

Les réponses des arbres aux contraintes climatiques : aspects écophysiologicals

par Roland HUC

***Face à l'allongement de la saison
sèche estivale liée au changement
climatique, quels mécanismes
physiologiques sont mis en place
par les arbres pour résister
à la sécheresse ?***

***L'auteur nous présente les deux
stratégies utilisées par les
plantes : l'évitement des déficits
hydriques et la tolérance à la
déshydratation sur le long terme.***

***Un seuil de vulnérabilité fait
apparaître des relations entre
espèces, habitat et région
bioclimatique, une information
particulièrement utile
dans un objectif de sélection
de provenances.***

Introduction

Les changements climatiques déjà en œuvre ou attendus pour les prochaines décennies concernent l'augmentation de gaz carbonique. Ils se rapportent également à une augmentation de la température de l'air et à une réduction des précipitations conduisant, notamment en région méditerranéenne, à une saison sèche estivale plus longue. La vague de chaleur et la sécheresse exceptionnelle qui ont concerné l'Europe en 2003 se sont traduites par une réduction, sans précédent au siècle dernier, de la productivité primaire des écosystèmes (CIAIS, 2005). Ces changements climatiques dont les effets sont visibles à partir des observatoires que constituent les SOERE (Systèmes d'observation et d'expérimentation au long terme pour la recherche en environnement) affectent à des degrés divers le fonctionnement des arbres (BRÉDA *et al.*, 2004) et sont perceptibles par différentes réponses écophysiologicals.

Les conséquences de l'augmentation de gaz carbonique (CO₂) sur la photosynthèse foliaire peuvent, dans une certaine mesure, s'avérer bénéfiques sur la croissance ; ceci, par un effet, bien connu en horticulture, lié à l'augmentation de la matière première que représente le CO₂. L'augmentation de la température de l'air a, par contre, pour conséquence d'augmenter l'évapotranspiration potentielle des couverts végétaux. En d'autres termes, la demande d'eau par l'atmosphère aux plantes est accrue. Simultanément, l'allongement de la saison sèche, qui entraîne une consommation de l'eau du sol sur de plus longues

périodes, accélère la dynamique d'épuisement de la réserve en eau des sols. Dotés d'un enracinement souvent profond et, par conséquent, d'une plus forte capacité de mobilisation de l'eau du sol par rapport à la plupart des herbacées, les espèces arborées améliorent ainsi leur capacité à résister à la sécheresse. L'épuisement de la réserve en eau du sol mobilisable par les plantes, également appelée réserve utile, n'est cependant que différé. La baisse progressive de cette réserve hydrique provoque des réponses appropriées au niveau de la plante.

Fermeture stomatique en réponse à la baisse du réservoir en eau du sol

Lorsque l'eau du sol descend en dessous du seuil de 40% de la valeur maximale de la réserve utile, les arbres répondent par la fermeture des pores (stomates) situés au niveau de leurs feuilles ou de leurs aiguilles (GRANIER *et al.* 1995). La réponse stomatique protège ainsi l'arbre contre les pertes en eau et limite l'épuisement de l'eau du sol. Cette réponse stomatique est réversible. Plusieurs autres facteurs peuvent déclencher un signal entraînant une réponse des stomates. C'est le cas de la lumière, de l'humidité de l'air (FARQUHAR & SHARKEY, 1982) ou encore de composés xylémiens comme l'acide abcis-

sique (ABA) (TARDIEU *et al.* 1992). En contrepartie, la régulation des pertes d'eau par la fermeture stomatique s'accompagne d'une réduction de l'entrée du CO_2 provoquant ainsi une réduction de la photosynthèse.

Il y a donc un effet antagoniste du changement climatique sur l'assimilation du CO_2 par les plantes. L'effet « fertilisant » associé à l'augmentation du CO_2 pouvant être contrecarré par une baisse de la photosynthèse lié à la fermeture des stomates.

Efficiencia d'utilisation de l'eau et adaptation

Le rapport entre la capacité photosynthétique ou assimilation (A), qui traduit le flux de CO_2 entrant, et le flux de vapeur d'eau sortant (contraint par la conductance stomatique g_s , Cf. Fig. 1) exprime l'efficacité d'utilisation de l'eau instantané WUE_i (A/g_s). WUE_i représente une valeur de biomasse produite par quantité d'eau consommée. Une expression de cette valeur, intégrée sur un plus long terme, est fournie par la mesure de la discrimination des isotopes naturels du carbone au cours de la photosynthèse ($\delta^{13}\text{C}$). WUE_i varie entre les espèces et, à l'intérieur d'une même espèce, entre les provenances et présente une héritabilité (BRENDAL *et al.*, 2002). Il n'existe toutefois pas de relations claires entre l'efficacité d'utilisation de l'eau et la tolérance à la sécheresse (ZHANG *et al.* 1997). Par ailleurs, les génotypes les plus productifs présentent souvent un faible niveau de tolérance à la sécheresse soit une forte réduction de biomasse sous contrainte hydrique (MONCLUS *et al.* 2006, DUCREY *et al.* 2008).

Survie et tolérance à la sécheresse

Très peu de travaux en écophysiologie des arbres sont liés à la mesure directe des relations entre survie et tolérance à la sécheresse. La capacité de tolérance à la sécheresse, ou encore tolérance à la dessiccation, requiert des capacités physiologiques particulières. Ces capacités permettent de maintenir le transport de la sève, les échanges gazeux ou la survie des cellules à des valeurs

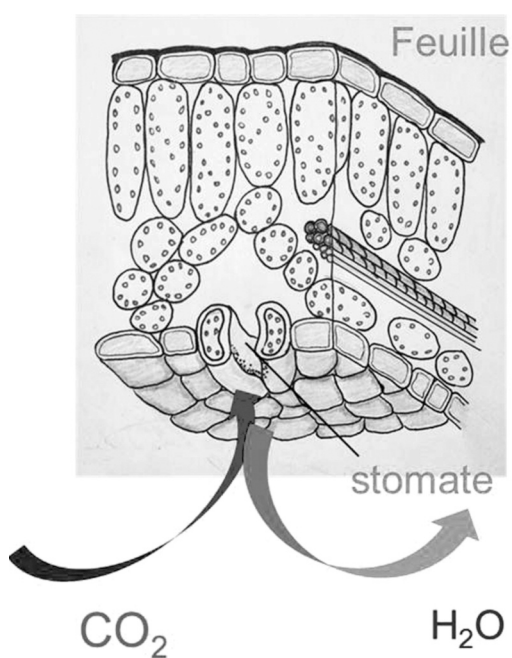


Fig. 1 :
Vue perspective
d'une coupe de feuille et
d'un stomate contrôlant
les flux de CO_2
et de vapeur d'eau.

de faible teneur en eau ou de potentiel hydrique fortement négatifs (TYREE *et al.* 2003). Parmi ces différentes aptitudes, nous nous proposons d'examiner plus particulièrement la capacité à maintenir le transport de la sève brute.

Tolérance à la sécheresse et transport de la sève brute

Dans les arbres, l'ascension de la sève brute se fait suivant la théorie de la tension-cohésion. Cette sève se compose de colonnes d'eau continues tirées par la tension provoquée par la transpiration au niveau des feuilles (Cf. Fig. 2).

La demande accrue de transpiration non compensée par une absorption racinaire suffisante accroît considérablement les tensions dans le xylème. Cela se traduit par la rupture de la cohésion des molécules d'eau, plus simplement par de l'embolie gazeuse, conduisant à terme à une perte de conductivité des différents organes concernés. Cette perte de conductivité exprimée en pourcentage par rapport à la conductivité maximale s'accroît avec la sécheresse, mesurée par des tensions de plus en plus négatives du xylème (Cf. Fig. 3). La valeur P_{50} , correspondant à la tension dans la sève provoquant une perte de 50% de conductivité de l'organe considéré, est universellement acceptée comme critère permettant de comparer les espèces. L'évolution simultanée de la conductance stomatique (g_s) et de la conductivité hydraulique au cours de

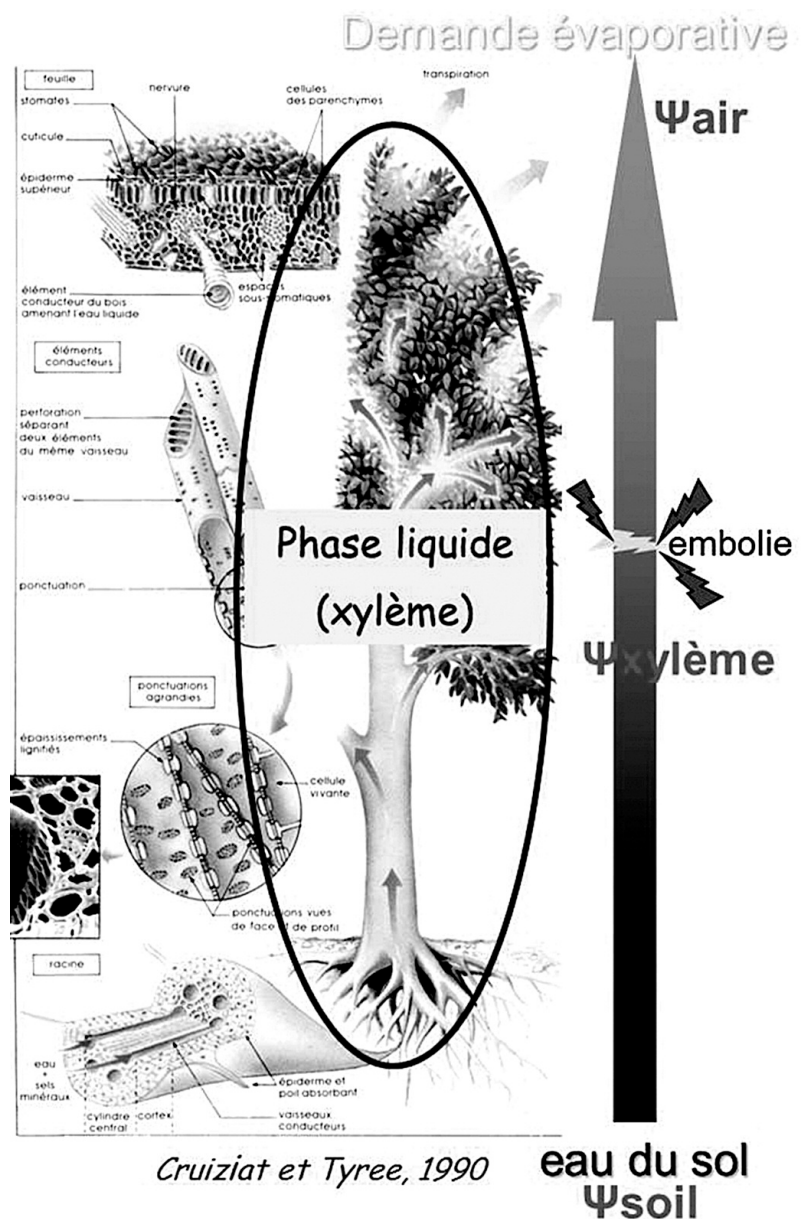


Fig. 2 (en haut) :

Schéma de l'ascension de la sève depuis l'eau du sol jusqu'aux sites d'évaporation d'après Cruiziat et Tyree (1990). Sous l'effet combiné de la forte demande évaporatoire de l'air et du faible apport d'eau par le sol, le xylème atteint des valeurs de potentiel hydrique (ψ xylème) très fortement négatives provoquant la rupture des colonnes d'eau par embolie gazeuse.

Fig. 3 (ci-contre) :

Courbe grise : Evolution de la perte de conductivité (en % de la valeur maximale) en fonction de la sécheresse dans une branche, représentée par les potentiels hydriques ou tensions de plus en plus négatives (MPa) ; flèche grise : La valeur de P_{50} correspond au potentiel induisant 50% de perte de conductivité. Courbe noire : Evolution de la fermeture stomatique (en % de la valeur de conductance maximale)

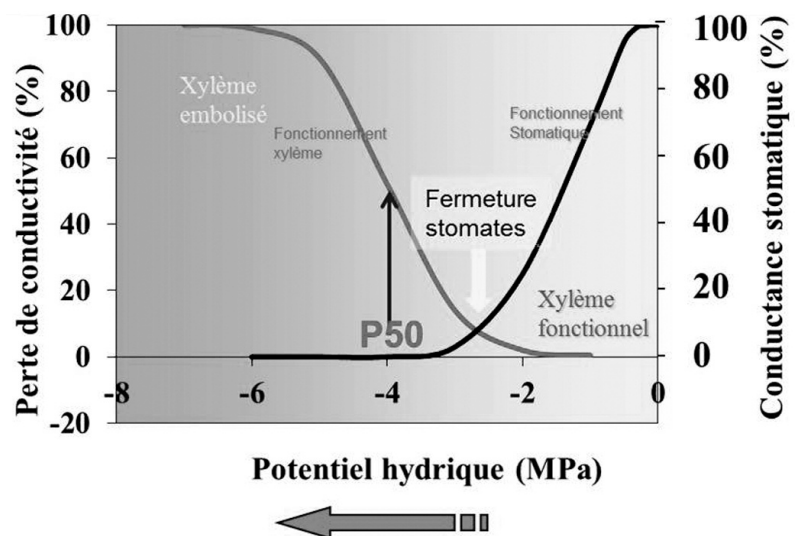
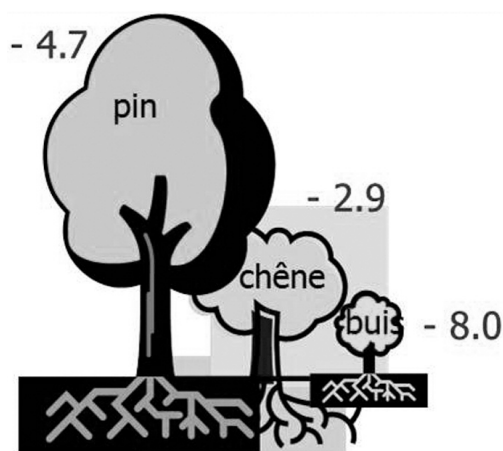
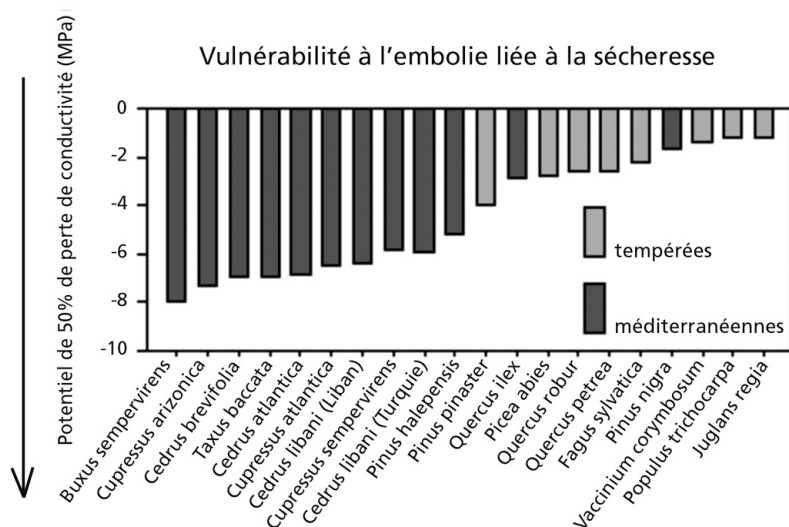


Fig. 4 :
Variabilité du caractère
P₅₀ dans un écosystème
forestier mélangé
comprenant
du pin d'Alep,
du chêne vert et du buis.
Valeurs relevées sur le site
de Lamanon,
Bouches-du-Rhône.



la sécheresse montre une réduction progressive de g_s pour atteindre une fermeture quasi complète au moment où se déclenche l'embolie (Cf. Fig. 3). Ce mécanisme, mis en évidence sur différentes espèces dont plusieurs espèces méditerranéennes telles que le pin d'Alep, le pin noir ou le cyprès vert (FROUX *et al.* 2005), suggère qu'il pourrait s'agir d'un dispositif de protection du xylème. Le trait P₅₀ caractérisant la vulnérabilité à la cavitation, est illustré (Cf. Fig. 4) en forêt mélangée de pin d'Alep, chêne vert et buis de Lamanon (Bouches-du-Rhône). Les espèces étudiées se distinguent nettement pour ce caractère. Il y a des raisons de penser qu'il existe une adaptation phénotypique entre la vulnérabilité et la niche du sol occupée par l'espèce et qui pourrait correspondre à des niveaux d'enracinement dans des compartiments de sol différents. L'horizon superficiel

Fig. 5 :
Comparaison de la valeur
de P₅₀ chez différentes
espèces,
d'après Bréda *et al.* 2006.



du sol est, en effet, le compartiment régulièrement confronté à un assèchement poussé. C'est également dans ce compartiment que l'on trouve les racines du buis, espèce présentant le P₅₀ le plus négatif.

Les espèces ligneuses méditerranéennes par rapport à d'autres ligneux tempérés (Cf. Fig. 5) présentent généralement une meilleure résistance à la vulnérabilité caractérisée par des P₅₀ plus négatifs (BRÉDA *et al.* 2006). Une méta-analyse pratiquée sur des espèces appartenant à plusieurs types biologiques et à différents bioclimats montre une relation entre l'augmentation de la résistance du xylème et la diminution des précipitations moyennes annuelles (MAHERALI *et al.* 2004).

Les stratégies d'évitement

Les réponses d'évitement de la sécheresse peuvent être « élastiques » et s'exercer sur le court terme, comme le mécanisme stomatique. Sur le moyen ou long terme, elles peuvent se traduire par une réaction « plastique » à l'échelle de la plante entière : c'est le cas de la modification de l'allocation de la biomasse issue de la photosynthèse. C'est ce que l'on observe par exemple sur des provenances de *Cedrus libani* et *Cedrus brevifolia* où, sous l'effet du stress hydrique édaphique, l'allocation du carbone va préférentiellement aux racines par rapport aux tiges (Cf. Fig. 6). Ces réponses vont dans le sens d'une augmentation de l'absorption de l'eau grâce au développement accru du système racinaire d'une part et d'une diminution de la biomasse aérienne susceptible d'intensifier les pertes d'eau d'autre part. Ce phénomène est illustré par la réduction de la surface foliaire, mesurée par l'indice foliaire (LAI) des arbres en peuplement, lors d'épisodes de sécheresse. Cette réduction peut se traduire par des défoliations complètes pour les sécheresses exceptionnelles (BRÉDA *et al.* 2006). Ces comportements suggèrent une hypothèse fonctionnelle : les plantes, en favorisant l'absorption et en limitant les pertes d'eau, éviteraient l'apparition des tensions fortement négatives dans le xylème susceptibles de provoquer des dysfonctionnements dans la conduction hydraulique. C'est l'hypothèse de conservation de l'homéostasie d'utilisation de l'eau, qui semble se vérifier sur beaucoup de conifères. Cette hypothèse homéostatique

Roland HUC
INRA URM - Ecologie
des forêts méditerranéennes, UR 629
Site Agroparc
Domaine Saint Paul
84914 Avignon
Cedex 9
Mél : roland.huc@avignon.inra.fr

Bibliographie

- Bréda, N.; Granier, A. & Aussenac, G. La sécheresse de 2003 dans le contexte climatique des 54 dernières années : analyse écophysologique et influence sur les arbres forestiers *Revue Forestière Française*, 2004, 56, 109-131.
- Bréda, N.; Huc, R.; Granier, A. & Dreyer, E. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences *Annals of Forest Science*, 2006, 63, 625-644
- Brendel, O.; Pot, D.; Plomion, C.; Rozenberg, P. & Guehl, J.-M. Genetic parameters and QTL analysis of $\delta^{13}C$ and ring width in maritime pine *Plant, Cell & Environment*, Blackwell Science Ltd, 2002, 25, 945-953
- Ciais, P.; Reichstein, M.; Viovy, N.; Granier, A.; Ogee, J.; Allard, V.; Aubinet, M.; Buchmann, N.; Bernhofer, C.; Carrara, A.; Chevallier, F.; De Noblet, N.; Friend, A. D.; Friedlingstein, P.; Grunwald, T.; Heinesch, B.; Keronen, P.; Knohl, A.; Krinner, G.; Loustau, D.; Manca, G.; Matteucci, G.; Miglietta, F.; Ourcival, J. M.; Papale, D.; Pilegaard, K.; Rambal, S.; Seufert, G.; Soussana, J. F.; Sanz, M. J.; Schulze, E. D.; Vesala, T. & Valentini, R. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003 *Nature*, 2005, 437, 529-533
- Cruziat, P. & Tyree, M. T. La montée de la sève dans les arbres. *La Recherche* (Paris), 1990, 21, 406-414
- Ducrey, M.; Huc, R.; Ladjal, M. & Guehl, J.-M. Variability in growth, carbon isotope composition, leaf gas exchange and hydraulic traits in the eastern Mediterranean cedars *Cedrus libani* and *C. brevifolia*. *Tree Physiology*, 2008, 28, 689-701.
- Farquhar, G. & Sharkey, T. Stomatal conductance and photosynthesis *Annual review of Plant Physiology and plant molecular biology*, 1982, 33, 317-345
- Froux, F.; Ducrey, M.; Dreyer, E. & Huc, R. Vulnerability to embolism differs in roots and shoots and among three Mediterranean conifers: consequences for stomatal regulation of water loss? *Trees*, 2005, 19, 137-144
- Granier, A.; Badeau, V. and Bréda, N. Modélisation du bilan hydrique des peuplements forestiers. *Revue Forestière Française*, 1995, 48, 59-68.
- Ladjal M. 2001 - Variabilité de l'adaptation à la sécheresse des cèdres méditerranéens (*Cedrus atlantica*, *C. brevifolia* et *C. libani*) ; aspects écophysologiques. Thèse de Doctorat de l'Université Nancy I, 212 p.
- Magnani, F.; Grace, J. & Borghetti, M. Adjustment of tree structure in response to the environment under hydraulic constraints *Functional Ecology*, 2002, 16, 385-393
- Maherali, H.; Pockman, W. T. & Jackson, R. B. Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation *Ecology*, 2004, 85, 2184-2199.
- Monclus, R.; Dreyer, E.; Villar, M.; Delmotte, F. M.; Delay, D.; Petit, J. M.; Barbaroux, C.; Thiec, D.; Brechet, C. & Brignolas, F. Impact of drought on productivity and water use efficiency in 29 genotypes of *Populus deltoides* x *Populus nigra*. *New Phytologist*, 2006, 169, 765-777
- Tardieu, F.; Zhang, J.; Katerji, N.; Bethenod, O.; Palmer, S. & Davies, W. J. Xylem ABA Controls the Stomatal Conductance of Field-Grown Maize Subjected to Soil Compaction or Soil Drying *Plant Cell and Environment*, 1992, 15, 193-197.
- Tyree, M. T.; Engelbrecht, B. M. J.; Vargas, G. & Kursar, T. A. Desiccation tolerance of five tropical seedlings in Panama. Relationship to a field assessment of drought performance *Plant Physiology*, 2003, 132, 1439-1447
- Zhang, J. W.; Feng, Z.; Cregg, B. M. & Schumann, C. M. Carbon isotopic composition, gas exchange, and growth of three populations of ponderosa pine differing in drought tolerance *Tree Physiology*, 1997, 17, 461-466.

Résumé

L'allongement de la saison sèche estivale pouvant être associé au changement climatique pose de façon cruciale la question de la résistance des espèces à la sécheresse.

Pour faire face à la baisse prolongée de l'alimentation hydrique, les arbres ont développé plusieurs mécanismes de résistance que l'on peut grouper en deux grandes catégories (Ludlow, 1989) :

- une stratégie d'évitement des déficits hydriques par des réponses élastiques (ouverture-fermeture des stomates, mouvements foliaires) et des réponses plastiques (modulation des surfaces absorbantes et transpirantes) ;

- une stratégie de tolérance permettant de supporter la déshydratation sur le long terme.

Ces différents mécanismes peuvent se coordonner autour d'un objectif pour la plante : maintenir l'acheminement de la sève brute entre le sol et l'atmosphère. Pour cela, il faut limiter l'embolie du système conducteur provoquée par les tensions associées à la sécheresse. L'évolution de la perte de conductivité hydraulique, par embolie, en fonction de la sécheresse, permet de déterminer un seuil de vulnérabilité. Ce seuil fait apparaître des relations entre espèces et habitat et entre espèces et région bioclimatique, particulièrement utiles dans un objectif de sélection de provenances. Deux questions sont posées : la première concerne l'hérédité de ce trait et la seconde concerne son rôle potentiel dans une adaptation locale des espèces à une sécheresse accrue.