Zeitschrift: Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles
Herausgeber: Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles
Band: 102 (1979)

Artikel: Pressions de sève le long d'un transect marécageux : essai d'interprétation phytosociologique et synécologique
Autor: Béguin, Claude
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-89142

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 13.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

INSTITUT DE BOTANIQUE, UNIVERSITÉ DE NEUCHATEL

LABORATOIRE D'ÉCOLOGIE VÉGÉTALE

PRESSIONS DE SÈVE LE LONG D'UN TRANSECT MARÉCAGEUX; ESSAI D'INTERPRÉTATION PHYTOSOCIOLOGIQUE ET SYNÉCOLOGIQUE[1]

par

CLAUDE BÉGUIN

AVEC 14 FIGURES ET 1 PLANCHE

Introduction

Lors d'une première approche (Béguin et Major 1975), les auteurs ont entrepris l'analyse de la végétation d'une zone marécageuse de la Sierra Nevada californienne ; cette description phytosociologique est en quelque sorte couronnée par l'établissement d'une carte de végétation au 1 : 5000. Nous renvoyons donc le lecteur à cette étude pour la localisation des unités de végétation ainsi que pour les considérations générales.

Le présent travail constitue la seconde étape expérimentale par laquelle nous essayons de mieux comprendre le déterminisme de la végétation.

But du travail

Les espèces végétales ne se groupent pas au hasard. Elles forment des ensembles floristiques distincts correspondant à des facteurs écologiques particuliers. Dans ce travail, nous cherchons à préciser les différences écologiques relatives aux différentes unités phytosociologiques (déterminées au préalable le long d'un transect marécageux). Or la pression de sève (sap pressure, water potential, plant moisture stress des auteurs anglo-saxons, Wasserpotential des auteurs allemands) intègre les conditions de vie auxquelles les plantes sont soumises. C'est ainsi qu'une telle mesure peut être utilisée comme révélateur de l'état écophysiologique d'une espèce donnée en un lieu donné et à un moment donné. Donc, si les espèces ne sont pas groupées arbitrairement, leurs pressions de sève devraient aussi avoir une signification synécologique. Dans cet essai, nous utilisons les pressions de sève pour vérifier et compléter la description des unités phytosociologiques individualisées selon la méthode sigmatiste.

[1] En hommage à notre maître, le professeur Claude Favarger, à l'occasion de son 65e anniversaire.

Nous souhaitons répondre notamment aux questions suivantes :

— quelles sont les valeurs moyennes de pression de sève des espèces formant les unités de végétation dans cette zonation ?

— pour comparer les courbes de pressions de ces unités, est-il préférable d'utiliser les pressions minimales, avant le lever du soleil (05.00), ou les pressions maximales, avant la fermeture stomatique (11.00) ?

— que peut-on dire des différences phytosociologiques observées (voir tableaux de végétation) par rapport aux différences écologiques mesurées (voir courbes de pressions de sève) ?

— les espèces caractéristiques et différentielles offrent-elles des valeurs de pression particulières ? Ont-elles un comportement écophysiologique différent par rapport à l'ensemble des espèces de l'association ? Comment interpréter les courbes journalières de pressions ? Sont-elles aussi discriminantes que les courbes saisonnières ?

Historique

La théorie de la cohésion présentée indépendamment par Dixon et Joly (1894) et Askenasy (1895) a été reconnue depuis le début du siècle. La première étude quantitative avec des pressions d'eau négatives a été réalisée par Lymann Briggs en 1950. C'est grâce à Scholander et à ses collaborateurs (1965) que les pressions de sève dans le xylème ont pu être mesurées simplement sur le terrain. La mesure du potentiel hydrique par la méthode de Scholander est reprise et perfectionnée par Slatyer et Gardner (1965) puis par Waring et Cleary (1967), ainsi que par Boyer (1967, 1968, 1969), qui mettent au point un modèle portatif de « bombe à pression ». Poursuivant ses recherches, Waring (1969, 1970) relève la signification de ces mesures de pressions de sève, notamment en ce qui concerne la distribution des principaux types de forêt de l'Oregon, en fonction du gradient de température optimale journalière. Il est vrai que dans leurs investigations sur le potentiel hydrique, les chercheurs se sont limités essentiellement aux espèces forestières dominantes (Kaufmann 1968, Wiebe et *al.* 1970) ou alors aux espèces qui font l'objet d'une culture intensive (Klepper et *al.* 1968, Kaufmann 1968, Barrs et *al.* 1970, Duniway 1971). Le choix du matériel est dicté le plus souvent par des problèmes économiques. Une lacune reste encore à combler pour l'ensemble des plantes vasculaires ; presque rien n'a été entrepris au niveau des groupes écologiques s. l.

Si la technique de la bombe de Scholander a été largement suivie aux Etats-Unis, il faut reconnaître qu'elle reste relativement peu connue en Europe malgré les travaux remarquables de Walter et Kreeb, Slatyer, Slavik, Penman, Pisek, Cernuska et autres auteurs.

Méthodes

La méthode utilisée pour l'analyse de la végétation est celle de l'école zuricho-montpellieraine de J. Braun-Blanquet que plusieurs

auteurs, dont ELLENBERG, GÉHU, KRAJINA, OBERDORFER, TÜXEN et plus récemment GUINOCHET (1973), ont reprise et exposée de façon claire et détaillée. Sur la base de cette analyse, nous avons systématiquement mesuré les pressions de sève d'un exemplaire de chaque espèce dans chaque unité phytosociologique le long d'un transect. Le présent travail ne se borne donc pas à la mesure des espèces dominantes. Il envisage une mesure globale et simultanée de chacune des différentes espèces composant les groupements végétaux dans une zonation. Il s'agit donc bien d'un travail au niveau de l'association ou de la sous-association dans la hiérarchie phytosociologique de BRAUN-BLANQUET. Il est par conséquent indispensable de mettre au point un système de fermeture de la bombe de Scholander [1] permettant de mesurer les pressions de sève, même chez les espèces les plus délicates et les plus difficilement mesurables [2].

SCHOLANDER et *al.* (1965) ont démontré qu'une « bombe à pression » pouvait être utilisée pour mesurer le statut de l'eau chez les plantes vasculaires. Cet équilibre est très difficile à mesurer parce qu'il dépend à la fois de facteurs édaphiques et climatiques, ainsi que des adaptations particulières de certaines plantes pour contrôler les pertes en eau.

Dans le système vasculaire des plantes, la colonne d'eau est généralement sous tension. Cette tension est dictée par la demande des feuilles pour compenser les pertes en eau dans l'atmosphère, ainsi que par l'incapacité des racines à prélever rapidement assez d'eau d'un sol en voie d'assèchement. Lorsqu'un rameau est coupé, la colonne d'eau est rompue, et l'eau se retire légèrement dans le rameau. Pour mesurer la tension originale, le rameau peut être placé dans une bombe munie d'un bouchon en caoutchouc, à travers lequel ne ressort que l'extrémité coupée du rameau (fig. 1). La pression exercée sur les feuilles force alors la colonne d'eau à ressortir du xylème au niveau de la surface coupée. La pression correspondant à l'apparition de l'eau est supposée être la tension de la colonne d'eau avant que celle-ci ne soit rompue.

La pression de sève est exprimée ici positivement plutôt que négativement, et en atmosphères plutôt qu'en bars, en dynes/cm^2 ou en erg/cm^3. Pour limiter la marge d'erreurs de nos mesures, nous avons tenu compte des mises en garde de plusieurs auteurs, en particulier WARING et CLEARY 1967, HICKMAN 1970. De plus, nous avons pu bénéficier sur place des conseils de plusieurs chercheurs [3].

Voici les principales précautions prises lors de cette expérience avec la bombe de Scholander :

— les mesures de pression ont été effectuées rapidement après la coupe ;

— lorsque cela n'était pas possible, les échantillons étaient conservés à l'obscurité à la température ambiante (au maximum 1 h) ;

[1] Nous avons utilisé le modèle 1000 (PMS Instrument Company, Corvallis Oregon).

[2] A cet effet, nous avons dû fabriquer une série de bouchons en caoutchouc de différentes consistances et perforés de plusieurs façons (embouchures rondes, rectangulaires, triangulaires, etc. ; des bouchons simplement fendus étaient préférables dans certains cas).

[3] Nous tenons à remercier notamment MM. Ashkar, Bertrand, Currier, Asaïo et Schulz de l'Université de Davis (Californie).

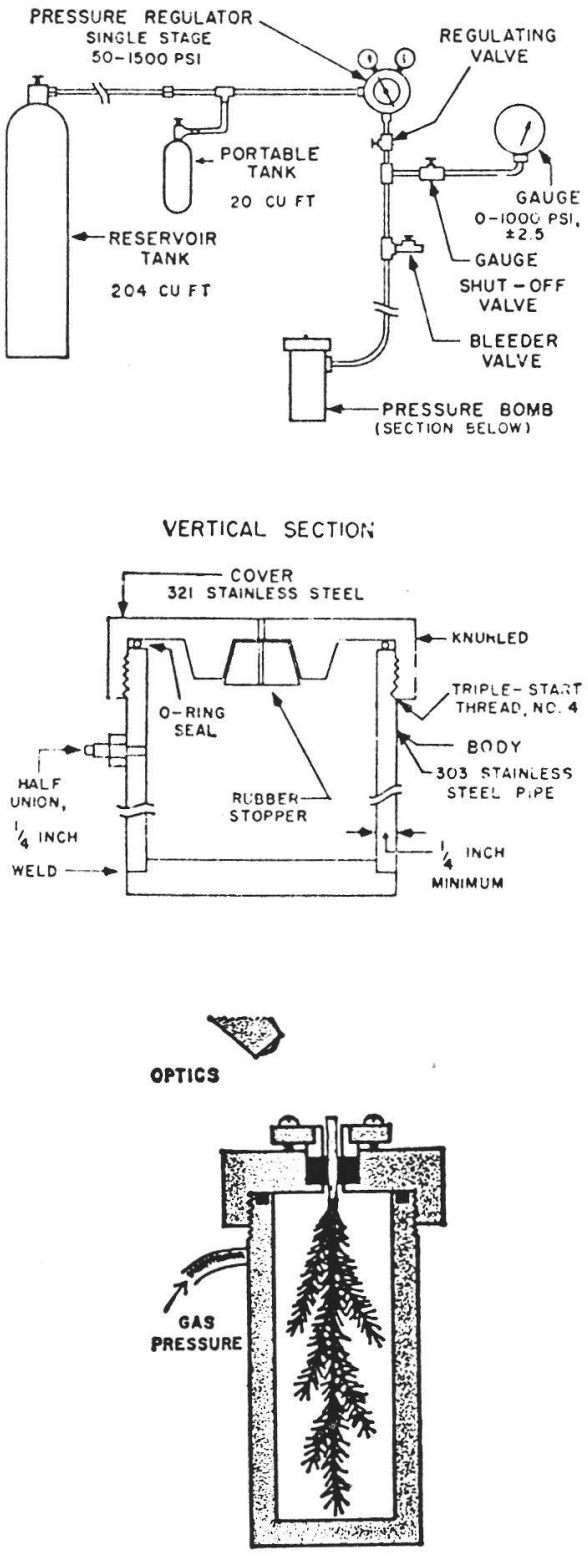
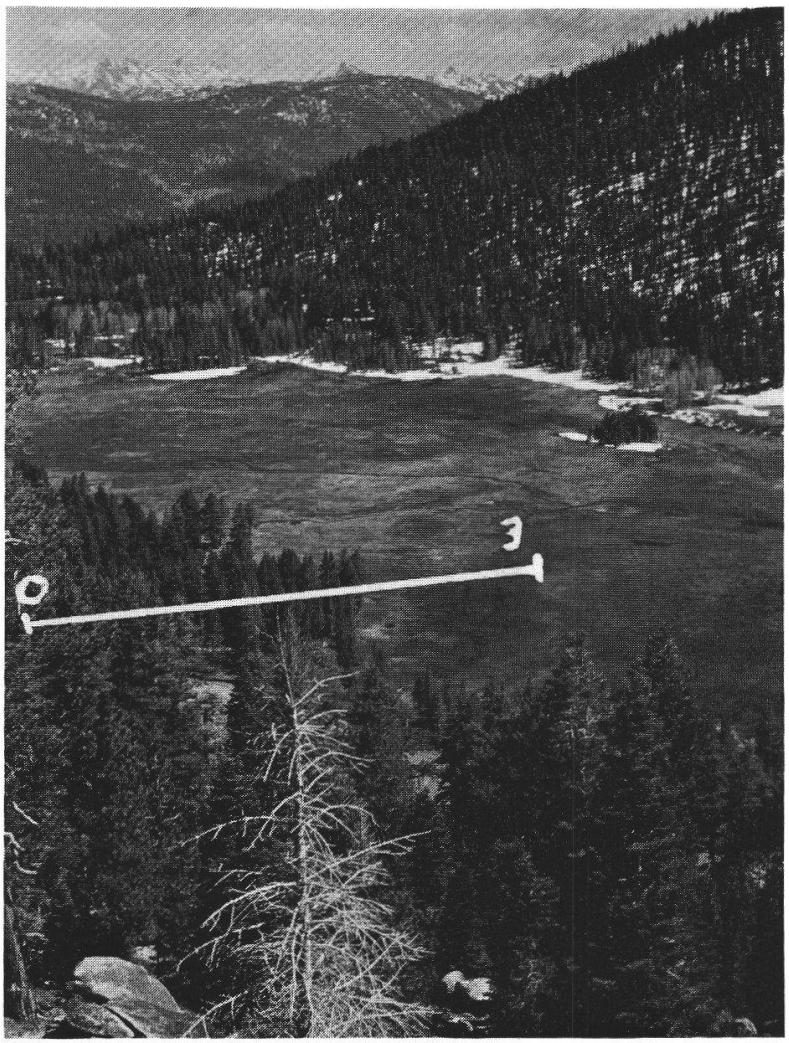


Fig. 1. Dispositif général de la bombe de Scholander pour la mesure de pression de sève dans le xylème d'un rameau. D'après Scholander (1965) et Waring et Cleary (1967).



Physionomie générale du marais de Grass Lake/Californie.

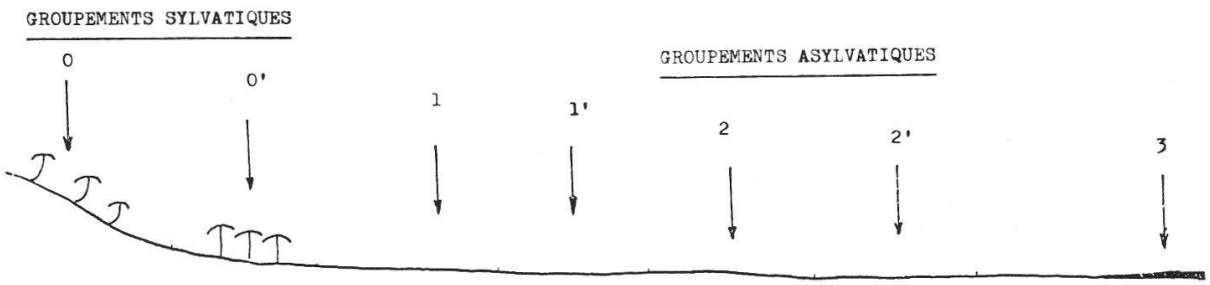


Fig. 2. Profil topographique semischématique du transect de Grass Lake. 0 = *Montane Chapparal Forest*, 0′ = *Lodgepole Pine Forest*, 1 = *Poo-Caricetum integrae cirsietosum*, 1′ = *Poo-Caricetum integrae asteretosum*, 2 = *Caricetum nebraskensis danthonietosum*, 2′ = *Caricetum nebraskensis torreyochloetosum*, 3 = *Caricetum simulato-vesicariae*.

— nous avons évité de recouper l'échantillon (en particulier lorsque la coupe n'était pas nette ou légèrement oblique) ;

— nous nous sommes efforcé de placer le plus grand volume possible de matière végétale à l'intérieur de la bombe (fig. 1) ;

— nous avons pris soin de couper les tiges ou les feuilles d'une même espèce au même niveau chez des individus de même taille ;

— pour augmenter la précision des lectures, nous avons adapté un système de loupe avec éclairage (fig. 1). Aussi souvent que possible deux personnes procédaient aux mesures (l'une observant la sortie de la sève, l'autre étant concentrée sur l'aiguille du cadran). A deux, il y a également gain de temps dans l'exécution des préparatifs ;

— nous avons suivi les prescriptions de WARING et CLEARY (1967) quant à l'augmentation optimale de la pression à l'intérieur de la bombe, soit environ 0,7 atm./s.

Situation géographique

Durant l'été 1972, nous avons eu le privilège d'aborder l'étude phytosociologique et écologique de quelques marais californiens ; nous avons choisi la région de Grass Lake pour y concentrer l'essentiel de nos recherches. Pour plus de clarté dans l'exposé, nous représentons (fig. 2) la zonation semi-schématique des groupements végétaux dont il sera question dans ce travail.

Rappelons brièvement que le marais de Grass Lake (planche II) se situe dans la partie inférieure de l'étage subalpin (alt. 2400 m), à environ 20 km au SE de Tahoe Lake (long. 120°, lat. 39°). La région étudiée repose sur un substratum géologique presque entièrement granitique. L'« ombilic » de Grass Lake — surcreusé lors des dernières glaciations — se comble lentement par accumulation de matières organiques et par l'apport latéral de sable résultant de l'altération de la roche en place. Les sols à profils peu différenciés (AC) sont des sols colluviaux fins n'offrant jamais de véritables horizons structurés. Précisons encore que durant toute la durée de l'expérience — soit du 20 juin au 1er septembre — aucune précipitation ne s'est produite.

CALIFORNIE

PREMIÈRE PARTIE: VARIATIONS SAISONNIÈRES DES PRESSIONS DE SÈVE

Résultats obtenus

A) Pressions minimales et maximales de toutes les espèces

Les courbes minimales des trois associations [1] successives (1, 2, 3) présentent une superposition régulière jusqu'au 27 juillet environ ; à partir de cette date, les écarts se creusent. Quant aux courbes de pressions maximales, leur superposition devient irrégulière et plus compliquée à partir de cette même date (fig. 3). Les courbes de pressions minimale et maximale font apparaître deux périodes distinctes durant cet été.

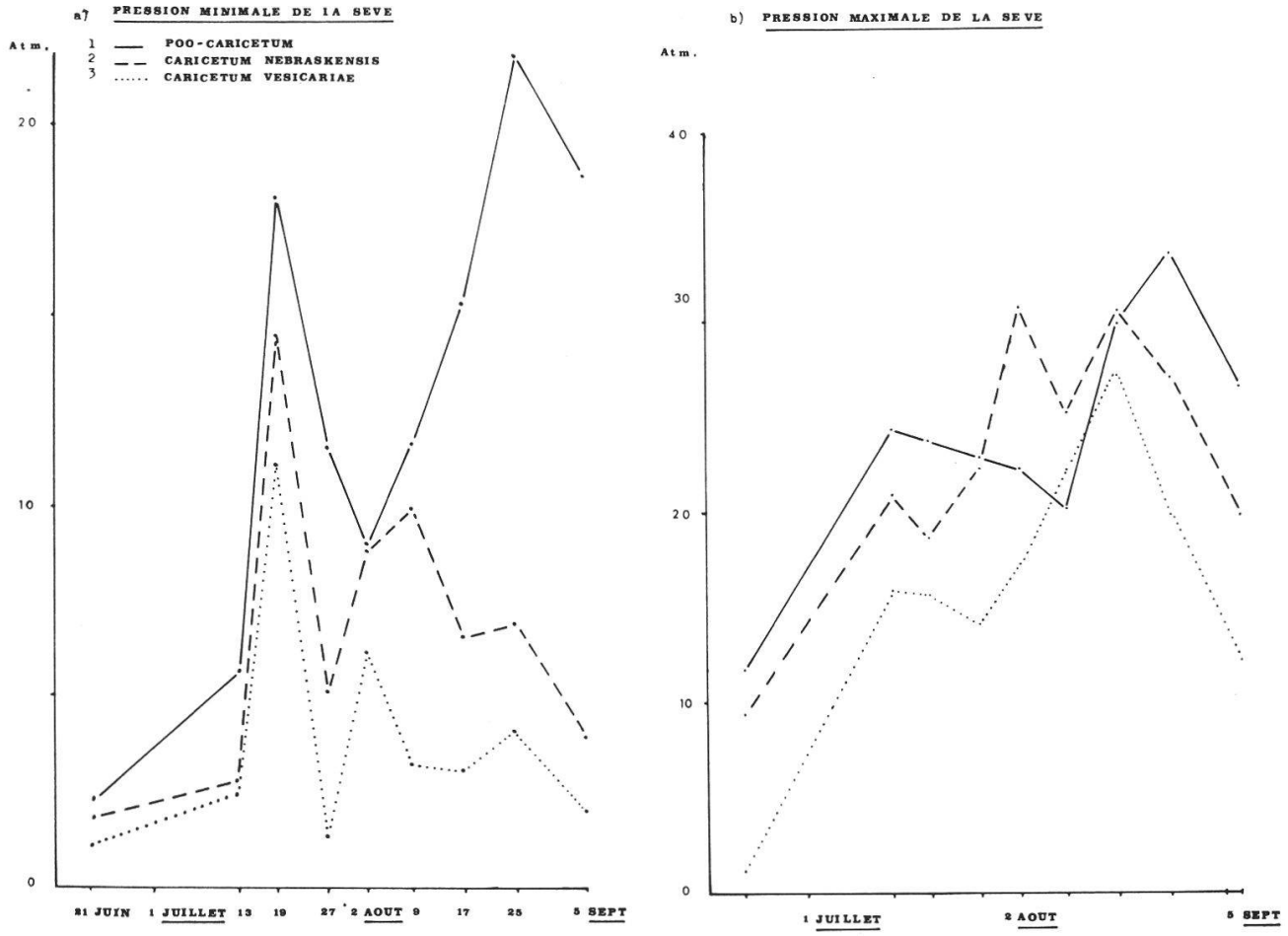


Fig. 3. Pressions minimales (0500) et maximales (1100) de toutes les espèces dans chacune des trois associations : 1 = *Poo-Caricetum*, 2 = *Caricetum nebraskensis*, 3 = *Caricetum vesicariae*.

[1] On appelle courbe minimale d'association la moyenne arithmétique des pressions de sève de toutes les espèces de l'association avant le lever du soleil.

Pour chaque association, l'allure générale des courbes est différente avec des « pics de pression » plus ou moins prononcés et plus ou moins décalés à partir du mois d'août.

Les figures 4, 5 et 6 fournissent quelques compléments d'information sur les conditions édaphiques et climatiques qui ont prévalu dans cette zonation durant l'été 1972. Elles permettent de mieux comprendre le comportement des courbes de pressions (voir discussion).

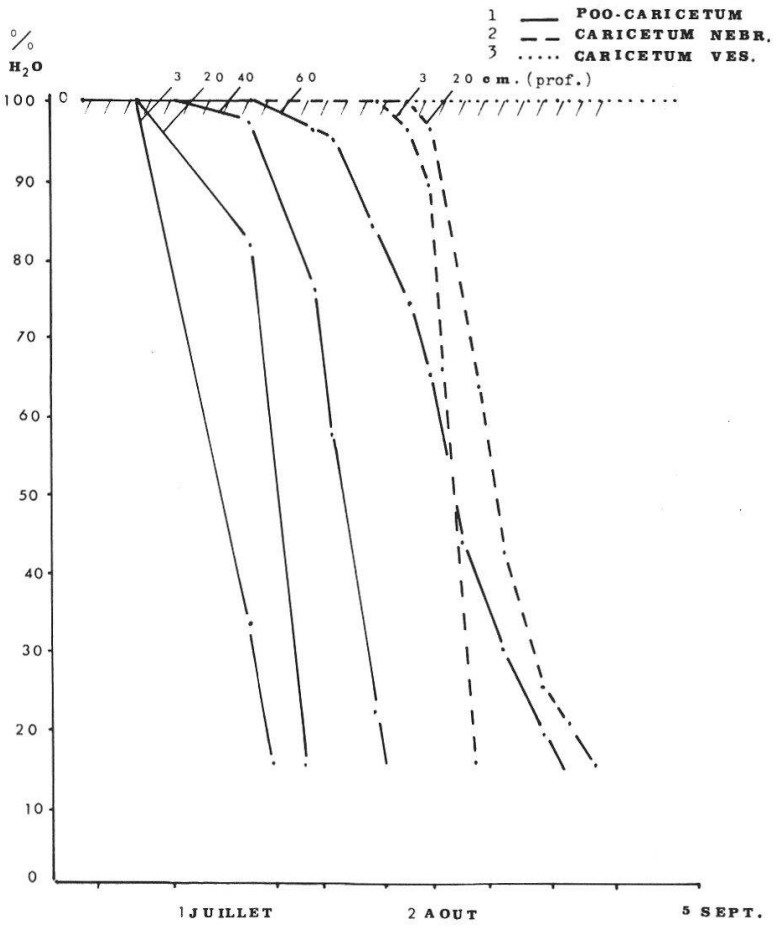


Fig. 4. Teneur en eau des sols (méthode Bouyoucos). Les chiffres sur les courbes indiquent à quelles profondeurs ont été placés les blocs de gypse.

Remarque. La méthode de Bouyoucos consiste à mesurer la résistance électrique d'un bloc de plâtre dans lequel sont incluses deux électrodes, et qui est placé en contact étroit avec le sol. Le courant qui traverse le plâtre varie avec le taux d'humidité de celui-ci ; ce taux d'humidité varie de telle sorte que les pF s'égalisent dans le plâtre et dans le sol. Cette méthode est commode mais peut conduire à des erreurs ; en effet, le contact entre le bloc de plâtre et le sol est parfois difficile à assurer ; de plus, il faudrait, avant l'emploi, étalonner chaque sonde, c'est-à-dire construire sa courbe propre de résistivité en fonction du pF. En fait, cette méthode peu précise de mesure sur le sol en place n'est guère utilisée pour dresser la courbe de $pF = f(H)$, mais plutôt pour suivre l'évolution dans le temps du potentiel matriciel dans des buts synécologiques.

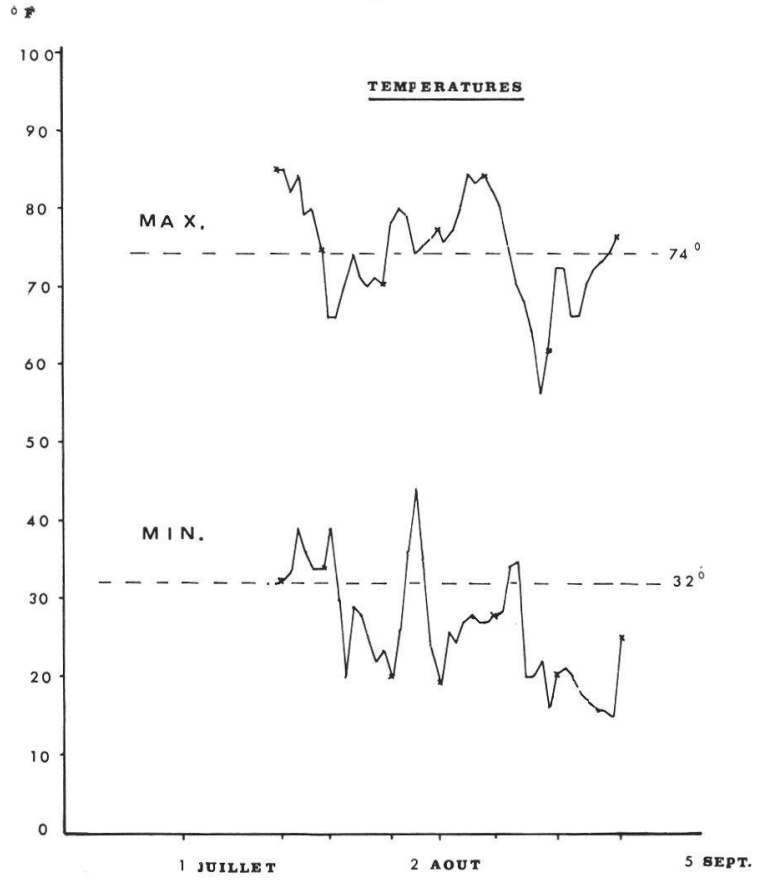


Fig. 5. Températures minimales et maximales durant l'été 1972.

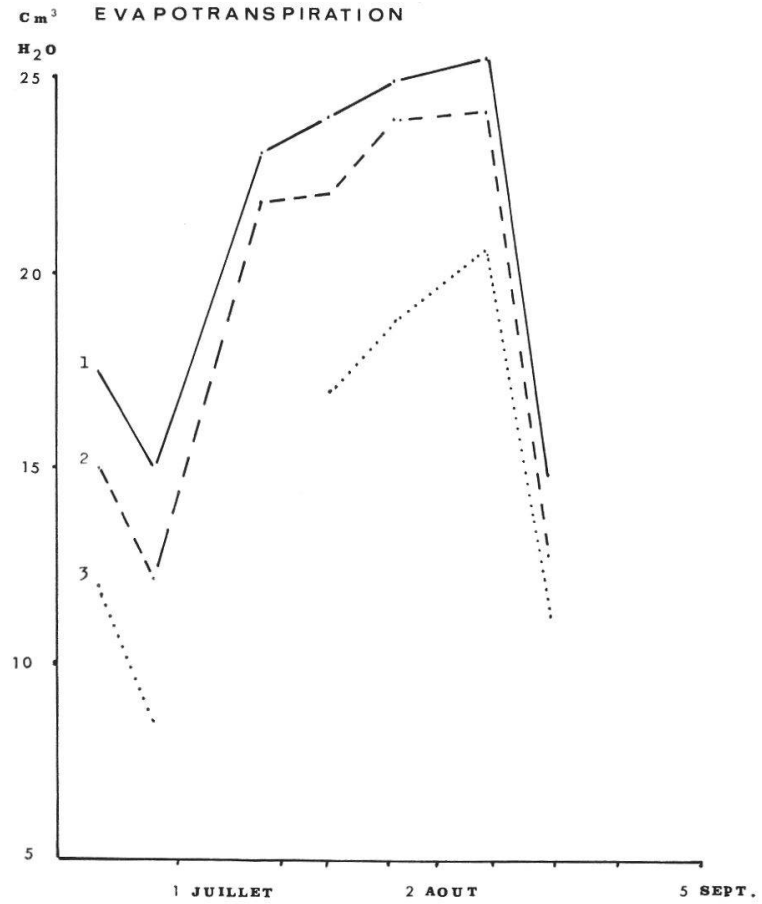


Fig. 6. Evapotranspiration saisonnière dans les trois associations (méthode Piche).

B) Comportement des espèces caractéristiques et différentielles

a) *Pressions minimales des espèces caractéristiques d'association* [1] (fig. 7)

1. Durant la première période, les valeurs sont pour ainsi dire les mêmes pour les espèces caractéristiques et pour l'ensemble de toutes les espèces (respectivement 17 atm. dans le Poo-Caricetum (1) et 14 atm. dans le Caricetum nebraskensis (2).

2. Durant la seconde période, les pressions de sève des espèces caractéristiques sont beaucoup plus élevées (20 et 30 atm.), les écarts — par rapport à l'ensemble des espèces — atteignent 10 atm. dans chacune des associations.

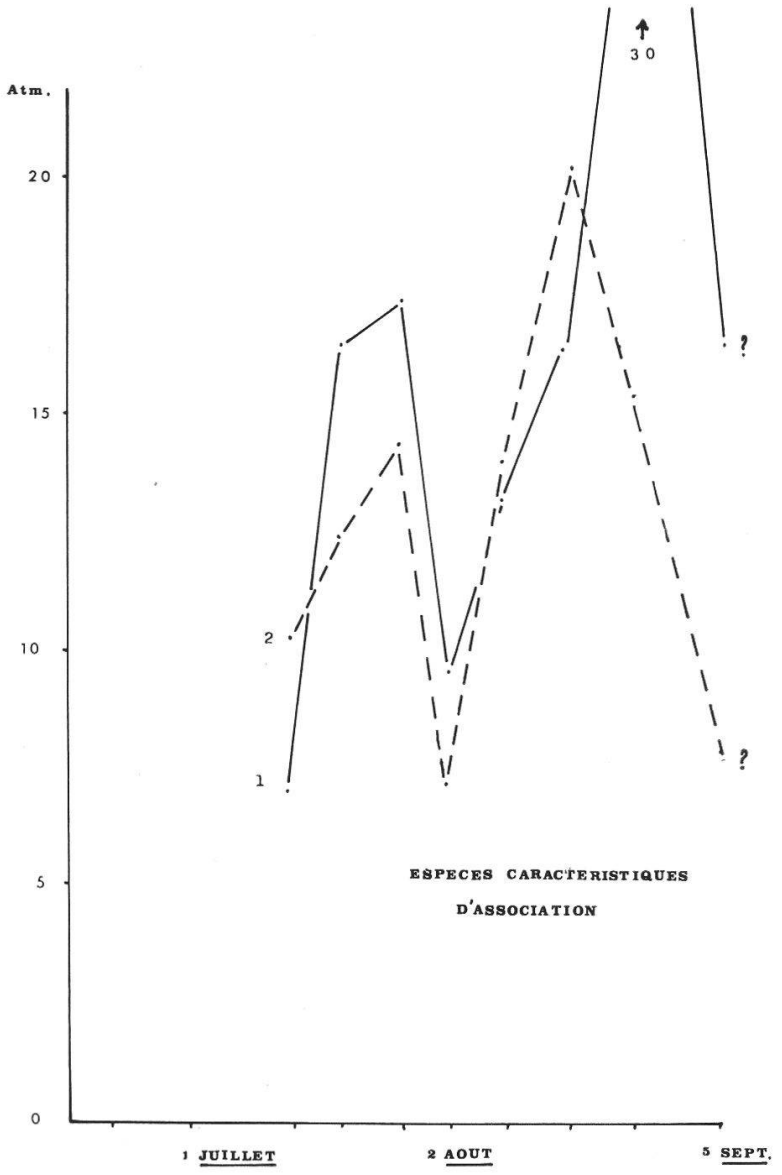


Fig. 7. Pressions minimales des espèces caractéristiques d'association.

[1] Là aussi, il s'agit de la moyenne arithmétique des pressions de sève des espèces caractéristiques d'association avant le lever du soleil.

b) *Pressions minimales des espèces différentielles de sous-associations* (fig. 8)

Pour mieux souligner les extrêmes, nous avons choisi expressément les sous-associations 1 et 2', c'est-à-dire la sous-association la plus sèche du groupement le plus sec (Poo-Caricetum cirsietosum) par opposition à la sous-association la plus humide du groupement le plus humide (Caricetum nebraskensis torreyochloetosum).

1. Durant la première période, les espèces différentielles de la sous-association la plus humide offrent de grands écarts de pression contrairement aux espèces différentielles de la sous-association la plus sèche qui ont, elles, une action plutôt modératrice.
2. Durant la deuxième période, les différentielles de la sous-association la plus humide présentent une élévation brusque de pression (10 atm. le 2 août), tandis que les espèces différentielles de la sous-association la plus sèche atteignent beaucoup plus lentement et beaucoup plus tardivement un maximum de pression (15 atm. le 25 août).

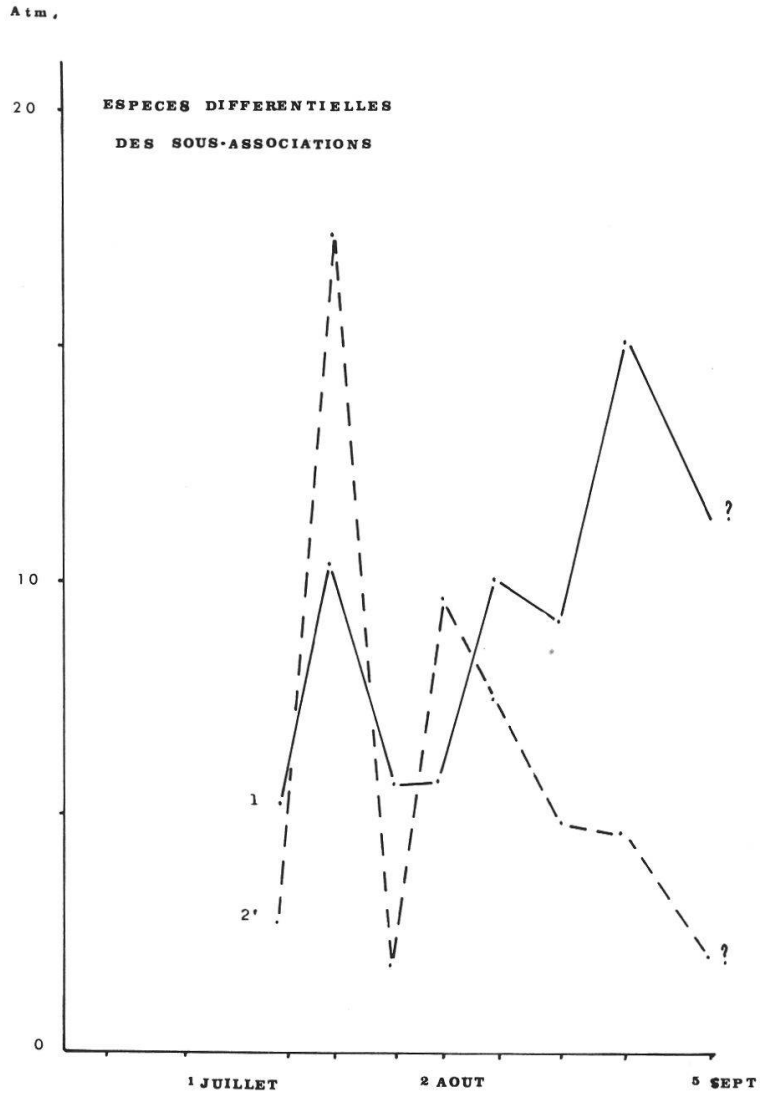


Fig. 8. Pressions minimales des espèces différentielles des sous-associations.

La figure 9 montre les zones moyennes d'enracinement pour les espèces caractéristiques et pour les espèces différentielles des sous-associations.

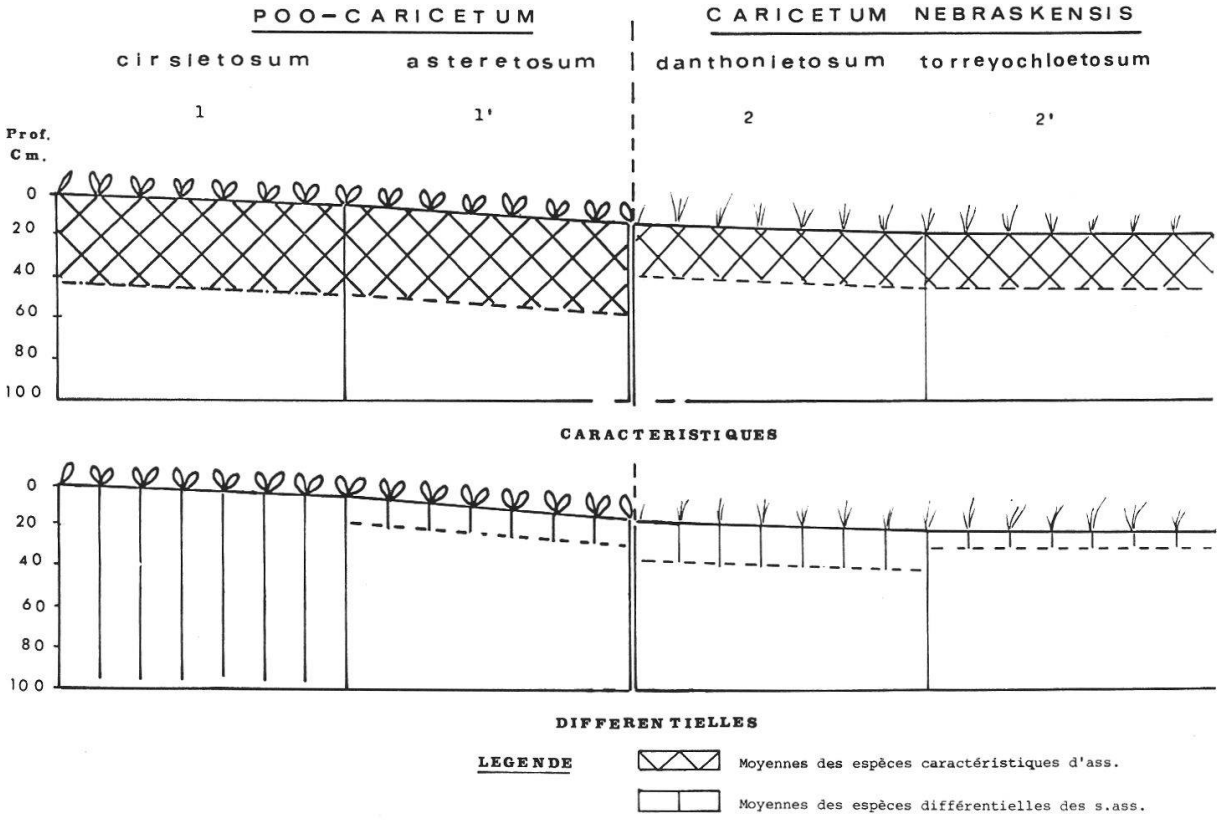


Fig. 9. Zones d'enracinement ; moyennes des espèces caractéristiques et différentielles le long du transect.

Discussion — Conclusion

Notre travail constitue une première approche et nos lacunes sont grandes ; nous nous garderons donc de tirer des conclusions définitives. Néanmoins, nous pensons pouvoir donner quelques suggestions et quelques lignes de travail utiles.

A) Pressions minimales et maximales de toutes les espèces

Dans notre dition et durant la période de végétation de l'été 1972, nous sommes amené à distinguer une période humide et une période sèche.

Période humide. — Il faut entendre par période humide, la période qui suit la fonte des neiges (2-3 m). La zone d'enracinement des sols est alors gorgée d'eau (fig. 4). Les courbes de pressions minimales présentent une superposition régulière qui varie essentiellement en fonction des fluctuations de température (fig. 5).

Période sèche [1]. — Vers la fin du mois de juillet, le niveau de la nappe phréatique baisse (BÉGUIN et MAJOR 1975, fig. 4), et l'évapotranspiration augmente (fig. 6). Quelques blocs de gypse de Bouyoucos, placés à différentes profondeurs dans les sols, permettent de préciser le passage de la période humide à la période sèche après une courte période de transition (fin juillet-début août).

Dans ce travail, nous avons pu vérifier que les oscillations de pressions étaient singulièrement influencées par les changements de température en période humide, alors qu'en période sèche, ce sont essentiellement les facteurs édaphiques qui jouent un rôle prépondérant.

Pour faciliter la lecture et l'interprétation de ces courbes, pour souligner l'importance de la durée et de l'amplitude des pressions dans chacune des associations, nous proposons la représentation graphique suivante (fig. 10 et 11).

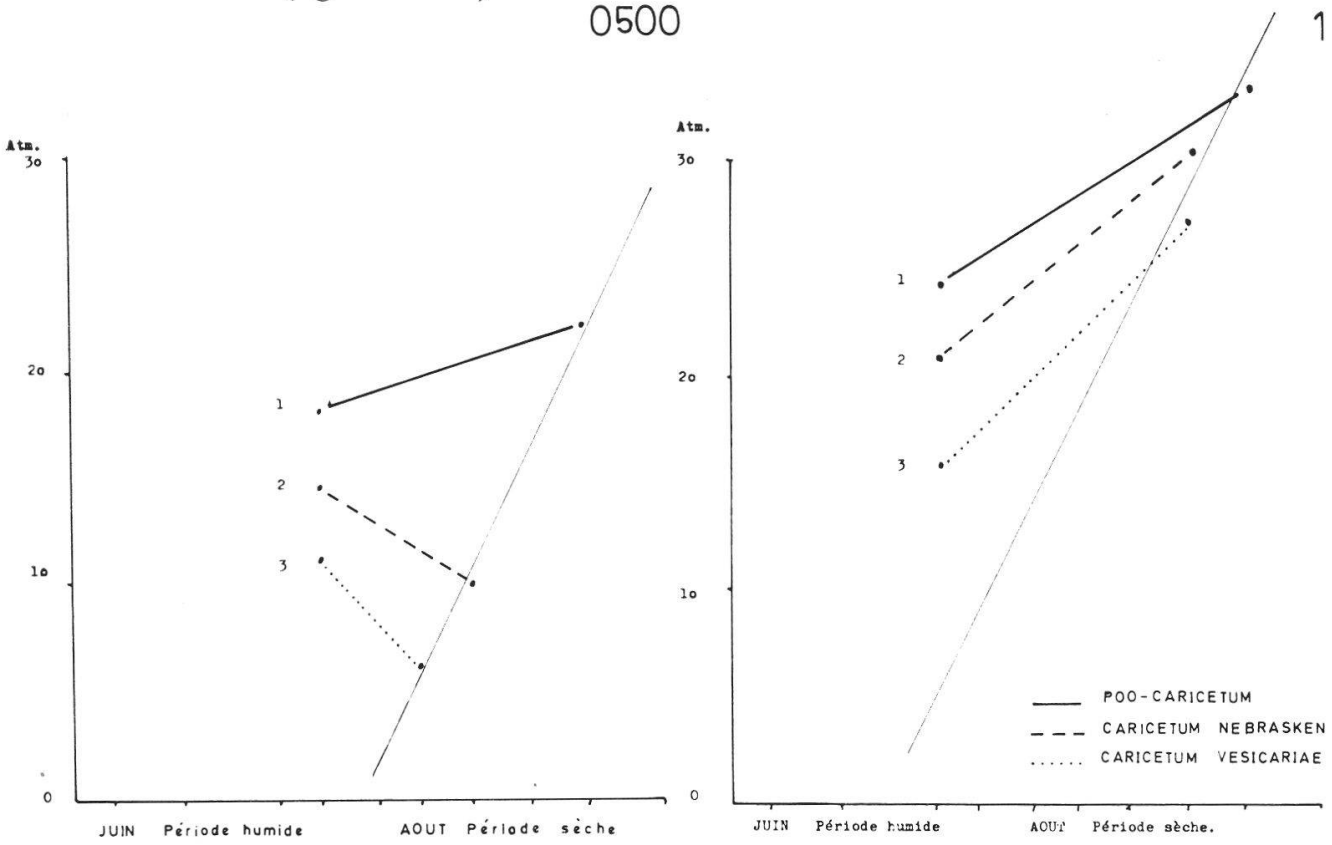


Fig. 10 et 11. Faisceau de droites construites sur la base des valeurs de pressions minimales (0500) et maximales (1100) les plus élevées en période humide et en période sèche (voir texte et figure 3).

En nous basant sur la figure 3, nous reportons les pressions de sève les plus élevées, respectivement en période humide et en période sèche. Pour chaque association, nous obtenons ainsi deux points qui sont reliés par une droite. Les faisceaux, bien qu'ils puissent varier sensiblement d'une année à l'autre, caractérisent les associations et leur zonation.

[1] Le sol a une capacité de rétention trop faible ; les plantes n'ont pas à disposition un stock d'eau suffisant pour couvrir le déficit E.T.P. — (P-I).
E.T.P. = Evapotranspiration, P. = Précipitations, I. = Interception.

Dans notre cas, il est curieux de constater que trois droites semblent converger ; d'une part vers un point correspondant à une pression d'environ 17 atm. (05.00), d'autre part vers un point correspondant à environ 40 atm. (11.00). Mais il nous paraît prématuré de vouloir interpréter cette double convergence avant d'avoir obtenu d'autres résultats.

B) Comportement des espèces caractéristiques et différentielles

a) *Pressions minimales (05.00) des espèces caractéristiques d'association*

Il est toujours difficile de vouloir interpréter des résultats lorsque ceux-ci sont peu nombreux. Est-ce que le fait d'avoir des pressions de sève à peu près équivalentes chez les espèces caractéristiques et chez l'ensemble des espèces en période humide est significatif ? Les écarts très prononcés en période sèche sont-ils dus au hasard ? Retrouve-t-on ce même comportement écophysiologique des espèces caractéristiques dans d'autres zonations ? Nous n'en savons rien. Pour l'instant, les premiers résultats obtenus font penser que les valeurs de caractéristiques attribuées à certaines espèces dans une association auraient effectivement un comportement particulier par rapport à l'ensemble des espèces et surtout par rapport aux différentielles.

Existe-t-il une corrélation entre les valeurs de pression de sève des espèces caractéristiques et leurs profondeurs moyennes d'enracinement dans chacune des deux associations (1 et 2 par ex.) ? La figure 9 montre une zone d'enracinement moyenne presque deux fois plus profonde dans le groupement le plus sec. Le mode d'enracinement des espèces paraît être encore plus significatif, si l'on considère les espèces différentielles.

b) *Pressions minimales (05.00) des espèces différentielles des sous-associations*

Ce qui frappe en comparant les figures 7 et 9, ce sont les très grandes différences de profondeur d'enracinement entre les espèces différentielles des sous-associations ; les écarts deviennent énormes si l'on considère les espèces différentielles de la sous-association la plus sèche (Poo-Caricetum cirsietosum, 1) par opposition aux espèces différentielles de la sous-association la plus humide (Caricetum nebraskensis torreyochloetosum, 2') : plus d'un mètre dans la première, environ 10 cm dans la seconde !

On dirait que les espèces différentielles du groupement le plus humide sont les premières à réagir avec leurs racines peu profondes, résistant mal à la sécheresse. Au contraire, les espèces différentielles du groupement le plus sec paraissent beaucoup mieux adaptées avec leurs longues racines atteignant presque le niveau de la nappe phréatique ; d'où la faible amplitude de pression avec une « pointe » si tardive.

En conclusion, les espèces différentielles, du point de vue floristique, s'avèrent être aussi des espèces différentielles, du point de vue écophysiologique. Autrement dit, le choix phytosociologique d'espèces différentielles correspond ici à un lot d'espèces ayant une profondeur d'enracinement différentielle.

DEUXIÈME PARTIE: VARIATIONS JOURNALIÈRES DES PRESSIONS DE SÈVE

Introduction

Dans la première partie de ce travail, nous avons vu comment se comportaient les courbes saisonnières de pressions des associations le long d'un transect. Nous avons mis en évidence quelques facteurs écologiques importants, tels que les variations de température en période humide ainsi que la profondeur d'enracinement (liée à l'assèchement des sols) en période sèche.

Dans cette seconde partie, nous désirons connaître le comportement des courbes journalières et, par leur intermédiaire, essayer de mieux comprendre le déterminisme de cette zonation.

Il est intéressant de distinguer et de comparer ici deux groupements sylvatiques (0 et 0′ : « Montane Chapparal Forest » et « Lodgepole Pine Forest ») à deux groupements asylvatiques (1′, 2′ : P o o - C a r i c e t u m a s t e r e t o s u m et C a r i c e t u m n e b r a s k e n s i s t o r r e y - o c h l o e t o s u m .

La technique et la méthode utilisées restent les mêmes que dans la première partie, l'originalité de ce travail résidant toujours dans le fait que l'on prend en considération toutes les espèces dans chaque groupement du transect. A ce propos, nous tenons encore à préciser que, lors des prélèvements, nous mesurons tout ce qui est phénologiquement mesurable, c'est-à-dire tout ce qui est vivant et suffisamment développé (au min. 5 cm de hauteur). D'autre part, nous aimerions attirer l'attention du lecteur sur la décroissance du nombre des espèces à partir des groupements les plus secs vers les plus humides. De plus, on n'a jamais tenu compte avec précision de la fermeture stomatique pour chaque espèce. Dès lors, il est clair qu'une grande prudence s'impose, statistiquement parlant.

Résultats obtenus

A) Courbes journalières de pressions de sève

La figure 12 montre les courbes journalières de pressions des groupements sylvatiques et asylvatiques le long du transect.

a) *Groupements sylvatiques*

1. La courbe de pressions du groupement le plus thermophile (O) [1] est plus élevée durant toute la journée ; les courbes ne se croisent jamais.
2. Elle atteint un maximum en fin de journée, plus tardivement que celle du groupement mésophile (O').
3. La différence de pression entre les deux minimum est relativement élevée (2,5 atm.) par rapport à la différence entre les maximum (6,8 atm.).

[1] Par rapport à la série topographique (voir fig. 2).

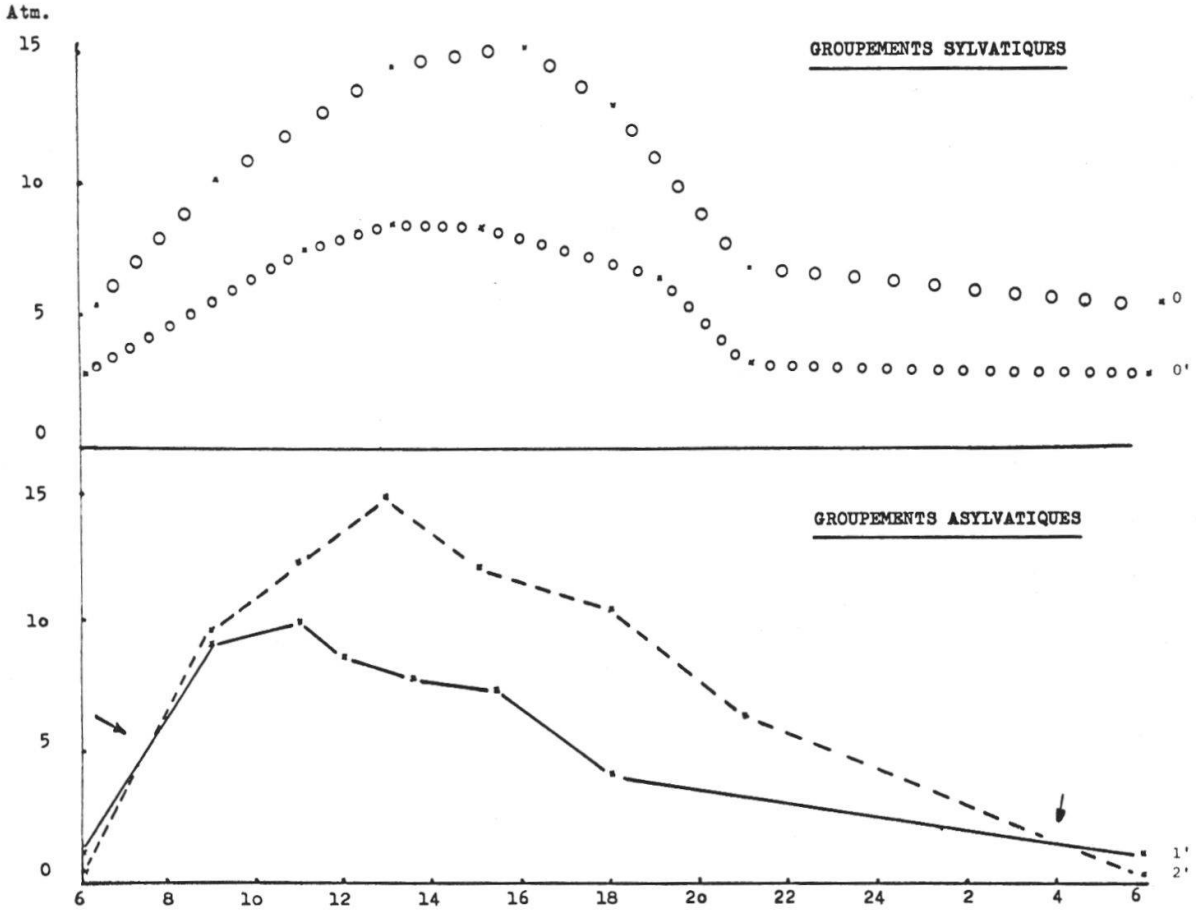


Fig. 12. Courbes des pressions moyennes journalières dans chacune des associations le long du transect le 22 juin 1972 (journée chaude et ensoleillée ; il gèle la nuit).

b) *Groupements asylvatiques*

1. La courbe de pressions du groupement le plus thermophile (1') ne dépasse celle du groupement mésophile (2') qu'entre 4 h et 7 h ; les courbes se croisent.
2. Elle atteint son maximum de pression en fin de matinée, un peu avant le maximum du groupement mésophile (2').
3. La différence de pression entre les deux minimum (1', 2') est relativement faible (0,85 atm.) par rapport à la différence entre les maximum (5,1 atm.).

B) Profil de température

Les profils de température mesurés à 15 h, les 15 juin et 11 juillet, ont donné les résultats suivants (fig. 13 et 14) :

a) *Groupements sylvatiques*

1. Les différences de température sont importantes dans les sols notamment en profondeur (~7° C à —80 cm, fig. 13).
2. 3 m au-dessus du sol, les températures restent presque identiques.

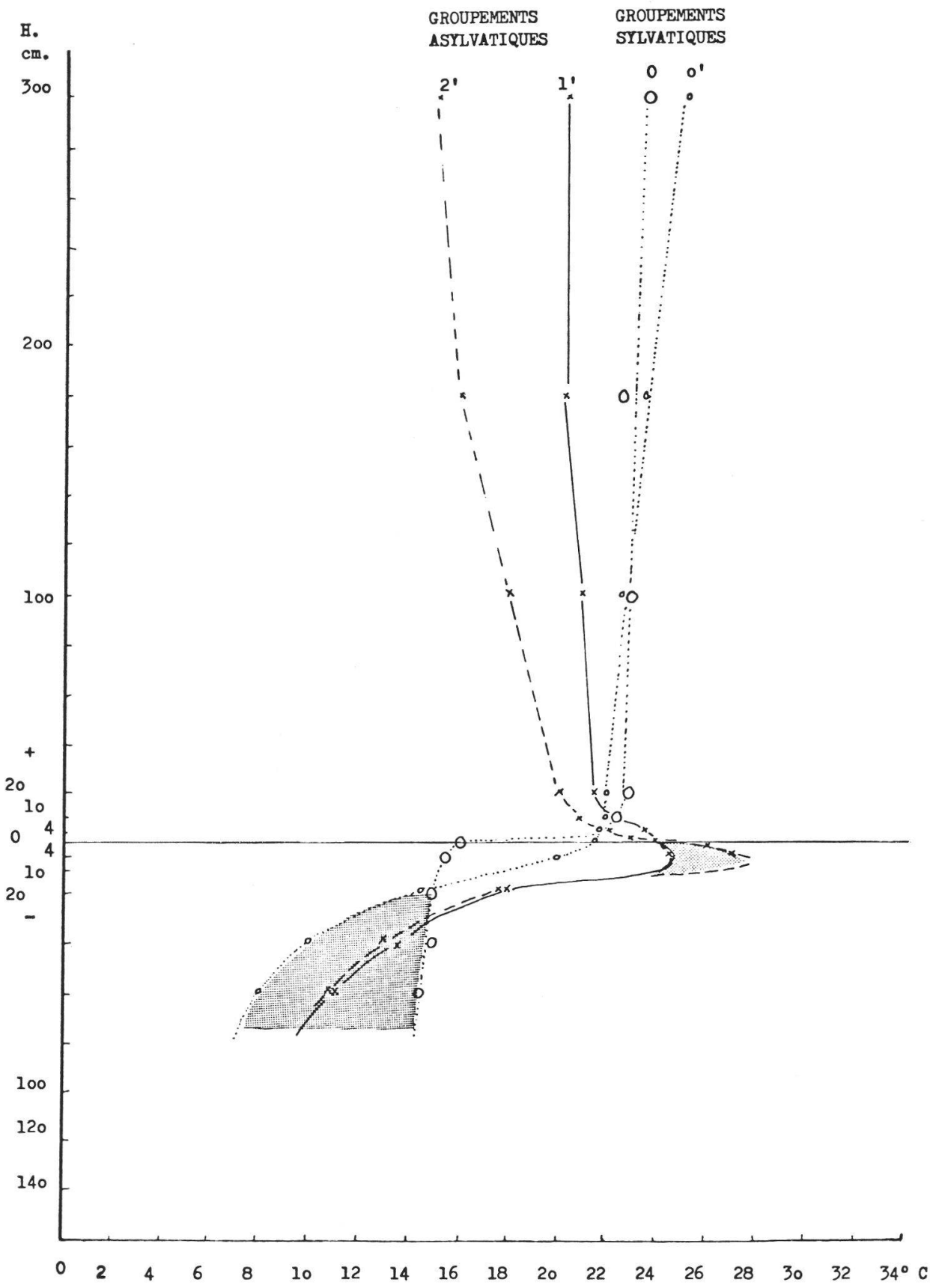


Fig. 13. Profils de température le 15 juin à 15 h.

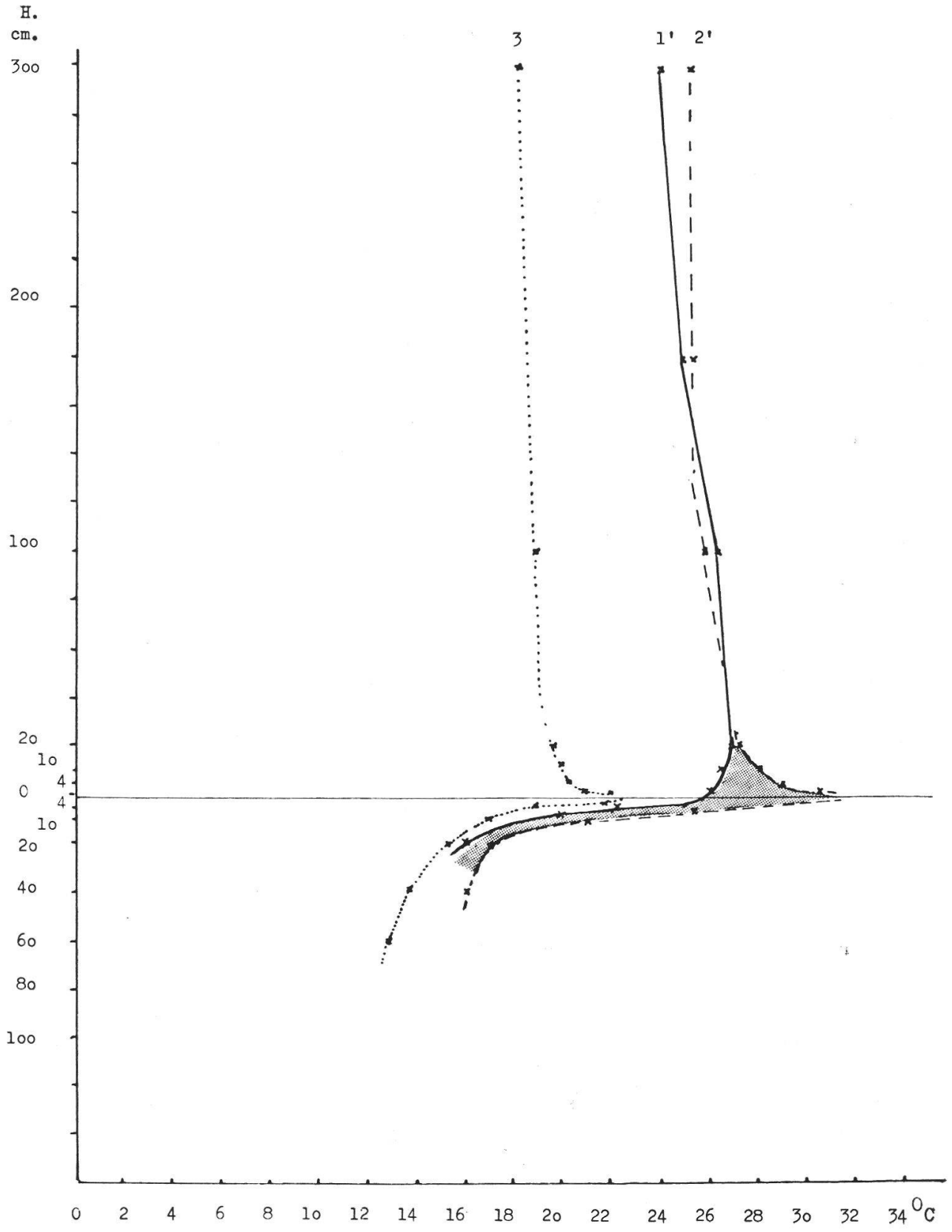


Fig. 14. Profils de température le 11 juillet à 15 h.

b) *Groupements asylvatiques*

1. Les différences de température ne sont importantes que dans les vingt premiers centimètres du sol, où l'on note, par exemple, des écarts de température d'environ 3° C à —10 cm, le 15 juin (fig. 13), ou 5° C à la surface du sol, le 11 juillet (fig. 14).

2. Les écarts de température varient sensiblement à la hauteur de la végétation ; à +4 cm, le 15 juin, le groupement thermophile (1') a une température légèrement supérieure, mais le 11 juillet, c'est l'inverse qui se produit.

3. Quant au groupement le plus humide (3), il possède un profil général de température nettement plus froid par rapport au groupement de contact 2' ; l'écart est d'environ 4° C à +20 cm et 1° C à —20 cm.

Discussion — Conclusion

Les facteurs mésoclimatiques n'étant pas très discriminants le long du transect, nous nous attendions à ce que les courbes se superposent plus ou moins régulièrement. En effet, en construisant les courbes de pressions saisonnières minimales, nous avions constaté une succession « normale » durant toute la « période humide » après la fonte des neiges, c'est-à-dire lorsque les sols sont saturés d'eau (cas du 22 juin). Or, les résultats obtenus font ressortir quelques particularités que nous allons tenter d'expliquer.

Concernant tout d'abord les groupements sylvatiques :

Si leurs courbes de pressions se superposent régulièrement (avec des écarts se creusant légèrement jusqu'en fin d'après-midi), les différences de température des sols en profondeur s'avèrent, par ailleurs, importantes (voir partie pointillée de la figure 13). Or, le groupement thermophile (0) possède une zone d'enracinement principale plus profonde que le groupement mésophile (0'). C'est ainsi que nous sommes amené une fois de plus à considérer les températures des sols et les zones d'enracinement comme des facteurs déterminants. Les deux faits suivants semblent corroborer cette hypothèse : d'une part le groupement thermophile atteint un maximum de pression plus tardivement dans la journée ; d'autre part, les écarts de pression sont peu prononcés entre les minimums et les maximums. Tout se passe comme si les conditions édaphiques en profondeur étaient ici nettement prédominantes par rapport aux conditions climatiques journalières.

En ce qui concerne les groupements asylvatiques :

La curieuse inversion des courbes de pressions (2', 1') peu après le lever du soleil (aux environs de 7 h, voir figure 12), est à rapprocher de l'étonnante inversion des profils de température (en pointillé sur les figures 13 et 14).

De même que dans les groupements sylvatiques précédents, c'est la zone la plus humide qui possède l'enracinement le plus superficiel. Mais ici, non seulement la structure de la végétation change notablement (plus basse et plus ouverte dans le groupement mésophile 2'), mais aussi

et surtout la couleur du sol change (matières organiques noires dans 2′, sable quartzeux de couleur claire dans 1′). Les conséquences des variations de température du sol sur la végétation ont été montrées de façon magistrale par plusieurs auteurs dont RICHARD (1960), MOONEY (1966), ZUBER (1968), GIGON (1971). Dans notre cas, le maximum de pression est atteint plus rapidement dans le groupement 2′ qui se réchauffe plus vite le matin grâce à un sol de couleur plus foncée allant de pair avec une zone d'enracinement plus superficielle et une hauteur de végétation plus basse.

Remarquons finalement que dans ce même groupement 2′, les conditions de refroidissement nocturnes sont plus favorables ; on n'est donc pas surpris de retrouver des pressions minimales « normales » par rapport à la série topographique de végétation.

En conclusion, la couleur des sols combinée à la structure de la végétation entraîne des variations de température significatives qui, en montagne, aux expositions chaudes par exemple, peuvent être tout aussi déterminantes que les conditions de nutrition ou que la concurrence.

En comparant maintenant les groupements sylvatiques aux groupements asylvatiques, nous constatons que l'allure générale des deux groupements est très différente (fig. 12) :

Les associations de prairie, périodiquement inondées en bordure du marais, possèdent des courbes de pression tout aussi élevées que les associations forestières adjacentes jamais inondées. Cette situation écophysiologique des deux ensembles, le 22 juin, n'apparaît plus aussi surprenante si nous considérons une fois encore la figure 13 avec les deux zones pointillées ; l'une correspond aux températures élevées dans la zone d'enracinement principale superficielle des groupements asylvatiques, l'autre correspondant aux basses températures dans la zone d'enracinement principale profonde des groupements sylvatiques. Tout se passe comme si avant le lever du soleil, les espèces herbacées et arbustives des groupements sylvatiques bénéficient d'un « effet de serre », les arbres jouant le rôle d'écran plus ou moins efficace contre le rayonnement nocturne, d'où cette importante différence de pression matinale entre les deux groupements.

Après le lever du soleil, ces mêmes espèces subissent le « jeu d'ombres » porté par les arbres, dont l'enracinement profond dans des sols froids freine l'augmentation des pressions de sève. Par contre, toutes les espèces des prairies sont exposées au soleil ; d'où une rapide élévation de la température du sol suivie d'un « effet stimulant » de la croissance des plantes. Le C a r i c e t u m s i m u l a t o - v e s i c a r i a e (3), légèrement inondé, se réchauffe moins vite à cause de la chaleur spécifique élevée de l'eau.

Vers midi, les groupements asylvatiques atteignent leur maximum, alors que les groupements forestiers n'y parviennent qu'à 15 h environ ; la proximité de l'eau glacée du marais joue ici un rôle limitant.

Au coucher du soleil, les courbes de pression tombent rapidement mais peu profondément chez les groupements sylvatiques moins humides ; elles baissent lentement, mais profondément, chez les groupements asylvatiques dont le refroidissement, atténué par l'effet de régulateur thermique du marais, se poursuit plus intensément en l'absence d'écran contre le rayonnement nocturne. Il est vrai que l'action directe de la température s'isole difficilement de son action indirecte par la dessication des horizons.

C'est ainsi qu'en période humide, dans cette zonation, les courbes de pressions des groupements sylvatiques apparaissent comme « tamponnées ». Il serait intéressant de suivre leur comportement jusqu'à fin août, lorsque les sols sont secs et chauds en profondeur.

Conclusions générales

Les différences de pression de sève pour l'ensemble des espèces de chacune des associations du transect étudié sont *nettes* et *bien prononcées*. Les courbes saisonnières de pression se superposent régulièrement en période humide ; les écarts se creusent en période sèche offrant, il est vrai, quelques « irrégularités » parmi les pressions maximales. Néanmoins, le comportement et l'allure des courbes permettent de dégager l'importance de la *durée* et de *l'amplitude* des pressions. Sur la base de ces deux facteurs, nous avons recherché un mode de représentation plus simple et plus schématique en utilisant les pressions les plus élevées en période humide et en période sèche. D'une manière générale, lorsque le climat régional présente une alternance de périodes humides et de périodes sèches, ou alors ne possède pas de périodes sèches, nous proposons de prendre les pressions les plus élevées au début et à la fin de la saison, de façon à pouvoir appliquer ce modèle à d'autres unités de végétation dans des dispositifs géomorphologiques et des situations biogéographiques différentes. Les valeurs absolues de pression et surtout la longueur, l'orientation et l'emplacement de la droite ou du faisceau de droite ainsi obtenu permettent de *mieux caractériser et de mieux comparer des associations ou des « complexes d'associations »* s. l.

Les valeurs minimales et maximales fournissent toutes deux des indications précieuses. Toutefois, *les courbes de pressions minimales sont plus faciles à interpréter*. C'est elles que nous avons utilisées pour montrer que *les espèces caractéristiques et différentielles des phytosociologues se révélaient aussi caractéristiques et différentielles du point de vue écophysiologique*, du moins dans notre cas. Cette concordance nous paraît confirmer une fois encore le bien-fondé de la méthode Braun-Blanquet.

Enfin, la pression de sève ne permet pas seulement de contrôler et de compléter la description des unités phytosociologiques individualisées par la méthode sigmatiste, elle s'avère aussi un excellent *révélateur de l'état synécophysiologique de la végétation en un lieu donné et à un moment donné*. A ce propos, il serait intéressant de comparer des courbes saison-

nières de productivité et de pressions de sève en effectuant en parallèle une étude phénologique approfondie.

Finalement, des facteurs ou des gradients écologiques mésestimés ou sous-estimés, tels que la couleur et la température du sol ainsi que la profondeur d'enracinement, peuvent être mis en évidence par l'intermédiaire des mesures de pression de sève, notamment par l'établissement des courbes de pressions journalières, plus discriminantes et plus suggestives.

Remerciements

Nous exprimons toute notre gratitude aux professeurs J. Major et P.-A. Siegenthaler. Nos remerciements s'adressent également à MM. M. Fleschner, R. MacDonald et O. Taylor qui nous ont accompagné et qui nous ont secondé sur le terrain. Finalement, ce travail a été possible grâce à une aide financière du Fonds national de la Recherche scientifique suisse et de la Holderbank-Stiftung ; à ces deux fondations, nous exprimons toute notre reconnaissance.

Résumé

L'auteur effectue des mesures de pression de sève sur les différentes espèces des associations végétales le long d'un transect marécageux. Les courbes des pressions journalières et saisonnières, notamment celles des espèces caractéristiques et différentielles, permettent de mieux définir les différentes unités de végétation et d'en mieux comprendre leur déterminisme.

Zusammenfassung

Der Autor beschreibt das Wasserpotential bei allen Arten Pflanzengesellschaften die einem Sumpftransekt entlang. Die tages- und saisonbedingten Saugdruckverläufe, speziell diejenigen der charakteristischen und der differentialen Arten, ermöglichen eine bessere Abgrenzung der Vegetationseinheiten und ein besseres Verständnis ihres Determinismus.

Summary

The author measures sap pressure in all the species of three vegetal communities along a bog transect. These pressures, especially those of characteristic and differential species, permit a better definition of the various units of vegetation and a clearer conception of their determinism.

BIBLIOGRAPHIE

ASKENASY, E. — (1895). Verhandl. Naturhist.-Med. Ver. Heidelberg. N. F. 5 : 325, *Heidelberg.*

BARRS, H. D., FREEMAN, B., BLACKWELL, J. et CECCATO, R. D. — (1970). Comparisons of leaf water potential and xylem water potential in tomato plants. *Aust. J. Biol. Sci.* 23 : 485-487.

BÉGUIN, Cl. et MAJOR, J. — (1975). Contribution à l'étude phytosociologique et écologique de quelques marais de la Sierra Nevada (Californie). *Phytocoenologia* 2 : 349-367 (Berlin/Lehre).

BOYER, J. S. — (1967). Leaf water potentials measured by a pressure chamber. *Plant. Physiol.* 42 : 133-137 (Lancaster).

— (1968). Relationship of water potential to the growth of leaves. *Ibid.* 43 : 1056-1962 (Lancaster).

— (1969). Measurement of water status of plants. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 20 : 351-364 (Lancaster).

BRIGGS, L. J. — (1950). Quantitative study of water under negative pressure. *J. Appl. Phys.* 21 : 721 (Washington).

DE ROO, H. C. — (1970). Leaf water potentials of tobacco estimated with the pressure bomb. *Tob. Sci.* 14 : 105-106 (New York).

DIXON, H. H. et JOLY, J. — (1894). Transpiration and Ascent of Sap in Plants. *London.*

DUNIWAY, J. M. — (1971). Resistance to water movement in tomato plants infected with Fusarium. *Nature* 230 : 252-253 (London).

GIGON, A. — (1971). Vergleich alpiner Rasen auf Silikat- und auf Karbonatboden. *Ber. Geobot. Forsch. Inst. Rübel, Zürich* 48 : 1-163.

HICKMAN, J. C. — (1970). Disjunction and endemism in the flora of the Central Western Cascades of Oregon. University Microfilms, A Xerox Company. *Ann Arbor*, Michigan USA.

KAUFMANN, M. R. — (1968 *a*). Evaluation of the pressure chamber technique for estimating plant water potential of forest tree species. *Forzst Sci.* 14 : 369-374 (Washington).

— (1968 *b*). Evaluation of the pressure chamber method for measurement of water stress in citrus. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 93 : 186-190 Geneva, New York).

KLEPPER, B. et BARRS, H. D. — (1968). Effects of salt secretion on psychrometric determinations of water potential of cotton leaves. *Plant. Physiol* 43 : 1138-1140 (Lancaster).

MOONEY, H. A. — (1966). Influence of soil type on the distribution of two closely related species of Erigeron. *Ecology* 47 : 950-958 (New York).

RICHARD, J.-L. — (1961). Les forêts acidophiles du Jura. *Mat. levé géobot. Suisse* 38 (Berne).

SCHOLANDER, P. F., HAMMEL, H. T., BRADSTREET, E. D. et HEMMINGSEN, E. A. — (1965). Sap pressure in vascular plants. *Science* 148 : 339-346 (Washington).

SLAYTER, R. O. et GARDNER, W. R. — (1965). The State and Movement of Water in Living Organisms. *Cambridge Univ. Press :* 113 :129 (London).

WARING, R. H. — (1969). Forest Plants of the Eastçrs Siskiyous : Their Environmental and Vegetational Distribution. *Norwest Science* 43 : 1-17 (Cheney).

— (1970). Die Messung des Wasserpotentials mit der Scholander-Methode und ihre Bedeutung für die Forstwissenschaft. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 4 : 195-200.

WARING, R. H. et CLEARY, B. D. — (1967). Plant moisture stress : evaluation by pressure bomb. *Science* 155 : 1248-1254 (Washington).

WIEBE, H. H., BROWN, R. W., DANIEL, T. W. et CAMPBELL, E. — (1970). Water Potential Measurements in Trees. *Bio Science* 20 : 225-226 (Washington).

ZUBER, E. — (1968). Pflanzensociologische und ökologische Untersuchungen an Strukturrasen (besonders Girlandenrasen) im Schweizerischen Nationalpark. *Ergeb. Wiss. Unters. d. Schweiz. Nationalparks* 60 : 79-157 (Chur).

Adresse de l'auteur : Dr Claude Béguin, Institut de Botanique de l'Université, CH - 2000 Neuchâtel 7.