TRANSPIRATION ET COMPORTEMENT VIS A VIS DE LA SÉCHERESSE DE JEUNES PLANTS FORESTIERS

(*ABIES ALBA* MILL., *PICEA ABIES* (L.) KARSTEN,
PINUS NIGRA ARN. SSP. *LARICIO* POIR.,
PINUS STROBUS L.)

M. BECKER

avec la collaboration technique de R.-F. CLAUDE

*Laboratoire de Botanique forestière,
Centre national de Recherches forestières, 54 - Nancy
Institut national de la Recherche agronomique*

RESUME

Les jeunes plants étudiés (Sapin pectiné, Epicéa commun, Pin laricio de Corse et Pin Weymouth) étaient dans leur troisième année. Ils avaient été installés à un an dans des pots de matière plastique (fig. 1), rendus étanches, après repiquage, par de la cire. Chaque espèce comprend trois lots, soumis à des modalités d'alimentation en eau différentes : restitutions, de jour en jour, de la totalité de l'eau transpirée (modalité 1) ; restitutions calculées de façon à provoquer, de la même façon chez tous les pots du lot, une sécheresse d'été (modalité 2) ; restitutions entraînant une sécheresse dès le printemps (modalité 3). La transpiration est mesurée par pesées journalières à l'aide d'une balance électrique (précision : 1 g de 0 à 13.000 g).

Les résultats obtenus sont de divers ordres :

- Mise en évidence d'un rythme annuel de transpiration indépendant des fluctuations climatiques ambiantes (maximum à la mi-août).

- Capacité surprenante de survie, chez les quatre espèces, malgré une sécheresse extrême ($pF > 4,2$) et prolongée (plusieurs mois). La notion de point de flétrissement permanent est discutée.

- Grand similitude des espèces en ce qui concerne l'humidité du sol à partir de laquelle la transpiration est réduite (14,5 %, soit ici environ pF 3,7). Le Pin Weymouth fait exception en modalité 2 (21,5 %).

- Les résultats concernant l'influence des modalités sur l'élaboration de la matière sèche (tableau 1) sont expliqués par des considérations plus ou moins classiques sur la phénologie comparée de la croissance racinaire et de la croissance aérienne. Ils permettent d'esquisser une explication complémentaire à l'observation commune qu'une année climatique défavorable se manifeste essentiellement, sur la croissance des arbres, au cours de l'année suivante.

Pas de différences d'efficience (en matière sèche aérienne produite) de l'eau transpirée en l'absence de sécheresse (modalité 1). Mais les vitesses de croissance permettent le classement suivant : Pin Laricio et Pin Weymouth équivalents, puis Epicéa, puis Sapin.

Sécheresse d'été (modalité 2) : les différences d'efficacité de l'eau transpirée conduisent au classement : Pin Laricio, Pin Weymouth, Sapin, Epicéa (tableau 1).

Sécheresse dès le printemps (modalité 3) : les différences d'efficacité s'estompent. Cependant, ayant observé que seuls les pins ont alors significativement réduit leur masse foliaire, il est permis de penser qu'ils auraient été les mieux armés pour survivre si l'assèchement avait été plus brutal.

I. — INTRODUCTION - OBJECTIFS

Un approvisionnement en eau suffisant est une des conditions de survie et de bonne croissance des jeunes plants forestiers. Aussi, est-il important de connaître les variations de leur transpiration, en fonction des conditions de milieu, et d'évaluer leurs besoins en eau sur l'ensemble d'une saison de végétation.

De nombreuses techniques ont été mises au point pour mesurer la transpiration des végétaux. Une des plus couramment utilisées est celle dite « du rameau coupé » (STOCKER, 1929 ; PARKER J., 1957 ; JOVANOVIĆ M., 1962 ; OPPENHEIMER H. R., 1963). Elle s'applique à des fragments de plantes dont on suit la transpiration à l'aide de balances très précises ; il est cependant permis de penser que leur physiologie en est plus ou moins perturbée ; d'autre part l'extrapolation à l'ensemble de la plante est toujours délicate.

D'autres techniques s'appliquent à des végétaux non lésés. Ceux-ci sont enfermés, totalement ou partiellement, dans de petites enceintes dont on analyse l'atmosphère interne (GLOVER J., 1941 ; DECKER J. P., WETZEL B. F., 1957 ; KRAL F., 1962). Certaines enceintes perfectionnées, mais très coûteuses et délicates à mettre en œuvre, sont climatisées de façon relativement satisfaisante (ECKARDT F., 1967).

Pour toutes ces méthodes, les mesures sont nécessairement discontinues et s'effectuent sur des périodes de courte durée.

Or, il est intéressant aussi d'étudier la transpiration tout au long d'une saison de végétation et de faire un bilan final, tant des quantités d'eau transpirées que de la matière sèche fixée. Le principe de la méthode est ancien (WEAVER J. E., MOGENSEN A., 1919 ; PEARSON G. A., 1924) : il s'agit de suivre les variations de poids de récipients où sont cultivés les végétaux à étudier. Mais le perfectionnement actuel des appareils de pesée a permis d'affiner la technique et de prolonger la méthode.

Après trois saisons d'expérimentation, celles-ci semblent désormais satisfaisantes et capables d'apporter leur contribution dans le domaine de l'auto-écologie des essences forestières, en ce qui concerne l'économie de l'eau.

II. — METHODES

2.1. — Matériel végétal étudié

L'étude porte sur quatre essences forestières résineuses parmi les plus courantes :

a) Sapin pectiné (*Abies alba* Mill.).

Provenance : Rialsesse II, Aude (France),

latitude : 42°58' Nord,

longitude : 2°24' Est,

altitude : 600 à 700 m,

pluviosité annuelle : 970 mm.

b) Epicéa commun [*Picea abies* (L.) Karsten].

Provenance : Straiture I, forêt domaniale de Haute-Meurthe, Vosges (France),
latitude : 48°07' Nord,
longitude : 6°56' Est,
altitude : 650 m,
pluviosité annuelle : 1940 mm.

c) Pin Laricio de Corse (*Pinus nigra* Arn. ssp. *laricio* Poir.).

Provenance : Valdo-Niello, Corse (France),
latitude : 42°18' Nord,
longitude : 8°57' Est,
altitude : 1100 m,
pluviosité annuelle : 1400 mm.

d) Pin Weymouth (*Pinus strobus* L.).

Provenance : Epinal, Vosges (France),
latitude : 47°60' Nord,
longitude : 6°32' Est,
altitude : 400 m,
pluviosité annuelle : 1050 mm.

Quinze semis de un an de chacune de ces quatre espèces ont été prélevés en pépinière, de façon à obtenir des lots aussi homogènes que possible (critères de hauteur, de diamètre au collet, d'aspect phénologique). Ils ont été repiqués et suivis pendant un an dans leur milieu expérimental (tel qu'il est défini ci-dessous, § 2.2), selon le protocole décrit au § 2.3.

Cette année préparatoire a permis, d'une part de se faire une première idée sur l'importance des quantités d'eau transpirées, afin d'adapter au mieux le protocole expérimental de l'année suivante, d'autre part, et surtout, d'opérer un tri parmi les individus suivis afin de ne conserver que ceux dont la transpiration s'est avérée très semblable. En fait, cette exigence nous a conduit à ramener à six le nombre d'individus par espèce. Ce nombre peut être considéré comme faible ; il sera nécessaire dans l'avenir d'effectuer ces tris sur des échantillonnages initiaux plus importants. Néanmoins, en compensation, travaillant sur des plants dont nous avons vérifié la grande similitude de potentialité, nous pensons être en droit de faire confiance aux résultats, la plupart d'ailleurs fort tranchés, obtenus l'année suivante.

2.2. — Description du dispositif expérimental

Chaque semis est installé (fig. 1) dans un pot cylindrique en matière plastique de 1500 cm³ environ (diamètre 10 cm, hauteur 20 cm). Afin d'éviter toute perte d'eau par évaporation, une couche de cire a été coulée sur la terre, après avoir protégé le collet du jeune plant par un petit manchon de matière plastique ; un peu de mastic pour carrosserie assure une étanchéité parfaite à ce niveau, tout en permettant à la tige de croître librement en diamètre.

Avant la coulée de la cire, un tube muni d'un petit bouchon et plongeant dans le sol jusqu'au bas du pot a été mis en place ; il est destiné aux réalimentations en eau et permet également d'assurer l'aération du système racinaire par insufflation périodique d'air.

La localisation des apports d'eau pose le problème de sa répartition dans le pot. Il n'a pas été trouvé de système assurant une homogénéité parfaite. Cependant, ces restitutions, en principe trop ponctuelles, ne sont importantes que lorsque l'humidité relative du sol est elle-même encore élevée, ce qui ne doit tirer que peu à conséquence quant à la transpiration. Ensuite, le protocole adopté (voir ci-dessous § 2.3) entraîne une forte diminution des restitutions au fur et à mesure de celle de l'humidité relative, pour n'atteindre que quelques grammes, voire s'annuler lorsqu'un assèchement prononcé est acquis.

Le sol utilisé est un mélange homogène, comportant 1/3 de terre d'Amance, 1/3 de « tourbe » et 1/3 de sable grossier. Chaque pot en reçoit une même quantité (1650 g) ⁽¹⁾.

(1) Les sols forestiers d'Amance, développés sur marnes liasiques, sont des sols bruns, plus ou moins lessivés. Ils sont compacts, mais assez bien pourvus en bases.

FIG. 1. — *Pot de culture utilisé*FIG. 1. — *The used plastic pot*

L'ensemble du lot est disposé sous un abri en tôles de fibres plastiques translucides ; cet abri, installé sur la terrasse d'un immeuble, est adossé à un mur exposé au nord et comprend un toit et trois parois latérales qui ne descendent que jusqu'au niveau du plateau sur lequel sont disposés les pots (à 0,80 m du sol). L'aération du dispositif est donc excellente, afin d'y homogénéiser au mieux le micro-climat. De fait, l'observation, au début de l'expérience, d'une série d'évaporomètres de PICHE, installés en différents points de l'abri, n'a pas révélé de différences notables quant au pouvoir évaporant de l'air. De plus, la position relative des pots est modifiée à l'occasion de chaque pesée.

L'éclairement relatif sous l'abri est d'environ 20 % par rapport au plein découvert (ciel dégagé) (mesure à l'aide d'un sphéroluxmètre Ruthner). Le rayonnement solaire direct ne l'atteint qu'en début de matinée et en fin d'après-midi ; on évite ainsi un effet de serre qui aurait pu être critique en cas d'ensoleillement prolongé.

En dehors de l'aspect régime thermique du système racinaire, qui tient au principe même de la culture en pots, les plants sont donc soumis à un climat proche de celui de jeunes régénérations naturelles, tant en ce qui concerne l'éclairement que le pouvoir évaporant de l'air (qui s'est avéré être en moyenne égal à 2,04 mm par jour au cours de l'expérimentation).

L'équipement comprend une balance électrique à lecture rapide, ayant une précision de un gramme jusqu'à 13 kg, un thermographe, un hygrographe et un évaporomètre de Piche.

2.3. — *Le protocole expérimental*

Au moment du repiquage des semis (le 25-3-67), la terre des pots avait été amenée à la capacité du champ (soit 27 % d'humidité relative pour le mélange considéré) ; chaque pot contenait alors 450 g d'eau.

Initialement, le protocole expérimental prévoyait de conserver à tous les plants ce taux d'humidité pendant un an.

A cette fin, selon une périodicité variant avec la saison et les conditions atmosphériques (un à quelques jours), chaque pot était pesé, puis recevait une quantité d'eau égale à l'eau transpirée depuis la pesée précédente.

La même modalité de restitution fut poursuivie pendant l'hiver, avec des pesées de loin en loin, qui permirent d'apprécier la transpiration hivernale, très faible, mais non nulle.

Les pesées furent reprises à un rythme soutenu fin mars 1968, sur le dispositif réduit, après sélection des plants (voir § 2.1). Chaque lot correspondant à une espèce fut divisé en trois fractions destinées à trois modalités différentes de régime hydrique :

Modalité 1 : restitution intégrale des quantités d'eau transpirées, jusqu'à la fin de l'expérience.

Modalité 2 : conçue de manière telle qu'elle devait amener les plants à une sécheresse d'été accusée.

Modalité 3 : destinée à provoquer une sécheresse accusée dès le printemps.

Pour une modalité donnée (2 ou 3), l'évolution de l'assèchement devait être identique pour tous les plants, quelle que soit l'espèce, afin de pouvoir comparer valablement l'évolution de leur transpiration et de leur état phénologique. Pour ce faire, il a été procédé comme suit : à chaque pesée le plant qui a transpiré le moins sert de référence ; il ne lui est rien restitué, et l'on restitue à chacun des autres la différence entre leur propre transpiration et celle du plant de référence.

Le point le plus délicat réside dans le choix de la date à laquelle il est nécessaire de commencer l'application de cette technique, afin de pouvoir provoquer la sécheresse à une période de l'année choisie à l'avance. Un examen attentif des courbes de transpiration cumulée, et en particulier de celles des plants « retardataires », permet en fait, par extrapolation, de déterminer avec une précision suffisante le départ de l'application de la modalité.

C'est ainsi que la modalité 2 fut mise en route le 5 juin 1968, ce qui permit effectivement à l'humidité relative des pots de descendre à 14 % (correspondant à environ pF 3,7), vers le 20 juillet.

Une difficulté s'est présentée pour la modalité 3. Dès la phase préparatoire de l'expérience, en 1967, la transpiration des jeunes sapins s'est avérée rapidement très inférieure à celle des autres espèces. Il devint évident que, même en commençant l'application de la modalité 3 dès la fin de l'hiver 67-68, il serait impossible d'obtenir une sécheresse à la période désirée (printemps 68). Elle débuta donc le 12 juillet 1967, sur un lot de 20 plans pris au hasard. Au sortir de l'hiver 1967-68, l'humidité relative était encore de 20 % (environ pF 3,1) chez les plants choisis pour la saison 68 ; les plants sacrifiés avant l'hiver n'ont pas montré de différences significatives avec les plants de modalité 1, tant pour la transpiration que pour les bilans d'élaboration de matière sèche.

Cette opération a permis d'atteindre l'humidité relative de 14 % (pF 3,7) vers le 30 mai.

III. — RESULTATS

Le protocole expérimental adopté permet non seulement d'obtenir une série de bilans concernant les quantités d'eau transpirées et la matière sèche fixée au cours d'une saison de végétation mais également de suivre dans le temps l'évolution de la transpiration, en fonction des conditions météorologiques, des modalités d'alimentation en eau et des espèces étudiées.

3.1. — *L'évolution de la transpiration*

3.1.1. *Influence des variations des conditions météorologiques et corrections.*

Les courbes brutes de transpiration journalière de chaque plant au long de la saison ne sauraient être reproduites. Elles sont d'ailleurs extrêmement difficiles à interpréter, en raison de l'importance des écarts de transpiration intervenant d'un jour à l'autre en fonction des variations des conditions météorologiques (écarts pouvant atteindre fréquemment le rapport un à trois).

En examinant parallèlement les courbes de variation journalière de l'évaporation au Piche et de la température maximale, nous avons vérifié de façon satisfaisante que ces données expliquaient largement les écarts constatés.

C'est pourquoi de nouvelles courbes de transpiration ont été bâties, où chaque valeur réelle journalière T_0 a été corrigée en fonction de l'évaporation au Piche correspondante E et de l'évaporation moyenne Em au cours de l'expérience :

$$T = T_0 - \frac{Em}{E}; \quad Em = 2,04 \text{ mm/jour}$$

T correspond ainsi à une transpiration pour une journée « normalisée » à évaporation égale à 2,04 mm. Dans la suite du texte, nous parlerons donc de transpiration normalisée pour la différencier de la transpiration réelle T_0 .

Ces nouvelles courbes reflètent bien mieux les caractéristiques biologiques propres de chaque espèce et l'effet des modalités d'alimentation en eau ; de ce fait, elles ont aussi l'avantage d'être beaucoup moins « hachées », donc plus lisibles.

Les figures 2, 3, 4 et 5 présentent ces courbes après un ajustement à la main qui s'est avéré très aisé. Chaque figure indique en outre l'évolution de l'humidité relative des pots en modalités 2 et 3. Rappelons qu'en modalité 1, elle a été maintenue constamment à 27 %.

3.1.2. *Comparaison des espèces en l'absence de restriction d'eau (modalité 1).*

A âge égal et à passé identique, on constate des différences considérables, entre les espèces étudiées, en ce qui concerne les quantités d'eau transpirées journellement, dues essentiellement à des différences de vitesse de croissance propres aux espèces (voir § 3.2.).

Le Sapin a en permanence la courbe de transpiration normalisée de très loin la plus faible (maximum : 6,3 g/jour).

Jusque vers la fin juin, les trois autres espèces sont assez semblables, avec cependant une légère prédominance de l'Epicéa ; puis cette espèce (maximum : 27,2 g/jour) fléchit fortement par rapport au Pin Laricio (max. : 42,7 g/jour) et au Pin Weymouth (max. : 41,7 g/jour) qui restent très proches l'un de l'autre jusqu'à la fin de l'expérience.

Il n'est pas indifférent de constater que chaque courbe comporte un maximum très net. La masse foliaire totale étant acquise dès fin mai chez le Sapin et l'Epicéa et dans le courant de juin chez les Pins (voir § 3.2.21), l'existence de ce maximum amène à conclure à l'existence d'un phénomène de régulation hydrique très énergique sur les surfaces évaporantes, indépendant des fluctuations climatiques ambiantes du moment.

D'autre part, il faut remarquer que, chez les quatre espèces étudiées, ce maximum de transpiration normalisée est atteint aux environs immédiats du 15 août. Cette remarque avait déjà été faite lors d'une précédente expérience sur trois espèces de pins : *Pinus nigra* ssp. *clusiana*, ssp. *laricio* et ssp. *nigricans* (BECKER M., 1968).

3.13. Comparaison des espèces en cas de sécheresse d'été (modalité 2).

Chez les quatre espèces, la courbe de transpiration normalisée atteint son maximum très peu de temps (quelques jours au plus) après avoir décroché par rapport à la courbe de modalité 1.

Trois espèces sont très comparables en ce qui concerne l'humidité relative correspondant à ces maximums. Ce sont le Sapin (15 % le 16 juillet), l'Epicéa (13,5 % le 22 juillet) et le Pin Laricio (14,5 % le 18 juillet). Le Pin Weymouth semble avoir un comportement différent, son maximum correspondant à une humidité encore élevée (21,5 % le 25 juin).

Les quatre espèces se différencient encore plus nettement si l'on considère les rapports *maximum mod. 2/maximum mod. 1*. On obtient alors le classement suivant : Pin Weymouth (0.49), Pin Laricio (0.64), Sapin (0.85) et Epicéa (0.92). On pourrait penser *a priori* que les espèces à fort coefficient sont celles qui ont été le moins perturbées par la sécheresse d'été. Nous verrons dans le § 3.2. (étude des bilans) que la réalité est plus complexe.

Fait remarquable, aucun plant n'a été perdu, alors que le point de flétrissement permanent théorique (pF 4,2, soit ici 10,2 % d'humidité relative) était atteint dès le 15 août. En fin d'expérience (11 octobre), la courbe d'humidité semble être très proche d'une asymptote horizontale de 7 %, correspondant à un pF difficile à estimer, mais sûrement très supérieur à 4,2 ; les plants étaient alors pourtant en parfaite santé apparente. Cette constatation confirme des résultats obtenus sur d'autres espèces en 1967 (Pins noirs) et est elle-même confirmée par les premières données d'une expérience menée en 1969 sur diverses provenances de Douglas.

3.14. Comparaison des espèces en cas de sécheresse de printemps (modalité 3).

Comme en modalité 2, le Pin Weymouth, le Sapin et le Pin Laricio passent par leur maximum de transpiration normalisée très peu de temps après avoir « décroché » par rapport à la modalité 1. L'Epicéa fait exception ; sa courbe s'infléchit en effet nettement dès le début de mai alors que l'humidité relative est encore de 17 % (environ pF 3,5).

Les quatre espèces sans exception par contre, sont très comparables pour ce qui est de l'humidité relative au maximum de transpiration normalisée : Pin Weymouth 15 % le 21 mai ; Sapin 15 %, même date ; Epicéa 14 % le 1^{er} juin ; Pin Laricio 14,5 % le 25 mai.

Comme en modalité 2, elles se différencient cependant nettement si l'on examine les rapports *maximum mod. 3/maximum mod. 1*. On obtient d'ailleurs le même classement : Pin Weymouth (0,19), Pin Laricio (0,25), Sapin (0,42) proche de l'Epicéa (0,43). Nous verrons dans le paragraphe 3.2. ce qu'il faut penser de ces observations.

Evolution de la transpiration en fonction des diverses modalités d'alimentation en eau
 Course of transpiration according to the different modalities of water supply

FIG. 2. — *Sapin*
 FIG. 2. — *Fir*

FIG. 3. — *Epicéa*
 FIG. 3. — *Norway Spruce*

Evolution de la transpiration en fonction de diverses modalités d'alimentation en eau
Course of transpiration according to the different modalities of water supply

FIG. 4. — *Eastern white Pine*

FIG. 4. — *Pin Weymouth*

FIG. 5. — *Pin Laricio de Corse*

FIG. 5 — *Corsican Pine*

Bien que beaucoup plus sévère encore que la modalité 2, la modalité 3 n'a provoqué aucune perte de plant, alors que le pF 4,2 était atteint dès le 3 juillet, période où la transpiration était en pleine progression en modalité 1. Le 15 août, les rapports des transpirations entre modalité 3 et modalité 1 étaient de 1 à 26 pour le Weymouth, 1 à 11 pour le Sapin, 1 à 10 pour l'Epicéa et 1 à 18 pour le Pin Laricio.

L'humidité relative obtenue en fin d'expérience est de 6,5 %, confirmant le chiffre déjà cité en modalité 2. Les plants, en dehors de leur taille inférieure, ne présentaient alors aucun signe de dépérissement.

Compte tenu de ce qui a déjà été dit à la fin du § 3.13, il semble donc, au moins dans le cas d'un bon nombre d'essences forestières, et lorsque l'assèchement est assez progressif, que la valeur 4,2 pour caractériser le point de flétrissement permanent soit à reconsidérer, voire même la notion de point de flétrissement permanent.

3.2. — Les divers bilans en fin d'expérience

Les divers résultats obtenus sont résumés dans le tableau 1.

3.21. La transpiration (au 15 octobre).

En l'absence de restriction d'eau, on retrouve le classement ébauché dans le § 3.12 : Pin Laricio et Pin Weymouth, très voisins, puis Epicéa et Sapin.

Les chiffres confirment, d'autre part, les différences entre espèces en ce qui concerne les écarts de transpiration entre les trois modalités. Si l'on ramène à 100 la transpiration en modalité 1, les pourcentages obtenus en modalités 2 et 3 sont les suivants :

	Modalité 1	Modalité 2	Modalité 3
Pin Weymouth	100	43	16
Pin Laricio	100	70	26
Epicéa	100	88	33
Sapin	100	84	47

Pourtant, nous avons vu qu'à l'exception du Pin Weymouth en modalité 2, la transpiration décroît dans tous les cas dès que l'humidité relative atteint environ 14,5 % (vers le 18 juillet en modalité 2 ; vers le 25 mai en modalité 3). Or, à ces dates, en modalité 1, le pourcentage de la transpiration cumulée par rapport à la transpiration totale au 15 octobre s'établit comme suit :

	18 juillet	25 mai
Pin Weymouth	46,8 %	6,7 %
Pin Laricio	46,2 %	12,0 %
Epicéa	55,5 %	15,0 %
Sapin	54,7 %	16,4 %

Ces chiffres montrent que l'intensité de la transpiration n'évolue pas de façon parallèle chez les quatre espèces étudiées. Cette remarque se concrétise en examinant plus attentivement les figures 2, 3, 4 et 5. L'évolution de la pente des courbes de transpiration en modalité 1 est variable selon les espèces :

— chez le Pin Weymouth, la pente augmente jusque vers la mi-juin, puis demeure constante jusqu'à la mi-août ;

— chez le Pin Laricio, elle ne cesse d'augmenter insensiblement du début de l'expérience à la mi-août ;

— chez l'Epicéa, elle est maximale presque dès le début de l'expérience et ne cesse de décroître insensiblement jusqu'à la mi-août ;

— chez le Sapin, elle est maximale, mais faible, dès le départ, demeure constante jusque vers la mi-juin, puis décroît insensiblement jusqu'à la mi-août.

Les différences importantes entre espèces constatées au début de ce paragraphe ne sont donc pas, *a priori*, le reflet d'adaptations particulières à la sécheresse. Elles traduisent simplement le fait que celle-ci intervient, pour une date donnée, à des phases différentes, selon les espèces, de l'activité de transpiration.

3.22. La matière sèche.

Il s'est avéré intéressant de dissocier les résultats obtenus sur les diverses parties des plants, en particulier ceux concernant le système racinaire et la pousse aérienne de l'année.

3.221. *Pousse aérienne de l'année.* — Il faut signaler que les chiffres rapportés par le tableau 1 ne tiennent pas compte de l'accroissement en diamètre de la pousse de l'année précédente.

On constate que la sécheresse d'été ne semble pas avoir affecté les espèces (sauf peut-être le Pin Weymouth, qui fait déjà exception en ce qui concerne l'humidité du sol à partir de laquelle il restreint sa transpiration, voir § 3.13). Les plants de modalité 2 paraissent même avoir mieux végété que ceux de modalité 1 (par manque d'homogénéité initiale des plants ou excès d'humidité en modalité 1).

La sécheresse de printemps ne semble pas avoir affecté le Sapin. Chez l'Epicéa, l'écart constaté (encore que faible) est essentiellement dû à l'absence de seconde pousse (qui est constante en modalité 1 et 2). Les deux pins, au contraire, sont nettement touchés.

Après analyse, il s'est avéré que cette nette différence entre le groupe Sapin-Epicéa et le groupe Pin Weymouth-Pin Laricio concernait surtout la masse foliaire : non pas le nombre d'aiguilles (ou de brachyblastes chez les pins) qui est fixé dès la fin de la saison précédente ⁽¹⁾, mais leur taille.

(1) Sauf dans le cas de pousses multinodales. C'est le cas ici de l'Epicéa ; seul le nombre d'aiguilles de la première pousse est alors prédéterminé.

TABLEAU 1 — TABLE 1

*Bilans en fin d'expérience**Results at the end of the experiment*

Espèce Species	Modalité Modality	Transpiration totale au 15/10 (1) (en g) Total transpiration (in g)	Poids sec racines (2) (en g) Root dry matter (in g)	Poids sec pousse aérienne (3) (en g) Shoot dry matter (in g)	Poids sec aiguilles 68 (4) (en g) Leaf dry matter (in g)	(3)/(1) (× 1.000)
Pin Weymouth .. Eastern white Pi- ne	1	2.815	7,99	3,93	3,67	1,40
	2	1.205	2,40	3,20	2,92	2,65
	3	465	1,25	1,72	1,55	3,70
Sapin	1	508	3,47	0,78	0,47	1,53
	2	425	1,70	0,98	0,53	2,30
	3	237	1,05	0,81	0,54	3,43
Epicéa	1	2.255	7,10	3,01	1,97	1,33
	2	1.991	4,64	3,17	2,14	1,59
	3	750	3,02	2,40	1,86	3,21
Norway Spruce ..	1	2.843	4,07	5,11	4,62	1,80
	2	2.000	2,74	6,18	5,45	3,08
	3	739	1,44	2,26	1,95	3,06
Pin Laricio	2	2.000	2,74	6,18	5,45	3,08
Corsican Pine ..	3	739	1,44	2,26	1,95	3,06

En effet, chez aucune espèce, il n'a été observé de différences significatives entre les modalités 1 et 2 en ce qui concerne la longueur des aiguilles. Par contre, en modalité 3, si l'on rapporte à 100 la longueur moyenne des aiguilles des modalités 1 et 2, on observe les chiffres suivants :

Pin Laricio : 58 % ; Pin Weymouth : 74 % ; Epicéa : 97 % ; Sapin (100 %).

Cette remarque permet de revenir sur les observations évoquées dans le § 3.21 concernant les différences dans la forme des courbes de transpiration.

Au 30 avril, en modalité 1, on observe les chiffres suivants :

	% de la transpiration totale	% de la pousse totale (élongation)
Pin Weymouth	2,7 %	87 %
Pin Laricio	5,8 %	75 %
Epicéa	6,3 %	45 %
Sapin	8,1 %	62 %

Chez l'Epicéa et le Sapin, élongation de la pousse de l'année et développement du système foliaire vont de pair. Au 20 mai, c'est-à-dire peu avant la manifestation de la modalité 3, quant à la transpiration, cette croissance mixte peut être considérée comme terminée (95 % de l'accroissement acquis).

Chez les pins, au contraire, il y a dissociation des deux phénomènes. On observe d'abord un allongement considérable du rameau long (auxiblaste) ; puis, le long de ce rameau long, les rameaux courts (brachyblastes) développent leurs fascicules d'aiguilles. L'élongation totale peut être considérée comme acquise dès le 10 mai, mais la masse foliaire totale n'est atteinte que beaucoup plus tard, dans le courant du mois de juin.

Ceci explique également la forme « pointue » de la courbe de transpiration normalement leur masse foliaire, ait été nettement affectée par la sécheresse précoce de la modalité 3.

Ceci explique également la forme « pointue » de la courbe de transpiration normalisée des pins, et la forme très « bombée » de celle du Sapin et de l'Epicéa.

En dehors de toute autre considération (la question sera reprise dans le § 3.23 et discutée dans le § 3.3), il est possible d'émettre un premier avis sur l'intérêt relatif de ces espèces lorsque des sécheresses accusées et très précoces sont à craindre. Schématiquement, toutes les quatre sont capables d'exprimer, malgré la sécheresse, leur potentialité du point de vue de l'élongation. Par contre, les pins développent un appareil foliaire réduit, alors que Sapin et Epicéa ont développé leur potentiel maximal. Toutes choses égales par ailleurs, il est permis de penser que les premiers auront, en conditions naturelles, une chance de survie supérieure à celle des autres.

3.222. *Système racinaire.* — Il n'est pas possible de séparer les accroissements propres à chaque saison. Il en résulte une atténuation des différences constatées entre modalités d'alimentation en eau, surtout chez les plants les plus forts au départ. Ces différences apparaissent pourtant de façon extrêmement significative.

On constate d'abord, chez toutes les espèces, l'influence très profonde, dès la saison en cours, de la restriction d'eau sur la croissance racinaire, influence d'autant plus marquée que la sécheresse est plus précoce.

Ces observations étayent la théorie selon laquelle, chez la plupart des arbres, les racines ont, intrinsèquement, la capacité de se développer depuis le printemps jusqu'à la dormance hivernale, les rythmes communément observés pendant la saison de végétation (courbes en M) étant essentiellement dus à d'habituels sécheresses estivales (ZAHNER R., 1968).

Il est, à l'heure actuelle, devenu classique de n'observer qu'avec un retard d'un an les conséquences d'une année climatique défavorable sur la pousse (aérienne) des arbres. L'explication de ce phénomène la plus couramment avancée consiste à dire qu'à une année n , un arbre ne fait qu'extérioriser une potentialité acquise dès la fin de l'année $(n - 1)$; les bourgeons, à cette époque, contiennent en effet déjà toutes les ébauches (primordiums) des futures feuilles. Chez l'Epicéa, par exemple, l'élongation de la tige embryonnaire et des ébauches foliaires est le résultat d'une prolifération cellulaire modérée, suivie d'une importante élongation des cellules au cours de la différenciation des tissus (CAMEFORT H., 1956).

Mais il est permis de penser que, *en outre*, l'importante baisse de production de racines de l'année $(n - 1)$, qui est passée inaperçue, puisse avoir une influence profonde, au début de la saison n , sur l'importance de la prolifération et de l'élongation cellulaire chez la tige embryonnaire (réduction du système d'échange avec le sol, réduction des substances de réserves...).

3.23. *Efficience de l'eau transpirée.*

Comparons les rapports *Poids sec de la pousse aérienne élaborée/Transpiration totale au cours de la saison.*

En modalité 1, on ne relève pas de différences significatives entre espèces. Lorsque l'alimentation en eau est constamment satisfaisante, les espèces les plus intéressantes seront donc celles dont la vitesse de croissance est la plus forte. Compte tenu des différences de taille au départ de l'expérience, il convient d'affecter aux chiffres de poids sec de la pousse aérienne les coefficients suivants : 1,25 pour le Pin Weymouth, 2 pour le Sapin, 1 pour l'Epicéa et le Pin Laricio. Le classement est alors le suivant : Pin Laricio et Pin Weymouth, équivalents (5,11 g et 4,91 g), puis Epicéa (3,01 g), puis Sapin (1,56 g).

En modalité 2, on constate tout d'abord que les efficacités se sont fortement améliorées. Mais compte tenu des réflexions précédentes, cette amélioration par rapport à la modalité 1 doit être partiellement illusoire, la pousse de l'année suivante étant d'ores et déjà hypothéquée. Néanmoins, certaines espèces ont mieux utilisé que d'autres l'eau mise à leur disposition ; ce sont, dans l'ordre : le Pin Laricio (3,08 g élaborés pour 1.000 g d'eau transpirés), le Pin Weymouth (2,65 g), le Sapin (2,30 g) et l'Epicéa (1,59 g).

En modalité 3, outre une nouvelle, mais toujours illusoire, amélioration des efficacités, on observe que les espèces ne sont à nouveau plus significativement différentes les unes des autres ; le critère en question ne permet plus de les classer.

3.3. — Discussion

Un certain nombre des résultats présentés semblent désormais acquis. D'autres mériteront d'être confirmés — la relative faiblesse numérique du dispositif nous impose la prudence — et nécessiteront la vérification des hypothèses qui en découlent.

Les rythmes de transpiration.

En ce qui concerne l'activité de transpiration, nous avons démontré l'existence d'un important phénomène de régulation hydrique sur les surfaces évaporantes, se surimposant aux fluctuations dues à leur croissance en surface et aux variations de conditions climatiques ambiantes et de disponibilité de l'eau dans le sol. Plusieurs points mériteraient d'être approfondis :

— S'agit-il bien d'une propriété propre à toutes les espèces résineuses ?

— Nous avons observé que la date d'activité transpiratoire maximale était la même chez les quatre espèces étudiées, bien que la courbe de transpiration ait une forme variable selon les espèces. Est-ce un phénomène général ?

La date en question (mi-août) est-elle une caractéristique intrinsèque de ces espèces, ou sous la dépendance des conditions climatiques générales de l'année en cours (en particulier la date de départ de la végétation qui a été plus précoce qu'en conditions naturelles) ?

La survie.

Il est établi ici qu'un certain nombre, au moins, d'espèces forestières peuvent avoir une capacité de survie considérable en conditions de sécheresse édaphique extrême. En modalité 3, tous les plants ont passé plus de la moitié de la saison à un pF supérieur à 4,2, sans mortalité. Il est certes possible de formuler des critiques à l'égard du protocole expérimental : pas de contrôle de l'hygrométrie atmosphérique, qui demeure celle de Nancy, c'est-à-dire peu favorable à des études de comportement vis-à-vis de la sécheresse ; baisse de l'humidité relative en modalité 3 (sécheresse précoce) trop progressive (due à la faible transpiration du Sapin). On peut penser qu'un assèchement plus brutal, sans être plus marqué, au printemps, aurait entraîné des pertes et permis de classer les espèces en fonction du facteur survie.

Sur un plan plus fondamental, nous apportons une confirmation du fait que la valeur pF 4,2, caractérisant classiquement le point de flétrissement permanent, ne convient pas aux espèces ligneuses. Ou bien cette valeur est fortement sous-estimée, et peut-être variable selon les essences, ou bien, ce qui nous semble le plus probable, le point de flétrissement permanent n'est pas caractérisé par une valeur fixe de pF, mais variable selon la vitesse de variation de ce pF et l'état phénologique des plants étudiés.

En attendant de pouvoir disposer de matériel permettant d'agir sur l'hygrométrie de l'air (serre perfectionnée, chambre climatisée), les prochaines expériences devront éviter d'introduire dans le dispositif des plants à faible transpiration (ici le Sapin), afin de pouvoir agir sur l'humidité du sol avec plus de rapidité.

Sécheresse et transpiration.

Dans les deux types de sécheresse, les quatre espèces ont fait preuve d'une remarquable similitude en ce qui concerne l'humidité relative du sol (14,5 %, soit environ pF 3,7) à partir de laquelle elles réduisent leur transpiration (alors que celle-ci continue d'augmenter rapidement dans la modalité bien alimentée en eau).

Le Pin Weymouth a fait exception dans le cas de la sécheresse d'été. Il conviendra donc de vérifier s'il s'agit bien là d'une propriété spécifique, qui peut être intéressante — les plants restreignant leur consommation d'eau de façon plus précoce ménageraient mieux leur avenir — ou d'un artefact assez difficile à expliquer.

Sécheresse et matière sèche élaborée.

Les observations concernant les conséquences des deux types de sécheresse sur l'élaboration de la matière sèche, peuvent s'expliquer par des considérations plus ou moins classiques sur la phénologie comparée de la croissance racinaire et de la croissance aérienne chez les espèces étudiées.

On admettra que toute croissance est stoppée, ou au moins très sérieusement ralentie, lorsque la transpiration commence à baisser, alors qu'elle devrait continuer d'augmenter si les conditions d'alimentation en eau étaient favorables.

Les racines ont intrinsèquement la faculté de croître depuis le réveil printanier jusqu'à la mise en dormance hivernale (ZAHNER R., 1968). Leur croissance sera donc affectée quelle que soit la date de la sécheresse, et de façon plus ou moins intense selon la précocité de celle-ci.

La pousse aérienne est beaucoup plus limitée dans le temps. Si elle est terminée lorsque la sécheresse se fait sentir, elle ne s'en trouvera pas affectée (Sapin, modalités 2 et 3 ; Epicéa, modalité 2 ; Pin Laricio, modalité 2).

Dans le cas contraire, elle en sera plus ou moins affectée selon la date d'assèchement. C'est le cas, dans la présente étude, en modalité 3 : du Pin Weymouth, de l'Epicéa (absence de seconde pousse) et du Pin Laricio ; en modalité 2, semble-t-il, du Pin Weymouth ; celui-ci, nous l'avons dit, a restreint plus tôt que les autres espèces sa consommation d'eau, et l'on observe parallèlement une légère diminution de la matière foliaire produite.

Chez les Pins, la baisse de croissance aérienne n'a porté ici que sur la masse foliaire, l'élongation des pousses étant au contraire acquise plus précocement que chez le Sapin et l'Epicéa.

Ces observations permettent d'apporter un complément d'explication au fait que les conséquences sur la croissance des arbres d'une année climatique défavorable se manifestent essentiellement l'année suivante. Certes, les bourgeons en subissent directement les effets, au moment de leur initiation, mais, parallèlement, la forte réduction de croissance racinaire vient aggraver la situation, par diminution des substances de réserve et du système d'échange avec le sol. En valeur relative, ces effets devraient être considérables surtout dans le jeune âge, puis aller en se tamponnant lorsque la taille des arbres augmente. Pour vérifier le phénomène, les prochains dispositifs expérimentaux seront numériquement renforcés, afin de prolonger d'un an au moins les mesures et observer réellement les effets des conditions imposées durant la première saison de végétation.

Essai de classement des espèces.

La relative faiblesse numérique du dispositif impose la prudence dans ce domaine. Lorsque l'alimentation en eau est suffisante en permanence, nous n'observons pas de différences significatives entre espèces quant à l'efficacité de l'eau utilisée (concernant la pousse aérienne seule, c'est-à-dire le rapport *matière sèche aérienne élaborée/eau transpirée au long de la saison*). Des différences n'auraient d'ailleurs aucun intérêt pratique dans ce cas. La vitesse de croissance doit être seule considérée et permet le classement suivant, par ordre d'intérêt : Pin Laricio et Pin Weymouth, équivalents, puis Epicéa, puis Sapin.

Lorsque la sécheresse d'été intervient, des différences d'efficacité se produisent et l'on obtient le classement suivant : Pin Laricio, Pin Weymouth, Sapin, Epicéa.

Lorsque la sécheresse est très précoce (mi-mai), les différences s'estompent et ne permettent plus de classer les espèces. Néanmoins, nous observons que les Pins développent alors un système foliaire réduit, alors que Sapin et Epicéa ont déjà exprimé tout leur potentiel. Si l'assèchement avait pu être plus brutal, il est permis de penser qu'une certaine mortalité serait intervenue et que les Pins auraient été mieux armés pour survivre.

Reçu pour publication en novembre 1970.

REMERCIEMENTS

Que soient remerciés ici :

- M. E. F. DEBAZAC, qui est à l'origine de la méthode utilisée dans la présente étude,
- M. R. J. BOUCHET, dont les critiques et les idées ont contribué à l'amélioration de la technique expérimentale,
- M. M. ARBEZ, qui nous a fourni les semis nécessaires à l'étude,
- M. G. LÉVY, qui nous a aidé à déterminer les caractéristiques physiques du sol de culture utilisé.

SUMMARY

TRANSPIRATION AND DROUGHT BEHAVIOUR OF SOME FOREST SEEDLINGS

(« ABIES ALBA » MILL., « PICEA ABIES » (L.) KARSTEN, « PINUS NIGRA » ARN. SSP. « LARICIO » POIR., « PINUS STROBUS » L.)

Transpiration and drought behaviour of seedlings of some coniferous species (Eastern white Pine, Fir, Norway Spruce and Corsican Pine) have been studied by a gravimetric method. One year before the experiment, each seedling had been set in a plastic pot (fig. 1), filled with 2.100 g of a homogeneous soil at the field capacity, and water-tight made with wax. A tube allows at will water supply.

During the experiment (March-November 1968) each species was divided into three lots which had different modalities of water supply : restoration, from day to day, of the whole transpired water (first modality) ; stop of restorations entailing a summer drought (second modality) ; stop of restorations entailing a spring drought (third modality). The transpired water of each seedling is measured from day to day with an electric balance (accuracy : 1 g from 0 to 13.000 g).

In order to attenuate the important changes of transpiration from day to day, which are caused by the climatic changes, each measure T_o has been corrected according to the potential evapotranspiration E (measured with a Piche evaporimeter) and to the average ETP E_m during the experiment. This correction has eased the draught of the figures 2, 3, 4 and 5, which, besides, are a better reflection of the own characteristics of each species. Each figure shows, besides, the fall of the relative moisture in the pots, which has been kept the same, from day to day, in all the pots of a same modality.

Results :

— *Transpiration rhythms* : There is an annual own rhythm, which is laid over the changes caused by the surrounding climate and by the water supply (fig. 2, 3, 4, 5). Besides, the date of the greatest transpiration is the same by the four studied species (middle of August), through the shapes of the transpiration curves are different.

— *Survivorship* : The studied species kept alive a very long time in spite of a great soil drought. In the third modality, all the seedlings spent over half the experiment at $pF > 4.2$ without any loss. One can think that a quicker — but not higher — drying should have entailed losses and shown differences among the species. But there is now little doubt that the number 4.2, which classically characterizes the permanent wilting point, does not suit the ligneous species : either this number is too much small, and perhaps variable according to the species, or — it is more probable — the permanent wilting point is characterized by a pF which is not stable, but variable with the drying velocity and the phenologic state of the studied plants.

— *Drought and transpiration* : In the two kinds of drought, the four species had been very comparable if one considers the relative soil moisture (14.5 %, i.e. about pF 3.7), from which they reduce their transpiration (fig. 2, 3, 4, 5). Eastern white Pine is an exception in the 2nd modality (summer drought ; 21.5 %). If it is confirmed, this capacity should be interesting.

— *Drought and dry-matter elaboration* : Table 1.

The remarks concerning the consequences of the two kinds of drought on dry matter elaboration can be explained by classical considerations touching compared phenology of root growth and shoot growth of the studied species.

Roots have the own property of growing since spring awaking till winter dormancy (ZAHNER R., 1968). Therefore their growth is affected, whatever the date of drought may be, more or less deeply according to its earliness. Shoot growth is by far more limited. If it is achieved when drought occurs, it is not affected (Fir in 2nd and 3rd modality, Norway Spruce and Corsican Pine in 2nd modality). If not, it is more or less affected according the date of drought ; here, in 3rd modality : Eastern with Pine, Norway Spruce (no second shoot) and Corsican Pine ; in 2nd modality, it seems, Eastern white Pine.

In the pines, this shoot growth fall concerns only the leaves ; shoot elongation is, on the contrary, earlier than it is in Norway Spruce and Fir.

These remarks allow a complementary explanation of the fact that the consequences of an unfavourable climatic year appear mainly during the following year. Surely buds bear direct effects when they are formed, but, parallelly, a great decrease of root growth aggravates the state, through a reduction of stored substances and of exchange system with soil. Relatively, these effects should be very important during early youth, then they should be buffered when trees become taller.

— *How to class the studied species* : When water supply is permanently sufficient, there are no significant differences between species as for the efficiency of the transpired water (for shoots only, i.e. *Elaborated dry matter of shoot/Transpiration water during the experiment*). Differences should besides have no practical interest in that case ; growth rapidity only is interesting and allows the following classification : Corsican Pine and Eastern white Pine, equivalent, then Norway Spruce, then Fir.

When summer drought occurs, efficiency differences appear and the classification is : Corsican Pine, Eastern white Pine, Fir, Norway Spruce.

When drought is very early (half of May), these differences vanish. However, it is noted that pines develop in that case smaller leaves ; Fir and Norway Spruce have already expressed their whole potentiality : if drying had been quicker, some plants probably should have died, but pines should have been in better condition to survive.

ZUSAMMENFASSUNG

DIE TRANSPIRATION UND DAS VERHALTEN BEI BODENTROCKENHEIT

VON PFLANZEN VERSCHIEDENER HOLZARTERN (« ABIES ALBA » MILL., « PICEA ABIES » (L.) KARSTEN « PINUS NIGRA » ARN., SSP. « LARICIO » POIR., « PINUS STROBUS » L.)

Es wurden dreijährige Pflanzen von Weisstanne, Fichte, Strobe und korsischer Schwarzkiefer untersucht. Die Pflanzen wurden einjährig in Plastiktöpfe eingebracht (Abb. 1), welche nach der Verschulung mit Wachs wasserdicht verschlossen wurden. Jede Holzart wurde drei verschiedenen Wasserversorgungsmodalitäten unterworfen und die Transpiration täglich mit einer elektrischen Waage gemessen (Genauigkeit: 1 g bei einer Belastung zwischen 0 und 13.000 g).

Modalität 1: Tägliche Rückerstattung des gesamten transpirierten Wassers,

Modalität 2: Berechnete Rückerstattung zur Erzeugung einer vergleichbaren Bodentrockenheit im Sommer,

Modalität 3: Rückerstattung des Transpirationswassers zur Erzeugung einer bereits im Frühjahr beginnenden Bodentrockenheit.

Die erzielten Ergebnisse sind verschiedener Art:

— Feststellung eines Jahresganges der Transpiration, welcher von den herrschenden klimatischen Schwankungen (Maximum in Augustmitte) unabhängig ist.

— Feststellung einer erstaunlichen Existenzkraft bei vier Holzarten trotz extremer Trockenheit ($pF > 4,2$) und Andauer (mehrere Monate). Der Begriff des permanenten Welkepunktes wird besprochen.

— Feststellung eines sehr ähnlichen Verhaltens der Holzarten bezüglich der Bodenfeuchte: Werte bei der die Transpiration verringert wird (14,4 % dies entspricht in diesem Fall einem pF von 3,7). Die Strobe stellt mit 21,5 % bei Modalität 2 eine Ausnahme dar.

— Die Ergebnisse betreffend des Einflusses der drei Behandlungsarten auf die Trockensubstanzproduktion (Tab. 1) werden mit mehr oder minder klassischen Überlegungen bezüglich der vergleichenden Phänologie des Wurzelwachstums und des Wachstums der oberirdischen Organe erklärt. Sie ermöglichen die Andeutung einer zusätzlichen Erklärung der allgemein bekannten Beobachtung, dass ein klimatisch ungünstiges Jahr sich auf das Baumwachstum vorwiegend im darauf folgenden Jahr auswirkt.

Bei Modalität 1 zeigten sich keine Unterschiede zwischen den Holzarten bezüglich der Transpirationsproduktivität (oberirdische Trockenstoffproduktion in Abhängigkeit der transpirierten Wassermenge).

Bezüglich der Wuchsgeschwindigkeit ergab sich jedoch folgende Reihung: Korsische Schwarzkiefer und Strobe, Fichte, Weisstanne.

Bei Modalität 2 zeigte sich folgende Reihung nach der Transpirationsproduktivität: Korsische Schwarzkiefer, Strobe, Weisstanne, Fichte (siehe Tab. 1).

Bei der Modalität 3 verschwinden wiederum die Unterschiede in der Transpirationsproduktivität. Es kommt jedoch beobachtet werden, dass nur die Pinusarten ihre Nadelmasse signifikant verringerten; dies erlaubt die Annahme, dass sie auch eine noch stärkere Austrocknung überleben können.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOUCHET R. J., 1964. Evapotranspiration réelle, évapotranspiration potentielle et production agricole. In *L'Eau et la Production végétale*, 151-232, I.N.R.A., Paris.
- CAMEFORT H., 1956. Etude de la structure du point végétatif et des variations phyllotaxiques chez quelques gymnospermes. *Ann. Sci. nat., Bot.*, **17**, 1, 1-185.
- CHAMPAGNAT P., 1969. Croissance, morphogénèse et développement. In *Précis de Biologie végétale*, **3**, 1-265, Masson, Paris.
- CHAUSSAT R., 1966. Variation du coefficient de transpiration en conditions climatiques contrôlées. *Ann. Physiol. vég.*, **8**, 2, 147-160.

- DECKER J. P., WETZEL B. F., 1957. A method of measuring transpiration of intact plants under controlled light, humidity and temperature. *For. Sci.*, **3**, 350-354.
- ECKARDT F., 1967. Le principe de la soufflerie aérodynamique climatisée appliquée à l'étude des échanges gazeux de la couverture végétale. *Oecol. Plant.*, **1**, 369-400.
- GLOVER J., 1941. A method for the continuous measurement of transpiration of single leaves under natural conditions. *Ann. Bot.*, **5**, 17, 25-34.
- GLERUM C., PIERPONT G., 1968. The influence of soil moisture deficits on seedling growth of three coniferous species. *Forest chronicle*, **44**, 5, 26-29.
- HALLAIRE M., 1964. Le potentiel efficace de l'eau dans le sol en régime de dessèchement. In *L'Eau et la production végétale*, 27-62, I.N.R.A., Paris.
- JOVANOVIC M., 1962. Mesure de l'intensité de la transpiration chez certaines essences feuillues. *Topola.*, **6**, 18-19.
- KOZLOWSKI T. T., 1968. *Water deficits and plant growth*. 723 p., Academic Press, New York and London.
- KRAL F., 1962. Vergleichende Transpirationsstudien und Herkünften der europäischen Lärche. *Cbl. ges. Forstwesen*, **79**, 222-238.
- LISTER G. R., 1968. Observation on the growth and physiology of *Pinus strobus* L., seedlings grown under various conditions of soil moisture and nitrogen and phosphorus nutrition. *Diss. abstr.*, B, **29**, 4, 1277 B.
- MINCKLER L. S., 1936. A new method of measuring transpiration. *J. For.*, **34**, 36-39.
- OPPENHEIMER H. R., SHOMER-ILAN A., 1963. A contribution to the knowledge of drought resistance of Mediterranean pine trees. *Mitt. florist. soz. Arbeitsgemeinschaft.*, **10**, 42-55.
- PARCEVAUX (de), S., 1964. Transpiration végétale et production de matière sèche. Essai d'interprétation en fonction des facteurs du milieu. In *L'Eau et la production végétale*. 63-150, I.N.R.A., Paris.
- PARKER J., 1949. Effects of variations in the root-leaf ratio on transpiration rate. *Plant Physiol.*, **24**, 739-743.
- PARKER J., 1963. Causes of the winter decline in transpiration and photosynthesis in some evergreens. *For. Sci.*, 158-166.
- PARKER J., 1968. Drought resistance mechanisms. In *Water deficits and plant growth*, **1**, 195-234. Academic Press, New York and London.
- PEARSON G. A., 1924. Studies in transpiration of coniferous tree seedlings. *Ecology*, **5**, 340-347.
- PENKA M., 1966. The summation method used to determine consumption of water for transpiration by forest tree seedlings. *Sborn. Vysoké Skoly Zemed.*, Brno, **35**, 4, 299-323.
- PENKA M., 1967. The study of transpiration in the seedlings of *Pinus silvestris*. *Sborn. Vysoké Skoly Zemed.*, Brno, **36**, 2, 109-140.
- PRIEHRADNY S., NIZNANSKY A., 1969. A methodical contribution to the gravimetric determination of the transpiration of intact plants in early stages of development. *Biol. Plant*, **2**, 4, 299-309.
- STARK N., 1969. Transpiration of *Abies concolor*. *Bot. gaz.*, **130**, 3, 143-149.
- WEAVER J. E., MOGENSEN A., 1919. Relative transpiration of coniferous and broadleaved trees in autumn and winter. *Bot. gaz.*, **68**, 393-424.
- ZAHNER R., 1968. Water deficits and growth of trees. In *Water deficits and plant growth*, **2**, 191-254. Academic Press, New York and London.
- ZAVITKOVSKI J., FERRELL W. K., 1968. Effect of drought upon rates of photosynthesis, respiration and transpiration of seedlings of two ecotypes of Douglas fir. *Bot. gaz.*, **129**, 4, 346-350.