

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA TRANSPIRATION ET DU DÉVELOPPEMENT DE JEUNES DOUGLAS EN FONCTION DE L'ALIMENTATION EN EAU

M. BECKER

avec la collaboration technique de Mme R. F. CLAUDE

*Laboratoire de Botanique forestière,
Centre national de Recherches forestières, I.N.R.A.,
Champenoux, 54370 Einville*

RÉSUMÉ

L'expérience a été menée en pots étanches, par la méthode gravimétrique, qui permet de suivre la transpiration des plants tout au long d'une saison de végétation. Elle s'est étendue sur deux années successives, avec des bilans de matière sèche élaborée à l'issue de chaque saison, en fonction des diverses modalités d'alimentation en eau imposées : aucune restriction, sécheresse d'automne, sécheresse d'été ou sécheresse de printemps.

Les résultats essentiels obtenus sont les suivants :

— Mise en évidence d'un rythme endogène saisonnier de transpiration (fig. 1 et 2), indépendant des variations de surfaces évaporantes et des conditions météorologiques, avec maximum d'activité en août. Le phénomène apparaît très général chez les résineux (BECKER, 1968, 1970).

— Comme chez les espèces précédemment étudiées, manifestation d'une capacité de survie considérable en condition de sécheresse édaphique extrême ($pF \gg 4,2$ pendant de très longues périodes).

— L'incidence de la sécheresse sur le développement d'un plant apparaît strictement liée à l'état phénologique de celui-ci lorsqu'elle intervient. Le système racinaire, qui semble bien avoir la faculté de croître tout au long de la saison de végétation, est toujours atteint. La pousse aérienne au contraire, beaucoup plus limitée dans le temps, a plus de chances d'extérioriser sa potentialité (tableaux 1 et 2). Là semble bien désormais résider la cause essentielle du décalage d'un an couramment observé dans la réaction d'un plant à une année sèche : seule la pousse racinaire (et peut-être l'initiation des bourgeons) est touchée l'année n , ce qui se traduit par une pousse aérienne potentielle amoindrie l'année $(n + 1)$.

La notion d'adaptation à la sécheresse chez les essences résineuses forestières est discutée. Plus qu'à des mécanismes physiologiques complexes, elle apparaît liée à l'harmonie existant entre leur phénologie et le climat moyen de la région où elles végètent.

1. — INTRODUCTION ET OBJECTIFS

A l'occasion d'expérimentations précédentes (BECKER, 1968, 1970), nous avons commencé à étudier le comportement de diverses essences (Épicéa, Sapin, Pins divers) en fonction de leur alimentation en eau, à savoir :

- l'évolution de leur transpiration au long d'une saison de végétation,
- leur survie,
- et leur croissance, tant aérienne que racinaire.

Outre quelques résultats d'application pratique immédiate (adaptation comparée à la sécheresse des diverses essences), nous avons surtout mis en évidence, sur un plan plus fondamental, un certain nombre de faits intéressants, dont certains méritaient d'être confirmés avec d'autres espèces et dont d'autres poussaient à émettre des hypothèses qu'il convenait de vérifier; essentiellement :

— observation d'un rythme de transpiration saisonnier, indépendant des variations de surfaces évaporantes et de conditions climatiques ambiantes,

— capacité de *survie* étonnante en condition de sécheresse édaphique extrême ($p F > 4,2$),

— influence de la sécheresse beaucoup plus marquée sur le système racinaire que sur la pousse aérienne, permettant de voir là un des éléments d'explication au décalage d'un an que l'on observe couramment aux effets d'une année climatique défavorable.

Une expérimentation du même type a donc été engagée sur une nouvelle essence, le Douglas (*Pseudotsuga menziesii*, var. *menziesii*)*; elle s'est étendue sur deux saisons de végétation pour vérifier expérimentalement les conclusions du dernier point ci-dessus.

Nous verrons cependant que la manifestation quasi systématique d'une seconde pousse d'une part, et la variabilité génétique individuelle du matériel végétal, liée à un effectif insuffisant au cours de la deuxième année d'autre part, n'ont pas permis de tirer tout le parti espéré des bilans de la deuxième saison. Mais nous verrons aussi que l'essentiel des démonstrations étaient pratiquement acquis dès la fin de la première saison.

2. — MÉTHODES

Ne seront détaillés ici que les éléments de méthodologie différant de ceux déjà utilisés. Pour le reste, on pourra se reporter au compte rendu d'expérience précédent (BECKER, 1970).

2.1. — Le dispositif expérimental

Soixante semis d'un an ont été sélectionnés en pépinière pour former un lot aussi homogène que possible, tant en ce qui concerne la partie aérienne (taille, ramification, aspect) que racinaire. En moyenne, la longueur de la tige était de 11 cm; le poids sec total de 0,63 g.

Chaque semis a été installé dans un pot de 1 500 cm³ (hauteur 20 cm) contenant 1 800 g du

* L'origine des graines utilisées est connue avec précision : État de Washington (U.S.A.), Snohomish, Perry Creek; lat. 48° 03', long. 121° 28'; altitude 600 m. C'est une des bonnes provenances de Douglas, tenue pour moyennement adaptée à la sécheresse.

mélange suivant : 1/2 sable grossier, 1/2 terre limono-argileuse. Les systèmes d'obturation du pot (cire, manchon...) et de restitution d'eau (tuyau) sont les mêmes que précédemment. Quelques pots ont été équipés d'une sonde hygrométrique en plâtre, dont les données ont permis d'établir la courbe du pF en fonction de l'humidité relative pour le mélange utilisé.

L'abri où sont disposés les pots est également le même; il les protège seulement de la pluie, tout en assurant une ventilation maximum.

Une amélioration importante a pourtant été apportée dans le souci de rendre parfaitement comparables les valeurs de transpiration de tous les plants. Faute de pouvoir s'assurer de l'homogénéité microclimatique irréprochable d'une surface suffisante pour le lot complet des pots, nous avons conçu et réalisé un dispositif tournant assurant une « randomisation » permanente des plants.

En dehors d'un thermo-hygrographe fixe, l'équipement météorologique comprend surtout un évaporomètre Piche mobile, dont les données sont indispensables pour le calcul de la « transpiration normalisée » des plants.

Une balance électrique à lecture rapide (précision du gramme) permet de chiffrer très exactement la transpiration de chaque plant entre deux pesées. Espacées de plusieurs jours en début et en fin de saison, celles-ci sont le plus souvent journalières de juin à octobre.

2.2. — Le protocole expérimental

2.2.1. Première saison de végétation.

Les 60 plants sont répartis en trois lots, destinés à trois modalités différentes d'alimentation en eau. L'ensemble a été mis en place le 14 mars.

Modalité 1 : Le sol de 20 pots est maintenu pratiquement à la capacité au champ (22 p. 100 d'humidité relative, soit environ pF 2,3 jusqu'au 25 août : il suffit de restituer intégralement les quantités transpirées mesurées à chaque pesée).

A cette date, 10 des pots continuent de subir la même modalité, et l'on stoppe les restitutions chez les 10 autres afin d'obtenir une certaine *sécheresse d'automne*, à une époque où le développement aérien est terminé. Plus exactement, comme au cours de l'expérience précédente, on aligne l'humidité des pots sur celle du pot qui a perdu le moins d'eau entre deux pesées, auquel il n'est rien restitué.

Modalité 2 : Elle est conçue de façon à soumettre 20 autres plants à une *sécheresse d'été* très marquée. A cette fin, l'arrêt relatif (comme ci-dessus) des restitutions débute le 9 juin; auparavant les pots étaient à 22 p. 100 d'humidité relative. De fait, pF 3,0 (13,5 p. 100 d'humidité relative) est atteint à la mi-juillet. Le 22 août, les pots ayant dépassé pF 4,2 depuis le 12 août, une restitution générale est faite pour les ramener à ce pF, auquel ils sont ensuite maintenus : il s'agissait de ne pas laisser délibérément mourir les plants, pour en réutiliser un certain nombre l'année suivante.

Modalité 3 : Elle a pour but de soumettre les 20 derniers plants à une sécheresse accusée dès le *printemps*. Les pots correspondants sont à 17 p. 100 H.R. (pF 2,6) le 14 mars (départ de l'expérience) et l'assèchement commence dès cette date. Ainsi pF 3,0 est atteint le 10 juin. Comme pour la modalité 2, le 22 août, les pots sont ramenés, puis maintenus à pF 4,2 qui a été atteint dès le 31 juillet.

Près de la moitié du dispositif (27 plants) est sacrifiée en novembre pour un premier bilan.

2.2.2. Deuxième saison de végétation.

Le reste du dispositif (33 plants) est maintenu pour une deuxième saison d'expérimentation. Le 25 septembre, les pots correspondant de modalités 2 et 3, sont ramenés à pF 2,3 (pas de sécheresse d'automne). Le 15 janvier, les pots de modalité 1 ayant subi la sécheresse d'automne sont également ramenés à pF 2,3.

Les pots de chacune des modalités de 1^{re} année, 1, 1 sA (sA = avec sécheresse d'automne), 2 et 3, sont répartis en trois lots, auxquels sont appliquées, en deuxième année, des modalités 1, 2 (départ le 30 juin) et 3 (départ le 25 mars) semblables aux précédentes. Les traitements imposés sur 2 ans sont donc :

1 — 1 (2)		
1 sA 1 (2)	2 — 1 (4)	3 — 1 (3)
1 — 2 (2)		
1 sA 2 (2)	2 — 2 (4)	3 — 2 (3)
1 — 3 (2)		
1 sA 3 (2)	2 — 3 (4)	3 — 3 (3)

Les chiffres entre parenthèses sont les nombres de pots correspondants.

3. — RÉSULTATS

3.1. — *Évolution de la transpiration et comportement vis-à-vis de la sécheresse*3.11. *Calcul de la transpiration normalisée.*

Comme pour l'expérience précédente, et pour rendre mieux interprétables les courbes brutes de l'évolution de la transpiration journalière, les valeurs observées T_0 ont été corrigées en fonction des données correspondantes E de l'évaporomètre Piche :

$$T_n = T_0 \frac{E_m}{E} \quad \text{où} \quad E_m = 2,03 \text{ mm/jour (valeur moyenne au cours de l'expérience).}$$

La transpiration T_n correspond donc à des journées « normalisées » à évaporation égale à 2,03 mm/jour.

Les figures 1 (1^{re} saison) et 2 (2^e saison) synthétisent l'essentiel des résultats obtenus; les courbes T_n sont des ajustements faits à la main.

3.12. *Absence de restriction d'eau (Mod. 1).*

Pour les deux saisons, les courbes comportent un maximum très net, en août. Les surfaces évaporantes étant alors stables, et compte tenu de la correction apportée, on doit en conclure à l'existence d'un rythme endogène de transpiration, propre à la plante.

Cette observation concorde parfaitement avec celles des expérimentations précédentes, et permet désormais de penser qu'il s'agit bien d'un phénomène très général, au moins chez les résineux.

La date où T_n est maximum apparaît cependant légèrement fluctuante d'une année à l'autre; les dates observées jusqu'à présent sont 15 août (4 espèces différentes d'une précédente expérience), 7 août (Douglas 1^{re} saison), 27 août (Douglas 2^e saison). Ces écarts sont vraisemblablement dus aux conditions climatiques générales de l'année (date du départ de la végétation en particulier?).

Au cours de la deuxième saison, on peut également observer un net point d'inflexion sur la courbe T_n début juillet. Nous pensons pouvoir l'expliquer par la manifestation constante de deux pousses chez le Douglas, séparées par une courte période d'un repos relatif. La première pousse est acquise aux environs du 6 juin, et la seconde fin juillet.

Sécheresse d'automne.

Les plants ayant subi la sécheresse d'automne ne se sont pas différenciés des autres en ce qui concerne la transpiration. La valeur pF 3,0 n'a d'ailleurs été atteinte que le 8 octobre, date à laquelle la transpiration normalisée avait déjà chuté de 50 %.

3.13. *Sécheresse d'été (Mod. 2).**Première saison.*

Du 9 juin (début des restrictions d'eau) au 14 juillet, T_n est restée semblable à celle de modalité 1. A cette date, elle se met brusquement à chuter de façon très importante; l'humidité des pots est alors de 12,8 %, soit environ pF 3,10.

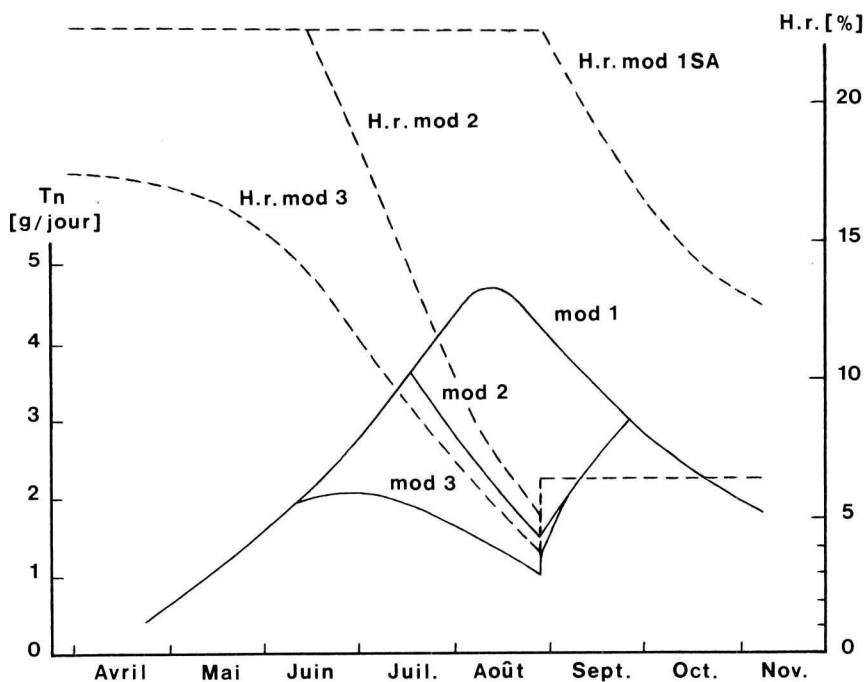


FIG. 1

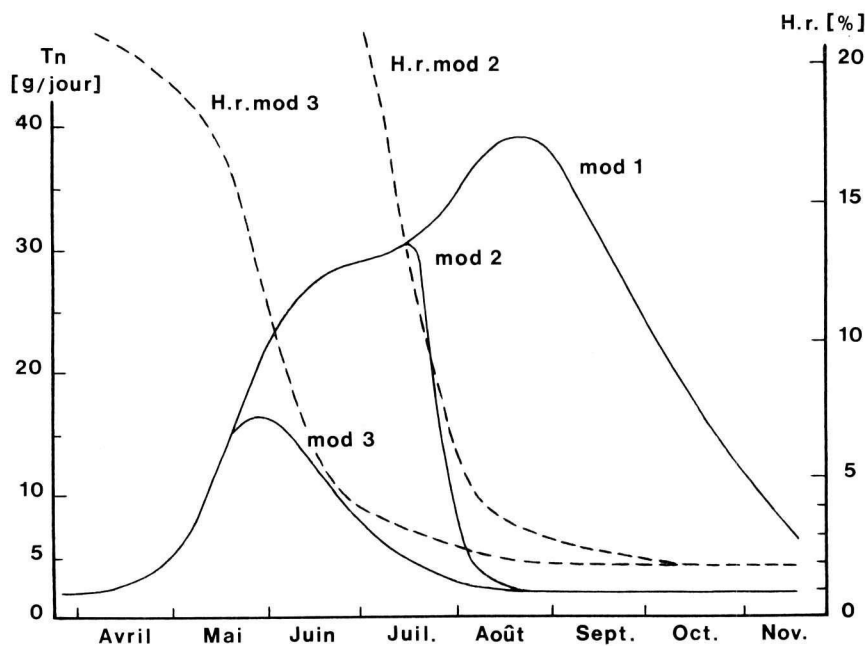


FIG. 2

FIG. 1 — Évolution parallèle de la transpiration normalisée et de l'humidité du sol.
Première saison de végétation.

FIG. 1 — Parallel course of normalized transpiration and soil moisture. First vegetation season.

FIG. 2 — Idem — Deuxième saison de végétation.

FIG. 2 — Idem — Second vegetation season.

pF 4,2, valeur généralement admise comme point de flétrissement permanent, est atteint le 13 août, alors qu'en modalité 1 T_n est à son maximum. Il monte encore, jusqu'au 22 août, sans qu'aucune mortalité ne soit constatée.

La restitution qui a alors lieu, avait pour but de limiter l'assèchement à pF 4,2 pour ne pas compromettre la 2^e saison. En fait, comme le montre la figure 1, non seulement T_n a, en une semaine, rattrapé sa valeur du 13 août, mais elle a poursuivi son ascension jusqu'à rattraper celle de modalité 1 un mois après, pour baisser ensuite, en phase avec celle-ci.

L'explication de ce phénomène nous apparaît la suivante : la restitution du 22 août (environ 50 g d'eau), par le tuyau prévu à cet effet, ne s'est pas diffusée de façon homogène dans les pots (la terre très sèche est d'ailleurs assez nettement hygrofuge), mais est restée localisée, permettant une alimentation satisfaisante des racines avoisinantes. Ceci confirme au passage le fait qu'une faible fraction du système racinaire d'un plant suffit à lui assurer une alimentation en eau satisfaisante.

Deuxième saison : (mod. 1 en 1^{re} saison, sans sA).

Le même décrochement brutal est observé par rapport à la modalité 1, le 18 juillet, pour une humidité semblable à la précédente (12,1 %; pF 3,15). La chute est vertigineuse; pF 4,2 est atteint dès le 27 juillet. Le 27 août, la transpiration journalière se stabilise à une valeur minimum d'environ 2 g, soit 5 % seulement de T_n en modalité 1..., alors que, nous le verrons, le développement aérien est sensiblement le même. En fin de saison, l'humidité relative est de 2 %, correspondant à un pF que nous n'avons pu chiffrer, mais en tout cas très supérieur à 4,2. Et aucune mortalité n'a toujours été observée...

3.14. Sécheresse de printemps (Mod.3).

Première saison : L'allure de la courbe est différente; elle décroche plus tôt de celle de modalité 1 (le 25 mai, à 15 % de H.R., soit environ pF 2,8), mais en conservant une pente positive jusqu'au 17 juin (H.R. de 12,2 %, soit pF 3,15). pF 4,2 est atteint le 1^{er} août. Les observations après la restitution du 22 août sont les mêmes qu'en modalité 2 : T_n rejoint les valeurs de mod. 2, puis de mod. 1. Aucune mortalité n'est enregistrée.

Deuxième saison : (mod. 1 en 1^{re} saison, sans sA). La courbe est du même type, mais plus « pointue » : l'importance supérieure du feuillage, pour une même réserve en eau au départ, en est la cause. Le décrochement par rapport à la modalité 1 se produit dès 16 % de H.R. (pF 2,75) le 20 mai, et le maximum est observé dès le 29 mai (H.R. 12,8 %, pF 3,10). La courbe rejoint ensuite celle de modalité 2 fin août. Les plants ont donc été soumis à un pF supérieur à 4, 2, et de plus en plus élevé, du 16 juin jusqu'à la mi-novembre sans que, là encore, aucune mortalité n'intervienne...

3.2. — Bilans de fin de saison

Ils sont synthétisés dans les tableaux 1 (1^{re} saison d'expérimentation) et 2 (2^e saison). Nous nous attarderons davantage sur l'interprétation du premier, dont chaque chiffre est une moyenne calculée sur 9 plants. Compte tenu de la variabilité infraspécifique, du faible nombre de plants par modalité élémentaire (2 à 4), de la complication occasionnée par les

doubles pousses, et, disons-le tout de suite, de la trop grande complexité du protocole expérimental, les résultats de la deuxième saison sont d'interprétation beaucoup plus malaisée et incertaine.

TABLEAU 1

Bilans en fin de première saison

	Transp. cumulée (g)	Poids sec racines (g)	Poids sec 1 ^{re} pousse (g)	Poids sec 2 ^e pousse (g)	Poids sec pousse totale (g)	Ø bas de 2 ^e pousse (mm)	longueur 2 ^e pousse (mm)	Présence aig. de semis (%)
Mod. 1 pas sA.	1 348	2,98	}					
Mod. 1 sA.	1 286	2,02		0,93	2,00	1,63	37,5	87
Mod. 2	868	1,89		0,66	1,69	1,40	4,7	67
Mod. 3	668	1,75		0,43	1,42	1,13	19,6	41

TABLEAU 2

Bilans en fin de deuxième saison

Modalité 1 ^{re} saison	Modalité 2 ^e saison	Transp. cumulée (g)	Poids sec racines (g)	Poids sec 1 ^{re} pousse	Poids sec 2 ^e pousse	Poids sec pousse totale
1 pas sA.	1	4 680	8,50	4,90	1,95	6,85
1 sA.	1	5 658	8,66	4,67	2,71	7,38
2	1	3 323	5,88	2,79	1,44	4,23
3	1	4 338	6,24	2,97	3,28	6,25
1 pas sA.	2	2 771	3,93	3,00	0,99	3,99
1 sA.	2	2 121	3,87	2,67	0,77	3,44
2	2	1 532	3,00	1,95	0,86	2,81
3	2	1 831	3,53	1,95	0,96	2,91
1 pas sA.	3	1 394	3,70	2,76	0,36	3,12
1 sA.	3	1 017	2,14	2,60	0,00	2,60
2	3	767	2,96	1,76	0,24	2,00
3	3	833	2,71	2,55	0,23	2,78

3.21. Première saison d'expérimentation.

Nous avons dit qu'aucun plant n'avait été perdu, malgré la sécheresse extrême imposée à certains. En fin de saison, les signes de souffrance les plus apparents étaient un vert moins franc, un peu jaunâtre, de la pousse de l'année, une seconde pousse moins développée et la perte d'une notable proportion des aiguilles de première année (année de semis) (voir tableau 1).

Sécheresse (modérée) d'automne :

Les plants correspondants étaient à pF 2,9 le 5 octobre et à pF 3,2 en fin de saison. Cette sécheresse tardive modérée n'a eu aucune répercussion significative sur la pousse

aérienne, ce qui était prévisible. Par contre le développement des racines apparaît très perturbé; à la différence du système aérien, il se confirme donc (voir également les chiffres de mod. 2 et 3) que les racines (au moins des résineux) ont la faculté de croître d'un bout à l'autre de la saison de végétation, mais qu'une excellente disponibilité de l'eau leur est nécessaire.

Sécheresse d'été et de printemps :

L'influence sur le système racinaire est manifeste dans tous les cas : nous n'insisterons pas sur ce point.

La première pousse (acquise vers le 6 juin : pF 2,9 en mod. 2) apparaît peu perturbée par la sécheresse d'été imposée; encore les légères différences observées doivent-elles être largement dues, en fait, à la part variable d'accroissement en diamètre au moment de la seconde pousse. L'influence de la sécheresse de printemps (pF 2,9 le 6 juin) semble un peu plus marquée.

La seconde pousse par contre (acquise fin juillet : pF 3,6 en mod. 2 et 4,1 en mod. 3) est très perturbée, et d'autant plus que la sécheresse est plus précoce et plus intense. En ce qui concerne la modalité 2, si l'on y regarde de plus près, on constate que la longueur de la seconde pousse est peu différente de celle de modalité 1 (la différence n'est d'ailleurs pas statistiquement significative) : la croissance en diamètre surtout a été perturbée, ce qui est en accord avec les observations selon lesquelles celle-ci est plus tardive que la croissance longitudinale (KRAMER et KOZLOWSKI, 1960).

Afin d'évaluer avec plus de précision l'efficacité de l'eau transpirée (matière sèche élaborée au cours de la saison par litre d'eau transpirée), nous avons, lors de la mise en place du dispositif, sacrifié une vingtaine de semis pour en déterminer le poids sec moyen : 0,62 g, dont 0,17 g de racines et 0,46 g de partie aérienne.

Les bilans s'établissent alors comme suit :

	Pousse aérienne (g)	Pousse racinaire (g)	Pousse totale (g)	Efficience (g/1 000 g)
Mod. 1 pas sA	2,48	2,81	5,29	3,93
Mod. 1 sA	2,32	1,85	4,17	3,24
Mod. 2	1,96	1,72	3,68	4,24
Mod. 3	1,66	1,58	3,24	4,85

3.22. Deuxième saison d'expérimentation.

Les résultats, nous l'avons dit, sont d'interprétation plus incertaine. Les points suivants peuvent cependant être dégagés.

Première pousse : Les plants ayant été en modalité 1 au cours des deux saisons se détachent très nettement, avec un léger avantage à ceux n'ayant pas subi la sécheresse d'automne. De façon plus générale, les plants de mod. 1 en 1^{re} saison ont, en moyenne, fait une première pousse plus importante que ceux de mod. 2 et 3, peu distincts.

Seconde pousse : Le classement précédent disparaît et l'influence de la modalité de 2^e saison redevient très nettement déterminante.

Racines : Les plants de modalité 1 en 1^{re} et 2^e saison ont de loin le système racinaire le plus développé; le classement se fait ensuite nettement en fonction de la seule modalité de 2^e saison.

4. — DISCUSSION

4.1. — *Les rythmes de transpiration*

Nous sommes conscient du caractère assez artificiel de la correction apportée à la transpiration observée pour obtenir la transpiration normalisée : en conditions naturelles, l'évapotranspiration potentielle varie en effet bien sûr selon un rythme saisonnier dont le rythme des saisons de végétation est tout à fait dépendant. Mais cette correction a, en contrepartie, le double avantage :

— d'une part, de tamponner les importants écarts de transpiration que l'on peut constater d'un jour à l'autre selon les variations météorologiques du moment, qui rendent pratiquement impossible l'interprétation des courbes brutes; on sait en effet qu'à un instant donné, la transpiration dépend essentiellement de la température et du degré hygrométrique de l'air, que les données du Piche synthétisent fort bien.

— d'autre part, de mettre en évidence d'éventuels rythmes de transpiration indépendants de la variation climatique saisonnière.

De fait, et comme au cours des expériences précédentes (BECKER, 1968, 1970) portant sur des essences résineuses diverses (Pin noir d'Autriche, Pin laricio de Corse, Pin de Salzmann, Pin Weymouth, Épicéa, Sapin), nous mettons à nouveau ici en évidence, chez le Douglas, l'existence d'un rythme saisonnier de transpiration tout à fait flagrant. La courbe T_n semble même bi-modale chez cette essence; à moins d'un artefact difficilement explicable (il n'a pas été décelé en première saison d'expérimentation), ce phénomène pourrait logiquement être lié à l'existence systématique de deux pousses, séparées par un court repos végétatif.

L'existence d'un rythme endogène d'activité transpiratoire apparaît donc une propriété certainement générale chez les résineux forestiers utilisés sous nos latitudes.

Cependant, l'extériorisation exacte de cette potentialité n'est peut-être pas totalement indépendante des conditions d'environnement climatique. En effet, la date à laquelle T_n passe par son maximum paraît légèrement différente selon les années : 15 août dans une expérience précédente, 7 août en première saison ici, 22 août en deuxième saison. La date du débourrement (elle-même dépendante des conditions météorologiques de début d'année) est peut-être déterminante dans ce domaine.

Rappelons par contre que la date où T_n est maximum est apparue identique pour 4 espèces différentes au cours d'une même année, à l'occasion de l'expérience précédente (BECKER, 1970).

4.2. — *La survie*

Nous avons déjà établi que les essences résineuses pouvaient avoir une capacité de survie considérable en conditions de sécheresse édaphique extrême; nous pensions alors que cette propriété se limitait peut-être aux conditions particulières de l'expérience, où l'assèchement n'avait pu être que très progressif.

Dans le cas présent, la même constatation est faite, pour les deux saisons, et même chez des plants ayant subi les mêmes conditions draconiennes au cours de deux années consécutives. Qui plus est, la vitesse d'assèchement a été beaucoup plus grande, surtout en deuxième saison. Certains pots, nous l'avons vu, ont atteint pF 4,2 (H.R. 6,3 %) dès le 16 juin, et n'ont pas cessé de s'assécher, sans dommage autre qu'un arrêt de croissance, jusqu'à la mi-novembre, où l'humidité relative n'était plus que de 2 %...

Il se confirme donc que la notion de point de flétrissement permanent, ou pour le moins la valeur pF 4,2 que l'on lui fait classiquement correspondre, soit à reconsidérer dans le cas des ligneux, des résineux en tout cas. L'état phénologique du plant au moment de l'assèchement ne semble pas non plus jouer, comme nous l'imaginions avant cette expérience : les plants « surpris » en pleine pousse aérienne ont stoppé leur développement et gardé jusqu'à la fin de l'année la couleur vert tendre qu'ils avaient à ce moment.

On verra plus loin ce que ces constatations peuvent amener à penser à propos de l'adaptation relative des espèces à la sécheresse.

4.3. — *Sécheresse, transpiration et photosynthèse*

La confrontation des courbes de transpiration (fig 1 et 2) et des bilans de fin de saison (tableaux 1 et 2) nous amènent à formuler les conclusions suivantes :

— Transpiration et assimilation fonctionnent bien de pair. Tant que le pF du sol n'atteint pas environ 3, les taux de transpiration et d'assimilation demeurent optimaux.

Au-delà, se produit une chute brutale de ces taux; ceci rejoint d'ailleurs les conclusions de ZAVITKOVSKI et FERRELL (1968) à propos du Douglas. Nous pensons qu'il doit d'ailleurs en être de même pour la plupart des essences résineuses courantes.

Ces résultats sont un élément à ajouter à une littérature encore très divisée sur ce sujet. Certains auteurs observent une diminution des taux dès la capacité au champ : MARTIN (1940) sur le Tournesol, NEGISI et SATOO (1954) sur *Pinus densiflora*, CLARCK (1961) sur *Picea glauca* et *Abies balsamea*. D'autres au contraire ne constatent aucune réduction avant qu'une sécheresse marquée ne soit atteinte : ALLMENDIGER *et al.* (1943) sur le Pommier, LOUSTALOT (1945) sur « pecan », UPCHURCH *et al.* (1955) sur un trèfle, MÉRIAUX (1967) sur le Dactyle.

— Un plant ayant subi une longue sécheresse extrême, peut, après réhumidification, rattraper sa transpiration potentielle; un certain délai est pourtant nécessaire : environ un mois dans notre cas, après la restitution du 22 août en première saison (fig. 2); mais elle avait été très parcimonieuse et localisée; ceci montre cependant qu'une faible fraction du volume racinaire d'un plant suffit à assurer son alimentation hydrique optimale.

— L'incidence d'une sécheresse sur le développement d'un plant apparaît strictement liée à l'état phénologique de ce dernier à ce moment. Le système racinaire, qui a la faculté de croître tout au long de la saison de végétation (ZAHNER, 1968) est toujours perturbé. Par contre, la pousse aérienne, beaucoup plus limitée dans le temps, surtout en longueur, a plus de chance d'être épargnée.

Nous sommes désormais convaincu que là réside la cause essentielle du décalage classique d'une année que l'on observe généralement dans la réaction d'un plant, et même d'un arbre, à une saison climatiquement défavorable. Le plus souvent, la sécheresse intervient en été, alors que la pousse aérienne est déjà acquise; seul le développement racinaire est stoppé (sans parler d'éventuelles nécroses), ce qui diminue d'autant les réserves disponibles pour l'année suivante. De plus les bourgeons peuvent également en subir les effets au moment de leur formation et de l'initiation de leurs ébauches foliaires (CAMEFORT, 1956).

4.4. — *Qu'est-ce que l'adaptation à la sécheresse ?*

Après les résultats de cette expérimentation, et ceux des précédentes, la notion d'adaptation relative des espèces étudiées à la sécheresse apparaît quelque peu ambiguë.

Il semble désormais inutile de rechercher une faculté intrinsèque chez ces espèces à survivre à des conditions de sécheresse variables : toutes sont capables de tolérer des dessèchements du sol plus intenses et plus longs que ceux qui sont normalement observés dans la nature.

L'adaptation d'une espèce à un climat donné doit, en fait, surtout consister à posséder une phénologie qui la mette la plus possible à l'abri des périodes habituelles de sécheresse de la région. Ainsi les Pins font-ils l'allongement de leur pousse très tôt en saison, à un moment où, en général, les réserves hydriques du sol sont encore importantes; le système foliaire ne finit ensuite son développement (allongement des fascicules d'aiguilles) que si les conditions sont toujours favorables. Cette hypothèse concorde d'ailleurs parfaitement avec celle de BOUVAREL (1961), selon laquelle l'aouïement très précoce des provenances d'Épicéa des Alpes du Sud traduit une adaptation à la sécheresse.

Les espèces dotées de la vitesse de croissance (aérienne ou racinaire) la plus forte dès que l'humidité devient suffisante, sont également les plus favorisées. Les phénomènes de compétition interspécifique font le reste, les espèces les plus adaptées — non à la sécheresse en elle-même, mais au climat local — repoussant peu à peu les autres.

Ces considérations ont naturellement des chances de n'être valables que sous nos climats plus ou moins tempérés. Elles ne préjugent pas des mécanismes plus complexes qui peuvent être mis en jeu en climat désertique ou semi-désertique (résistances physiologiques, anatomies et morphologies particulières...).

4.5. — *Expériences à venir*

Nous avons vu que la seconde saison d'expérimentation n'a pas apporté de façon claire tous les résultats escomptés. En fait, le protocole expérimental en était beaucoup trop

complexe compte tenu du nombre de plants disponibles et de la variabilité individuelle inévitable chez les essences forestières.

Pour l'expérience de confirmation suivante, nous utilisons une espèce ne faisant pas de double pousse, et, surtout, la seconde année ne comportera qu'une seule modalité d'alimentation en eau (capacité au champ), afin de juger plus clairement des effets des diverses modalités imposées en première année.

Reçu pour publication en juin 1974.

SUMMARY

EXPERIMENTAL STUDY OF TRANSPIRATION AND GROWTH OF YOUNG DOUGLAS FIRS ACCORDING TO WATER SUPPLY

This experiment was conducted with tight pots, by the gravimetric method, which allows to study transpiration all through a vegetation season. It continued along two consecutive years, with schedules of dry matter elaboration at the end of each season, according to various imposed modalities of water supply : no restriction, autumn drought, summer drought or spring drought.

Main results are :

— A seasonal own transpiration rhythm is made evident (fig. 1 and 2), which is independent of evaporating surface changes and of meteorological conditions, with maximum activity in August. This seems now very general among resinous species (BECKER, 1968, 1970).

— As it were for the already studied species, a very important survivorship appears in spite of very severe edaphic drought conditions ($pF \geq 4,2$ during very long periods).

— The effect of drought on the growth of a plant appears to be closely dependent of its phenologic state when drought occurs. Roots, which seem indeed to have the possibility of growing all through the vegetation season, are always touched. On the contrary, shoots, which growth is very more limited in time, have more chances for expressing their potentiality (tables 1 and 2). In this fact seems now indeed to lie the main reason of the one year displacing which is usually observed about the reaction of a plant to a dry season : only root growth (and perhaps buds initiation) is touched during (n) year, what is translated during ($n + 1$) year by a decreased potential shoot.

The notion of drought resistance among resinous forest species is debated. Rather to complex physiological mechanisms, it appears to be related to harmony existing between their phenology and the mean climate of the region where they grow.

ZUSAMMENFASSUNG

EXPERIMENTELLE UNTERSUCHUNG DER TRANSPIRATION UND DES WACHSTUMS VON DOUGLASIENPFLANZEN IN ABHÄNGIGKEIT DER WASSERVERSORGUNG

Der Versuch wurde in speziell abgedichteten Töpfen nach der Wiegemethode durchgeführt, sodass die Transpiration der Pflanzen während der gesamten Vegetationsperiode verfolgt werden konnte. Die Untersuchung erstreckte sich über zwei aufeinanderfolgende Vegetationsperioden an deren Ende jeweils die gebildete Trockenmasse bestimmt wurde. Vier verschiedene Typen der Wasserversorgung wurden untersucht : keine Beschränkung der Wasserversorgung, Herbsttrockenheit, Sommertrockenheit und Frühjahrs-trockenheit.

Die wesentlichen Ergebnisse Können wie folgt zusammengefasst werden :

— Die Douglasie zeigt einen endogenen saisonbedingten Transpirationsrhythmus der von den Witterungsbedingungen und den verdunstenden Oberflächen unabhängig ist und im August ein Transpirationsmaximum aufweist. Dies scheint allgemein bei Nadelhölzern der Fall zu sein (BECKER, 1968, 1970).

— Wie bereits bei anderen untersuchten Holzarten festgestellt werden konnte, ist auch die Douglasie in der Lage extreme langandauernde Bodentrocknis ($pF > 4,2$) zu überleben.

— Der Einfluss der Trocknis auf das Wachstum scheint ausschliesslich vom phänologischen Zustand der Pflanze zu Beginn der Trockenperiode abzuhängen. Dabei wird vor allem das Wurzelsystem betroffen, das offensichtlich während der ganzen Vegetationszeit tätig zu sein scheint. Das oberirdische Triebwachstum, das zeitlich sehr begrenzt ist, scheint in seinem Potential kaum beschränkt. Damit erklärt sich auch die häufig beobachtete Reaktionsverschiebung in Trockenjahren : im Trockenjahr wird nur das Wurzelwachstum und vielleicht auch die Initiation der Knospen betroffen, wodurch erst im darauffolgenden Jahr eine Verminderung des potenziellen oberirdischen Wachstums hervorgerufen wird.

Anschließend wird den Begriff der Trocknisanpassung der Nadelholzarten besprochen. Es scheint, dass die Anpassung eher auf eine Übereinstimmung zwischen dem phänologischen Zustand der Pflanze und dem durchschnittlichen Klima des Standortes, als auf komplexe physiologische Vorgänge zurückzuführen ist.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALLMENDIGER D.-F., KENWORTHY A.-L., OVERHOLSER E. L., 1943. — The carbon dioxide intake of apple leaves as affected by reducing the available soil water to different levels. *Amer. Soc. Hort. sci.*, Proc. 42, 133-140.
- BECKER M., 1968. — *Étude de la transpiration et de l'adaptation à la sécheresse de jeunes plants forestiers. Mise au point d'une méthode gravimétrique.* Document 68.1 du Laboratoire de Botanique forestière, I.N.R.A., 25 p.
- BECKER M., 1970. — Transpiration et comportement vis-à-vis de la sécheresse de jeunes plants forestiers (*Abies alba* Mill., *Picea abies* (L.) Karst., *Pinus nigra* Arn. ssp. *laricio* Poir., *Pinus strobus* L.) *Ann. Sci. Forest.*, 27, 4, 401-420.
- BOUVAREL P., 1961. — Observations sur la date d'aoûttement de quelques provenances françaises d'Épicéa. *Ann. École. Nat. Eaux et Forêts*, 18, 1, 99-129.
- CAMEFORT J., 1956. — Étude de la structure du point végétatif et des variations phyllotaxiques chez quelques gymnospermes. *Ann. Sci. nat., Bot.*, 17, 1, 1-185.
- CLARK J., 1961. — Photosynthesis and respiration in white spruce and balsam fir. *N. Y. State Coll. Forest. Techn. Pub.*, 85. Syracuse, N.Y.
- KRAMER P.-J., KOZLOWSKI T.-T., 1960. — *Physiology of trees.* Mc Graw-Hill, New-York.
- LOUSTALOT A.-J., 1945. — Influence of soil moisture conditions on apparent photosynthesis and transpiration of pecan leaves. *J. Agr. Res.*, 71, 519, 532.
- MARTIN E.-V., 1940. — Effect of soil moisture on growth and transpiration in *Helianthus annuus*. *Plant. Physiol.* 15, 449-466.
- MÉRIAUX S., 1967. — Signification physiologique de la pression de succion des feuilles en relation avec l'écologie de la plante. *Ann. agron.*, 18, 6, 639-651.
- NEGISI K., SATOO T., 1954. — The effect of drying of soil on apparent photosynthesis, transpiration, carbohydrate reserves, and growth of seedlings of Akamatu (*Pinus densiflora*). *J. Jap. Forest. Soc.*, 36, 66-71.
- UPCHURCH R. P., PETERSON M. L., HAGAN R. M., 1955. — Effect of soil moisture content on the rate of photosynthesis and respiration in ladino clover. *Plant. Physiol.*, 30, 297, 303.
- 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.