

## Influence de la durée d'acclimatation sur l'endurcissement à la sécheresse d'*Acacia cyanophylla* Lindl.

Ali Albouchi<sup>a,\*</sup>, Houcine Sebeï<sup>b</sup>, Majid Youssef Mezni<sup>c</sup> and Mohamed Hédi El Aouni<sup>d</sup>

<sup>a</sup> Institut National de Recherches en Génie Rural, Eaux et Forêts, BP 10, Ariana 2080, Tunisie

<sup>b</sup> Ecole Supérieure d'Agriculture de Mograne, 1121 Mograne, Tunisie

<sup>c</sup> Institut National de la Recherche Agronomique de Tunisie, 10 Rue Hédi El Karray, Ariana 2080, Tunisie

<sup>d</sup> Faculté des Sciences de Bizerte, Jarzouna 7021, Tunisie

(Reçu le 11 octobre 2000 ; accepté le 20 février 2001)

**Résumé** – Les effets de la durée d'une acclimatation à une alimentation hydrique déficiente sur l'endurcissement à la sécheresse d'*Acacia cyanophylla* Lindl. ont été recherchés sur un lot de plants âgés de 8 mois, cultivés en pots. Un autre lot irrigué à une dose optimale proche de l'évapotranspiration maximale a servi de témoin. La durée des 2 traitements hydriques a été de 13 mois. Des plants des deux lots ont été soumis après l'expiration de 1, 3, 5 et 13 mois à un dessèchement rapide par privation d'eau afin de permettre aux traits physiologiques de l'acclimatation de s'exprimer. Des mesures de biomasse, de potentiel hydrique minimum ( $\Psi_{\min}$ ), de potentiel osmotique ( $\Psi\pi$ ) et de résistance stomatique ont été effectuées au cours des différentes périodes de dessèchement. En conditions de sécheresse extrême, les plants témoins ont révélé une bonne tolérance d'*A. cyanophylla* vis-à-vis de la sécheresse, exprimée par une turgescence positive et des stomates ouverts à des niveaux assez bas de  $\Psi_{\min}$  (–2,5 à –3,0 MPa). L'acclimatation au manque d'eau, pendant une durée de 3 mois, n'a pas été suffisante pour induire chez *A. cyanophylla* l'expression accrue de mécanismes de tolérance à la sécheresse. Les plants stressés ont réagi par une forte baisse de production de biomasse et par une fermeture stomatique précoce à un  $\Psi_{\min}$  de –1,9 MPa. Pour une durée d'acclimatation supérieure à 3 mois, les plants ont montré des signes d'un endurcissement croissant à la sécheresse, exprimé par le maintien d'un taux de croissance relative comparable à celui des témoins et d'une turgescence positive relativement élevée à des niveaux très bas de  $\Psi_{\min}$  (–3,2 à –4,7 MPa) résultant d'une régulation stomatique et d'une capacité croissante d'ajustement osmotique.

*Acacia cyanophylla* / conductance stomatique / potentiel hydrique / acclimatation / endurcissement à la sécheresse

**Abstract** – Influence of acclimation duration on the drought hardening of *Acacia cyanophylla* Lindl. The effects of a acclimation treatment to a severely deficient watering regime on the drought hardening of *Acacia cyanophylla* Lindl. were studied in a set of 8-month old plants grown in plastic pots. Another set of plants watered with an optimal dose close to the maximum evapotranspiration loss served as a control treatment. The period of both watering treatments lasted 13 months. In addition, plants from both sets were submitted at 1, 3, 5, and 13 months to a progressive dehydration by water withholding in order to allow for the expression of adaptive mechanisms under extreme drought conditions. Measurements of biomass, minimum water potential ( $\Psi_{\min}$ ), osmotic potential ( $\Psi\pi$ ) and stomatal

\* Correspondance et tirés-à-part  
Tél. 216-1-230 039 ; Fax. 216-1-717 951 ; e-mail : Albouchi.ali@iresa.agrinet.tn

resistance were taken during different desiccation periods. Under extreme drought conditions, control plants showed signs of a satisfactory drought tolerance illustrated by a positive turgor and open stomata at fairly low levels of  $\Psi_{\min}$  ( $-2.5$  to  $-3.0$  MPa). The acclimation to lack of water at a severe intensity during a period of 3 months was not sufficient to induce drought tolerance mechanisms in *A. cyanophylla*. Stressed plants responded by an early stomatal closure at  $\Psi_{\min}$  of  $-1.9$  MPa. With acclimation periods longer than 3 months, greater hardening signs were shown as a result of increased species tolerance to severe drought stress. Indeed, a relative growth rate level comparable to the control and a relatively high leaf  $\Psi_p$  were observed at very low  $\Psi_{\min}$  levels ranging from  $-3.2$  to  $-4.7$  MPa, resulted from better stomatal regulation and increased osmotic adjustment capability.

#### *Acacia cyanophylla* / stomatal conductance / water potential / acclimation / drought hardening

### 1. INTRODUCTION

La réponse des plantes au manque d'eau dépend à la fois de leur capacité d'acclimation et de l'intensité de la sécheresse climatique et édaphique du biotope. La capacité d'acclimation dépend, en partie, des épisodes de sécheresse subies antérieurement. Selon leur durée, les épisodes de sécheresse provoquent des effets importants qui se manifestent, au niveau de la plante, par des modifications morphologiques [4, 15, 16, 25, 36, 37], anatomiques [20, 22] physiologiques [7, 18, 19, 22, 29, 36] et métaboliques [3, 4, 15, 17, 18, 33]. Toutefois, l'intensité de ces effets peut être atténuée, chez certaines espèces, suite à des cycles successifs de sécheresse, traduisant ainsi une acclimation graduelle acquise au cours du temps. Par exemple, des plants de *Quercus rubra* et de *Quercus palustris* soumis à deux cycles de dessèchement successifs ont vu leurs biomasses respectives réduites de 46 et 69 % à la fin du premier cycle et de 21 et 49 % à la fin du second cycle [37]. Parmi les critères physiologiques de l'acclimation à la sécheresse figure le maintien d'une turgescence positive et d'une ouverture des stomates à des potentiels hydriques très bas, permettant la poursuite des processus physiologiques. Par exemple, l'acclimation à la sécheresse par arrêt d'irrigation pendant 7 jours a permis le maintien d'une turgescence positive à des potentiels hydriques plus bas chez des plants de *Picea glauca* et *Pinus banksiana* par comparaison aux plants irrigués [17]. Cette turgescence positive était due à un ajustement osmotique par accumulation active de sucres solubles dans les racines et les tiges. Des plants de *Picea mariana* issus de sites secs ont présenté une meilleure croissance, des niveaux de transpiration et de photosynthèse plus élevés et une meilleure capacité d'ajustement osmotique lors d'un cycle de dessèchement rapide que ceux issus de sites humides [34, 35]. Des plants de *Cajanus cajan* soumis à 2 cycles successifs de dessèchement entre-coupés d'un arrosage ont montré

une meilleure rétention de l'eau des tissus foliaires lors du second cycle, en dépit de potentiels hydriques plus faibles que ceux enregistrés au cours du premier cycle [17]. De même, il a été démontré sur diverses essences forestières que les plants soumis à des cycles successifs de dessèchement gardaient une turgescence positive à des potentiels hydriques foliaires décroissants avec le nombre de cycles. Ceci a été attribué à un ajustement osmotique [13, 16, 38] ou à un ajustement osmotique doublé d'une augmentation de l'élasticité des parois cellulaires [12].

Ces aspects particuliers de l'acclimation à la sécheresse font l'objet du présent travail réalisé sur *Acacia cyanophylla* Lindl., Mimosaceae arbustive originaire du sud-ouest de l'Australie. Cette espèce a été introduite en Tunisie depuis 1904 pour la fixation des dunes littorales des zones subhumides [23]. Son introduction a été généralisée par la suite à l'ensemble du pays. Grâce aux multiples usages de cette espèce (fertilisation des sols, fixation des dunes littorales et continentales, consolidation des ouvrages de conservation des eaux et du sol, brise-vent et plantations pastorales) et à sa capacité de pousser sur différents types de sols, *A. cyanophylla* compte aujourd'hui parmi les essences forestières les plus employées dans les reboisements des zones arides et semi-arides. Cependant, son implantation dans les régions arides n'est pas toujours réussie du fait, vraisemblablement, du choc de transplantation résultant du changement brutal des conditions hydriques de pépinière (alimentation optimale) à celles des sites de plantation caractérisés souvent par le manque d'eau. Ce choc de transplantation pourrait être évité grâce à une acclimation à la sécheresse en pépinière. Cependant, la durée d'une telle acclimation et l'intensité de la sécheresse à appliquer ne sont pas connues. C'est dans ce cadre que se situe le présent travail dans lequel nous nous intéresserons à l'étude de l'effet de la durée d'une alimentation hydrique déficiente sur certaines manifestations de l'acclimation à la sécheresse chez *A. cyanophylla*.

## 2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

### 2.1. Culture des plants

Les plants d'*A. cyanophylla* sont issus de graines récoltées sur des sujets adultes de la région de Chnenni-Gabès (Aride inférieur, variante à hiver tempéré). Ils ont été élevés sous serre vitrée et aérée dans des pots en plastique de 50 cm de diamètre et 60 cm de profondeur, remplis d'un mélange contenant 1/2 v/v de terreau de pépinière et de sable. Les plants ont été conduits jusqu'à l'âge de huit mois en irrigation optimale, puis deux lots de 60 plants chacun, ont été soumis durant 13 mois à deux doses d'irrigation : une dose optimale D (témoin), restituant la totalité de l'eau évapotranspirée, et une dose déficiente D/6 (stressé). Les plants des deux lots ont été choisis, au début des traitements, parmi une population de 300 individus afin d'assurer le maximum d'homogénéité de taille. Les plants retenus, de taille moyenne égale à  $72 \pm 2$  cm, ont été disposés aléatoirement en trois blocs. Chaque bloc renferme deux lignes de 20 plants chacune constituant les traitements témoin et stressé.

L'irrigation a été assurée par un système automatique de goutte à goutte qui se déclenche lorsqu'une hauteur d'eau réglable est évaporée d'un bac lié à ce système et s'arrête lorsque celle-ci est totalement restituée. Cette hauteur est réglée en fonction de l'évapotranspiration des plants témoins [3]. Le déclenchement de l'arrosage a été fixé à 21 heures grâce à une minuterie combinée au système de pilotage et se produit tous les 4 à 5 jours durant les mois d'été et tous les 12 à 15 jours durant les mois d'hiver. Pour permettre l'expression de l'acclimatation, des conditions extrêmes de sécheresse ont été provoquées par arrêt de l'irrigation d'un certain nombre de plants de chaque lot (3 plants/bloc/traitement) et ce au bout d'un, trois, cinq et treize mois d'irrigation différenciée, correspondant aux débuts des mois de juillet, septembre, novembre et juillet de l'année d'après, respectivement.

### 2.2. Paramètres mesurés

La biomasse a été suivie par pesées de la matière sèche de 3 plants de chaque lot (à raison d'un plant par bloc), après étuvage à 80 °C. Ces mesures ont eu lieu au début de l'application des traitements (T0) et au bout d'un (T1), trois (T2), cinq (T3) et treize mois (T4). Un taux de croissance relative des plants a été calculé ( $RGR_n = [\ln B_n - \ln B_{n-1}] / [T_n - T_{n-1}]$ , avec  $B_n$  : biomasse sèche totale au

temps  $T_n$  et  $B_{n-1}$  : biomasse sèche totale au temps  $T_{n-1}$ ). La surface foliaire a été suivie mensuellement sur six plants de chaque lot à l'aide d'un planimètre portable (type LI-3000, LI-COR, Inc./LI-COR, Ltd., Lincoln, Nebraska 68504 USA).

Des mesures de résistance stomatique ( $r_s$ ), de potentiel hydrique foliaire minimum ( $\Psi_{\min}$ ) et de sa composante osmotique ( $\Psi_{\pi}$ ) ont été suivies, sur trois autres plants/traitement/durée au cours de chaque période de dessèchement, jusqu'à ce que les phyllodes aient présenté des signes de flétrissement avancé. Ces mesures ont été effectuées à 13 h, au moment où la demande évaporative est maximale afin de déceler les traits physiologiques d'acclimatation à la sécheresse.

La résistance stomatique ( $r_s$ ) a été mesurée à l'aide d'un poromètre à diffusion (type MK II, DELTA-T DEVICES, Cambridge CB5 OEJ, England) sur les deux faces de phyllodes des plants utilisés pour les mesures de  $\Psi_{\min}$  et de  $\Psi_{\pi}$ . La résistance stomatique équivalente d'un phyllode a été calculée en utilisant la formule proposée par Cruziat et al. [9] pour le cas d'une feuille amphistomatique ( $2/r_s = 1/r_{ss} + 1/r_{si}$ , avec  $r_{ss}$  et  $r_{si}$  les résistances stomatiques des faces supérieure et inférieure du phyllode, respectivement). Les valeurs obtenues de  $r_s$  sont traduites par la suite en conductance stomatique  $g_s = 1/r_s$ .

$\Psi_{\pi}$  et  $\Psi_{\min}$  ont été mesurés par la méthode psychrométrique en utilisant un microvoltmètre à point de rosée (type HR-33T, Wescor Inc., Logan, Utah 84321 USA) et des hygromètres (type C-52, Wescor Inc.). Le potentiel de turgescence a été estimé par différence ( $\Psi_p = \Psi_{\min} - \Psi_{\pi}$ ). Les mesures proprement dites ont porté sur deux disques contigus de 6 mm de diamètre prélevés à l'aide d'un emporte pièce, au centre d'un phyllode ayant atteint les deux tiers de sa taille maximale et situé au milieu de la couronne. Le premier sert immédiatement pour la mesure de  $\Psi_{\min}$  et le second pour celle de  $\Psi_{\pi}$ , après congélation à -30 °C pendant 24 heures.

### 2.3. Analyse statistique

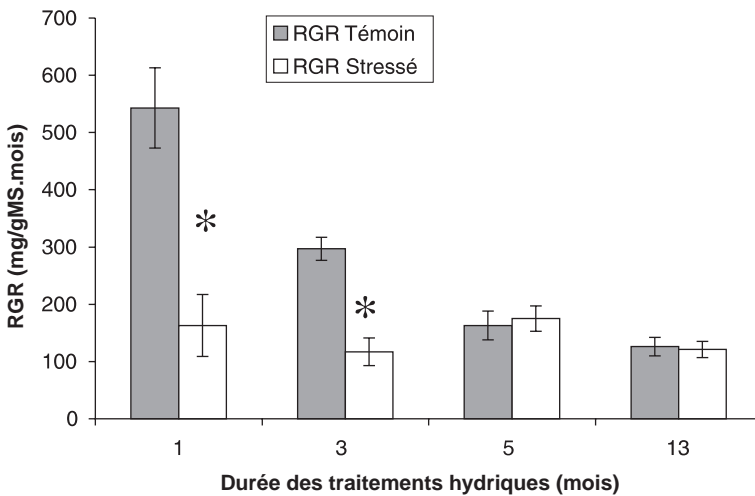
L'analyse des données a été réalisée à l'aide du logiciel SAS. Les différences entre les deux traitements, pour chaque paramètre mesuré et chaque date de mesure, ont été testées grâce aux tests de Student - Newman - Keuls et de la plus petite différence significative (ppds) au seuil de 5 %. Le degré de signification des corrélations a été déterminé grâce au test de Pearson. Les modèles des corrélations sont acceptés lorsque le coefficient de détermination trouvé est significatif au seuil de 5 % ( $P < 0,05$ ).

### 3. RÉSULTATS

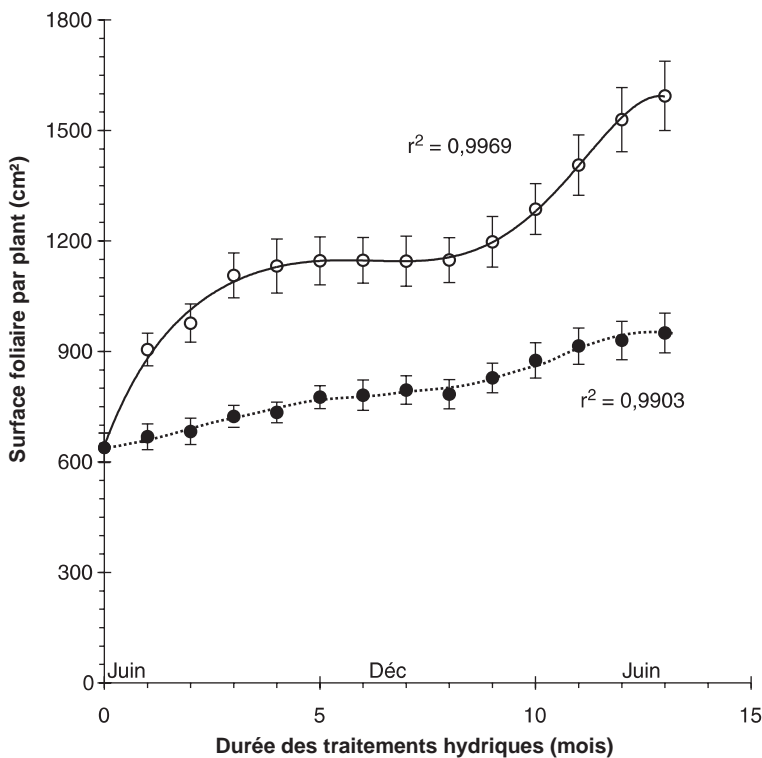
#### 3.1. Effet de la durée d'acclimatation sur le RGR et la surface foliaire

La sécheresse continue a eu des effets de moins en moins marqués sur la croissance d'*A. cyanophylla* (figu-

re 1). Au cours des trois premiers mois, le taux d'accroissement en biomasse totale a été significativement plus faible chez les plants acclimatés par comparaison aux témoins. La réduction induite par le manque d'eau a été de 70 et 61 % du témoin au bout de 1 et 3 mois, respectivement. Après 3 mois de traitement, aucune différence significative n'a été enregistrée entre les plants des deux traitements. Le taux de croissance relative des plants



**Figure 1.** Évolution du RGR de plants d'*Acacia cyanophylla* Lindl. irrigués à la dose optimale D (témoins) ou déficiente D/6 (stressés) au bout de 1, 3, 5 ou 13 mois. La présence de \* indique l'existence de différence significative au seuil de 5 % entre plants témoins et stressés.



**Figure 2.** Évolution au cours des traitements hydriques de la surface foliaire par plant d'*Acacia cyanophylla* Lindl. irrigué à la dose optimale D (—) ou déficiente D/6 (---). Chaque point représente la moyenne de 6 mesures.

témoins a baissé entre 1 et 5 mois (de juillet à novembre) avant de se stabiliser par la suite (de novembre à juillet de l'année d'après) alors que celui des plants acclimatés a été maintenu relativement constant au cours du temps. D'autre part, le déficit hydrique a affecté de manière significative la surface foliaire des plants acclimatés et ceci dès le début du traitement (*figure 2*). La réduction de surface foliaire a varié progressivement de 26 à 40 % par rapport aux plants témoins, entre 1 et 13 mois.

### 3.2. Effet de la durée d'acclimatation sur le comportement hydrique des phylloides en cas de sécheresse prononcée

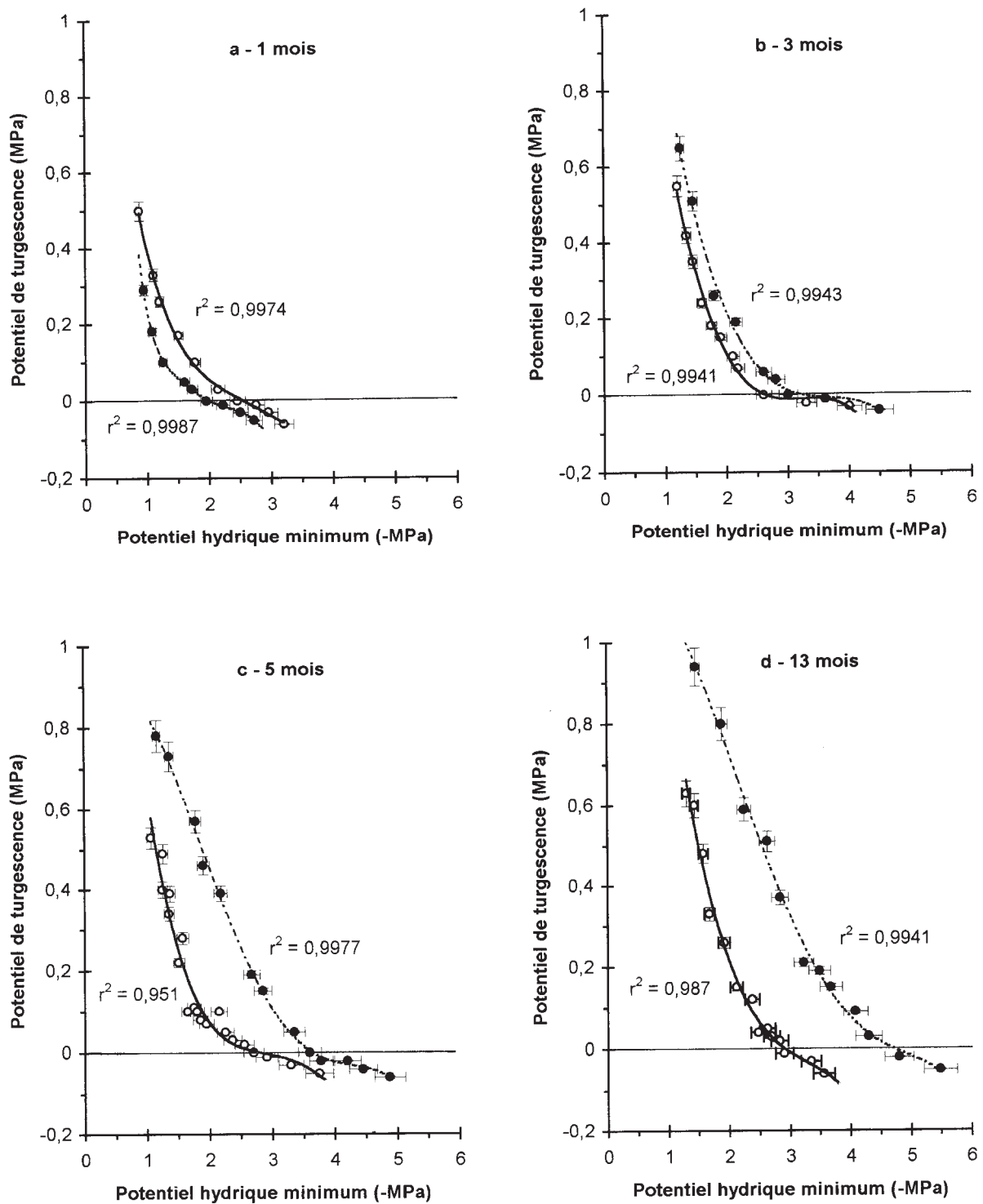
La *figure 3* montre l'évolution du potentiel de turgescence ( $\Psi_p$ ) des phylloides en fonction de leur potentiel hydrique minimum ( $\Psi_{\min}$ ) au cours des 4 périodes de dessèchement rapide imposées aux plants témoins et acclimatés. Elle montre toujours une forte chute de  $\Psi_p$  suivie d'une baisse à un taux plus faible à l'approche de la perte totale de la turgescence. Elle montre aussi qu'au cours de la première période de dessèchement, imposée après un mois de traitement, les plants acclimatés ont gardé une turgescence inférieure à celle des plants témoins (*figure 3a*). Au cours des 3 périodes suivantes, la situation s'est inversée avec une différence de turgescence entre plants acclimatés et témoins croissant avec la durée d'acclimatation (*figures 3b, c et d*). Les plants bien irrigués ont présenté des potentiels hydriques minimums à perte de turgescence sensiblement plus élevés que les plants acclimatés, sauf lors de la sécheresse imposée après un mois d'acclimatation. En effet, à la fin de la première, de la deuxième, de la troisième et de la quatrième période de dessèchement, la turgescence s'est annulée respectivement pour  $-2,5$ ,  $-2,6$ ,  $-2,7$  et  $-2,9$  MPa chez les plants témoins contre  $-1,9$ ,  $-3,2$ ,  $-3,6$  et  $-4,7$  MPa chez les plants acclimatés. Signalons, par ailleurs, qu'au cours de la phase finale de toutes les périodes de dessèchement des valeurs négatives de  $\Psi_p$ , atteignant  $-0,06$  MPa, ont été enregistrées aussi bien chez les plants témoins que chez les plants stressés. De telles valeurs négatives correspondent vraisemblablement à des artefacts de mesures [39].

L'évolution de la conductance stomatique des phylloides ( $g_s$ ) en fonction du potentiel hydrique minimum ( $\Psi_{\min}$ ), au cours des 4 périodes de dessèchement, est illustrée par les graphiques de la *figure 4*. La suspension de l'arrosage a occasionné une baisse continue de  $g_s$ , indépendamment de la dose d'irrigation et de la période de dessèchement. Cependant, l'allure de cette baisse a varié

selon le traitement hydrique et sa durée. Au cours de la première période et à l'exception de la phase terminale, les plants acclimatés ont toujours présenté des valeurs de  $g_s$  sensiblement inférieures à celles des plants témoins quelle que soit la valeur de  $\Psi_{\min}$  (*figure 4a*). Au cours des périodes de dessèchement suivantes, réalisées à partir de 3 mois, la conductance stomatique des plants acclimatés a été significativement plus basse que celle des plants témoins pour les valeurs de  $\Psi_{\min}$  supérieures à  $-2,2$  MPa. Au-dessous de cette valeur, la situation s'est inversée en faveur des plants acclimatés et ceci jusqu'à la phase finale des périodes de dessèchement caractérisée par une stabilisation de  $g_s$  au voisinage de  $0,015 \text{ cm s}^{-1}$ , correspondant à la fermeture totale des stomates [2, 24]. La différence de  $g_s$  entre acclimatés et témoins s'est accrue de manière significative avec la durée des traitements hydriques (*figures 4b, c et d*). D'autre part, la fermeture stomatique a eu lieu, chez les plants témoins, pour des valeurs de  $\Psi_{\min}$  décroissantes avec la durée du traitement hydrique soit  $-2,5$ ,  $-2,6$ ,  $-2,7$  et  $-3,0$  MPa pour 1, 3, 5 et 13 mois, respectivement. Cette tendance a été plus prononcée chez les plants acclimatés (*figure 4*). En d'autres termes, ces plants ont maintenu un même niveau de  $g_s$  à des  $\Psi_{\min}$  d'autant plus bas que la durée d'acclimatation a été plus longue et que la période de dessèchement a été plus avancée. Les valeurs de  $\Psi_{\min}$  correspondant à la fermeture stomatique ont été de  $-1,9$ ,  $-3,2$ ,  $-3,7$  et  $-4,8$  MPa pour 1, 3, 5 et 13 mois, respectivement. Ces valeurs ainsi que celles observées chez les plants témoins coïncident avec les seuils de turgescence nulle relatifs à chaque traitement et à chaque période de dessèchement (*figure 3*).

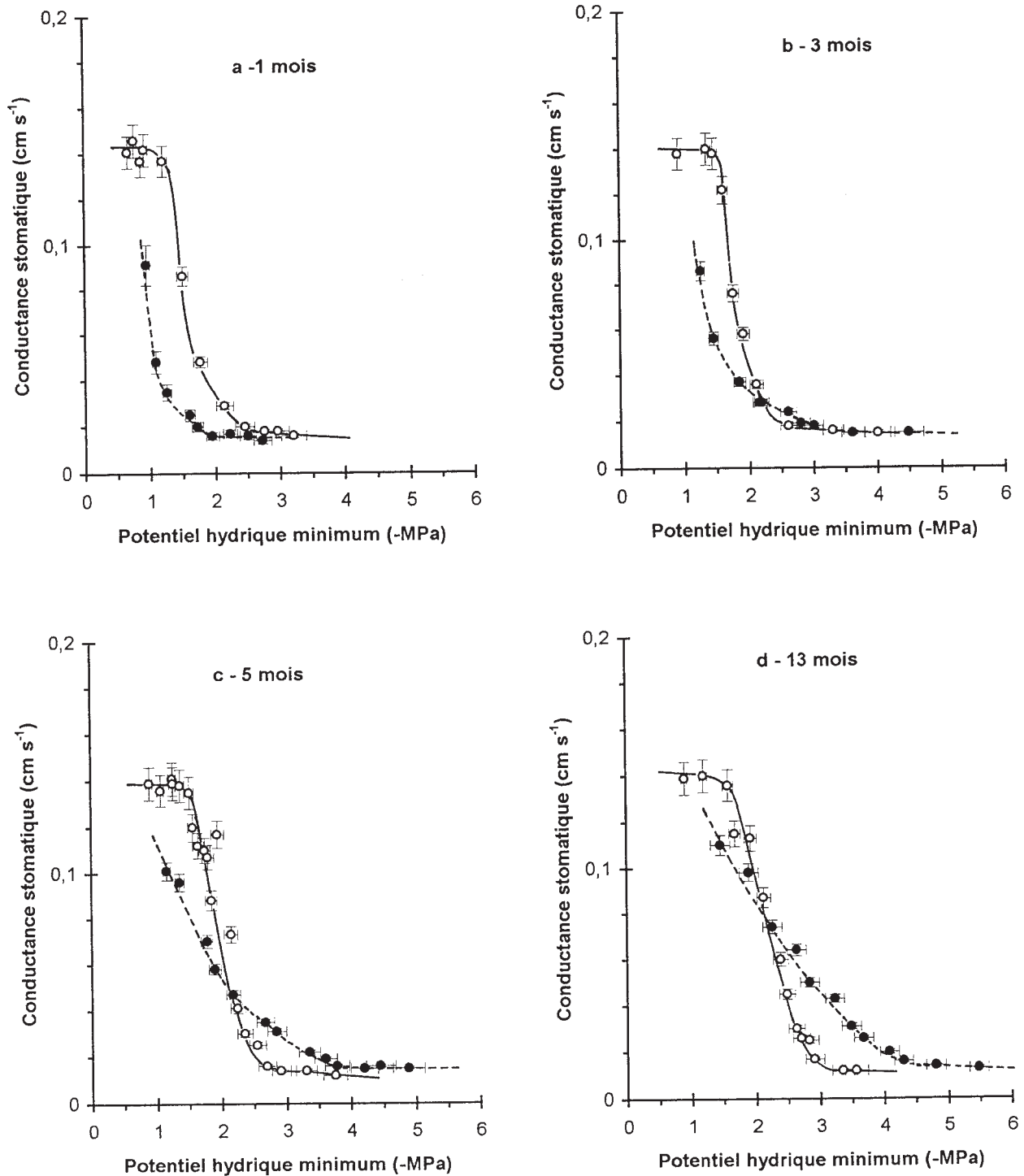
## 4. DISCUSSION

La production de biomasse, l'évolution du potentiel hydrique minimum et de la conductance stomatique traduisent la réaction de la plante à la baisse de l'approvisionnement en eau. Toutefois, la diminution de RGR chez les plants témoins ne peut être due à un manque d'eau étant donné que les apports, par irrigation, n'étaient pas constants mais évoluaient en fonction de leur évapotranspiration. Elle serait le résultat de l'effet combiné du ralentissement saisonnier de la croissance et des restrictions imposées progressivement au système racinaire par le volume limité des pots. Les différences observées en pleine phase de croissance (à 1 mois), entre plants témoins et acclimatés, sont dues principalement à des différences de disponibilité en eau. Cependant,



**Figure 3.** Évolution du potentiel de turgescence ( $\Psi_p$ ), estimé par différence entre le potentiel hydrique total et le potentiel osmotique, en fonction du potentiel hydrique minimum ( $\Psi_{\min}$ ) de phylloides de plants d'*Acacia cyanophylla* Lindl. irrigués à la dose optimale D (—) ou déficiente D/6 (---) puis soumis à un dessèchement par arrêt de l'irrigation au bout de 1 (a), 3 (b), 5 (c) ou 13 mois (d). Les valeurs négatives de turgescence correspondent à des artefacts de mesures.





**Figure 4.** Évolution de la conductance stomatique ( $g_s$ ) en fonction du potentiel hydrique minimum ( $\Psi_{\min}$ ) de phyllodes de plants d'*Acacia cyanophylla* Lindl. irrigués à la dose optimale D (---) ou déficiente D/6 (—) puis soumis à un dessèchement par arrêt de l'irrigation au bout de 1 (a), 3 (b), 5 (c) ou 13 mois (d).

l'atténuation de la réduction de 70 (à 1 mois) à 61 % (à 3 mois) suggère une acclimatation qui commence à s'installer, avec le temps, chez les plants soumis au déficit hydrique comme cela a été signalé chez *Quercus rubra* et *Quercus palustris* [37]. Chez les plants acclimatés, le manque d'eau semble conduire progressivement à une meilleure efficacité de l'utilisation des quantités disponibles par suite de leur plus faible surface transpirante. Ceci a permis de maintenir RGR relativement constant au cours du traitement. L'absence de différences significatives entre les RGR des plants témoins et acclimatés à 5 et à 13 mois et la réduction progressive de la surface foliaire de ces derniers (de 26 à 40 % de celle des témoins) seraient le résultat d'une acclimatation graduelle à la sécheresse. Une telle acclimatation serait une conséquence de modifications survenues au cours du temps, notamment au niveau du comportement hydrique des plants stressés, qui s'exprimeraient mieux en cas de sécheresse prononcée telle que les périodes de dessèchement appliquées. Les différences de comportement observées au cours de ces périodes de dessèchement, chez les plants témoins et acclimatés, expriment à la fois les effets de la dose d'irrigation et de la durée du traitement.

Des relations,  $g_s = f(\Psi \text{ min})$ , du même type ont été observées chez *Eucalyptus globulus* [26] et *Quercus* sp. [1, 24]. Les valeurs constantes de  $g_s$  enregistrées à la fin des périodes de dessèchement tendent à témoigner d'une fermeture quasi totale des stomates. Le même phénomène a été constaté chez d'autres espèces telles que le cotonnier [2] et le chêne kermès [24]. Les valeurs critiques de  $\Psi_{\text{min}}$  correspondant à la fermeture totale des stomates des plants témoins, variant de  $-2,5$  à  $-3,0$  MPa, vraisemblablement sous l'effet de l'âge, sont comparables à celles signalées chez plusieurs essences forestières adaptées à la sécheresse [8, 11, 27]. Elles coïncident avec celles de la perte totale de turgescence. Ces résultats concordent avec ceux de Cutler et Rains [10] sur le cotonnier et de Jones et Turner [14] sur le sorgho. L'ensemble de ces résultats, portant sur des plants irrigués à la dose optimale puis soumis à des périodes de dessèchement, semble témoigner chez *A. cyanophylla* d'une tolérance importante à la sécheresse.

Chez les plants soumis au manque d'eau, une acclimatation à la sécheresse s'est manifestée progressivement au cours du traitement. En effet, au bout d'un mois d'acclimatation à la dose D/6, *A. cyanophylla* a réagi, face à une sécheresse accusée, par une fermeture stomatique précoce. Des comportements analogues ont été enregistrés chez certaines essences forestières aptes à éviter la sécheresse telles que *Quercus afares* et *Quercus faginea* [1], *Pinus sylvestris* et *Pinus pinaster* [5], *Pinus nigra* [6]

ou *Pinus ponderosa* et *Pinus contorta* [21]. Ceci tend à prouver qu'un mois de traitement à la dose déficiente a été insuffisant à la mise en place de mécanismes de tolérance à la sécheresse.

À partir de 3 mois, l'évolution des paramètres mesurés chez les plants témoins et stressés, atteste chez ces derniers d'une tolérance au manque d'eau croissante au cours du temps (turgescence de plus en plus élevée pour un même niveau de  $\Psi_{\text{min}}$ , des seuils de turgescence nulle et de fermeture stomatique plus négatifs et de plus en plus bas). Des effets comparables de l'acclimatation à la sécheresse ont été observés chez certaines essences forestières telles que *Cajanus cajan* [16], *Picea glauca* et *Pinus banksiana* [17], *Ceratonia siliqua* [28], *Pinus taeda* [31], *Pinus radiata* [32], *Picea mariana* [12, 34, 41] ou divers clones de Peuplier [38]. D'autre part, le maintien, chez les plants acclimatés, de  $g_s$  à des valeurs plus faibles que celles des plants témoins pour des  $\Psi_{\text{min}}$  supérieurs à  $-2,2$  MPa puis à des valeurs plus élevées pour des  $\Psi_{\text{min}}$  plus bas témoigne d'une meilleure régulation stomatique chez les plants acclimatés comme cela a été signalé chez *Populus deltoïdes* [30], *Pinus halepensis* [40] et *Picea mariana* [41]. En d'autres termes, les plants acclimatés ont réduit leur conductance stomatique par rapport à celle des témoins en cas de déficit hydrique modéré, réduisant ainsi leur transpiration, et ont fermé leurs stomates de manière plus tardive avec la durée d'acclimatation, en cas de déficit hydrique accru. En outre, le maintien d'une turgescence positive à des  $\Psi_{\text{min}}$  décroissants avec la durée d'acclimatation a été attribué à un ajustement osmotique croissant suite à une accumulation croissante de sucres solubles et d'acides aminés libres dans les phylloides d'*A. cyanophylla* [3]. Les résultats présentés suggèrent que la tolérance de cette espèce vis-à-vis de la sécheresse a été améliorée par l'irrigation à une dose déficiente durant plus de 3 mois, particulièrement à partir de 5 mois traduisant ainsi l'effet de la durée du déficit hydrique subi sur le degré d'acclimatation à la sécheresse de la plante.

## 5. CONCLUSION

L'ensemble des résultats présentés semble indiquer que l'effet de l'acclimatation à la sécheresse d'*A. cyanophylla* a été tributaire de la durée de cette acclimatation. L'application d'un déficit hydrique d'intensité sévère (dose D/6) a induit chez cette espèce une acclimatation progressive qui a conduit à un endurcissement à la sécheresse. Cet endurcissement ne s'est manifesté de manière



significative qu'à partir de 5 mois. Il s'est exprimé notamment, par le maintien d'un niveau de turgescence positive et d'ouverture stomatique à des potentiels hydriques d'autant plus bas que la durée d'acclimatation a été plus longue. Ce phénomène est attribué à une régulation stomatique et à un ajustement osmotique croissant avec la durée de l'acclimatation. En définitive, les résultats obtenus semble suggérer qu'un tel traitement appliqué en pépinière durant 5 mois, avant la transplantation, serait fortement recommandé pour garantir la réussite des plantations d'*A. cyanophylla* en zones arides. Toutefois un suivi au champ, de la survie et de la croissance de plants ainsi acclimatés serait nécessaire pour confirmer les résultats obtenus en conditions semi-contrôlées.

**Remerciements :** Nous tenons à remercier vivement Monsieur Erwin Dreyer, Directeur de recherche au Centre de l'Inra de Nancy (54280 Champenoux, France) pour les critiques et les suggestions qu'il a apportées pour améliorer le contenu de ce travail.

## RÉFÉRENCES

- [1] Acherar M., Rambal S., Lepart J., Évolution du potentiel hydrique foliaire et de la conductance stomatique de quatre chênes méditerranéens lors d'une période de dessèchement, *Ann. Sci. For.* 48 (1991) 561–573.
- [2] Ackerson R.C., Stomatal response of cotton to water stress and abscisic acid as affected by water stress history, *Plant Physiol.* 65 (1980) 455–459.
- [3] Albouchi A., Ghirir R., El Aouni M.H., Endurcissement à la sécheresse et accumulation de glucides solubles et d'acides aminés libres dans les phylloides d'*Acacia cyanophylla* Lindl., *Ann. Sci. For.* 54 (1997) 155–168.
- [4] Arnott J.T., Grossnickle S.C., Puttonen P., Mitchell A.K., Folk R.S., Influence of nursery culture on growth, cold hardiness, and drought resistance of yellow cypress, *Can. J. For. Res.* 23 (1993) 2537–2547.
- [5] Aussenac G., Valette J.C., Comportement hydrique estival de *Cedrus atlantica*, *Quercus ilex*, *Quercus pubescens* et de divers pins dans le Ventoux, *Ann. Sci. For.* 39 (1982) 41–62.
- [6] Braesco A., Potentiels de sève et réaction à la sécheresse des Cèdres, Pins et Chênes en Provence calcaire, INRA-Station de Sylviculture méditerranéenne, Avignon, 1980, 29 p.
- [7] Badalotti A., Anfodillo T., Grace J., Evidence of osmoregulation in *Larix decidua* at Alpine treeline and comparative responses to water availability of two co-occurring evergreen species, *Ann. For. Sci.* 57 (2000) 632–633.
- [8] Bréda N., Cochard H., Dreyer E., Granier A., Water transfer in a mature oak stand (*Quercus petraea*): seasonal evolution and effects of a severe drought, *Can. J. For. Res.* 23 (1993) 1136–1143.
- [9] Cruiziat P., Thomas D.A., Bodet C., Comparaison entre mesures locales et mesure globale de la résistance stomatique de feuilles de Tournesol (*Helianthus annuus*), *Oecol. Plant.* 14 (1979) 447–459.
- [10] Cutler J.M., Rains D.W., Effects of water stress and hardening on the internal relations and osmotic constituents of cotton leaves, *Physiol. Plant* 42 (1978) 261–268.
- [11] El Aouni M.H., Processus déterminant la production du pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) : Photosynthèse, croissance et répartition des assimilats, Thèse de Doctorat d'État, Univ. Paris VII, 1980, 164 + 70 p.
- [12] Fan S., Blake T.J., Blumwald E., The relative contribution of elastic and osmotic adjustments to turgor maintenance of woody species, *Physiol. Plant.* 90 (1994) 408–413.
- [13] Gebre G.M., Kuhns M.R., Brandle J.R., Organic solute accumulation and dehydration tolerance in three water-stressed *Populus deltoïdes* clones, *Tree Physiol.* 14 (1994) 575–587.
- [14] Jones M.M., Turner N.C., Osmotic adjustment in leaves of *Sorghum* in response to water deficits, *Plant Physiol.* 61 (1978) 122–126.
- [15] Khalil A.A.M., Grace J., Acclimation to drought in *Acer Pseudoplatanus* L. (Sycamore) seedlings, *J. Exp. Bot.* 43 (1992) 1591–1602.
- [16] Kimani P.M., Benzioni A., Ventura M., Genetic variation in pigeon pea (*Cajanus cajan* (L.) Mill sp.) in response to successive cycles of water stress, *Plant and Soil* 158 (1994) 193–201.
- [17] Koppelaar R.S., Tschaplinski T.J., Colombo S.J., Carbohydrate accumulation and turgor maintenance in seedling shoots and roots of two boreal conifers subjected to water stress, *Can. J. Bot.* 69 (1991) 2522–2528.
- [18] Kramer P.J., Drought stress and the origin of the adaptation, in: Turner N.C., Kramer P.J. (Eds.), *Adaptation of plants to water and high temperature stress*, Wiley-Interscience pub., 1980, pp. 7–20.
- [19] Kubiske M.E., Abrams M.D., Photosynthesis, water relations, and leaf morphology of xeric versus mesic *Quercus rubra* ecotypes in central Pennsylvania in relation to moisture stress, *Can. J. For. Res.* 22 (1992) 1402–1407.
- [20] Larsen M.C., Développement des stomates de peupliers au cours d'une année sèche, *Physiol. Plant.* 14 (1961) 877–889.
- [21] Lopushinsky W., Stomatal closure in conifer seedlings in response to leaf moisture stress, *Bot. Gaz.* 130 (1969) 258–263.
- [22] Ludlow M.M., Adaptive significance of stomatal responses to water stress, in: Turner N.C., Kramer P.J. (Eds.), *Adaptation of plants to water and high temperature stress*, Wiley-Interscience pub., New York., 1980, pp. 123–138.
- [23] Marion J., Poupon J., Manuel pratique de reboisement, F.A.O. : SF/TUN 11. Rapport technique n°2, INRF-Tunis, 1974, 345 p.

- [24] Noïtsakis B., Tsiouvaras C., Seasonal changes in components of leaf water potential and leaf area growth rate in kermes oak, *Acta Oecologica* 11 (1990) 419–427.
- [25] Pallardy S.G., Rhoads J.L., Morphological adaptations to drought in seedlings of deciduous angiosperms, *Can. J. For. Res.* 23 (1993) 1766–1774.
- [26] Pereira J.S., Tenhunen J.D., Lange O.L., Stomatal control of photosynthesis of *Eucalyptus globulus* Labill. trees under field conditions in Portugal, *J. Exp. Bot.* 38 (1987) 1678–1688.
- [27] Rejeb M., Etude des mécanismes de résistance à la sécheresse du caroubier (*Ceratonia siliqua* L.) en Tunisie, Thèse de Doctorat d'État, Université de Tunis, 1992, 199 p.
- [28] Rejeb M.N., Henchi B., Louguet P., Laffray D., Boukhris M., Étude des caractéristiques hydriques et de la photosynthèse chez une légumineuse forestière de Tunisie (*Ceratonia siliqua* L.) soumise à des contraintes hydriques, *Bull. Soc. Sci. Nat. Tunisie* 18 (1988) 63–70.
- [29] Sall P.N., Aussenac G., Dreyer E., Granier A., Limitation par la sécheresse de la croissance d'*Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. en climat sahélo-soudanien au Sénégal, *Rev. For. Fr.* XLIII (4) (1991) 309–316.
- [30] Schulte P.J., Hinckley T.M., Stettler R.F., Stomatal responses of *Populus* to leaf water potential, *Can. J. Bot.* 65 (1987) 255–260.
- [31] Seiler J.R., Johnson J.D., Photosynthesis and transpiration of loblolly pine seedlings as influenced by moisture-stress conditioning, *For. Sci.* 31 (1985) 742–749.
- [32] Squire R.O., Neales T.F., Loveys B.R., Attiwill P.M., The influence of water deficits on needle conductance, assimilation rate and abscisic concentration of seedlings of *Pinus radiata* D. Don., *Plant Cell Environ.* 11 (1988) 13–19.
- [33] Stewart C.R., Hanson A.D., Proline accumulation as a metabolic response to water stress, in: Turner N.C., Kramer P.J. (Eds.), *Adaptation of plants to water and high temperature stress*, Wiley-Interscience pub., New York, 1980, pp.173–189.
- [34] Tan W., Blake T.J., Boyle T.J.B., Drought tolerance in faster-and slower-growing black spruce (*Picea mariana*) progenies : I. Stomatal and gas exchange responses to osmotic stress, *Physiol. Plant.* 85 (1992) 639–644.
- [35] Tan W., Blake T.J., Boyle T.J.B., Drought tolerance in faster-and slower-growing black spruce (*Picea mariana*) progenies : II. Osmotic adjustment and changes of soluble carbohydrates and amino acids under stress, *Physiol. Plant.* 85 (1992) 645–651.
- [36] Thomas F.M., Gausling T, Morphological and physiological responses of oak seedlings (*Quercus petraea* and *Q. robur*) to moderate drought, *Ann. For. Sci.* 57 (2000) 325–333.
- [37] Timbal J., Lefebvre C., Évolution saisonnière du potentiel hydrique et de la croissance de jeunes plants de *Quercus rubra* et de *Quercus palustris* au cours d'une sécheresse édaphique, *Ann. Sci. For.* 52 (1995) 67–79.
- [38] Tschaplinski T.J., Tuskan G.A., Water-stress tolerance of black and eastern cottonwood clones and four hybrid progeny. II. Metabolites and inorganic ions that constitute osmotic adjustment, *Can. J. For. Res.* 24 (1994) 681–687.
- [39] Tyree M.T., Negative turgor pressure in plant cells: fact or fallacy, *Can. J. Bot.* 54 (1975) 2738–2746.
- [40] Villar-salvador P., Ocana L., Penuelas J., Carrasco I., Effect of water stress conditioning on the water relations, root growth capacity, and the nitrogen and non-structural carbohydrate concentration of *Pinus halepensis* Mill. (Aleppo pine) seedlings, *Ann. For. Sci.* 56 (1999) 459–465.
- [41] Zine El Abidine A., Bernier P.Y., Stewart J.D., Plamondon A.P., Water stress preconditioning of black spruce seedlings from lowland and upland sites, *Can. J. Bot.* 72 (1994) 1511–1518.