

# Les réponses des arbres aux contraintes climatiques : aspects écophysiologiques

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 écophysiolgiques.

Les conséquences de l'augmentation de gaz carbonique ( $\text{CO}_2$ ) 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  $\text{CO}_2$ . 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 différée. 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

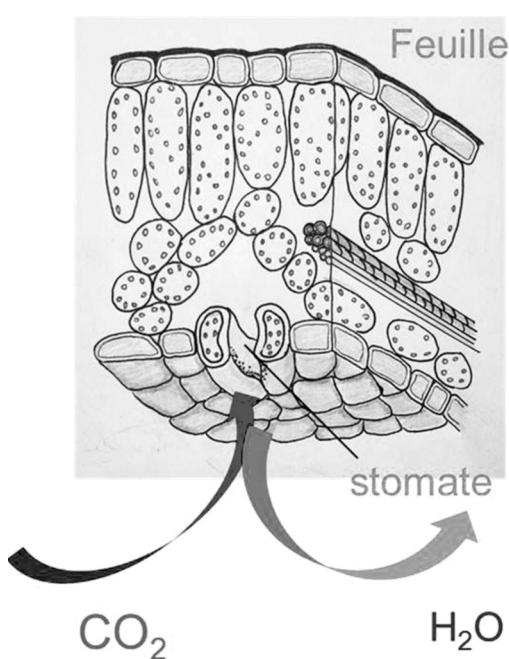
Lorsque l'eau du sol descend en dessous du seuil de 40% de la valeur maximale de la réserve utile, les arbres répondent par la fermeture des pores (stomates) situés au niveau de leurs feuilles ou de leurs aiguilles (GRANIER *et al.* 1995). La réponse stomatique protège ainsi l'arbre contre les pertes 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 abscis-

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<sub>2</sub> provoquant ainsi une réduction de la photosynthèse.

Il y a donc un effet antagoniste du changement climatique sur l'assimilation du CO<sub>2</sub> par les plantes. L'effet « fertilisant » associé à l'augmentation du CO<sub>2</sub> pouvant être contrecarré par une baisse de la photosynthèse liée à la fermeture des stomates.

### Efficience d'utilisation de l'eau et adaptation

Le rapport entre la capacité photosynthétique ou assimilation (A), qui traduit le flux de CO<sub>2</sub> entrant, et le flux de vapeur d'eau sortant (contraint par la conductance stomatique  $g_s$ , Cf. Fig. 1) exprime l'efficience d'utilisation de l'eau instantané  $WUE_i$  (A/g<sub>s</sub>).  $WUE_i$  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 ( $\delta^{13}C$ ).  $WUE_i$  varie entre les espèces et, à l'intérieur d'une même espèce, entre les provenances et présente une heritabilité (BRENDEL *et al.*, 2002). Il n'existe toutefois pas de relations claires entre l'efficience 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

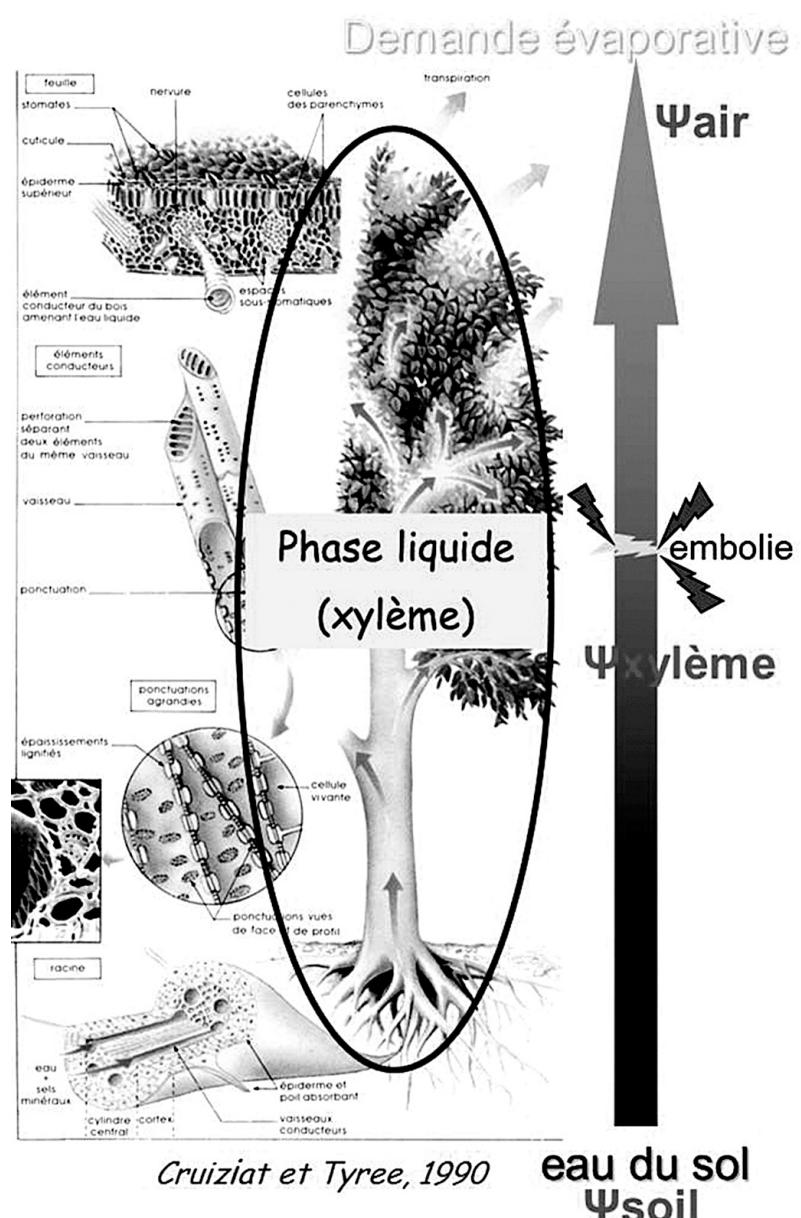
Très peu de travaux en écophysiologie des arbres sont liés à la mesure directe des relations entre survie et tolérance à la sécheresse. La capacité de tolérance à la sécheresse, ou encore tolérance à la dessiccation, requiert des capacités physiologiques particulières. Ces capacités permettent de maintenir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

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-cohéson. 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



Cruiziat et Tyree, 1990

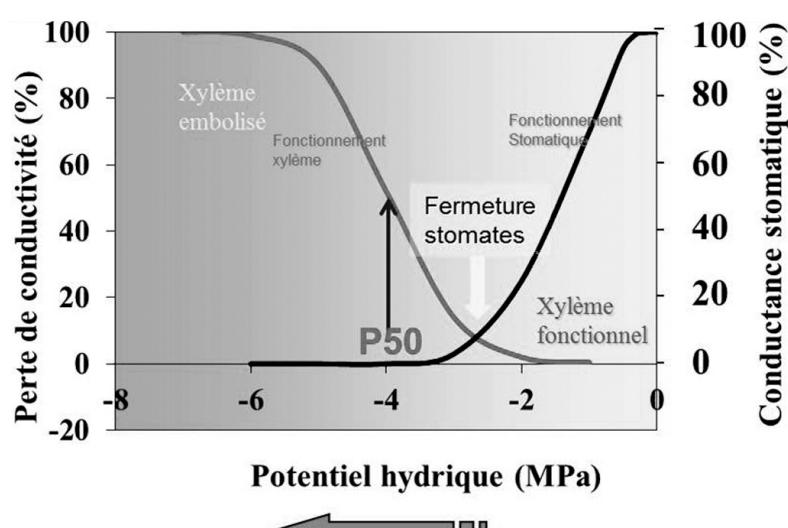
eau du sol  
 $\Psi_{soil}$

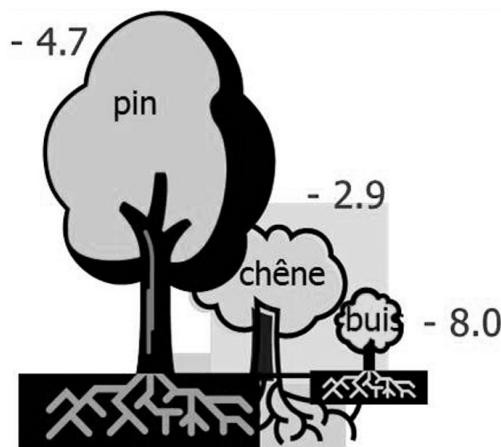
**Fig. 2 (en haut) :**

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 ( $\Psi$  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)

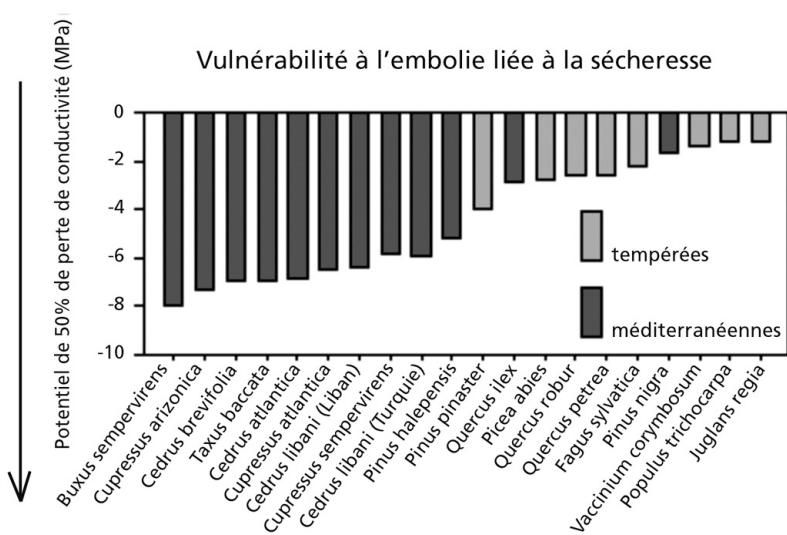




**Fig. 4 :**  
Variabilité du caractère P50 dans un écosystème forestier mélangé comprenant du pin d'Alep, du chêne vert et du buis.  
Valeurs relevées sur le site de Lamanon, Bouches-du-Rhône.

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 mété-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

est utilisée dans le cadre de certains modèles (MAGNANI *et al.* 2002).

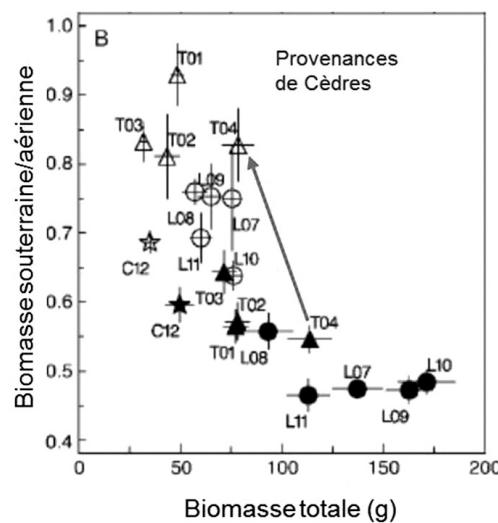
## Approche multi traits de la réponse à la sécheresse

De nombreux traits peuvent être pris en compte pour caractériser la résistance à la sécheresse en écophysiologie. Une démarche d'analyse de ces différents traits qui se rapportent à la croissance, au fonctionnement stomatique, à la tolérance de l'appareil photosynthétique aux fortes températures (thermo-tolérance), au potentiel hydrique moyen pendant la sécheresse ou à la cavitation peut être menée simultanément. Les résultats obtenus, par exemple pour quatre groupes de cèdres méditerranéens, rassemblés par origine géographique, montrent une certaine cohérence dans le classement entre traits fonctionnels, suivant leur comportement vis-à-vis de la sécheresse du sol (Cf. Fig. 7). Ainsi, le cèdre de l'Atlas, qui possède la meilleure croissance annuelle, présente, pour la population observée, la moins bonne résistance à la sécheresse et la plus forte vulnérabilité. Ces différentes approches sont concordantes mais, pour la plupart complexes à mettre en œuvre dans une perspective de sélection ou pour évaluer l'adaptation des populations *in situ* face au changement climatique. Le recours à des traits applicables à large échelle est nécessaire. C'est déjà le cas pour déterminer les potentialités de croissance ( $\delta^{13}\text{C}$ ). Par contre, l'utilisation du trait P<sub>50</sub>, associé à la tolérance à la sécheresse, reste encore à développer.

## Conclusion

Il y a un véritable enjeu à maintenir des conditions assurant l'homéostasie pour l'eau dans la gestion des peuplements. Les aménagements pratiqués (éclaircie, mélange d'espèces...) peuvent ainsi contribuer à une optimisation de la ressource hydrique disponible.

Les espèces les mieux adaptées existent, en vue d'une introduction raisonnée, ou peuvent être identifiées (arboretums, régions naturelles d'origine). Cependant, les taux de survie ou les croissances observées dans ces dispositifs, sont le résultat de facteurs multi-



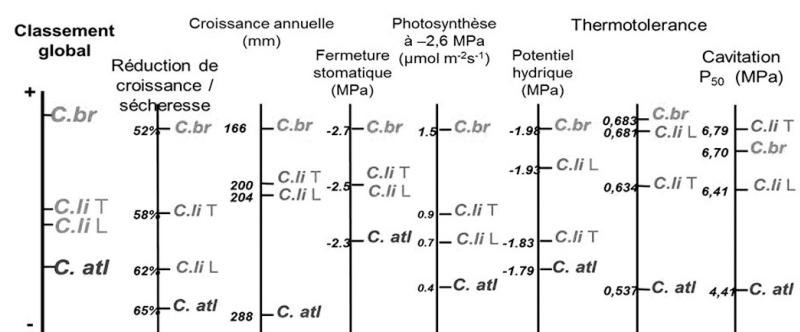
**Fig. 6 :**  
Evolution de la répartition de la biomasse entre parties aérienne et souterraine sous l'effet de la sécheresse illustrée à partir de différentes provenances de *Cedrus libani* originaires du Liban (L) et de Turquie (T), et sur le cèdre de Chypre (C), d'après DUCREY *et al.* 2008. Les plants ont été élevés en conditions d'alimentation en eau optimale (symboles pleins) et en conditions de sécheresse modérée (symboles ouverts).

plexes (attaques d'insectes, dégâts de gel, sécheresse...) qui rendent souvent délicat l'interprétation en termes de tolérance. Les contraintes subies par les populations transplantées conduisent ainsi à une sélection dont il est nécessaire d'identifier précisément la cause.

Sur chacun des ensembles de traits (phénologiques, architecturaux, physiologiques) un champ d'investigation très fécond existe nécessitant une collaboration étroite entre l'écophysiology et la génétique, en relation avec la question de l'adaptation. Ainsi, la mise en évidence d'une potentielle adaptation locale en réponse au changement climatique implique non seulement l'identification des traits pertinents, mais aussi la prise en compte de l'hérédité de ces traits et l'évaluation de leur valeur sélective.

R.H.

**Fig. 7 (ci-dessous)**  
Classement de quatre provenances géographiques de Cèdres : *Cedrus atlantica* originaire du S-E de la France (*C. atl*), *C. libani* du Liban (*C. lib L*), *C. libani* de Turquie (*C. lib T*) et *C. brevifolia* de Chypre (*C. br*). Valeurs de croissance annuelle de semis, de sensibilité de la croissance par rapport à la sécheresse édaphique, de potentiel à fermeture stomatique, de photosynthèse, de potentiel hydrique à pleine turgescence, de thermotolérance et de cavitation (P<sub>50</sub>). Un classement empirique global est obtenu à partir de l'ensemble des classements relatifs, d'après Ladjal 2001.



Roland HUC  
INRA URFM - 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 écophysiologique 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  $\delta^{13}\text{C}$  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.; Knöhl, 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 éco-physiologiques. 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.
- Monclús, 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.; Béthenod, 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'héritabilité de ce trait et la seconde concerne son rôle potentiel dans une adaptation locale des espèces à une sécheresse accrue.