

LE CHÊNE FACE AUX CHANGEMENTS CLIMATIQUES. 2^E PARTIE: SÉCHERESSE ET ADAPTATION (II/III)

Le chêne, une essence de grande plasticité

Ce second article sur le projet Querco présente les effets de la sécheresse et la capacité d'adaptation des jeunes chênes à de nouvelles conditions climatiques. Les résultats de cette expérimentation sont discutés et commentés dans l'optique de leur importance pour la pratique forestière

Par P. Bonfils, M. Arend, T. M. Kuster, P. Fonti, P. Vollenweider, P. Junod et M. S. Günthardt-Goerg*



Feuille de chêne pubescent ayant souffert de la sécheresse lors de l'expérimentation Querco du WSL.

Des jeunes chênes pédonculés, rouvres et pubescents de 2 ans ont été soumis entre 2007 et 2009 à quatre traitements climatiques différents: *sécheresse* (1), *réchauffement de l'air* (2), *combinaison de 1 et 2*, et un traitement de *contrôle* sans modification climatique. Les trois espèces ont été représentées par quatre provenances autochtones chacune (et une d'Italie). Cette expérimentation a été réalisée dans les chambres d'écosystème modélisé de l'Institut fédéral de recherches WSL à Birmensdorf (ZH). Dans la première partie de cette série d'articles, les effets du changement climatique sur la croissance de jeunes chênes ont été présentés. Les résultats ont démontré que l'élévation de la température s'avère moins problématique que la

sécheresse. C'est la raison pour laquelle, dans ce deuxième article, les effets de ce stress hydrique sont discutés plus en détail. Sont présentés non seulement le sol en tant que substrat de croissance et réservoir d'eau, mais également la production de biomasse, le transport d'eau dans le bois, le développement de la morphologie des feuilles et les dégâts foliaires.

La teneur en eau du sol est décisive

Les réserves d'eau dans le sol sont déterminantes pour le comportement des arbres pendant une période de sécheresse. Les chambres d'écosystème modélisé du WSL à Birmensdorf sont conçues pour l'étude de telles questions. Elles se composent d'une verrière de 3 m de haut qui repose sur un fondement hexagonal en béton d'une profondeur de 1,5 m. Celui-ci est divisé en deux compartiments étanches (*lysismètres*) dans lesquels, à l'aide de différents appareils de mesure, le régime hydrique du sol est déterminé (cf. fig. 1, à droite). Avant que les chênes ne fussent plantés, deux sols de forêts de chêne situés

en Suisse ont été choisis pour servir de substrat de croissance dans les chambres d'écosystème modélisé. Un, calcaire, provenant de Brugg (pH 7) et l'autre, acide, d'Eiken (pH 4).

La sécheresse atteint un seuil critique

Pendant les périodes de végétation de 2007 à 2009, les plantes ont été arrosées au moyen d'un système sprinkler. Par temps de pluie, les toits en verre étaient fermés automatiquement, ce qui a permis de contrôler avec exactitude l'irrigation de tous les traitements. Pour les traitements *contrôle* et *élévation de la température*, l'arrosage correspondait à la précipitation moyenne naturelle de Birmensdorf (728 mm d'avril à octobre). Pour les traitements *sécheresse*, l'irrigation artificielle a été réduite en 2007 de 60% par rapport à la précipitation naturelle. En 2008 et 2009, le déficit a été limité à 43%. Afin de tester la capacité de régénération des plantes, celles-ci ont été soumises à des périodes de sécheresse répétées et d'intensité (durée) différente. Ce «programme» de sécheresse a été modifié chaque année (cf. fig.1). En comparaison avec une augmentation de la température plutôt modérée (pendant la journée 1 à 2 °C), la sécheresse décrite ci-dessus s'est avérée très forte. Elle se situait à la limite supérieure d'un scénario défini par des experts climatologues, prévoyant pour 2085 une réduction de la pluviosité de 21–28% [2]. En conséquence, la réduction massive de la production de matière sèche (pousses, feuilles et racines) décrite dans le premier article de cette série ne surprend guère.

Récupération rapide après une période de sécheresse

L'expérimentation Querco montre que les chênes, après une période de sécheresse, se remettent rapidement du stress hydrique subi. La mensuration de l'évapotranspiration, c'est-à-dire, la quantité d'eau qui s'évapore par la végétation (et par le sol aussi), permet d'évaluer l'activité biologique des plantes. En juillet et août 2008, l'irrigation des traitements *séche-*

* Patrick Bonfils, Bonfils-Naturavali (www.naturavali.com); Dr. Matthias Arend; Dr. Thomas M. Kuster; Dr. Patrick Fonti; Dr. Pierre Vollenweider; Dr. Madeleine S. Günthardt-Goerg, tous Institut fédéral de recherches WSL (www.wsl.ch); Pascal Junod, ingénieur forestier d'arrondissement forestier de Boudry/NE et responsable du centre de compétence en sylviculture Lyss (www.bzwlyss.ch).

Traduction: Laurent Goerg

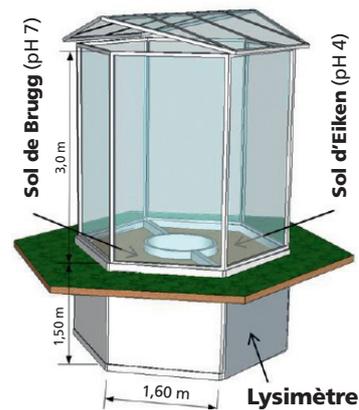
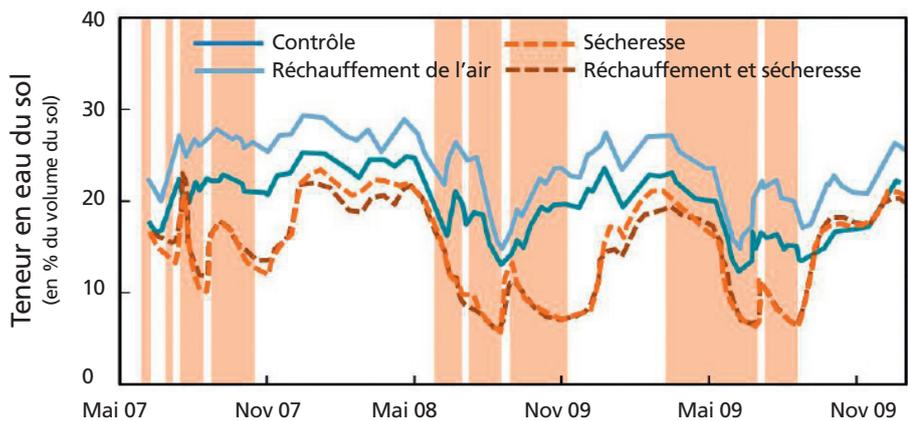


Fig. 1: Teneur en eau du sol acide (pH 4) d'Eiken/AG à 62 cm de profondeur. En brun, les périodes de sécheresse simulées (graphique Arend et al. [1]). Le régime hydrique du sol a varié en fonction de l'irrigation, de l'évaporation et de la croissance des plantes. Figure de droite: modèle d'une chambre d'écosystème modélisé (les portes vitrées étaient ouvertes pour les traitements contrôle et sécheresse, ou partiellement fermées pour l'augmentation de la température. En sous-sol, le lysimètre.

resse a été stoppée, ce qui a pratiquement réduit à zéro l'évapotranspiration. Après la période de sécheresse, en l'espace de 11 jours, cette dernière a de nouveau atteint le niveau des plantes sous irrigation normale (fig. 2). En été 2009, dans les mêmes conditions, un comportement identique a pu être observé. Le fait qu'aucun chêne n'ait dépéri durant les trois ans de l'expérimentation Querco peut être pris comme un indice de la tolérance prononcée du chêne à la sécheresse.

Les feuilles restent intactes

Le bon fonctionnement des feuilles est indispensable à de nombreux processus biologiques de la plante. La photosynthèse, la fixation du carbone ainsi que le transport des nutriments et de l'eau en sont quelques exemples. Le maintien de ces fonctions vitales est capital pour la survie d'un arbre sous des conditions climatiques changeantes. Pendant trois ans, de nombreuses caractéristiques morphologiques ont été analysées afin d'évaluer le développement du feuillage: longueur et largeur de la feuille, longueur du pétiole, poids de la feuille à sec, lobes et

nervures secondaires, ainsi que la pilosité de la face inférieure (Günthardt-Goerg et al. [5]). Sous l'élévation de la température, une tendance générale peut être constatée pour toutes les espèces: augmentation de la longueur de la feuille ainsi que du rapport entre la longueur et la largeur, mais aussi du nombre des lobes et des nervures secondaires. Le traitement sécheresse, par contre, a conduit à une diminution des caractéristiques mentionnées. Pour le traitement combiné élévation de la température et sécheresse, les changements ont été compensés. La variabilité de l'expression de ces caractéristiques est définie par le terme *plasticité* (cf. encadré). Les résultats de l'analyse du feuillage démontrent la *plasticité* très prononcée du chêne, ce qui est un bon indicateur de sa capacité d'adaptation à la sécheresse. Ceci est particulièrement vrai du fait de la haute *plasticité* des caractéristiques physiologiques importantes, telles que le nombre des nervures secondaires (approvisionnement en eau de la feuille) ou de la grandeur de la feuille. Pour tous les traitements sous condition de climat modifié, les résultats montrent une *plasticité* plus prononcée que pour celle du

traitement contrôle. Cette différence de *plasticité* a été constatée pour tous les individus, provenances, espèces et également au niveau du genre (fig. 3). Des dégâts foliaires (décoloration et nécrose) ont été observés pour la première fois en août 2008 sur 14 jeunes arbres (chêne pédonculé et chêne rouvre). En 2009, les dégâts foliaires étaient déjà visibles à fin juin et ont progressé jusqu'à début juillet, même après avoir recommencé l'irrigation. 2% des arbres concernés par le stress de la sécheresse ont montré des symptômes de chlorose (décoloration jaunâtre, signe d'un vieillissement précoce). 12% montrèrent des symptômes de nécrose foliaire marginale (dépérissement d'une partie bordière de la feuille). Les nervures de la feuille n'étaient pas concernées. La concentration des dégâts marginaux de la feuille démontre une mauvaise irrigation de ses parties bordières et sont l'indice certain d'un déficit hydrique. Pendant la 2^e période de sécheresse en août (fig. 2), le nombre d'arbres ayant des dégâts foliaires a augmenté de façon dramatique (57% d'arbres soumis au stress de la sécheresse), certaines pousses étant même complètement desséchées.

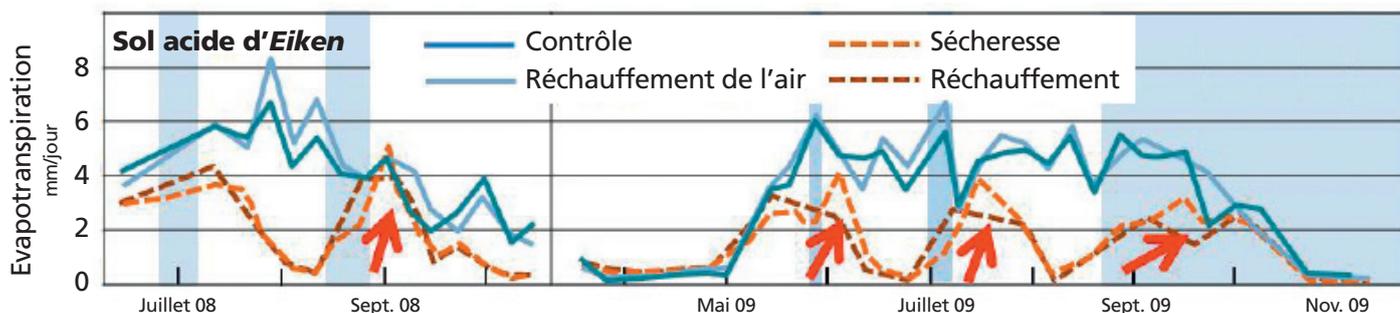


Fig. 2: Evapotranspiration 2008 et 2009 (pour tous les chênes). Les secteurs bleus indiquent les périodes pendant lesquelles toutes les chambres (aussi celles simulant la sécheresse) ont été irriguées (graphique: Kuster et al. [4]). Les chênes du traitement sécheresse (brun) ont récupéré relativement vite lors du renouvellement de l'arrosage et atteint en peu de temps le niveau des plants normalement irrigués (flèches rouges).



Graphique et photo: Madeleine S. Günthardt-Goerg/WSL

Fig. 3: Exemples de dégâts foliaires dus à une sécheresse extrême (2009). Le chêne pédonculé a subi les dégâts les plus importants (en haut à gauche), suivi du chêne pubescent (photo titre) et du chêne rouvre (à droite, avec nécrose foliaire marginale).

Les vaisseaux conducteurs de sève s'adaptent

En plus de sa fonction statique, le bois a aussi la tâche de transporter et distribuer de l'eau (sève brute) dans tout l'organisme. C'est pourquoi, en 2009, des échantillons de bois ont été prélevés de façon arbitraire sur des arbres de provenance différente des trois espèces de chêne (chêne pubescent, pédonculé et rouvre) et analysés au microscope (Fonti et al. [3]).

La sécheresse (fig. 4) a fortement réduit la production de bois. Les cernes de croissance annuelle étaient de largeur nettement réduite, ceci aussi bien pour la sécheresse que pour la combinaison sécheresse et élévation de la température. Le chêne pédonculé a subi une réduction de la production de bois de 66%. Pour les chênes rouvres et pubescents, on a constaté 61% resp. 60% de réduction. Le traitement élévation de la température a lui aussi provoqué une légère modification de la croissance. Alors que, pour les chênes pédonculés et rouvres, on notait un gain de 19% et respectivement 1%, le chêne pubescent, lui, accusait une diminution de la croissance de son diamètre de 10%. En

revanche, l'effet le plus surprenant de la sécheresse a pu être constaté au niveau de la formation des différents types de cellules. Le nombre et la grandeur des vaisseaux responsables pour le transport de l'eau (sève brute) était notablement réduit comparé à celui du traitement de contrôle. En outre, les fibres ligneuses étaient plus petites, et le nombre des cellules parenchymes (stockage de l'amidon) était augmenté. Ces changements correspondent exactement à l'attente des physiologistes en ce qui concerne le comportement d'une plante en cas de sécheresse. Les plantes xeromorphes, et plus particulièrement les arbres, disposent d'un système de vaisseaux conducteurs de la sève très robuste, capable de résister à une forte pression de succion (comme celui se produisant en cas de sécheresse), évitant ainsi que la colonne d'eau (à l'intérieur de l'arbre) ne s'effondre (*cavitation*). Avec des vaisseaux plus petits, ce danger est réduit. Si la colonne d'eau devait quand même s'effondrer, l'énergie nécessaire à son rétablissement est libérée par la mise à disposition des accumulations d'amidon dans les cellules parenchymes. Il est intéressant de remarquer que les grands vaisseaux conducteurs ont été mis

en place au printemps (bois initial), c'est-à-dire avant que la sécheresse en 2009 ne puisse avoir une influence. L'adaptation de leur taille est probablement due à une disponibilité réduite de produits d'assimilation après les périodes de sécheresse de l'année précédente et à une modification de la production d'hormones de croissance par les bourgeons (fig.4).

Sous condition hydrique normale, le chêne pédonculé a montré dans l'expérimentation Querco la formation de vaisseaux plus nombreux et plus larges que le chêne rouvre et le pubescent. Ce système d'approvisionnement en eau performant lui donne – dans de bonnes conditions hydriques – une croissance supérieure aux deux autres espèces de chênes (cf. également article 1, tableau 2: production moyenne de masse foliaire et de bois par arbre). En cas de sécheresse, le chêne pédonculé était à même de réduire ses vaisseaux à la taille de ceux du chêne pubescent et du chêne rouvre. Cette grande plasticité est certainement une explication à la présence du chêne pédonculé dans les milieux les plus variés. Sur des stations sèches ou lors d'une forte période de sécheresse, le chêne

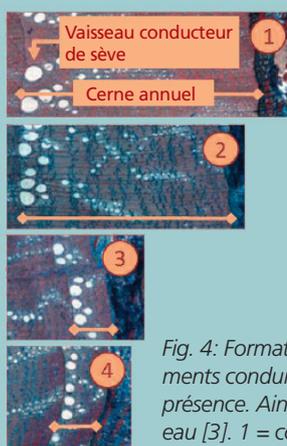


Fig. 4: Formation de cernes de croissance. L'analyse des coupes de tronc du chêne pédonculé montre que les différents traitements conduisent à une adaptation des vaisseaux conducteurs de la sève brute (trachées) en ce qui concerne leur taille et leur présence. Ainsi, le chêne garanti, aussi durant une sécheresse, le bon fonctionnement de son système d'approvisionnement en eau [3]. 1 = contrôle, 2 = élévation température, 3 = sécheresse, 4 = élévation température et sécheresse

La plasticité, c'est quoi?

La survie d'un organisme de grande longévité et lié à son lieu de croissance (comme p. ex. les arbres) dépend avant tout de sa capacité d'adaptation aux modifications continues des conditions environnementales. A cette fin, ces organismes disposent de deux stratégies. Premièrement, l'adaptation des structures génétiques d'une génération à l'autre. On parlera alors de l'évolution. Deuxièmement, l'adaptation directe des réactions physiologiques et/ou du phénotype, c'est-à-dire la *plasticité phénotypique*. Si un individu, une provenance ou une espèce possède une grande plasticité, cela signifie que toute une palette de réactions se trouve à sa disposition, ce qui lui donne un grand potentiel d'adaptation. Ce potentiel peut être mobilisé relativement rapidement.

pédonculé démontre toutefois une capacité de photosynthèse moindre (cf. article 3, à venir) et atteint plus vite ses limites physiologiques que le chêne rouvre ou le chêne pubescent. Ces résultats et leur interprétation confirment les expériences faites sur le terrain par rapport aux qualités écologiques des trois espèces de chêne à l'âge adulte.

La production de biomasse varie selon le type de sol

Le processus de la photosynthèse et la formation de biomasse requiert de l'eau. Sous condition d'irrigation normale, la croissance sur le sol acide d'Eiken/AG, du fait d'une meilleure disponibilité en nutriments, a été nettement supérieure

a celle observée sur le sol calcaire de Brugg/AG (fig. 5). Lors de la sécheresse, la différence s'est amenuisée. Ceci s'explique par la simulation d'une très forte sécheresse, résultant à un arrêt presque complet des activités biologiques du chêne – et ce indépendamment du type de sol (cf. fig. 2). Alors que, sous condition d'irrigation normale, le type de sol influence la croissance

En échange avec la pratique

Pascal Junod est le responsable du centre de compétence en sylviculture au Centre forestier de formation CEFOR à Lyss. En tant qu'ingénieur forestier de l'arrondissement de Boudry dans le canton de Neuchâtel, il est aussi responsable de la gestion de nombreuses chênaies. Voici le second entretien réalisé par Patrick Bonfils à propos de l'expérimentation Querco du WSL:

Patrick Bonfils: Plusieurs résultats de l'expérimentation Querco donnent une image de la grande plasticité du chêne. Est-ce que ton expérience professionnelle corrobore ces résultats? As-tu des exemples?

Pascal Junod: C'est vrai, le projet Querco nous permet de mieux comprendre, jusque dans le fonctionnement intime des jeunes arbres, ce que nous observons au quotidien dans les peuplements. Les chênes, toutes espèces confondues, sont des arbres dotés d'une extraordinaire souplesse, au sens le plus large du terme. J'ai vu par exemple des fourrés de chêne (d'une hauteur dominante d'environ 2 mètres) se redresser et reprendre leur croissance verticale après avoir été complètement écrasés par la neige lourde et être restés plusieurs jours à plat sur le sol. Comme autre exemple, il n'est pas rare, au printemps, d'observer des chênes quasi intégralement défoliés par des chenilles se rétablir et reverdir en l'espace de quelques semaines.

La capacité de régénération des jeunes chênes après une période de sécheresse a stupéfié les chercheurs du WSL. Peux-tu en dire de même au vu et au su de ton expérience pratique?

Cette faculté des jeunes chênes à endurer les périodes sèches est impressionnante et tout à fait confirmée par les observations de la pratique, notamment lors de l'été 2003 et sur les stations les plus diverses, même les plus séchardes.

L'été 2003 est rentré dans l'histoire du fait de sa grande sécheresse. As-tu un souvenir du comportement des chênes à cette

époque et dans les années qui suivirent (du jeune plant à l'arbre mature)?

La canicule 2003 fut effectivement hors norme et très sélective pour la végétation forestière. Comparés aux autres espèces, les chênes s'en sont très bien tirés. Même si quelques individus ont succombé, il n'y a pas eu, dans mon arrondissement, de dégâts «visibles». La sélection s'est opérée de manière individuelle, très éparse dans l'espace. Dans le temps également, le déclin des plus faibles s'est étalé avec beaucoup d'inertie, jusqu'à cinq ou six ans après l'été 2003. Sur les jeunes forêts (recrûs, fourrés, perchis), je n'ai observé aucun impact. Le projet Querco confirme l'adaptabilité fascinante des jeunes chênes face à la sécheresse et à la canicule puisque durant les trois années d'expérience et de mise en stress, absolument aucune tige n'a disparu.

Quelle a été l'influence des sols de l'expérimentation Querco (acide contre calcaire)? Le sol joue-t-il un rôle dans la résistance à la sécheresse?

Suivant le type de sol, on a observé de grandes différences de croissance. L'expérimentation Querco a montré que toutes les espèces de chêne avaient une meilleure croissance sur sol acide. En combinaison avec une bonne irrigation, c'est d'abord le chêne pédonculé qui a su exploiter son grand potentiel de croissance. La forte croissance (haute évapotranspiration) renforce par contre en cas de sécheresse (et de température élevée) le déficit hydrique, ce qui conduit à de fortes pertes de croissances et un stress hydrique d'autant plus prononcé pour les chênes. La question du régime hydrique semble, de façon générale, être plus importante que celle du pH, les cas extrêmes mis à part! Dans ce contexte, les caractéristiques des sols, comme par exemple la profondeur et le sous-sol (écoulement), jouent un rôle important.

Cette interview sera poursuivie dans une prochaine édition de LA FORÊT.

Propos recueillis par Patrick Bonfils



Fig. 6: Les chênes (à l'intérieur de l'espace en jaune) ont bien supporté la chaleur de l'été 2003. A l'encontre d'autres espèces d'arbres, lesquelles montrent une forte perte de feuillage.

Photo: D. Horisberger

des jeunes chênes, il semble que la température et la sécheresse n'influencent que peu les réactions spécifiques dues au sol. Dans le tableau 1, les constatations importantes concernant le sol et la croissance sont résumées.

Considérations

Toutes les espèces ainsi que toutes les provenances de chênes analysés ont relativement bien supporté les fortes périodes de sécheresse (pas de dépérissement) et ont tous démontré une étonnante capacité de régénération. Leur grande plasticité leur a permis de s'adapter rapidement aux changements de conditions de l'environnement. La morphologie des feuilles ainsi que la formation de vaisseaux conducteurs du bois l'ont montré clairement. Les résultats de l'expérimentation Querco ont confirmé quelques caractéristiques écologiques connues des trois espèces de chêne étudiées. Le chêne pédonculé semble être de façon générale moins tolérant à la sécheresse que le chêne pubescent et le chêne rouvre. Par contre, étant un chêne à la croissance robuste, il réagit de façon très flexible aux changements de l'environnement, ce qui lui permet de s'établir sur des sites très différents.

Intérêt pour les pousses proleptiques

Le chêne est capable de former des pousses proleptiques (pousses de la Saint-Jean) si les conditions de croissance s'y prêtent. Une partie des différences de hauteur des arbres étudiés entre les espèces et les provenances sont dues à ce phénomène. Ainsi, l'expérimentation Querco montre que le chêne pédonculé a sur l'ensemble des provenances souvent formé un 2^e jet. Pour les chênes rouvres et pubescents, les résultats ont été plus hété-

Sol calcaire de Brugg/AG (pH 7)	contra	sol acide d'Eiken/AG (pH 4)
Élev. temp. du sol		L'élévation de la température de l'air a eu un effet mesurable sur les 2 sols. Celle-ci fut légèrement plus élevée sur un sol calcaire que sur un sol acide. Cet effet diminue en fonction de la profondeur.
Régime hydrique		Les précipitations (irrigation) et la croissance (consommation) déterminent le régime hydrique. Celui-ci est fortement influencé par le type de sol (cf. ci-dessous). Les différentes valeurs du pH n'ont par contre aucune influence directe sur le régime hydrique.
Production bois et masse foliaire Irrigation normale		La production de bois et de masse foliaire sur le sol acide était beaucoup plus élevée que sur le sol calcaire et ceci particulièrement prononcé en cas d'augmentation de la température de l'air.
Sécheresse		Peu de différence sous condition de sécheresse et combinaison augmentation de la température et sécheresse.
Croissance racines Irrigation normale		La croissance des racines fut plus importante dans un sol acide. Il est à noter que la différence entre les deux sols était moindre que pour la production de matière sèche en surface (cf. ci-dessus).
Sécheresse		En cas de sécheresse, une croissance réduite identique a été constatée pour les deux types de sol.

Tableau 1: Influence du sol sur la croissance des jeunes chênes (KUSTER ET AL. [4]).

rogènes. Tandis que le chêne pubescent de Loèche a produit relativement souvent des pousses proleptiques, ce phénomène a été rare pour le chêne rouvre de Wädenswil. Ces constatations ne doivent pas être prises comme critère de sélection. Elles montrent simplement que les différentes espèces de chêne disposent d'un système de croissance très subtil, lequel réagit avec flexibilité aux changements climatiques.

Autres informations:

Expérimentation Querco et projet Querco-Pratique sur www.wsl.ch/querco.

Bibliographie:

[1] Arend M., Kuster T. M., Günthardt-Goerg M. S., Dobbertin M. (2011): Provenance-specific growth responses to drought and air warming in three European oak species (*Quercus robur*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*). *Tree Physiology* 31: 287–297.

[2] CH2011 (2011): Swiss Climate Change Scenarios CH2011, published by C25M, MeteoSwiss, ETH, NCCR Climate and OCCC, Zürich, Switzerland, 88 pages.

[3] Fonti P., Heller O., Cherubini P., Rigling A., and Arend M. (2013): Wood anatomical responses of oak saplings exposed to air warming and soil drought. *Plant Biology. Plant Biology* 15, 210–219.

[4] KUSTER T. M., AREND M., BLEULER P., GÜNTHARDT-GOERG M. S., AND SCHULIN R. (2013): Water regime and growth of young oak stands subject-ed to air-warming and drought on two different forest soils in a model ecosystem experiment. *Plant Biology*, 15, suppl. 1, 138–147.

[5] Günthardt-Goerg M. S., Kuster T. M., Arend M., Vollenweider P. (2013): Foliage response of young central European oaks to air warming, drought and soil type *Plant Biology, Plant Biology*, 15, suppl. 1: 185–197.

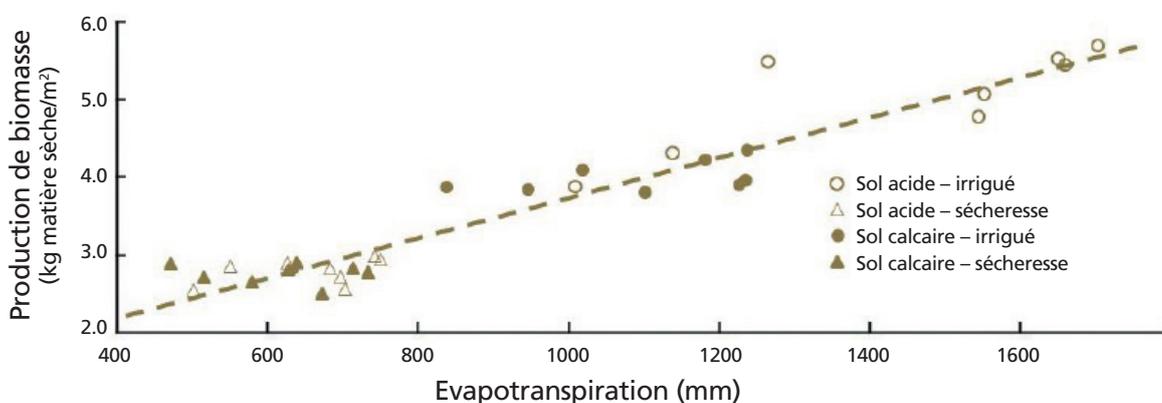


Fig. 5: Évapotranspiration et production de biomasse (en surface et en sous-sol) en 2008 et 2009. Sous condition d'irrigation normale, les chênes (toutes les espèces) produisent nettement plus de matière sèche sur sol acide. En cas de sécheresse, aucune différence est constatée (fig. modifiée de Kuster et al. [4]).