

**Contribution à l'étude de la transpiration
et de l'adaptation à la sécheresse
des jeunes plants résineux
Exemple de 3 sapins du pourtour méditerranéen
(*Abies alba*, *A. Nordmanniana*, *A. numidica*)**

M. BECKER

avec la collaboration technique de Mme R. F. CLAUDE

Laboratoire de Phyto-écologie forestière,
Centre national de Recherches forestières, I.N.R.A.,
Champenoux 54280 Seichamps

Résumé

L'expérience a porté sur 3 espèces de sapins de réputation croissante pour l'adaptation à la sécheresse (Sapin pectiné, S. de Nordmann, S. de Numidie). Menée sur 60 semis de 2 ans, elle s'est poursuivie sur 2 années consécutives. Trois modalités de régime hydrique ont été imposées en 1^{re} année : aucune restriction (mod. 1), sécheresse accusée à partir de l'été (mod. 2) ou du printemps (mod. 3) ; seule la modalité 1 a été appliquée en 2^e année. Les plants étaient installés dans des pots étanches permettant des restitutions contrôlées d'eau, et la transpiration a été suivie régulièrement par la méthode gravimétrique.

Les principaux résultats sont les suivants :

— Confirmation de l'existence d'un rythme saisonnier de la transpiration (en mod. 1) indépendant des surfaces foliaires et du pouvoir évaporant de l'air (max. en août). Le caractère endogène du phénomène n'est pourtant pas acquis, et la température pourrait également être mise en cause.

— La transpiration est optimale jusqu'à environ pF 3,2, au delà duquel se manifeste une chute brutale des taux. Cette valeur apparaît générale chez les résineux (Becker, 1970, 1974). Par ailleurs, toutes les espèces survivent à des pF très supérieurs à 4,2 pendant de nombreux mois.

— La sécheresse a une incidence directe dès la 1^{re} année sur la croissance racinaire et, à un degré moindre, sur la croissance en diamètre. La croissance en longueur n'est pratiquement pas touchée. Les autres effets ne se manifestent qu'au cours de la 2^e saison : retard au débourrement pouvant atteindre 15 jours, diminution très nette du nombre d'aiguilles (provenant donc d'une répercussion en première année sur les bourgeons), croissance en longueur très amoindrie. Croissance en diamètre et croissance racinaire par contre retrouvent un niveau normal. Ces résultats s'expliquent par comparaison de la phénologie des divers organes avec la période de sécheresse accusée.

— La notion d'adaptation à la sécheresse est discutée. Dans le cas des espèces étudiées, elle apparaît beaucoup plus liée à un bon synchronisme entre les divers stades phénologiques et les cycles climatiques moyens de la région où elles sont installées, qu'à des adaptations morphologiques spécialisées ou des propriétés physiologiques particulières des tissus. Cependant, dans le cas des sapins étudiés, un rapport « racines/parties aériennes » élevé se confirme être un bon critère d'adaptation, ainsi que l'efficacité de l'eau transpirée (matière sèche fixée/eau transpirée) : valeur plus élevée lorsque l'humidité est optimale, et plus faible en cas de sécheresse, traduisant une régulation plus vigoureuse face aux conditions ambiantes.

1. — Introduction et objectifs

Le comportement des plantes en fonction de leur alimentation en eau a été largement débattu (voir en particulier Slavik B., 1965 ; Kozlowski T. T., 1968a, 1968b, 1972). Mais il s'agit là d'un des phénomènes les plus difficiles à appréhender de façon totalement satisfaisante, et il subsiste encore de nombreux points non parfaitement éclaircis, ou faisant l'objet de divergences de vue parfois profondes. C'est le cas plus particulièrement chez les végétaux pérennes, et tout spécialement chez les arbres.

Ceci est dû surtout aux difficultés techniques de l'expérimentation : mesure et/ou contrôle de la transpiration et des paramètres qui la conditionnent (état hydrique, aération et température du sol, humidité et température de l'air, vent...), mesure de la photosynthèse et étude des divers transferts de matière dans la plante, rythmes endogènes propres à la plante, etc...

La notion même d'espèce xérophile (ou xérotolérante) est loin d'être claire, à tel point que Stocker (1954) estime que le terme est impossible à définir tant sont nombreuses, chez des plantes aux habitats très divers, les possibilités d'adaptation, qui interfèrent elles-mêmes entre elles. Ce point, déjà abordé dans une étude précédente (Becker, 1974), sera évoqué plus longuement dans la discussion.

En ce qui concerne plus particulièrement les arbres, on rapporte assez communément que les effets d'une année climatique défavorable ne sont perçus qu'à partir de la saison qui suit, sans que les phénomènes entrant en jeu soient entièrement élucidés de façon convaincante. Nos travaux antérieurs (Becker, 1970, 1974) nous ont déjà permis d'apporter une contribution dans ce domaine. Certains auteurs avancent que la croissance radiale surtout est touchée dès la 1^{re} année (Fritts, 1958) ; d'autres constatent que les élongations elles-mêmes peuvent être fortement atteintes (Dafis et Mouloupoulos, 1969).

D'autres aspects demeurent encore plus ou moins flous. Zahner (1968) fait remarquer la carence d'études sur l'influence de l'état hydrique du sol sur les rapports racine/pousse aérienne. La croissance racinaire est-elle assujettie à des processus internes (Reed et MacDougal, 1937 ; Arbez, 1971) ou strictement sous la dépendance de facteurs externes (Kramer et Kozlowski, 1960) ? Quels sont les pF du sol à partir desquels la transpiration est ralentie ? Cette question fait encore l'objet des propositions les plus contradictoires (Stransky et Wilson, 1964 ; Sands et Rutter, 1959 ; Jarvis et Jarvis, 1963 ; Zavitkovski et Ferrell, 1968 ; Negisi et Satoo, 1954 ; Clark, 1961 ; Allmendiger *et al.*, 1943 ; Lopushinsky et Klock, 1974). Quelle est la valeur au-delà de laquelle la survie de la plante est compromise ? Nous avons déjà vu que le chiffre traditionnel de 4,2 (16 atmosphères) ne pouvait être retenu pour les résineux étudiés (Becker, 1970, 1974).

Au cours de nos expériences précédentes (portant toutes sur des résineux), nous avons déjà apporté des éléments de réponse à certaines de ces questions (existence de rythmes endogènes saisonniers de transpiration, capacité de survie étonnante à des pF très supérieurs à 4,2, chute brutale des taux de transpiration à partir de pF 3,1 à 3,3) et émis des hypothèses dont il convenait de tenter la vérification.

Nous avons surtout mis en évidence de façon très nette l'incidence de sécheresses de printemps et d'été beaucoup plus marquée sur la croissance du système racinaire que sur celle des organes aériens. On pouvait y voir là une des explications essentielles au

décalage d'un an observé couramment dans la nature à l'extériorisation des conséquences d'une saison de sécheresse. Le protocole mis en place alors (Becker, 1974) n'avait malheureusement pas permis de vérifier expérimentalement de façon probante cette hypothèse au cours de la 2^e saison.

C'est ce à quoi nous nous sommes plus particulièrement attaché dans la présente étude. En outre, le matériel végétal utilisé comprend 3 espèces appartenant au même genre : le Sapin pectiné (*Abies alba* Mill.), le Sapin de Nordmann (*Abies nordmanniana* Spach.) et le Sapin de Numidie (*Abies numidica* de Lannoy). Ces 3 espèces ont, dans l'ordre, une réputation croissante de résistance à la sécheresse (Pourtet, 1951), et il était intéressant d'étudier comment celle-ci pouvait s'extérioriser.

Comme précédemment, l'expérimentation porte sur des jeunes plants (2 ans). Il serait sans doute présomptueux d'en extrapoler trop hâtivement les conclusions à des arbres adultes (Zahner, 1968) ; pour des conclusions d'ordre pratique, une telle étude sera une contribution à mettre en parallèle avec les expérimentations et observations faites en conditions naturelles sur des individus (et des peuplements) plus âgés. En contrepartie, les événements climatiques que subissent de jeunes plants ont, en valeur relative, des effets beaucoup plus marqués que pour des arbres qui les « tamponnent » plus ou moins fortement ; d'autre part, contrôle de l'activité transpiratoire et mesure des bilans de croissance sont beaucoup plus aisés.

2. — Méthode

Nous passerons rapidement sur la méthode utilisée, très semblable à celle déjà décrite (Becker, 1970, 1974). Nous insisterons seulement sur les points qui sont propres à l'étude présentée ici.

2.1. — Le dispositif expérimental

Vingt-cinq semis d'un an de chacune des 3 espèces, issus de graines de provenance parfaitement identifiée⁽¹⁾ (afin de réduire la variabilité infraspécifique du matériel végétal), de morphologie aussi voisine que possible, ont été repiqués dans les mêmes pots de culture que précédemment (1,5 litre). Le substrat utilisé est un mélange comprenant : 2 parties de sable grossier, 3 de sable fin et 2 de terre limono-argileuse. Les systèmes d'obturation des pots (cire, avec manchon souple pour la tige) et de restitution d'eau sont les mêmes que ceux déjà utilisés. Une balance électrique permet de suivre très exactement les quantités d'eau transpirée en cours d'expérience. Une sonde hygrométrique (en plâtre) est placée dans certains pots pour établir la correspondance entre pF et humidité relative du mélange utilisé.

Cette méthode gravimétrique sur plants entiers n'est bien sûr pas exempte d'inconvénients (Kramer et Kozlowski, 1960) que nous avons tenté de tourner dans toute la mesure du possible.

Les plus critiques viennent du caractère anormal des conditions climatiques ambiantes, en particulier du régime thermique. Le dispositif est donc installé sous un

(1) *Abies alba* : provenance N67194 ; forêt de Celles-sur-Plaine (Vosges) ; alt. 700 m ; lat. 48°20' N ; long. 6°57' E.

Abies nordmanniana : provenance N68191 ; Arboretum de Royat (Puy-de-Dôme) ; alt. 700 m ; lat. 45°45' ; long. 3°3' E.

Abies numidica : provenance N6834 ; massif des Babors (Kabylie orientale, Algérie) alt. 1 600 m ; lat. 36°30' N ; long. 5°37' E.

abri adossé à un mur orienté au nord et largement ventilé. D'autre part, pour parer à une inévitable micro-hétérogénéité climatique, un dispositif tournant a été mis en place pour assurer la « randomisation » permanente des plants.

Un autre inconvénient touche à l'enracinement. Il s'agit de trouver un compromis délicat entre un pot de culture de taille suffisante pour ne pas trop perturber le développement des racines, et un volume de terre — et partant, une réserve en eau — pas trop importante en regard de la transpiration potentielle, qui permette d'agir à volonté assez rapidement sur l'humidité du substrat. Notre 1^{re} étude (Becker, 1968) nous a montré que, de 3 grammes jusqu'à 15 grammes environ (matière sèche totale), le compromis était tout à fait acceptable ; au delà, les parois façonnent un enracinement de plus en plus anormal.

L'aération du système racinaire est également un problème. Nous avons tenté d'y remédier en insufflant périodiquement de l'air dans les pots.

2.2. — Le protocole expérimental

2.2.1. Saison préliminaire.

Pendant 1 an, les plantules installées (poids sec 0,9 gramme environ) ont été seulement suivies de loin en loin afin de maintenir le sol à une humidité relative de 20 p. 100, proche de la capacité au champ (environ pF 3,0).

2.2.2. Première saison d'expérimentation.

Le 9 février, 20 plants de chaque espèce (sur 25) ont été choisis pour participer à l'expérience proprement dite (critère d'aspect et de transpiration cumulée au cours de la saison préliminaire). Chaque série est répartie en 3 lots destinés à subir 3 modalités différentes de régime hydrique :

Modalité 1 : maintien du sol à 20 p. 100 d'humidité relative (proche de la capacité au champ) pendant toute la durée de l'expérience. Les pesées et restitutions d'eau ont lieu à des intervalles de 1 à 4 jours selon l'intensité de l'activité transpiratoire.

Modalité 2 : elle est conçue de façon à soumettre les plants à une sécheresse d'été marquée. A cette fin, les restitutions sont stoppées à partir du 30 juin ; plus exactement, afin que l'humidité décroisse de la même façon chez tous les plants de modalité 2 (toutes espèces comprises), on aligne l'humidité sur celle du pot qui a le moins perdu d'eau entre 2 pesées, auquel il n'est rien restitué.

Modalité 3 : elle est destinée à créer une sécheresse accusée dès le printemps. L'arrêt relatif des restitutions (comme en mod. 2) intervient dès le 9 février, départ des pesées régulières.

En fin de cette 1^{re} saison, la moitié des plants sont sacrifiés pour un 1^{er} bilan de la fixation de matière sèche dans les divers organes. Quelques observations phénologiques sont également faites en cours de saison.

2.2.3 Deuxième saison de végétation.

Le reste du dispositif est ramené à la capacité au champ, afin que les différences observées à l'issue de la 2^e saison ne soient imputables qu'aux conditions imposées au cours de la 1^{re}.

Toutefois, l'importante restitution nécessaire a lieu à 2 époques différentes : le 27 octobre pour les plants de modalité 3, que nous craignons de voir périr avant le printemps de la 2^e saison ; le 15 janvier pour ceux de modalité 2. Nous verrons plus loin l'information supplémentaire que cela a permis d'obtenir.

En fin de saison, tous les plants ont été sacrifiés et analysés en détail (pesées et comptage des diverses fractions : racines, tige, aiguilles, etc...).

3. — Résultats

3.1. — Phénologie du débourrement et de l'allongement de la pousse

Les notations portant sur le débourrement ont été faites selon l'échelle des stades phénologiques b0 à b4 adoptée par Debazac (1965).

Au printemps de la première saison.

Les moyennes des notes attribuées à 3 dates différentes sont les suivantes :

	13 avril	18 avril	21 avril
Pectiné	2,3	3,0	3,1
Nordmann	1,5	1,9	2,3
Numidie	2,2	2,8	3,2

Il n'y a pas de différences entre modalités.

Au delà du 21 avril, certains plants ayant commencé leur allongement et d'autres étant encore au stade b3 ou b4, les comparaisons entre espèces sont plus difficiles. On constate que Sapin pectiné et Sapin de Numidie sont tout à fait comparables ; par contre le Sapin de Nordmann apparaît nettement plus tardif, d'environ une semaine. Ces résultats, valables pour les provenances utilisées et les conditions assez particulières de l'expérience, ne sauraient bien sûr avoir de valeur générale, surtout quantitativement. Mais ils sont nécessaires à une meilleure interprétation de nos autres observations.

Au printemps de la deuxième saison.

Les résultats sont résumés dans le tableau 1.

En ex-modalité 1 : au 1^{er} juin, les 3 espèces ont fait plus de 90 p. 100 de leur allongement total. De plus, on retrouve le décalage d'environ 1 semaine dans le départ de la végétation entre Pectiné et Numidie d'une part, Nordmann d'autre part.

En ex-modalité 2 : on observe, chez les 3 espèces, un retard très marqué dans le départ de la végétation, qui peut être évalué à environ 15 jours. La sécheresse d'une année n peut donc avoir pour conséquence une réduction non négligeable de la longueur de la saison de végétation au cours de l'année n + 1, même si les conditions hydriques sont redevenues optimales au cours de l'hiver (ici le 15 janvier, soit près de 4 mois avant le débourrement).

En ex-modalité 3 : on constate qu'il existe encore un retard sur l'ex-modalité 1, mais bien inférieur à celui de l'ex-modalité 2 (moins d'une semaine). Cette observation ne peut s'expliquer que par la date beaucoup plus précoce de retour à une alimentation

TABLEAU 1

Débourrement et allongement (en mm) en 2^e saison
(les valeurs entre parenthèses sont les pourcentages de l'allongement total au cours de la saison)
Opening of buds and sprouting (in mm) during the 2nd season
(numbers in a parenthesis are percentages of total shoot)

Espèces	Modalité en 1 ^{re} saison	11 mai	18 mai	25 mai	1 ^{er} juin
Pectiné	1	b 3,8	34 (66 p. 100)	44 (86 p. 100)	48 (93 p. 100)
	2	b 1,0	2 (8 p. 100)	14 (47 p. 100)	23 (78 p. 100)
	3	b 3,7	13 (60 p. 100)	18 (83 p. 100)	20 (91 p. 100)
Nordmann	1	b 2,8	16 (51 p. 100)	25 (78 p. 100)	29 (91 p. 100)
	2	b 1,5	b 2,5 (0 p. 100)	3,5 (30 p. 100)	5 (43 p. 100)
	3	b 2,9	5 (27 p. 100)	14 (72 p. 100)	18 (90 p. 100)
Numidie	1	b 3,3	19 (79 p. 100)	21 (87 p. 100)	22 (94 p. 100)
	2	b 1,0	b 2 (0 p. 100)	b 3 (0 p. 100)	11 (76 p. 100)
	3	b 2,4	b 3,3 (0 p. 100)	9 (72 p. 100)	10,5 (84 p. 100)

optimale (27 octobre) ; une restitution d'automne permet donc de rétablir l'équilibre physiologique interne des plants (ou d'éviter qu'une sécheresse plus prolongée ne le perturbe).

Il s'agit là de résultats intéressants autant sur le plan pratique que fondamental : les pluies d'automne sont donc très importantes, beaucoup plus que les pluies d'hiver, non seulement pour la reconstitution du stock d'eau dans le sol pour la saison suivante, mais pour une bonne mise en condition physiologique des plants. Cette observation conforte de plus les observations relatives à la prolongation de l'activité potentielle des racines en fin de saison, et même en hiver (Huberman, 1940).

3.2. — Les courbes de transpiration

Comme à l'occasion des expériences précédentes, pour faciliter le lissage des courbes brutes de l'évolution de la transpiration, a été calculée la *transpiration normalisée* $T_n = T_o \cdot E_m / E$.

T_o : valeurs observées de la transpiration.

E : données d'un évaporomètre Piche, installé également sur le dispositif tournant.

E_m : moyenne du Piche au cours de la saison (2,43, puis 3,12 millimètres/jour au cours des 2 saisons).

Cet artifice permet en outre de mieux mettre en évidence le rythme transpiratoire propre au végétal.

3.2.1. Première saison de végétation.

Les courbes obtenues pour les 3 espèces et les 3 modalités d'alimentation en eau apparaissent sur les figures 1 à 3.

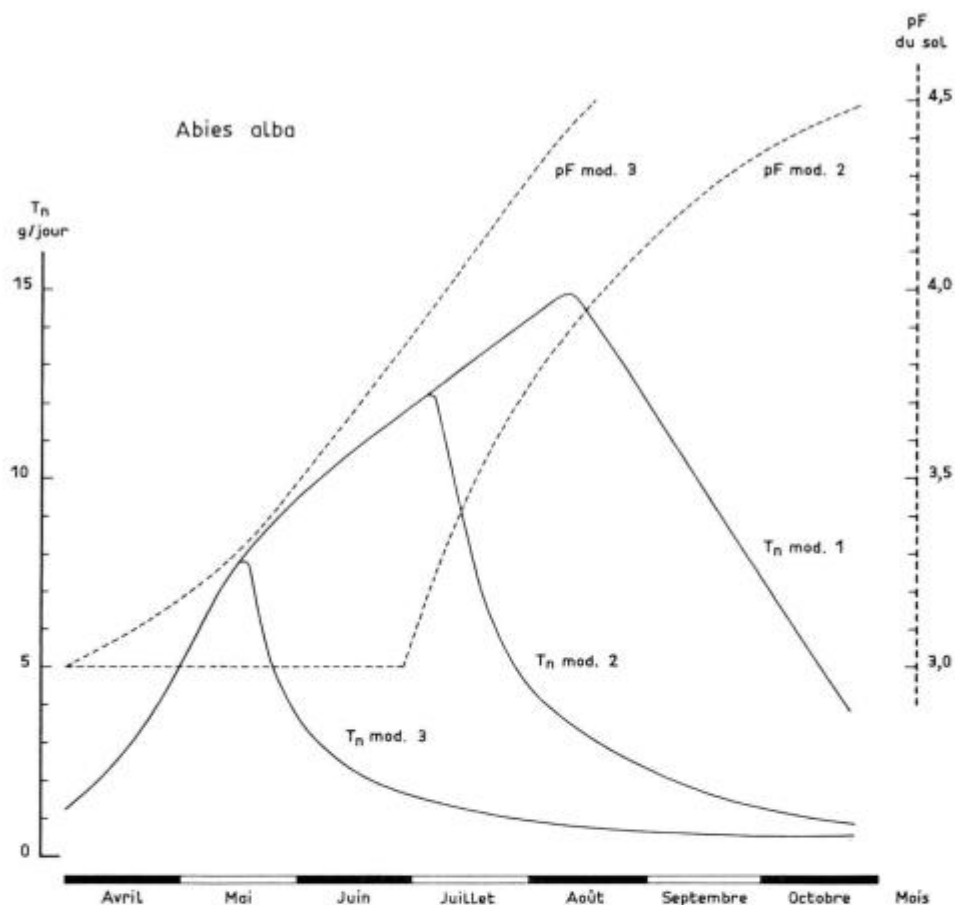


FIG. 1. — Evolution de la transpiration normalisée et de l'humidité du sol au cours de la 1^{re} saison. Cas de *Abies alba*.

Course of normalized transpiration and soil moisture during the 1st season. Example of Abies alba.

Absence de restriction d'eau (modalité 1).

L'existence d'un maximum très net se retrouve une fois de plus ; il se situe ici aux environs du 10 août, et pour les 3 espèces. Nous reviendrons sur ce point dans le § 3.2.2.

Par ailleurs, la forme de ces courbes est très comparable, à l'amplitude près, d'une espèce à l'autre.

Sécheresse d'été (modalité 2).

Pour les 3 espèces, le décrochement de T_n par rapport à la modalité 1 est extrêmement brutal ; il se situe de plus à la même date, le 7 juillet, soit 9 jours après le début de l'application de la modalité 2, pour une humidité relative de 16 p. 100, soit environ pF 3,25.

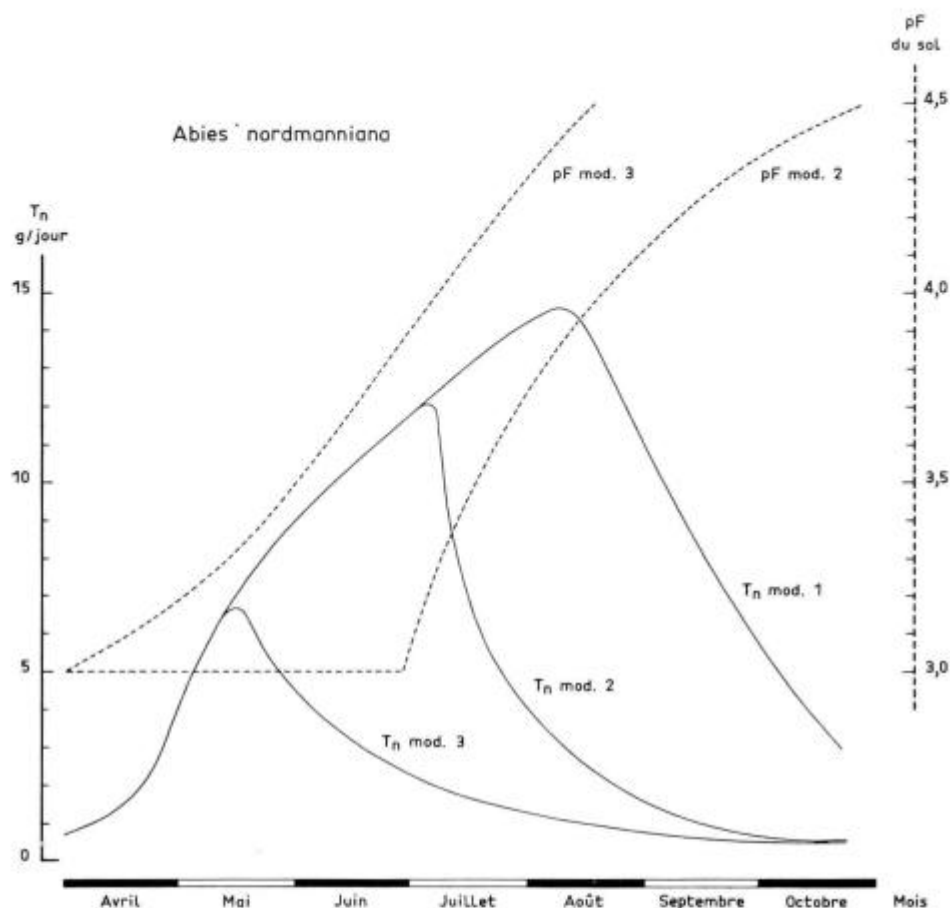


FIG. 2. — Evolution de la transpiration normalisée et de l'humidité du sol au cours de la 1^{re} saison. Cas de *Abies nordmanniana*.

Course of normalized transpiration and soil moisture during the 1st season. Example of *Abies nordmanniana*.

Puis le pF continue à monter rapidement ; il atteint 4,2 (8,7 p. 100) le 9 septembre, 4,5 (7,8 p. 100) fin octobre, et devient ensuite immesurable avec les sondes utilisées. Les plants ont donc passé plus de 4 mois à un pF supérieur au point de flétrissement permanent théorique sans qu'aucune perte ne soit observée. Nous y reviendrons ci-dessous.

Sécheresse de printemps (modalité 3).

Là encore, le décrochement par rapport à la modalité 1 est très brutal, environ 100 jours après le début d'application de la modalité 3 ; à savoir : le 18 mai pour le Pectiné et le Numidie, à une humidité de 15,5 p. 100, soit pF 3,30 ; le 22 mai pour le Nordmann, à 15 p. 100, soit pF 3,35.

Les valeurs sont donc très semblables en modalité 2 et 3, malgré des dates, et donc des stades physiologiques, différents. Elles sont comparables à celles obtenues précé-

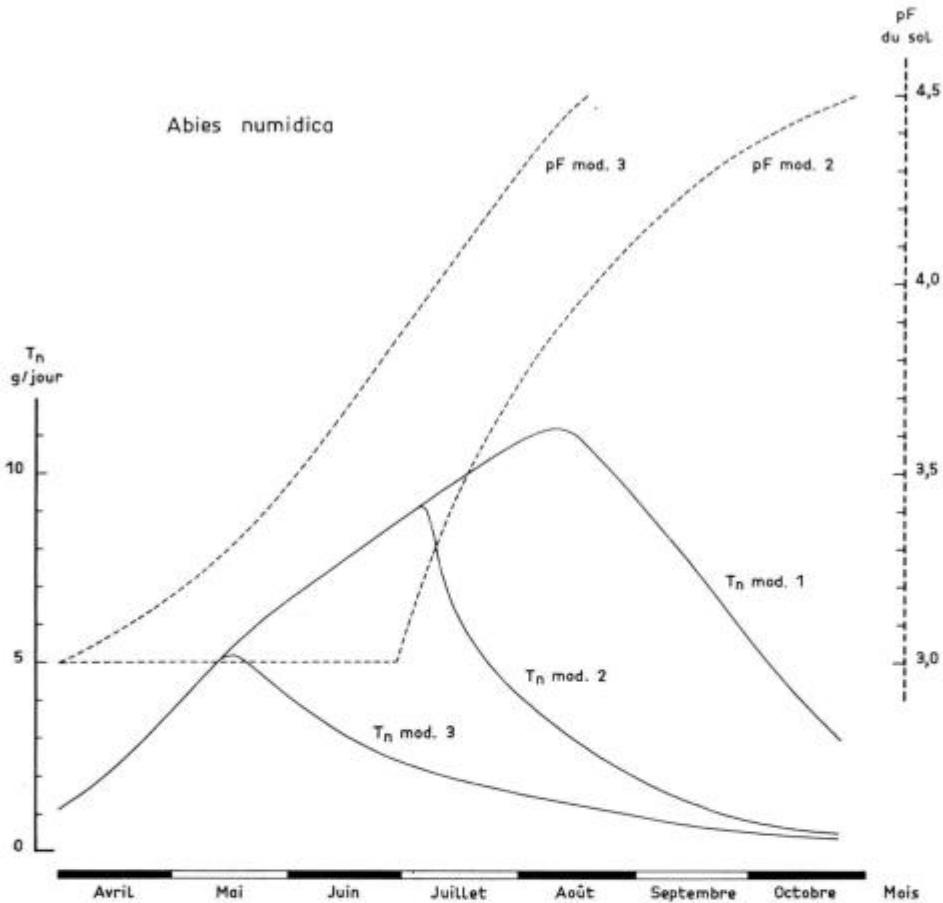


FIG. 3. — Evolution de la transpiration normalisée et de l'humidité du sol au cours de la 1^{re} saison. Cas de *Abies numidica*.

Course of normalized transpiration and soil moisture during the 1st season. Example of *Abies numidica*.

demment pour le Douglas (Becker, 1974) : pF 3,10 et 3,15. Elles contredisent Negisi et Satoo (1954) sur *Pinus densiflora*, et Clarck (1961) sur *Picea glauca* et *Abies balsamea*, qui observent une diminution des taux de transpiration dès la capacité au champ ; mais elles confirment les observations de Stransky et Wilson (1964) sur *Pinus ponderosa* *P. contorta*, *Pseudotsuga menziesii*, *Abies grandis* et *Picea engelmanni* (pF 3,0 à 3,3).

Nous pensons donc qu'en moyenne, les résineux ne sont pas affectés dans leur activité par une sécheresse légère jusqu'à un pF du sol de 3,2 (soit 1,7 atmosphère).

Passé le 22 mai, le pF continue de croître rapidement : la valeur 4,2 est atteinte dès le 24 juillet et 4,5 au 15 août alors que les taux de transpiration sont à leur maximum en modalité 1. L'assèchement s'accroît jusqu'au 27 octobre (restitution générale), sans aucune mortalité.

Cette capacité de survie extraordinaire que nous avons constatée dans toutes nos expériences sur des espèces très variées confirme que là n'est pas la clé de leur adaptation relative à la sécheresse observée dans la nature. Nous y reviendrons.

En outre, il est une fois de plus évident que le point de flétrissement permanent est, chez les résineux, une notion assez théorique. Comme Duchaufour (1970) en signale la possibilité « chez certains arbres », il apparaît que les résineux ont la capacité d'absorber l'eau à des pF supérieurs à 4,2. Mais qui plus est, il nous semble impossible de faire périr un plant résineux bien installé dans son substrat, au cours d'une unique saison de végétation, du seul fait de la sécheresse du sol. Certains des plants non sélectionnés pour l'étude proprement dite ont été conservés sous le local expérimental, sans aucune restitution ; ils n'ont pas débourré au printemps suivant, mais il a fallu attendre la mi-juin pour qu'ils puissent être déclarés morts, avec brunissement des aiguilles ; ils continuaient alors à perdre environ 1 gramme tous les 2 jours, avec une humidité relative du sol de 5,0 p. 100.

Il en irait sûrement autrement en conditions naturelles, et deux hypothèses peuvent être avancées : l'humidité de l'air n'étant, elle, pas contrôlée, il est possible qu'une certaine absorption par les feuilles (Heller, 1969) ait contribué à la survie. Mais il est plus probable que dans la nature les températures élevées qui accompagnent en général de tels dessèchements du sol soient un élément supplémentaire déterminant (une des fonctions essentielles de la transpiration est d'ailleurs de refroidir les plantes).

Remarquons enfin les différences considérables dans les valeurs T_n le 10 août (date à laquelle T_n est maximum en modalité 1) ; pour le Pectiné, T_n peut varier de 1 à 20 selon la sécheresse du sol, pour une même surface foliaire ; une amplitude semblable a déjà été trouvée pour le Douglas (Becker, 1974).

3.2.2. Deuxième saison de végétation.

Les 9 courbes obtenues sont toutes très comparables dans leur allure et comparables à celles de modalité 1 de la 1^{re} saison. Seule l'amplitude varie et elle est parfaitement traduite par les valeurs de transpiration cumulée du tableau 3 ; nous ne jugeons donc pas utile de les reproduire ici.

T_n passe là encore par un maximum très net, à la même date pour toutes les espèces et toutes les ex-modalités, situé environ au 6 août.

Les dates observées au cours de toutes nos expérimentations, indépendantes des espèces étudiées sont les suivantes :

5 août, 15 août, 7 août, 22 août, 10 août, 6 août.

Le phénomène a toujours été très net et très brutal (courbes très « pointues »). Il ne semble pas pouvoir être lié, ni aux variations du pouvoir évaporant de l'air (du fait de la « normalisation » des transpirations mesurées), ni à une diminution des surfaces évaporantes (pas de chutes d'aiguilles) ; constatons d'ailleurs que T_n augmente encore de début juin (pousse aérienne terminée) au 6 août, soit pendant 2 mois, alors que l'on aurait pu s'attendre à un palier.

L'interprétation est donc délicate. Le phénomène pourrait traduire l'action d'un autre facteur climatique, ainsi que le laisseraient penser les variations de date constatées d'une saison à l'autre.

En particulier, il n'est pas impossible que l'évolution saisonnière de la température, dont l'action est bien difficile à dissocier de celles des variations de pouvoir évaporant de l'air qui lui sont corrélées, soit à incriminer (Wilson, 1948, cité par Heller, 1969). Des mécanismes photopériodiques pourraient également être invoqués.

Mais il pourrait aussi s'agir d'un rythme interne des plants, sous la dépendance de processus physiologiques plus ou moins complexes. Seule une expérimentation en ambiance contrôlée pourra enfin permettre de trancher.

3.3. — Les bilans de fin de saison

Voir tableaux 2 et 3. L'essentiel de la discussion concernant les mécanismes de l'adaptation à la sécheresse est reportée au § 4.3, après l'exposé de tous les résultats bruts.

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

La transpiration cumulée.

La transpiration cumulée au cours de la 1^{re} saison (du 9 février au 25 octobre) place assez nettement le Sapin pectiné en tête, devant le Nordmann (93 p. 100), puis le Numidie (76 p. 100). Cet ordre était d'ailleurs déjà perceptible à l'issue de la saison préliminaire, avec les chiffres suivants (du 4 avril au 9 février), pour des semis de poids très semblables au départ :

Pectiné	467 grammes
Nordmann	404 grammes (87 p. 100)
Numidie	365 grammes (78 p. 100).

Mais en fin de 2^e saison, l'ordre se modifie nettement :

Nudimie (105 p. 100) > Pectiné > Nordmann (87 p. 100) (tabl. 3).

On pourrait penser incriminer l'échantillon, celui de 2^e saison étant un sous-ensemble du 1^{er} ; il n'en est rien, car au cours de la 1^{re} saison, l'échantillon maintenu en 2^e saison est lui aussi bien caractérisé par l'ordre :

Pectiné > Nordmann (93 p. 100) > Numidie (84 p. 100).

Il y a bien une inversion au cours de la 2^e saison, qui sera commentée dans le § 3.3.2.2.

La matière sèche élaborée. Efficience de l'eau transpirée.

La colonne « accroissement total » du tableau 2 est une estimation de la matière sèche fixée au cours de la 1^{re} saison, racines comprises, après déduction de celle fixée au cours de la saison préliminaire et du poids sec initial des semis (0,9 grammes en moyenne). Les valeurs sont pratiquement identiques pour les 3 espèces.

L'efficience de l'eau transpirée au cours de la saison (en grammes de matière sèche fixée par litre d'eau) permet donc le classement :

Numidie (133 p. 100) > Nordmann (108 p. 100) > Pectiné.

En l'absence de restriction d'eau, les espèces réputées plus xérophiiles ont donc mieux « valorisé » l'eau consommée au cours de cette 1^{re} saison.

Mais le classement s'estompe complètement en faisant intervenir la 2^e saison. Si l'on cumule la transpiration au cours des 3 saisons et qu'on la rapporte au poids sec total à l'issue de l'expérience, l'efficience globale de l'eau transpirée est très comparable pour les 3 espèces :

Pectiné (3,9 grammes/litre) \simeq Nordmann
(3,7 grammes/litre) \simeq Numidie (3,6 grammes/litre).

TABLEAU 2

Bilans en fin de 1^{re} saison
Main results after the 1st season

		Allonge- ment axial (mm)	Transpi- ration cumulée (g)	Poids frais total (g)	Poids sec total (g)	Poids sec /Poids frais	Poids sec aérien (g)	Poids sec racines (g)	Racines /aérien	Accrois- sement aérien (g)	Accrois- sement total (g)	Efficience de l'eau (g/l)
Pectiné	mod. 1.....	51	1 803	30,2	11,7	0,39	5,0	6,7	1,34	3,0	8,6	4,8
	mod. 2.....	51	1 202	15,9	9,1	0,57	5,2	3,9	0,75	3,2	6,0	5,0
	mod. 3.....	41	447	16,8	7,5	0,45	4,1	3,5	0,85	2,8	4,4	9,8
Nordmann	mod. 1.....	28	1 671	28,3	11,6	0,41	4,9	6,7	1,37	2,9	8,6	5,2
	mod. 2.....	25	913	12,7	7,4	0,58	4,1	3,3	0,80	2,3	4,5	4,9
	mod. 3.....	20	389	13,8	6,1	0,44	2,5	3,6	1,44	1,5	3,1	8,0
Numidie	mod. 1.....	20	1 377	30,0	12,0	0,40	4,0	8,0	2,00	2,2	8,8	6,4
	mod. 2.....	21	944	14,7	7,7	0,52	3,5	4,2	1,20	2,0	4,5	4,7
	mod. 3.....	21	474	16,1	7,1	0,44	3,4	3,7	1,09	2,2	3,9	8,2

TABLEAU 3

Bilans en fin de 2^e saison
Main results after the 2nd season

		Allonge- ment axial 2 ^e saison (mm)	∅ axe 1 ^{re} saison (mm)	∅ axe 2 ^e saison (mm)	Nbre aig. élaborées 1 ^{re} saison	Nbre aig. élaborées 2 ^e saison	Transpir. cumulée 2 ^e saison (g)	Poids sec total (g)	Poids sec aérien total (g)	Poids sec racines (g)	Racines /aérien	Accrois- sement aérien 2 ^e saison (g)
Pectiné	mod. 1	52	5,0	2,6	658	1 756	3 683	25,6	13,8	11,8	0,86	5,7
	mod. 2	30	4,2	2,3	565	1 385	3 079	20,0	10,5	9,5	0,90	3,6
	mod. 3	22	3,8	2,2	694	995	2 885	18,3	9,5	8,8	0,93	3,7
Nordmann	mod. 1	32	4,4	2,4	577	1 080	3 197	22,3	10,9	11,4	1,05	4,0
	mod. 2	12	3,5	2,8	451	615	1 898	14,1	7,2	6,9	0,96	2,2
	mod. 3	20	3,9	2,4	380	410	2 221	14,3	6,5	7,8	1,20	2,1
Numidie	mod. 1	24	4,3	2,0	595	1 711	3 853	22,8	10,4	12,4	1,19	4,3
	mod. 2	14	3,6	2,4	445	1 354	2 674	15,0	7,4	7,6	1,03	2,8
	mod. 3	11	2,6	2,0	712	1 152	2 464	13,6	6,1	7,5	1,23	2,2

On peut en déduire que, là aussi, l'ordre s'est nettement inversé au cours de la 2^e saison. Un élément le confirme partiellement, à savoir le rapport « Accroissement aérien » (nouvelle pousse uniquement)/« transpiration cumulée » :

Pectiné (1,6 gramme/litre) > Nordmann (1,3 gramme/litre)
> Numidie (1,1 gramme/litre).

Les rapports « Racines/Parties aériennes ».

On observe fréquemment qu'un rapport « racines/parties aériennes » élevé est un indice intéressant d'adaptation à la sécheresse (Kramer et Kozlowski, 1960 ; Heller, 1969).

C'est bien ce que l'on observe, déjà en modalité 1, et pour les 2 saisons de végétation :

Numidie > Nordmann > Pectiné.

3.3.2. Les répercussions de la sécheresse.

3.3.2.1. Les teneurs en eau des plants.

Quelle que soit la modalité d'alimentation en eau, les rapports poids sec/poids frais (tabl. 2) ne montrent aucune différence sensible entre les espèces étudiées.

Ces rapports sont bien évidemment plus élevés en modalité 2 qu'en modalité 1 : au moment où ils ont été sacrifiés, les plants étaient encore soumis à la sécheresse du sol. Par contre, en modalité 3, on aurait pu s'attendre à des taux comparables à ceux de modalité 1, puisque le retour à la capacité au champ est intervenu pour eux le 27 octobre, près de 3 mois avant qu'ils ne soient sacrifiés. Or on observe systématiquement des taux un peu supérieurs. Ceci pourrait être dû à la perte d'eau très fortement liée (plus de 34 atmosphères) au cours de la saison, résultat de processus hydrolytiques (Gusev N. A., 1965).

3.3.2.2. Efficience de l'eau transpirée (en grammes de matière sèche fixée par litre d'eau transpirée).

Au cours de la 1^{re} saison.

On constate (tabl. 2), que l'ordre observé en modalité 1 est inversé lorsque la sécheresse intervient : le Sapin pectiné devance les 2 autres espèces, surtout en modalité 3 (la plus dure), elles-mêmes peu différentes. Une interprétation provisoire pourrait être la suivante : Numidie et Nordmann ont une faculté d'adaptation aux conditions hydriques ambiantes supérieure à celle du Pectiné ; ils assimilent plus, à quantité égale d'eau transpirée, lorsque les conditions d'alimentation sont favorables, et « savent » mieux se mettre au ralenti lorsque la sécheresse intervient.

L'ordre observé en modalité 2 et 3 est donc le même que celui déjà signalé (§ 3.3.1) pour les plants de 2^e saison n'ayant subi que des modalités 1. Tout se passe comme si en 2^e saison, malgré l'ajustement à la capacité au champ, l'ensemble des plants avaient souffert, non pas d'un manque d'eau, mais plus vraisemblablement d'un défaut d'aération provenant d'un tassement excessif du sol (et peut-être même d'un certain engorgement par diminution corrélative de la capacité au champ). En effet une aération déficiente diminue la capacité des racines à absorber et à conduire l'eau (Parker, 1949). Les effets de tels phénomènes semblent très comparables à ceux de la

sécheresse (MacDermott, 1954 ; Hunt, 1951 ; Hosner et Leaf, 1962). De plus, en fin d'expérience, la plupart des plants avaient franchi la barre des 15 grammes de matière sèche au delà de laquelle le pot de culture utilisé devient assez inadapté du point de vue enracinement (cf. § 2.1). Comme dans le cas de sécheresse, Nordmann et Numidie auraient davantage restreint leur croissance dans les conditions difficiles que le Pectiné.

3.3.2.3. Le système racinaire.

A l'issue de la 1^{re} saison.

Comme au cours des études précédentes, se retrouve l'incidence immédiate considérable de la sécheresse sur le développement des racines : — 46 p. 100 en moyenne en modalité 2 et — 49 p. 100 en modalité 3, par rapport à la modalité 1. Ces résultats confirment également les observations de Aussenac (1972). Les différences entre espèces ne semblent pas décisives.

Ces résultats s'expliquent aisément par le fait qu'il semble bien qu'il n'y ait pas de périodicité interne à l'élongation racinaire et que celle-ci soit sous la stricte dépendance des facteurs physiques du sol environnant : température, humidité, aération. (Fielding, 1955 ; Kramer et Kozlowski, 1960). Il s'y ajoute également la résistance physique à l'élongation d'un sol durci, qui peut devenir déterminante (Barley, 1963 ; Taylor et Gardner, 1963). Arbez (1971) a également souligné le rôle limitant du pH du sol sur l'activité racinaire.

A l'issue de la 2^e saison.

Il n'est bien entendu pas possible, dans les conditions de l'expérience, de séparer les diverses années de pousse d'un système racinaire. Sur l'ensemble des racines, le tableau 3 montre une atténuation, en valeur relative, des différences entre ex-modalités ; ce qui traduit des écarts encore plus faibles, voire nuls, pour la seule 2^e saison.

En tablant sur l'homogénéité du lot de plants utilisé, il est cependant possible d'évaluer les accroissements de 2^e saison en modalité 1, par différence avec les résultats de 1^{re} saison :

Pectiné	5,1 grammes
Nordmann	4,7 grammes
Numidie	4,4 grammes

Si l'hypothèse d'une incidence nulle des ex-modalités était vérifiée, on devrait observer en fin de 2^e saison les poids totaux de racines suivants :

	Modalité 2	Modalité 3
Pectiné	9,0 grammes	8,6 grammes
Nordmann	8,0 grammes	8,3 grammes
Numidie	8,0 grammes	8,1 grammes

La comparaison avec les valeurs réelles montre une grande similitude, qui confirme l'hypothèse. Toutefois, les chiffres réels sont toujours légèrement supérieurs aux théoriques pour le Pectiné, et légèrement inférieurs chez le Nordmann et le Numidie qui, là encore, semblent donc réagir plus fortement que le 1^{er} aux conditions difficiles.

3.3.2.4. *La pousse aérienne.*

Les chiffres présentés portent uniquement sur la matière sèche fixée par les allongements de l'année (flèche et rameaux latéraux) et non sur l'accroissement en diamètre des pousses antérieures.

Première saison.

L'incidence des modalités apparaît considérablement plus faible que sur les racines, voire nulle (l'exception du Nordmann modalité 3 semble due à des malformations de pousse terminale). En moyenne : — 9 p. 100 en modalité 2 et — 4 p. 100 en modalité 3 (sans le Nordmann). Les résultats antérieurs se confirment donc (Becker, 1970, 1974).

Deuxième saison.

Les chiffres obtenus apportent enfin, de façon expérimentale, la preuve des effets à retardement de la sécheresse sur la pousse aérienne. Les différences entre modalité 1 et l'ensemble modalité 2 + modalité 3 sont considérables :

- 36 p. 100 pour le Pectiné,
- 46 p. 100 pour le Nordmann,
- 41 p. 100 pour le Numidie.

Là encore, les essences plus xérophiles ont davantage réagi. Par contre, les différences entre modalité 2 et 3 ne paraissent pas significatives (comme celles concernant les racines en 1^{re} saison d'ailleurs).

3.3.2.5. *Les rapports Racines/pousse aérienne.*

Première saison.

Compte tenu de ce qui a été vu ci-dessus, ces rapports diminuent bien évidemment avec la sécheresse. Malgré le peu d'études solides dans ce domaine (selon Zahner, 1962), nos conclusions confirment donc les observations de Steinbrenner, Rediske (1964) et Ledig, Perry (1966).

Mais il est plus intéressant de constater que le classement des espèces reste sensiblement le même qu'en modalité 1 lorsque la sécheresse intervient ; les Sapins méditerranéens (Nordmann, Numidie) conservent un rapport plus élevé que le Pectiné.

Deuxième saison.

Les différences nettes entre ex-modalités s'estompent et deviennent ininterprétables, ce qui était prévisible puisque le système racinaire retrouve une croissance normale et que la partie aérienne accuse seulement la sécheresse de 1^{re} saison.

Par contre, et ceci pour toute les modalités, on retrouve très nettement le classement :

Numidie > Nordmann > Pectiné

Le rapport Racines/Pousse aérienne apparaît donc bien un excellent critère d'appréciation de l'adaptation des espèces à la sécheresse.

Par ailleurs, on constate qu'en ex-modalité 1, ces rapports sont nettement plus faibles qu'en modalité 1 de 1^{re} saison, plutôt comparables à ceux de modalité 2 ou 3 ; là encore, tout se passe comme si les plants avaient souffert en 2^e saison malgré une humidité en principe optimale.

3.3.2.6. Croissance en longueur et en diamètre.

En 1^{re} saison, les allongements de modalités 1 et 2 sont très comparables (2 à 2) pour les 3 espèces ; ce qui était prévisible, puisqu'en fait la modalité 2 n'a commencé à être appliquée que le 30 juin, alors que les pousses étaient acquises le 7 juin. En modalité 3, on constate une pousse légèrement inférieure chez le Pectiné et le Nordmann ; le 7 juin, le pF était déjà à environ 3,55.

En 2^e saison, les chiffres sont également une confirmation des résultats portant sur les pesées de matière sèche.

Les mesures de diamètre (tabl. 3) ont toutes été faites à l'issue de la 2^e saison. Les différences entre modalités constatées sur la pousse de 1^{re} saison (modalité 1 > modalité 2 > modalité 3) pourraient donc provenir de différences d'accroissement du cerne de 2^e saison. Il ne semble pas que ce soit le cas, car les diamètres des pousses de 2^e saison ne présentent pas de différences significatives entre ex-modalités : seule la croissance en longueur aurait donc été perturbée en 2^e saison et expliquerait la diminution de production de matière sèche. A l'inverse, en 1^{re} saison, la croissance en diamètre pratiquement seule a été touchée par la sécheresse.

Ces observations s'expliquent aisément par le fait que la croissance en diamètre se prolonge bien au-delà de la fin de l'allongement des pousses (Kozłowski, 1958 Frazer, 1962 ; Serre, 1976).

3.3.2.7. Observations sur les aiguilles.

En ce qui concerne le nombre d'aiguilles élaborées, on constate (à l'exception toujours de l'anomalie du Nordmann modalité 3) l'absence de différences significatives entre modalités en fin de 1^{re} saison, ce qui était prévisible, puisque les ébauches foliaires sont déjà initiées dans les bourgeons (Camefort, 1956).

A l'issue de la 2^e saison par contre, les différences sont très importantes, pour les 3 espèces.

Toutes ces observations concordent donc avec les précédentes, avec un élément important de plus : la diminution brutale d'accroissement racinaire en 1^{re} saison n'est pas seule à incriminer pour expliquer la baisse de production du système aérien au cours de la 2^e saison. La sécheresse de 1^{re} saison a également eu des effets importants sur la formation des bourgeons, en particulier sur le nombre des ébauches foliaires, effets qui ne s'extériorisent qu'au cours de la saison suivante. Ceci confirme les observations de Duff et Nolan (1958) et de Lotan et Zahner (1963) sur *Pinus resinosa*, ainsi que de Kozłowski (1964).

4. — Discussion et conclusions

4.1. — La transpiration

Existence d'un rythme saisonnier.

L'ensemble de nos expérimentations, qui ont porté sur Pin laricio, Pin weymouth, Epicéa commun, Douglas, Sapin pectiné, Sapin de Nordmann et Sapin de Numidie, ont mis en évidence, en l'absence de restriction d'eau, l'existence d'un rythme saisonnier de transpiration, indépendant des surfaces foliaires et du pouvoir évaporant de l'air. Il s'agit donc d'un phénomène très général chez les résineux.

Toutefois, si le maximum de transpiration est toujours très marqué, la date correspondante est soumise à des fluctuations non négligeables d'une année à l'autre, qui ne sont pas liées aux espèces (entre le 5 et le 22 août). Conclure au caractère strictement endogène du phénomène paraît donc en définitive prématuré, et il est possible que l'évolution saisonnière de la température intervienne également, en dehors de sa liaison avec le pouvoir évaporant de l'air. Une expérimentation en ambiance contrôlée doit être envisagée.

Influence de la sécheresse du sol.

Jusqu'à un pF du sol d'environ 3,2 (1,7 atmosphère) la transpiration n'apparaît pas perturbée par l'assèchement. Mais au delà se produit une chute brutale des taux. Nous apportons là une contribution dans une controverse déjà évoquée (cf. § 3.2.1).

Par ailleurs, pF 4,2 ne peut être considéré comme déterminant à lui seul un « point de flétrissement permanent » ; des valeurs très supérieures peuvent être supportées par les résineux pendant de très longues périodes. Nous avons déjà émis l'hypothèse (§ 3.2.1) que, dans la nature, ce sont les températures élevées, qui accompagnent généralement de telles sécheresses, qui sont responsables de la mort des plants : la transpiration est alors insuffisante pour les refroidir.

4.2. — *Action de la sécheresse du sol sur la croissance des résineux*

Nous résumons ci-dessous, dans l'ordre où elles interviennent, les diverses répercussions de la sécheresse sur la croissance des plants étudiés, telles qu'elles se sont manifestées, principalement à l'occasion de l'étude rapportée ici.

Les conclusions exposées sont essentiellement valables pour les espèces ne faisant qu'une seule pousse dans la saison ; pour les espèces à pousse multinodale (= polycyclique), les phénomènes sont d'interprétation plus délicate, mais les phases de manifestation des diverses pousses peuvent grossièrement être considérées comme autant de saisons de végétation successives (Becker, 1974).

Au cours de la saison où la sécheresse survient.

Il se produit une certaine déshydratation des tissus qui se traduit par une augmentation des rapports « Poids sec/Poids frais ».

A côté de cette observation banale, l'incidence de la sécheresse sur la croissance proprement dite apparaît directement liée au stade phénologique du plant au moment où elle se manifeste :

— La croissance racinaire, qui a lieu normalement tout au long de la saison, est toujours affectée par la sécheresse, et d'autant plus que celle-ci est plus précoce. Or on sait par ailleurs que, par gramme de tissu, les racines stockent beaucoup plus d'hydrates de carbone que les tiges (Kozłowski et Keller, 1966). On comprend que, de ce fait, des répercussions importantes puissent s'ensuivre l'année suivante.

— En ce qui concerne la pousse aérienne, si la sécheresse ne se manifeste, comme c'est souvent le cas dans la nature, qu'après que son élongation soit terminée, son incidence sur la fixation de matière sèche est minime ; elle n'est pourtant en général pas nulle, car l'activité cambiale, nous l'avons dit, se poursuit bien au delà de l'élongation des pousses, et la croissance en diamètre peut être affectée. Si la sécheresse est plus précoce (cas de la modalité 3), la croissance en longueur peut elle même être atteinte. Dans tous les cas, il n'y a pas de répercussion sur le nombre d'aiguilles formées, dont les ébauches étaient déjà acquises dans les bourgeons en début de saison.

La controverse qui demeure à propos des rapports entre sécheresse du sol et croissance en diamètre peut à notre avis s'expliquer par les considérations qui précèdent. Avec Fritts (1958), Kozlowski (1955), Fraser *et al.* (1964), nous constatons que les conditions d'une saison donnée ont beaucoup plus de répercussions, au cours de la même année, sur la croissance en diamètre que sur la croissance en longueur. Mais nous comprenons Dafis et Moulopoulos (1969) qui constatent sur *Pinus brutia* et *P. halepensis* une nette incidence sur la croissance en longueur : les plants sont soumis à des modalités diverses d'humidité du sol, mais celle-ci est constante tout au long de la saison. Dans ce cas, outre le caractère irréaliste — mais cet aspect est secondaire — d'une telle procédure, il doit d'ailleurs se poser un problème critique de reprise des plants installés dans de telles conditions, qui peut introduire un biais dans les valeurs observées.

Au cours de la saison suivante.

— Les premiers effets directement perceptibles portent sur la date de débourrement : un retard plus ou moins accentué se manifeste, selon que la réhumectation est intervenue plus ou moins longtemps avant le départ printanier. Des pluies précoces d'automne rétablissent pratiquement complètement la situation ; par contre, si la réhumectation n'intervient pas avant janvier, un retard considérable au débourrement peut être enregistré (15 jours environ dans notre cas). Ceci diminue donc d'autant la longueur de la saison de végétation, ce qui ne peut donc manquer d'entraîner une baisse de production. L'effet des conditions hydriques sur le démarrage de la végétation, rarement évoqué dans la littérature (Whitmore et Zahner, 1966 ; Serre, 1976), apparaît ici manifeste.

— Le système racinaire retrouve d'emblée une croissance normale et ne semble donc plus affecté par les conditions rigoureuses de la saison passée.

— Par contre, la pousse aérienne réagit à son tour très fortement. Le nombre d'aiguilles formées, en particulier, est d'autant plus réduit que la sécheresse passée a été plus longue ; ceci traduit son incidence directe sur l'initiation des ébauches foliaires dans les bourgeons dès la première saison.

En ce qui concerne la croissance proprement dite, il est nécessaire là encore de distinguer croissances radiale et longitudinale. La croissance en diamètre redevient pratiquement normale, alors que l'allongement des pousses est très fortement affecté ; il s'agit là de la manifestation la plus visible, qui frappe le plus les observateurs sur le terrain.

Sur le plan quantitatif, la même sécheresse n'aura pas le même poids chez un semis et chez un arbre. Chez un semis, le rapport « Racines/Aérien » est rapidement très affecté et la perte de production due à la réduction de l'élongation en 2^e saison est la plus sensible. Chez un arbre, au contraire, l'essentiel de la production est le fait de la croissance radiale (Zahner, 1968) ; la réduction sera donc très sensible dès l'année de sécheresse.

4.3. — *L'adaptation à la sécheresse*

Nous avons déjà rappelé en introduction combien la notion même d'adaptation à la sécheresse était encore peu claire, ce qui apparaît à travers les nombreuses défini-

tions qu'en donne la littérature (Parker, 1968). Pour Stocker (1961), la résistance à la sécheresse au sens strict est la résistance fondamentale à la sécheresse du protoplasme, qui caractérise les plantes dotées d'une très forte résistance à la dessiccation.

Valable à l'échelle de tout le règne végétal, cette définition apparaît insuffisante si l'on considère seulement le minuscule sous-ensemble que sont les résineux utilisés en climat tempéré. Dans ce cas, les différences inter-spécifiques apparaissent beaucoup plus subtiles et ne semblent que peu liées à des propriétés physiologiques particulières situées au niveau des tissus, mais plutôt à une bonne harmonie entre phénologie des espèces et climat moyen local.

Nous avons vu en particulier que la capacité de survie aux sécheresses édaphiques extrêmes ne peut en aucun cas expliquer les différences entre espèces : toutes sont capables de survivre à des sécheresses plus accusées et plus longues que celles qui se manifestent dans la nature.

Bien plus, nous avons constaté que toutes les espèces étudiées réduisaient leur transpiration, et leur activité, à partir, sensiblement, de la même valeur de sécheresse du sol, soit pF 3,2 (= 1,7 atmosphère).

Au delà de cette valeur, toutes les fonctions qui étaient potentiellement en activité sont fortement ralenties, voire stoppées. Une modalité importante d'adaptation à la sécheresse pour une espèce consiste donc tout banalement à assurer naturellement l'essentiel de son cycle végétatif en dehors des périodes où, au lieu considéré, les risques de sécheresse sont les plus grands. Les Pins par exemple, qui font l'allongement de leur pousse très tôt en saison, alors que les réserves en eau du sol sont en général encore importantes, apparaissent de ce fait mieux adaptées que les Sapins et les Epicéas (Bouvarel, 1961 ; Becker, 1970).

Quelques propriétés plus particulières, non dépendantes des conditions écologiques ambiantes, différencient cependant les espèces réputées, par expérience, plus résistantes des autres.

Le rapport entre système racinaire et parties aériennes en particulier se confirme être un excellent critère de classement, valable aussi bien (mais avec des valeurs différentes) en condition d'alimentation optimale qu'en période de sécheresse.

L'efficacité de l'eau transpirée, enfin, c'est-à-dire la quantité de matière sèche fixée par litre d'eau transpirée, semble également un bon indice. Lorsque l'humidité est optimale, les espèces « résistantes » ont une efficacité supérieure. Lorsque les conditions deviennent défavorables, elles ont la faculté de ralentir davantage leur activité, ce qui se traduit par des valeurs beaucoup plus faibles ; il peut même y avoir inversion complète du classement, comme c'est le cas dans l'expérience présentée. Du seul point de vue de l'alimentation en eau, les espèces adaptées à la sécheresse apparaissent donc dotés de mécanismes photosynthétiques à la fois plus puissants et à meilleure régulation.

Reçu pour publication en décembre 1976.

Summary

Contribution to the study of transpiration and drought resistance of resinous species.

Example of three firs from mediterranean regions (Abies alba, A. nordmanniana, A. numidica)

The 3 species used for the experiment have an increasing reputation for drought resistance (*A. numidica* > *A. nordmanniana* > *A. alba*). It was conducted with 60 2-years old seedlings during 2 consecutive years. Three modalities of water supply were imposed during the first year: no restriction (1st mod.), severe drought from summer (2nd mod.) or from spring (3rd mod.); the only 1. mod. was applied during the second season. The seedlings were set in tight pots, which allowed controlled restorations of water; transpiration was regularly followed by the gravimetric method.

The main results are:

— Confirmation of a seasonal transpiration rhythm (for 1. mod.), which is independent of the foliaceous surfaces and of air evaporating potential (max. in august.). However it is not evident that it is endogenous; temperature also can be involved.

— Transpiration is optimal till nearly 1,7 atmosphere (soil potential); then transpiration rates are brutally decreasing. This value seems general among resinous species (Becker, 1970, 1974). Moreover, all species survive at more than 16 atmospheres during numerous months.

— Drought has a direct incidence since the first year on root growth and somewhat on growth in girth. Extension growth is practically not affected. The other effects occur only during the 2nd season: delay for budburst can reach 15 days; number of needles undergoes a serious decrease, which comes from an incidence on buds during the 1st year; extension growth is much lessened. Otherwise growth in girth and root growth become again normal. These results can be explained by comparing the growth rhythms of the different organs with the drought occurrences.

— The notion of drought resistance is debated. For the studied species, it appears to be more subordinated to a good synchronism between the different phenological states and the average climatical cycles of the region where they grow, than to specialized morphological adaptations or particular physiological peculiarities of tissues. However, for the studied species, a high "root/shoot" ratio is confirmed as a good indication for drought resistance, just as transpired water efficiency (elaborated dry matter/transpired water): greatest value when moisture is sufficient, but lowest when drought occurs (more energetic regulation according to surrounding changes).

Zusammenfassung

*Beitrag zur Untersuchung der Transpiration
und der Trockenanpassung der Nadelhölzer*

Dargestellt am Beispiel von drei zirkummediterranen Tannenarten

Die Untersuchungen wurden an drei Tannenarten durchgeführt, die allgemein für ihre unterschiedlich Anpassung an die Trockenheit bekannt sind (*Abies alba*, *A. nordmanniana*, *A. numidica*). Die Messungen dauerten zwei Jahre und wurden an 60 zweijährigen Sämlingen durchgeführt. Drei Modalitäten wurden untersucht: normales Wasserangebot (mod. 1); künstliche Sommertrocknis (mod. 2); künstliche Frühjahrstrocknis. Im zweiten Jahr wurde nur die Modalität 1 (mod. 1) angewandt. Die Pflanzen wurden in abgedichteten Töpfen gehalten, die eine genaue Ersetzung des verbrauchten Wasser ermöglichten. Die Transpiration wurde gravimetrisch bestimmt.

Die folgenden wesentlichen Ergebnisse wurden erzielt:

— Der saisongebundene Rhythmus der Transpiration konnte bestätigt werden. Er ist bei Behandlung 1 (mod. 1) unabhängig von der Blattoberfläche und dem Verdunstungsvermögen der Luft (Maximum im August). Es konnte jedoch nicht festgestellt werden ob es sich dabei um ein rein endogenes Merkmal handelt, da die Temperatur gleichfalls eine bestimmte Rolle spielen dürfte.

— Bis zu einem pF-Wert von 3,2 ist die Transpiration optimal und fällt dann sehr rasch. Dieser pF-Wert scheint vielen Nadelholzarten eigen (Becker, 1970-1974). Desweiteren zeigte sich, dass alle Arten bei pF-Werten von weit mehr als 4,2 noch monatelang überleben können.

— Trockenheit beeinflusst bereits ab dem ersten Jahr das Wurzelwachstum und bis zu einem gewissen Grad auch das Durchmesserwachstum; das Höhenwachstum scheint jedoch kaum betroffen. Weitere Auswirkungen zeigen sich erst während der folgenden Vegetationsperiode: Verzögerung des Austreibens bis zu 15 Tagen, deutliche Verringerung der Nadelanzahl (Einfluss der Trockenheit auf die Anlange der Knospen), Abnahme des Höhenwachstums. Das Wurzel- und Durchmesserwachstum sind im Folgejahr wiederum normal. Diese Ergebnisse können durch den

Vergleich der Wachstumsrhythmen der verschiedenen Organe mit den ausgeprägten Trockenperioden erklärt werden.

— Der Begriff der Trocknisanpassung wird diskutiert. Bei den untersuchten Arten scheint die Trocknisanpassung eher an eine gute Synchronisation der verschiedenen phänologischen Stadien mit dem regionalen Klimaablauf des Pflanzenstandortes gebunden, als an spezielle morphologische Anpassungen oder besondere physiologische Eigenschaften der Gewebe. Bei den untersuchten Tannen zeigte sich jedoch, dass ein hoher Wert des Verhältnisses Wurzelmasse zu Nadel- und Sprossmasse ein gutes Merkmal der Trocknisanpassung darstellt. Dies kann auch durch die Effizienz der Transpiration (produzierte Trockenmasse zu transpiriertem Wasser) zum Ausdruck gebracht werden. Hohe Werte bei Trockenheit lassen auf eine gute Regulation bei verschiedenen Umweltbedingungen schliessen.

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.
- ARBEZ M., 1971. Croissance des racines du Pin Laricio de Corce (*Pinus nigra* Arn. ssp. *Laricio*), au stade juvénile. Relation avec la croissance des parties aériennes et les facteurs du milieu. *Ann. Sci. forest.*, **28** (3), 259-288.
- AUSSENAC G., 1972. Etude de la transpiration et de la croissance de jeunes épicéas (*Picea abies* Karst.) cultivés en case de végétation dans des conditions microclimatiques différentes. *Document Station de Sylviculture et de production*, 9 p.
- BARLEY K. P., 1963. Influence of soil strength on growth of roots. *Soil Sci.*, 96-175.
- BECKER M., 1968. Etude de la transpiration et de l'adaptation à la sécheresse des jeunes plants forestiers. Mise au point d'une méthode gravimétrique. *Document 68-1 du Laboratoire de Botanique forestière, C.N.R.F.*, 25 p.
- BECKER M., 1970. Transpiration et comportement vis-à-vis de la sécheresse de jeunes plants forestiers (*Abies alba* Mill., *Pinus strobus* L., *Picea abies* (L.) Karsten, *Pinus nigra* Arn. ssp. *laricio* Poir) *Ann. Sci. forest.*, **27** (4), 401-420.
- BECKER M., 1974. Etude expérimentale de la transpiration et du développement de jeunes Douglas en fonction de l'alimentation en eau. *Ann. Sci. forest.*, **32** (2), 97-109.
- BOUVAREL P., 1961. Observations sur la date d'aoûtement de quelques provenances françaises d'Épicéa. *Ann. Ecole nat. Eaux et Forêts*, **18** (1), 99-129.
- CAMEFORT J., 1956. Etude 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, New York.
- DAFIS S., MOULOPOULOS C., 1969. Effect of soil moisture on growth and root formation in *Pinus halepensis* and *P. brutia* seedlings. *Beiheft zu den Zeitschriften des schweizerischen Forstvereins*, **46**, 255-260.
- DEBAZAC E. F., 1965. Observations sur le débourrement et la croissance en longueur de quelques espèces de sapins. *Rev. forest. fr.*, **17** (2), 120-130.
- DUCHAUFOR Ph., 1970. *Précis de Pédologie*. Masson, Paris, 481 p.
- DUFF G. H., NOLAN N. J., 1958. Growth and morphogenesis in canadian forest species. III. The time scale of morphogenesis at the stem apex of *Pinus resinosa* Ait. *Can. J. Botany*, **36**, 687.
- FIELDING J. M., 1955. The seasonal and daily elongation of shoots of Monterey pine and the daily elongation of roots. *Commonwealth Australia Forestry Bur. Leaflet*, 75.
- FRASER D. A., 1962. Apical and radial growth of white spruce (*Picea glauca* (Moench.) Voss.) at Chalk River, Ontario, Canada. *Can. J. Bot.*, **40**, 659-668.
- FRASER D. A., BELANGER L., MACGUIRE D., ZDRAZIL Z., 1964. Total growth of the aerial parts of a white spruce tree at Chalk River, Ontario, Canada. *Can. J. Bot.*, **42**, 159-179.
- FRITTS H. C., 1958. An analysis of radial growth of beech in a central Ohio forest during 1954-1955. *Ecology*, **39**, 705-720.
- GUSEV N. A., 1965. Changes in the water status in plants under different external and internal conditions. In *Water stress in plants*, 117-127. Czechoslovak Academy of Sciences, Prague.
- HELLER R., 1969. *Biologie végétale. II. Nutrition et métabolisme*. Masson, Paris, 578 p.
- HOSNER J. F., LEAF A. L., 1962. The effect of soil saturation on the dry weight, ash content, and nutrient absorption of various bottomland tree species. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, **26**, 401.

- HUNT F. M., 1951. Effect of flooded soil on growth of pine seedlings. *Plant Physiol.*, **26**, 363.
- HUBERMAN M. A., 1940. Normal growth and development of southern pine seedlings in the nursery. *Ecology*, **21**, 323-334.
- JARVIS P. G., JARVIS M. S., 1963. The water relations of tree seedlings. I. Growth and water use in relation to soil water potential. *Physiol. Plantarum*, **16**, 215.
- KOZŁOWSKI T. T., 1955. Tree growth, action and interaction of soil and other factors. *J. For.*, **53**, 508-512.
- KOZŁOWSKI T. T., 1958. Water relations and growth of trees. *J. For.*, **56**, 498-502.
- KOZŁOWSKI T. T., 1964. Shoot growth in woody plants. *Botan. Rev.*, **30**, 335.
- KOZŁOWSKI T. T., 1968, 1972. *Water deficits and plant growth*. Vol. 1. Development, Control and measurement. Vol. II. Plant water consumption and response. Vol. III. Plant responses and control of water balance. Academic Press, New York, Londres, 390 p., 333 p. et 368 p.
- KOZŁOWSKI T. T., KELLER T., 1966. Food relations of woody plants. *Bot. Rev.*, 32-293.
- KRAMER P. J., KOZŁOWSKI T. T., 1960. *Physiology of trees*. Mac Graw Hill Book Company, New York, Toronto, Londres, 642 p.
- LEDIG F. T., PERRY T. O., 1966. Physiological genetics of the shoot-root ratio. *Soc. Am. Foresters Ann. Meeting Proc.*, 1965, 39.
- LOPUSHINSKY W., KLOCK G. O., 1974. Transpiration of conifer seedlings in relation to soil water potential. *For. Sci.*, **20**, 181-186.
- LOTAN J. E., ZAHNER R., 1963. Shoot and needle responses of 20-years old Red Pine to current soil moisture regimes. *For. Sci.*, **9**, 497-506.
- MC DERMOTT R., 1954. Effect of saturated soil on seedling growth of some bottomland hardwood species. *Ecology*, **35**, 36.
- 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.
- PARKER J. 1949. The effect of flooding on the transpiration and survival of some north eastern forest tree species. *Plant Physiol.*, **25**, 453-460.
- PARKER J., 1968. Drought-resistance mechanisms. In *Water deficits and plant growth*, vol. 1, 195-234. Academic Press, New York, Londres.
- POURTET J., 1951. *Les repeuplements artificiels*. Ecole Nationale des Eaux et Forêts, Nancy, 242 p.
- REED H. S., MACDOUGAL D. T., 1937. Periodicity in the growth of the young orange tree. *Growth*, **1**, 371-373.
- SANDS K., RUTTER A. J., 1959. Studies in the growth of young plants of *Pinus sylvestris*. II. The relation of growth to moisture tension. *Ann. Botany (London)*, **23**, 269.
- SERRE F., 1976. Les rapports de la croissance et du climat chez le Pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.). 1. Méthodes utilisées. L'activité cambiale et le climat. *Oecol. Plant.*, **11** (2), 143-172. 2. L'allongement des pousses et des aiguilles et le climat. Discussion générale. *Oecol. Plant.*, **11** (3), 201-224.
- SLAVIK B., 1965. *Water stress in plants*. Publishing House of the Czechoslovak Academy of Sciences, Prague, 322 p.
- STEINBRENNER E. C., REDISKE J. H., 1964. Growth of ponderosa pine and Douglas fir in a controlled environment. *Weyerhaeuser Forestry Paper n° 1*.
- STOCKER O., 1954. Die Trockenresistenz der Pflanzen. 8^e Congr. Intern. Botan. 1954, Paris, Sect. 11-12, p. 223.
- STOCKER O., 1961. Contributions to the problem of drought resistance of plants. *Indian J. Plant. Physiol.*, **4**, 87.
- STRANSKY J. J., WILSON D. R., 1964. Terminal elongation of loblolly and shortleaf pine seedlings under soil moisture stress. *Soil. Sci. Soc. Am. Proc.*, 28-439.
- TAYLOR H. M., GARDNER H. R., 1963. Penetration of cotton seedling taproots as influenced by bulk density, moisture content and strength of soil. *Soil Sci.*, **96**, 153.
- WHITMORE F. W., ZAHNER R., 1966. Development of the xylem ring in stems of young red pine trees. *For. Sci.*, **12**, 198-210.
- ZAHNER R., 1968. Water deficits and growth of trees. In *Water deficits and plant growth*, vol. II, 191-254. Academic Press, New York, Londres.
- ZAVITKOWSKI 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.