

Comportement hydrique du frêne (*Fraxinus excelsior* L) dans une formation montagnarde mésoxérophile

G Carlier, JP Peltier *, L Gielly

Université Joseph Fourier, laboratoire de biologie alpine,
BP 53 X, 38041 Grenoble cedex, France

(Reçu le 19 novembre 1991; accepté le 20 janvier 1992)

Résumé — L'article décrit les variations diurnes et saisonnières du potentiel hydrique foliaire, de la conductance stomatique et de la transpiration des feuilles d'un frêne dans une station montagnarde mésoxérophile située dans la zone intermédiaire des Alpes nord-occidentales. Le potentiel hydrique de base est très proche du potentiel hydrique du sol à 30 cm de profondeur et en corrélation étroite avec lui. En cas de sécheresse estivale sévère, le potentiel de base peut s'abaisser à $-4,8$ MPa et le potentiel minimum à $-5,5$ MPa sans dommage pour les feuilles. En conditions favorables à l'alimentation en eau, la conductance stomatique maximale atteint $200 \text{ mmol}[\text{H}_2\text{O}] \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$, valeur bien inférieure à celle des frênes des forêts alluviales de plaine. La conductance maximale ne se maintient que brièvement car une fermeture stomatique partielle a lieu au plus tard à midi (heure solaire) et éventuellement dès 7 h. En outre, la conductance maximale diminue quand le sol s'assèche. En conséquence, le frêne de montagne consomme moins d'eau que le frêne de forêt alluviale. Cependant, sa survie au cours des périodes de sécheresse est attribuée à la stratégie de tolérance plus qu'à celle d'évitement.

***Fraxinus excelsior* L = frêne / stomate / potentiel hydrique / sécheresse**

Summary — **Water relations of ash (*Fraxinus excelsior* L) in a mesoxerophilic mountain stand.** This paper reports on the diurnal and seasonal variations in water potential, stomatal conductance, and transpiration of the leaves of an ash tree in a mesoxerophilic mountain stand situated in the intermediate zone of the north-western Alps. The pre-dawn water potential is close to the soil water potential at 30 cm depth and is closely correlated with the latter. In the case of pronounced summer drought the pre-dawn water potential and minimum water potential of leaves may fall as low as -4.8 MPa and -5.5 MPa, respectively. Under good water supply conditions the maximum stomatal conductance may reach $200 \text{ mmol} (\text{H}_2\text{O}) \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$, a value much lower than that of ash leaves in alluvial forests. The maximum stomatal conductance holds for only a short time, as stomata partially close at noon (solar time) at the latest, and in some cases as early as 7 am. Moreover, the maximum stomatal conductance decreases as the soil dries up. Accordingly ash water uptake is less in mountain stands than in alluvial forests. The survival of ash during drought is, however, attributed to tolerance strategy rather than to avoidance strategy.

***Fraxinus excelsior* L = ash / stoma / water potential / water stress**

* Correspondance et tirés à part

INTRODUCTION

La croissance et la productivité du frêne dépendent principalement de l'alimentation en eau à partir du sol (Devauchelle et Lévy, 1977). Les sols doivent être bien pourvus en eau, ni trop tassés, ni trop argileux, afin que les racines puissent s'enfoncer jusqu'à 1 m ou 1,50 m (Le Goff et Lévy, 1984). Le besoin en eau du frêne (masse d'eau consommée par unité de matière sèche produite) est plus élevé (Braun, 1977) et la transpiration est plus intense (Ladefoged, 1963) que pour d'autres arbres présents dans les mêmes formations que le frêne, comme l'érable sycomore.

Dans les Alpes nord-occidentales le frêne se trouve principalement dans les forêts alluviales à nappe phréatique de profondeur modérée (profondeur moyenne : 0,6–2,4 m; Pautou, 1970). Ce frêne de forêt alluviale est sujet à une transpiration très élevée pouvant atteindre 12,4 mmol m⁻².s⁻¹ (Besnard et Carlier, 1990), ce qui est dû à une conductance stomatique élevée (maximum : 800 mmol m⁻².s⁻¹), peu sensible à la température et à l'humidité atmosphérique. Cependant, le potentiel hydrique foliaire ne s'abaisse jamais au-dessous de -2 MPa, valeur assez banale pour un feuillu de région tempérée (Hinckley *et al*, 1978).

En plus des frênaies alluviales, il existe, aux étages collinéen et montagnard inférieur, des frênaies à noisetier (*Corylus avellana* L) et à l'étage montagnard supérieur, des frênaies à bouleau (*Betula pendula* Roth) souvent installées sur des éboulis à sol peu épais et donc épisodiquement soumises à la sécheresse estivale (Pautou *et al*, 1991). Le présent travail se rapporte à un frêne d'une telle formation montagnarde mésoxérophile. L'objectif est d'obtenir des informations quantitatives sur les potentiels hydriques

atteints dans le sol et dans les feuilles, sur la transpiration et la conductance stomatique, afin de les comparer aux valeurs réalisées chez les frênes de forêt alluviale et de rechercher les modalités de l'adaptation du frêne montagnard à son biotope.

MÉTHODES D'ÉTUDE

Site d'étude

Le site choisi se trouve sur la commune d'Huez (Isère) à 1 350 m d'altitude. Les coordonnées géographiques sont les suivantes : 45°4'34"N, 6°3'21"E. Du point de vue phytogéographique et bioclimatique, le site appartient à la zone «intermédiaire» des Alpes nord-occidentales, définie par un angle de Gams compris entre 40° et 50° (Ozenda, 1985). La formation végétale est une prairie de fauche (abandonnée) à *Arrhenatherum elatius* (L) J et C Presl et *Trisetum flavescens* (L) PB largement colonisée par *Agropyrum campestre* Godr et Gr et bocagée de frênes (*Fraxinus excelsior* L) et de quelques chênes sessiles (*Quercus petraea* [Mattuschka] Lieblein). Les frênes sont traités en taillis; les cépées sont distantes de 10–15 m; les brins les plus forts ont 25–60 ans et 8–12 m de haut. La pente, orientée vers le SE, est d'environ 10%.

Le sol est un limon sableux remplissant les interstices d'un éboulis de gros blocs schisteux, qui n'ont pas permis de creuser à plus de 60 cm; l'enracinement observé ne dépasse pas 40 cm de profondeur.

Potentiel hydrique du sol

Le potentiel hydrique du sol a été mesuré, selon la méthode du point de rosée, au moyen de sondes hygrométriques Wescor PCT 55 placées horizontalement (Bruckler, 1984) aux profondeurs de 5, 15, 30, 45 et 60 cm et reliées à un microvoltmètre Wescor HR-33 T. Les mesures étaient faites avant le lever du soleil. Lorsqu'elles ont été répétées au cours d'une même journée, il n'a pas été constaté de variation, sauf à 5 cm où l'échauffement diurne rend les mesures invalides.

Conductance stomatique et potentiel hydrique foliaire

La conductance stomatique des folioles a été déterminée à l'aide d'un poromètre Li-Cor 1600, uniquement sur la face adaxiale (Besnard et Carlier, 1990). La résistance, affichée en s.cm^{-1} , est convertie en conductance g_s ($\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) suivant Körner et Cochran (1985). Immédiatement après la mesure porométrique la foliole était détachée et son potentiel hydrique ψ_f mesuré à l'aide d'une bombe de pression (Scholander *et al.*, 1965). Toutes les heures 5 folioles appartenant à des feuilles différentes étaient traitées successivement. De telles séries horaires étaient répétées 11 à 14 fois au cours de la journée. Toutes les folioles utilisées étaient adultes et ont été choisies dans le quadrant sud d'une même cépée, entre 2,5 et 3,5 m de hauteur sur des brins de 15 cm de diamètre au moins et d'environ 9 m de haut.

Conditions microclimatiques

Au début et à la fin de chaque série horaire, la température et l'humidité de l'air étaient déterminées à proximité du feuillage (mais à l'abri du soleil) à l'aide d'un thermo-hygromètre Coreci, régulièrement recalé suivant la notice du constructeur. L'éclairement (ou irradiance, en μmol [photons] $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) reçu par chaque foliole, perpendiculairement au limbe, était mesuré à l'aide d'un capteur Li-Cor 190-SB installé sur le poromètre.

Les précipitations indiquées sont celles du poste météorologique de Bourg d'Oisans, distant de 4 km.

Calcul de la transpiration

La transpiration mesurée par le poromètre est considérée comme différente de la transpiration réelle de la foliole à l'air libre, car l'atmosphère de la cuvette est plus chaude et plus sèche que l'air ambiant. La transpiration (E_{cal} en $\text{mmol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$) a donc été calculée en tenant compte de la pression de vapeur d'eau dans l'air, de la pression de vapeur saturante à la température de la

foliole et de la résistance stomatique donnée par le poromètre; la résistance de la couche limite a été prise égale à celle existant dans le poromètre, soit $0,2 \text{ s.cm}^{-1}$.

Les valeurs retenues pour la conductance stomatique, la transpiration et le potentiel hydrique sont les moyennes de chaque série horaire.

Relations entre RWC et potentiels

Les relations entre la teneur en eau relative (RWC %, Turner et Kramer, 1980) et les potentiels hydrique ψ_f et osmotique ψ_s ont été déterminées, à des dates choisies, sur des lots de folioles. Les folioles ont d'abord été saturées ($\psi_f = 0$, RWC = 100%) par séjour de 48 h en atmosphère saturée, à 5 °C, la base du limbe étant immergée dans de l'eau distillée. Plusieurs folioles saturées ont été tuées par immersion dans l'azote liquide et leur potentiel osmotique à l'état saturé ψ_{s0} a été déterminé dans des chambres en inox munies de sondes psychrométriques Wescor PST 55 reliées à un microvoltmètre Wescor PR 55 (une foliole par chambre). Les folioles restantes ont été amenées à différents niveaux de RWC et on a mesuré leur potentiel hydrique ψ_f puis, après passage dans l'azote liquide, leur potentiel osmotique ψ_s . Dans une série décroissante de RWC, le premier RWC pour lequel $\psi_s = \psi_f$ indique, par défaut, le début de perte de turgescence; le potentiel correspondant est ψ_{sl} .

Tests statistiques

Les corrélations ont été éprouvées par le test de Pearson ou, lorsque celui-ci est illicite, par le test de Kendall (Sokal et Rohlf, 1981).

RÉSULTATS

Les conditions hydriques du milieu et le potentiel foliaire de base (fig 1)

Les mesures ont commencé le 16 août 1988 à la suite d'une période de 6 se-

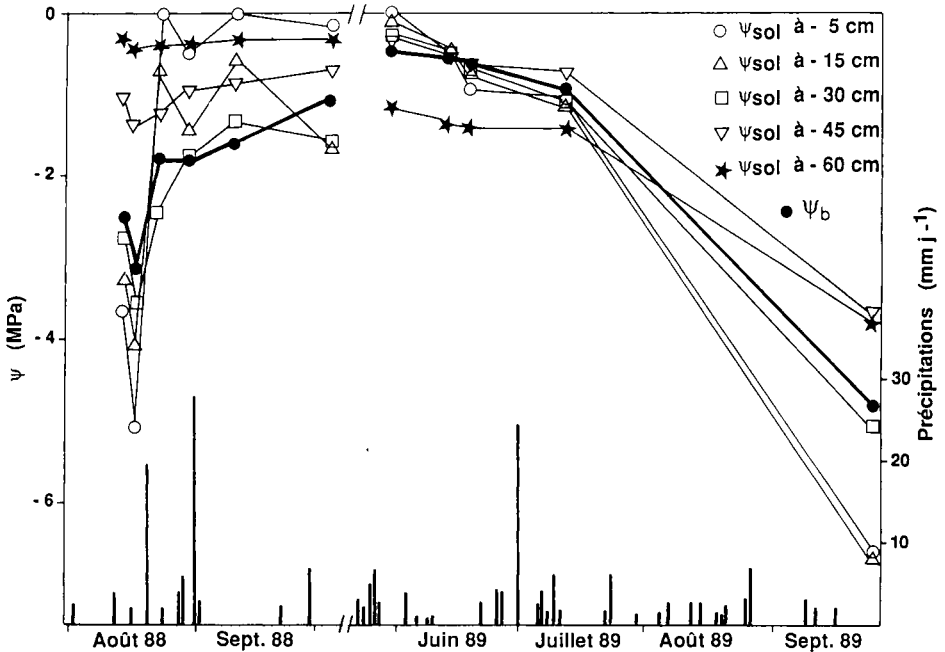


Fig 1. Marche saisonnière du potentiel hydrique du sol ψ_{sol} à 5 profondeurs et du potentiel hydrique de base ψ_b des feuilles de frêne (en haut). Précipitations (en bas).

maines caractérisée par des précipitations réduites; le sol était sec ($\psi_{sol} = -2,73$ MPa à 30 cm de profondeur le 16 août 1988) et le gradient des potentiels hydriques croissant vers la profondeur. La pluie du 20 août 1988 a fait remonter les potentiels, instantanément en surface et plus progressivement en profondeur.

La campagne de mesures de 1989 a commencé fin mai, sur sol bien humide en surface avec un gradient de potentiel légèrement décroissant vers la profondeur. L'été n'a comporté que des précipitations minimales de juillet à septembre, l'assèchement du sol à partir de la surface entraînant l'inversion du gradient. En fin de saison, le sol était extrêmement sec ($\psi_{sol} = -5,09$ MPa à 30 cm de profondeur le 27

septembre 1989). L'été 1990 a connu une sécheresse moins poussée ($\psi_{sol} = -1,95$ MPa à -30 cm le 7 septembre 1990).

Les mesures physiologiques ont donc pu être faites dans un intervalle très large de conditions hydriques édaphiques. Le potentiel de base des feuilles ψ_b suit les variations de potentiel du sol. En fait il est, sauf rares exceptions, compris entre les potentiels du sol à 30 et à 45 cm de profondeur (fig 1). Le ψ_b est très étroitement corrélé au ψ_{sol} à -30 cm ($r = 0,984$; $n = 11$; $P < 0,01$). Les corrélations de ψ_b avec les ψ_{sol} aux autres profondeurs sont moins bonnes. Il n'y a pas de corrélation entre ψ_b et le ψ_{sol} à -60 cm, profondeur à laquelle il n'a pas été observé de racines.

Même quand ψ_b était au plus bas ($-3,16$ MPa le 18 août 1988 et $-4,80$ MPa le 27 septembre 1989) les feuilles paraissaient turgescentes et ne présentaient pas de signes de dommages. Cependant quelques frênes voisins ont subi des dommages se manifestant pas le brunissement de certaines feuilles.

Schémas des variations diurnes des grandeurs physiologiques

Toutes les journées de mesures se sont déroulées par temps bien à très bien ensoleillé. La figure 2 donne 4 exemples de variations des grandeurs physiologiques, choisis pour couvrir l'ensemble des conditions hydriques rencontrées, des plus modérées ($\psi_b = -0,48$ MPa le 31 mai 1989) aux plus sévères ($\psi_b = -4,8$ MPa le 27 septembre 1989). Les valeurs extrêmes pour toutes les journées sont portées au tableau I.

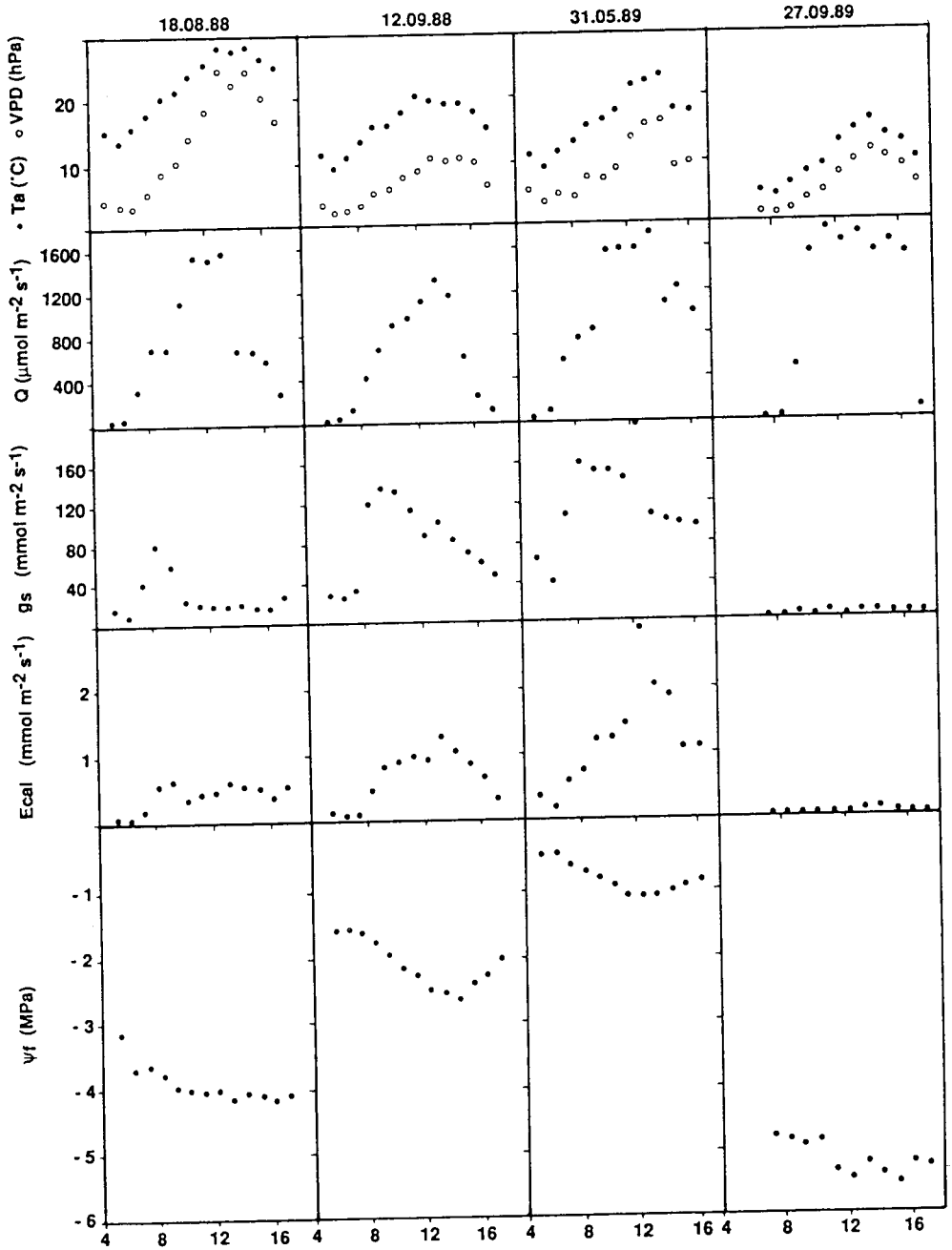
La conductance stomatique, faible mais rarement nulle avant le lever du soleil, augmente avec l'éclairement et culmine dans

la matinée (fig 2). Le maximum de conductance tend à être plus précoce en période sèche qu'en période humide; par exemple il s'est produit à 8 h le 18 août 1988 ($\psi_b = -3,16$ MPa) et à 12 h le 31 mai 1989 ($\psi_b = -0,48$ MPa). La conductance décroît ensuite de 30 à 75%, en 1–2 h, tandis que l'éclairement continue à augmenter. Elle reste alors plus ou moins constante ou décroît doucement jusqu'à la fin de la journée, où la fermeture des stomates s'accroît. Le 27 septembre 1989 ($\psi_b = -4,8$ MPa) les stomates se sont très peu (et cependant significativement) ouverts et le moment du maximum de conductance est imprécis.

Le maximum de transpiration se produit en milieu de journée. Il est toujours postérieur au maximum de conductance, ce qui résulte évidemment du fait que la température et le VPD atmosphériques continuent à augmenter alors que la conductance diminue. Quant au minimum de potentiel hydrique foliaire, il est atteint en milieu de journée ou plus tard. Il coïncide le plus souvent avec le maximum de transpiration à ± 1 h près (ce qui représente le pas de temps des mesures). Cependant les 18 et

Tableau I. Valeurs extrêmes journalières des grandeurs physiologiques.

Dates	ψ_b	g_{smax}		E_{cal} maximal		ψ_{fmin}		$\Delta\psi$
	MPa	valeur	heure	valeur	heure	valeur	heure	
		mmol.m ⁻² .s ⁻¹		mmol.m ⁻² .s ⁻¹		MPa		MPa
16 août 1988	-2,50	55,0	7 h 00	0,860	11 h 15			
18 août 1988	-3,16	79,8	8 h 15	0,620	9 h 15	-4,18	16 h 10	1,02
24 août 1988	-1,77	127,4	7 h 15	0,843	13 h 20	-2,66	13 h 20	0,89
31 août 1988	-1,82	70,6	8 h 30	0,978	11 h 30	-3,08	14 h 20	1,26
12 sept 1988	-1,59	135,2	9 h 10	1,255	13 h 10	-2,67	14 h 05	1,08
5 oct 1988	-1,06							
31 mai 1989	-0,48	200,2	12 h 00	2,900	12 h 00	-1,13	12 h 00	0,65
14 juin 1989	-0,51	190,4	9 h 30	2,532	12 h 30	-1,48	12 h 30	0,97
19 juin 1989	-0,65	117,9	7 h 30	1,703	11 h 30	-1,75	11 h 30	1,10
13 juill 1989	-0,93	160,9	8 h 30	2,015	12 h 30	-2,27	11 h 40	1,34
27 sept 1989	-4,80	6,6	13 h 10	0,127	13 h 10	-5,54	14 h 10	0,74



31 août 1988, le minimum de ψ_f est nettement plus tardif mais cela correspond à des courbes de variation de la transpiration très aplaties.

Relation de la conductance avec l'éclairement reçu par les feuilles

Si, pour chaque journée, on traçait le graphe des points représentant la conductance en fonction de l'éclairement sans tenir compte de leur ordre chronologique, ces points s'ajusteraient, avec une dispersion notable, à des courbes d'allure hyperbolique comportant un plateau quasi horizontal atteint pour des éclairagements compris entre 400 et 800 μmol (photons) $\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Mais si on relie les moyennes horaires dans l'ordre chronologique (fig 3) on obtient des boucles qui peuvent être décomposées en 5 segments comme suit :

- a) une phase d'ouverture d'une durée de 2–3 h; nous appelons «efficacité lumineuse» la pente moyenne de ce segment;
- b) un plateau correspondant approximativement à la conductance maximale et pouvant se réduire à celle-ci (par exemple le 18 août 1988, fig 3);
- c) un décrochement constitué par la diminution de conductance sous éclairage constant ou croissant et réalisé en 1–2 h;
- d) une phase de «conductance stabilisée», sous éclairage décroissant, qui dure plusieurs h jusqu'à ce que l'éclairage retombe au voisinage de 200 μmol (photons) $\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$;
- e) la fermeture finale dont le tracé se confond avec celui de l'ouverture matinale.

Cette phase n'est observée que si les mesures sont prolongées suffisamment tard.

Tout se passe comme s'il existait 2 relations distinctes de g_s avec l'éclairement, l'une s'appliquant le matin jusqu'au décrochement (a, b) et l'autre après le décrochement (d, e). Le 27 septembre 1989 les conductances sont tellement faibles que les 2 relations sont confondues. Le passage d'une relation à l'autre suggère l'intervention, directe ou indirecte, de facteurs autres que l'éclairement.

Relations de la conductance avec des variables autres que l'éclairement

L'étude des conditions microclimatiques (température, VPD) existant au moment où

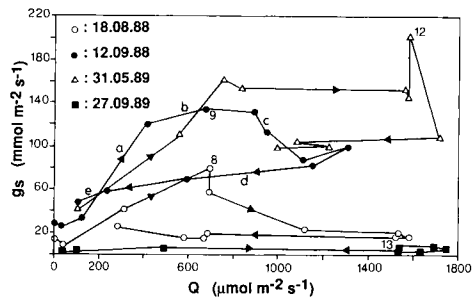


Fig 3. Quatre exemples (mêmes dates que pour la fig 2) de relation entre la conductance stomatique g_s et l'éclairement reçu par la feuille Q . Chaque point représente la moyenne de 5 mesures. Les courbes se lisent dans le sens chronologique indiqué par les flèches (un point par heure). L'heure du maximum de conductance est indiquée à côté du point correspondant.

Fig 2. Quatre exemples de cinétique diurne des conditions microclimatiques (température, T_a ; VPD, éclairement; Q) et des paramètres physiologiques foliaires (conductance, g_s ; transpiration, E_{cal} ; potentiel hydrique, ψ_f). Chaque point représente la moyenne de 5 mesures (sauf pour T_a et VPD : 2 mesures).

la conductance est maximale ou au début du «décrochement» (les 2 étant occasionnellement confondus) ne fait apparaître aucune coïncidence remarquable (résultats non présentés). En revanche plusieurs corrélations significatives, voire très significatives, ont été mises en évidence (tableau II):

– la conductance maximale g_{smax} diminue très significativement avec le potentiel de base ψ_b ($\tau = 0,778^{**}$); elle diminue aussi avec le potentiel hydrique foliaire qui lui est concomitant; mais cette relation est moins étroite que la précédente ($\tau = 0,666^*$);

– la «conductance stabilisée» est très étroitement corrélée au potentiel de base ($\tau = 0,911^{**}$); cette relation peut n'être pas indépendante de la précédente car la conductance maximale et la conductance stabilisée sont elles-mêmes en étroite corrélation ($\tau = 0,778^{**}$);

– l'efficacité lumineuse décroît avec le ψ_b ($\tau = 0,688^*$); cette relation est indépendante de celle qui relie g_{smax} à ψ_b , car g_{smax} n'est pas corrélée avec l'efficacité lumineuse (autrement dit, ce n'est pas parce que la conductance augmente vite à partir du lever du soleil qu'elle atteindra une valeur maximale élevée).

Ainsi la sécheresse entraîne une diminution de l'ensemble des valeurs de la conductance et une détérioration de la réponse des stomates à l'éclairement.

Relation entre le potentiel ψ_f et la transpiration E_{cal} (fig 4)

Les courbes exprimant cette relation s'étagent exactement dans l'ordre des potentiels de base, ce qui montre qu'en toute circonstance le ψ_f dépend d'abord des conditions édaphiques et ensuite seulement de la transpiration.

Tableau II. Corrélations des paramètres stomatiques et de la conductance hydraulique avec le potentiel de base.

Dates	ψ_b MPa	g_{smax} $mmol.m^{-2}.s^{-1}$	g_s Stabilisée $mmol.m^{-2}.s^{-1}$	Efficacité lumineuse $mmol[H_2O] :$ $\mu mol[photons]$	Conductance hydraulique $mmol.m^{-2}.s^{-1}$ MPa^{-1}
16 août 1988	-2,50	55,0	26	0,119	
18 août 1988	-3,16	79,8	20	0,112	0,927
24 août 1988	-1,77	127,4	45	0,280	1,047
31 août 1988	-1,82	70,6	34	0,168	0,925
12 sept 1988	-1,59	135,2	70	0,288	1,156
31 mai 1989	-0,48	200,2	100	0,200	3,745
14 juin 1989	-0,51	190,4	110	0,603	2,597
19 juin 1989	-0,65	117,9	80	0,375	2,045
13 juill 1989	-0,93	160,9	90	0,940	1,587
27 sept 1989	-4,80	6,6	4	0,004	0,223
τ de Kendall		0,778 ^{**}	0,911 ^{**}	0,688 [*]	0,943 ^{**2}

1^{**} $P \leq 0,01$; * : $0,01 < P \leq 0,05$; 2 Corrélation entre la conductance hydraulique et g_{smax} : $t = 0,833^{**}$.

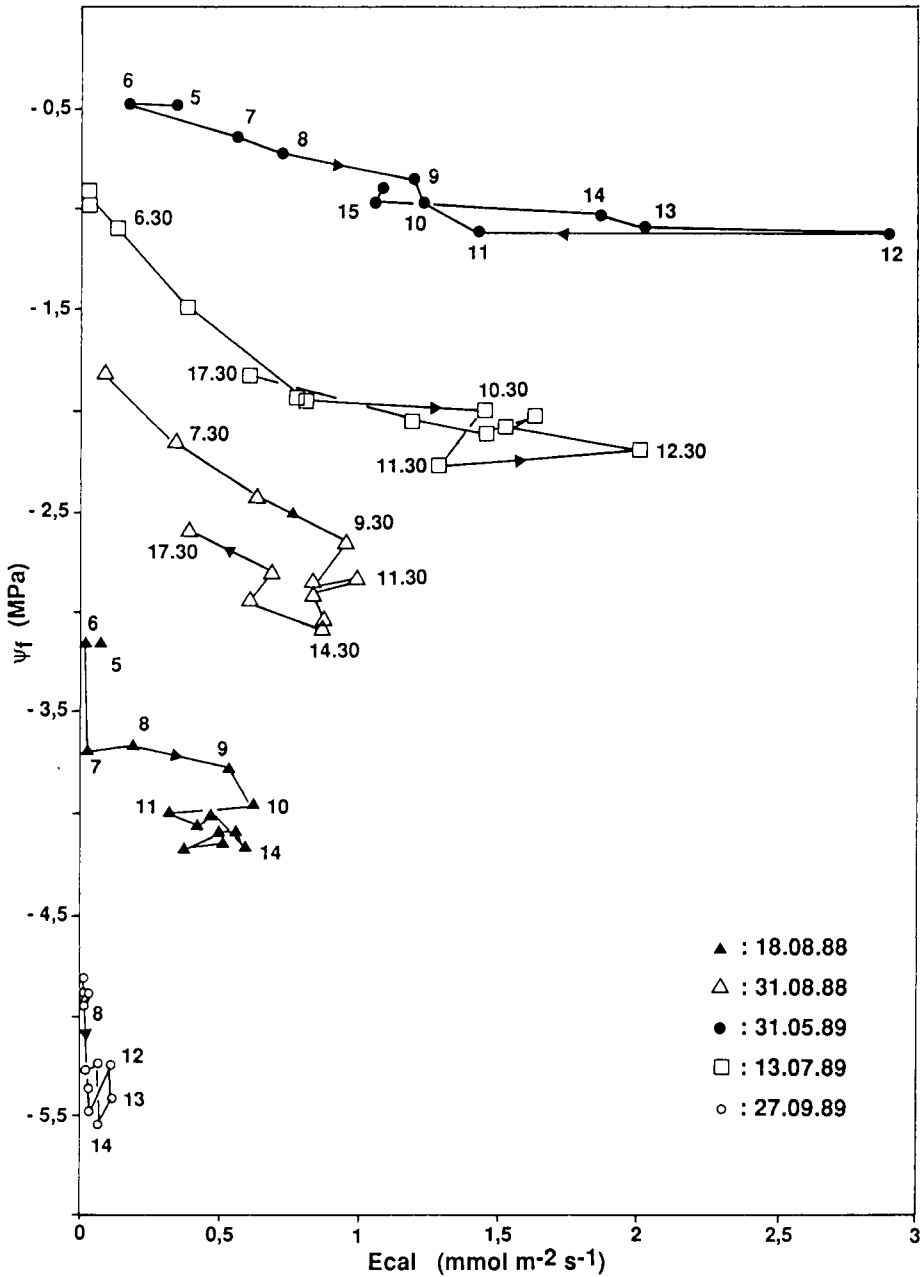


Fig 4. Exemples de relations journalières entre le potentiel hydrique foliaire ψ_f et la transpiration E_{cal} . Chaque point représente la moyenne de 5 mesures. Les courbes se lisent dans le sens chronologique indiqué par les flèches (un point par h). L'heure est indiquée à côté de chaque point.

L'augmentation de la transpiration au cours de la journée, même si elle est minimale (ex: le 27 septembre 1989), est toujours accompagnée d'une chute de potentiel. L'écart $\Delta\psi$ entre le potentiel de base et le potentiel minimal ne varie pas significativement d'une journée à l'autre (tableau I) alors que la transpiration décroît de façon évidente quand la sécheresse s'accroît.

En conditions de sécheresse modérée ($\psi_b > -1,5$ MPa) le potentiel minimal coïncide presque exactement avec la transpiration maximale et, à transpiration égale, le potentiel est sensiblement le même avant et après ce point extrême : la relation entre ψ_f et E_{cal} ne comporte pas d'hystérésis. Quand les conditions sont plus sévères ($\psi_b < -1,5$ MPa) le potentiel minimal peut être postérieur à la transpiration maximale et un effet d'hystérésis peut apparaître.

Toutes les régressions linéaires de ψ_f sur E_{cal} sont significatives. Dans quelques cas, les points s'ajustent mieux à une relation quadratique, donc curvilinéaire, qu'à une relation linéaire; mais en aucun cas il n'y a de différence significative entre les 2 coefficients de corrélation. En conséquence c'est la pente de la relation linéaire qui est considérée comme représentant la résistance hydraulique sol-feuille (Reich et Hinckley, 1989). L'inverse de cette résistance est la conductance hydraulique sol-feuille (tableau II). De façon hautement significative, la conductance hydraulique sol-feuille diminue (fig 5) avec le potentiel de base ψ_f ($r = 0,943^{**}$).

Relation entre le potentiel hydrique foliaire ψ_f et la conductance stomatique g_s (fig 6)

Dans tous les cas, l'augmentation de g_s est accompagnée d'une chute de ψ_f . Les différences concernent les événements

postérieurs au maximum de g_s . En bonnes conditions d'humidité du sol (le 31 mai 1989 ainsi que le 14 juin 1989, non présenté) le ψ_f ne décroît pas, ou à peine, au-dessous de la valeur qu'il a atteinte au moment du maximum de g_s ; la réduction de la conductance freine suffisamment la transpiration pour stopper la chute de ψ_f . Au contraire, quand les conditions hydriques édaphiques sont plus sévères (ex: le 12 septembre 1988 et le 18 août 1988) le ψ_f continue de décroître pendant que les stomates se ferment et cette décroissance supplémentaire peut atteindre $-0,7$ MPa; la réduction de conductance ne freine pas suffisamment la transpiration pour stopper la chute de ψ_f . En conditions de sécheresse extrême (le 27 septembre 1989) le blocage de ψ_f réapparaît.

Le caractère le plus remarquable de la relation de ψ_f à g_s (fig 6) est que la même conductance stomatique peut être réalisée pour des potentiels extrêmement différents, suivant les conditions hydriques du sol. Ceci suggère qu'un ajustement osmotique se produit au cours des périodes de sécheresse.

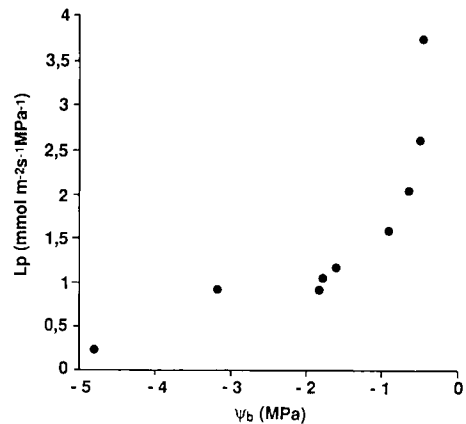


Fig 5. Relation entre la conductance hydraulique sol-feuille L_p et le potentiel de base ψ_b .

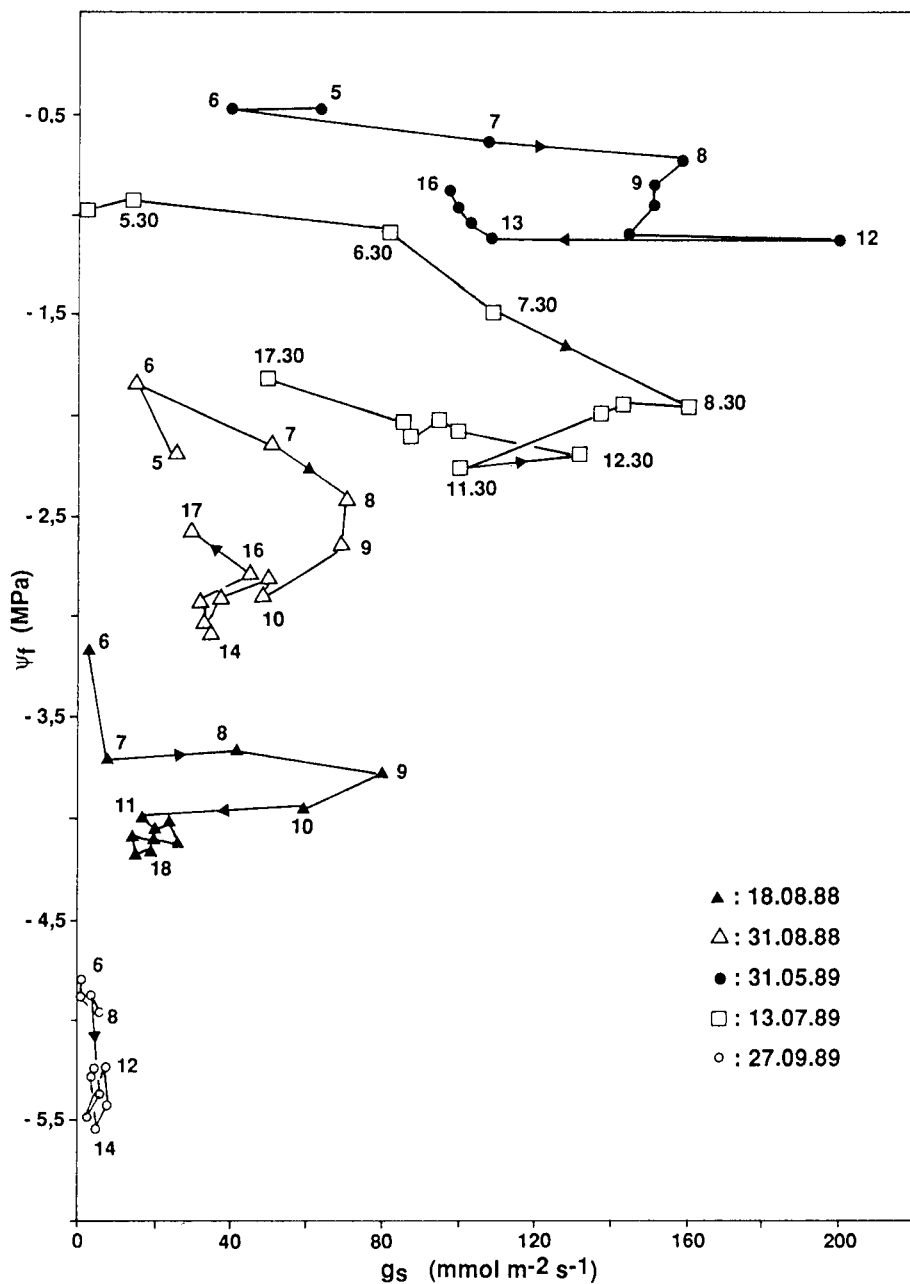


Fig 6. Exemples de relations journalières entre le potentiel hydrique foliaire ψ_f et la conductance stomatique g_s . Chaque point représente la moyenne de 5 mesures. Les courbes se lisent dans le sens chronologique indiqué par les flèches (un point par h). L'heure est indiquée à côté de chaque point.

Indices de l'ajustement osmotique

Cette recherche, exécutée au cours de l'été 1990, a consisté à comparer le potentiel osmotique à l'état saturé ψ_{so} et en limite de turgescence ψ_{sl} , pour des folioles récoltées sur le même arbre soumis à 2 conditions hydriques très différentes (tableau III). Les potentiels de base sont inconnus mais voisins des potentiels du sol à 30 cm de profondeur. La baisse de ψ_{so} et de ψ_{sl} accompagnant l'assèchement du sol du 28 juin au 7 septembre indique l'existence de l'ajustement osmotique.

DISCUSSION

Le premier objectif de ce travail était d'obtenir des données quantitatives permettant de comparer le comportement hydrique du frêne en formation montagnarde mésoxérophile avec celui du frêne de forêt alluviale (Besnard et Carlier, 1990). Les valeurs extrêmes des grandeurs pertinentes, mesurées en l'absence de dommages visibles immédiats, sont portées au tableau IV.

Le frêne de forêt alluviale enfonce ses racines jusqu'à 1,25 m de profondeur.

Tableau III. Potentiels osmotiques en début et en fin de saison sèche.

Dates	ψ_{sol} à - 30 cm (MPa)	ψ_{so} des feuilles saturées (MPa)	ψ_{sl} en limite de turgescence (MPa)
28 juin 1990	-0,5	-1,67 ± 0,08 ¹	-2,0
07 sept 1990	-2,0	-2,76 ± 0,09	-3,5

¹ Moyenne ± écart type.

Tableau IV. Valeurs extrêmes mesurées chez le frêne montagnard ¹ et chez le frêne de forêt alluviale ².

Variables	Frêne montagnard	Frêne alluvial
ψ_b (MPa)	-0,48 - 4,80	-0,08 - 0,20
ψ_{\min} (MPa)	-1,13 - 5,54	-0,96 - 1,94
$\Delta\psi = \psi_b - \psi_{\min}$ (MPa)	0,65 - 1,34	0,85 - 1,79
$g_{s\max}$ (mmol.m ⁻² .s ⁻¹)	6,6 - 200	476 - 807
E_{cal} maximum (mmol.m ⁻² .s ⁻¹)	0,13 - 2,9	5,6 - 12,4
Conductance hydraulique sol-feuille (mmol.m ⁻² .s ⁻¹ MPa ⁻¹)	0,9 - 3,7	10,8

¹ Présent travail; ² Besnard et Carlier, 1990.

Dans la zone des racines, le potentiel hydrique du sol ne tombe jamais au-dessous de $-0,1$ MPa, grâce aux remontées capillaires s'effectuant à partir de la nappe phréatique. Le frêne montagnard installé sur éboulis de blocs enfonce ses racines jusqu'à $0,4$ m et prélève l'eau du sol au voisinage de $0,3$ m où le potentiel peut, en cas de sécheresse prolongée, s'abaisser à -5 MPa. En conséquence, le frêne de forêt alluviale n'est jamais soumis à la sécheresse édaphique alors que le frêne montagnard l'a été, dans le biotope choisi ici, 3 étés de suite (1988, 1989, 1990).

Le frêne de plaine est réputé gros consommateur d'eau (Ladefoged, 1963; Aussenac et Lévy, 1983), réputation méritée également par le frêne de forêt alluviale (tableau IV). Le frêne montagnard est beaucoup plus sobre, même en bonnes conditions d'humidité du sol, et restreint notablement sa transpiration en période de sécheresse. Cette différence repose sur celle des conductances stomatiques maximales (tableau IV) et sur la cinétique diurne de l'ouverture stomatique. Le frêne de forêt alluviale garde ses stomates grand ouverts une bonne partie de la journée, sauf en cas de diminution notable de l'ensoleillement; le frêne montagnard les ferme partiellement, au plus tard à midi et habituellement beaucoup plus tôt (tableau I).

Les jours chauds et secs où sa transpiration est intense, le frêne de forêt alluviale subit une chute abrupte du potentiel hydrique foliaire sans qu'intervienne aucune régulation stomatique. Cependant, grâce aux bonnes conditions édaphiques et à une conductance hydraulique sol-feuille remarquablement élevée, le ψ_f minimal ne tombe pas au-dessous de -2 MPa. Le frêne montagnard fait l'inverse. Sous l'effet dominant de la sécheresse du sol, le ψ_f de ses feuilles peut atteindre des valeurs très basses, plus proches de celles d'arbres de

régions arides ou désertiques (Roberts *et al*, 1981; Nilsen *et al*, 1984) que de celles de feuillus de régions tempérées (Hinckley *et al*, 1978). En revanche, la chute diurne de ψ_f est plus modérée que celle du frêne de forêt alluviale, grâce à la fermeture partielle des stomates; toutefois cette régulation n'a qu'une efficacité limitée puisqu'à compter de son déclenchement, il peut encore se produire une chute de potentiel atteignant $-0,7$ MPa.

Au vu de ces différences de comportement entre frêne de forêt alluviale et frêne de montagne, une étude génétique comparée serait justifiée.

Un second domaine de discussion concerne la signification adaptative des propriétés mises en évidence.

Les stomates s'ouvrent d'autant moins que la sécheresse est plus prononcée comme le montre la corrélation très significative entre la conductance maximale et le potentiel de base, déjà établie pour d'autres arbres (Reich et Hinckley, 1989). En outre, quand le ψ_b s'abaisse, l'efficacité de l'éclairement sur l'ouverture stomatique diminue (tableau III). Davies et Kozlowski (1975) ont montré que la réponse des stomates aux changements d'éclairement est influencée négativement par la détresse hydrique chez plusieurs arbres, à des degrés divers selon l'espèce (*Fraxinus americana* est relativement peu sensible).

Ces éléments du comportement du frêne de montagne contribuent à limiter la transpiration mais ne limitent que très imparfaitement la diminution de ψ_f . Selon Aussenac et Granier (1978) la chute diurne de potentiel foliaire $\Delta\psi$ est limitée à $0,4$ MPa quand la transpiration est exclusivement cuticulaire; des arbres méditerranéens ont même un $\Delta\psi$ nul en période estivale (Morrow et Mooney, 1974). Chez notre frêne montagnard, cette situation n'a jamais été observée: même en cas de sé-

cheresse extrême, une ouverture stomatique significative se produit et $\Delta\psi$ atteint 0,74 MPa.

Une autre propriété peu favorable à la stabilisation du ψ_f réside dans la conductance hydraulique sol-feuille (tableau IV). Non seulement, celle-ci, dans les meilleures conditions, est 3 fois plus faible chez le frêne montagnard que chez le frêne de forêt alluviale, ce qui, à transpiration égale, favorise la chute du ψ_f , mais encore on observe une diminution progressive de cette conductance quand la sécheresse s'accroît. Selon Reich et Hinckley (1989), cette diminution de la conductance hydraulique peut être due à l'augmentation de la résistance hydraulique du sol et à des mécanismes propres à l'arbres et donc susceptibles de variations selon l'espèce et le milieu, tels que la disparition des fines racines et la cavitation. Ce dernier mécanisme serait prépondérant chez la vigne (Schultz et Matthews, 1988).

Ainsi, parmi les stratégies adaptatives définies par Ludlow (1989), le frêne montagnard ne pratique pas celle de l'évitement puisqu'il ne possède pas de dispositif adéquat pour limiter la chute de son potentiel hydrique foliaire. Il survivrait donc aux épisodes de sécheresse estivale par la stratégie de tolérance. On peut observer que notre frêne a supporté sans dommage, le 27 septembre 1989, des potentiels foliaires allant de $-4,8$ à $-5,5$ MPa pendant que d'autres individus du même biotope subissaient des dommages (constatés plusieurs jours plus tard). Le potentiel critique défini par Levitt (1963), correspondant à un seuil létal, a donc été approché.

L'un des éléments de la stratégie de tolérance est l'ajustement stomatique, «processus par lequel les réponses stomatiques sont modifiées pour être appropriées à la nouvelle situation de détresse

hydrique» (Ludlow, 1980). Le frêne de montagne pratique l'ajustement stomatique puisque la relation entre g_s et ψ_f se modifie avec l'avancement de la sécheresse (fig 6). Un mécanisme possible de l'ajustement stomatique est l'ajustement osmotique (Ludlow, 1980; Hinkley *et al*, 1980). L'ajustement osmotique favorise le maintien de la turgescence. Il est mesuré par l'abaissement du potentiel osmotique dans des situations précises, par exemple à pleine turgescence ou à la limite de perte de turgescence, le second critère étant plus sensible (Turner et Jones, 1980). C'est bien ce qui se produit chez le frêne de montagne (tableau III). L'ajustement osmotique a lieu chez l'abricotier (Loveys *et al*, 1987) et aussi, en même temps que l'ajustement stomatique, chez *Cornus sanguinea*, alors que l'un et l'autre manquent chez d'autres arbres, dont l'olivier (Hinckley *et al*, 1980).

Un dernier point à discuter se rapporte au déterminisme des mouvements stomatiques, mais il ne faut pas perdre de vue qu'un travail comme celui-ci, effectué en conditions naturelles incontrôlables, n'est pas particulièrement approprié à la mise en évidence des facteurs responsables.

L'éclairement intervient de façon prépondérante en début et en fin de journée. L'efficacité lumineuse, qui mesure la sensibilité des stomates à l'augmentation matinale de l'éclairement, est en corrélation significative avec le potentiel de base (tableau II) comme l'est aussi, de façon très significative, la conductance maximale. Ces faits peuvent s'interpréter, à la suite de Gollan *et al* (1985), comme indiquant une dépendance du fonctionnement stomatique par rapport aux conditions hydriques régnant dans le sol au voisinage des racines. Le signal transmis des racines aux feuilles pourrait être constitué par la variation de concentration de l'acide abscissique dans la sève brute (Wartinger

et al, 1990). Cependant Reich et Hinckley (1989) suggèrent que le signal pourrait être constitué par la valeur de la conductance hydraulique sol-feuille. Effectivement, chez le frêne montagnard, il existe des corrélations très significatives, d'une part entre la conductance stomatique maximale et la conductance hydraulique sol-feuille ($\tau = 0,833^{**}$), d'autre part entre la conductance hydraulique sol-feuille et le potentiel de base ($\tau = 0,943^{**}$; tableau II, fig 5).

Par ailleurs, la cinétique diurne de la conductance stomatique est dominée par l'existence d'un «décrochement» dans la relation entre conductance et éclaircissement (phase c, fig 3). Quel facteur en est responsable? Une littérature abondante se rapporte à la détermination du potentiel foliaire «seuil» au-delà duquel la fermeture des stomates s'amorce (Hinckley et al, 1978) ce qui implique que le potentiel foliaire agit instantanément sur les stomates (Ludlow, 1980), hypothèse récusée par Gollan et al (1985) et par Waringer et al (1990). Dans le cas du frêne montagnard, il n'est pas possible d'associer le «décrochement» à une valeur fixe de ψ_f . Les recherches relatives à l'impact de l'ABA, apporté aux feuilles par la sève brute, sur la cinétique diurne des stomates n'ont pas permis de conclure positivement (Loveys et Düring, 1984; Zhang et Davies, 1989). Enfin, l'influence du VPD atmosphérique sur les stomates a été démontrée dans de nombreux cas (Levy, 1980; Körner et Cochrane, 1985) mais nos données ne font pas apparaître d'effet de ce genre chez le frêne de montagne, pas plus que chez le frêne de forêt alluviale (Besnard et Carlier, 1990).

CONCLUSION

Le frêne montagnard mésoxérophile est moindre gaspilleur d'eau que le frêne de

forêt alluviale, grâce à une ouverture stomatique moins grande et moins durable, et sensible à l'assèchement du sol. Dans une certaine mesure, il ménage la réserve d'eau limitée présente dans le sol peu abondant des éboulis qu'il occupe. Toutefois, son maintien dans de tels biotopes, au cours des épisodes de sécheresse estivale fréquents dans les Alpes intermédiaires, ne repose pas tant sur l'évitement que sur des propriétés de tolérance dont les limites restent à déterminer.

REMERCIEMENTS

Nous remercions M le Maire d'Huez-en-Oisans qui a facilité la recherche du site, le Dr B Doche qui nous a conseillés dans le choix de celui-ci, et Mme E Sarret qui a autorisé les travaux expérimentaux sur la parcelle dont elle est propriétaire.

RÉFÉRENCES

- Aussenac G, Granier A (1978) Quelques résultats de cinétique journalière du potentiel de sève chez les arbres forestiers. *Ann Sci For* 35, 19-32
- Aussenac G, Lévy G (1983) Influence du dessèchement du sol sur le comportement hydrique et la croissance du chêne pédonculé (*Quercus pedunculata* Ehrh) et du frêne (*Fraxinus excelsior* L) cultivés en cases de végétation. *Ann Sci For* 40, 251-264
- Besnard G, Carlier G (1990) Potentiel hydrique et conductance stomatique des feuilles de frêne (*Fraxinus excelsior* L) dans une forêt alluviale du Haut-Rhône français. *Ann Sci For* 47, 353-365
- Braun HJ (1977) Growth and water economy of the trees *Acer pseudoplatanus* L and *Fraxinus excelsior* L. *Z Pflanzenphysiol* 84, 459-462
- Bruckler L (1984) Utilisation des micropsychromètres pour la mesure du potentiel hydrique du sol en laboratoire et *in situ*. *Agronomie* 4, 171-182

- Davies WJ, Kozlowski TT (1975) Stomatal responses to changes in light intensity as influenced by plant water stress. *For Sci* 21, 129-133
- Devauchelle R, Lévy G (1977) Propriétés stationnelles et croissance du frêne dans l'Est de la France, étude de certaines caractéristiques de cette essence. *Ann Sci For* 34, 231-244
- Gollan T, Turner NC, Schulze ED (1985) The response of stomata and leaf gas exchange to vapor pressure deficits and soil water content. 3. In the sclerophyllous woody species *Nerium oleander*. *Æcologia* 65, 356-362
- Hinckley TM, Lassoie JP, Running SW (1978) Temporal and spatial variations in the water status of forest trees. *For Sci* 24, Monograph 20, 79 p
- Hinckley TM, Duhme F, Hinckley AR, Richter H (1980) Water relations of drought hardy shrubs: osmotic potential and stomatal reactivity. *Plant Cell Environ* 3, 131-140
- Körner C, Cochrane PM (1985) Stomatal responses and water relations of *Eucalyptus pauciflora* along an elevational gradient. *Æcologia* 6, 443-455
- Ladefoged K (1963) Transpiration of forest trees in closed stands. *Physiol Plant* 16, 378-414
- Le Goff N, Lévy G (1984) Productivité du frêne (*Fraxinus excelsior* L) en région Nord-Picardie. B. Étude des relations entre la productivité et les conditions de milieu. *Ann Sci For* 41, 135-170
- Levitt J (1963) The measurement of drought resistance. In: *Methodology of plant ecophysiology* (Eckardt FE, ed) Proc Montpellier Symp, Unesco 407-412
- Levy Y (1980) Effect of evaporative demand on water relations of *Citrus limonum*. *Ann Bot* 46, 695-700
- Loveys BR, Düring H (1984) Diurnal changes in water relations and abscissic acid in field-grown *Vitis vinifera* cultivars. *New Phytol* 97, 37-47
- Loveys BR, Robinson SP, Downton WJS (1987) Seasonal and diurnal changes in abscissic acid and water relations of apricot leaves (*Prunus armeniaca* L). *New Phytol* 107, 15-27
- Ludlow M (1980) Significance of stomatal response to water stress. In: *Adaptation of plants to water and high temperature stress* (Turner NC, Kramer PJ, eds) New York 123-138
- Ludlow M (1989) Strategies of response to water stress. In: *Structural and functional responses to environmental stresses*. (Kreeb KH, Richter H et Hinckley TM, eds) SPB Acad Publ bv, La Haye, 269-281
- Morrow PA, Mooney HA (1974) Drought adaptation in two California evergreen sclerophylls. *Æcologia* 15, 205-222
- Nilsen ET, Sharf MR, Rundel PW (1984) Comparative water relations of phreatophytes in the Sonoran desert of California. *Ecology* 65, 767-778
- Ozenda P (1985) *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*. Masson, Paris, 25
- Pautou G (1970) Écologie des formations alluviales de la Basse Isère. Application à l'étude d'une nappe phréatique et de ses risques de pollution. *Documents pour la carte de la végétation des Alpes* VIII, 73-114
- Pautou G, Cadel G, Girel R (1992) Le bassin de Bourg d'Oisans, un carrefour phytogéographique des Alpes françaises. *Rev Ecol Alpine* 1, 23-43
- Reich PB, Hinckley TM (1989) Influence of pre-dawn water potential and soil-to-leaf hydraulic conductance on maximum daily leaf diffusive conductance in two oak species. *Funct Ecol* 3, 719-726
- Roberts SW, Miller PC, Valamanesh A (1981) Comparative field water relations of four co-occurring chaparral species. *Æcologia* 48, 360-363
- Scholander PM, Hammel HT, Bradstreet ED, Hemmingsen EA (1965) Sap pressure in vascular plants. *Science* 148, 339-346
- Schultz HR, Matthews MA (1988) Resistance to water transport in shoots of *Vitis vinifera* L. Relation to growth at low water potential. *Plant Physiol* 88, 718-724
- Sokal RR, Rohlf FJ (1981) *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. Freeman and Co, 859 p

Turner NC, Jones MM (1980) Turgor maintenance by osmotic adjustment: a review and evaluation. In: *Adaptation of plants to water and high temperature stress* (Turner NC, Kramer PJ, eds) New York, 87-104

Turner NC, Kramer PJ (eds) (1980) *Adaptation of plants to water and high temperature stress*. New York, 1-5

Wartinger A, Heilmeier H, Hartung W, Schulze ED (1990) Daily and seasonal courses of leaf conductance in the xylem sap of almond trees (*Prunus dulcis* [Miller] DA Webb) under desert conditions. *New Phytol* 116, 581-587

Zhang J, Davies WJ (1989) Sequential response of whole plants water relations to prolonged soil drying and the involvement of xylem sap ABA in the regulation of stomatal behaviour on sunflower plants. *New Phytol* 113, 167-174

ANNEXES

E_{cal} : intensité de la transpiration ($\text{mmol}[\text{H}_2\text{O}]\text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)

g_s : conductance stomatique pour la vapeur d'eau ($\text{mmol}[\text{H}_2\text{O}]\text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)

g_{smax} : conductance stomatique maximale

Q : éclaircissement ou « irradiance » ($\mu\text{mol}[\text{photons}]\text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)

RWC : teneur en eau relative (%)

VPD : déficit de pression de vapeur d'eau atmosphérique (hPa)

ψ_b : potentiel hydrique foliaire de base (MPa).

ψ_f : potentiel hydrique foliaire (MPa). ψ_{fmin} : potentiel hydrique foliaire minimum (MPa). ψ_{sol} : potentiel hydrique du sol (MPa). ψ_s : potentiel osmotique (MPa).

$\Delta\psi = \psi_b - \psi_{fmin}$