

**Sécheresse édaphique et concentrations
en quelques solutés organiques des tissus foliaire
et racinaire de trois espèces de conifères :
Cedrus atlantica Manetti, *Pseudotsuga
macrocarpa* (Torr) Mayr, *Pseudotsuga menziesii*
(Mirb.) Franco**

Ph. GRIEU, G. AUSSÉNAC, F. LARHER *

INRA, Station de Sylviculture et de Production, Centre de Recherches de Nancy,
Champenoux, F 54280 Seichamps

* Laboratoire de Biologie végétale, Campus de Beaulieu,
Université de Rennes I, F 35042 Rennes Cedex

Summary

*Effect of soil drought on concentrations of organic solutes in needles and roots
of three coniferous species (*Cedrus atlantica* Manetti, *Pseudotsuga macrocarpa*
(Torr) Mayr., *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco).*

The authors describe variations in concentrations of some organic solutes for three conifers. Results were obtained from two experiences, one in the field testing 9 species and various provenances of douglas fir, and a test under controlled conditions for the 3 following species : *Pseudotsuga macrocarpa*, *Pseudotsuga menziesii*, *Cedrus atlantica*. Stress level is expressed as predawn xylem water potential, the concentrations of the following organic solutes were measured on each foliar or root sample : glucids, polyols, soluble amino acids and proline. Solute concentrations vary between species for a same water stress level, rates of changes in concentrations for different water stresses levels also differ from one specie to another. For douglas fir, amounts of soluble sugars are increasing along with water stresses while no specific trends were observed for *Cedrus atlantica*.

Foliar extractions of polyols were similar not withstanding the stress level applied ; however significant differences in roots concentrations of polyols are observed between the three species.

For douglas fir submitted to a predawn xylem water potential below -2.0 MPa, there is a strong increase in free amino acids and proline contents. Amounts of amino acids and proline extracted from roots of all species and needles of cedar are small and do not increase with stress.

Weak responses and changes occurring at high levels of stresses (beyond -2.0 MPa) suggest that other solutes, possibly minerals, may intervene, in the osmotic adjustments following water stress.

Key words : Water deficit, organic compounds accumulation, proline, amino acid, polyol, glucide, conifers.

Résumé

Dans cette étude, les auteurs présentent les variations de concentration de quelques composés organiques chez trois espèces de conifères. Deux études ont été réalisées, l'une en forêt sur 9 espèces et provenances de douglas, l'autre en conditions contrôlées sur 3 espèces : *Pseudotsuga macrocarpa*, *Pseudotsuga menziesii*, *Cedrus atlantica*. Le niveau de contrainte hydrique est déterminé par la mesure du potentiel hydrique de base. Chaque échantillon végétal (aiguilles et racines) a fait l'objet d'une détermination quantitative des composés organiques suivants : glucides, polyols, acides aminés solubles, proline. Les résultats montrent des différences entre espèces, d'une part dans les teneurs en éléments dosés pour un même niveau de contrainte hydrique, d'autre part dans leurs variations de concentration en relation avec l'augmentation de la contrainte hydrique. Les teneurs en sucres solubles augmentent avec l'accentuation de la contrainte hydrique chez les douglas, alors que chez le cèdre aucune tendance nette ne se distingue.

Pour les polyols, aucune variation de teneurs dans les aiguilles n'apparaît au cours de l'installation de la sécheresse. Par contre, des différences statistiquement significatives dans les teneurs en polyols dans les racines existent entre les 3 espèces. Dans les aiguilles des douglas, les teneurs de la fraction acides aminés libres et de la proline augmentent très nettement en dessous d'un potentiel de base de -2.0 MPa. Par contre, aucune accumulation de ces composés n'apparaît dans les aiguilles du Cèdre, ainsi que dans les racines des trois espèces étudiées.

En définitive, les réponses de faible amplitude ou des réponses intervenant à des niveaux de contrainte hydrique très élevés (au-delà de -2.0 MPa) laissent supposer une participation peut-être déterminante d'autres solutés, notamment minéraux, à l'ajustement osmotique lié au déficit hydrique.

Mots clés : Déficit hydrique, accumulation de composés organiques, proline, acide aminé, polyol, glucide, conifères.

1. Introduction

La contrainte hydrique constitue le principal facteur limitant de la production forestière. L'installation d'une sécheresse impose à la plante des contraintes accompagnées de changements adaptatifs. L'accommodation peut mettre en œuvre des ajustements osmotiques pour éviter une perte de turgescence, elle peut aussi relever du maintien de l'intégrité des membranes cellulaires et d'un ralentissement de la transpiration.

Différents auteurs (BASKARAN *et al.*, 1985 ; NGUYEN, 1986 ; KOUADIO, 1986) ont montré que les déficits hydriques entraînaient l'accumulation de divers composés organiques solubles, notamment glucides et acides aminés, ces composés apportant leur contribution à l'osmorégulation. L'accumulation de sucres solubles peut avoir pour origine l'inhibition de certaines voies métaboliques d'élaboration de structures nouvelles (IMAMUL HUQ, 1984). En dehors de leur rôle osmotique, les glucides pourraient assurer une protection des structures membranaires notamment chloroplastiques et mitochondriales (HSIAO, 1973 ; BEWLEY, 1979). Par ailleurs, divers polyols, tels que le pinitol, l'inositol, le sorbitol, ont également été signalés comme pouvant constituer des osmoticum lorsque les plantes subissent un stress (FORD, 1982 ; SMITH, 1982 ; SMITH & PHILLIPS, 1982 ; BRIENS & LARHER, 1982 ; DITTRICH & KORAK, 1984 ; NGUYEN, 1986). Les composés azotés solubles sont aussi concernés par les processus liés à l'adaptation osmotique : les concentrations des acides aminés libres, des amides et des amines dans

les plantes soumises à un stress sont souvent modifiées (HSIAO, 1973 ; HELLEBUST, 1976 ; STEWART & LARHER, 1980). Cette accumulation de composés azotés est généralement accompagnée d'une baisse de teneur en protéines (HUBAC & VIEIRA DA SILVA, 1980 ; DUBROCA & BORY, 1981). Il y aurait un retard dans la synthèse protéique et/ou une stimulation de la protéolyse. Cependant, ce phénomène ne suffit pas à expliquer l'accumulation sous forme libre de certains acides aminés particuliers tels que la proline qui pourrait être expliquée par l'inhibition de son oxydation plutôt que par le ralentissement de la synthèse protéique [un pool de glucides solubles pourrait, de plus, ralentir cette oxydation (STEWART, 1972)]. Une autre explication serait que le stress stimule l'activité d'enzymes spécifiques impliqués dans la biosynthèse de la proline (BOGESS & STEWART, 1980 ; ASPINALL & PALEG, 1981). Néanmoins, les taux de proline dans les plantes soumises à la sécheresse sont très variables selon les espèces. Certaines plantes possèdent, même en absence de toute contrainte, un taux de proline libre très élevé et qui reste invariable en présence de déficit hydrique. D'autres espèces ne présentent une accumulation qu'au-delà d'un certain seuil de déficit hydrique : la proline est considérée alors comme un marqueur de stress (HELLEBUST, 1976 ; GREENWAY & MUNS, 1980 ; STEWART & LARHER, 1980). En fait, les teneurs élevées en proline libre peuvent être moins liées à la simple résistance à la sécheresse qu'à la capacité de reprise après celle-ci (DUBROCA & BORY, 1981).

Très peu d'informations existent sur les variations de ces composés dans les tissus des arbres forestiers soumis au déficit hydrique. Dans le présent travail, nous avons donc étudié pour quelques espèces et provenances de résineux, *Pseudotsuga menziesii*, *Pseudotsuga macrocarpa* et *Cedrus atlantica*, pour des niveaux de contraintes hydriques variées et de large amplitude, les variations de teneurs des glucides solubles, des polyols, des acides aminés et de la proline libres. Ces trois espèces occupent des aires géographiques d'étendue très différentes. Elles se distinguent par leur réponse au déficit hydrique : différences dans les processus de photosynthèse et de transpiration, différences dans les niveaux de contrainte hydrique affectant la croissance (AUSSENAC & FINKELSTEIN, 1983 ; GRIEU *et al.*, 1988).

Sur ces bases et afin de tenter de compléter les informations déjà disponibles, on s'est donc proposé, d'une part, d'évaluer l'importance et le sens des variations des concentrations de ces composés lors d'une contrainte hydrique d'intensité croissante, et d'autre part, d'essayer d'identifier d'éventuelles différences entre espèces et entre provenances d'une espèce donnée.

2. Matériels et méthodes

Deux expérimentations ont été réalisées : l'une en forêt, l'autre en chambre climatisée.

Première expérience. Elle porte sur des échantillons prélevés sur des arbres installés dans deux dispositifs expérimentaux très proches situés, l'un dans le canton du Treps en forêt domaniale de Collobrières (Var), l'autre en forêt domaniale de Lambert (Var). Trois espèces ou sous-espèces sont retenues pour l'étude : le douglas vert (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) var. *menziesii*, Franco), le douglas bleu (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) var. *glauca*, Franco), et *Pseudotsuga macrocarpa* (Torr.) Mayr. L'origine de ce matériel est précisée dans le tableau I.

TABLEAU I

Origine des espèces et provenances étudiées.
Seed sources and provenances under study.

Espèce	Provenance	Origine		Climat
<i>Pseudotsuga menziesii</i> var. <i>menziesii</i>	Granite-Falls	Washington - Nord Cascade	48°05' N 122°38' W	Super humide/humide
	Darrington	Washington - Nord Cascade	48°16' N 121°38' W	Super humide/humide
	Burney	Californie - Cascade	41°05' N 121°39' W	Semi-aride
	Claveisolles	Rhône - France	46°06' N 4°31' E	Humide
	Mattols river	Californie - côtier	40°15' N 123°40' W	Super humide/humide
<i>Pseudotsuga menziesii</i> var. <i>glauca</i>	North of James Canyon	Nouveau Mexique	32°55' N 105°30' W	Semi-aride/aride
	Spokane	Washington intérieur	47°47' N 117°12' W	Semi-aride
<i>Pseudotsuga macrocarpa</i>	Big rock creek	Californie - côtier	34°35' N 117°40' W	Aride
	Lytel creek	Californie - côtier	34°17' N 117°35' W	Aride

Des échantillons d'aiguilles ont été prélevés sur trois rameaux de l'année pour chaque arbre, puis broyés sur place au mortier-pilon en présence de sable de Fontainebleau, 22 arbres constituent l'échantillon (tabl. II). Les broyats repris dans l'alcool à 80 p. 100 sont en fin de journée conservés en chambre froide (4 °C). Ces extraits ont été préparés le matin avant l'aube et à 16 heures. Le prélèvement des échantillons a été effectué dans la période du 29 juillet au 7 août 1983 ; pour chaque arbre échantillonné, il a été mesuré sur des rameaux voisins et homologues des rameaux échantillonnés, le potentiel hydrique de base (PB) et le potentiel minimum (AUSSENAC & GRANIER, 1978). On sait qu'à cette échelle, la variabilité du potentiel hydrique est faible (AUSSENAC & VALETTE, 1982).

Deuxième expérience. L'étude est effectuée sur des plants de trois espèces : *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) var. *menziesii* (Franco), provenance Ashford (Washington USA, lat. 46°48' N, long. 123 °W, alt. 458 m), *Pseudotsuga macrocarpa* (Torr.) Mayr. (provenance Californie USA, lat. 34°3' N, long. 117°7' W, alt. 1 315 m), et *Cedrus atlantica* (Manetti) provenance Ventoux (France).

Les plants âgés de deux ans sont installés dans une chambre climatisée : éclairage 100-120 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, température 21 °C jour/18 °C nuit, humidité relative 50 p. 100 jour/95 p. 100 nuit. Ils sont soumis à une sécheresse édaphique d'intensité croissante (potentiel hydrique de base de - 0,5 à - 3,3 MPa) obtenue par arrêt de l'arrosage (sol brun ocreux humifère). Chacun des plants a été successivement sacrifié et on a prélevé pour analyse les aiguilles des rameaux de l'année et les racines. Le potentiel hydrique de base des rameaux a été mesuré pour chacun des plants avant arrachage.

Détermination quantitative des composés organiques. Les broyats sont épuisés à l'alcool à 80 p. 100 par lavages et centrifugations successifs. Les extraits hydroalcooliques sont évaporés à sec et le résidu concentré sous vide est repris dans l'eau. Les glucides solubles sont dosés par la réaction à l'antrone selon la méthode d'IRRI (1976). Les teneurs en polyols solubles sont déterminées par le suivi de leur oxydation par le métapériodate de sodium selon la technique de VINNING & TABER (1974). Les acides aminés solubles réagissent avec la ninhydrine et sont dosés par colorimétrie. La proline libre est dosée selon la méthode de TROLL & LINDSLEY (1955).

3. Résultats

3.1. Concentrations de différents solutés organiques dans l'appareil foliaire des espèces et provenances de douglas soumis à la sécheresse dans les conditions naturelles (tabl. II)

Les valeurs obtenues (tabl. II, expérience 1) montrent des teneurs équivalentes en glucides solubles et en polyols totaux dans les aiguilles des différentes origines de douglas ; la diminution du potentiel de base ne semble pas modifier les contenus. Pour la fraction acides aminés et amides libres, les valeurs fluctuent de façon très large. Il apparaît cependant une nette augmentation de ce taux au-delà d'une valeur seuil de potentiel hydrique de base comprise entre - 1,6 et - 2,5 MPa. La proline libre n'est présente qu'à l'état de trace jusqu'à un potentiel de base de - 1,6 MPa et ce pour toutes les espèces et provenances. Elle ne devient dosable dans les aiguilles de la provenance Claveisolle que pour une valeur de potentiel de base de - 2,5 MPa. Le

même résultat a été mis en évidence sur le chêne par LARHER (résultat non publié). Notons que les déterminations effectuées sur des échantillons recueillis l'après-midi ne sont pas significativement différentes de celles présentées dans le tableau II.

Il n'apparaît donc, en réponse à la sécheresse, aucune variation des teneurs en métabolites dosés jusqu'à un potentiel de base de l'ordre de $-1,6$ MPa qui témoigne déjà d'une contrainte hydrique importante. Il n'a pas été possible d'identifier à partir de ces résultats un effet provenance ou espèce pour le douglas.

TABLEAU II

Concentrations des divers solutés organiques étudiés. Les valeurs sont rapportées au poids de matière fraîche (M.F.) et exprimées en μ mol par gramme de M.F. Pour chaque espèce ou provenance, les valeurs sont rangées selon les potentiels hydriques (PB) décroissants (exprimés en $-$ MPa).

Concentrations of extracted organic solutes. Concentrations are give in μ mol per gram of fresh matter. Values are ordered according to decreasing predawn xylem water potential ($-$ MPa) for each species and provenances.

Espèce Provenance	PB	Glucides solubles	Polyols totaux	Ac. aminés libres	Proline libre
<i>Pseudotsuga menziesii</i> var. <i>menziesii</i> :					
Granite-Falls	0,4	94,3	36,0	3,4	0
	0,4	197,1	38,8	69,8	0
	0,6	166,6	38,2	4,1	0
	1,0	240,8	22,4	10,6	0,07
Darrington	0,6	183,6	36,5	—	0
	1,0	250,1	36,2	44,5	0
Burney	0,3	129,7	36,6	35,3	0
	0,7	177,6	30,1	—	0
	0,9	218,7	37,0	52,2	0,04
	1,1	201,8	39,0	3,9	0
Claveisolles	1,6	198,5	30,6	39,5	0,08
	2,5	275,3	35,3	145,3	0,85
Mattols-River	0,6	313,5	30,4	41,2	0,08
	1,1	181,5	39,2	52,0	0
<i>Pseudotsuga menziesii</i> var. <i>glauca</i> :					
N. James-Canyon	0,6	149,5	28,8	4,0	0
	0,7	182,7	31,6	—	0
Spokane	0,8	226,6	36,2	59,7	0
	0,9	201,5	38,8	77,3	0
<i>Pseudotsuga macrocarpa</i> :					
Big Rock Creek	0,3	150,7	36,0	67,4	0
	1,0	125,8	26,1	50,7	0
Lytel Creek	0,4	106,3	35,7	5,5	0
	0,9	113,0	40,7	2,3	0

(—) : pas de détermination.

3.2. Evolution des concentrations de différents solutés organiques dans les aiguilles et les racines de deux espèces de douglas et du cèdre soumises à une sécheresse d'intensité croissante

Les données relatives aux glucides et aux polyols sur les racines et les aiguilles des trois espèces comparées sont présentées dans le tableau III.

TABLEAU III

Potentiel de base (PB) (– MPa) et teneurs en glucides solubles et en polyols totaux des aiguilles et des racines des trois espèces étudiées, rapportées au poids de matière sèche (μ mol par gramme de M.S.).

Predawn xylem water potential (– MPa) and soluble glucides and polyols (in μ mol per gram of dry matter) extracted needles and roots for the 3 species under study.

Espèce	Aiguilles			Racines	
	PB	Glucide	Polyol	Glucide	Polyol
<i>Pseudotsuga menziesii</i> Ashford	0,5	134,0	39,9	128,7	28,6
	0,8	177,3	63,6	—	—
	1,2	167,1	37,7	123,3	26,3
	1,8	195,1	65,1	150,7	35,5
	3,0	240,0	43,1	172,7	19,6
<i>Pseudotsuga macrocarpa</i> Californie	0,5	156,3	46,4	150,6	69,1
	0,7	176,1	36,0	119,7	65,3
	1,3	145,1	35,9	134,3	59,2
	2,0	167,2	33,0	154,2	52,0
	3,0	272,7	65,1	167,6	69,4
<i>Cedrus atlantica</i> Ventoux	0,7	139,7	39,8	137,3	8,0
	1,2	111,6	26,0	97,3	4,7
	1,6	206,8	23,9	173,2	7,3
	2,6	213,6	26,7	151,1	4,6
	3,3	117,3	17,5	112,0	2,0

(—) : pas de détermination.

Dans les aiguilles de *P. macrocarpa*, les teneurs en glucides solubles augmentent au-delà d'une valeur seuil de potentiel hydrique de base de – 2,0 MPa. Pour *P. menziesii* Ashford, l'augmentation est linéaire. En revanche pour le cèdre, aucune tendance nette ne se dégage des résultats à cause des valeurs correspondant aux PB – 1,2 et – 3,3 MPa.

Dans les racines, les teneurs en glucides solubles sont légèrement plus faibles que dans les aiguilles, et elles subissent des variations de plus faible amplitude. Toutefois, une tendance à une augmentation de la concentration en glucides en réponse à la contrainte hydrique semble se dessiner.

Dans les aiguilles, les teneurs en polyols pour *P. menziesii* Ashford et *P. macrocarpa* sont fluctuantes. Pour le cèdre, les teneurs des aiguilles et des racines semblent

diminuer progressivement avec l'augmentation de la sécheresse. Dans les racines des deux autres espèces, les valeurs restent sensiblement constantes. La différence essentielle apparaît dans la valeur moyenne du rapport des concentrations aiguilles/racines. Le rapport des teneurs entre aiguilles et racines est d'environ, 2 pour *P. menziesii* Ashford, 0,6 pour *P. macrocarpa*, supérieur à 5 pour *Cedrus atlantica* Ventoux. De plus, *P. macrocarpa* possède les taux racinaires les plus élevés en polyols (2 fois supérieur à ceux de *P. menziesii* Ashford).

Les paramètres relatifs aux composés azotés solubles sont réunis dans la figure 1. Dans les racines, les deux espèces de douglas ne présentent pas de différence dans les teneurs relatives en acides aminés. Par contre, les teneurs en proline augmentent progressivement avec la sécheresse, selon une évolution identique pour les deux espèces : la teneur est multipliée par 10 pour *P. menziesii* Ashford et 12 pour *P. macrocarpa*. En revanche, le cèdre ne présente aucune accumulation de proline dans les racines, les teneurs en acides aminés étant comparables à celles des deux autres espèces.

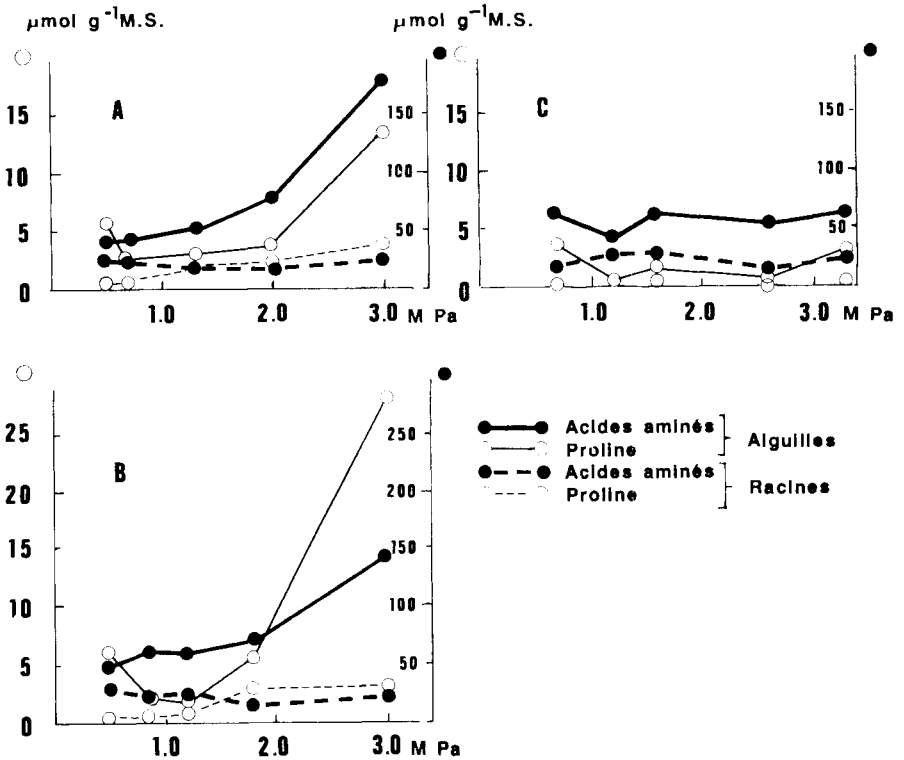


FIG. 1

Variation des teneurs en acides aminés et en proline libres des aiguilles et des racines des trois espèces étudiées : A : *Pseudotsuga macrocarpa*, B : *Pseudotsuga menziesii*, C : *Cedrus atlantica*, en relation avec le potentiel hydrique de base ($- \text{MPa}$).

Relationship between predawn xylem water potential ($- \text{MPa}$) and free amino-acids and proline extracted from needles and roots of *Pseudotsuga macrocarpa* (A), *Pseudotsuga menziesii* (B), and *Cedrus atlantica* (C).

Dans les aiguilles des deux espèces de douglas, l'augmentation de teneur de la fraction totale en acides aminés libres est faible jusqu'à un potentiel de base de -2 MPa environ. Au-delà, une accumulation importante est observée, surtout pour *P. macrocarpa*. La même remarque s'impose pour la proline, avec néanmoins une augmentation plus importante pour *P. menziesii*. Pour le cèdre, aucune accumulation n'apparaît dans les racines, et le taux de proline reste très faible.

Ainsi, les résultats des deux expériences montrent que chez *Pseudotsuga* les teneurs relatives en acides aminés solubles, et particulièrement en proline, augmentent considérablement au-delà d'une valeur de déficit hydrique élevée. Mais cette observation ne se vérifie pas pour le cèdre capable de supporter des PB très bas sans que le métabolisme des acides aminés soit perturbé de façon apparente.

4. Discussion et conclusion

Ces résultats mettent en évidence certaines différences entre les trois espèces comparées, d'une part dans les teneurs en éléments dosés pour un même niveau de déficit hydrique, d'autre part dans leurs variations de concentrations en condition de contrainte hydrique édaphique.

Nos travaux ne montrent pas de corrélation entre accumulation de glucides et augmentation de l'intensité du déficit hydrique pour *Cedrus atlantica*. Au-delà d'une valeur de PB de $-2,0$ MPa, correspondant à un déficit hydrique élevé, on observe une accumulation sensible de glucides solubles pour *P. macrocarpa*. L'accumulation de sucre est progressive chez *P. menziesii* et il apparaît que ce genre, contrairement à *Cedrus*, fait partie des glycophytes, plantes dans lesquelles l'adaptation osmotique met en jeu des glucides. Cependant, il n'y a pas de différence clairement quantifiable entre les diverses provenances de *Pseudotsuga* en ce qui concerne les teneurs en composés dosés pour un même potentiel de base : la variabilité interindividuelle semble plus importante que les écarts entre provenances.

Il faut aussi tenir compte de l'importance de la localisation tissulaire du produit dosé dans la comparaison des espèces de conifères. En ce qui concerne les polyols, aucune accumulation n'apparaît au cours de l'installation de la sécheresse. Les concentrations de polyols solubles dans les aiguilles sont identiques pour les 3 espèces de conifères, alors que des différences de teneurs entre racines et aiguilles ont été mises en évidence à l'intérieur de chaque espèce. Notons que *P. macrocarpa*, espèce adaptée au déficit hydrique prononcé grâce à son développement racinaire (GRIEU et AUSSENAC, 1987), présente les plus fortes concentrations en polyols dans les racines. Ce résultat peut être lié, comme le suggère CROWE *et al.* (1984), à un rôle de stabilisation et de protection de structures en prévision de contraintes, plus qu'à un rôle osmorégulateur direct. Le cèdre, très tolérant vis-à-vis des déficits hydriques (FINKELSTEIN, 1981), et présentant une augmentation graduelle de la résistance stomatique aux pertes d'eau (GRIEU *et al.*, 1988), possède quant à lui, de faibles teneurs racinaires en polyols. Ceux-ci ne semblent donc pas intervenir dans les mécanismes de résistance à la contrainte hydrique pour cette espèce.

La distribution intracellulaire des principaux polyols reste inconnue, et il semble difficile de corréler les teneurs mesurées à l'évolution du potentiel hydrique des espèces

étudiées. ERICSSON (1979) pour *Pinus sylvestris* et NGUYEN (1986) pour *Pinus pinaster* aboutissent aux mêmes conclusions.

Les teneurs de la fraction acides aminés solubles et de la proline mesurées dans les aiguilles des deux espèces de *Pseudotsuga* évoluent au-delà d'un potentiel hydrique de base d'environ $-2,0$ MPa, ce qui correspond à un déficit hydrique important. Aucune étude, à notre connaissance, n'a été réalisée à des intensités de déficit hydrique aussi élevée : NEWTON *et al.* (1986) utilisant du polyéthylène glycol atteignent $-1,6$ MPa de potentiel hydrique sur *Pinus taeda*. Sachant que la croissance aérienne du douglas s'annule à partir d'une valeur de potentiel de base de $-1,5$ MPa (GRIEU, 1986) l'accumulation d'acides aminés n'est donc notable qu'en cas de perturbation sévère de la croissance. KOUADIO (1986) observe sur le chêne, une accumulation de proline tant que subsiste un minimum de croissance, puis une diminution au-delà de l'arrêt de croissance. Sur des cultures cellulaires de sorgho, BHASKARAN *et al.* (1985) ont mis en évidence une accumulation maximale de proline alors que la croissance cellulaire a cessé, cette concentration diminue lorsque l'intensité du déficit augmente. Ces différentes réponses expliquent le fait que le rôle de la proline dans les plantes subissant un stress hydrique n'est pas établi compte tenu des seuils de potentiel hydrique à atteindre pour déclencher l'accumulation de cette substance à laquelle on ne peut donc attribuer de rôle adaptatif réel. Si l'accumulation d'acides aminés et d'amides libres reflète une perturbation de la protéogénèse due à une contrainte du milieu, alors le *Pseudotsuga* et le Cèdre apparaissent comme des espèces tolérantes, capables de maintenir une protéosynthèse normale en condition de sécheresse.

Il ressort de cette étude que les arbres forestiers, et plus particulièrement les conifères, sont des plantes tolérantes à la sécheresse, notamment plus tolérantes que les herbacées puisqu'il semble que la sollicitation des mécanismes biochimiques concernés par l'osmorégulation est beaucoup plus tardive chez les conifères étudiés en terme de potentiel de base seuil. La mise à jour des fonctions réelles des composés dosés présentés dans ce travail devrait prendre en compte leur localisation cellulaire, c'est-à-dire la répartition cytoplasme/vacuole, ceci ayant déjà été abordé chez les plantes herbacées (WYN JONES *et al.*, 1977). Si l'on considère, par exemple, que pour les espèces étudiées, la matière sèche représente $1/4$ de la matière fraîche à pleine turgescence et environ $1/3$ à $1/2$ en situation de contrainte hydrique élevée (GRIEU, 1986), les teneurs en sucres solubles comprises entre 134 et $273 \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ MS correspondent à des concentrations cytoplasmiques de l'ordre de 450 mM à $1\ 820$ mM, en admettant que le cytoplasme représente 10 p. 100 du volume du protoplaste. Compte tenu de ces volumes élevés, il est plus vraisemblable de penser que ces sucres solubles participent à l'ajustement osmotique dans la vacuole. Les polyols dont les teneurs sont nettement moindres, joueraient éventuellement un rôle osmorégulateur plutôt dans le cytoplasme. Qu'il s'agisse d'effecteurs osmotiques, de substances de réserves ou protectrices des structures cellulaires, cette étude ne permet pas de déterminer les rôles des différents composés organiques dosés qui peuvent différer d'un compartiment cellulaire à l'autre.

En définitive, les réponses de faibles amplitudes observées conduisent à suggérer une participation peut-être plus déterminante des solutés minéraux à l'ajustement osmotique en relation avec l'accentuation de la sécheresse, notamment du potassium comme le suggère NGUYEN (1986).

Reçu le 4 janvier 1988.

Accepté le 6 juin 1988.

Références bibliographiques

- ASPINALL D., PALEG I.G., 1981. Proline accumulation physiological aspects. In « *The physiology and biochemistry of drought resistance in plants* ». Paleg L.G. & Aspinall D. (eds). Acad. Press, 205-242.
- AUSSENAC G., FINKELSTEIN D., 1983. Influence de la sécheresse sur la croissance et la photosynthèse du cèdre. *Ann. Sci. For.*, **40** (1), 67-77.
- AUSSENAC G., GRANIER A., 1978. Quelques résultats de cinétique journalière du potentiel de sève chez les arbres forestiers. *Ann. Sci. For.*, **35** (1), 19-32.
- BEWLEY J.D., 1979. Physiological aspects of desiccation tolerance. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **30**, 195-238.
- BHASKARAN S., SMITH R.H., NEWTON R.J., 1985. Physiological changes in cultured Sorghum cells in response to induced water stress. *Physiol. Plant.*, **79**, 266-269.
- BOGGESS S.F., STEWART C.R., 1980. The relationship between water stress induced proline accumulation and inhibition of protein synthesis in tobacco leaves. *Plant Sci. Letters*, **17**, 245.
- BRIENS M., LARHER F., 1982. Osmoregulation in halophytic higher plants : a comparative study of soluble carbohydrates, polyols, betaines and free proline. *Plant, Cell and Environ.*, **5**, 287-292.
- CROWE J.H., CROWE L.M., CHAPMAN D., 1984. Preservation of membranes in anhydrobiotic organisms : the role of trehalose. *Science*, **223**, 701-703.
- DITTRICH P., KORAK A., 1984. Novel biosynthesis of D-pinitol in *Simmondsia chinensis*. *Phytochemistry*, **23** (1), 65-66.
- DUBROCA E., BORY G., 1981. Composés glucidiques et azotés et résistance à la sécheresse chez *Ailanthus altissima*. *Biochemical Systematics and Ecology*, **9**, 4, 283-288.
- ERICSSON A., 1979. Effects of fertilization and irrigation on the seasonal changes of carbohydrates reversion in different age-classes of needle on 20 year old scot pine trees *Pinus silvestris*. *Physiol. Plant.*, **51**, 478-480.
- FINKELSTEIN D., 1981. *Contribution à la caractérisation écophysologique du cèdre. Etude de la croissance et des échanges gazeux*. Thèse de doctorat de 3^e cycle, Université Nancy I, 145 p.
- FORD C.W., 1982. Accumulation of O-methyl inositol in water stressed *Vigna* species. *Phytochem.*, **21**, 1149-1151.
- GREENWAY H., MUNNS R., 1980. Mechanisms of salt tolerance in non halophytes. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **31**, 149-190.
- GRIEU P., 1986. *Écophysologie du douglas : contribution à l'étude de l'influence des déficits hydriques sur les échanges gazeux, la croissance et l'accumulation de métabolites organiques*. Thèse de doctorat de l'université de Nancy I, 169 p.
- GRIEU P., AUSSENAC G., 1987. Croissance et développement du système racinaire de semis de trois espèces de conifères : *Pseudotsuga menziesii*, *Pseudotsuga macrocarpa* et *Cedrus atlantica*. *Ann. Sci. For.*, **45** (2), 117-124.
- GRIEU P., GUEHL J.M., AUSSENAC G., 1988. The effect of soil and atmospheric drought on photosynthesis and stomatal control of gas exchange in three coniferous species. *Physiol. Plant*, **73** : 97-104.
- HELLEBUST J.A., 1976. Osmoregulation. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **27**, 485-505.
- HSIAO T.C., 1973. Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **24**, 519-570.
- HUBAC C., VIEIRA DA SILVA J., 1980. Indicateurs métaboliques de contraintes mésologiques. *Physiol. Vég.*, **18** (1), 45-53.
- IMAMUL HUQ S.M., 1984. *Comparaison de la résistance au stress salin de *Vigna sinensis* L. et de *Phaseolus aureus* Roxb.* Thèse docteur ingénieur de l'Université de Nancy I, 185 p.
- IRRI, 1976. Laboratory manual for physiological studies on rice, 3rd edn. Souchi Yoshida, Forno D.A., Cock J.H., Gomez K.A. (eds). The international rice research institute, Los Banos, Philippines.
- KOUADIO K.N.V., 1986. *Modification de croissance et remaniements dans la fraction azotée chez de*

- jeunes plants de chêne (Quercus robur L) soumis à un dessèchement. Effet d'un apport exogène de glycine bêtaïne.* Thèse de doctorat de l'Université de Nancy I, 173 p.
- NEWTON R.J., SEN S., PURYEAR J.D., 1986. Free proline changes in *Pinus taeda* L. callus in response to drought stress. *Tree Physiol.*, **1**, 325-332.
- NGUYEN A., 1986. *Effet d'une contrainte hydrique racinaire sur les jeunes plants de pins maritimes (Pinus pinaster Ait.)*. Thèse de doctorat de l'Université de Bordeaux I. 149 p.
- SMITH A.E., 1982. Determining the legume fraction of a grass legume mixture by pinitol analysis. *Agron. J.*, **74**, 157-159.
- SMITH A.E., PHILLIPS D.V., 1982. Influence of sequential prolonged periods of dark and light on pinitol concentration in clover and soybean tissue. *Physiol. Plant.*, **54**, 31-33.
- STEWART C.R., 1972. Effects of proline and carbohydrates on the metabolism exogenous proline by excised bean leaves in the dark. *Plant. Physiol.*, **50**, 551-555.
- STEWART C.R., LARHER F., 1980. Accumulation of amino acids and related compounds in relation to environmental stress. In : (B.J. Mifflin ed.). The biochemistry of plants v5. *Phytochem.*, **16**, 447-453.
- TROLL W., LINDSLEY R., 1955. A photometric method for the determination of proline. *J. Biol. Chem.*, **215**, 655-660.
- VINNING L.C., TABER W.A., 1974. Analysis of the endogenous sugars and polyols of *Claviceps purpurea* on ion exchange resin. *Canad. J. Microbiol.*, **10**, 647-657.
- WYN JONES R.G., STOREY R., LEIGH R.A., AHMAD N., POLLARD A., 1977. A hypothesis on cytoplasmic osmoregulation. In : *Regulation of cell membrane activity in plants* (Marre E., Ciferri O., eds). Elsevier North-Holland biomedical Press. 121-136.