



HAL
open science

Analyse de la croissance, du fonctionnement hydrique, photosynthétique et de l'efficacité de l'eau de frênes de statuts concurrentiels variés

Marianne Peiffer

► To cite this version:

Marianne Peiffer. Analyse de la croissance, du fonctionnement hydrique, photosynthétique et de l'efficacité de l'eau de frênes de statuts concurrentiels variés. Sciences du Vivant [q-bio]. 1995. <hal-03143247>

HAL Id: hal-03143247

<https://hal.inrae.fr/hal-03143247v1>

Submitted on 16 Feb 2021

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 4.0 - Attribution - International License

Université de Nancy I
Faculté des Sciences
U.E.R. S.T.B.

INRA Nancy
Unités "Bioclimatologie et Ecophysiologie
forestières" et "Croissance Production et
Qualité des bois"
54280 Champenoux

Diplôme d' Etudes Approfondies

de

Biologie Forestière

présenté par

Marianne Peiffer

Analyse de la croissance, du fonctionnement
hydrique, photosynthétique et de l'efficacité de l'eau
de frênes de statuts concurrentiels variés.



Membres du Jury :

Président : P. DIZENGREMEL
Examineurs: A. GRANIER
N. LE GOFF

Professeur à l'Université de Nancy I
Directeur de Recherche INRA Nancy
Chargé de Recherche INRA Nancy

Diplôme soutenu à Nancy le 18 septembre 1995.

Remerciements

Je remercie **Monsieur Aussenac** de m'avoir accueillie dans son laboratoire.

Je tiens à formuler ma reconnaissance à **André Granier**, qui a assuré dans la bonne humeur et avec beaucoup de compétence et de disponibilité l'encadrement scientifique de ce travail. Je suis également très reconnaissante à **Noël Le Goff**, avec qui j'ai débuté cette étude, pour la confiance qu'il m'a accordé, pour l'intérêt constant qu'il a porté à mon travail et pour avoir accepté de le critiquer.

Mes remerciements s'adressent aussi à :

-**Hervé Cochard** et **Jean-Marc Guehl** pour leurs remarques constructives et la part qu'ils ont pris dans l'élaboration de cette étude,

-**René Canta**, avec qui j'ai fait mes premiers pas à 17 m d'altitude ; **Bernard Clerc** qui a supporté mon baragouinage allemand tous les jours ; **François Willm** qui m'a gentiment accompagné lors de toutes mes mesures.

Je les remercie pour toutes les mesures qu'ils ont réalisées, pour le dévouement et l'efficacité dont ils font preuve,

-**Yves Lefèvre** pour l'étude du sol,

-les secrétaires **Jacqueline Bohin**, **Rosine Gross** et **Claude Parvé** pour la gentillesse dont elles ont fait preuve à mon égard.

-Enfin, je rajouterai à cette liste toutes les "faiseuses de gâteaux" du labo qui ont rendu les pauses café sympathiques, ainsi que les "mangeurs de gâteaux" et autres, tous labos confondus, qui ont contribué à l'ambiance chaleureuse de ces moments.



Sommaire

Première partie: MATERIEL ET METHODES

I Site expérimental et choix des arbres	
1. Caractérisation du milieu et du peuplement	2
2. Concurrence entre les arbres	3
II Données climatiques	3
III Méthodes de caractérisation de l'humidité du sol	
a. La sonde à neutrons	4
b. La TDR	4
IV Méthode d'étude des paramètres hydriques de l'arbre	
a. potentiel hydrique	5
b. les flux de sève	5
c. Méthode d'étude des échanges gazeux	5
V Mesure de conductances hydrauliques au fluxmètre haute pression (HPFM)	5
VI Efficience d'utilisation de l'eau	6
VII Croissance du Frêne	7
a. croissance radiale: mesures microdendrométriques	7
b. élongation des branches	7

Deuxième partie: RESULTATS

Chapitre I : Etude du sol et résultats écophysologiques

I Conditions hydriques du sol	
1. Résultats obtenus avec la sonde à neutrons	8
2. Résultats obtenus avec les mesures de TDR	9
3. Répartition globale de l'enracinement en fonction de la profondeur	9
II Fonctionnement écophysologique des arbres	9
1. Evolution saisonnière des facteurs microclimatiques et écophysologiques	
a. Rayonnement global	10
b. Variabilité spatiale du déficit de saturation de l'air (vpd)	10
c. Analyse de la réponse de la conductance stomatique (gw) au déficit de saturation de l'air (vpd)	10
d. Variabilité de la conductance stomatique (gw)	10
e. Evolution saisonnière de l'assimilation carbonée (A)	11
f. Caractérisation de l'architecture hydraulique : la résistance du xylème	11
g. Evolution saisonnière de l'efficience d'utilisation de l'eau	
- L'efficience d'utilisation de l'eau instantanée	11
- L'efficience d'utilisation de l'eau intégrée	12
2. Cinétique journalière	
a. les facteurs climatiques	12
b. Le flux de sève	13
c. La conductance stomatique (gw)	13
d. L'assimilation carbonée (A)	13

Chapitre II : Croissance des arbres	
I Croissance en surface terrière de la tige	
1. Croissance annuelle	
a. effet "année"	14
b. effet du "statut concurrentiel"	14
2. Cinétique	
a. évolution de l'accroissement pendant la saison de végétation	14
b. relation avec le statut hydrique de l'arbre	15
II Elongation des branches	15

Troisième partie: DISCUSSION ET CONCLUSION

I L'étude du sol	17
II L'étude de l'évolution des paramètres écophysologiques	17
III L'étude de la croissance des arbres	19

Références bibliographiques

Annexes

Introduction

De plus en plus, on commence en France ainsi que dans d'autres pays européens à prendre conscience de l'intérêt du frêne. Le frêne, en effet, possède un excellent rapport qualités mécaniques/prix (Guillard, 1974) et joue un rôle intéressant dans la biodiversité de nos écosystèmes forestiers. Parallèlement, apparaissent des lacunes dans nos connaissances sur cette espèce.

Différentes études ont pu mettre en évidence la dépendance entre la croissance du frêne et la quantité d'eau disponible (Aussenac et Lévy 1983, 1992). Il semble donc opportun d'approfondir nos connaissances sur les exigences en eau et le fonctionnement hydrique de cette essence en vue d'y adapter sa conduite sylvicole. Dans ce but des frênes diversement concurrencés ont été choisis comme matériel d'étude. Les analyses et observations effectuées sur ces arbres pendant l'été 1994 (1) (Le Gall, 1994) avaient conduit à émettre les hypothèses suivantes :

- le frêne est une espèce dite "tolérante" à la sécheresse qui ne limite pas sa transpiration même lorsque le sol s'assèche (les observations ont été possibles jusqu'à des potentiels de base de -1,5 MPa, correspondant à un niveau de contrainte hydrique assez fort),
- à l'intérieur du houppier d'un même arbre, les variations de microclimat engendrent des variations de fonctionnement du feuillage, (notamment les échanges gazeux) qui se répercutent sur la croissance de l'arbre.

Par ailleurs, on a pu montrer sur ces mêmes arbres que l'accroissement volumique annuel de la tige était fonction de la quantité de feuillage de l'arbre, fortement liée aux dimensions du houppier, mais que le rendement du feuillage semblait meilleur pour les arbres plus concurrencés au houppier peu développé (Le Goff et Ottorini, données non publiées). Il nous est alors apparu indispensable de poursuivre nos investigations afin d'une part de vérifier ces différentes hypothèses et d'autre part de mettre en évidence le lien entre les facteurs de l'environnement et la croissance des arbres. En dehors du facteur eau qui joue un rôle essentiel pour la croissance du frêne, il est probable que le fonctionnement aérien de cette espèce, dite "de lumière", soit fortement déterminé par la quantité et la répartition de l'énergie lumineuse dans son houppier. Pour cela, nous avons donc entrepris différents types d'analyses:

- mesure de la transpiration tant à l'échelle de l'arbre qu'à celle de la branche et de la feuille,
- caractérisation des variations de croissance par des mesures fines d'élongation d'une part et de photosynthèse d'autre part,
- caractérisation de l'efficacité d'utilisation de l'eau.

Pour ces 3 types d'analyses, les observations ont été faites sur des frênes diversement concurrencés, à différents niveaux du houppier (seule la transpiration à l'échelle de l'arbre ne s'effectue sur le tronc qu'à 1.50m du sol). Les autres analyses réalisées tout au long de la saison de végétation sont les suivantes:

- caractérisation de l'humidité du sol au cours de la saison de végétation,
- mise en évidence des variations de conductivité hydraulique à l'intérieur du houppier,
- suivi de la croissance en circonférence de la tige.

Dans ce rapport de DEA, nous présenterons principalement les résultats obtenus en 1995.

Première partie : MATERIEL ET METHODES

Première partie: MATERIEL ET METHODES

I. Site expérimental et choix des arbres

1. Caractérisation du milieu et du peuplement

L'étude que nous avons effectuée sur le frêne commun a été réalisée en conditions naturelles. Les frênes étudiés ont été choisis en forêt d'Amance, à proximité du centre INRA-Champenoux en raison de l'âge relativement homogène du peuplement (les arbres sélectionnés ont tous entre 21 et 25 ans) et du statut concurrentiel varié des frênes. La présence en mélange de frênes communs avec d'autres essences forestières est donc inévitable car le peuplement s'est installé après coupe rase; il comporte à la fois des arbres issus de semis et des rejets de souche; tous les frênes étudiés proviennent de régénération naturelle (semis). Dans cette parcelle, les frênes se retrouvent ainsi en mélange avec des hêtres, saules, bouleaux, merisiers, tilleuls et trembles.

Le site choisi est caractérisé par une topographie de bordure de plateau faiblement incliné (5%) vers le sud-est. Le sol est un sol brun, marmorisé ou calcique suivant la position sur la pente dans la parcelle (sol marmorisé en haut de la parcelle et sol calcique en bas de la parcelle, où la roche mère est moins profonde). Le substrat géologique est constitué d'argiles du Sinémurien supérieur. En haut de la parcelle, une dalle calcaire est présente à une profondeur de 165 cm alors que dans le bas de la parcelle, elle est repérée à 85 cm environ (Annexe 1).

Les analyses granulométriques (Annexe 3) font ressortir une forte teneur en argile sur l'ensemble du profil (de 0 à 165 cm, la teneur en argile est supérieure à 35%), cette teneur en argile étant particulièrement élevée dans les horizons B, où elle dépasse 60%.

Les analyses chimiques montrent une bonne richesse minérale (taux de saturation S/T élevé).

Deux profils pédologiques sont décrits en Annexe 2 jusqu'aux horizons C (roche mère). Dans le profil "A" notamment, l'enracinement est très abondant dans les horizons A1 et A1/B et diminue après. Des racines ont malgré tout été mises en évidence dans l'horizon B, ce qui traduit l'existence d'une structure favorable malgré la forte teneur en argile. La réserve utile en eau est d'environ 180 mm.

Ce site bénéficie, en moyenne, d'une température annuelle de 9,1°C et de 700 mm de précipitations.

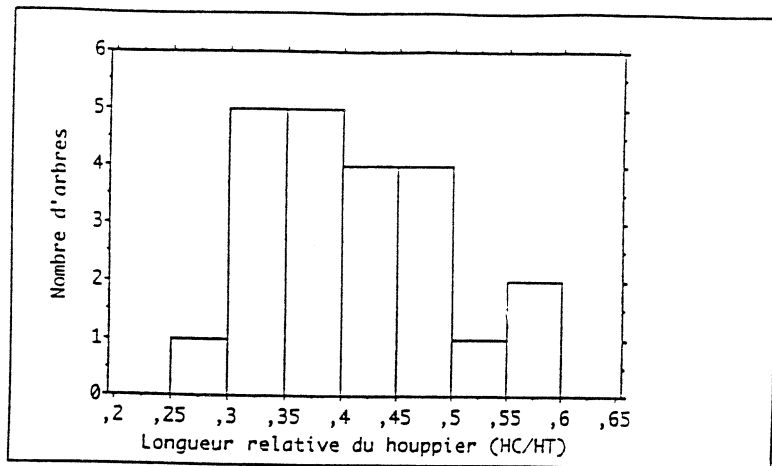


Fig 1: variation du statut concurrentiel des arbres en début d'expérience (début 1994)

L'étude a porté sur 22 frênes situés dans l'étage des "dominants-codominants" présentant des statuts concurrentiels variés. Parmi ces 22 frênes, certains ont bénéficié de mesures particulières:

- cinq d'entre eux ont été munis d'un échafaudage permettant l'accès au houppier pour la réalisation de mesures sur le fonctionnement du feuillage, (conductance stomatique, photosynthèse, potentiel hydrique foliaire) et sur la croissance de la tige et des branches

- dix ont été munis de capteurs de flux de sève.

L'ensemble des 22 arbres a été muni de microdendromètres placés autour du tronc. L'appareillage pour les mesures de l'eau dans le sol est quant à lui réparti sur l'ensemble de la surface de la station.

2. Concurrence entre les arbres

Les arbres dispersés dans la placette d'étude présentent des conditions de concurrence variables.

Le statut concurrentiel de chaque arbre est apprécié par le rapport de la hauteur du houppier (H_c) à la hauteur totale de l'arbre (H_t): moins l'arbre est concurrencé plus ce rapport est grand. La hauteur relative du houppier varie ainsi de 0.25 à 0.5 environ pour l'échantillon choisi (figure 1). Trois frênes (arbres 6, 10 et 12) ont été choisis comme sous-échantillon pour les mesures écophysiologicalues en raison de leurs statuts concurrentiels différents : le frêne 6 a un rapport H_c/H_t de 0.5, le frêne 10 de 0.36 et le frêne 12 de 0.32.

II. Données climatiques

Les paramètres climatiques sont mesurés à partir d'un poste météo situé en haut de l'échafaudage, au dessus du couvert, à une hauteur de 17 m environ. Ce poste comporte un anémomètre pour la mesure du vent et un pluviomètre automatique. Le rayonnement global (dans toutes les longueurs d'ondes) est donné par un pyranomètre (CIMEL) et un psychromètre ventilé mesure l'humidité et la température de l'air. En outre, un deuxième psychromètre a été installé dans la partie inférieure des houppiers, à une hauteur de 10,5 m et servira par la suite de contrôle de l'existence de gradients de température et d'humidité de l'air.

De plus, dans les houppiers des 3 arbres sur lesquels nous avons effectué des mesures intensives (n°6, 10 et 12), des pyranomètres linéaires ont été installés à 3 niveaux dans le houppier. Chaque pyranomètre est fixé à l'extrémité d'un bras horizontal et mesure le rayonnement global dans les tiers supérieur, médian et inférieur des houppiers.

III. Méthodes de caractérisation de l'humidité du sol

a. La sonde à neutrons

Afin de mesurer l'humidité du sol jusqu'à des profondeurs relativement importantes, nous utilisons la méthode de la sonde à neutrons.

Huit tubes d'accès en aluminium pour la sonde à neutrons ont été installés à des profondeurs variant entre 50 cm et 200 cm. La profondeur maximale de chaque tube est déterminée par le contact avec la roche mère calcaire sous-jacente.

Le nombre de neutrons, émis par une source, ralentis par les atomes d'hydrogène des molécules d'eau est dépendant de l'humidité volumique du sol. Un détecteur placé à proximité de la source sur un équipement mobile que l'on descend dans le tube de mesure, permet de compter les neutrons rétro diffusés.

Nous avons utilisé l'humidimètre d'une sonde N.E.A. qui nous permet de connaître l'humidité volumique (HV) et de pouvoir en déduire l'humidité pondérale (HP) grâce à la relation suivante:

$$HP = HV / (d_{hum} - HV) \quad (1)$$

d_{hum} = densité humide du sol

Le suivi a été réalisé une fois par semaine en moyenne.

b. La TDR

La récente méthode de mesure de l'humidité des sols par réflectométrie dans le domaine temporel (TDR) permet d'obtenir une valeur moyenne d'humidité volumique pour les 45 premiers centimètres de sol. Les mesures sont effectuées au moyen de 2 électrodes enfoncées verticalement dans le sol et séparées d'une distance de 5 cm.

Nous avons réparti 24 sondes sur l'ensemble du dispositif expérimental sous forme de transects entre des couples d'arbres.

Le principe de base de la TDR repose sur la détermination de la vitesse de propagation des ondes électromagnétiques le long d'électrodes introduites dans le sol. Cette vitesse de propagation est fonction de la constante diélectrique du milieu dans lequel se propage l'onde. La teneur en eau peut être facilement déduite de cette mesure, la constante diélectrique de l'eau étant très différente de celle du sol.

L'appareillage est composé de 2 sondes ou électrodes, introduites dans le sol, et d'un générateur d'impulsions qui émet vers la sonde des ondes électromagnétiques bien caractérisées. L'analyse des réflexions est effectuée par

un oscilloscope. Les électrodes sont des tiges en acier inoxydable qui sont reliées à l'appareil de mesure au moyen d'un câble coaxial d'impédance constante . Le temps de parcours de l'onde électromagnétique dans le milieu est proportionnel à la teneur en eau. Ce temps de parcours est peu influencé par la nature du sol et par sa densité apparente sèche.

IV. Méthode d'étude des paramètres hydriques de l'arbre

a. Le potentiel hydrique

L'évolution de l'état hydrique des arbres du peuplement a été suivie par des mesures de potentiels hydriques. Ce potentiel est maximum en fin de nuit , lorsque l'arbre s'est rechargé en eau et a reconstitué ses réserves aux dépens de l'eau du sol. Cette valeur particulière est alors appelée potentiel de base et caractérise la disponibilité en eau du sol et l'état d'hydratation de l'arbre acquis au cours des jours précédents. Ce potentiel est minimum en milieu de journée lorsque la demande évaporative est élevée. Ces mesures ont été réalisées au moyen d'une chambre à pression de Scholander.

b. Les flux de sève

La transpiration des feuilles provoque un gradient de potentiel qui entraîne une ascension de la sève. Le flux de sève brute transitant dans le tronc peut être mesuré par des capteurs de flux (Granier, 1985 et 1987), permettant ainsi de connaître la transpiration de l'arbre. Nous rappelons brièvement le principe de ce fluxmètre thermique en annexe 4.

c. Méthode d'étude des échanges gazeux

Les mesures d'échanges gazeux ont été réalisées avec une chambre d'échanges gazeux (Li-Cor 6200, Licor, Lincoln, NE, USA). Les échanges gazeux au niveau de la feuille sont ainsi mesurés de façon instantanée (sur une durée de 30 secondes pour nos mesures). En raison de la taille des feuilles du frêne, seules quelques folioles sont placées dans la chambre (3 à 7 folioles). Le descriptif de la chambre se trouve en annexe 4.

L'appareil mesure les flux de CO₂ et d'H₂O à partir desquels sont calculés et mémorisés des paramètres physiologiques tels que:

- l'assimilation nette de CO₂, A ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)
- la conductance stomatique pour l'eau, gH₂O ($\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$).

V. Mesure de conductances hydrauliques au fluxmètre haute pression (HPFM)

La résistance hydraulique d'un tissu conducteur est égale au rapport entre le gradient de potentiel hydrique entre les extrémités du tissu et le flux d'eau

total qui le traverse. Le rapport inverse est la conductance hydraulique. Nous avons utilisé une technique récemment proposée par Tyree et al., (1993) pour mesurer la conductance hydraulique de branches entières. Le principe est de mesurer, sous forte pression (0.4-0.45 MPa), le flux d'eau entrant dans une branche excisée. La forte pression permet à la fois d'induire un flux mesurable et de resaturer complètement la branche. Au cours de la mesure, la branche est placée sous eau, ou est maintenue constamment humide de façon à ce que le potentiel hydrique à l'extrémité distale du tissu soit bien nul. Le flux d'eau est mesuré grâce à un fluxmètre haute pression (HPFM). Le principe est de mesurer la différence de pression hydrostatique entre les deux extrémités d'un tube capillaire en acier de 250 microns de diamètre et dont la conductance hydraulique a été préalablement mesurée gravimétriquement. Le flux d'eau traversant le capillaire et la pression en aval du capillaire sont égales à celle entrant dans la branche. Les températures de la branche et du capillaire sont mesurées pour prendre en compte les variations de viscosité de l'eau (environ 2,5% par degré).

La résistance hydraulique de la branche entière est d'abord mesurée, puis toutes les folioles sont excisées. Par différence, on obtient alors la résistance hydraulique au transfert de l'eau dans le limbe des feuilles uniquement. On procède de même successivement avec les rachis des feuilles, les rameaux feuillés de l'année et les rameaux latéraux.

Une quarantaine de branches d'ordre 2 ont été prélevées sur l'arbre 39 du dispositif. Cela représente environ 90% de la surface foliaire totale de l'arbre.

VI. Efficience d'utilisation de l'eau

L'efficience d'utilisation de l'eau instantanée (WUE) est définie comme le rapport entre le taux d'assimilation en CO₂ d'une feuille et le taux de transpiration correspondant. L'efficience d'utilisation de l'eau peut également être intégrée dans le temps (W).

$$WUE = \frac{\text{assimilation de CO}_2}{\text{eau transpirée}}$$

$$W = \frac{\text{accroissement de la biomasse}}{\text{eau consommée}}$$

Les variations d'efficience d'utilisation de l'eau intégrée dans le temps (W) à l'intérieur du houppier peuvent être étudiées par l'analyse de la discrimination isotopique du ¹³C (δ¹³C) effectuée par un végétal.

$$\delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = \left(\frac{\text{C13/C12 de l'échantillon} - \text{C13/C12 de la référence}}{\text{C13/C12 de la référence}} \right) \times 1000$$

Une corrélation existe entre l'efficience d'utilisation de l'eau intégrée dans le temps et le δ¹³C. La composition isotopique de pousses annuelles prélevées au cours de l'hiver 1994-1995 a donc été déterminée grâce à l'utilisation d'un spectromètre de masse (collaboration A. Ferhi, Université de Paris VI).

Paramètres mesurés	Méthode utilisée	Fréquence des mesures	Sous-échantillonnage
Microclimat Interception de la pluie Interception lumineuse	poste météo pyranomètres dans le houppier	 en continu	 3 niveaux dans les houppiers dans 3 arbres
Transpiration	méthode thermique du flux de sève brute	en continu	10 arbres
Echanges gazeux (photosynthèse et transpiration)	chambre de mesure des échanges gazeux (Licor 6200)	hebdomadaire	6 mesures par arbre (houppier découpé en 3 étages, 2 mesures par étage) effectuées sur: -un arbre peu concurrencé (n°6) -un concurrencé (n°10) -un très concurrencé (n°12) total: 18 mesures
Etat hydrique des arbres (potentiel de base et minimum)	bombe de Scholander	hebdomadaire	sur les mêmes branches que les mesures de Licor
Humidité du sol	humidité neutronique	hebdomadaire	8 tubes (les profondeurs variant de 50 à 200 cm)
	time domain reflectometry (TDR)	hebdomadaire	24 sondes réparties sur l'ensemble de la station
Conductivité hydraulique	variation du flux d'eau		sur un frêne non suivi pour d'autres mesures (destructif)
Efficience d'utilisation de l'eau	discrimination isotopique du δC^{13}	1 fois	sur les pousses de 1994 en janvier 1995 3 arbres: n°6, 10, 12
Accroissement en circonférence de la tige à 1,30m du sol	microdendromètres	hebdomadaire	22 frênes
croissance en hauteur de l'arbre et élévation des branches	suivi de l'élévation	hebdomadaire	5 arbres

Tableau 1 : récapitulatif des différentes mesures effectuées sur la placette

VII. Croissance du frêne

a. Croissance radiale: mesures microdendrométriques

La croissance radiale de la tige des frênes dans la placette d'étude a été suivie grâce à l'installation autour du tronc de rubans microdendrométriques, placés à 1,30m du sol.

Le microdendromètre, constitué d'un ruban métallique gradué et muni d'un vernier, permet la mesure de la circonférence de la tige au 1/10 de mm près. Cette technique est préférée à celle du mètre ruban lorsque les mesures sont rapprochées dans le temps.

Les mesures ont été effectuées à un rythme hebdomadaire sur les 22 arbres échantillonnés de la placette. A partir de ces mesures, l'accroissement courant de la surface terrière des arbres a pu être calculé: il correspond à l'augmentation entre deux mesures consécutives de la surface de section de la tige à 1.30 m de haut.

b. Elongation des branches

Un suivi de l'élongation des branches a été assuré à un pas de temps moyen égal à la semaine, depuis le débourrement jusqu'à l'arrêt de l'allongement, sur le sous-échantillon de 5 arbres accessibles avec les échafaudages (arbres 6, 9, 10, 12 et 1). Pour chacun de ces arbres, un échantillon de branches a été choisi, à différentes hauteurs dans le houppier et dans les différentes directions cardinales. Les mesures d'allongement ont été effectuées à l'aide d'un mètre ruban, avec une précision de 1 mm.

Remarques : des mesures de croissance volumique de la tige, de biomasse sur le poids sec des feuilles, et de surface foliaire ont été effectuées en 1994.

Deuxième partie : RESULTATS

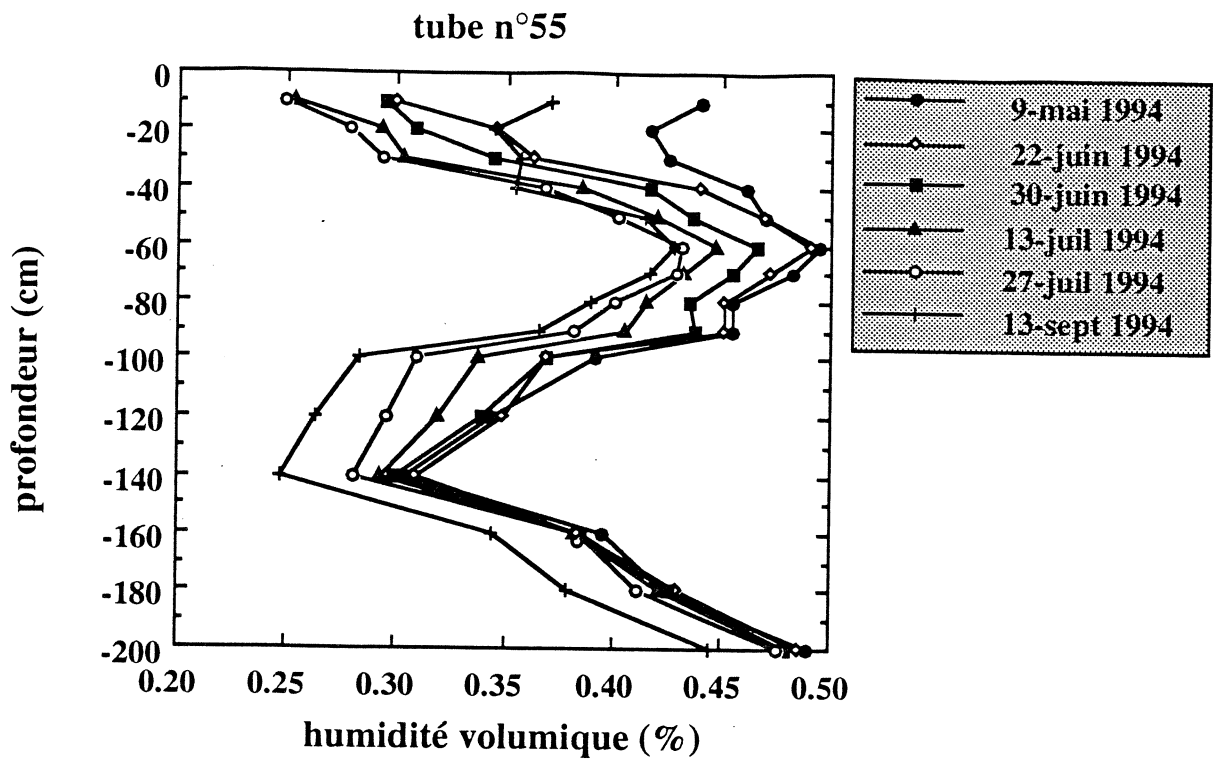


Figure 2: profils hydriques à différentes dates obtenus avec la sonde à neutrons en 1994.

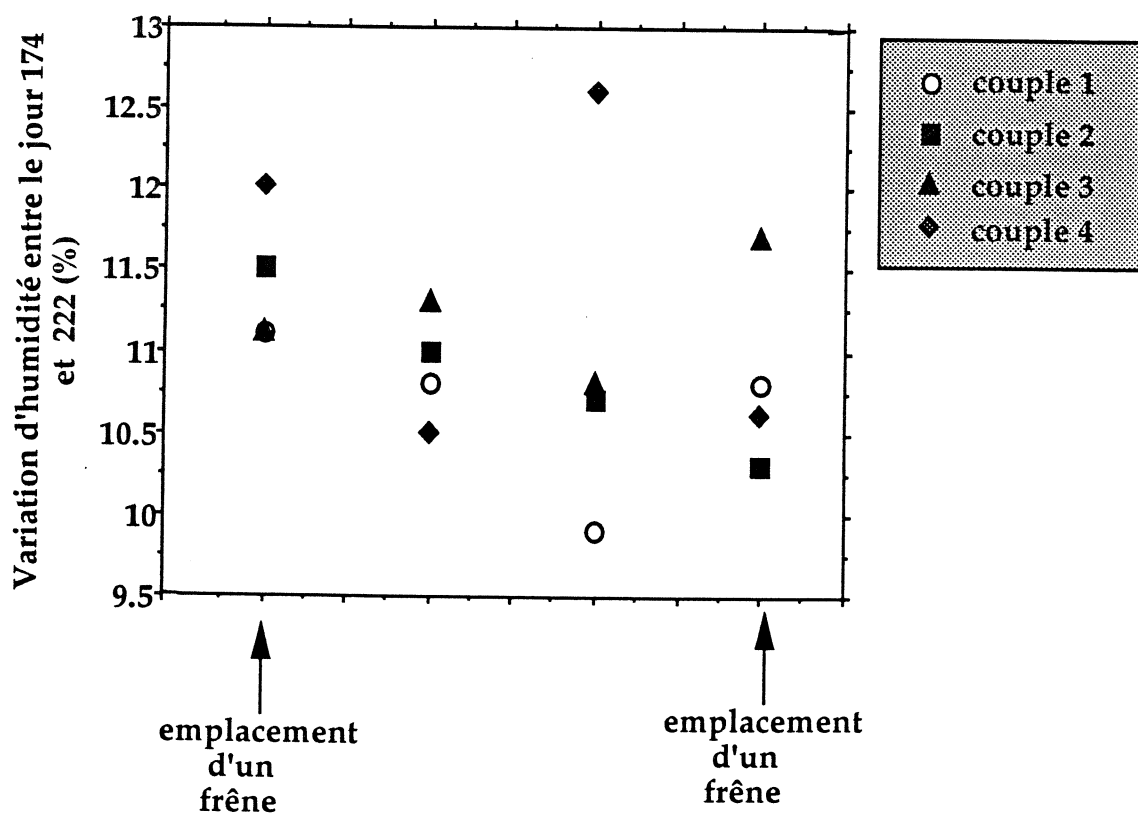


Figure 3: variation de l'humidité entre le jour 174 et 222 pour 4 couples d'arbres.

Deuxième partie: RESULTATS

Chapitre I : Etude du sol et résultats écophysologiques

I. Conditions hydriques du sol

1. Résultats obtenus avec la sonde à neutrons

Afin de pouvoir analyser le fonctionnement racinaire le long d'une saison, nous utiliserons les profils hydriques obtenus pendant la saison estivale 1994. En effet, l'été 1995 a été trop arrosé jusque fin juillet pour pouvoir effectuer la meilleure interprétation possible du fonctionnement de la sphère racinaire.

Grâce à la sonde à neutrons, nous avons pu suivre l'évolution saisonnière (de mai à août 1994) de l'humidité volumique du sol sur une profondeur allant de 0 à 2 m pour le tube 55 situé à proximité de l'arbre 9 en haut de la parcelle (Annexe 1).

Nous observons, sur la figure 2, un dessèchement croissant en fonction du temps pour tous les horizons. Entre la surface et -60 cm, nous constatons un gradient croissant d'humidité volumique, le prélèvement d'eau étant plus intense dans les horizons de surface. Le maximum d'humidité volumique se situe entre -50 et -90 cm et correspond au niveau du pseudogley, horizon pédologique à forte teneur en argile (>40%). Les horizons situés plus profond, notamment entre -90 et -140 cm se dessèchent aussi, mais plus tard dans la saison (cf les profils des 13 et 27 juillet 1994 sur la figure 2). A partir de 160 cm, les points des différents profils étant confondus, on en déduit que l'on est arrivé à la limite de prélèvement d'eau par les racines.

Le prélèvement racinaire à la date du 9 mai 1994 descend jusqu'à 50 cm. Cela peut être déduit graphiquement car, à partir de 50 cm, le profil hydrique à la date du 9 mai 1994 se confond avec le profil suivant.

De la même manière, nous observons que les prélèvements s'établissent jusqu'à 90 cm au 30 juin et à 140 cm au 27 juillet 1994.

Ainsi, au cours de la période estivale, l'eau est extraite de plus en plus profondément par les arbres.

D'après la figure 2, nous constatons qu'au fur et à mesure que la période estivale progresse et que le sol a tendance à s'assécher, les variations de prélèvement d'eau dans le sol concernent de plus en plus les horizons de profondeur. Ceci signifie que les frênes sont amenés à puiser l'eau de plus en plus profondément pour parer à la sécheresse qui prévaut dans les horizons supérieurs.

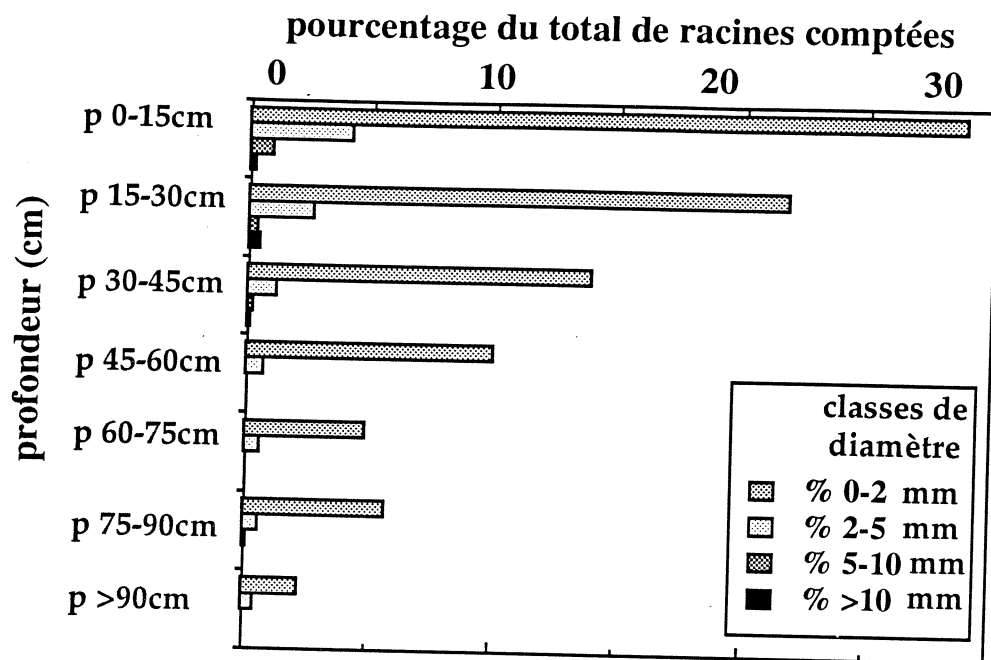


Fig 4: répartition des racines de différentes classes de diamètre en fonction de la profondeur.

Niveau dans le houppier	Frêne 6	Frêne 10	Frêne 12
Haut	62	45.4	61.9
Moyen	63	66.7	62.4
Bas	40.8	38.8	48.3

Tableau 2: rayonnement global cumulé (en 10^3 J.m^{-2}) aux différents niveaux des houppiers des 3 arbres étudiés.

2. Résultats obtenus avec les mesures de TDR

Nous avons pu montrer lors de l'été 1994, la bonne concordance entre les mesures d'humidité obtenues avec la TDR et la sonde à neutrons. La TDR complète les résultats obtenus avec la sonde à neutrons car cette technique permet de connaître les variations spatiales et temporelles des prélèvements racinaires. La figure 3 représente la variation d'humidité entre le jour 174 (23 juin 1995) et 222 (10 août 1995) entre deux frênes différents. Quatre transects constitués chacun de quatre sondes TDR figurent sur ce graphique; ils nous indiquent les variations d'humidité pour quatre couples d'arbres. Aucune relation significative n'est visible : les différents points des quatre transects évoluent différemment. Il faut noter que dans un transect donné, les variations d'humidité d'une sonde à une autre sont faibles (<2%).

3. Répartition globale de l'enracinement en fonction de la profondeur

60% de l'enracinement, toutes classes de diamètres confondues, est localisé dans les trente premiers centimètres du sol et 85% du nombre total de racines se rencontrent avant l'horizon situé à - 60 cm (pseudogley).

Sur l'histogramme de répartition en profondeur, différenciant les racines selon leur diamètre (figure 4), il est significatif de constater que les 4 classes de racines sont toutes représentées dans les 45 premiers centimètres. On trouve toutefois un pourcentage non négligeable de racines fines au-dessous de -90 cm.

II Fonctionnement écophysologique des arbres

Les heures indiquées sur toutes les figures sont données en temps universel (TU).

Cette étude a été menée à la fois à l'échelle de l'arbre entier et au niveau des branches principales formant le houppier. Pour l'analyse des variations des paramètres écophysologiques dans le houppier, celui-ci a été découpé horizontalement en plusieurs "régions".

Le niveau correspondant aux branches situées dans le tiers supérieur du houppier est appelé : niveau "haut". Les branches du tiers inférieur sont celles du niveau dit "bas" alors que le niveau "moyen" comprend celles du tiers intermédiaire. Au niveau de chaque étage, un point sur les graphiques représente la moyenne de deux valeurs correspondant à deux orientations différentes dans le houppier.

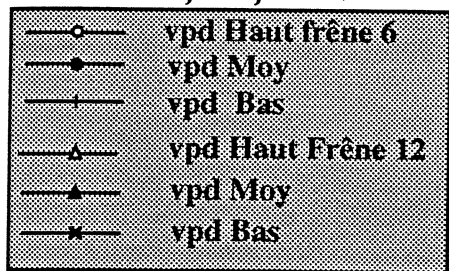
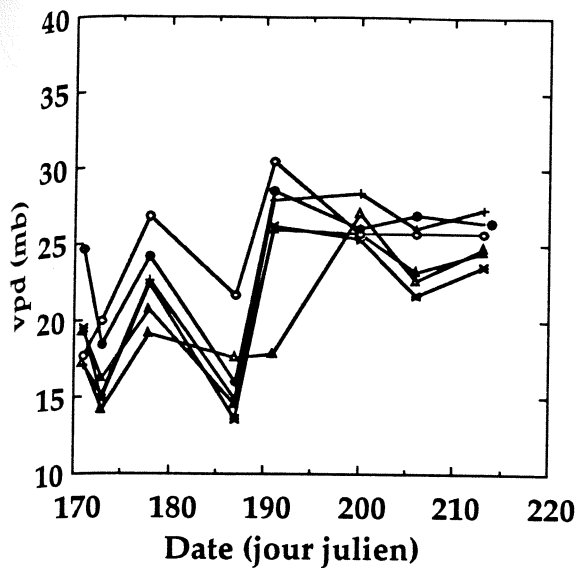


Fig 5: variabilité spatiale du vpd

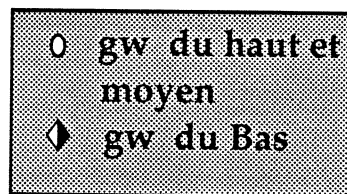
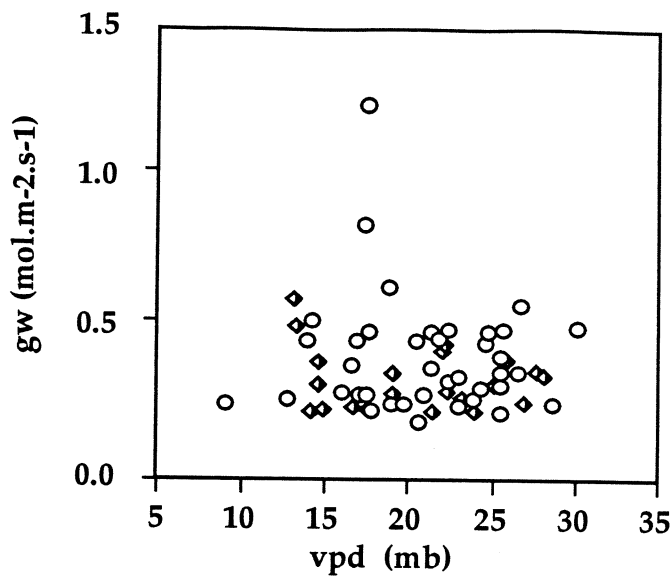


Fig 6: évolution de gw en fonction du vpd

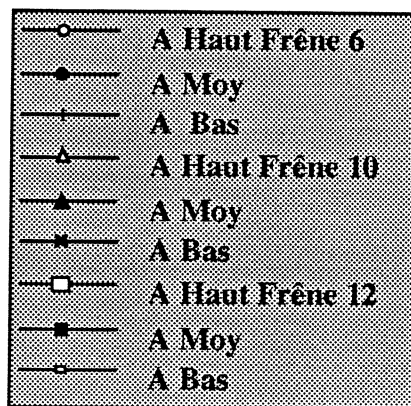
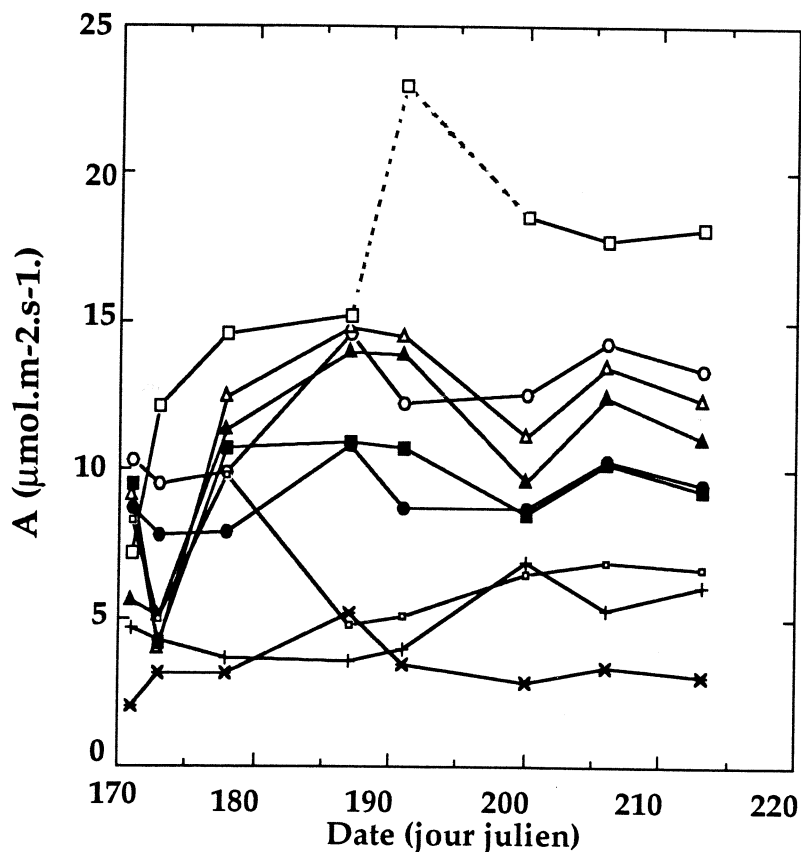


Fig 8: assimilation carbonée (A) inter et intra-frêne du jour 170 au jour 210

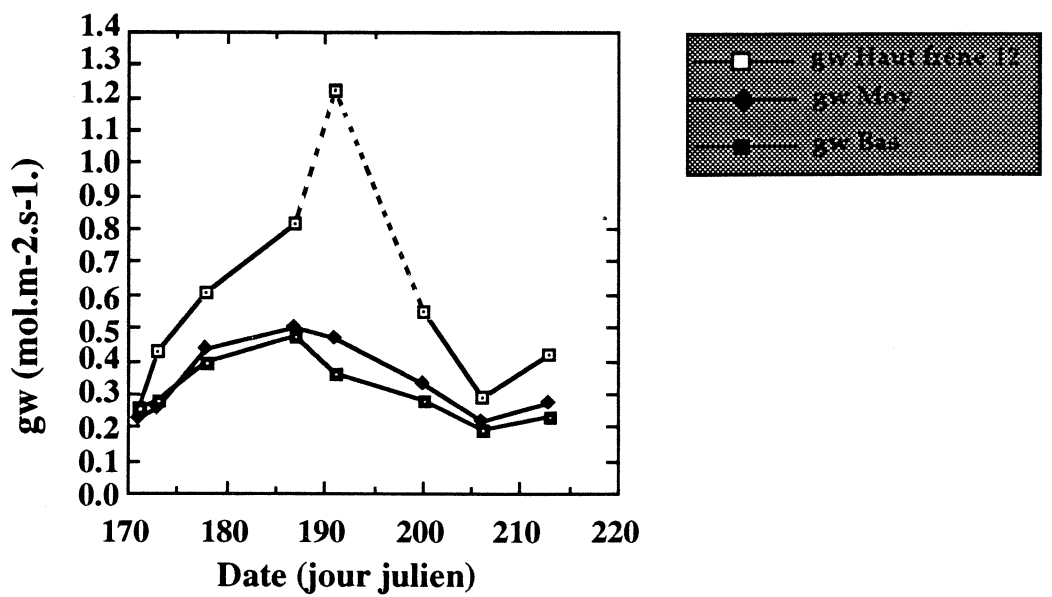
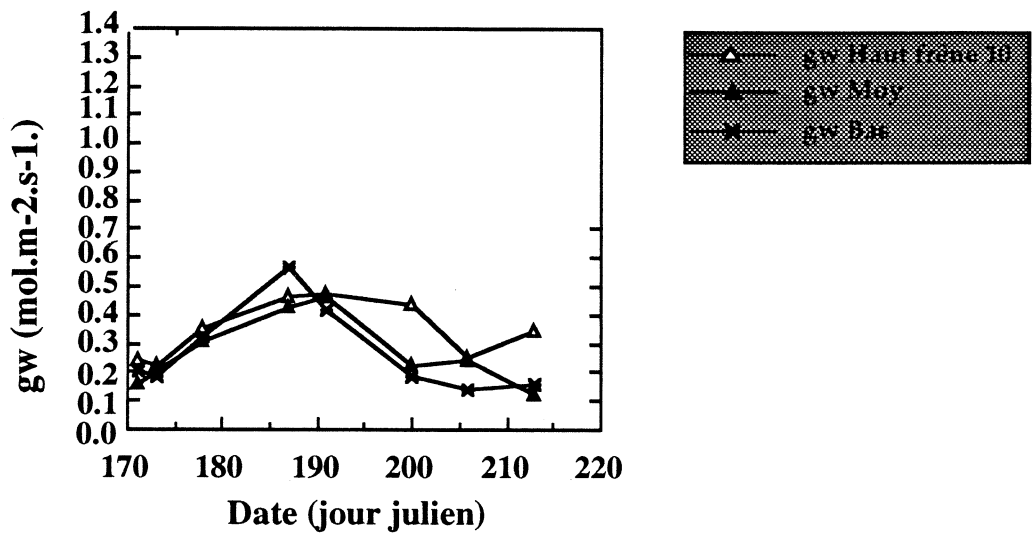
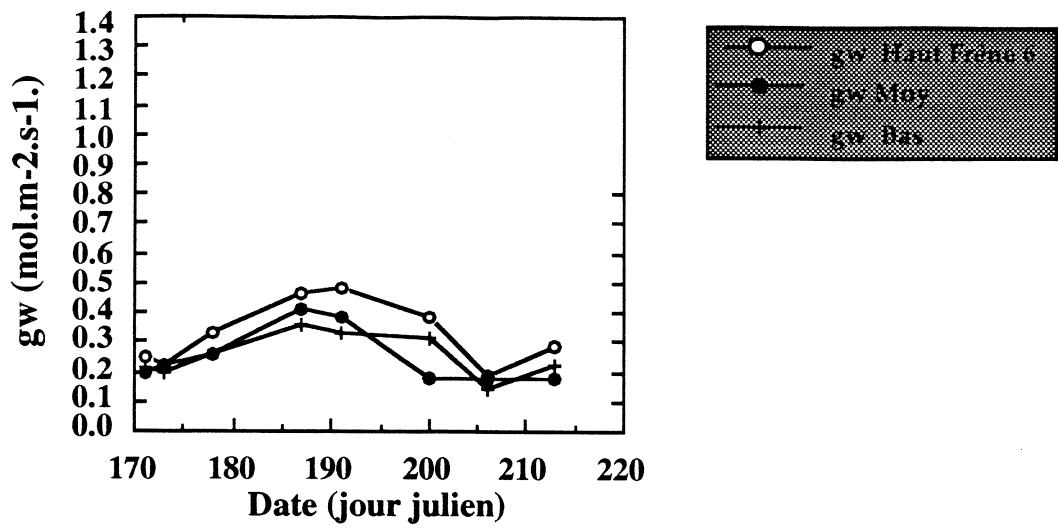


Fig 7 : variabilité spatiale de la conductance stomatique (gw)

1. Evolution saisonnière des facteurs microclimatiques et écophysologiques

a. Rayonnement global

Le tableau 2 reporte les valeurs d'énergie lumineuse cumulée pendant 11 jours (du jour 170 au jour 180). On note des différences importantes de rayonnement global entre les étages du houppier. Pour les arbres 6 et 12, les niveaux "haut" et "moyen" reçoivent environ la même énergie lumineuse alors que l'étage "bas" est moins ensoleillé. Pour l'arbre 10 c'est l'étage "moyen" qui possède les intensités lumineuses les plus fortes alors que l'étage du "bas" reste le niveau le moins éclairé.

b. Variabilité spatiale du déficit de saturation de l'air (vpd)

Le déficit de saturation de l'air (vpd) est un facteur important dans la régulation stomatique.

La chambre Licor 6200 permet de mesurer le déficit de saturation de l'air (vpd). Le déficit de saturation de l'air (vpd) présente peu de variations spatiales. Il reste identique aux différents niveaux du houppier car le couvert est ventilé et varie peu d'un arbre à l'autre comme le montre la figure 5.

c. Analyse de la réponse de la conductance stomatique (gw) au déficit de saturation de l'air (vpd)

La figure 6 présente les variations de la conductance stomatique en fonction du déficit de saturation de l'air. Malgré une forte dispersion des points due à des différences d'éclairement, on note une diminution de la conductance stomatique lorsque l'atmosphère se dessèche (vpd augmente). De plus, on remarque que les feuilles de l'étage "bas" ont une conductance stomatique moins élevée que les étages placés au-dessus.

d. Variabilité de la conductance stomatique (gw)

On observe des variations assez importantes de la conductance stomatique en fonction du niveau dans le houppier (figure 7). Pour le frêne n°12, l'étage du "haut" se caractérise par une conductance stomatique bien plus forte que celle des niveaux inférieurs. La valeur du jour 191 est supérieure à toutes les autres mais elle ne résulte pas de la moyenne entre deux points, mais d'une mesure unique en raison de problèmes techniques rencontrés ce jour. Néanmoins, gw pour le niveau "haut" de l'arbre 12 est plus important que pour les autres arbres. On note également une stratification de la conductance stomatique (gw) entre les étages "moyen" et "bas". Les mêmes observations sont faites pour les frênes n°6 et n°10 avec des distinctions moins nettes toutefois.

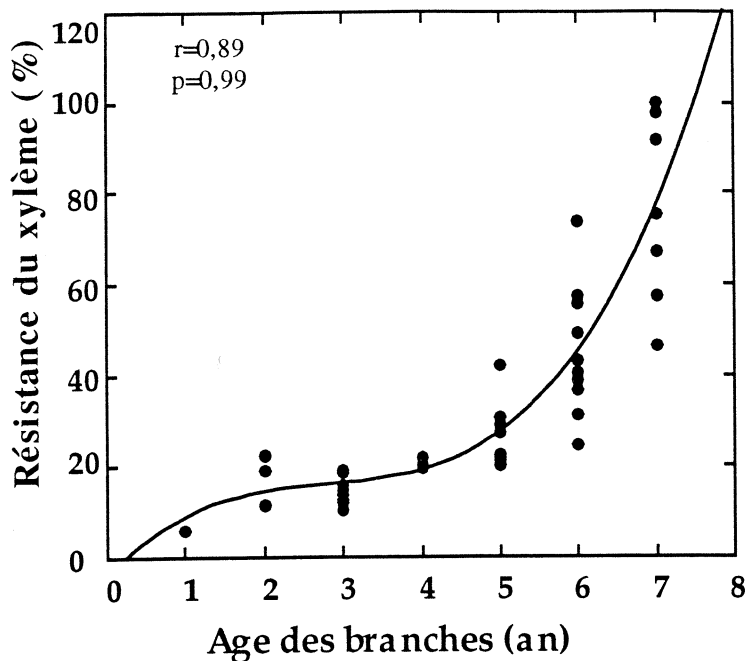
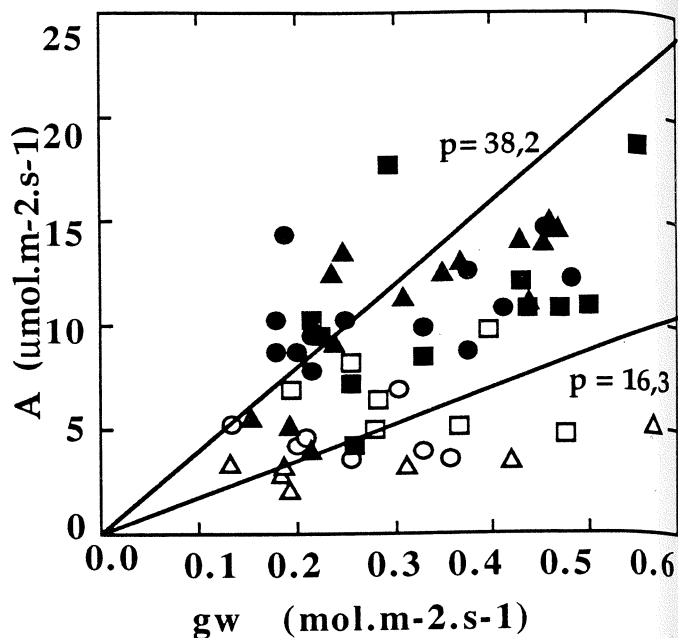


Fig 9: résistance du xylème en fonction de l'âge de la branche



- arbre 6 (peu concurrencé) haut
- arbre 6 bas
- ▲ arbre 10 (concurrencé) haut
- △ arbre 10 bas
- arbre 12 (très concurrencé) haut
- arbre 12 bas

Fig 10: assimilation carbonée en fonction de gw. (WUE instantanée). Droite forcée par l'origine.

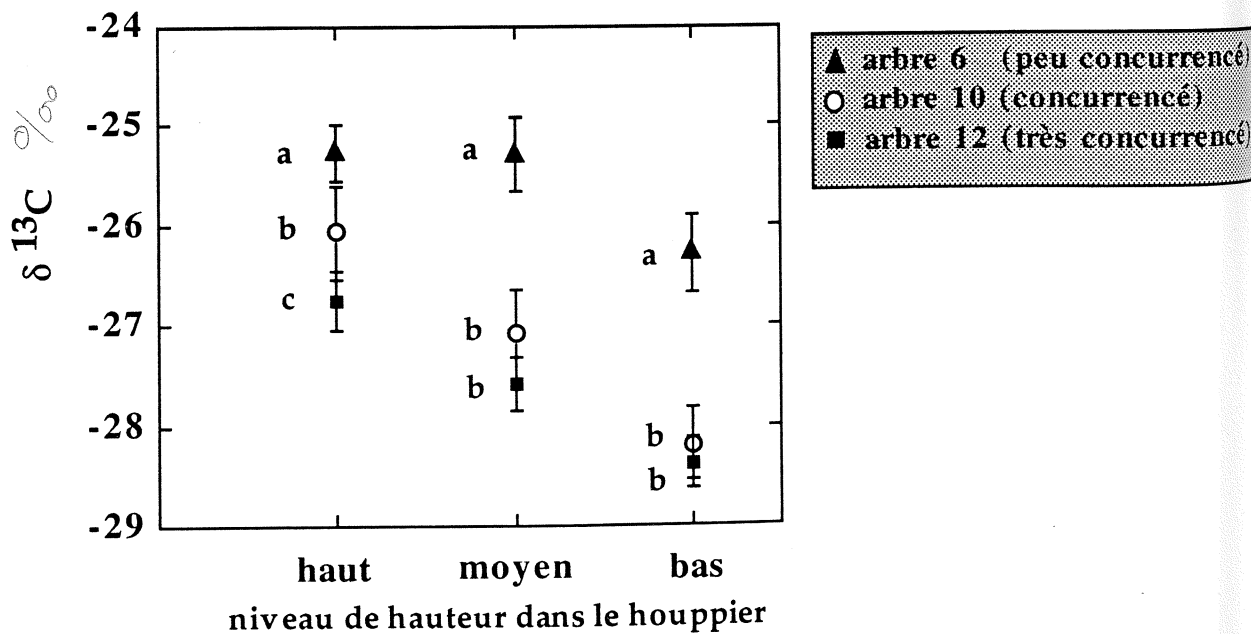


Fig 11: variation du $\delta^{13}C$ dans des rameaux âgés de 1 an chez 3 frênes soumis à diverses conditions de concurrence. Prélèvements effectués au cours de l'hiver 94-95.

e. Evolution saisonnière de l'assimilation carbonée (A)

Comme pour gw, l'assimilation carbonée (A) varie suivant la position dans le houppier (figure 8) mais avec des différences encore plus accentuées. Les feuilles de l'étage du tiers supérieur du houppier possèdent une assimilation carbonée (A) plus importante que celle de l'étage "moyen" et de l'étage du "bas" quel que soit l'arbre. Il en va de même pour le niveau "moyen" qui assimile mieux que le niveau du "bas". Il y a donc une variabilité intra-frêne de l'assimilation carbonée (A), qui reste cependant moins importante entre les étages "haut" et "moyen" qu'entre les étages "moyen" et "bas" (cela est particulièrement visible pour l'arbre n°6) . En ce qui concerne les différences entre arbres, le suivi saisonnier ne nous permet pas de conclure à une assimilation plus importante pour un frêne donné par rapport à un autre, c'est à dire à une liaison entre niveau de la photosynthèse et statut concurrentiel des arbres. Une fois de plus c'est l'étage "haut" du frêne 12 qui a la plus forte valeur. Il est à remarquer que le niveau de la photosynthèse ne varie pas dans la saison, ce qui indique notamment que les arbres se trouvent dans des conditions hydriques et radiatives optimales.

f. Caractérisation de l'architecture hydraulique: la résistance du xylème

Rappelons qu'après récolte d'une branche de frêne, on en mesure la conductivité hydraulique totale. Puis, afin de ne mesurer que la conductivité hydraulique du xylème seul, les feuilles sont toutes supprimées et une nouvelle mesure est effectuée ; on en déduit ainsi la résistance hydraulique du xylème. Le rapport de la résistance hydraulique du xylème à la résistance hydraulique de la branche est alors établi.

On observe que dans les branches les plus âgées (figure 9), la résistance du xylème devient prépondérante dans le fonctionnement d'une branche ; certaines branches âgées de 7ans possèdent même une résistance relative du xylème de 100%. Les branches les plus jeunes au contraire possèdent des résistances de xylème très faibles par rapport aux résistances de pétioles et de feuilles pouvant exister dans une branche. Pour l'arbre étudié la pousse terminale et les branches de 1, 2, 3 et 4 ans constituent les 2/3 supérieurs de la couronne vivante, alors que les branches de 5, 6, et 7 ans font partie du 1/3 inférieur. C'est le 1/3 inférieur qui possède des résistances du xylème importantes (environ 50% pour la branche âgée de 6 ans).

g. Evolution saisonnière de l'efficience d'utilisation de l'eau

-L'efficience d'utilisation de l'eau intrinsèque instantanée ($WUE=A/gw$)

Ces mesures ont été saisies du 20 juin 1994 au 1^{er} août 1994 avec la chambre Licor 6200.

La figure 10 représente l'assimilation de carbone en fonction de la conductance stomatique. La pente des droites de régression de ces nuages de points

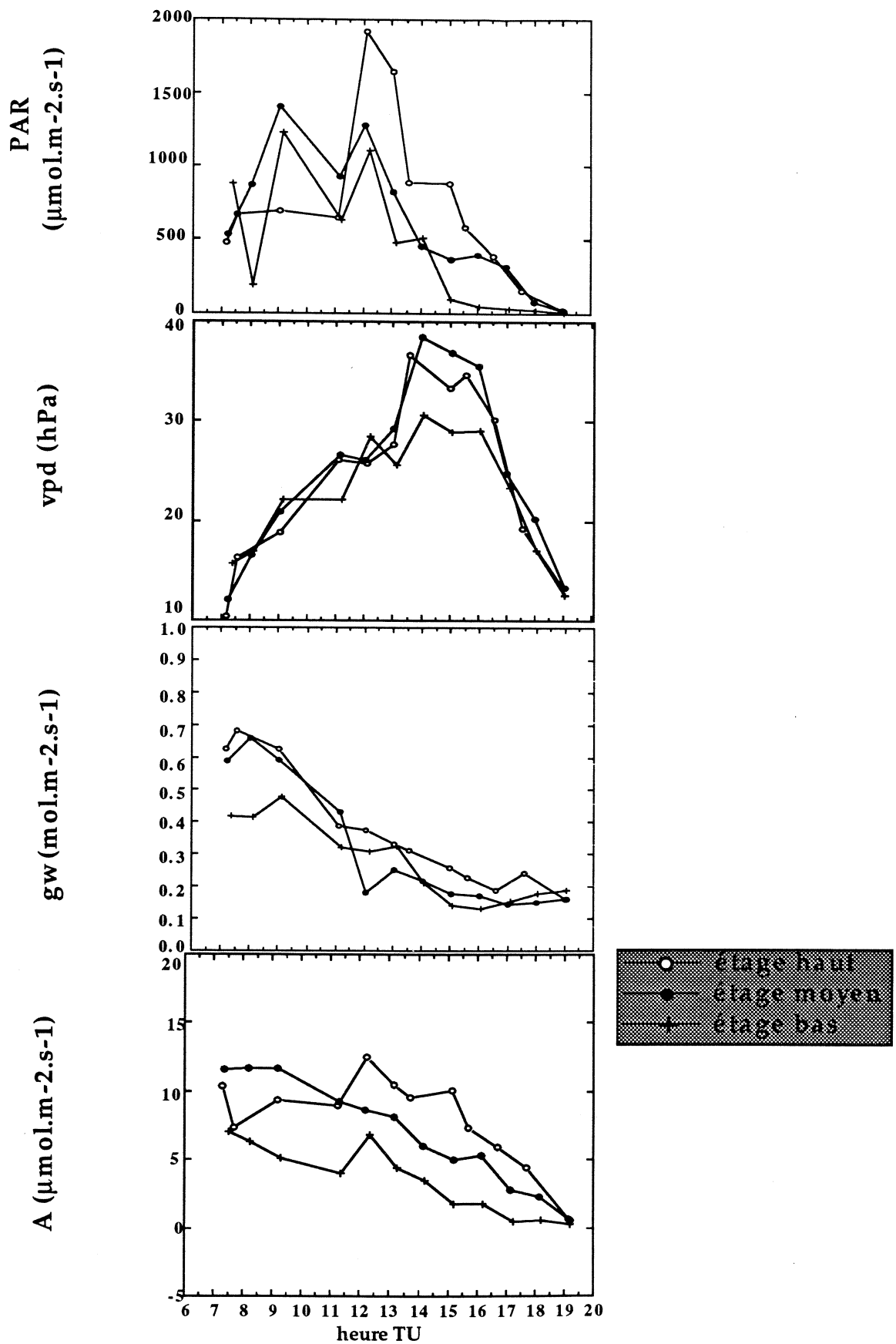


Fig 12: évolution du PAR, du déficit de saturation de l'air(vpd), de la conductance stomatique (gw) et de l'assimilation carbonée (A) au cours d'une cinétique journalière pour l'arbre 6.

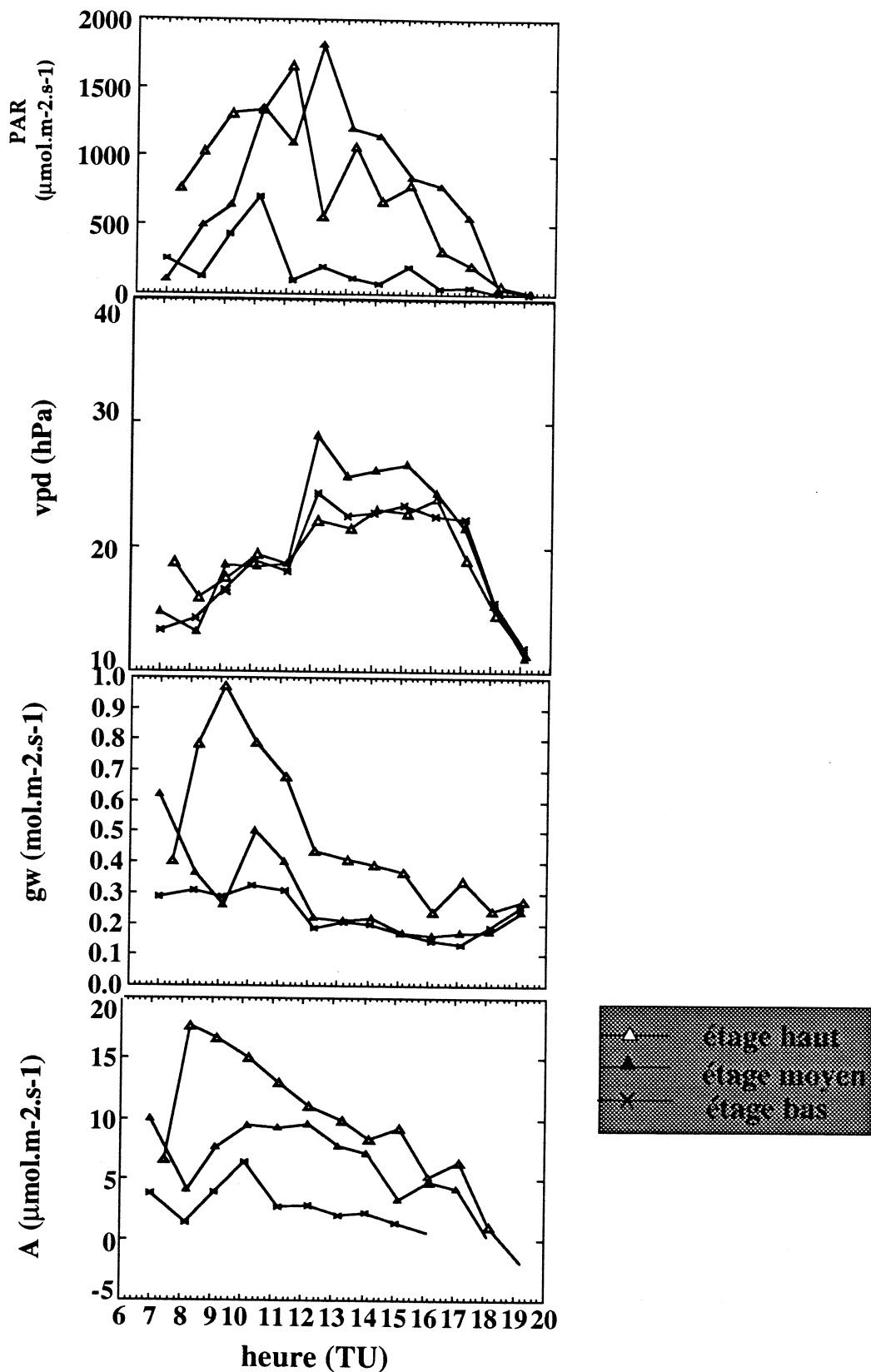


Fig 13: évolution du PAR, du déficit de saturation de l'air (vpd), de la conductance stomatique (gw) et de l'assimilation carbonée (A) au cours d'une cinétique journalière pour l'arbre 10.

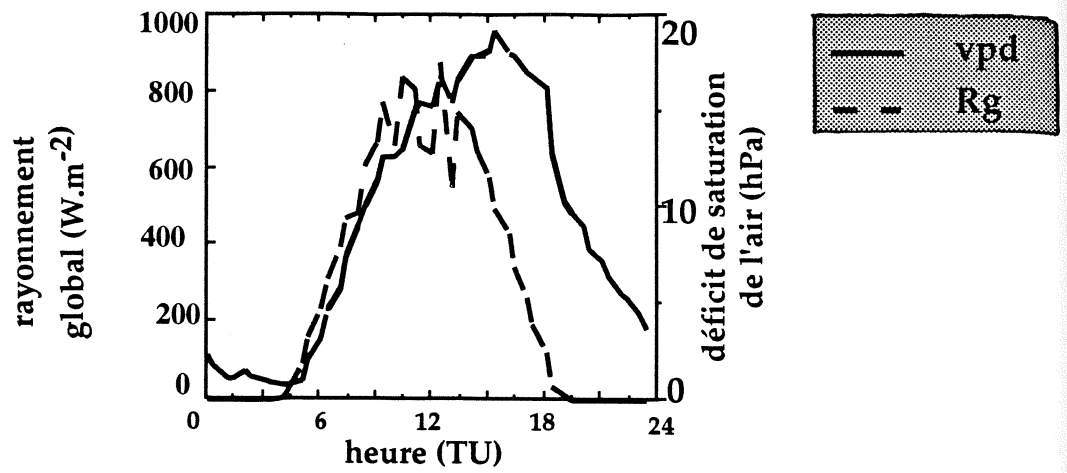


Fig 14: évolution du vpd et du rayonnement global (jour 200)

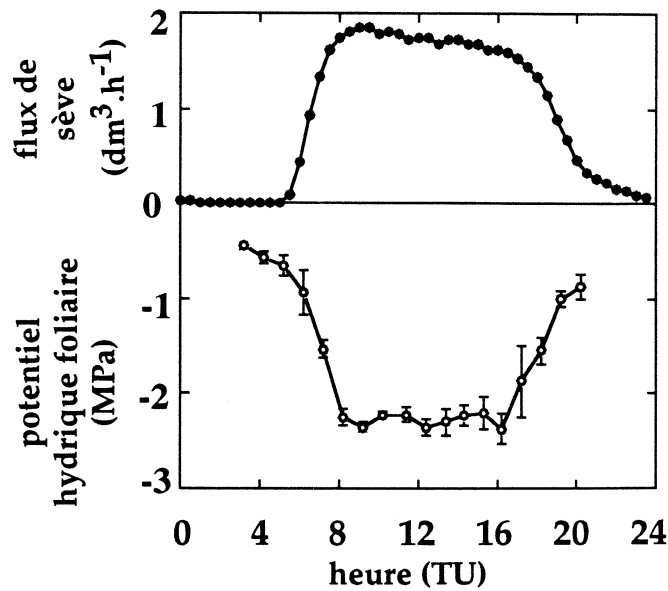


Fig 15: évolution du flux de sève et du potentiel hydrique foliaire lors d'une journée (jour 200)

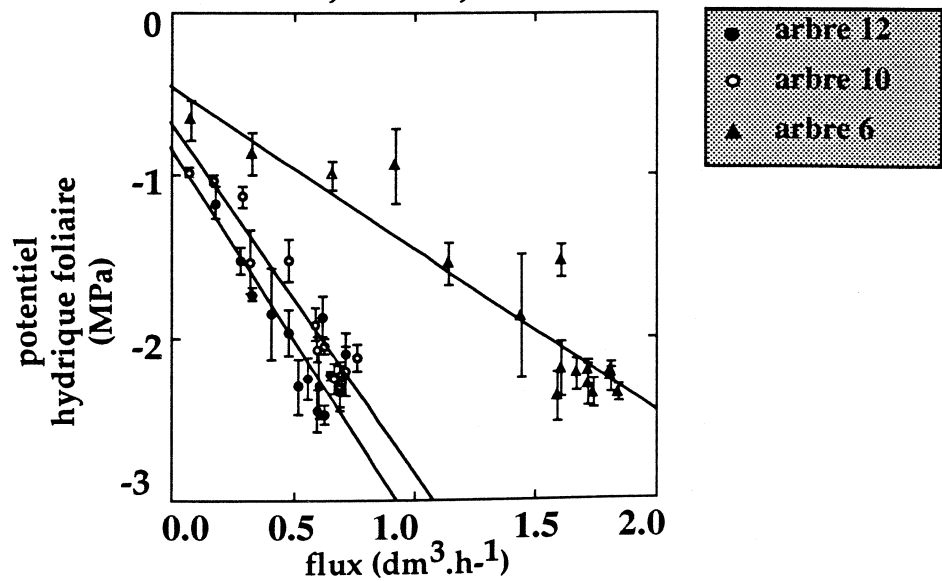


Fig 16: évolution du potentiel hydrique foliaire en fonction du flux de sève.

représente l'efficacité d'utilisation de l'eau instantanée (droite forcée par l'origine) .

D'après ce graphe, nous constatons que l'efficacité d'utilisation de l'eau instantanée de la partie supérieure est plus importante que celle de la partie inférieure; en effet, la pente de la partie supérieure est égale à 38,2 alors que la pente de la partie inférieure est égale à 16,30 $\mu\text{mol. CO}_2/\text{mol. H}_2\text{O}$. Comme pour les observations effectuées sur l'assimilation et la conductance stomatique à l'intérieur du houppier nous constatons une fois de plus qu'il y a un gradient à l'intérieur du houppier.

-L'efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque intégrée (WUE_i)

Grâce aux prélèvements de rameaux effectués pour l'analyse du $\delta^{13}\text{C}$ sur les frênes 6, 10 et 12 à la fin de l'année 1994, nous avons accès à l'efficacité d'utilisation de l'eau intégrée (WUE_i). Pour chaque arbre, les trois niveaux "haut", "moyen" et "bas" ont été prélevés. Les résultats sont reportés sur la figure 11.

Il apparaît des différences entre les trois étages du houppier. Une fois de plus, le niveau "haut" a une efficacité d'utilisation de l'eau intégrée plus élevée que les niveaux "moyen" et "bas" et l'étage moyen bénéficie également d'une meilleure efficacité d'utilisation de l'eau intégrée que l'étage "bas".

D'autre part, la figure 11 nous montre qu'il existe des différences entre arbres. En effet, quel que soit le niveau dans le houppier, le frêne 6 a une efficacité d'utilisation de l'eau intégrée plus élevée que le frêne 10 qui lui même se caractérise par des valeurs supérieures à celles du frêne 12.

2. Cinétique journalière

Nous avons réalisé une cinétique (journalière) le 19 juillet 1995 (jour n°200), comportant un point de mesure toutes les heures à partir de 7h00 (TU) jusqu'à 19h00 (TU), afin de suivre l'évolution des facteurs microclimatiques, du potentiel hydrique foliaire, de la conductance stomatique et de la photosynthèse au cours de la journée. Cette cinétique a concerné les arbres 6, 10 et 12 mais seules les mesures obtenues pour les arbres 6 et 10 sont représentées sur les figures 12 et 13, les résultats obtenus pour les arbres 10 et 12 étant très comparables.

a. Les facteurs climatiques

-Le rayonnement global (R_g) est maximal à 12 h00 TU, comme le montre la figure 14, mais il est déjà important à 9h00 (proche de 800 W.m^{-2} .) et reste élevé jusqu'à 14h00 (environ 760 W.m^{-2} .).

- Le déficit de saturation de l'air (vpd) qui est fonction de l'humidité relative et de la température de la feuille augmente régulièrement dans la journée et il est maximal entre 14h00 et 16h00 (fig 14). Cette journée a été très

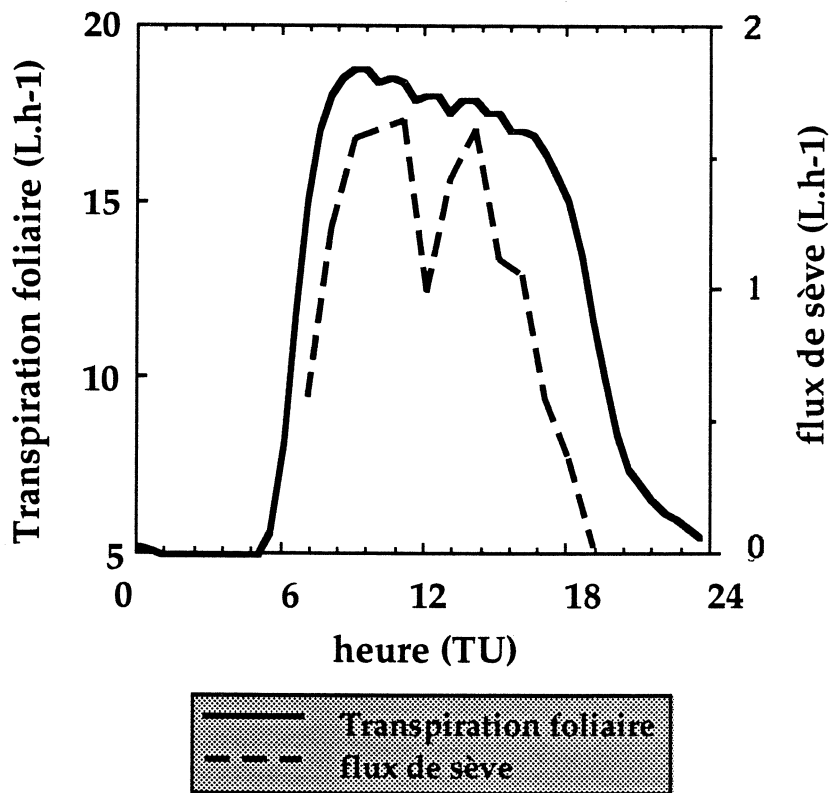


Fig 17: comparaison entre la transpiration foliaire et le flux de sève de l'arbre 6

ensoleillée. Les figures 12 et 13 nous indiquent que le déficit de saturation de l'air (vpd) est maximal à 12h00 (29 mb) pour l'arbre 10 ; pour le frêne n°6 le déficit de saturation de l'air est de 29 mb à 12h00 pour l'étage du bas mais ce déficit de saturation de l'air continue à augmenter pendant l'après-midi.

-Le rayonnement actif pour la photosynthèse (PAR) est maximal pour les deux arbres le matin de 9h00 à 12h00.

b. Le flux de sève

D'après la figure 15, on remarque que le maximum de flux de sève est atteint dès 8h00 et reste élevé jusqu'à 16h00 ; le potentiel hydrique évolue de façon inverse et très synchrone, avec un minimum atteint vers 8h00. La figure 16 nous montre qu'il existe une très bonne corrélation entre potentiel hydrique et flux de sève pour les 3 arbres étudiés.

La valeur du flux de sève qui circule dans le tronc est égale en théorie à celle du flux de vapeur d'eau de l'ensemble de feuilles. En effet, la transpiration foliaire est alimentée par une quantité égale de sève brute, malgré parfois un décalage temporel (Bréda,1990).

Une comparaison des deux techniques de mesure est fournie par la figure 17. Il apparaît que les deux courbes ont la même allure mais que la transpiration foliaire est dix fois plus importante. Ce rapport de 10 peut être expliqué d'une part par l'échantillonnage des mesures en phase gazeuse sur les feuilles : seules 6 mesures sont réalisées chaque heure dans le houppier et de plus elles sont effectuées sur des feuilles de lumière (ces 6 feuilles sont notre référence pour l'ensemble du houppier). D'autre part, un mauvais fonctionnement de la chambre à des flux d'air élevés peut-être la cause d'une estimation trop importante de la transpiration (nous avons travaillé avec des flux d'air de l'ordre de $1000 \mu\text{mol.s}^{-1}$). Il est donc probable que la transpiration en phase gazeuse soit surestimée.

c. La conductance stomatique (gw)

Dès le début de la journée la conductance stomatique est élevée pour les arbres 6 et 10 comme le montrent les figures 12 et 13, puis elle chute régulièrement tout au long de la journée. Pour l'arbre 6, le maximum (0.6 à $0.7 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) est atteint vers 8 h00 pour les étages "haut" et "moyen". Vers 9 h00, on atteint le maximum pour l'étage du bas (presque $0.5 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). L'arbre 10 a une conductance stomatique maximale ($1 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) à 9h00 pour le niveau "haut" et vers 10h00 (0.5 et $0.3 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) pour les deux étages inférieurs.

d. L'assimilation carbonée (A)

On constate que A est très élevée pour les deux arbres dès le début des mesures. L'arbre 6 atteint un maximum d'assimilation carbonée (A) de 7h00 à

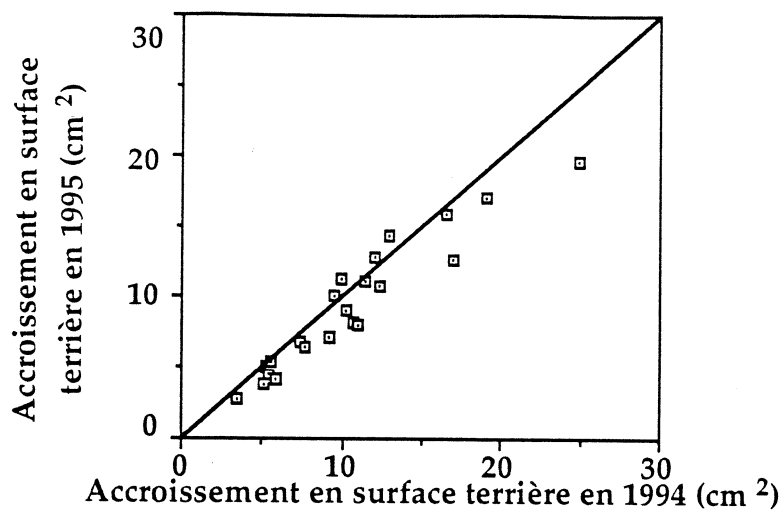


Fig 18: accroissement annuel en surface terrière des arbres en 1995 en fonction de celui observé en 1994.

Arbre	Accroissement en surface terrière (cm ²) en 1994	Biomasse foliaire (Kg) en 1994	Surface foliaire (m ²) en 1994	Efficacité foliaire (dm ³ /Kg) en 1994	Accroissement en surface terrière (cm ²) en 1995
6	24.96	4.48	50.26	5.37	19.66
10	5.86	1.85	29.05	5.03	4.07
12	5.17	0.80	11.76	6.61	3.77

Tableau 3: accroissement annuel en surface terrière des frênes 6, 10 et 12 en 1995 et 1994; biomasse, surface foliaire et efficacité foliaire des mêmes arbres en 1994. La biomasse foliaire est le poids sec des feuilles. (Les pétioles ne sont pas pris en compte).

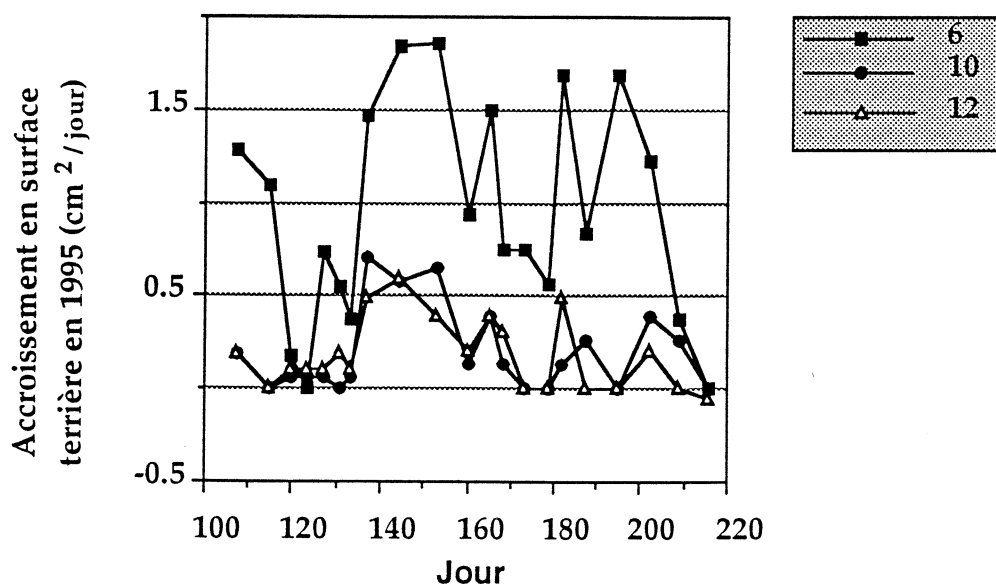


Fig 19: évolution de l'accroissement moyen journalier en surface terrière des frênes 6, 10 et 12, au cours de la saison de végétation 1995.

9h00 pour le niveau "moyen" ($12 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) et à 12h00 pour le niveau "haut" ($13 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) et "bas" ($7 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) (se référer à la figure 12). L'arbre 10 atteint un maximum d'assimilation carbonée (A) de 8h00 à 9h00 ($18 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) pour l'étage "haut", de 10h00 à 12h00 ($9 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) pour l'étage "moyen" et à 10h00 ($6.5 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) pour l'étage "bas" (figure 13).

Chapitre II : Croissance des arbres

I. Croissance en surface terrière et en volume de la tige

1. Croissance annuelle

a. effet "année"

La figure 18 représente l'accroissement en surface terrière en 1995 en fonction de l'accroissement en surface terrière en 1994 pour les 22 frênes du dispositif. La droite représentée est la première bissectrice.

D'après ce graphe, on constate que la croissance des arbres en 1995 est bien corrélée à celle des mêmes arbres en 1994. Seuls quatre points se retrouvent au-dessus de la première bissectrice: l'accroissement en surface terrière en 1995 a donc été moins important en moyenne qu'en 1994. On retrouve ces résultats sur le tableau 3 pour les trois arbres étudiés en particulier (arbres 6, 10 et 12).

b. effet du "statut concurrentiel"

L'accroissement en surface terrière des arbres croît en proportion des dimensions du houppier (résultats de 1994) dont dépend la biomasse (et la surface) foliaire de l'arbre. Ceci est illustré par les résultats obtenus pour les arbres 6, 10 et 12 en 1994 et en 1995 (tableau 3).

"L'efficacité foliaire" peut-être définie comme l'accroissement volumique de la tige pour une quantité de feuillage donnée (dm^3/Kg). Les résultats obtenus en 1994 (Le Goff et Ottorini) ont montré que parmi ces 3 arbres, l'arbre 12 bénéficiait de l'efficacité foliaire la plus élevée tandis que l'arbre 6 présentait une meilleure efficacité foliaire que l'arbre 10 (tableau 3).

2. Cinétique

a. évolution de l'accroissement pendant la saison de végétation

La figure 19 montre que l'accroissement en surface terrière des trois frênes analysés varie d'un arbre à l'autre au cours de la saison de végétation : l'accroissement en surface terrière de l'arbre 6 est généralement très supérieur à celui des deux autres arbres plus concurrencés. Néanmoins, les différents pics de croissance des trois arbres ont lieu pendant les mêmes périodes. Jusqu'au jour 190 (9 juillet) la correspondance temporelle des pics de croissance en

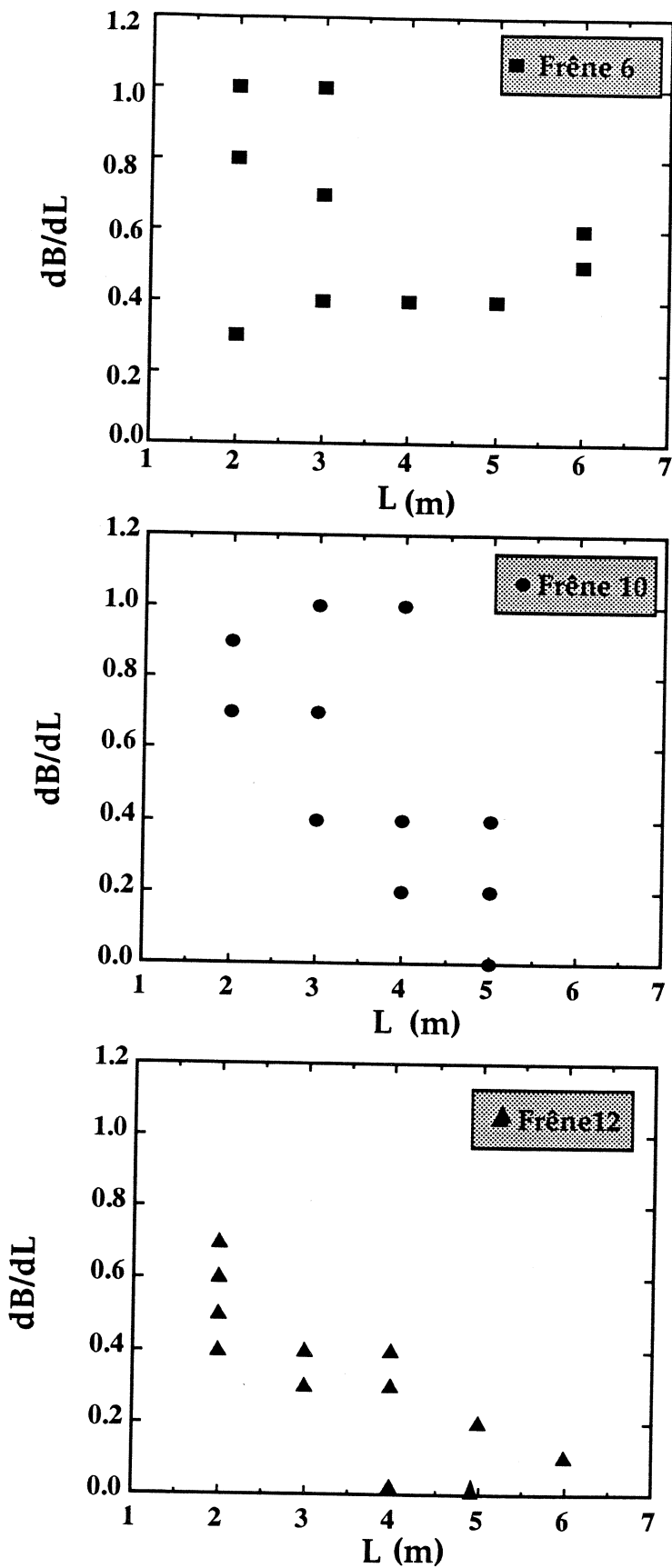


Fig 21: variation de l'élongation relative des branches (dB/dL) en fonction de leur distance (L) à l'apex de l'arbre, pour les frênes 6, 10 et 12.

surface terrière des arbres 6, 10 et 12 est bonne. Après le 9 juillet, l'arbre 6 se décale: le pic de croissance a lieu le jour 192 alors que les frênes 10 et 12 présentent un pic de croissance en surface terrière le jour 202.

Remarque: en réalité, chaque point mis en face d'un jour julien représente l'accroissement moyen journalier pour une période de temps de l'ordre de la semaine.

b. relation avec le statut hydrique de l'arbre

Comme le montre la figure 20 réalisée avec les données obtenues en 1994, l'accroissement en surface terrière des arbres suit l'évolution de la transpiration du 130ème jour (10 mai) jusqu'au 180ème jour (29 juin) environ. Ensuite, la transpiration reste à un niveau élevé tandis que l'accroissement de la surface terrière chute brutalement: une déconnexion entre l'accroissement et la transpiration se produit donc à partir de cette date.

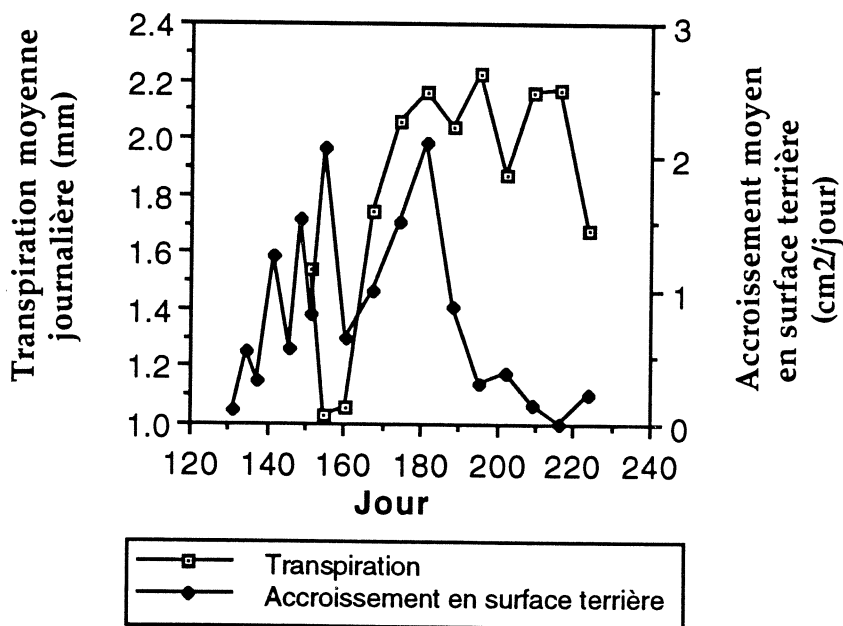


Fig 20: évolution saisonnière de la transpiration moyenne journalière et de l'accroissement moyen en surface terrière de 2 arbres du "haut" de la placette, en 1994.

II. Elongation des branches

Afin de tenir compte du potentiel de croissance en hauteur différent des frênes 6, 10 et 12, l'accroissement des branches (dB) a été rapporté à l'accroissement de la pousse terminale (dL). Puis, pour étudier l'influence de la position d'une branche dans le houppier sur son élancement, nous avons représenté le rapport dB/dL en fonction de la distance (L) par rapport à l'apex de l'arbre. La figure 21 nous indique que pour les frênes 10 et 12 l'élancement des branches diminue du sommet de l'arbre jusqu'à la base du houppier, c'est à dire en fonction de l'âge de la branche. Par contre, il n'y a pas de liaison significative entre l'élancement relative des branches et leur position dans le houppier pour l'arbre 6. On peut aussi noter une plus grande variabilité de l'élancement relative des branches situées à une même distance de l'apex, pour les arbres 6 et 10 que pour l'arbre 12.

Troisième partie : DISCUSSION ET CONCLUSION

Troisième partie : DISCUSSION ET CONCLUSION

I. L'étude du sol

Les observations réalisées à partir de la sonde à neutrons jusqu'à 2 m et la description de la composante verticale de l'enracinement jusqu'à 90 cm nous renseignent sur le fonctionnement racinaire. Les racines de surface nombreuses prélèvent l'eau en début de saison puis les racines de profondeur prennent le relais pour assurer l'alimentation hydrique de l'arbre au cours de la saison sèche. Les variations de stock jusqu'à 140 cm laissent supposer que les racines prélèvent également à cette profondeur (se référer aux figures 2 et 4). Bréda N. (1990) a mis en évidence des prélèvements racinaires jusqu'à 2m pour le chêne sessile. Les sondes TDR nous apprennent que la variabilité spatiale de l'ensemble de la placette d'étude est plus importante que la variabilité spatiale engendrée par les frênes eux-mêmes (se référer à la figure 3), au moins pour les horizons superficiels (0-45 cm). Nous avons montré qu'il existait une forte homogénéité spatiale de l'humidité volumique.

II. L'étude de l'évolution des paramètres écophysologiques

- Au niveau saisonnier

L'étude de l'évolution des paramètres écophysologiques fait apparaître un comportement bien distinct des différents niveaux de hauteur du houppier. La conductance stomatique est plus élevée dans les régions "hautes" du houppier que dans les régions "basses" de celui-ci (figure 7) comme cela a déjà été vu pour d'autres espèces (Granier, Claustres 1989). Ce gradient est essentiellement dû à un éclaircissement plus élevé dans le haut du houppier (tableau 2), le déficit de saturation de l'air étant peu variable d'un étage à l'autre (figure 5). Roberts et Rosier (1994) ont montré que pour un même déficit de saturation de l'air, la conductance stomatique était plus élevée dans les étages supérieurs que dans les étages inférieurs pour le frêne comme pour le hêtre (dans ce cas pour les frênes 6, 10 et 12 une stratification du houppier en 3 zones n'était pas nécessaire car les deux étages supérieurs réagissaient pratiquement de façon similaire). Un gradient encore plus marqué caractérise l'assimilation carbonée (A) (figure 8) qui est fonction de la conductance stomatique. Ce gradient différencie les trois niveaux étudiés, mais l'étage "bas" se distingue plus nettement des deux autres que les étages "haut" et "moyen" entre eux.

- Au niveau des variations journalières

La conductance stomatique (gw) ainsi que l'assimilation carbonée (A) lors d'une cinétique, évoluent tout en respectant le gradient imposé par les différents niveaux.

Il semble ainsi, au regard de la variation de la conductance stomatique et de l'assimilation carbonée que l'on puisse diviser la couronne vivante de

l'arbre en deux zones principales : la partie supérieure (niveaux "haut" et "moyen") caractérisée par une forte interception du rayonnement, par des conductances stomatiques élevées et par conséquent par une assimilation carbonée importante, par opposition à la partie inférieure (niveau "bas") où les conductances stomatiques et l'assimilation carbonée sont plus faibles.

De plus, lors de la cinétique journalière, la conductance stomatique est maximale le matin, et non à 12h00 (comme cela est souvent rapporté dans la littérature (Bréda, 1994)), car l'éclairement le 19 juillet 1995 est le plus important le matin pour le houppier des arbres 6 et 10 (figures 12 et 13) alors que le vpd est encore faible.

L'assimilation carbonée suit la même cinétique journalière que la conductance stomatique, les valeurs maximales sont atteintes avant midi (figures 12 et 13). D'ailleurs, la transpiration en phase liquide (c'est à dire le flux de sève) atteint son palier, lui aussi, dès le matin (dès 9h00) alors que dans la littérature les pics, dus aux paramètres microclimatiques, se situent habituellement aux environs de midi (Lu et al. 1995). Ceci est à rapprocher des caractéristiques de la régulation stomatique que nous avons mis en évidence au cours de l'été 1994. Nous avons montré que la conductance stomatique était très affectée (dominée) par l'augmentation du vpd. Au cours de notre cinétique, la transpiration est très élevée dès le début de la matinée, lorsque le rayonnement global est déjà important et le vpd encore faible. Plus tard, entre 9h00 et 12h00, l'augmentation du vpd provoque la fermeture des stomates et ni la transpiration, ni la photosynthèse n'augmentent plus.

L'efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque intégrée (WUE intégrée) (figure 11) montre également une différence de fonctionnalité des trois niveaux de houppier étudiés. Le niveau "haut" a une WUE intégrée plus élevée que les niveaux "moyen" et "bas".

L'efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque instantanée (WUE instantanée) (figure 10) quant à elle distingue surtout deux zones dans la couronne vivante: la partie supérieure (comprenant les niveaux appelés "haut" et "moyen") et la partie inférieure (appelée niveau bas). R. Waring, W. Silvester (1994) ont déjà montré que le $\delta^{13}\text{C}$ (c'est à dire WUE intégrée) augmentait avec la hauteur dans le houppier.

De plus, d'après la figure 9, (pour un frêne ayant des branches de 7 ans) les branches du tiers inférieur du houppier (5, 6 et 7 ans) ont une résistance xylémique plus marquée que les branches se trouvant dans les 2/3 supérieurs du houppier. Plus les branches vieillissent, plus la résistance du xylème devient importante par rapport à la résistance totale de la branche.

L'efficacité d'utilisation de l'eau intégrée, l'efficacité d'utilisation de l'eau instantanée et la résistance xylémique confirment une fois de plus l'existence de deux zones dans le houppier de l'arbre : la partie supérieure (niveaux "haut" et "moyen") caractérisée par une efficacité d'utilisation de l'eau intégrée et une efficacité d'utilisation de l'eau instantanée importantes

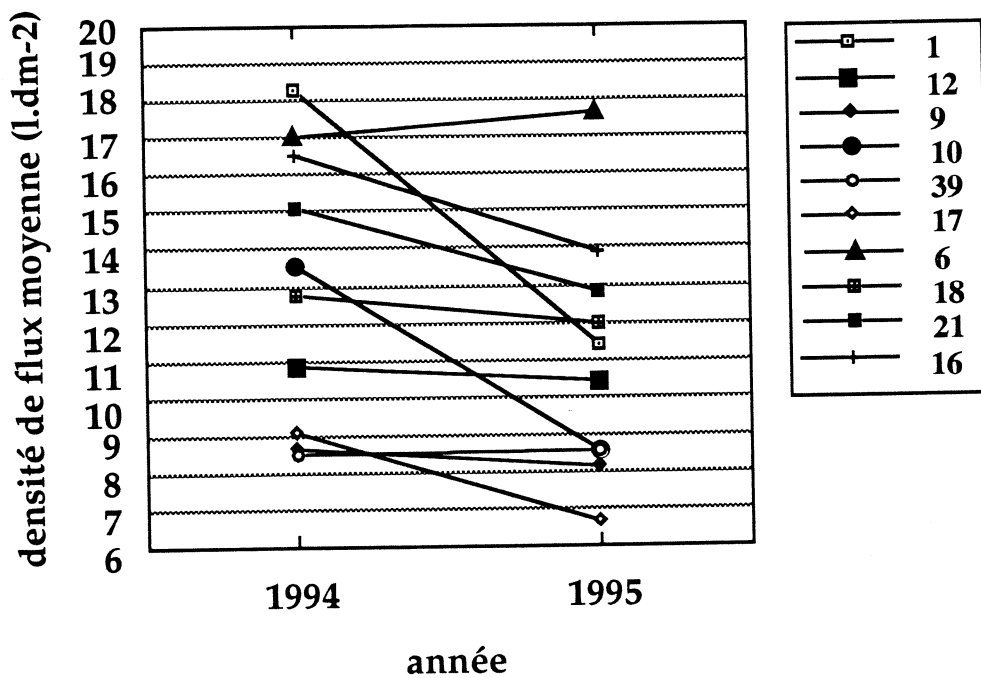


Fig 22 : Comparaison des densités de flux de sève moyennes des jours 159 à 239 en 1994 et 1995, pour un échantillon de 10 arbres de statuts concurrentiels variés.

avec une résistance xylémique faible par opposition à la partie inférieure (niveau "bas") où les efficacités d'utilisation de l'eau intégrée et instantanée sont moins importantes et la résistance xylémique plus élevée.

L'efficacité d'utilisation de l'eau intégrée distingue les frênes 6, 10 et 12 entre eux. L'arbre 6 a une efficacité d'utilisation de l'eau intégrée supérieure à celle de l'arbre 10, laquelle est supérieure à celle de l'arbre 12. Ces observations sont à rapprocher des mesures d'indice de concurrence (figure 1) qui classent le frêne 6 comme l'arbre le moins concurrencé des trois et l'arbre 10 comme moins concurrencé que l'arbre 12.

III. L'étude de la croissance des arbres

En ce qui concerne l'accroissement en surface terrière, on a pu remarquer que les valeurs observées en 1995 étaient bien corrélées à celles de 1994 (figure 18) mais qu'en moyenne l'accroissement en surface terrière des frênes était plus faible en 1995 qu'en 1994.

Les cinétiques de croissance ont clairement mis en évidence l'effet des conditions environnementales sur la croissance. Ainsi, la figure 20 établit la correspondance entre la transpiration moyenne journalière et l'accroissement en surface terrière au début de la saison de végétation. Le déphasage observé après le jour 180 serait dû au rythme de croissance interne propre à l'arbre (Pietarinen et al., 1982). La transpiration (densité de flux moyenne) (figure 22) est généralement pour l'ensemble des arbres stable ou en baisse en 1995 par rapport à 1994, exception faite de l'arbre 6. Ceci traduit des conditions climatiques moins favorables en 1995 qui expliquent l'accroissement moyen en surface terrière plus faible en 1995 qu'en 1994. Seul l'arbre 6 présente une légère augmentation de la transpiration en 1995 pour la période de mesure de la densité de flux de sève mais les observations n'ont débuté qu'après le jour 159 et une partie de la saison de végétation a été caractérisée par de mauvaises conditions climatiques; ceci est susceptible d'accroître les différences de densité de flux moyennes calculées sur l'ensemble de la saison de végétation pour 1994 et 1995.

L'arbre 6, dont le houppier est très développé, possède une croissance en surface terrière bien supérieure à celle des deux autres arbres (figure 19). Ceci confirme bien la relation qui existe entre l'accroissement de la surface terrière et la biomasse foliaire. Le Goff et Ottorini (publication en cours) ont par ailleurs établi, pour les frênes de ce dispositif en 1993, une relation liant l'accroissement volumique annuel des arbres à leur biomasse foliaire.

Si l'on rapporte le volume de bois de tige produit à la biomasse foliaire, on constate que les arbres fortement concurrencés présentent en moyenne un meilleur rapport, ou efficacité foliaire (Le Goff et Ottorini, publication en

cours). Pour les 3 arbres analysés au plan écophysio- logique, l'efficacité foliaire la plus élevée est celle de l'arbre 12 (6,61 dm³/Kg, tableau 3). L'assimilation carbonée la plus élevée est également celle de l'arbre 12 pour 2 étages du houppier (haut et bas), c'est à dire pour 2/3 de la couronne vivante (figure 8). Il semble donc qu'une capacité photosynthétique supérieure s'accompagne d'une meilleure efficacité foliaire. L'accroissement en surface terrière reste cependant plus faible pour l'arbre 12 que pour les arbres 6 et 10 (tableau 3) car l'arbre 12 possède la biomasse foliaire la moins importante. Sur cette placette, c'est l'arbre le plus concurrencé qui a la meilleure capacité photosynthétique et donc l'efficacité foliaire la plus élevée. L'arbre 10, de statut concurrentiel voisin de celui de l'arbre 12, présente cependant une efficacité foliaire et une capacité photosynthétique plus faible, voisines de celles de l'arbre 6. D'autres facteurs de variation de l'efficacité foliaire que le statut concurrentiel de l'arbre existent donc.

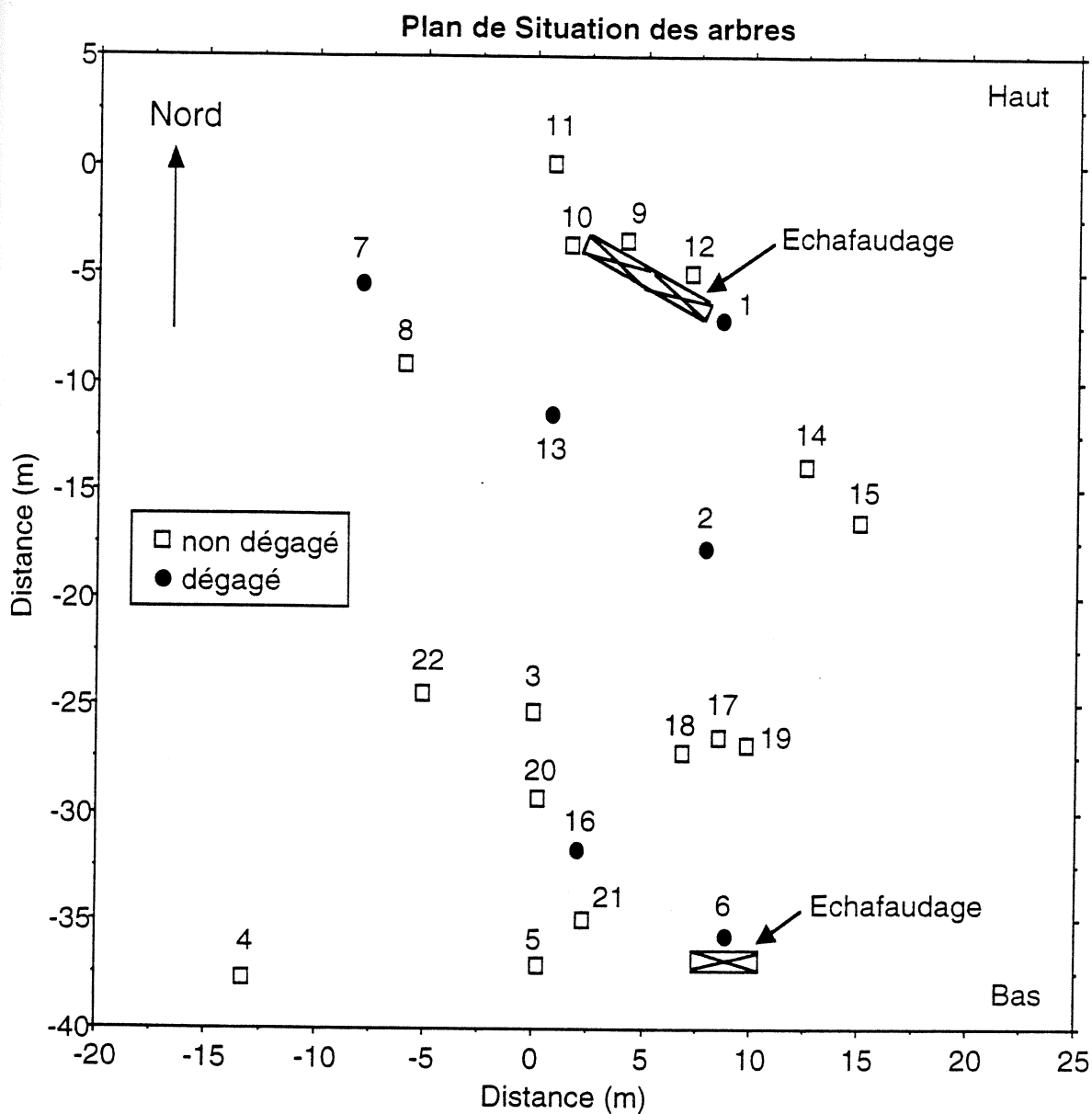
L'élongation des branches présente quant à elle un gradient décroissant du sommet de l'arbre jusqu'à la base du houppier, c'est à dire en fonction de l'âge croissant des branches, comme le montre la figure 21 pour les arbres 10 et 12. Ce phénomène a déjà été mis en évidence pour le frêne (Cluzeau, 1994).

Ce gradient de décroissance est à mettre en relation tout d'abord avec le contrôle apical exercé par l'axe principal et les branches sur celles situées plus bas dans le houppier (Wilson, 1984). Par ailleurs, ce gradient de décroissance peut-être mis aussi en relation avec les variations des paramètres du fonctionnement foliaire qui montrent un gradient décroissant de *g_w*, *A*, *WUE* et un gradient croissant de la résistance xylémique du haut vers le bas du houppier. L'arbre 6 semble échapper à ce schéma; on observe de façon générale une baisse de l'élongation des branches du sommet à la base du houppier, mais certaines branches (jusqu'à 3 m de l'apex) présentent une élongation inférieure à l'élongation des branches positionnées plus bas dans le houppier. Les paramètres environnementaux (luminosité), et écophysio- logiques (assimilation carbonée, conductance stomatique) ne permettent pas d'expliquer ce comportement; un contrôle apical moins fort pour les branches éloignées de l'apex ou un échantillonnage particulier des branches dans la partie supérieure du houppier pourraient expliquer ces différences de comportement.

Cette étude, nous a donc permis d'acquérir des connaissances nouvelles sur le fonctionnement écophysio- logique de cette espèce forestière en conditions de peuplement. De plus, ce travail nous a permis d'établir certaines relations entre les paramètres écophysio- logiques et la croissance du frêne, plus particulièrement quant aux effets des conditions de concurrence des arbres. Les réponses de cette espèce à des modifications de la structure du couvert seraient également importantes à analyser dans la perspective d'un contrôle continu de la densité des peuplements de frêne par les éclaircies: la comparaison de frênes éclaircis et non éclaircis, de divers statuts concurrentiels, dans ce même dispositif, permettrait d'aborder cette question.

Annexes

Annexe I : plan de situation des arbres dans le dispositif



Remarque:

dégagé: arbre dont les voisins concurrents ont été enlevés pour permettre à l'ensemble des branches de se développer normalement (sans concurrence).

non dégagé: arbre qui se trouve en situation de concurrence avec d'autres arbres (contacts entre houppiers).

Annexe II : profil pédologique du haut et du bas du dispositif

PROFIL A

A1	0-7cm	Mull, brun foncé, structure grumeleuse bien développée, limite irrégulière en feston.
A1(B)	7-37cm	brun, argilo-limoneux, structure grumeleuse polyédrique bien développée, présence de matière organique incorporée en poches.
II(B)	37-56cm	beige, argileux, structure polyédrique à unités de 2 cm bien développée, présence de concrétions ferro-manganiques 7% et de 5% de taches rouille de faible contraste.
II(Bg)	56-82cm	beige gris, argileux lourd, structure polyédrique grossière, à unités de 2 à 5 cm, moyennement développée, 25% de concrétions ferro-manganiques friables, 20% de taches ocre-rouille de contraste moyen aux contours diffus.
II(B)/C	82-122cm	jaune beige, argileux légèrement sableux, carbonaté, structure à tendance polyédrique, compact, présence de quelques concrétions et tâches rouilles éparses, banc discontinu de cailloux à la base de l'horizon.
C	122-165cm	brun-jaune, argilo-sableux, carbonaté, présence de quelques tâches et concrétions.

R 165cm dalle calcaire composée de blocs de cailloux plats.
Enracinement : très forte densité dans les horizons A1 et A1(B) ; moyenne jusqu'à 82 cm, très faible ensuite.

Substrat géologique : argiles du Sinémurien supérieur (Lotharingien) sous une faible couverture limoneuse.

Type de sol : sol brun marmorisé.

Topographie : bordure de plateau faiblement incliné 5% vers le sud est.

PROFIL B

A1	0-8cm	Mull, brun noir, structure grumeleuse polyédrique bien développée, limite irrégulière en feston.
A1(B)	8-29cm	brun foncé argilo-limoneux, structure grumeleuse polyédrique bien développée, présence de matière organique bien incorporée.
(B)	29-53cm	brun clair, argileux, carbonaté, mal structuré et assez compact, présence de rostrés de bélemnites.
C	83cm	dalle calcaire discontinue avec une argile sableuse dans les interstices.

Enracinement : très forte densité dans les horizons A1 et A1(B) ; très faible ensuite.

Substrat géologique : argiles du Sinémurien supérieur (Lotharingien).

Type de sol : sol brun calcique.

Topographie : bordure de plateau faiblement incliné 5% vers le sud est.

Annexe III : tableau des caractéristiques physico-chimiques des sols du dispositif étudié

n° placette	horizon	profondeur	C org %	Mat org %	Azote %	C/N	PH eau	P2O5 ‰	Ca Ech meq	Mg ech meq	K ech meq	T	S/T	Fe %	CaCO3 total	A	LF	LG	SF	SA
A	A1	0-7cm	3,05	5,25	0,23	13,44	5,50	0,26	11,50	1,83	0,69	18,20	77,01	2,83						
A	A1/(B)	7-37cm	1,03	1,77	0,09	11,44	5,40	0,28	8,10	1,67	0,25	14,60	68,64	3,10		39,20	35,90	19,50	2,50	2,90
A	I (B)	37-56cm					5,90	0,58	18,80	3,46	0,43	22,40	sal	4,30		62,40	25,90	9,90	1,20	0,60
A	II (B)	56-82cm					7,30	2,79	33,20	3,22	0,57	29,10	sal	6,28		75,80	18,30	4,80	0,50	0,60
A	II (B)/C	82-122cm					8,30								22,30	64,70	19,50	6,60	5,30	3,90
A	C	122-165cm					8,50								47,60	40,10	29,50	7,60	11,30	11,50

n° placette	horizon	profondeur	C org %	Mat org %	Azote %	C/N	PH eau	P2O5 ‰	Ca Ech meq	Mg ech meq	K ech meq	T	S/T	Fe %	CaCO3 total	A	LF	LG	SF	SA
B	A1	0-8cm	3,13	5,38	0,24	12,88	6,10	0,29	15,30	2,20	0,53	20,90	86,28	3,13						
B	A1/(B)	8-29cm	1,60	2,75	0,14	11,59	5,80	0,31	12,80	1,67	0,23	17,20	85,45	3,41		41,50	33,30	20,10	2,80	2,30
B	(B)	29-53cm					7,10	0,24	24,50	2,36	0,39	22,80	sal	4,99	<1	60,70	23,80	12,40	2,10	1,00
B	(B)/C	53-83cm					8,50								32,90	50,10	24,20	7,40	10,30	8,00

T: capacité d'échange cationique (en meq/100g)

S/T: taux de saturation (en%)

S: somme des bases échangeables (en meq/100g)

A: argile

LF: limons fins

LG: limons grossiers

SF: sables fins

SG: sables grossiers

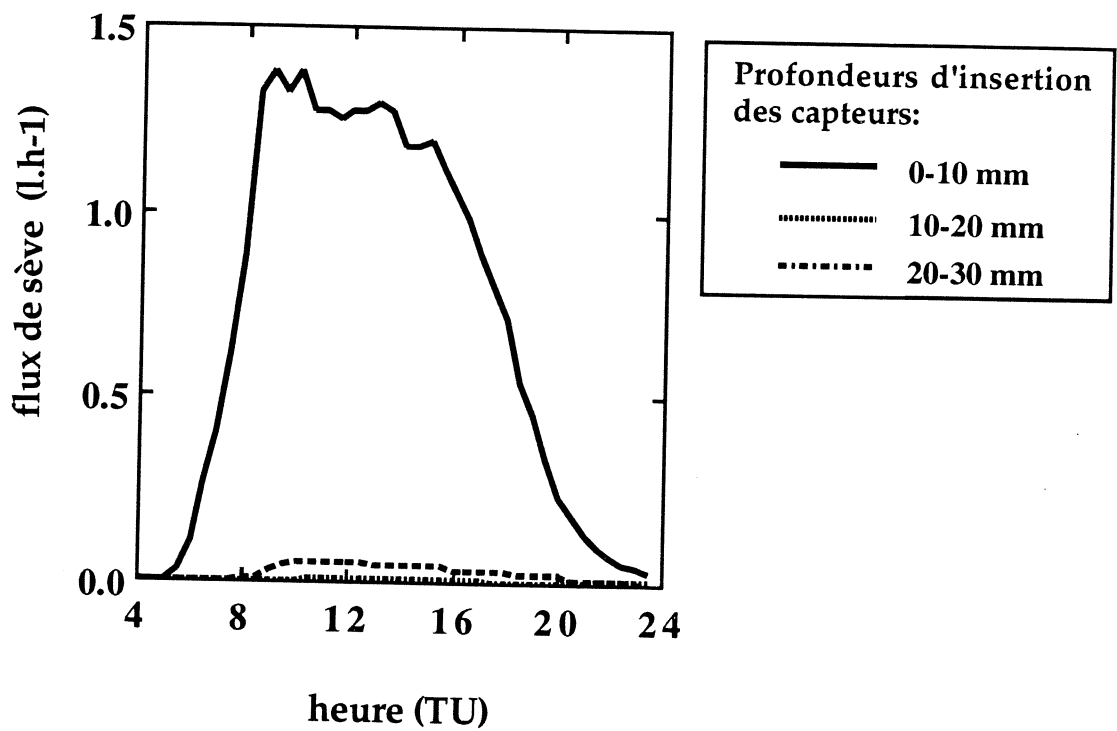


Fig A : variation du flux de sève en profondeur dans un frêne; mesures effectuées avec 3 fluxmètres insérés à différentes profondeurs sous le cambium.

Annexe IV : description du fluxmètre thermique et de la chambre à échanges gazeux foliaires

Principe du fluxmètre thermique:

Le capteur de flux de sève est constitué de deux sondes cylindriques de 20 mm de longueur distantes de 20 cm insérées radialement dans le bois d'aubier. La sonde placée le plus haut est chauffée de façon constante et on mesure la différence de température entre les deux sondes grâce à deux thermocouples (un par sonde) montés en opposition. La différence de température dépend de la densité de flux (u) et permet à partir d'une relation établie par Granier (1985) de déterminer le flux de sève (F). Il correspond à la quantité de chaleur dissipée par convection au niveau de la paroi du capteur. Quand un flux de sève existe, il réduit la température de la sonde chaude, entraînant ainsi une diminution de la différence de température entre les deux sondes.

$$F = u * SA$$

avec:

$u = (118,99)10^{-6} K^{1,231}$ (réponse du capteur étalonné au laboratoire sur des organes ligneux de différentes espèces)

$$K = (T_m - T_u) / T_u$$

T_m : température en absence de flux ($^{\circ}C$)

T_u : température en présence d'un flux u ($^{\circ}C$)

SA : surface du bois d'aubier (en m^2)

Pour le frêne cette surface d'aubier a été déduite d'observations réalisées grâce à des sondes placées à différents niveaux de profondeur dans le tronc. D'après la figure A la sève circule dans les deux premiers centimètres, d'où $SA = 2 \cdot 10^{-4} m^2$.

Les flux de sève sont mesurés en continu.

La chambre à échanges gazeux foliaires

Le système Li-Cor 6200 comprend :

- une chambre de mesures en circuit fermé de 4L dans laquelle les folioles sont placées, cette chambre est munie de deux capteurs de température (T° de l'air, T° de la feuille), d'un capteur de l'humidité de l'air, un capteur de flux de photons photosynthétiquement actifs (400 à 700 nm)
- un analyseur CO_2 par absorption infra-rouge qui quantifie la variation en CO_2 de la chambre
- un micro-ordinateur spécialisé pour l'acquisition des paramètres physiques énumérés ci-dessus.

Les calculs se font grâce à la loi de Fick: $A = g_{CO_2} \times (C_a - C_i)$ ($mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)

g_{CO_2} : conductance stomatique pour le CO_2 ($mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)

C_a : concentration en CO_2 de l'air ($mmol \cdot mol^{-1}$)

C_i : concentration en CO_2 dans la chambre sous-stomatique ($mmol \cdot mol^{-1}$)

$E = g_{H_2O} \times (w_i - w_a)$ ($mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)

g_{H_2O} : conductance stomatique pour l'eau ($mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)

w_a : pression partielle de vapeur de l'eau de l'air ($mmol \cdot mol^{-1}$)

w_i : pression partielle de vapeur saturante de l'eau à la température foliaire ($mmol \cdot mol^{-1}$)

E , A , w_a , C_a sont mesurés, g_{H_2O} , g_{CO_2} , C_i , w_i , sont calculés de la façon suivante:

$g_{H_2O} = E / (w_i - w_a)$, w_i est connu par la relation pression partielle de vapeur d'eau en fonction de la température si on considère que la température foliaire correspond à la température saturante,

$g_{H_2O} = 1,6 g_{CO_2}$ d'où: $C_i = C_a - A / g_{CO_2}$.

Références bibliographiques

Références bibliographiques

- AUSSENAC G., LEVY G. 1983. Influence du dessèchement du sol sur le comportement hydrique et la croissance du chêne pédonculé (*Quercus pedunculata* Ehrh.) et du frêne (*Fraxinus excelsior* L.) cultivés en cases de végétation. *Ann. Sc. Forest.* 40 (3), 251-264.
- AUSSENAC G., LEVY G. 1992. Les exigences en eau du frêne (*Fraxinus excelsior* L.) *Rev.For. Fr.* XLIV - n° spécial, p. 32-38.
- BREDA N. 1990. Modification du fonctionnement hydrique d'un perchis de chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) par une sécheresse édaphique. DEA de biologie forestière, Nancy I, p84.
- BREDA N. 1994. Analyse du fonctionnement hydrique des chênes sessile (*Quercus petraea*) et pédonculé (*Quercus robur*) en conditions naturelles; effets des facteurs du milieu et de l'éclaircie. Thèse sur publication de l'Université de Nancy I, 59 pages plus publications.
- CLUZEAU C. 1992. Analyse et modélisation de la croissance et du développement du système aérien du frêne (*Fraxinus excelsior* L.) en peuplement, en perspective d'application à la sylviculture. Thèse de l'université de Nancy I, 126 p.
- GRANIER A. 1985. Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Ann. Sc. For.* 42 (2), 193-200.
- GRANIER A. 1987. Mesure du flux de sève brute dans le tronc du Douglas par une nouvelle méthode thermique. *Ann. Sc. For.* 44 (1), 1-14.
- GRANIER A., CLAUSTRES J.P. 1989. Relation hydrique dans un épicéa (*Picea abies* L.) en conditions naturelles: variations spatiales. *Acta Oecologica Oecol. Plant.*, Vol. 10, n°3, p.295-310.
- GUILLARD J. 1974. Comment se situe le bois dans la compétition entre matériaux. *R.F.F.*, n°4, pp 316-318.
- LE GALL K., 1994. Fonctionnement hydrique et croissance du frêne (*Fraxinus excelsior* L.) en peuplement. Rapport de maîtrise, p 25.
- LE GOFF N., OTTORINI J.-M. Leaf development and stem growth of ash (*Fraxinus excelsior* L.), as affected by tree competitive status. Article proposé à la revue *Journal of Applied Ecology*.
- LU P., BIRON P., BREDA N., GRANIER A. 1995. Water relations of adult Norway spruce (*Picea abies* (L) Karst) under soil drought in the Vosges mountains: water potential, stomatal conductance and transpiration. *Ann. Sc. For.* 52, 117-129.

PIETARINEN I., KANNINEN M., HARI P., KELLOMAKI S. 1982. A simulation model for daily growth of shoots, needles and stem diameter in Scots Pines Trees. *Forest Sci.*, Vol 28, n° 3, p 573-581.

ROBERTS J., ROSIER P. T. W. 1994. Comparative estimates of transpiration of ash and beech forest at a chalk site in southern Britain. *Journal of Hydrology* 162, 229-245.

TYREE, M.T., SINCLAIR B., LU P., GRANIER, A. 1993. Whole shoot hydraulic resistance in *Quercus* species measured with a new high-pressure flowmeter. *Ann. Sci. For.* 50, 417-423

WARING R. H., SILVESTER W. B. 1994. Variation in foliar $\delta^{13}\text{C}$ values within the crowns of *Pinus radiata* trees. *Tree Physiol.* 14, 1203-1213.

WILSON B. F., 1984, *The Growing Tree*. Univ. Massachussets Press (revised edition), p138.