



**HAL**  
open science

## **Fonctionnement hydrique du noyer durant la période non feuillée : conséquences sur le développement de l'arbre**

Thierry Ameglio

### ► **To cite this version:**

Thierry Ameglio. Fonctionnement hydrique du noyer durant la période non feuillée : conséquences sur le développement de l'arbre. Groupe d'Etude de l'Arbre, Apr 1994, Clermont-Theix, France. ⟨hal-02774888⟩

**HAL Id: hal-02774888**

**<https://hal.inrae.fr/hal-02774888v1>**

Submitted on 18 Dec 2024

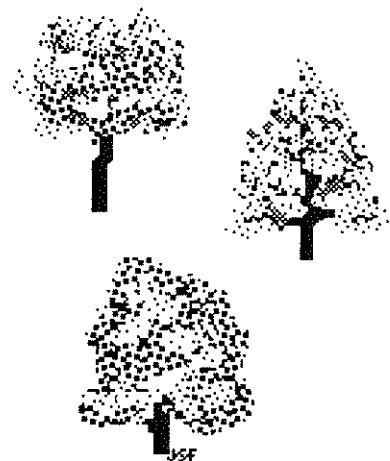
**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons CC BY-NC-ND 4.0 - Attribution - Non-commercial use - No Derivative Works - International License

**Groupe  
d'Etude  
de l'Arbre**





**Séminaire**

**L'EAU DANS LA VIE  
DE L'ARBRE**

**INRA, Centre de Recherches  
de Clermont-Fd-Theix  
-14 et 15 avril 1994 -**

mars 1995

 **INA**  **UNIVERSITE  
Blaise Pascal**  
Centre de Recherches  
de Clermont-Fd-Theix ( Clermont II )  
**Unité Associée BIOCLIMATOLOGIE-PIAF**

# FONCTIONNEMENT HYDRIQUE DU NOYER DURANT LA PERIODE NON FEUILLEE : CONSEQUENCES SUR LE DEVELOPPEMENT DE L'ARBRE.

T. AMEGLIO

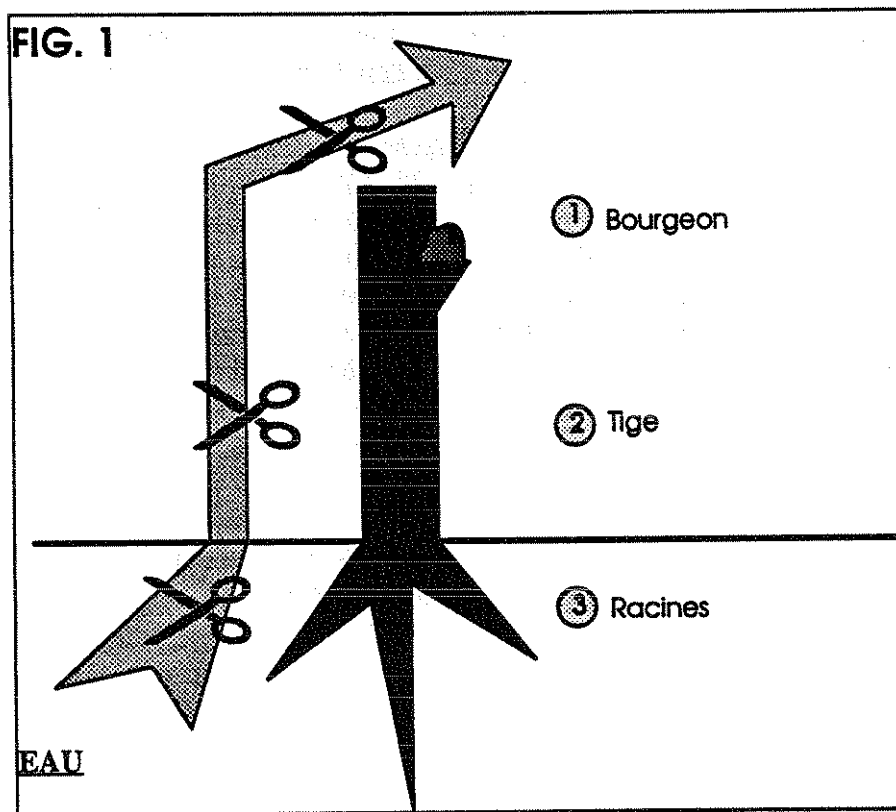
U. A. Bioclimatologie-PIAF (INRA-Université Blaise Pascal)  
Centre INRA de Clermont-Theix  
Domaine de Crouelle  
63039 Clermont-Fd Cedex 02  
E-mail : thierry.ameglio@clermont.inra.fr

**INTRODUCTION** : Parmi les particularités biologiques des arbres, l'une des plus importantes est la mise en place d'un organe particulier -le bourgeon- qui assure par différents mécanismes (dormance, quiescence, inhibitions corrélatives) la transition d'une saison de végétation à l'autre. De son développement au printemps va dépendre en grande partie « l'architecture » de l'arbre. C'est pour cette raison qu'une grande partie de nos travaux se situe au cours de cette période. Nos principaux objectifs sont donc d'essayer de répondre aux questions suivantes : comment un bourgeon va croître au printemps ? Pourquoi des « gradients d'aptitude au débourrement s'installent le long d'un rameau ? Pourquoi et comment de tels « gradients » peuvent être soit modifiés soit entretenus ? Comment la température intervient dans ces modifications de « gradients » de débourrement ? Et surtout quel est le rôle de l'eau au cours de cette période ?

Il y a encore quelques années, on s'intéressait peu au fonctionnement hydrique des arbres en période dite de repos (YOUNG & HOUSER, 1980 ; ASTEGIANO *et al.*, 1988 ; COTTIGNIES, 1990). Or c'est une période où des phénomènes importants concernant l'état hydrique des vaisseaux ont lieu et où l'on peut mettre en évidence des relations très claires entre cet état hydrique et certains aspects capitaux de la physiologie de l'arbre. Ainsi, pour qu'un bourgeon débourre au printemps, il faut qu'après la levée de dormance la réhydratation des tissus du bourgeon soit possible. Ceci implique que l'eau puisse cheminer des racines jusqu'aux méristèmes (*fig. 1*). Trois principaux blocages peuvent entraver l'alimentation hydrique, à plus ou moins longue distance du méristème en croissance :

- ① à très courte distance, dans le bourgeon lui-même et/ou entre l'axe porteur et le bourgeon. Il semble que des échanges hydriques locaux, bien moins connus que les échanges globaux au niveau de la plante entière (absorption, transpiration), jouent un rôle très important dans la dynamique des étapes menant au débourrement. En effet, si les besoins en eau d'un bourgeon au printemps sont d'abord relativement faibles, ils deviennent beaucoup plus conséquents une fois que les feuilles transpirent.
- ② à plus longue distance, au niveau de l'appareil conducteur (embolie hivernale). Voir également l'exposé présenté par H. COCHARD.
- ③ à longue distance, au niveau des racines (sol trop sec ou trop froid). Ce sujet n'a pas été abordé lors de cette réunion du GEA. On trouvera cependant un élément de réflexion s'y rapportant dans l'exposé de A. VIGOUROUX.

On peut concevoir facilement que ces différents blocages n'interviennent pas forcément au même moment et pas avec le même poids sur le développement de l'arbre.



*Figure 1* : Schéma des trois « verrous » que l'eau peut rencontrer sur son chemin des racines aux méristèmes.

Nous présenterons ici, quelques résultats préliminaires sur le fonctionnement hydrique du Noyer pendant la période où il est privé de ses feuilles :

- tout d'abord, sur l'embolie hivernale chez le Noyer et ses conséquences sur le développement de l'arbre ("verrou" ②).

- ensuite, sur la caractérisation de la réhydratation d'un rameau au débourrement.

**MATERIEL ET METHODES** : Les expériences ont été menées d'une part sur des noyers greffés (*Juglans regia* L. variété Lara) âgés de 12 ans et plantés en verger, d'autre part sur des arbres de même variété, âgés de 3 ans, en conteneur de 200 litres sur un substrat composé d' $\frac{1}{3}$  de tourbe et  $\frac{2}{3}$  de terre de Limagne (argilo-calcaire) et placés soit sous serre et maintenus à des températures de l'air positives, soit à l'extérieur et soumis au froid. Ces derniers ont été plantés à l'état de scions d'un an. L'expérimentation a commencé le 2<sup>ème</sup> hiver après la plantation sur des sujets comprenant un tronc d'environ 70 cm de hauteur et trois rameaux d'un an taillés assez courts. Ces rameaux portaient chacun une dizaine de pousses de l'année.

**Etat hydrique** : En hiver, lorsque l'on coupe un rameau de noyer, il est assez fréquent de voir la sève exsuder (AMEGLIO & CRUIZIAT, 1992). Lorsque le rameau n'exsudait pas, une détermination du potentiel hydrique moyen ( $\psi$ ) de ce rameau était réalisée par la chambre de pression (SCHOLANDER *et al.*, 1964) On considère alors que ce  $\psi$  est aussi celui de la sève du rameau en place sur l'arbre. Ceci n'est vrai que si la composante osmotique est négligeable, ce qui est loin d'être toujours vérifié en hiver.

Si la sève était sous pression, une valeur approchée de cette pression a été obtenue en mesurant la pression osmotique de l'exsudat. En effet il a été montré que la valeur de la contre pression nécessaire pour stopper le flux d'exsudation d'un système racinaire en place, coupé au collet (MORIZET & ROBELIN, 1972, 1975), est très voisine de la pression osmotique de la sève de l'exsudat. En s'appuyant sur ce résultat, on a considéré que la pression osmotique mesurée sur l'exsudat correspondait à la limite supérieure de la pression existant dans le xylème des pousses en place.

Pour prélever la sève, une pousse était coupée. Un tube en hexacanal souple, bouché à une extrémité, était fixé à la coupure. Une fois le tube rempli d'environ 1 ml de sève, celle-ci était prélevée à l'aide d'une seringue et versée dans des tubes Ependhorfs placés dans de la glace. La pression osmotique des échantillons de sève a été mesurée à l'aide d'un osmomètre à point de congélation (KNAUER) à partir de 50  $\mu$ l de sève brute non diluée (précision de la mesure : 1 %). Les valeurs obtenues en milliosmoles.l<sup>-1</sup>, sont transformées en MPa en considérant qu'une mole de soluté équivaut à 2,44 MPa à 20°C.

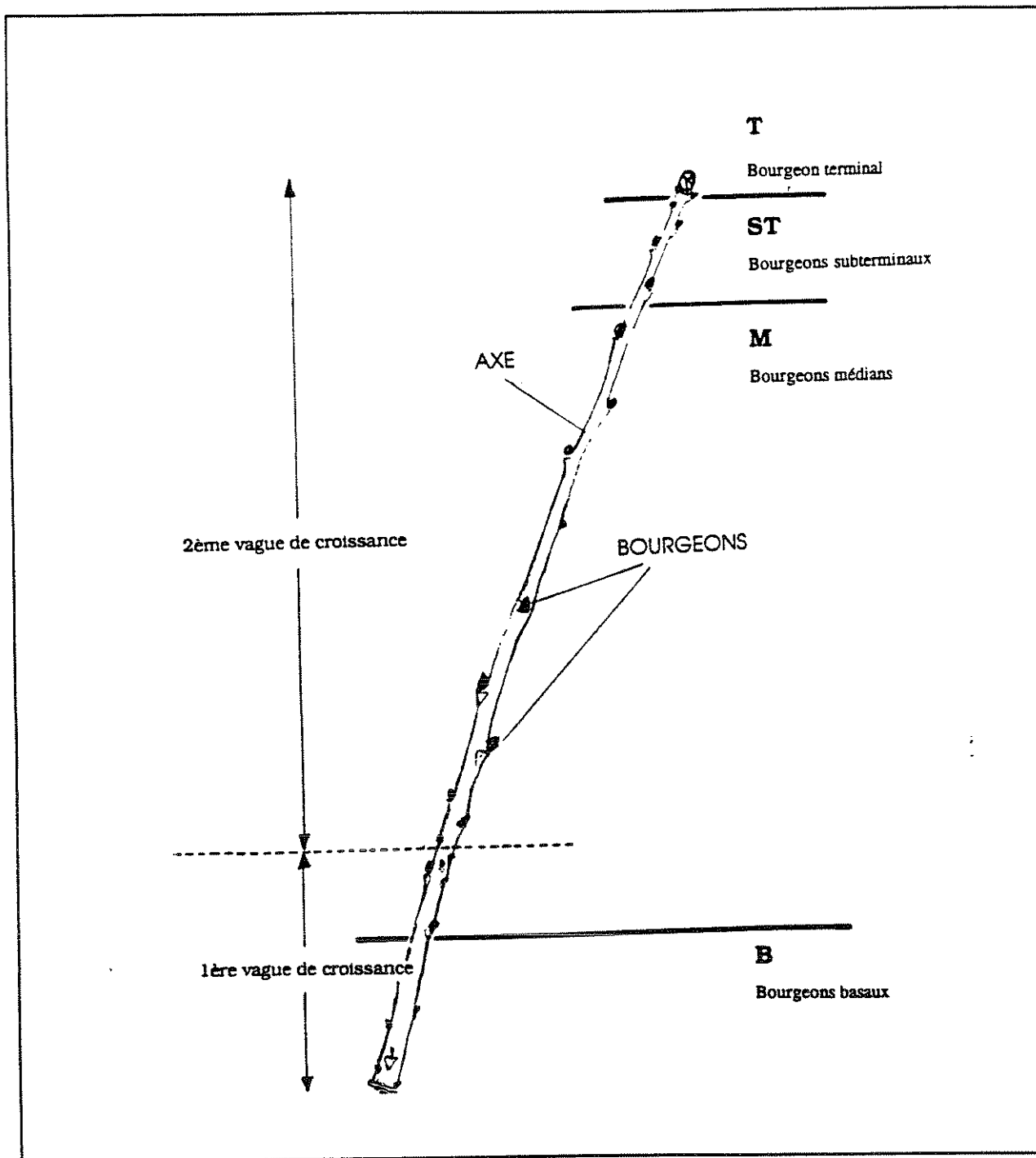


Figure 2 : description des différents niveaux d'insertion des bourgeons étudiés.

**Conductivité Hydraulique:** les mesures de conductance hydraulique ont été faites suivant la méthode de SPERRY (SPERRY *et al.*, 1988) : il s'agit de mesurer par pesée le débit d'eau,  $D$  (distillée, dégazée, filtrée et acidifiée à pH=2 pour inhiber la croissance microbienne) traversant un segment excisé d'une branche de longueur  $L$ , sous l'effet d'une pression  $P$ . La conductance hydraulique est alors donnée par :

$$K_h = D/(P/L)$$

La détermination du pourcentage de perte de conductance par rapport à la conductance hydraulique maximale demande deux mesures. La première est la mesure de la conductance initiale  $K_i$ , telle qu'elle existe dans le rameau au moment du prélèvement. Pour l'obtenir on utilise une pression  $P$  faible (équivalente à 10-15 cm de hauteur d'eau, soit  $\approx 1.0$  à  $1.5 \cdot 10^{-3}$  MPa) afin d'éviter de résorber toute l'embolie présente. La seconde est la mesure de la conductance maximale  $K_{max}$  obtenue après avoir résorbé toute l'embolie par perfusion de l'échantillon sous haute pression (0.14 MPa), en plusieurs "flushes" successifs de 20 minutes chacun. A partir de ces valeurs de  $K_i$  et de  $K_{max}$ , l'embolie des échantillons est chiffrée en termes de pourcentage de perte de conductance hydraulique (%PCH) suivant la formule.

$$\%PCH = 100(K_{max} - K_i)/K_{max}$$

Cette méthode nécessite aussi qu'aucun des vaisseaux du segment de rameau étudié n'ait ses deux extrémités coupées, ce qui suppose que la longueur maximale des vaisseaux ait été préalablement déterminée par la méthode d'injection d'air (ZIMMERMANN & JEJE, 1981). Cette longueur étant de 25 cm, nous avons choisi pour les mesures des segments de 30 cm de longueur. Enfin, la totalité des prélèvements, à l'exception de celui du 19/2/92 (températures  $< 0^\circ\text{C}$  pendant toute la journée) ont été réalisés en dehors des périodes de gel, en fin de matinée ( $\approx 11$  heures).

**Suivi phénologique et hydrique des rameaux de l'année :** Ce suivi a été réalisé sur les arbres du verger se trouvant à proximité immédiate du Laboratoire du PLAF. Les rameaux récoltés provenaient du haut des arbres et mesuraient en moyenne 1 mètre. Ils étaient principalement végétatifs et souvent formés de 2 vagues de croissance. Pour la description des profils de débourrement, 4 niveaux d'insertion des bourgeons ont été considérés (*fig. 2*) : segment terminal (T); segment subterminal (ST), segment médian (M) et segment basal (B).

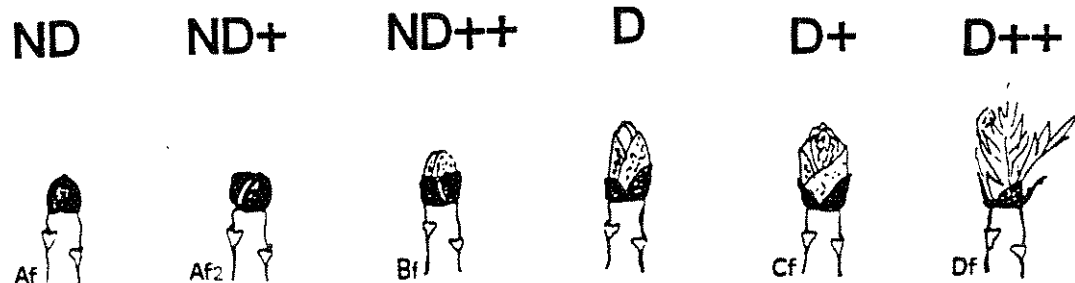
Les mesures d'humidité pondérale (HP) ont porté sur 3 "tissus" : les écailles et pièces intermédiaires du bourgeon (E), l'axe méristématique et les ébauches foliaires (ME), le segment ligneux porteur du bourgeon, d'environ 8 cm de long (AXE). Cette HP est donnée par :

$$HP = (PF-PS)/PS = P_{\text{eau}}/PS$$

PF = poids frais

PS = poids sec après passage à l'étuve à  $70^\circ\text{C}$  pendant 48 heures pour E et ME et 1 semaine pour AXE.

$P_{\text{eau}}$  = poids d'eau



**ND** : état dormant du bourgeon. celui-ci est recouvert d'écailles brunes et dures.

**ND+** : les écailles brunâtres commencent à s'écarter. C'est le début du gonflement du bourgeon.

**ND++** : le bourgeon continue à gonfler. on voit apparaître des écailles semi-membraneuses et velues. Le bourgeon s'allonge.

**D** : les écailles laissent apparaître l'extrémité des premières feuilles, vertes et très repliées. C'est le DEBOURREMENT.

**D+** : le bourgeon éclate, les écailles s'écarternt totalement et les premières feuilles sortent du bourgeon.

**D++** : les jeunes feuilles se déploient et se séparent. Les entre-noeuds s'allongent. c'est le début de la feuillaison.

Figure 3 : Echelle phénologique du bourgeon de Noyer (d'après GERMAIN et al., 1973).

Les rameaux destinés aux mesures ont été prélevés de la manière suivante :

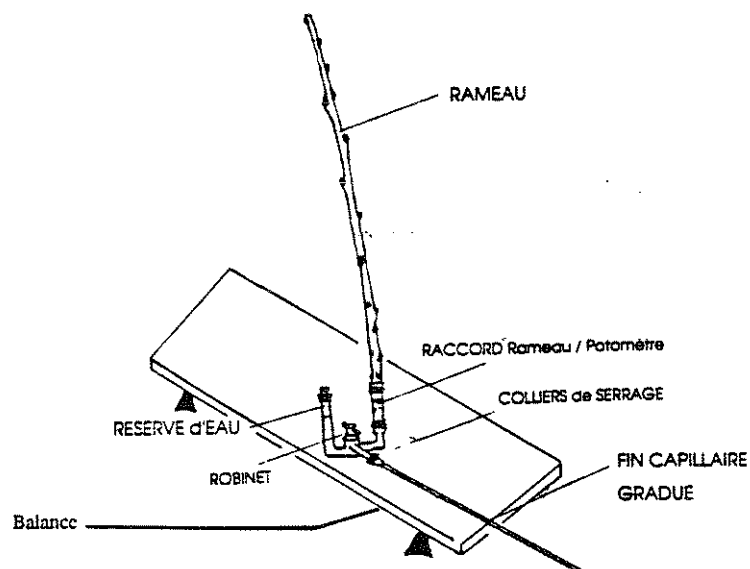
- en conditions naturelles, prélèvement d'une dizaine de rameaux tous les quinze jours, de janvier à fin avril (après le débourrement).

- en chambre climatisée ( $25\text{ °C} \pm 2\text{ °C}$ , en jours longs de 16 heures,  $\text{HR}\% = 85\%$ ), deux séries de prélèvements ont été étudiés (18 janvier et 6 avril). Pour chaque série une partie des rameaux était conditionnée sous forme de rameau "entier" et l'autre partie sous forme de "boutures de noeud". Périodiquement (2 fois par semaine, pour 10 rameaux) les mêmes mesures d'HP ont été réalisées sur les différentes parties identifiées précédemment et pour chaque type de bourgeon (T, ST, M et B).

En parallèle, le suivi phénologique de ces différents bourgeons a été établi à partir de l'échelle de GERMAIN (GERMAIN et al., 1973), dont 6 stades phénologiques ont été retenus (fig. 3).

Enfin, sur quelques rameaux, un bilan hydrique a été réalisé à l'aide d'un potomètre muni d'un capillaire gradué et, d'une balance (fig. 4). L'absorption du rameau a été évaluée par lecture le long du fin capillaire. La transpiration a été mesurée par la perte de poids de l'ensemble à l'aide d'une balance.

Figure 4 : schéma du potomètre posé sur une balance, permettant la mesure de l'absorption et de la transpiration du rameau.



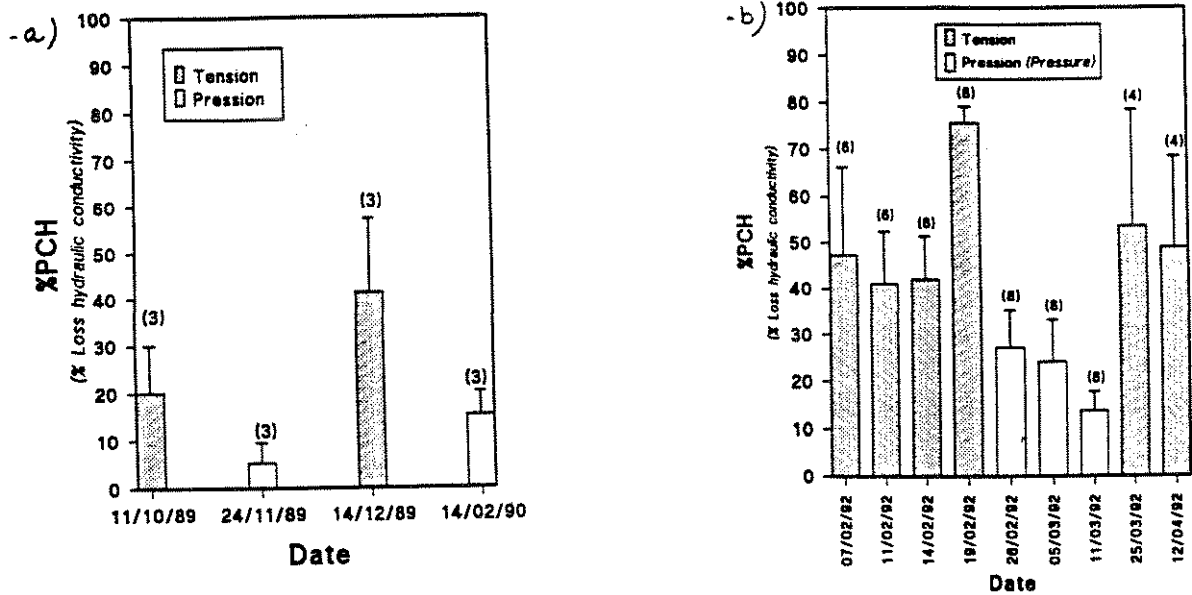


Figure 5 : Evolution de la perte de conductance hydraulique des rameaux durant l'hiver par rapport à la conductance maximale : % PCH - a) pour un arbre de 3 ans en conteneur (AMEGLIO, 1991). -b) pour un arbre de 12 ans en verger (BERAUD, 1992). (n) : nombre de mesures sur le même arbre. Les barres d'erreur correspondent à l'écart-type. Les histogrammes grisés correspondent aux périodes où la sève est sous tension. Les histogrammes vides correspondent aux périodes où la sève est sous pression.

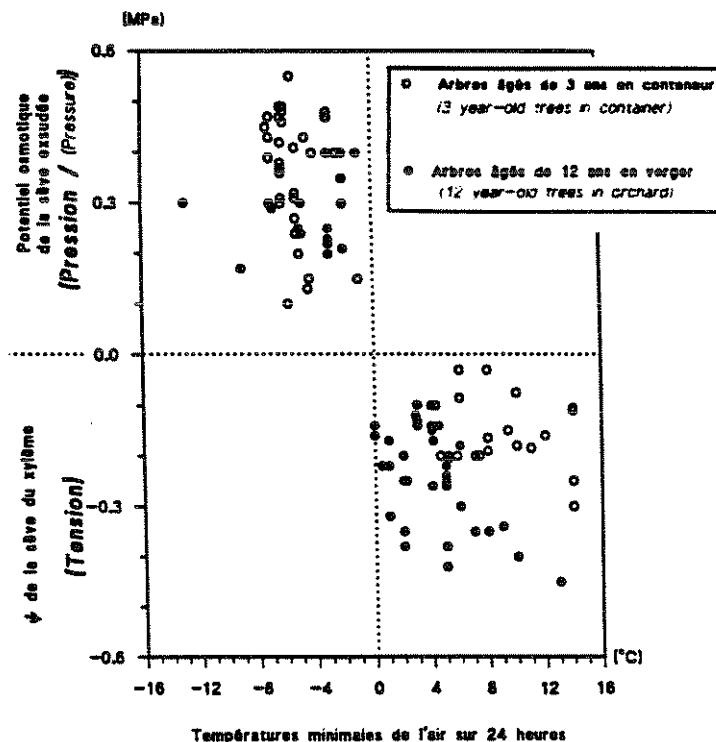


Figure 6 : Relation entre l'état hydrique (tension ou pression) et la température minimale de l'air sur 24 heures durant l'hiver. Lorsque la sève exsude spontanément, la détermination de la pression est réalisée par la mesure de la pression osmotique de la sève à l'osmomètre. Lorsque la sève n'exsude pas, le potentiel hydrique du rameau est mesuré à la chambre à pression.

**RESULTATS** : Les résultats seront présentés suivant les deux points exposés dans l'introduction : 1) embolie hivernale ; 2) caractérisation de la réhydratation du rameau au débournement

## 1) EMBOLIE HIVERNALE ET DEVELOPPEMENT DE L'ARBRE

### *a) Embolie hivernale*

La figure 5 (a et b) montre l'évolution du %PCH par rapport à la conductance hydraulique maximale, de rameaux de Noyer d'un an et plus, observée sur les arbres en conteneur (*fig 5, a*) ou en verger (*fig. 5, b*). Mise à part la mesure du 19/02/92 (*fig. 5, b*), où la valeur exceptionnellement forte peut s'expliquer par les conditions de prélèvement des rameaux (journée où les températures sont restées inférieures à 0°C) qui ont dû accroître le risque d'induire de l'embolie, trois faits principaux s'observent. D'une part les plus fortes valeurs de %PCH ont toujours lieu lorsque la sève est sous tension (histogrammes en grisée). D'autres part, au passage « tension-pression » correspond une baisse du %PCH. Enfin, une réduction de l'embolie s'est produite pendant une période où les arbres sont notés sous pression (histogrammes vides : *fig. 5, b* entre le 26/02/92 : %PCH =  $27,0 \pm 8,0$  et le 11/03/92 : %PCH =  $13,7 \pm 4,1$ )

### *b) Alternance Tension/Pression*

Du fait de ces relations entre %PCH et l'état hydrique (pression ou tension) de la sève, nous avons cherché à préciser les conditions climatiques liées à la mise en pression ou en tension de la sève. La variable température apparaît comme très discriminante comme la figure 6 le montre, laquelle illustre la relation existant entre la température journalière minimale de l'air et l'état, quelques heures après, de la sève dans le xylème (pression ou tension) pour de jeunes arbres en conteneur et pour des arbres adultes en verger. Comme on peut le constater, quand les températures minimales sur 24h sont devenues négatives, la sève exsude spontanément au retour des températures positives et l'on peut mesurer la pression osmotique de cette sève exsudée. Si les températures journalières restent constamment négatives ou constamment positives, l'exsudation de sève ne se produit pas. Il est alors possible de mesurer le potentiel hydrique moyen ( $\psi$ ) du rameau à la chambre de pression.

L'expérience suivante confirme ce résultat. Elle a consisté à suivre l'évolution du  $\psi$  de rameaux de 3 Noyers N1, N2 et N3, sur une période de 3 mois (mi-novembre à mi-février), ainsi que la température minimale de l'air pendant cette période (*fig. 7* : voir derrière). Au départ (11 au 18/11), tous les arbres étaient dehors et l'évolution du  $\psi$  est parallèle pour les 3 arbres.

- L'arbre N1 a été laissé dehors pendant toute la durée des mesures.
- L'arbre N2 a été placé en serre le 18/11 à des températures de l'air maintenues positives (0°C à +10°C). et laissé pendant toute la durée des mesures.
- Enfin l'arbre N3 a été placé en serre le 18/11 puis dehors du 3/1 au 29/1.

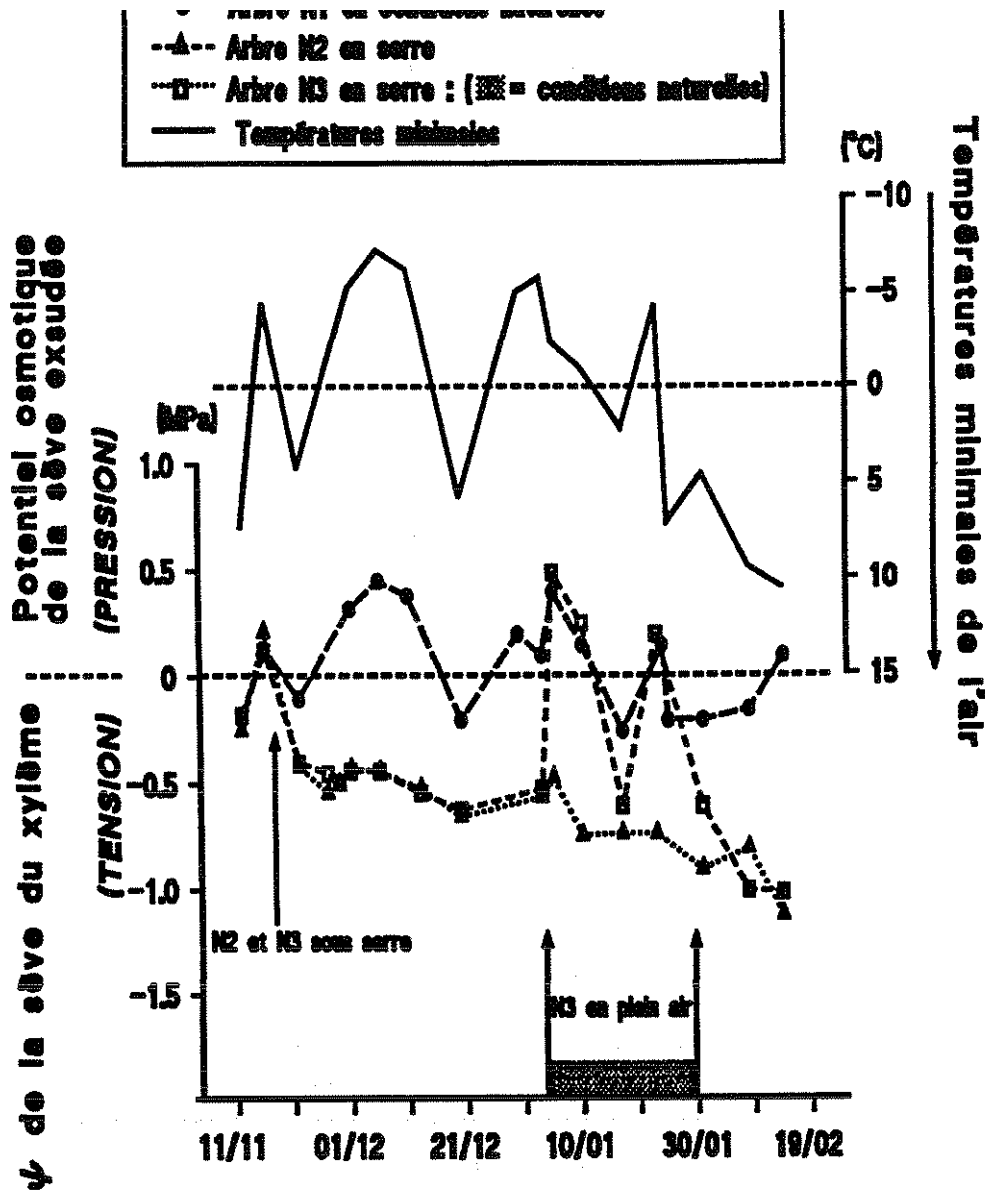


Figure 7 : Evolution comparée de l'état hydrique et des températures minimales de l'air sur 24 heures durant l'hiver (AMEGLIO & CRUIZIAT, 1992).

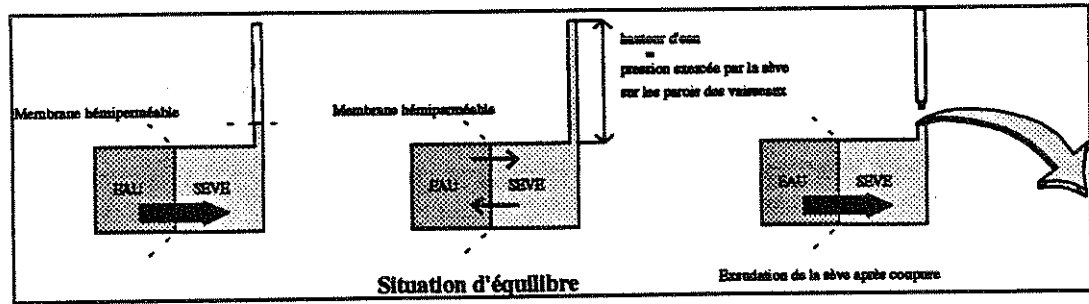


Figure 8 : Schématisation de l'exsudation de sève.

Pour N1, état de tension du rameau et état de pression de la sève alternent. On remarque que le parallélisme est très bon entre les températures de l'air et cette évolution d'état hydrique ; pour faciliter la mise en évidence de ce parallélisme, l'échelle des températures de l'air a été inversée. Ainsi chaque fois que les températures minimales sont devenues négatives, la sève exsude spontanément lorsque l'on coupe un rameau après la remontée des températures.

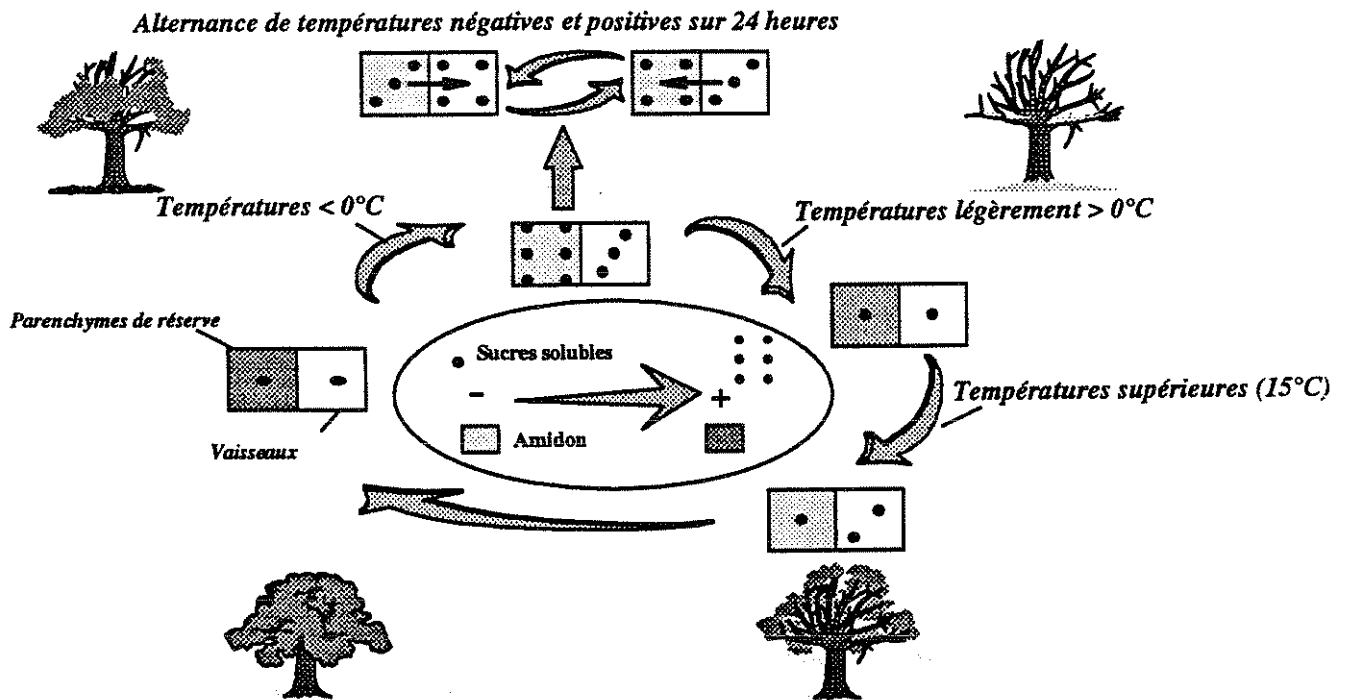
Pour le noyer N2 resté sous serre le  $\psi$  décroît lentement indiquant un dessèchement progressif de l'arbre.

Par contre le noyer N3, sitôt sorti et exposé à des températures négatives, se comporte comme le témoin N1. Il montre alternativement un état de "pression" ou de "tension" suivant la valeur des températures de l'air. Replacé en serre, il retrouve rapidement des  $\psi$  négatifs comme le Noyer N2. Signalons aussi que l'arbre totalement privé de froid (N2) a montré au printemps un débourrement de type erratique, différent du débourrement classique acrotone. En effet, les bourgeons qui ont démarré se situaient là où l'on peut penser que le dessèchement était le moins poussé, c'est à dire sur le tronc, sur les rameaux âgés, ou plus rarement, sur les rameaux d'un an en position basale contrairement au débournement classique acrotone ; de plus les extrémités de certaines pousses étaient desséchées.

### *c) Discussion et conclusions*

Dès la chute des feuilles, le Noyer est capable d'exsudation. Cette exsudation, jusqu'à la mi-février, semble entièrement dépendante des températures de l'air. Elle ne se manifeste que si celles-ci sont négatives. Ce comportement du Noyer rappelle fortement ce que disait CLARK (1874) à propos de celui de l'Erable à sucre "*l'exsudation de sève chez cette espèce a lieu, chaque fois qu'il gèle la nuit et que la journée les températures s'éloignent de zéro, cesse temporairement quand les températures restent froides, cesse quand les températures de nuit ne descendent pas vers zéro*". L'exsudation de sève nécessite l'existence d'une différence de pression osmotique entre les vaisseaux du xylème et un autre lieu (sol ou tronc) capable de jouer le rôle de réservoir (cf. *fig.8*).

L'explication de ce mécanisme, tel qu'on le trouve dans les travaux de BRAUN (1984), ESSIAMAHA & ESCHRICH (1985), est due principalement à l'augmentation de la pression osmotique de la sève du xylème qui s'enrichit en sucres solubles provenant de l'hydrolyse de l'amidon contenu dans les cellules du parenchyme périvasculaire. L'activation enzymatique de ce processus se réalise aux températures froides (-5°C à +5°C : SAKAI, 1966 ; FROSSARD & LACOINTE, 1988 ; FROMARD, 1990) mais également pour des températures supérieures à +15°C (SAKAI, 1966). Ainsi chez le Noyer on observe une diminution de la quantité d'amidon au profit des sucres solubles entre octobre et janvier (LACOINTE *et al.*, 1993). Cette hydrolyse de l'amidon durant cette période s'observe surtout dans la partie aérienne de l'arbre et dans les fines racines.



*Figure 9* : Schéma représentant l'évolution des réserves amylacées dans les parenchymes, et les échanges de sucres solubles depuis ces derniers vers les vaisseaux du bois au cours du cycle annuel. Cette évolution est sous le contrôle de la température de l'air. Les points schématisent les sucres solubles. Le grisé traduit l'importance des réserves amylacées.

Cependant, si l'hydrolyse hivernale paraît être un phénomène général chez les ligneux, la présence dans les vaisseaux du xylème des sucres solubles résultant de cette hydrolyse semble jusqu'à présent un fait bien moins répandu. Ainsi s'expliquerait cette apparente contradiction entre d'une part, la généralité que constitue la concentration en sucres solubles dans les tissus pour les arbres en hiver, et d'autre part, la faible fréquence d'exsudation observée. Cette compartimentation stricte des sucres solubles en hiver, contrôlée par les cellules associées aux vaisseaux (FROMARD, 1990) n'existerait donc pas chez le Noyer ni aussi certainement chez l'Erable à sucre (CORTES & SINCLAIR, 1985). Mais cette explication ne tient pas pour le Saule qui possède une sève xylémienne riche en sucres solubles et ne manifeste pourtant aucune exsudation (SAUTER, 1980). Dans ce cas, il faut supposer que c'est l'absorption hydrique qui, d'une façon ou d'une autre, est bloquée et non plus l'efflux du saccharose dans les vaisseaux du bois.

On peut donc proposer pour le noyer le schéma d'explication suivant (*fig. 9*). On considère deux compartiments, les parenchymes de réserves et les vaisseaux du bois. L'évolution des réserves amylacées dans les parenchymes au cours du cycle annuel est semblable à celle décrite pour d'autres arbres. Les teneurs en amidon suivent un cycle annuel en 4 phases, atteignant à 2 reprises des valeurs maximales, à l'automne (chute des feuilles), et à la fin de l'hiver. Ces 2 pics sont suivis de 2 périodes de mobilisation intense et de conversion de l'amidon en sucres solubles. La première phase est étroitement liée au refroidissement hivernal des températures (SIMINOVITICH *et al.*, 1953). A l'inverse, avec le réchauffement progressif des températures, aux mois de mars ou d'avril, l'amidon se dépose à nouveau dans les tissus.

La seconde phase d'hydrolyse coïncide avec le débourrement des bourgeons, alors que les températures continuent à augmenter. L'amidon est alors massivement mobilisé et les sucres solubles issus de son hydrolyse sont utilisés dans les tout premiers stade de croissance (BONICEL *et al.* 1987).

Pour le noyer, par contre, il faut superposer à ce cycle annuel, un autre cycle au pas de temps beaucoup plus court (inférieur à 24 h) pour les échanges de sucres solubles entre les parenchymes de réserve et les vaisseaux du bois durant l'hiver (*fig. 9*). Ces échanges sont eux aussi dépendants de la température, ou plutôt comme nous l'avons vu, de l'alternance sur 24 heures de températures négatives et positives. C'est ce transfert de sucres solubles vers la lumière des vaisseaux qui entraîne donc un déplacement d'eau responsable de la mise sous pression des vaisseaux du bois.

Il nous faut maintenant rechercher la localisation (rameau, racine...) de l'impact des alternances de températures négatives et positives sur l'état hydrique de la sève du xylème. C'est également à ce niveau qu'il faudra rechercher les transferts de sucres supposés à l'origine de la mise sous pression du xylème. L'aspect cinétique de ces transferts semble prépondérant. Son étude supposera de suivre la température du rameau lui même et non plus seulement celle de l'air et d'analyser le rôle précis de la température sur l'hydrolyse de l'amidon des parenchymes et cellules associées aux vaisseaux, et sur les transferts de sucres depuis ces parenchymes de réserves vers la lumière des vaisseaux. Ce sont principalement ces questions que nous avons entrepris d'étudier en travaillant sur des rameaux coupés conditionnés à différentes températures.



Concernant l'embolie hivernale, l'on suppose qu'elle provient de l'alternance du gel et du dégel (JUST & SAUTER, 1991 ; article de H. COCHARD dans ce volume). Lors du gel de la sève, il y aurait formation de microbulles d'air, provenant des gaz dissous dans la sève. Ces microbulles de gaz, se dilatant avec l'augmentation des températures, seraient responsables au dégel de l'embolie des vaisseaux. C'est ainsi que chez le chêne rouge (COCHARD & TYREE, 1990) les vaisseaux des pétioles perdent jusqu'à 100 % de leur conductance hydraulique dès les premiers jours où la température de l'air descend à quelques degrés sous zéro. Chez le bouleau (SPERRY, 1993), la perte de conductance des pousses de l'année atteint 80 % en hiver alors qu'elle n'est plus que de 5 % au débourrement. Cette résorption de l'embolie n'est explicable, étant donné nos connaissances actuelles, que par une mise sous pression de la sève (PICKARD W.F., 1989). Ce mécanisme a pu être décrit chez le bouleau (SPERRY & SULLIVAN, 1992), l'érable (TYREE, 1983) et la vigne (SPERRY *et al.*, 1987). Il faut noter cependant que cette résorption de l'embolie a aussi été observée chez des conifères (BORGUETTI *et al.*, 1991) sans qu'une mise en pression de la sève du xylème ait été mise en évidence.

Chez le noyer, nos résultats montrent que les périodes durant lesquelles la sève est sous pression, conduisent à une réduction de l'embolie des vaisseaux, ce qui est conforme à la littérature (TYREE & YANG, 1992). Par contre, l'origine de l'embolie n'est toujours pas expliquée de manière satisfaisante chez cet arbre. Pour cela, il serait intéressant de suivre, en conditions naturelles, les dynamiques d'induction de la perte de conductance hydraulique dès l'automne, avec les premiers gels, et de continuer ces mesures au printemps lorsque, à l'approche du débourrement, l'arbre est sous pression racinaire. Nos observations montrent cependant que l'embolie augmente aussi quand on passe d'une période où la sève du xylème est sous pression à une période où elle est sous tension (cf. *fig. 5, b*). Or durant toute cette période, aucun événement de gel ne s'est produit. De plus,  $\Psi$  n'a jamais descendu au dessous de -0,5 MPa (cf. *fig. 6*), valeurs bien trop élevées pour conduire à une cavitation du type de celle qui existe en été (%PCH = 50 % pour un  $\Psi \approx -2,2$  MPa : (TYREE *et al.*, 1993). Faut-il en conclure qu'il s'agit d'un autre mécanisme ?

Enfin, on peut remarquer le rôle antagoniste des températures "froides" : d'un côté elles semblent induire de l'embolie dans les vaisseaux ; d'un autre, en déclenchant l'hydrolyse de l'amidon en sucres solubles qui migrent dans la lumière des vaisseaux et élèvent la pression osmotique de la sève, elles sont aussi à l'origine des processus qui aboutissent à une réduction de cette embolie.



## 2) CARACTERISATION HYDRIQUE DU DEBOURREMENT.

### a) Humidité pondérale le long d'un rameau au débourrement.

Nous avons suivi l'Hp pour les différentes parties (ME, E, AXE) sur 2 types de rameaux : rameaux d'arbres au débourrement acrotone normal et rameaux d'arbres privés de froid, au débourrement basitone "erratique". On peut voir (fig. 10) que les gradients d'Hp suivent les gradients de débourrement, acrotone ou basitone, pour ME et E, mais également, dans une moindre mesure, pour l'AXE.

Figure 10 : Evolution de l'humidité pondérale le long d'un rameau (OLLIER, 1993)

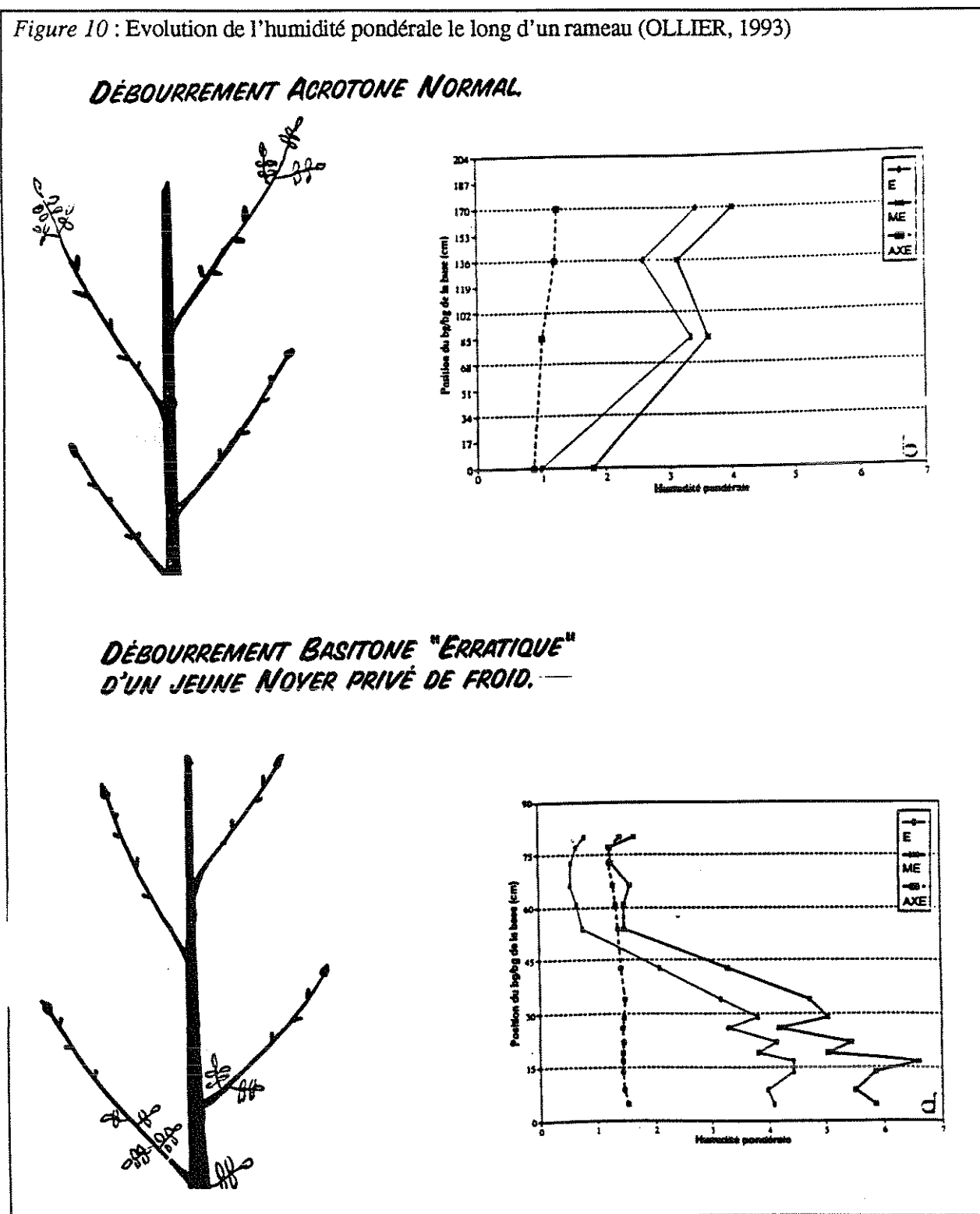
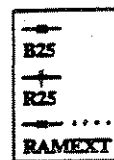
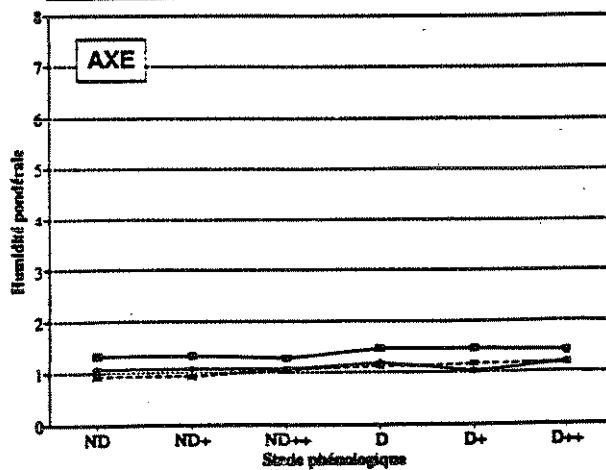
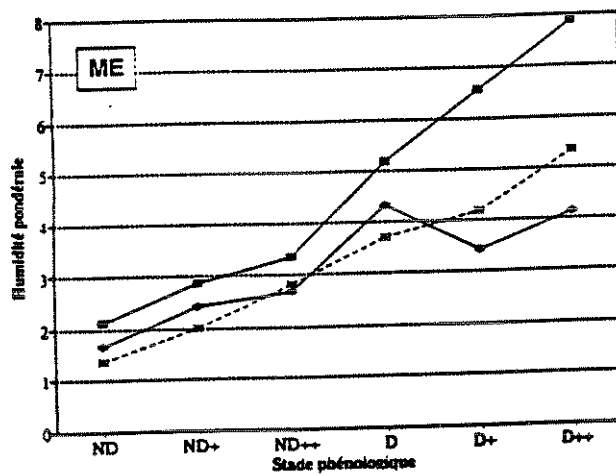
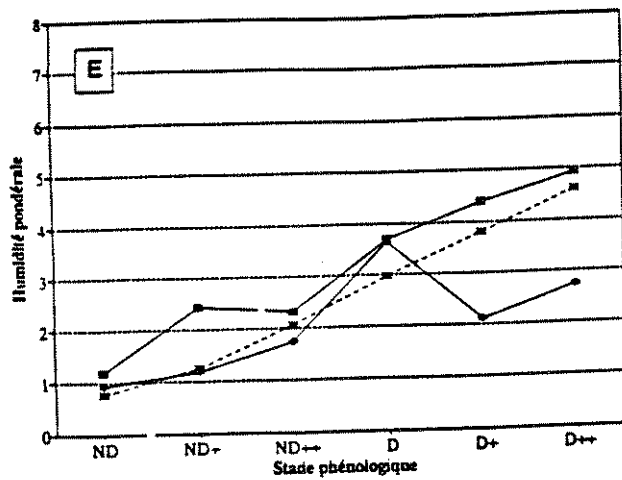


Figure 11 : Evolution de l'humidité pondérale en fonction du stade phénologique (OLLIER, 1993).



*b) Evolution de l'humidité pondérale en fonction du stade phénologique.*

La figure ci-contre (*fig. 11*) présente l'évolution de l'Hp pour chaque partie (E, ME, AXE) dans trois conditions différentes (cf. page 4) :

- \* boutures de noeuds placées à 25°C (B25).
- \* rameaux placés à 25°C (R25).
- \* rameaux prélevés en conditions naturelles (RAMEXT).

E et ME ont une hydratation qui augmente avec la reprise de croissance. L'Hp de E et ME varient approximativement de 1 à 5, à l'exception des boutures où ME atteint une Hp de 8 au stade D++. De façon générale, l'hydratation est légèrement supérieure pour ME par rapport à E, mais les profils de réhydratation de ces 2 parties sont très parallèles. L'analyse statistique montre que l'Hp augmente significativement entre les stades ND et D pour ME dans les boutures et rameaux coupés en conditions contrôlées. La différence d'Hp est également significative entre les stades D et D++. Pour les rameaux sur l'arbre en conditions extérieures, chaque stade phénologique présente une Hp significativement différente de celle des stades voisins, et ceci pour ME et E. Au niveau de l'AXE, la situation est contrastée. Pour les boutures et rameaux en conditions contrôlées (à 25°C), aucune différence significative d'Hp n'a été trouvée entre stades phénologiques. Par contre, pour les rameaux extérieurs, il existe une différence d'hydratation entre les premiers stades ND, ND+ et les derniers ND++, D, D+ et D++. De même, le stade D++ (déploiement des jeunes feuilles) est significativement plus hydraté qu'au stade D. Si l'on compare les humidités suivant les conditions expérimentales, on observe que, jusqu'au stade D, les profils de réhydratation sont très parallèles pour les trois conditions, mais avec des valeurs d'Hp très différentes. Quelle que soit la partie considérée (E, ME, AXE), les boutures ont en général une humidité pondérale significativement plus élevée. Pour ME, l'écart des boutures par rapport aux rameaux extérieurs tend à s'accroître à partir du débourrement (stade D). Pour les rameaux à 25°C, leur évolution diffère. A partir du stade D, l'augmentation d'Hp est arrêtée et le niveau d'hydratation n'est alors plus corrélé au stade phénologique. L'explication de cet arrêt est la suivante : dans nos conditions expérimentales, la base du rameau s'était assez vite obstruée, entraînant un arrêt plus ou moins important de l'absorption.

On observe cependant pour les rameaux en conditions contrôlées et pour ceux en conditions extérieures, une corrélation identique entre Hp et stade phénologique jusqu'au stade D.

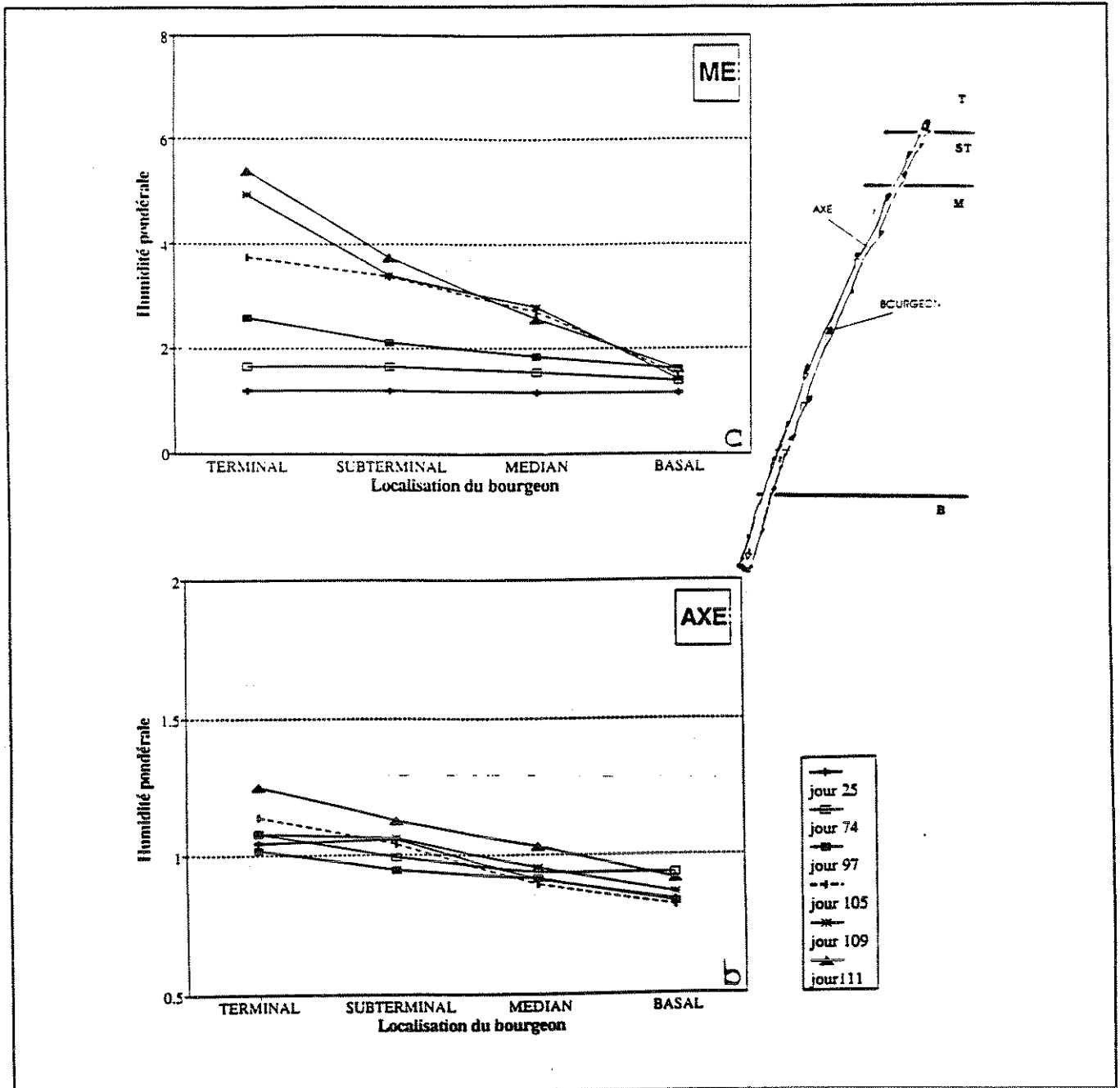


Figure 12 : Evolution au cours du temps (jour julien), de l'humidité pondérale pour les « tissus » ME et AXE, en fonction de la localisation du bourgeon sur le rameau .

**c) Evolution de l'humidité pondérale en fonction de la localisation du bourgeon sur le rameau en conditions naturelles.**

La figure 12 présente l'évolution de l'Hp des parties ME et AXE en fonction de la localisation du bourgeon sur l'axe porteur et dans le temps.

Pour ME, on observe qu'un gradient d'Hp s'installe le long du rameau au cours du temps (échelle en jours juliens) : les bourgeons terminaux et subterminaux deviennent très significativement plus hydratés que les bourgeons basaux. L'Hp de ces derniers n'évolue pas au cours du temps (aucune différence significative par rapport au premier prélèvement).

Pour l'AXE, on observe aussi un gradient significatif d'Hp le long du rameau. Mais, la portion d'AXE terminale est dès le départ (contrairement à ME) plus hydratée que la partie basale. Ce gradient persiste au cours du temps.

**d) Bilan hydrique d'un rameau coupé au cours du débourrement.**

Nous avons placé des rameaux sur potomètre afin d'établir le bilan hydrique global du système axe-bourgeon. La figure 13 (voir derrière) présente, pour un rameau en conditions contrôlées, la courbe d'absorption et de transpiration au cours du débourrement. On note une prise de poids jusqu'au stade D++ du bourgeon terminal. Il y a donc réhydratation du rameau. A partir du moment où le bourgeon terminal a atteint le stade D++, le bilan hydrique est déficitaire et le rameau se dessèche, du fait de l'augmentation importante et soudaine de la transpiration sans pour autant que l'absorption suive.

**e) Cinétique de débourrement et % de bourgeons débourrés en fonction de leur place sur le rameau.**

La figure 14,a & b (voir derrière) présente le pourcentage de bourgeons ayant atteint le stade D pour deux conditions expérimentales : boutures (*fig.14,a*) et rameaux (*fig. 14,b*) en conditions contrôlées pour le prélèvement du 18 janvier. On observe que dans le cas des boutures (*fig14,b*), quelle que soit la position d'origine du bourgeon sur le rameau, l'ensemble débourré contrairement aux bourgeons sur le rameau entier où seuls les terminaux (90%) et les sous-apicaux (20 %) atteignent le stade D (*fig. 14,a*). Par ailleurs on note des différences significatives dans la vitesse de débourrement des lots de bourgeons selon leur position d'origine. Les bourgeons, le long du rameau, ne sont donc pas dans le même "état physiologique". Le prélèvement du 6 avril, juste avant le débourrement en conditions naturelles (*fig. 14,c*) présente une cinétique de débourrement différente. Tous les bourgeons terminaux débourent, mais aussi les sous-apicaux (65 %) et quelques médians (10 %). De plus, le débourrement se produit après seulement 2 jours de conditionnement contre plus de 15 jours pour le prélèvement de janvier.

Figure 13 : Bilan hydrique d'un rameau coupé au cours du débourrement (OLLIER, 1993).

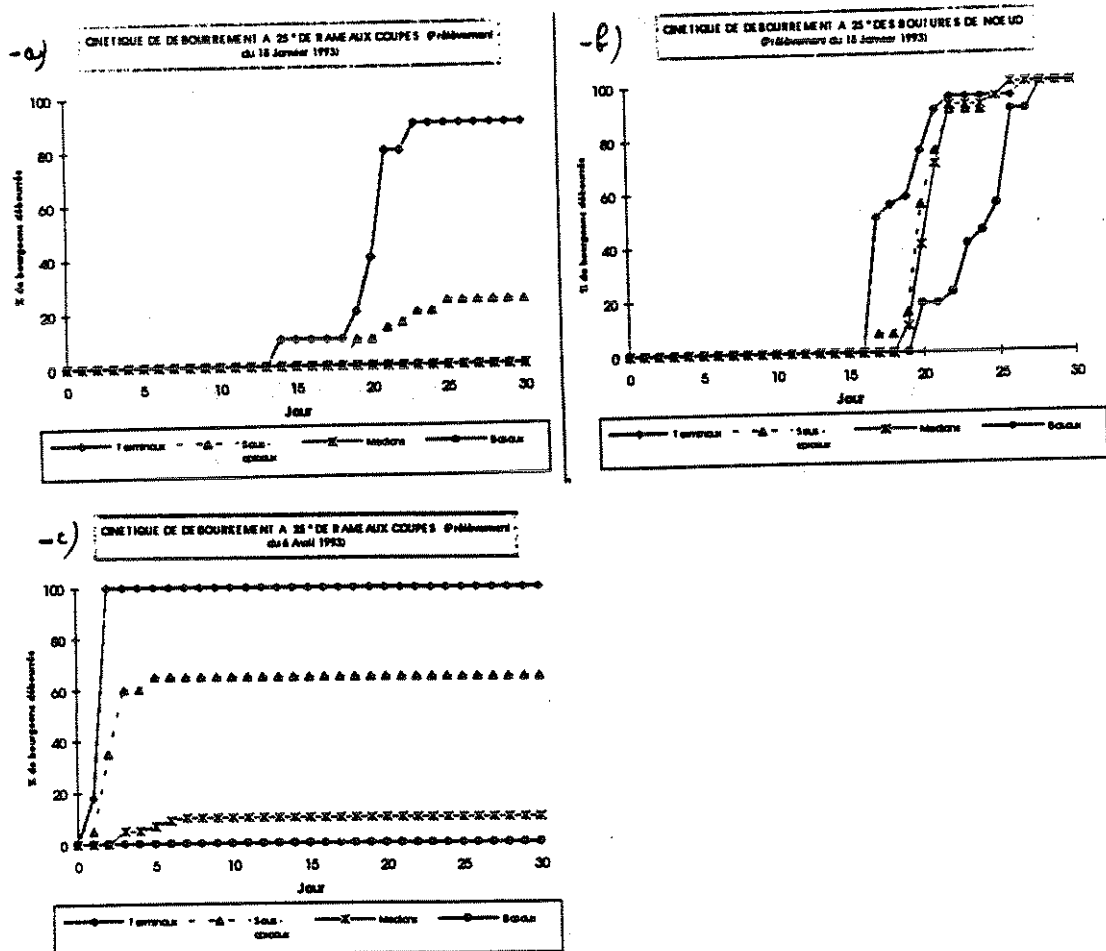
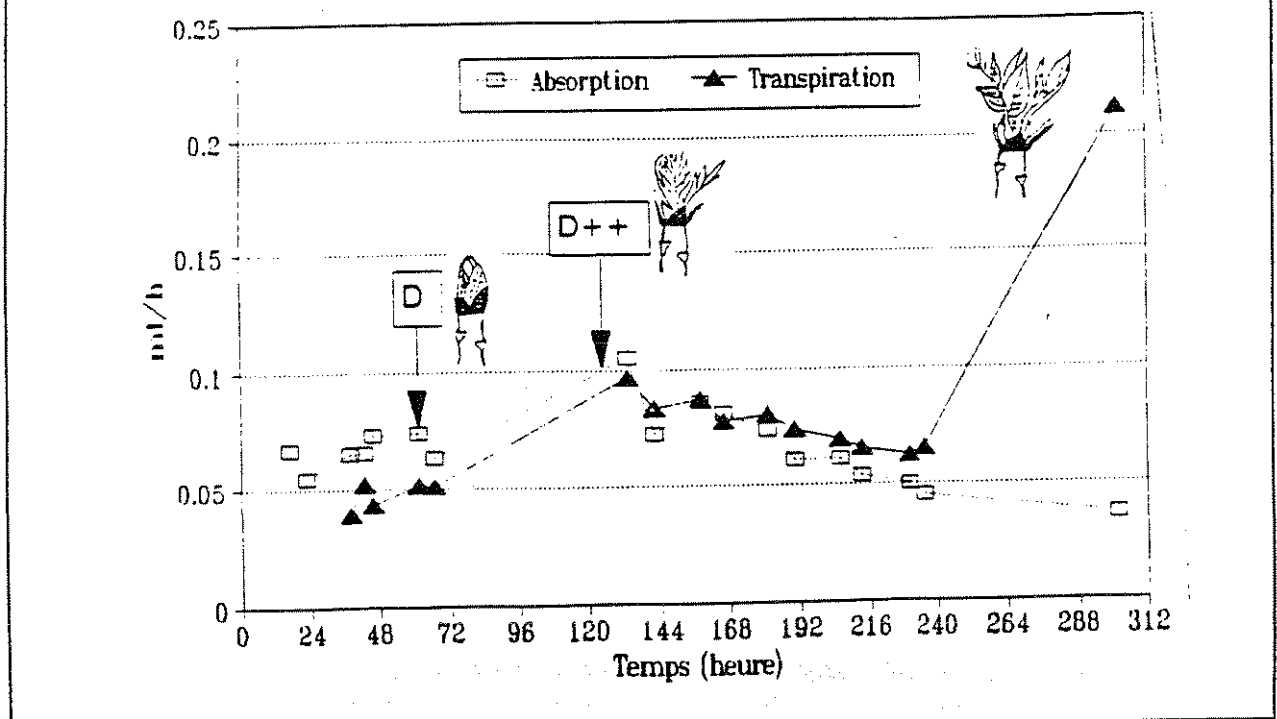


Figure 14 : Cinétique de débourrement : % de bourgeons ayant débourrés en fonction de leur place sur le rameau. -a) Sur rameau entier pour le prélèvement du 18/1/1992. -b) Pour des boutures de noeuds prélevées à la même date (18/1/1992). -c) Sur rameau entier pour le prélèvement du 6/4/1992.

## *f) Discussion et conclusions*

S'il existe une assez bonne corrélation entre le niveau d'hydratation du bourgeon et le stade phénologique, dans le sens où la dynamique de l'évolution phénologique est toujours liée à une augmentation d'Hp, le niveau d'hydratation à un stade donné est fortement conditionné par la situation expérimentale. Ainsi en conditions contrôlées, le système bouture montre des Hp supérieures pour un même stade phénologique par rapport aux rameaux (R25 et RAMEXT). Il semble que l'on puisse attribuer cette différence au fait que plus du tiers de l'AXE des boutures est plongé dans l'eau. Cette situation favorise certainement une absorption d'eau, par diffusion, au travers de l'AXE. Pour les rameaux à 25°C, jusqu'au stade D, les conditions expérimentales ne jouent pas sur la corrélation. Par contre, à partir de ce stade, on observe (*fig. 11*) une diminution de l'Hp pour ME et E, que l'on attribue à une mauvaise alimentation hydrique du rameau coupé et donc à un léger dessèchement du bourgeon lors du déploiement des jeunes feuilles (cf *fig. 13*).

Il est donc important de souligner que le type de conditionnement (boutures ou rameaux coupés) modifie profondément l'état hydrique des différentes parties du rameau et que de ce point de vue, ils sont donc peu comparables. En conditions extérieures, les parties du bourgeon (E et ME) se réhydratent fortement dès que le bourgeon augmente de volume (stade ND+). Chaque stade présente une Hp significativement différente du précédent. Pour l'AXE en conditions extérieures, on observe une réhydratation significative de cette partie pendant la phase de post-dormance, contrairement aux conditions contrôlées, où aucune différence d'Hp n'a pu être mise en évidence, aussi bien pour le système bouture que pour les rameaux coupés.

La répartition du débourrement sur le rameau est fortement liée à l'état hydrique le long de ce dernier. On observe un parallélisme étroit entre profil d'Hp des bourgeons le long de l'axe et profil phénologique de ces bourgeons. Ceci est bien illustré par la comparaison entre conditions de privation de froid et conditions naturelles (*fig. 10*). Les bourgeons qui débourrent, qu'ils soient en position basale (débourrement erratique) ou en position terminale (débourrement normal), sont les plus hydratés. Mais cette répartition de l'Hp le long du rameau n'est pas fixée une fois pour toutes pendant l'hiver. Nos mesures montrent clairement qu'en début de post-dormance, aucune différence d'Hp pour ME n'a été observée le long de l'axe (*fig. 12*). Ces différences d'Hp s'installent au cours du temps. Il n'y a donc pas de "préséance" hydrique entre bourgeons. Néanmoins, pour les rameaux en conditions extérieures, il faut noter que l'"AXE" présente un gradient d'Hp croissant de la base du rameau vers le sommet dès janvier, alors que là encore, pour "ME", ce gradient ne s'installe qu'au cours du temps. Peut-on parler d'une "préséance" hydrique dans ce cas ? Est-elle le support physique de l'hypothèse de Champagnat, sur le rôle d'influences caulinaires sur l'acrotomie ?

Dans tous les cas cependant, à partir du moment où un gradient (acrotomie ou basitomie) de débourrement s'installe, on peut se poser la question : comment se maintient-il ? En effet le test boutures de noeud est clair, l'ensemble des bourgeons a la possibilité de croître. Pourtant, sur un rameau "entier" seul un petit nombre de bourgeons va démarrer. De nombreuses hypothèses ont été avancées pour expliquer ce résultat. Nous allons dans ce qui suit privilégier l'hypothèse hydrique : Lorsqu'un bourgeon a débourré, la transpiration détourne la majorité du flux d'eau vers les jeunes feuilles transpirantes (compétition hydrique).

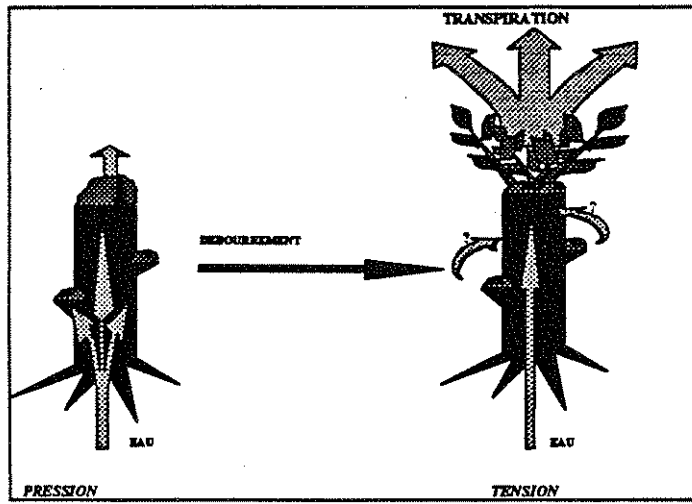


Figure 15 : Schéma illustrant l'hypothèse de compétition pour l'eau entre les bourgeons non débourrés et les parties transpirantes de l'arbre

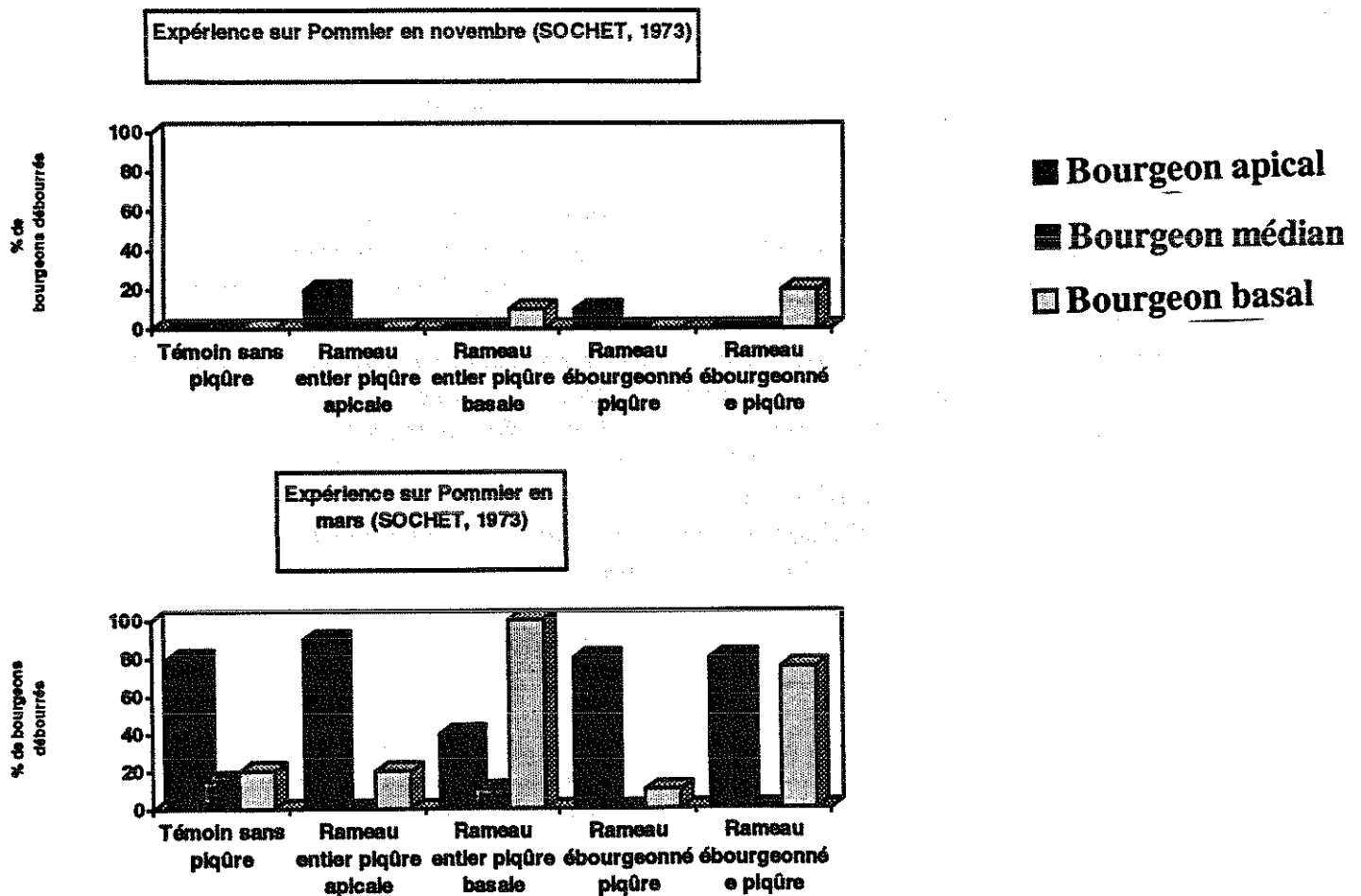


Figure 16 : Résultats de la thèse de MJ SOCHET (1973). Comparaison du % de bourgeons débourrés à 2 dates (novembre et mars) pour des témoins sans piqûre par rapport à des rameaux, entiers ou ébourgeonnés, piqués sous l'écorce, et alimentés en eau par une mèche de coton à différentes position sur le rameau.

Dans le cas du Noyer en conditions naturelles, on passe d'un état de pression (poussée racinaire printanière, non abordée ici) à un état de tension de la sève dans le xylème (*fig. 15*) lorsque les jeunes feuilles transpirent. A la lumière de cette hypothèse on peut proposer de nouvelles explications aux cinétiques de débourrement différentes entre janvier et avril (cf. *fig. 14, a et c*). En effet, un rameau coupé se développe à partir de ses propres réserves hydriques. Ses capacités d'absorption d'eau dans le vase où il plonge sont très vite inexistantes, le rameau se bouchant.

On conçoit donc que; dans l'hypothèse où les rameaux prélevés en janvier posséderaient les mêmes réserves hydriques que ceux prélevés en avril, le temps mis pour atteindre le débourrement (15 jours) dans une enceinte à 25°C ait alors suffisamment diminué ces réserves d'eau disponible pour que seulement quelques bourgeons puissent alors démarrer.

Au contraire, en avril, le débourrement en 24 heures limite les pertes en eau et permet donc à un plus grand nombre de bourgeons de démarrer.

De plus, comme nous l'avons vu (*fig. 12*), les réserves hydriques au départ ne sont pas identiques entre le mois d'avril et le mois de janvier (réhydratation). Enfin, en janvier, comme le révèle le test boutures de noeud (*fig. 14,b*), les bourgeons le long du rameau ne sont pas dans le même "état physiologique", le débourrement s'étale dans le temps, ce qui contribuera rapidement, une fois que les jeunes feuilles deviennent transpirantes à diminuer encore les réserves hydriques qui devraient permettre aux autres bourgeons de débourrer.

Pour conforter cette hypothèse, je terminerai par une présentation rapide des résultats d'une thèse (MJ SOCHET, 1973 ; *fig. 16*), qui pour tester des hypothèses hormonales, pratiquait des piqûres sous l'écorce à proximité de bourgeons de pommier, soit en position basale soit en position terminale, en introduisant une petite mèche de coton plongeant dans de l'eau (témoin par rapport à la solution avec hormones). Les résultats montrent qu'au mois de novembre, en pleine dormance, seuls les rameaux "piqués" ont quelques bourgeons qui arrivent à débourrer. Ce débourrement sera soit apical soit basal suivant la position de la "piqûre" (apport d'eau). En mars, les résultats sont beaucoup plus marqués. Par une piqûre basale sur un rameau entier, on inverse le gradient de débourrement. Dans le cas où l'on ébourgeonne le rameau (diminution des "puits" d'eau) on favorise à la fois le débourrement basal et apical avec un apport d'eau basal.



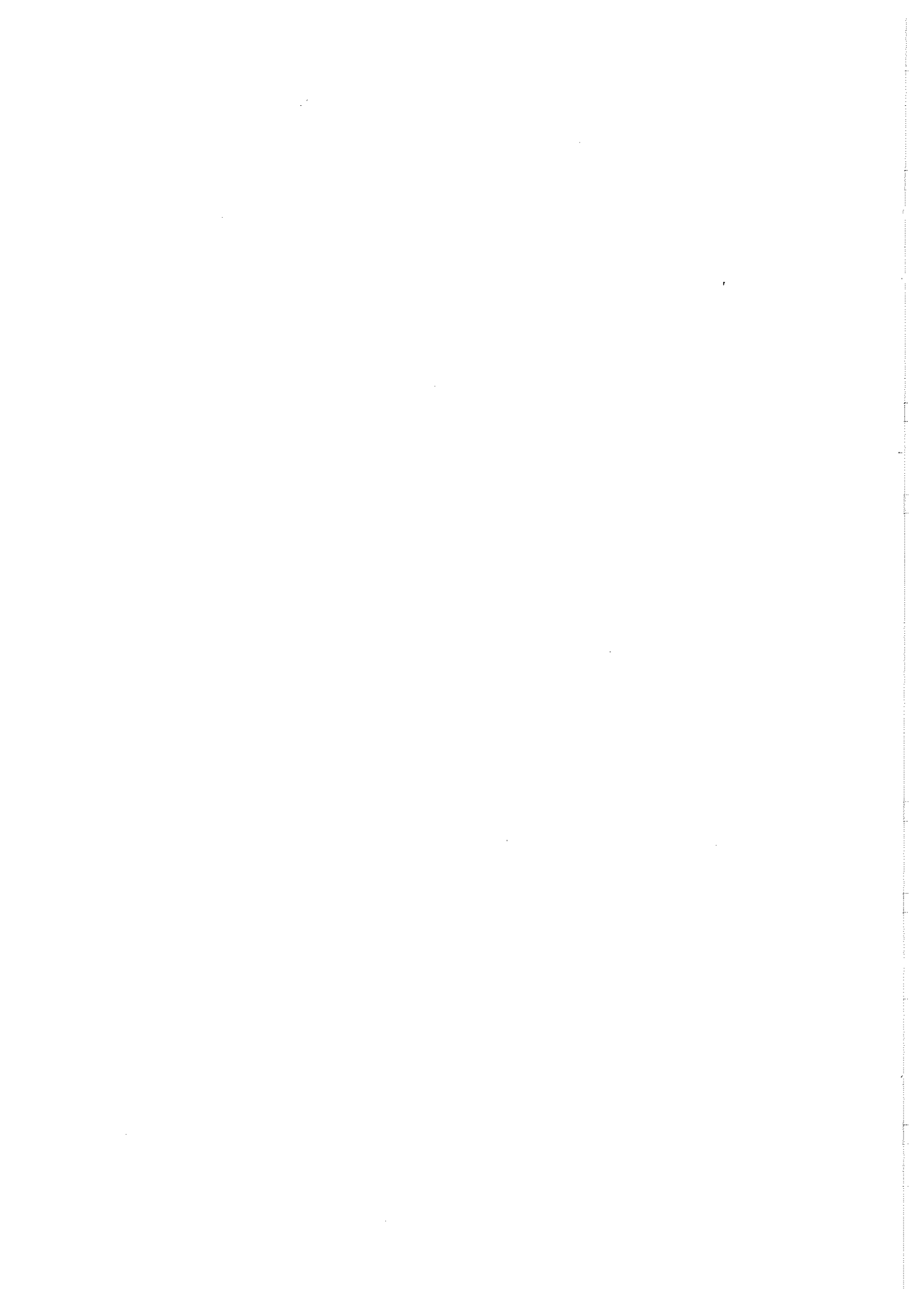
## CONCLUSIONS

A la lumière de ces travaux préliminaires, il apparaît clairement que l'étude du fonctionnement hydrique de l'arbre pendant la période dite de repos permet de relier ce fonctionnement à la morphogenèse et au métabolisme carboné. Ainsi, contrairement à la période estivale, où l'état hydrique peut influencer sur le métabolisme carboné pendant une période de sécheresse par exemple, en période hivernale, ce dernier, *via* la présence des sucres solubles dans les vaisseaux, contrôle l'état de pression ou de tension de la sève du xylème. De plus, le rôle de ces alternances tension/pression sur la conductance hydraulique pourrait expliquer dans certains cas les modifications de morphogenèse liées au non-développement de certains bourgeons (*fig. 1* : verrou n°2). Ces résultats semblent confirmer en partie l'hypothèse avancée par ailleurs (AMEGLIO & CRUIZIAT, 1992) de l'existence d'une relation entre le degré plus ou moins important de réparation de l'embolie et "l'erraticisme" du débourrement dans le cas de Noyers placés hors gel. Plus généralement, on peut rappeler la classification (ZIMMERMANN, 1983) entre arbre à pores diffus (cas du Noyer) et arbres à zone poreuse en observant, que chez ces derniers au printemps, l'ensemble des vaisseaux du bois des pousses sont embolisés comme dans le cas du chêne rouge (COCHARD & TYREE, 1990) ce qui nécessite une reprise d'activité cambiale avant le débourrement pour mettre en place les nouveaux vaisseaux du bois. Pour le Noyer au contraire, et la plupart des arbres à pores diffus, la possibilité d'exsudation de la sève semble impérative, car l'activité cambiale est postérieure au débourrement (LUCIER & HINCKLEY, 1982) et la réparation de l'embolie permet alors de rétablir la conductivité des vaisseaux du bois.

Dans un second temps nous avons cherché à caractériser la réhydratation des bourgeons au printemps. Pour ce second point, nous avons montré que le stade phénologique du bourgeon était logiquement corrélé à son humidité pondérale aussi bien dans le cas de débourrement acrotone normal que dans le cas de débourrement basitone "erratique". Nous avons également montré que des gradients d'hydratation s'installent dans le rameau, indiquant que les différents bourgeons ne sont pas dans les mêmes "états physiologiques" sans que l'on puisse, au niveau des méristèmes, distinguer des différences d'hydratation en janvier. Ce n'est pas le cas par contre de l'axe, où un gradient croissant existe dès janvier entre la base et le sommet du rameau.

Mais le point qui nous semble le plus important ici est l'hypothèse de compétition hydrique au sein du rameau au cours du débourrement. En effet, une fois qu'un bourgeon a débouffé la majorité du flux d'eau est détournée vers les jeunes feuilles transpirantes ce qui empêcherait la croissance des autres bourgeons et expliquerait pourquoi seulement quelques bourgeons se développent alors que tous ont la possibilité de le faire (test boutures).

C'est donc autour de ces hypothèses que se développeront nos futurs travaux en essayant également d'évaluer le rôle du fonctionnement racinaire dans le développement des bourgeons (cf. *fig. 1*).



## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES :

- AMEGLIO T., 1991 - Relations hydriques chez le jeune Noyer, de l'échelle de la journée à celle de l'année, en liaison avec quelques aspects de la physiologie de l'arbre. Thèse de l'université BLAISE PASCAL (Clermont-II), 100 pp.
- AMEGLIO T., CRUIZIAT P., 1992 - Alternance tension/pression du xylème chez le Noyer pendant l'hiver : rôle des températures. C. R. Acad. Sci. Paris, Serie III, 315, 429-435.
- ASTEGIANO E.D., MAESTRI M., ESTEVAO M.M., 1988 - Water stress and dormancy release in flower buds of *Coffea arabica* L. : Water movement into the buds. J. hortic. Sci., 63, (3), 529-533.
- BERAUD S., 1992 - Etude de l'état hydrique et de la conductivité hydraulique de rameaux de noyer pendant la période hiver-printemps. Mémoire de DEA, Université Blaise Pascal, Septembre 1992, 25 pp. + annexes
- BONICEL A., HADDAD G., GAGNAIRE J., 1987 - Seasonal variations of starch and major soluble sugars in the different organs of young poplars. Plant Physiol. Biochim., 25, (4), 451-459.
- BORGHETTI M., EDWARDS A.R.N., GRACE J., JARVIS P.G., RASCHI A., 1991 - The refilling of embolized xylem in *Pinus sylvestris* L.. Plant, Cell and Environment, 14, 357-369.
- BRAUN H.J., 1984 - The significance of the accessory tissues of the hydrosystem for osmotic water shifting as the second principle of water ascent, with some thoughts concerning the evolution of trees. IAWA Bull., 5, (4), 275-294.
- CHAMPAGNAT P., 1992 - Dormance des bourgeons chez les végétaux ligneux. In les végétaux et le froid. (Côme) Ed. HERMANN, 256-259.
- CLARK W.S., 1874, The circulation of sap in plants. Mass State Board Agric. Annu. Rep. 21, 159-204.
- COCHARD H., TYREE M.T., 1990 - Xylem dysfunction in *Quercus* : vessel sizes, tyloses, cavitation and seasonal changes in embolism. Tree Physiol., 6, (4), 393-407.
- CORTES P.M., SINCLAIR T.R., 1985 - The role of osmotic potential in spring sap flow of mature sugar maple trees (*Acer saccharum* Narsh). J. exp. Bot., 36, (162), 12-24.
- COTTIGNIES A., 1990 - Potentiel osmotique et potentiel hydrique du bourgeon terminal de Frêne, au cours du cycle annuel. C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. III: Sci. Vie, 310, (5), 211-216.
- ESSIAMAH S., ESCHRICH W., 1985 - Changes of starch content in the storage tissues of deciduous trees during winter and spring. IAWA Bull., 6, (2), 97-106.
- FROMARD L., 1990 - Etude du transport des glucides entre les cellules associées aux vaisseaux (CAV) et les vaisseaux chez *Acer platanoides* et *Robinia pseudoacacia*. Incidence des facteurs saisonniers et climatiques. Université de Poitiers, Thèse (Dr. Univ.), Biologie et Physiologie végétales, 1990/07/12. Faculté des Sciences, Poitiers, (FRA), 181 p. No ordre 314.
- FROSSARD J.S., LACOINTE A., 1988 - Les variations saisonnières de l'utilisation du carbone chez les arbres au stade végétatif, en zone tempérée (revue bibliographique). Bull. Soc. bot. Fr., Actual. bot., 135, (1), 9-24.
- GERMAIN E., JALINAT J., MARCHOU M., 1973 - Biologie florale du noyer (*Juglans regia* L.) Bull. Techn. Inf., (282), 13p.
- JUST J., SAUTER J.J., 1991 - Changes in hydraulic conductivity upon freezing of the xylem of *Populus x Canadensis* Moench "robusta", Trees 5, 117-121.
- LACOINTE A., KAJI A. DAUDET F.A., ARCHER P., FROSSARD J.S., 1993 - Mobilization of carbon reserves in young walnut trees. Acta bot. Gallica, 140 (4), 435-441.
- LUCIER A.A., HINCKLEY T.M., 1982 - Phenology, growth and water relations of irrigated and non-irrigated black walnut. For. Ecol. Manag., 4, 127-142.
- MAUGET J.C., 1984 - Comportement comparé des bourgeons de l'année et des bourgeons latents chez le noyer (*Juglans regia* L. cv. "Franquette") Conséquences sur la morphogénèse de l'arbre. Agronomie, 4 (6), 507-515.



- MORIZET J., ROBELIN M., 1972 - La poussée radriculaire : déterminations, mécanisme, implications. *Ann. agron.*, 23, (5), 479-496.
- MORIZET J., ROBELIN M., 1975 - Evaluation de la poussée radriculaire. Confrontation des résultats avec les données de la théorie osmotique. Calcul de la conductivité de la racine pour l'eau. *Ann. agron.*, 26, (2), 125-137.
- OLLIER C., 1993 - Etude de l'influence de l'état hydrique sur la reprise de croissance du "système axe-bourgeons" chez le Noyer. Mémoire de DEA, Université Blaise Pascal, Septembre 1993, 25 pp. + annexes
- PICKARD W.F., 1989 - How might a tracheary element which is embolized by day be healed by night? *J. theor. Biol.*, 141, 259-279.
- SAKAI A., 1996 - Studies of frost hardiness in woody plants. II - effect of temperature on hardening. *Plant Physiol.*, 41, 353-359.
- SCHOLANDER P.F., HAMMEL H.T., HEMMINGSEN E.A., BRADSTREET E.D., 1964 - Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some other plants. *Proc. nat. Acad. Sci. USA*, 52, 119-125.
- SIMINOVITCH D., WILSON C.M., BRIGGS D.R., 1953 Studies on the chemistry on the living bark of black locust in relation to its frost hardiness. V seasonal transformations and variations in the carbohydrates : starch, sucrose interconversions. *Plant Physiol.*, 28, 383-400.
- SOCHET M.J., 1973 - Contribution à l'étude de la dormance des bourgeons et ramification du rameau d'un an du pommier. Thèse de l'Université CLERMONT II en Biologie Végétale, 98 pp+ figures 80pp.
- SPERRY J., 1993 - Winter xylem embolism of freezing and spring recovery in *Betula cordifolia*, *Fagus grandifolia*, *Abies balsamea* and *Picea rubens*. In "Water Transport in Plants under Climatic Stress" proceeding of an International Workshop, held in Vallombrosa, Firenze (ITA). Ed. BORGHETTI M., GRACE J. and RASCHI A., Cambridge University Press, 86-98.
- SPERRY J.S., DONNELLY J.R., TYREE M.T., 1988 - A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell and Environment*, 11, 35-40.
- SPERRY J.S., SULLIVAN J.E.M., 1992 - Xylem embolism in response to freeze-thaw cycles and water stress in Ring-Porous, Diffuse-Porous, and Conifer species. *Plant Physiology*, 100, (2), 605-613.
- TYREE M.T., 1983 - Maple sap uptake, exudation and pressure changes correlated with freezing exotherms and thawing endotherms. *Plant Physiol.*, 73, 277-285.
- TYREE M.T., YANG S.C., 1992 - Hydraulic conductivity recovery versus water pressure in xylem of *Acer saccharum*. *Plant Physiol.*, 100, 669-676.
- TYREE M.T., COCHARD H., CRUZIAT P., SINCLAIR B., AMEGLIO T., 1993 - Drought induced leaf shedding in walnut : Evidence for vulnerability segmentation. *Plant, Cell and Environment*, 16, 879-882.
- YANG S.C., TYREE M.T., 1992 - A theoretical model of hydraulic conductivity recovery from embolism with comparison to experimental data on *Acer saccharum*. *Plant. Cell Environ.*, 15 (6), 633-643.
- YOUNG E., HOUSER J., 1980 - Influence of Siberian C rootstock on peach bloom delay, water potential and pollen meiosis. *J. am. Soc. hortic. Sci.*, 105, (2), 242-245.
- ZIMMERMANN M.H., 1983 - Xylem structure and the ascent of sap. Springer-verlag Berlin, 145 p.
- ZIMMERMANN M.H., JEJE A.A., 1981 - Vessel length distribution in stems of some american woody plants. *Can. J. Bot.*, 59, 1882-1892.

