s'avérer néfaste à l'arbre si celui-ci n'est pas en mesure de compenser l'évaporation ce qui est le cas notamment lorsque le sol est gelé ou trop sec.

L'ascension est également un phénomène *actif* puisque la plante est à même de contrôler la transpiration de ses feuilles. La plante est en effet susceptible de limiter celle-ci via la fermeture de ses stomates, intermédiaires privilégiés des échanges gazeux et responsables de près de 90 % de la transpiration.

Les stomates peuvent en fonction des conditions atmosphériques et physiologiques de la plante augmenter ou limiter les échanges avec le milieu extérieur. Outre des phénomènes complexes, c'est principalement l'humidité qui régule ces mouvements. Par atmosphère sèche, les cellules des stomates sont moins turgescentes (« gonflées d'eau ») et s'accolent limitant ainsi la transpiration. Dans le cas contraire, leur gonflement fait apparaître entre-elles une lumière.

LA PHOTOSYNTHÈSE

Pour fonctionner et croître, les êtres vivants ont besoin de matière organique carbonée. Il existe dans le Règne végétal deux façons de s'approvisionner en carbone. Soit, à l'image des champignons et du Règne animal, l'organisme se nourrit au dépend des ressources en carbone d'un autre organisme, soit il produit lui-même des hydrates de carbone à partir d'éléments minéraux.

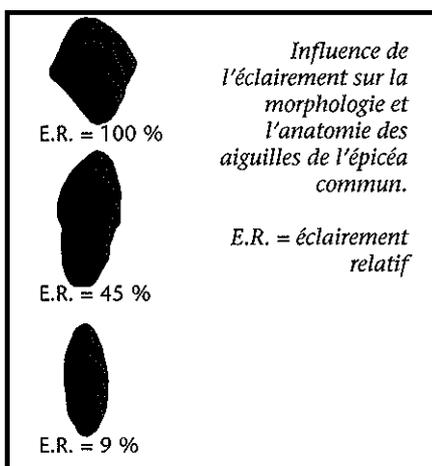
Les végétaux chlorophylliens fonctionnent selon cette seconde solution et réalisent eux-mêmes leur matière organique. Pour se faire, ils élaborent des molécules organiques à partir d'eau et de CO₂ selon une réaction chimique appelée la photosynthèse. On estime la production annuelle de matières sèche d'une forêt tempérée décidue à environ 15 tonnes par hectare.

La condition essentielle à cette production est un apport d'énergie. Celle-ci est fournie par la lumière mais est réellement captée par de petits orga-

nites présents dans les cellules : les chloroplastes qui contiennent la chlorophylle et les chromoplastes d'une organisation très semblable à celle des chloroplastes mais contenant des pigments autres que la chlorophylle (carotènes et xanthophylles). Cet ensemble de pigments présent dans les feuilles sont responsables des colorations que prennent celles-ci durant leur vie.

Pour utiliser au maximum cette énergie lumineuse, la plante a développé une série de stratégies.

Il existe, chez les arbres forestiers, en rapport avec l'énergie lumineuse disponible, plusieurs types de feuilles. On distingue les feuilles de lumière, d'ombre et de situation intermédiaire. On observe que les feuilles d'ombre ont une photosynthèse plus élevée aux éclaircissements faibles que les feuilles de lumière mais que celles-ci atteignent également plus rapidement leur production maximale dès que l'intensité se fait plus forte.



Ces différences de comportement se reflètent bien évidemment sur la structure de la feuille. Les feuilles de hêtre sont deux fois plus épaisses dans le haut de la cime que lorsqu'elles sont situées dans le bas de celle-ci ; les feuilles du bas ayant un épiderme plus fin et beaucoup moins de parenchyme assimilateur. Chez les résineux, les feuilles de lumière sont beaucoup plus épaisses et moins larges que les feuilles d'ombre et de condition intermédiaire.

Lorsque le niveau d'éclaircissement varie dans de grandes proportions comme cela peut être le cas lors d'une éclaircie, l'appareil foliaire se modifie car il n'est plus en équilibre avec les condi-

tions ambiantes. En ce qui concerne les aiguilles d'ombre des résineux, quand l'éclaircissement augmente, elles ne peuvent s'adapter et finissent par tomber prématurément. Chez les feuillus le phénomène est identique mais la réadaptation est plus rapide car l'appareil foliaire est entièrement renouvelé chaque année.

Outre la recherche d'une utilisation maximale de la lumière, l'arbre développe aussi des stratégies de protection contre les insulations trop fortes : les feuilles du sommet de la cime sont inclinées de manière à recevoir le moins possible d'insolation directe alors que les feuilles inférieures qui sont situées dans des niveaux d'énergie faibles, se rapprochent de l'horizontale afin de capter le maximum de rayonnement diffus parvenant au voisinage du sol. Ce phénomène est plus marqué chez le hêtre qui s'adapte mieux que le chêne au caractère héliophile stricte à des niveaux d'éclaircissement très différents.

Enfin, l'espèce tout entière peut présenter des adaptations à l'un ou l'autre type d'éclaircissement. On parle alors de plantes héliophiles ou sciaphiles. Pour chacun de ces types de plante, l'intensité de la photosynthèse passe par un maximum pour un éclaircissement donné.

Souvent on oublie que les plantes respirent également et qu'en plus de produire de l'oxygène, elles en consomment. Si cette consommation passe souvent inaperçue, c'est qu'elle est beaucoup plus faible que la production et qu'elle ne se remarque que durant la nuit, lorsque la photosynthèse s'arrête.

LA FEUILLE DANS TOUS SES ÉTATS

Longtemps considérée comme une excroissance ou un appendice de rameau, la feuille apparaît aujourd'hui comme étant à l'origine de tous les organes d'une plante. Ainsi elle s'avère au niveau structurel et selon certains auteurs être à la base de toute la structure végétale. « La tige qui, dans bien des cas, donne à la plante sa physiologie, est en réalité une dépendance des feuilles qu'elle porte ; c'est la feuille qui est l'élément structural essentiel, et non la tige ; la tige n'apparaît qu'autant que de nouvelles

feuilles apparaissent. Malgré l'aspect de certaines plantes dont les tiges semblent nues, l'organisation de la plante montre qu'il n'y a pas de tige sans feuille, et que réciproquement toute feuille s'insère sur une tige. »¹ La théorie va beaucoup plus loin encore puisqu'elle considère tous les organes comme étant des feuilles transformées : pétales, sépales, étamines et carpelles des fleurs ne seraient que des feuilles spécialisées.

D'autres exemples d'évolution de la feuille existent encore comme la « transformation » en épine, en vrille terminale, en écaille de bourgeons, en bractée (petite feuille associée aux fleurs et située aux points d'insertion de celles-ci sur le rameau), etc.

Enfin, certaines feuilles présentent au cours de la journée des mouvements assez importants. Comme la feuille du robinier qui se replie durant la nuit pour s'étaler dès le matin.

NAISSANCE, CROISSANCE ET MORT D'UNE FEUILLE

La feuille trouve son origine dans le développement d'un bourgeon. Celui-ci est constitué d'un ensemble de cellules appelé méristème. Théoriquement, ce méristème a en lui toutes les possibilités de développement et c'est sous l'action d'hormones qu'il évoluera en rameau feuillé, en fleur, en racine (bouturage) ou qu'il restera en attente.

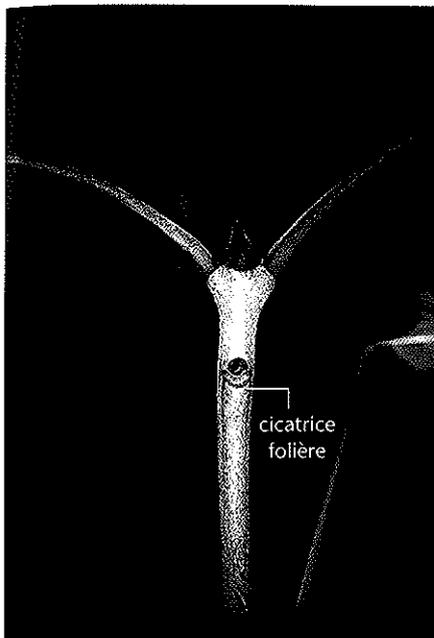
Quoiqu'il en soit, toute feuille ne se développera que sur un nouveau rameau et jamais sur le rameau d'une année antérieure. L'arbre ne se « couvre » donc pas de feuilles au printemps mais produit de nouveaux rameaux feuillés.

Les feuilles âgées tombent après quelques mois ou quelques années (selon les espèces), laissant chacune une cicatrice foliaire et un bourgeon axillaire sur le rameau.

La chute des feuilles

L'abscission des fleurs, des fruits et des feuilles est un phénomène normal de la vie des végétaux. Il dépend du métabolisme et ne doit donc pas être consi-

¹ Aline Raynal-Roques, 1994 - La Botanique redécouverte. Éd. INRA



Après sa chute, la feuille laisse une trace (cicatrice foliaire) sur le rameau.
(A. Delvaux)

cicatrice
foliaire

déré comme la simple mort des feuilles ou l'arrachement des fruits dus aux conditions climatiques mais bien comme un processus engendré par la plante elle-même. C'est elle qui développe à la base du pétiole, une zone d'abscission constituée de suber (liège) du côté de la tige et du phelloderme du côté de la feuille. Les cellules du phelloderme vont alors se gélifier puis dégénérer pour former la couche d'abscission. Cette zone devenue fragile va se rompre, d'où la chute des feuilles. À la base du pétiole, le suber va former la cicatrice foliaire qui va protéger la tige contre le gel.

Néanmoins, les conditions climatiques ou plutôt l'évolution de celles-ci au cours des saisons, doivent être considérées comme les facteurs déclenchant de ce processus d'abscission. Ainsi on retiendra de manière non exhaustive le raccourcissement des jours, l'évolution du spectre lumineux dû à une plus basse inclinaison du soleil, etc.

L'abscission des fleurs fanées élimine des organes devenus inutiles alors que la chute des fruits est fondamentale pour la dissémination. La chute des feuilles permet aux plantes d'éliminer des composés en surplus, comme le Ca^{++} qui a été apporté dans les feuilles par le flux de la transpiration et qui ne peut pas être remobilisé et transporté par le phloème dans d'autres parties de la plantes.

Chez les plantes pluriannuelles caducifoliées, toutes les feuilles sont éliminées simultanément indépendam-

ment de leur âge. Par contre, ce sont les feuilles les plus âgées qui tombent successivement chez les plantes sempervirentes et les résineux. Des produits de dégradation utiles (acides aminés des protéines, ions, etc.) sont encore mobilisés dans les feuilles sénescentes et transportés vers les cellules de réserve du tronc dans le cas de la sénescence simultanée de toutes les feuilles, et vers les jeunes feuilles dans le cas de la sénescence asynchrone.

La chlorophylle devenue inutile, disparaît. Ce phénomène explique le changement de couleur des feuilles. En effet, durant la belle saison, c'est la chlorophylle de couleur verte qui se trouve en plus grande quantité dans les feuilles. Mais au fur et à mesure que celle-ci disparaît elle laisse s'exprimer les deux autres pigments : la xanthophylle de couleur jaune et la carotène de couleur orangée.



Plusieurs acteurs provoquent la chute des feuilles. Pour les arbres à feuilles persistantes et les résineux leur dégénérescence est probablement liée à leur sénescence qui se situe après trois ou quatre ans de fonctionnement. En



	O ₂ (litre/hm ² de feuille)	matière sèche (kilo/an.m ² de feuille)
Hêtre	0,7 à 0,8	1,3
Chêne	0,9	0,6
Épicéa	0,35 à 0,5	1,1

Production d'oxygène et de matière sèche pour quelques essences courantes.

ce qui concerne les feuillus qui perdent leur parure à chaque automne, on aurait bien tort de penser que c'est seulement le froid qui en est la cause. La seule baisse de température ne suffit pas à expliquer ce phénomène. La preuve en est que les arbres de nos avenues qui sont placés à proximité des lampadaires gardent leur feuilles beaucoup plus tard dans la saison que ceux qui en sont éloignés. Le supplément de lumière apporté par les lampes prolonge en effet la vie de ces organes. Le photopériodisme intervient donc dans le processus.

La conservation des feuilles durant l'hiver n'étant pas une chose impossible, il faut plutôt voir dans cette chute des feuilles, une sélection naturelle vers des espèces dont les activités photosynthétiques sont en parfaite synchronisation avec les saisons favorables à celle-ci. En effet, si elle ne met pas systématiquement en danger la plante (cfr les résineux, le houx, le buis, etc) par sa présence hivernale, la feuille réduit presque totalement ses activités durant la mauvaise saison.

Néanmoins, les feuilles restant sur l'arbre en hiver offrent peu de prise au froid car elles développent divers mécanismes d'adaptation. Pour certains végétaux, la taille des feuilles est très réduite, c'est le cas des aiguilles de résineux. Pour tous, une épaisse cuticule, constituée de cutine, substance imperméable isolant les tissus protège le limbe contre le gel, tel est le cas du Houx ou du laurier. On remarque également, dans le cas des résineux que les stomates sont enfoncés dans l'épiderme afin d'être soumis moins directement au rigeurs hivernales.

M. BAILLY

La chute annuelle des feuilles n'est pas l'exclusivité des arbres feuillus : le mélèze en est un bon exemple
(A. Delvaux)