

Compréhension et modélisation de la couleur des feuilles

Stéphane Jacquemoud¹, Jean-Baptiste Féret¹ & Susan L. Ustin²

¹ Institut de Physique du Globe de Paris & Université Paris Diderot (UMR 7154), Equipe de Géophysique spatiale et planétaire, Case 7011, 35 rue Hélène Brion, 75013 Paris, France
jacquemoud@ipgp.jussieu.fr & feret@ipgp.jussieu.fr

² University of California Davis, Department of Land, Air and Water Resources, The Barn, Davis, CA 95616, USA
slustin@ucdavis.edu

La couleur des feuilles résulte de leurs propriétés optiques de surface et de volume. L'étude détaillée de ces propriétés est relativement récente même si Léonard de Vinci s'interrogeait déjà sur la manière dont le feuillage des arbres renvoyait la lumière, dans un texte intitulé *Botany for Painters and Elements of Landscape Painting* sans doute écrit entre 1513 et 1515. Au début du XX^e siècle, les premiers travaux de recherche ont concerné des applications en physiologie végétale, les feuilles étant les principaux organes des plantes où la photosynthèse se déroule. Puis dans les années 60, l'observation de la Terre par satellite a conduit les agronomes et physiciens à s'intéresser de nouveau au déterminisme de la réflectance et de la transmittance des feuilles et à proposer divers modèles physiques. Aujourd'hui, ce sont les spécialistes des images de synthèse qui ont repris le flambeau afin d'améliorer le rendu des scènes. J'aborderai dans cette présentation les différentes approches possibles pour simuler les propriétés optiques des feuilles. J'insisterai sur les difficultés liées à la complexité de ces objets mais aussi à une méconnaissance des propriétés optiques des constituants foliaires (indice de réfraction complexe).

Introduction

Cet article présente une synthèse des connaissances sur le déterminisme de la couleur des feuilles, et plus largement sur leurs propriétés optiques dans différentes gammes de longueurs d'onde. Les feuilles étant les principales surfaces d'échanges énergétiques et gazeux des plantes avec leur environnement, l'étude de leurs propriétés optiques est essentielle pour la compréhension des interactions avec le rayonnement électromagnétique. Elle intéresse de nombreux secteurs de la recherche, fondamentale ou appliquée, incluant l'écophysiologie végétale, l'agriculture de précision, l'imagerie de synthèse ou l'exobiologie. On dénombre plusieurs centaines de publications, principalement depuis la moitié du XX^e siècle.

Historiquement, le philosophe grec Théophraste dans son ouvrage *Recherches sur les plantes* écrit vers 300 av. J.-C. (Théophraste, 1988) fut l'un des premiers à s'intéresser aux feuilles. Ce traité de botanique est considéré comme le plus ancien et il faut ensuite attendre la Renaissance et la création des jardins botaniques pour voir fleurir des ouvrages décrivant la morphologie et la classification des végétaux. La couleur des feuilles semble cependant rarement abordée. Dans le chapitre des carnets de Léonard de Vinci intitulé *Botany for Painters and Elements of Landscape Painting*, sans doute écrit entre 1513 et 1515 (Richter, 1970), le savant s'interroge sur la manière dont le feuillage des arbres réfléchit la lumière du soleil. Il explique en particulier la transparence des feuilles et les différences de teinte observées lorsqu'elles sont placées au soleil ou à l'ombre. C'est la plus ancienne référence que nous connaissons sur ce sujet. Les scientifiques ont réellement commencé à s'interroger sur la couleur des feuilles à partir de la fin du XVII^e siècle. Achard (1778) rapporte cependant que les chimistes et physiciens de l'époque étaient en désaccord sur l'origine de la couleur des fleurs et des autres organes végétaux, atomes de fer ou de cuivre que l'on retrouve dans leurs cendres, et que ce sujet n'avait pas été étudié dans le détail. Il faut attendre 1817 avec la découverte de la molécule de chlorophylle par deux pharmaciens français, Caventou et Pelletier, pour commencer à mieux cerner le déterminisme de la couleur des feuilles (Govindjee & Krogmann, 2004). Willstätter & Stoll (1918) sont souvent cités comme étant les premiers auteurs à avoir expliqué les propriétés optiques des feuilles en terme de processus physiques : absorption de la lumière par les pigments photosynthétiques et diffusion aux interfaces air-parois cellulaires (Figure 1). Il est aujourd'hui bien établi que la réflectance et la transmittance des feuilles sont intimement liés à leur contenu biochimique et leur structure anatomique, qui dépendent de nombreux facteurs environnementaux et de l'espèce. Des relations quantitatives entre ces propriétés optiques et ces caractéristiques biophysiques ont été établies empiriquement à partir de la moitié du XX^e siècle : par exemple, un stress peut entraîner une dégradation des pigments chlorophylliens qui, en retour, provoquera une augmentation de la réflectance et de la transmittance dans le visible. Parallèlement, des modèles de transfert radiatif ont été utilisés pour simuler ces processus physiques et estimer la composition biochimique des feuilles.

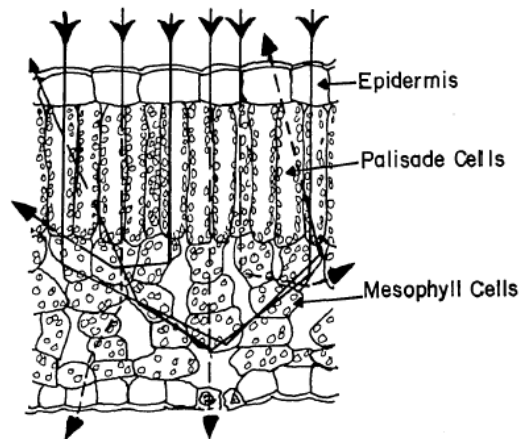


Figure 1. Schéma décrivant la théorie de Willstätter-Stoll sur le parcours de la lumière à travers une feuille dorsiventrale (d'après Sinclair et al., 1973).

Quelques rappels de théorie

Les *propriétés optiques apparentes* d'un objet caractérisent sa capacité à absorber, réfléchir ou transmettre la lumière. Considérons un pinceau de lumière monochromatique éclairant une feuille. Une fraction du flux incident est réfléchi, une autre est transmise et une autre est absorbée, immédiatement transformée en une autre forme d'énergie (chimique, thermique ou lumineuse). En physique, le principe de conservation de l'énergie stipule que l'énergie totale d'un système isolé est invariante. Par conséquent, les flux incident (Φ_i), réfléchi (Φ_r), transmis (Φ_t) et absorbé (Φ_a) sont liés par la relation :

$$\Phi_i = \Phi_r + \Phi_t + \Phi_a \quad (1)$$

Le facteur de réflexion ou *réflectance* R , le facteur de transmission ou *transmittance* T et le facteur d'absorption ou *absorptance* A sont définis par (Meyzonnette & Lépine, 2003) :

$$R = \frac{\Phi_r}{\Phi_i} \quad (2)$$

$$T = \frac{\Phi_t}{\Phi_i} \quad (3)$$

$$A = \frac{\Phi_a}{\Phi_i} \quad (4)$$

Des équations (1) à (4), on déduit facilement la relation $R + T + A = 1$. Ces trois facteurs sont des quantités sans dimension (rapport de flux) qui dépendent non seulement de la longueur d'onde λ (variations spectrales) du rayon lumineux incident, mais aussi des angles d'éclairement θ_i et de visée θ_r (variations directionnelles). La plupart des surfaces qui nous entourent n'étant pas des dioptrés plans parfaits, on considère généralement que la réflectance

est la somme d'une composante spéculaire (réflexion de surface R_s) et d'une composante diffuse (réflexion de volume R_d) :

$$R = R_s + R_d \quad (5)$$

A titre d'exemple, les feuilles sont vertes parce que leur réflectance diffuse R_d est maximum dans le visible vers 550 nm, et elles brillent lorsqu'on les regarde sous un certain angle, parce que leur réflectance spéculaire R_s est indépendante de la longueur d'onde. [Nicodemus et al. \(1977\)](#) ont établi une nomenclature précise pour décrire les propriétés optiques apparentes d'un objet qui sont à l'origine de sa couleur ou de son apparence. L'indice de réfraction complexe du milieu $\tilde{n} = n + ik$, avec n la partie réelle et k la partie imaginaire liée au coefficient spécifique d'absorption, constitue les *propriétés optiques inhérentes* : elles servent à calculer les propriétés optiques apparentes *via* des lois physiques telles les relations de Fresnel, qui décrivent le phénomène de réflexion-réfraction des ondes électromagnétiques à l'interface entre deux milieux d'indices de réfraction n_1 et n_2 , ou la loi de Beer-Lambert, qui associe la transmission de la lumière aux propriétés d'absorption et de diffusion du milieu. La méconnaissance des variations spectrales de \tilde{n} pour la plupart des molécules constitutives des feuilles, à l'exception de l'eau, est le principal frein à la modélisation de leurs propriétés optiques.

Propriétés optiques spectrales des feuilles

Pour mesurer le spectre global de réflectance ou de transmittance d'une feuille au laboratoire, ou sur le terrain, on utilise habituellement un spectromètre équipé d'une sphère intégrante qui moyenne le flux lumineux réfléchi ou transmis dans toutes les directions de l'hémisphère. La feuille est placée soit au niveau du port de sortie (réflectance), soit au niveau du port d'entrée (transmittance) de la sphère, perpendiculairement au faisceau incident ([Figure 2](#)).

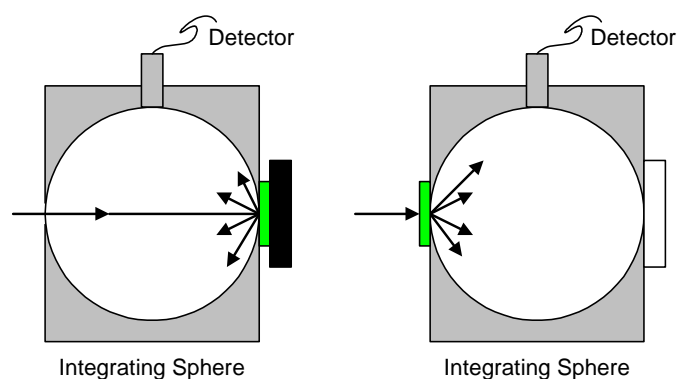


Figure 2. Principe de la mesure de la réflectance (figure de gauche) et de la transmittance (figure de droite) directionnelles-hémisphériques d'une feuille (en vert).

La [Figure 3](#) montre les propriétés optiques spectrales d'une feuille de trèfle entre 400 nm et 2500 nm. On distingue trois domaines :

✓ le visible (400-800 nm), caractérisé par une forte absorption de la lumière par les pigments photosynthétiques (chlorophylles *a* et *b*, caroténoïdes) présents dans les feuilles vertes ;

✓ le plateau proche infrarouge (800-1100 nm), qui correspond à une faible absorption du rayonnement, donc à des niveaux élevés de réflectance et de transmittance associés aux diffusions multiples à l'intérieur de la feuille : les espaces intercellulaires, particulièrement nombreux dans le parenchyme lacuneux des dicotylédones, augmentent les probabilités de réflexion aux interfaces air-parois cellulaires ;

✓ le moyen infrarouge (1100-2500 nm), une zone de forte absorption du rayonnement, principalement par l'eau qui remplit les vacuoles et constitue 80% du poids frais chez une feuille fraîche, et accessoirement par la matière sèche (cellulose, lignine, etc.) lorsque la feuille se dessèche.

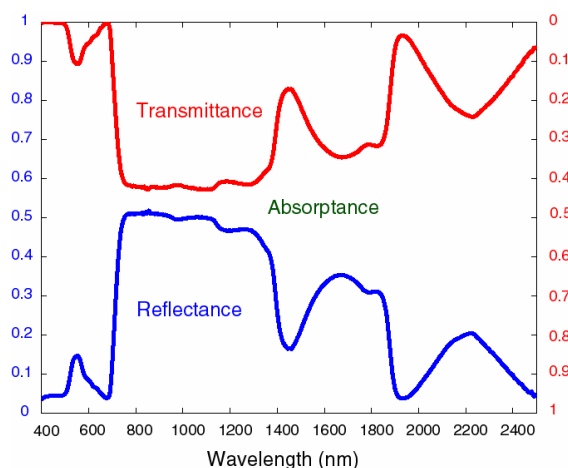


Figure 3. Spectres de réflectance et de transmittance d'une feuille fraîche de trèfle des prés (*Trifolium pratense*).

Des centaines d'articles décrivent les variations des propriétés optiques des feuilles (y compris leur couleur) en fonction de leur composition biochimique et de leur structure anatomique. Celles-ci dépendent de nombreux facteurs comme l'espèce, le stade de développement de la plante, la position et l'orientation des feuilles, les éléments nutritifs du sol, les conditions climatiques, etc. La **Figure 4** illustre les changements de couleur et de réflectance d'une feuille d'arbre observée à l'automne. Ces évolutions résultent de processus photochimiques complexes au cours desquels les chlorophylles et les caroténoïdes se dégradent à des vitesses variables, alors que des anthocyanes rouges sont synthétisés ([Matile, 2000](#)). Le mélange de couleurs flamboyantes dans les forêts de l'Est américain, chanté par le philosophe [Thoreau \(2001\)](#) dans un petit ouvrage devenu un classique du genre, est typique de l'été indien qui commence après les premières gelées de l'automne. Le stade final de la sénescence de la feuille s'accompagne enfin d'une oxydation enzymatique des composés phénoliques conduisant à la formation de « pigments bruns », molécules organiques de fort poids moléculaire dont la structure chimique est encore très mal connue.

Chlorophylles et caroténoïdes ↘



Pigments bruns ↗

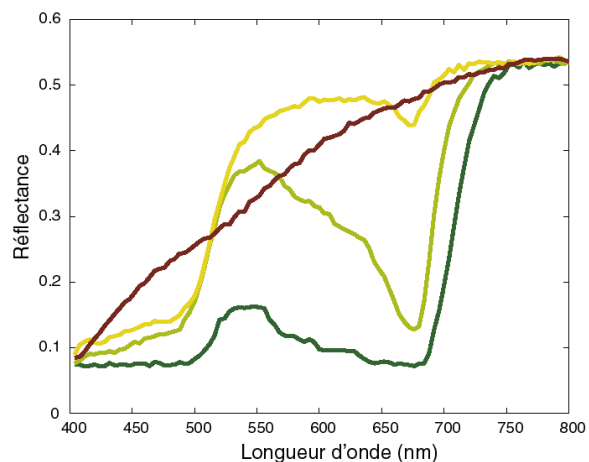


Figure 4. Variations de couleur (figures de gauche) et évolution de la réflectance (figure de droite) d'une feuille sénescente.

Propriétés optiques directionnelles des feuilles

Lorsqu'on observe à l'œil nu une feuille éclairée sous différents angles par le soleil, on constate l'apparition de tâches brillantes blanches sur un fond vert. Cet effet, qui est dû à la réflexion spéculaire de la lumière visible à la surface de la feuille, est plus ou moins marqué selon les espèces : certaines feuilles recouvertes d'une épaisse couche de cire vont ainsi apparaître luisantes alors que d'autres tapissées de poils seront plus ternes (**Figure 5**).



Figure 5. Aspects de surface de feuilles de (a) de viorne odorante (*Viburnum odoratissimum*) et (b) de cerisier à fleurs (*Prunus x yedoensis*) (d'après Okayama, 1996).

La réflectance (ou la transmittance) bidirectionnelle des feuilles est plus compliquée à mesurer que leur réflectance diffuse, car elle nécessite des dispositifs expérimentaux particuliers appelés goniophotomètres. Par conséquent, les données expérimentales sont plus rares. On utilise de préférence la notion de BRDF (*Bidirectional Reflectance Distribution Function*) introduite par Nicodemus et al. (1977) pour quantifier l'énergie réfléchiée dans une direction donnée. Bousquet et al. (2005) ont mesuré la BRDF d'une feuille de laurier dans 98 directions de visée et pour 400 longueurs d'onde situées entre 400 nm et 900 nm afin *i)* de localiser le lobe spéculaire et *ii)* d'en analyser sa composition spectrale. La **Figure 6** montre que la lumière est réfléchiée avec la même intensité à toutes les longueurs d'onde dans la direction du pic spéculaire, donc elle apparaît blanche à l'observateur. Dans les autres directions, la composante diffuse de la réflectance, qui correspond à la lumière ayant pénétré dans la feuille avant de ressortir par sa face supérieure, suit les variations spectrales observées dans la **Figure 3**.

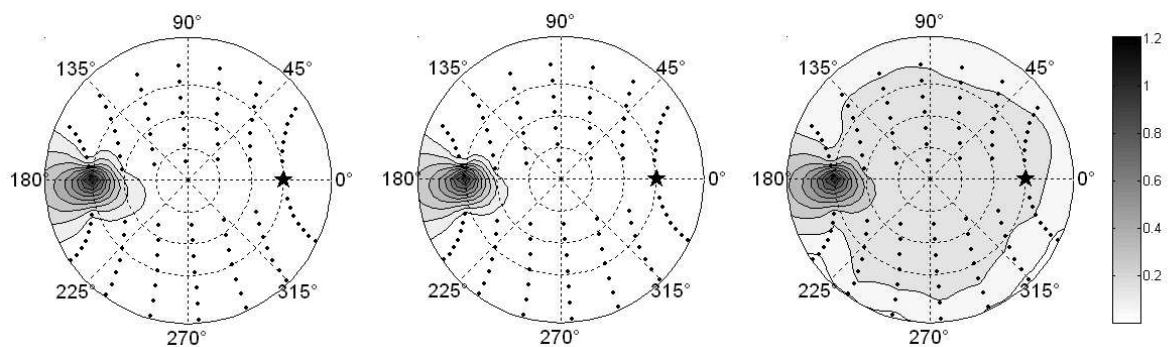


Figure 6. Représentation en coordonnées polaires de la BRDF (sr^{-1}) d'une feuille de laurier (*Prunus laurocesarus*) pour trois longueurs d'onde : 550 nm (figure de gauche), 670 nm (figure du centre) et 780 nm (figure de droite). Le faisceau incident est incliné de 60° par rapport à la normale de la feuille (d'après Bousquet et al., 2005).

La réflexion de surface conduit parfois à des couleurs surprenantes ! Ainsi, l'iridescence des feuilles, qui se rencontre chez quelques plantes tropicales, a longtemps intrigué les botanistes (Blanc, 2002). La couleur bleue céleste observée chez *Begonia pavonina* (Figure 7a), une espèce endémique des sous-bois des forêts malaisiennes, est un phénomène optique dont l'origine est physique : elle est due à des interférences de la lumière par réflexion sur des couches minces de chloroplastes spécialisés, parallèles entre elles et jouxtant l'épiderme supérieur des feuilles. D'autres mécanismes d'iridescence ont été identifiés qui produisent des feuilles dorées, pourpres et même vertes métallisées (Lee, 2007). Tout aussi passionnante est la couleur blanche argentée de la face abaxiale des feuilles du peuplier blanc (Figure 7b). La réflectance moyenne de cette face, intégrée sur tout le spectre solaire, est 50% plus forte que celle de la face adaxiale. Les feuilles de cette espèce et d'autres plantes tomenteuses, que l'on trouve fréquemment dans des environnements hostiles (montagnes ou déserts) sont également recouvertes de poils, appelés trichomes. Ils ont différentes fonctions dont celle de protéger la plante contre les rayons du soleil, ce qui a pour effet d'abaisser sa température et de limiter sa perte d'eau.

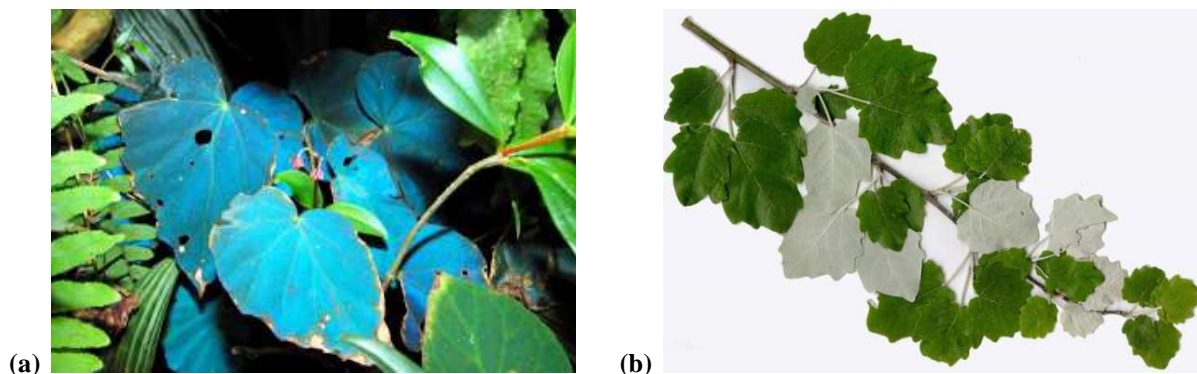


Figure 7. Illustration des couleurs physiques dans le monde végétal : (a) iridescence chez *Begonia pavonica* et (b) pubescence chez le peuplier blanc (*Populus alba*).

Modélisation des propriétés optiques des feuilles

Comme on vient de le voir, les propriétés optiques des feuilles résultent de mécanismes complexes d'absorption et de diffusion du rayonnement électromagnétique, surfacique ou volumique. Parallèlement aux mesures en laboratoire, plusieurs modèles se distinguant par le choix de l'approche physique et par la représentation de la feuille ont été développés depuis la fin des années 60. Les plus simples la considèrent comme un milieu constitué d'une ou plusieurs couches parallèles (Figure 8a) ; les plus raffinés décrivent avec précision les cellules végétales (forme, taille, position) de chaque tissu foliaire (Figure 8b). Jacquemoud & Ustin (2008) classent ces modèles en six catégories selon leur niveau de complexité. Quelle que soit l'approche, les coefficients n et k de l'indice de réfraction complexe \tilde{n} de chaque constituant foliaire sont requis. Si ces constantes optiques sont bien connues pour l'eau pure en raison de l'importance de cette molécule en physique, chimie ou biologie, les informations concernant les pigments photosynthétiques et les constituants des parois cellulaires sont plus que fragmentaires. En effet, il est très difficile de mesurer expérimentalement les propriétés optiques intrinsèques de ces molécules organiques. Par exemple, le coefficient spécifique d'absorption de la chlorophylle est connu *in vitro* pour des molécules purifiées, en solution dans des solvants organiques. Le problème est que les spectres publiés sont la plupart du temps exprimés en unités relatives, que des décalages spectraux sont observés selon la polarité du solvant, et enfin que les chlorophylles *in vivo* sont incluses dans des complexes protéiques qui sont détruits lors de l'extraction (Porra, 2002). Par conséquent, utiliser ces coefficients sans calibration préalable dans les modèles de propriétés optiques des feuilles peut conduire à des erreurs.

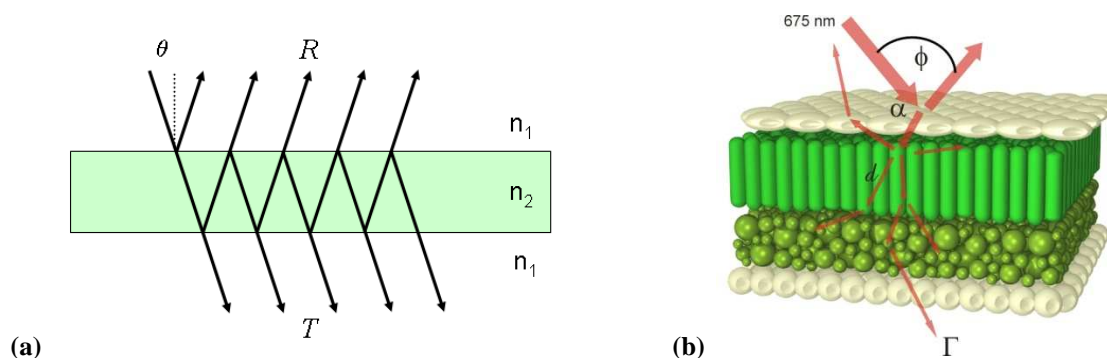


Figure 8. Simulation des propriétés optiques des feuilles par deux approches extrêmes : (a) modèle de couches en parallèle et (b) modèle de lancer de rayons (d'après Jacquemoud & Ustin, 2008).

Les chercheurs en imagerie de synthèse se sont récemment intéressés à la modélisation de la couleur de surfaces organiques, dont les feuilles (Baranoski & Rokne, 2004). L'aspect visuel de la feuille, estimé par la qualité de l'image réfléchie, et le temps de calcul sont deux paramètres essentiels contrairement à d'autres domaines d'application. Les progrès enregistrés par les algorithmes de rendu, en terme de couleur ou de transparence des feuilles, sont considérables comme le montre la Figure 9. On sait aujourd'hui simuler des feuilles d'un très grand réalisme !

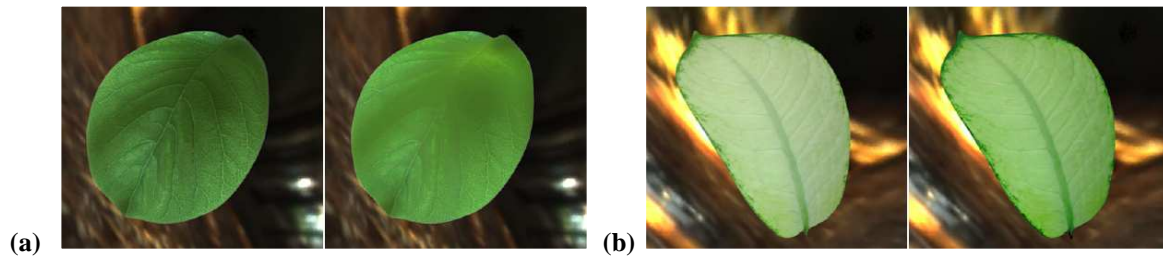


Figure 9. Exemples d'apparence visuelle d'une feuille, simulée par un modèle de transfert radiatif tenant compte des interactions de surface et de volume : (a) modification de l'épaisseur du limbe, la feuille la plus épaisse à gauche paraissant plus sombre, et (b) modification du coefficient d'absorption, la feuille contenant le moins de pigments à gauche étant la plus claire (d'après Wang et al., 2005).

Conclusion

Bien que les feuilles des végétaux fassent partie de notre environnement immédiat, leur couleur est un thème de recherche encore largement inexploré. Outre la télédétection de la végétation pour des applications en agriculture de précision (apports azotés, détection des mauvaises herbes), en écophysiologie (biodiversité) ou en foresterie (santé des forêts), d'autres domaines s'y intéressent. Nous avons déjà cité l'imagerie de synthèse. Nous pourrions développer l'exobiologie avec la recherche d'une vie extraterrestre sous forme de végétation (Kiang, 2008). Il semble enfin que la vision trichromatique chez l'Homme (cônes S « bleu » à 430 nm, M « vert » à 535 nm et L « rouge » à 562 nm) soit liée à la couleur des feuilles ! Alors que les jeunes feuilles des régions tempérées sont globalement vertes, Dominy & Lucas (2001) ont récemment montré qu'une proportion substantielle de celles des régions tropicales était rouge : 50-62% en Afrique et 18-36% en Amérique. Or l'individualisation du cône « rouge » serait apparue chez les singes arboricoles africains il y a 45 millions d'années, lors de la séparation des continents africain et sud-américain, avec la nécessité de distinguer les feuilles rouges, riches en protéines et plus tendres, des feuilles vertes. Que le monde serait terne, si nous ne percevions que deux couleurs.

Références

- Achard F.K. (1778), Mémoire sur les couleurs des végétaux. Première partie, *Nouveaux Mémoires de l'Académie Royale des Sciences et Belles-Lettres de Berlin*, 1:62-69.
- Baranoski G.V.G & Rokne J.G. (2004), *Light interaction with plants. A Computer Graphics Perspective*, Horwood Publishing, 154 p.
- Blanc P. (2002), *Etre plante à l'ombre des forêts tropicales*, Nathan, 432 p.
- Bousquet L., Lachéradé S., Jacquemoud S. & Moya I. (2005), Leaf BRDF measurement and model for specular and diffuse component differentiation, *Remote Sensing of Environment*, 98:201-211.
- Dominy N.J. & Lucas P.W. (2001), Ecological importance of trichromatic vision to primates, *Nature*, 410:363-366.
- Govindjee & Krogmann D. (2004), Discoveries in oxygenic photosynthesis (1727–2003): a perspective, *Photosynthesis Research*, 80:15-57.

- Jacquemoud S. & Ustin S.L. (2008), Modeling leaf optical properties, In Photobiological Sciences Online [En ligne]. http://photobiology.info/Jacq_Ustin.html (Page consultée le 1^{er} mars 2009).
- Kiang N.Y. (2008), The color of plants on other worlds, *Scientific American*, April 2008, p. 48-55.
- Lee D. (2007), *Nature's palette. The science of plant color*, The University of Chicago Press, 409 p.
- Matile P. (2000), Biochemistry of Indian summer: physiology of autumnal leaf coloration, *Experimental Gerontology*, 35:145-158.
- Meyzonnette J.L. & Lépine T. (2003), *Bases de la radiométrie optique*, 2^{ème} édition, Cépaduès-Éditions, 252 p.
- Nicodemus F.E., Richmond J.C., Hsia J.J., Ginsberg I.W. & Limperis T. (1977), *Geometrical consideration and nomenclature for reflectance*, NBS Monograph, October 1977, NBS MN-160, 52 p.
- Okayama H. (1996), How different are the indicatrices of the leaves of various woody plant species?, *Applied Optics*, 35:3250-3254.
- Porra R.J. (2002), The chequered history of the development and use of simultaneous equations for the accurate determination of chlorophylls *a* and *b*, *Photosynthesis Research*, 73:149-156.
- Richter J.P. (1970), *The Notebooks of Leonardo da Vinci compiled and edited from the original manuscripts*, Vol. I, Dover, 367 p.
- Sinclair T.R., Schreiber M.M. & Hoffer R.M. (1973), Diffuse reflectance hypothesis for the pathway of solar radiation through leaves, *Agronomy Journal*, 65:276-283.
- Théophraste (1988), *Recherches sur les plantes*, Tome I, Livre I-II, texte établi et traduit par Suzanne Amigues, Les Belles Lettres, 143 p.
- Thoreau H.D. (2001), *Couleurs d'automne*, Premières Pierres, 85 p.
- Wang L., Wang W., Dorsey J., Yang X., Guo B. & Shum H.Y. (2005), Real-time rendering of plant leaves, in *Proceedings of ACM SIGGRAPH 2005*, Los Angeles (USA), 31 July - 4 August 2005, 8 p.
- Willstätter R. & Stoll A. (1918), *Untersuchungen uber die Assimilation der Kohlensaure*, Verlag von Julius Springer, Berlin, 448 p.