

Article original

Effets de températures sub-létales sur l'appareil photosynthétique du chêne vert (*Quercus ilex* L)

L Trabaud, M Méthy

CNRS, Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive, 1919, route de Mende,
BP 5051, 34033 Montpellier Cedex 01, France

(Reçu le 13 avril 1992; accepté le 3 juillet 1992)

Résumé — La résistance à la chaleur du système photosynthétique des feuilles d'un arbre sclérophylle de la région méditerranéenne (*Quercus ilex*) a été analysée par la méthode d'induction de la fluorescence. Le rapport de décroissance a été mesuré, chaque mois durant une année, sur les cinétiques obtenues. Selon les dates de récoltes, les feuilles ont été classées en 2 catégories : âgées de plus de 3 mois et de moins de 3 mois. Elles ont été exposées à des températures de 50, 55 et 60 °C pendant des durées allant de 0 à 30 min. Après l'établissement de la sclérisation, aux alentours d'un mois d'âge, les feuilles résistent, avec des dommages limités, à une température de 50 °C. Il y a, au contraire, destruction complète du système photosynthétique après 30 min d'exposition à 60 °C. Les feuilles prélevées en juillet présentent une certaine adaptation vis-à-vis des températures élevées. Les conséquences sur le fonctionnement du chêne vert en présence de températures élevées sont évoquées.

photosynthèse / stress thermique / fluorescence / *Quercus ilex*

Summary — Effects of sub-lethal temperatures on the photosynthetic apparatus of *Quercus ilex* L. Resistance to high temperatures by the photosynthetic system of leaves of a sclerophyllous tree growing in the Mediterranean basin (*Quercus ilex*) has been studied using the fluorescence induction technique. Registration of the kinetics with determination of fluorescence decrease ratio was carried out every month for 1 year. According to the dates of sampling, leaves were sorted into 2 categories: > 3 months and < 3 months. They were heated at temperatures of 50, 55 and 60 °C for periods ranging from 0 to 30 min. After sclerification was established (\approx 1 month old) leaves withstood heat with only limited damage at 50 °C. In contrast, the photosynthetic system was totally destroyed when exposed to 60 °C for 30 min. Leaves collected in July displayed some adaptation to high temperatures. The consequences on the functioning of *Q. ilex* in an environment with high temperatures have been examined.

photosynthesis / thermal stress / fluorescence / *Quercus ilex*

INTRODUCTION

La température est une variable écologique essentielle qui détermine pour une large part la distribution des végétaux et peut conditionner leur productivité. Parmi d'autres auteurs, Berry et Björkman (1980) ont analysé l'impact de la température sur l'appareil photosynthétique. Des approches récentes comme la définition d'indices biochimiques de stress thermique à partir des cinétiques enzymatiques (Mahan *et al*, 1987) ouvrent la voie à une description nouvelle des stress.

Il ressort de ce genre d'étude que les plantes ont généralement un optimum photosynthétique entre 20 et 30 °C mais avec une amplitude pouvant s'étendre de 15 à 45 °C suivant les températures qu'elles ont subies durant leur croissance et le type auquel elles appartiennent (C₃ ou C₄); toutefois, une température de 50 °C est généralement considérée comme limite pour l'activité photosynthétique des végétaux vasculaires (Berry et Björkman, 1980; Saugier, 1983).

Or, en région méditerranéenne, les incendies sont un phénomène fréquent et récurrent. Il arrive que certains incendies ne brûlent que le sous-bois, ne détruisant pas la couronne des arbres, des températures sublétales provoquées par les flammes peuvent alors atteindre le feuillage. Ce sont les raisons pour lesquelles il est apparu nécessaire d'étudier, tout au long de l'année, la réponse de l'appareil chlorophyllien exposé à des températures sublétales pendant des durées variables de temps. Les choix de la température critique à étudier et de la durée d'exposition pendant laquelle sera soumis le tissu végétal doivent être faits avec soin.

Généralement, une température de 60 °C est considérée comme létale pour la plupart des tissus végétaux (Hare, 1961;

Kayll, 1966). Jameson (1961) trouva que les températures létales pour des tiges de 4 graminées se situaient de 60–75 °C. Shirley (1936) observa que les aiguilles de pins résistaient à une température de 50 °C pendant 2 h. Avec des laps de temps plus courts, Nelson (1952) constata que la température létale pour des aiguilles de pin chauffées pendant 24 min était de 52 °C, tandis qu'à 63 °C la mort était atteinte en 1 min. Pour Wright (1970) le laps de temps nécessaire pour tuer un tissu végétal à 60 °C peut varier de 2 à 60 min. Plumb (1980) considère qu'une température de 52 °C est fatale pour le cambium.

Le but de la présente étude est d'analyser :

- la résistance de l'appareil photosynthétique à des températures sublétales;
- les limites en dessous desquelles il peut encore travailler et assurer la fonction assimilatrice d'un végétal.

Le chêne vert (*Quercus ilex* L), espèce choisie, est un arbre sclérophylle qui garde son feuillage tout au long de l'année; il est extrêmement abondant et dominant dans de nombreuses communautés du Bassin méditerranéen.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Kautsky et Hirsch (1931) ont mis en évidence la relation inverse entre l'induction de la fluorescence chlorophyllienne des plantes vertes *in vivo* et l'activité photosynthétique. Cette relation permet d'observer, sur les cinétiques, les différentes phases liées aux changements intervenant dans les fonctions photosynthétiques (Lavoré et Étienne, 1977). Ainsi, l'émission radiative d'un échantillon ayant préalablement séjourné à l'obscurité n'est pas constante dans le temps : schématiquement, la fluorescence atteint en quelques ns une valeur F_0 (niveau O) puis augmente vers un maximum F_{max} (niveau P) atteint après 0,1–1 s. Avec l'établissement de la photosynthèse la fluorescence décroît ensuite d'une quantité F_d pour atteindre un état station-

naire (F_j) au bout de 3–5 min (niveau T). Les relations fluorescence-photosynthèse ou efficacité du PSII font maintenant l'objet d'une connaissance approfondie (Seaton et Walker, 1990; Baker, 1991). Les propriétés de cette émission et de ses cinétiques ont été utilisées avec succès en écophysologie, dans la détection des stress des végétaux (Lichtenthaler, 1988a).

En particulier, le rapport de décroissance de la fluorescence $R_{fd} = F_j/F_s$, appelé aussi indice de vitalité, peut tenir lieu de mesure approchée de l'activité photosynthétique potentielle des feuilles (Lichtenthaler et Rinderle, 1988). Cet indice, peu affecté par une sécheresse imposée sur des plants de *Q ilex* (Epron et Dreyer, 1990), n'est d'autre part pas sensible aux variations de la teneur en chlorophylle ou de la surface exposée. Il est ainsi utilisable sur des feuilles d'âge, de taille et de contenu chlorophyllien différents. Des valeurs de R_{fd} comprises entre 2 et 5 correspondent à des tissus foliaires présentant une vitesse d'assimilation élevée; des valeurs inférieures à l'unité traduisent, au contraire, l'absence de fixation de CO_2 (Lichtenthaler, 1986) voire des dommages irréversibles de l'appareil photosynthétique (Lichtenthaler, 1988b).

Les expériences ont été réalisées à Montpellier entre octobre 1990 et septembre 1991. Des petites branches de *Q ilex* ont été prélevées (à 100 m du laboratoire) sur un arbre d'une population spontanée âgée de plus de 50 ans, sur une même exposition et à la même h (entre 12 et 13 h TU). Les branches étaient immédiatement placées à l'obscurité (30 min minimum). Deux catégories de feuilles ont été distinguées suivant la date de prélèvement : les nouvelles feuilles, âgées de moins de 3 mois, prélevées de mai à juillet, et désignées par la suite par l'expression «jeunes feuilles»; les feuilles âgées de plus de 3 mois qui seront appelées «vieilles feuilles». Trois températures ont été utilisées pour les traitements thermiques : 50°, 55° et 60 °C afin de détecter l'impact sur l'appareil photosynthétique des températures sublétales proches. Pour chacune d'entre elles, les feuilles étaient disposées dans des boîtes en aluminium, elles-mêmes placées dans une enceinte thermostatée pendant des durées de 5, 10, 15 et 30 min respectivement. La fluorescence induite a également été mesurée, en l'absence de traitement thermique, à la température du laboratoire. À chaque série de mesures, et pour cha-

que traitement, les feuilles non traitées et les feuilles chauffées ont fait l'objet de 10–12 et de 5–6 répétitions respectivement.

Les feuilles étaient ensuite étalées sur des papiers-buvard humidifiés, et éclairées sur leur face supérieure avec une radiation à 632,8 nm délivrée par un laser hélium-néon de 5 mW (Polytec PL 750). L'éclairement à la surface de la feuille était de $400 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Deux filtres interférentiels centrés sur 693 nm (largeur de bande à 50% : 10,6 nm) et 732 nm (largeur de bande à 50% : 9,2 nm) étaient placés sur des détecteurs au silicium équipés de filtres colorés (Schott RG665, 2 mm d'épaisseur) afin d'éliminer la lumière excitatrice ou diffuse. Un faisceau de fibres optiques à 3 branches permettait d'acheminer la lumière excitatrice et la fluorescence induite dans les 2 régions spectrales; les cinétiques de fluorescence correspondantes étaient simultanément enregistrées sur un enregistreur potentiométrique bicanal.

Des analyses de teneur en chlorophylle ont été réalisées sur les jeunes feuilles, durant leurs 3 premiers mois de développement, à partir de la méthode d'Arnon (1949).

RÉSULTATS

Les rapports R_{fd730} et R_{fd690} , traduisant tous 2 l'activité physiologique et la vitalité de la feuille, évoluent de la même manière : seul ce dernier rapport sera considéré dans les résultats du présent article. Un exemple analytique représentatif de l'action de la température et de la durée d'exposition sur cet indice est donné pour les vieilles feuilles (fig 1). Quel que soit le type de feuilles, vieilles ou jeunes :

- il y a un effet de la chaleur, puisque toutes les valeurs de R_{fd} diminuent au fur et à mesure que les feuilles sont exposées à des températures de plus en plus élevées, la température de 60 °C, à durée d'exposition égale, présente toujours les rapports de décroissance les plus faibles;
- il y a un effet de la durée d'exposition, puisque quelle que soit la température appliquée, les rapports de décroissance les

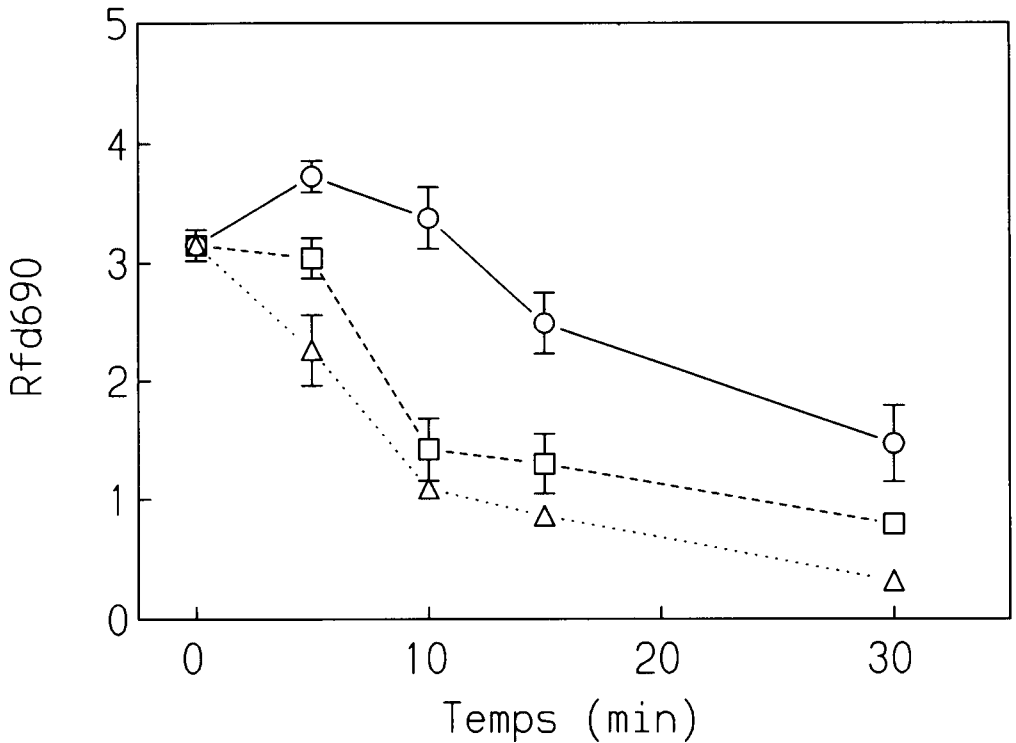


Fig 1. Impact de la chaleur et de sa durée d'application sur le rapport de décroissance de la fluorescence des feuilles de *Q ilex*; exemple des vieilles feuilles prélevées au mois d'avril. —○— : 50 °C, --□-- : 55 °C, ... Δ... : 60 °C. La barre représente l'erreur standard de la moyenne.

plus faibles correspondent toujours à température égale, aux feuilles exposées, durant 30 min.

Effets de la température (et de la durée d'exposition) sur les vieilles feuilles

Les résultats sont indiqués sur les figures 2, 3 et 4. L'effet le plus net est, dans chaque cas, observable pour 30 min.

C'est à 50 °C que l'effet est le moins marqué (fig 2). Toutefois, la sensibilité paraît plus grande en décembre, époque où

les valeurs de *Rfd* sont les plus faibles et en diminution continue en fonction de la durée d'exposition. Pour les autres mois, on peut observer, au contraire, un accroissement temporaire du *Rfd* en début d'exposition vers 5 min. Les feuilles dont le rapport de décroissance est le plus élevé pour les faibles durées d'exposition présentent, au cours de l'échauffement, la meilleure résistance et inversement.

Deux types de réponse peuvent être distingués :

— un premier groupe, en résistant assez bien à l'échauffement, ne présente qu'une

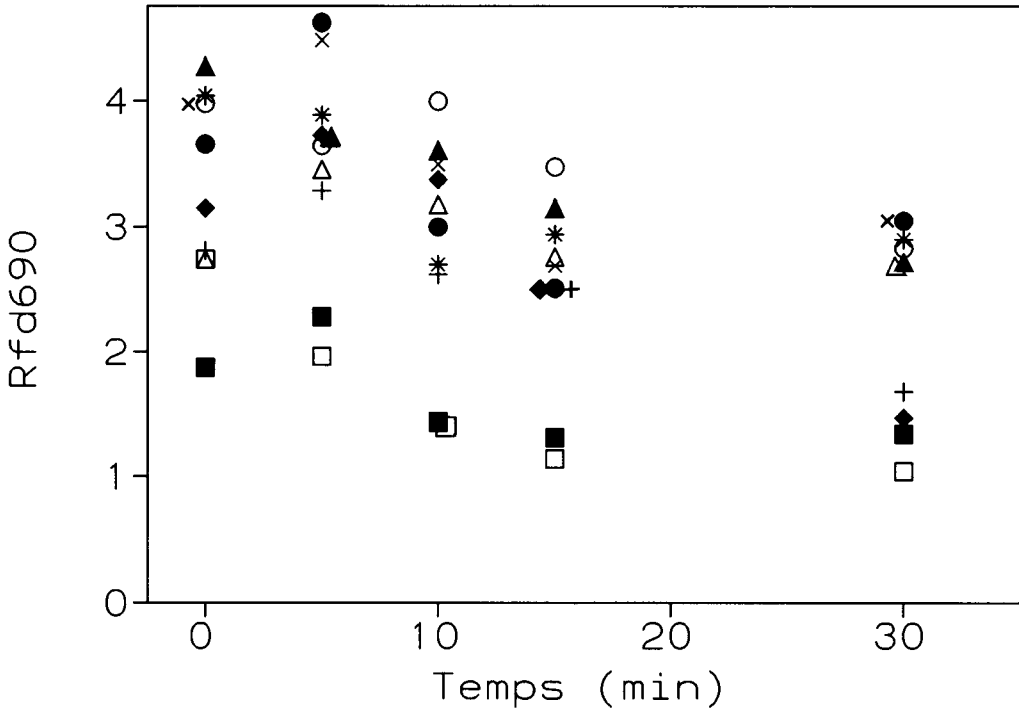


Fig 2. Changements, au cours de l'année, du rapport de décroissance de la fluorescence des vieilles feuilles soumises à une température de 50 °C. ■ janvier, + mars, ◆ avril, x mai, * juin, Δ juillet, ▲ septembre, O octobre, ● novembre, □ décembre.

légère diminution du *Rfd*. Il s'agit des feuilles prélevées en mai (lors de l'apparition des jeunes feuilles) et de juin à novembre c'est-à-dire du début de l'été à l'automne;

– dans un deuxième groupe, les valeurs de *Rfd* restent, le plus souvent, plus faibles, attestant à la fois une faible vitalité en l'absence d'échauffement et une moindre résistance lors de l'élévation de température. Ce dernier groupe correspond aux feuilles prélevées en décembre, janvier et, dans une moindre mesure, mars

et avril : c'est-à-dire en hiver, et au début du printemps avant l'apparition des nouvelles feuilles. L'intensité absolue de la fluorescence est en outre, dans ce deuxième groupe, en moyenne 4 fois plus faible que dans le premier groupe.

À 55 °C (fig 3), la meilleure résistance est présentée par les feuilles prélevées en juillet et septembre (mois relevant du premier groupe précédent). Les mois de mai, juin, octobre et novembre présentent, au contraire, des valeurs diminuant fortement jusqu'à près de 5 fois la valeur des échan-

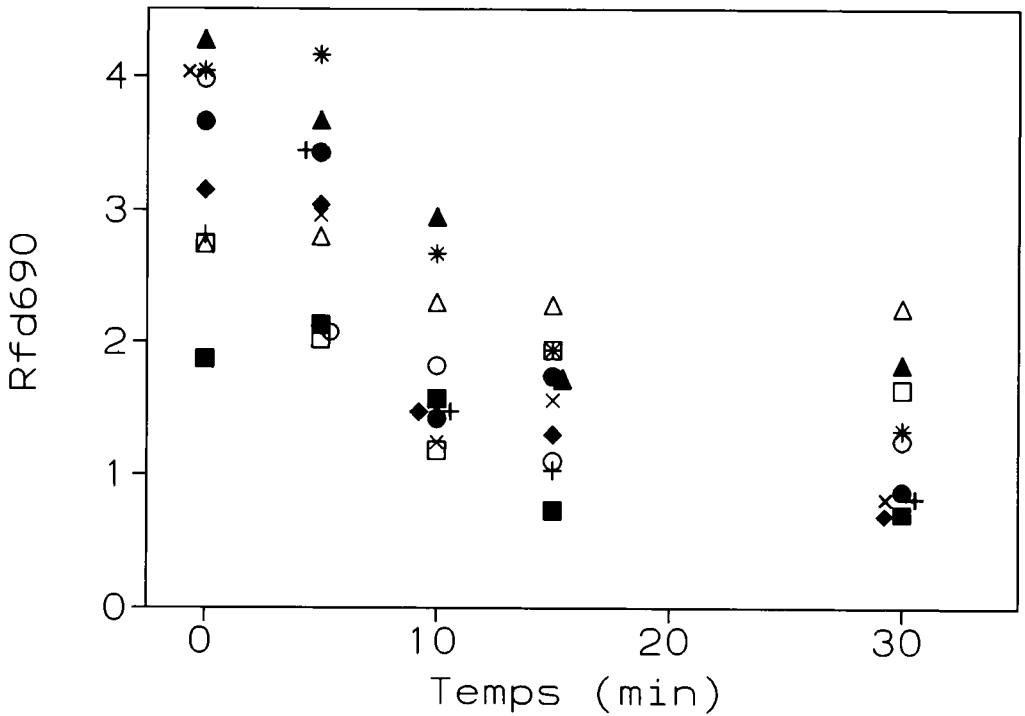


Fig 3. Changements, au cours de l'année, du rapport de décroissance de la fluorescence des vieilles feuilles soumises à une température de 55 °C. ■ janvier, + mars, ◆ avril, x mai, * juin, Δ juillet, ▲ septembre, ○ octobre, ● novembre, □ décembre.

tillons non traités. Comme à 50 °C, les valeurs obtenues en janvier, mars et avril semblent indiquer une résistance modérée de l'appareil photosynthétique.

À 60 °C (fig 4), l'impact de la température sur l'appareil photosynthétique apparaît dès les durées d'exposition de l'ordre de 5 min puisque toutes les valeurs de *Rfd* correspondantes sont alors inférieures aux valeurs obtenues sur les témoins. Pour cette même durée, et rejoignant les observations faites à 55 °C pour 30 min, la diminution la plus forte est observable sur les feuilles des mois de juin, octobre et surtout novembre où le *Rfd* est

divisé par près de 3 fois. Après avoir subi 10–15 min d'exposition, occasionnant la plus grande partie des dommages, la diminution du *Rfd* est plus lente particulièrement en juillet où les valeurs du *Rfd* sont plus élevées au moins jusqu'à 15 min. À partir et au delà de 10 min les valeurs de *Rfd* deviennent < 1, quel que soit le mois de prélèvement des feuilles, attestant l'importance des dommages subis par l'appareil chlorophyllien. Après 30 min d'exposition et quelle que soit l'époque du prélèvement, la réponse enregistrée est uniforme ($Rfd \approx 0,5$) : les dommages sont irréversibles.

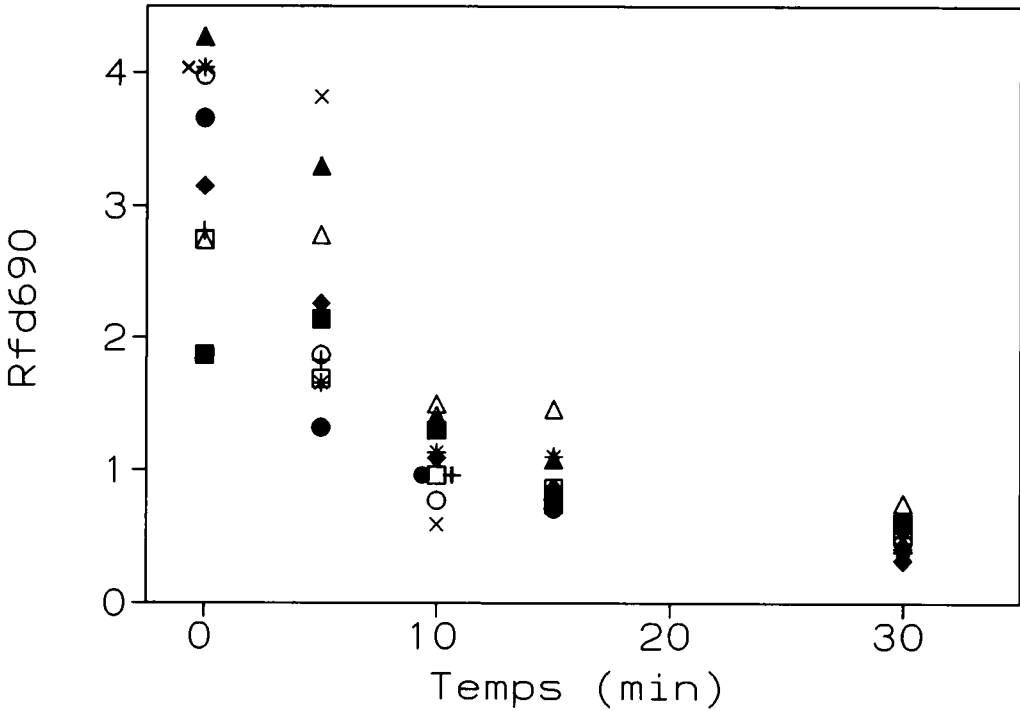


Fig 4. Changements, au cours de l'année, du rapport de décroissance de la fluorescence des vieilles feuilles soumises à une température de 60 °C. ■ janvier, + mars, ◆ avril, x mai, ※ juin, Δ juillet, ▲ septembre, ○ octobre, ● novembre, □ décembre.

Effets de la température (et de la durée d'exposition) sur les jeunes feuilles

Ces effets sont indiqués sur les figures 5, 6 et 7 où sont également portées les valeurs du *Rfd* pour les feuilles de la même génération récoltées au mois de septembre, mais âgées de plus de 3 mois. Quelle que soit la température et peu après leur développement, l'indice de vitalité des feuilles de mai décroît fortement après 15 min d'exposition et malgré des valeurs élevées pour les témoins ou après 5 min. Ce sont des feuilles complètement développées, ayant moins d'un mois d'âge

et non encore sclérifiées. En juin, par contre, les valeurs de *Rfd*, plus élevées, attestent de l'acquisition rapide d'une certaine résistance.

À 50 °C (fig 5), et dès juin cette résistance est même comparativement plus grande chez ces feuilles (de moins de 3 mois) que chez les vieilles feuilles : exception faite pour les récoltes du mois de mai, les valeurs du *Rfd* sont supérieures à celles des vieilles feuilles.

À 55 °C (fig 6), l'action conjuguée de la température et de la durée d'exposition entraîne, là encore, une décroissance des valeurs de *Rfd*. Pour les feuilles les plus

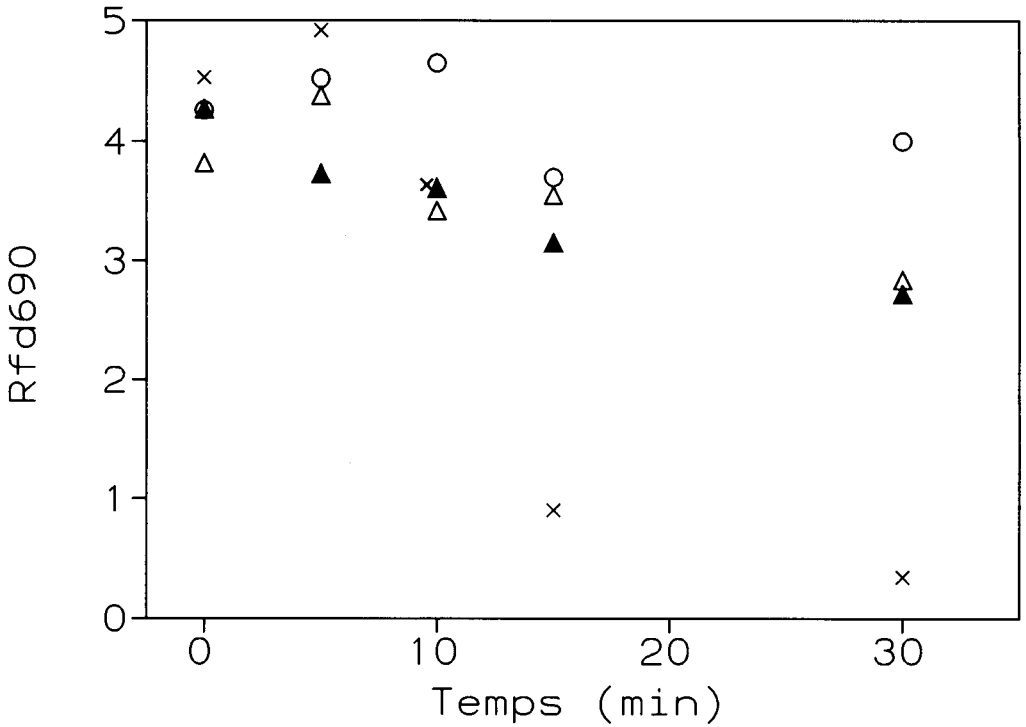


Fig 5. Changements, au cours de l'année, du rapport de décroissance de la fluorescence des jeunes feuilles (x mai, O juin, Δ juillet) et des feuilles de septembre (▲) soumises à une température de 50 °C.

jeunes (mai), une dizaine de min d'exposition est suffisante pour atteindre gravement le système photosynthétique, les valeurs de *Rfd* deviennent voisines de 0 dès 15 min d'exposition). En juin (où avait été relevé à 50 °C une certaine résistance), dès 15 min, les valeurs de *Rfd* baissent de 3 points et, à 30 min, l'appareil photosynthétique ne réagit plus. Il y a, comme en mai, destruction totale au bout de 30 min (valeurs proches de 0). La résistance observée à 50 °C sur les feuilles du mois de juillet se retrouve à nouveau ici : les *Rfd* à 15 et 30 min d'exposition sont toujours les plus élevés et atteignent même respective-

ment 3 et 2,5. Les valeurs de *Rfd* pour les jeunes feuilles de mai et juin sont au bout de 30 min d'exposition plus faibles que celles des vieilles feuilles à la même température. Seul juillet a permis d'observer des valeurs plus élevées.

À 60 °C (fig 7), la diminution des valeurs de *Rfd* en fonction de la durée d'exposition est particulièrement nette. En mai, l'action de la température, très rapide, se fait sentir dès les 5 premières min; en juin une rapide diminution, de l'ordre de 3 points, intervient entre 5 et 10 min. Après 5 min d'exposition, exception faite des feuilles du mois de mai, les valeurs de *Rfd* sont supé-

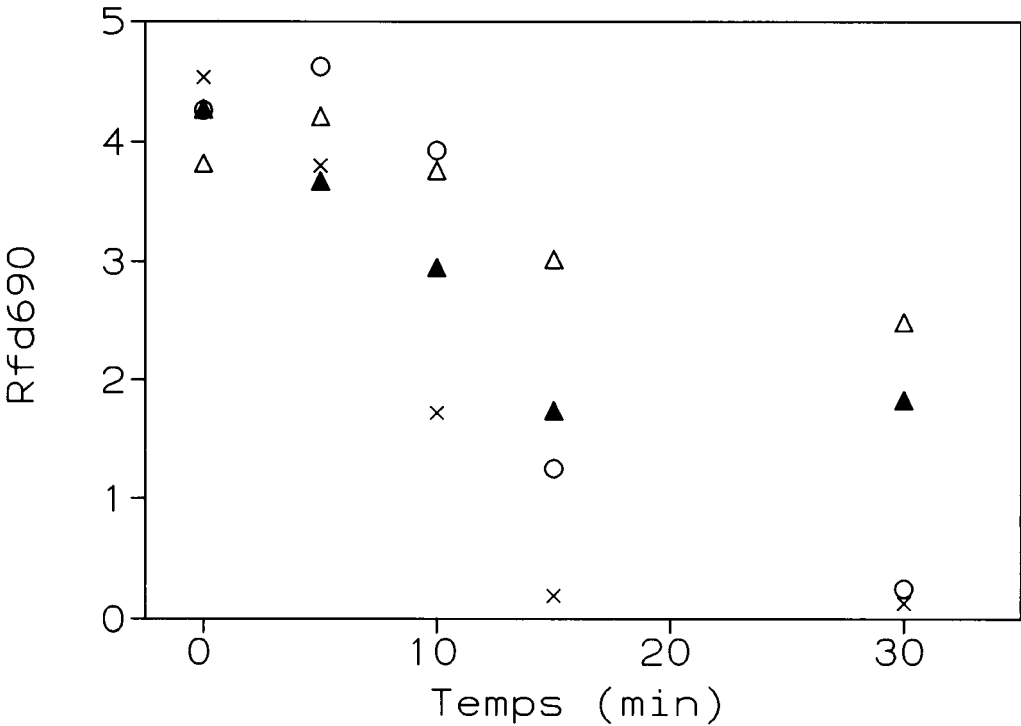


Fig 6. Changements, au cours de l'année, du rapport de décroissance de la fluorescence des jeunes feuilles (x mai, O juin, Δ juillet) et des feuilles de septembre (▲), soumises à une température de 55 °C.

rieures à celles des vieilles feuilles prélevées au même moment pour cette même température. Après 10 min, sauf en juillet, de faibles valeurs du Rfd traduisent des dommages importants. La destruction est totale à 30 min quelle que soit la date de prélèvement. Une certaine résistance est encore observable en juillet y compris pour des durées d'exposition supérieures à 10 min.

L'établissement de la résistance observé dès juin est à mettre en relation avec la mise en place de la sclérophylle et des pigments chlorophylliens. La teneur en chlorophylle ($C_a + C_b$) par unité de surface fo-

liaire, relativement constante ($17 \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$) en mai et juin, croît ensuite jusqu'à $44 \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ en juillet. Le rapport C_a/C_b décroît pour sa part de 3,6 en mai à 1,6 en juillet.

DISCUSSION ET CONCLUSION

À 50 °C, pour les vieilles feuilles, malgré l'effet de la température et surtout de la durée d'exposition qui se fait sentir après 30 min, l'appareil photosynthétique des feuilles de chêne vert n'est pas encore détruit ($Rfd > 1$) selon Lichtenthaler (1988b).

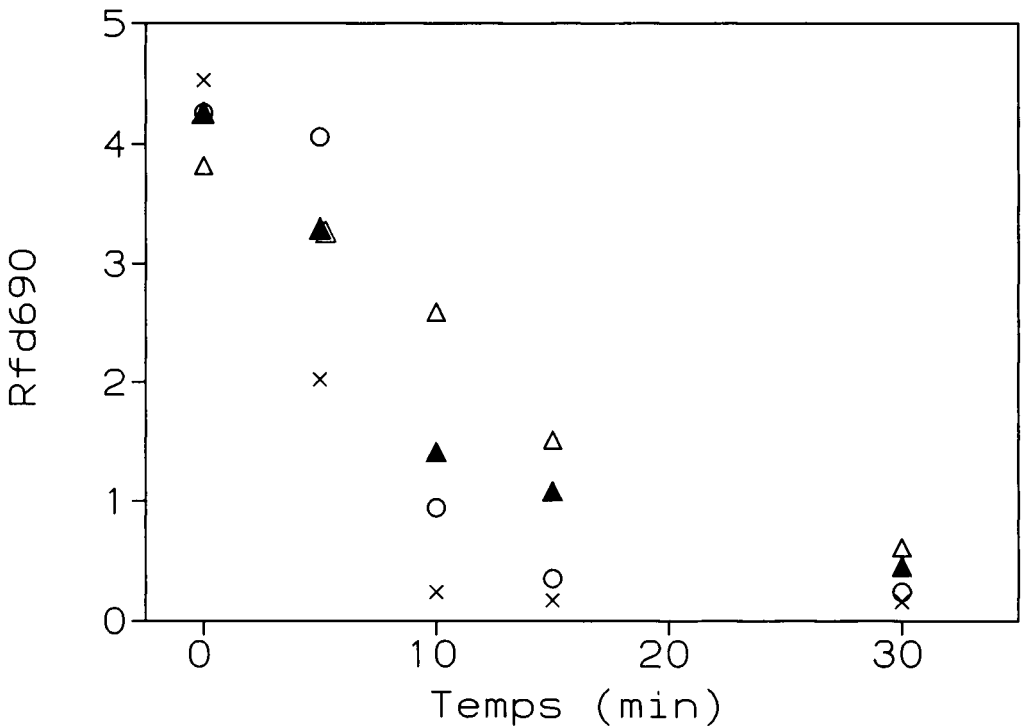


Fig 7. Changements, au cours de l'année, du rapport de décroissance de la fluorescence des jeunes feuilles (x mai, O juin, Δ juillet) et des feuilles de septembre (▲), soumises à une température de 60 °C.

Cette température est seulement létale pour les jeunes feuilles du mois de mai. À partir du moment où les feuilles commencent à se sclérifier, avec la formation d'une couche protectrice, la résistance à la température apparaît et ce d'autant plus que la jeune feuille vieillit.

À 60 °C, après 30 min d'exposition, l'appareil chlorophyllien ne réagit plus ($Rfd < 1$), quelle que soit l'époque de récolte et quel que soit l'âge des feuilles.

À 50 °C, dans près de 70% des cas, quel que soit le type de feuilles, il y a une augmentation de l'indice Rfd après 5 min, d'échauffement (figs 2 et 5). En mai et

juillet, ce phénomène est à la fois observable pour les jeunes et les vieilles feuilles. Une telle augmentation est observable en juin et juillet pour 55 °C. Il faut remarquer à cet effet que la technique de l'induction de la fluorescence permet une analyse de l'activité photosynthétique au sein même de la feuille. L'apparition des dommages est retardée par la faible conductibilité thermique des feuilles de *Q ilex* liée à l'épaisseur de la cuticule et des tissus du mésophylle.

Les températures indiquées correspondent à la température de l'air au voisinage des échantillons et non au sein des feuilles

elles-même. Elles ne peuvent être comparées sans précaution avec les températures mises en évidence, dans des travaux précédents, à partir d'autres indices de la cinétique d'induction, tels que la fluorescence initiale (Schreiber et Berry, 1977) ou la vitesse d'accroissement de la fluorescence (Smillie et Hetherington, 1983). Ces 2 dernières méthodes, en renseignant sur le déroulement des premiers événements photochimiques, donnent plutôt le seuil de température (mesurée dans la feuille) à partir duquel commencent à s'établir les dommages. Au contraire le rapport de décroissance donne des éléments d'appréciation sur le fonctionnement de tout le processus photosynthétique incluant l'induction, la transition de l'appareil de l'état I à l'état II et la fixation du CO_2 .

En l'absence de traitement thermique et avec de «faibles températures» (50 °C), la décroissance de la fluorescence mise en évidence en hiver et au début du printemps, avant que les nouvelles feuilles apparaissent, pourrait être expliquée par un contenu en eau plus faible qu'en été avec une déshydratation partielle des tissus et du cytoplasme (Lichtenthaler et Rinderle, 1988). Ce résultat confirmerait l'importance prépondérante du facteur eau, mise en évidence par Eckardt *et al* (1977) lors des dépressions vespérales de la photosynthèse de *Q ilex*.

La résistance à la chaleur des feuilles de juillet, quel que soit leur âge (les vieilles feuilles ont plus d'un an et sont peu nombreuses sur l'arbre), indiquée par les fortes valeurs du *Rfd* donnent à penser qu'il existerait une certaine adaptation de *Q ilex* vis-à-vis des températures élevées. Au contraire, en mai, juin, octobre et novembre, mois où les indices de vitalité des feuilles non chauffées sont élevés, la résistance après traitement apparaît faible. Ce sont des mois sans forte chaleur et sans problème d'alimentation hydrique. Pour des feuilles habituées à de «bonnes condi-

tions», le stress thermique, même faible, provoquerait-il la destruction ou un amoindrissement plus rapide de la résistance de leur appareil photosynthétique ?

Outre le rapport de décroissance, d'autres indices dérivés des cinétiques d'induction de la fluorescence et enregistrés à l'aide de l'appareillage ci-dessus sont susceptibles de permettre l'étude des stress :

- le rapport des fluorescences mesurées dans les régions 690 nm et 730 nm peut, en présentant un accroissement lors d'un stress, constituer (Lichtenthaler et Rinderle, 1988) un bon indicateur. Un tel accroissement n'a pas été observé lors de la présente étude : une exposition de 30 min à 60 °C n'a eu d'autre effet que de faire passer la valeur de ce dernier rapport de 0,34 à 0,35 en moyenne, pour les vieilles feuilles, tandis que le rapport relatif aux jeunes feuilles restait voisin de 0,50. Cela peut être expliqué, comme lors des travaux d'Ourcival *et al* (1992), par la relative brièveté de la contrainte qui n'a pas entraîné de modification dans la teneur initiale en chlorophylle;

- l'indice d'adaptation A_p , proposé par Strasser *et al* (1987), peut permettre une détection précoce des changements de propriétés de la membrane photosynthétique. Cet indice, calculé à partir de *Rfd690* et *Rfd730*, confirme l'impact des traitements. Ainsi, pour les vieilles feuilles à partir et au delà de 10 min à 60 °C, cet indice reste très faible d'octobre à mai (respectivement 0,24 et 0,23 en l'absence de traitement) particulièrement durant les mois d'hiver et jusqu'en mai où il est voisin de 0. En été, A_p croît légèrement jusqu'à 0,08 (0,15 en l'absence de traitement). En restant compris entre 0 et 0,6 pour les mois de mai et juillet (0,25 et 0,21 respectivement en l'absence de traitement), l'indice d'adaptation des jeunes feuilles permet, là encore, d'apprécier l'importance des dommages.

En conclusion, l'appareil photosynthétique du chêne vert est apte à fonctionner tout au long de l'année à des températures temporaires de 50–55 °C, sauf lorsque les feuilles sont nouvelles et non encore sclérifiées. Il peut donc supporter un accroissement bref et intermittent de la température ambiante, ainsi que des températures résultant de feux de surface brûlant seulement le sous-bois.

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier J Fabreguettes et F Jardon pour leur aide efficace lors de la mise au point et de la réalisation de l'appareillage utilisé, ainsi que JF Pinet pour sa participation à une partie des expérimentations.

RÉFÉRENCES

- Arnon DI (1949) Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiol* 4, 1-15
- Baker NR (1991) A possible role for photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis. *Physiol Plant* 81, 563-570
- Berry J, Björkman O (1980) Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Ann Rev Plant Phys* 31, 491-543
- Eckardt FE, Berger A, Méthy M, Heim G, Sauvezon R (1977) Interception de l'énergie rayonnante, échanges de CO₂, régime hydrique et production chez différents types de végétation sous climat méditerranéen. In: *Les processus de la production végétale primaire* (A Moysse, éd). Gauthier-Villars, Paris, 1-75
- Epron D, Dreyer E (1990) Stomatal and non stomatal limitation of photosynthesis by leaf water deficits in three oak species: a comparison of gas exchange and chlorophyll a fluorescence data. *Ann Sci For* 47, 435-450
- Hare RC (1961) *Heat effects on living plants*. USDA Forest Service Occasional Paper SO-183, South For Exp Stn
- Jameson DA (1961) Heat and desiccation resistance of important trees and grasses of the pinyon-juniper type. *Bot Gaz* 122, 174-179
- Kautsky H, Hirsch A (1931) Neue Versuche zur Kohlenstoffassimilation. *Naturwissenschaften* 19, 964
- Kayll AJ (1966) A technique for studying the fire tolerance of living tree trunks. Publ n° 112, Can Dep For
- Lavorel J, Étienne AL (1977) *In vivo* chlorophyll fluorescence. In: *Topics in Photosynthesis*, 2 (Barber J, ed). Elsevier, Amsterdam, 203-268
- Lichtenthaler HK (1986) Laser-induced chlorophyll fluorescence of living plants. In: *Proceed Remote Sensing Symp*, IGARSS Zürich Vol III, ESA Publ Div Noordwijk, 1587-1590
- Lichtenthaler HK (1988a) *Applications of Chlorophyll Fluorescence*. Kluwer Acad Publ, Dordrecht
- Lichtenthaler HK (1988b) *In vivo* chlorophyll fluorescence as a tool for stress detection in plants. In: *Application of chlorophyll fluorescence* (HK Lichtenthaler, ed). Kluwer Acad Publ, Dordrecht, 129-142
- Lichtenthaler HK, Rinderle U (1988) The role of chlorophyll fluorescence in the detection of stress conditions in plants. *CRC Crit Rev Analyt Chem* 19 (S₁), 29-85
- Mahan JR, Burke JJ, Orzech KA (1987) The «thermal kinetic window» as an indicator of optimum plant temperature. *Plant Physiol Suppl* 83, 87
- Nelson RM (1952) *Observations on heat tolerance of southern pines*. USDA For Serv Res Paper SE-14, Southeast For Exp Stn
- Ourcival JM, Méthy M, Burgess R (1992) Mise en évidence par la fluorescence de la chlorophylle de la variabilité génotypique de la réponse à une contrainte hydrique chez le trèfle blanc (*Trifolium repens* L) et l'ivraie vivace (*Lolium perenne* L). *Can J Bot* 70, 1556-1562
- Plumb TR (1980) Response of oaks to fire. In: *Ecology, management and utilization of California oaks* (TR Plumb, Coor tech). USDA For Serv Gen Tech Rep PSW-44, Pacific Southwest For Range Exp Stn, 202-215
- Saugier B (1983) Plant growth and its limitations in crop and natural communities. In: *Disturbance and ecosystems, Components of response*, *Ecological Studies* 44 (HA Mooney, M Godron, ed). Springer-Verlag, Berlin, 159-174

- Schreiber U, Berry JA (1977) Heat-induced changes of chlorophyll fluorescence in intact leaves correlated with damage of the photosynthetic apparatus. *Plant* 136, 233-238
- Seaton GGR, Walker DA (1990) Chlorophyll fluorescence as a measure of photosynthetic carbon assimilation. *Proc R Soc Lond B* 242, 29-35
- Shirley HL (1936) Lethal high temperatures for conifers, and the cooling effect of transpiration. *J Agric Res* 53, 239-258
- Smillie RM, Hetherington SE (1983) Stress tolerance and stress-induced injury in crop plants measured by chlorophyll fluorescence *in vivo*. *Plant Physiol* 72, 1043-1050
- Strasser RJ, Schwarz B, Bucher JB (1987) Simultane Messung der Chlorophyll-Fluoreszenz Kinetik bei verschiedenen Wellenlängen als rasches Verfahren zur Frühdia-gnose von Immissionsbelastungen an Wald-bäumen. Ozonwirkung auf Buchen und Pappeln. *Eur J For Pathol* 17, 149-157
- Wright HA (1970) A method to determine heat-caused mortality in bunchgrass. *Ecology* 51, 582-587