



HAL
open science

Diversité des caractéristiques écophysiological des chênes européens quelques exemples

Erwin Dreyer, Micheline Colin-Belgrand, Isabelle Souiller, Ph. Biron, Florence
Bousquet, Gilbert Aussenac

► **To cite this version:**

Erwin Dreyer, Micheline Colin-Belgrand, Isabelle Souiller, Ph. Biron, Florence Bousquet, et al.. Diversité des caractéristiques écophysiological des chênes européens quelques exemples. *Revue forestière française*, 1990, 42 (2), pp.174-181. 10.4267/2042/26058 . hal-03425078

HAL Id: hal-03425078

<https://hal.science/hal-03425078v1>

Submitted on 10 Nov 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

DIVERSITÉ DES CARACTÉRISTIQUES ÉCOPHYSIOLOGIQUES DES CHÊNES EUROPÉENS QUELQUES EXEMPLES

E. DREYER - Micheline COLIN-BELGRAND - Isabelle SCULLER
Ph. BIRON - Florence BOUSQUET - G. AUSSENAC

Les Chênes utilisés dans les forêts européennes ont des exigences écologiques très variables d'une espèce à l'autre. Ainsi, les différences entre Chêne pédonculé (*Quercus robur* L.) et Chêne sessile (*Quercus petraea* Matt. Liebl.) sont maintenant bien documentées (Becker et Lévy, 1982) ; dans les cas extrêmes, des périodes de sécheresse peuvent d'ailleurs se traduire par une mortalité sélective des premiers. Le Chêne rouge d'Amérique (*Quercus rubra* L.) introduit en Europe présente des exigences écologiques assez différentes des deux premières espèces, étant sensible au calcaire, à l'anoxie racinaire et par contre plus résistant à des périodes d'alimentation en eau réduite (Timbal, 1989).

Le facteur alimentation hydrique joue apparemment un rôle important dans cette variabilité des exigences écologiques des espèces. Nous proposons de ce fait un examen de quelques caractéristiques écophysiologiques liées à l'économie de l'eau dans une gamme assez large d'espèces de chênes européennes ou introduites.

Nous précisons dans un premier temps comment et à quel niveau peut être analysée cette diversité de comportements, puis nous donnerons quelques exemples illustrant à la fois parentés et différences entre espèces et, dans certaines espèces, entre provenances.

CIRCULATION DE L'EAU DANS LES ARBRES ET CRITÈRES DE DIFFÉRENCIATION ENTRE ESPÈCES

La circulation de l'eau dans un arbre ou dans une plante herbacée est le plus souvent décrite à l'aide d'un modèle utilisant l'analogie avec un circuit électrique. La figure 1 illustre ce modèle (p. 175). L'évaporation de l'eau au niveau des feuilles ou transpiration (E) provoque l'apparition d'un gradient de potentiel hydrique Ψ entre le sol et les feuilles ; la circulation dans chacun des

segments du circuit (du sol aux racines, des racines au tronc, dans le tronc, du tronc aux feuilles) est décrite à l'aide d'une équation du type loi d'Ohm :

$$E = (\Psi_1 - \Psi_2) / R$$

où R représente la résistance hydraulique du segment considéré. Cette expression n'est cependant valide qu'en régime conservatif, c'est-à-dire en l'absence de pertes ou de gains d'eau dans le segment. Comme tronc et racines des arbres peuvent constituer des réservoirs d'eau non négligeables (quoique généralement inférieurs à la quantité d'eau transpirée en 2-3 jours), il convient de compléter le modèle en introduisant des capacités à tous les niveaux du circuit. Ce modèle sert d'unité de base à la plupart des modèles intégrés de circulation de l'eau dans les arbres (Tyree, 1988 ; Cruziat et Granier, 1989).

L'évaporation se produit dans les cavités sous-stomatiques des feuilles, et l'eau s'échappe sous forme vapeur. C'est à ce niveau que se situe la résistance la plus importante, d'une part parce qu'elle est la plus élevée de l'ensemble du circuit et qu'elle limite ainsi les flux, d'autre part parce que cette résistance est variable, contrairement aux résistances précédentes, et contrôlée par la plante par l'intermédiaire du degré d'ouverture des stomates. Nous nous intéresserons donc aux structures stomatiques de nos chênes pour tester leur variabilité.

Les variations d'intensité de transpiration, combinées aux variations de disponibilité en eau des sols, provoquent des variations de potentiel hydrique de l'eau circulant dans les feuilles. Les cellules foliaires, bordées par leurs membranes hémiperméables (en première approximation) et leur paroi semi-rigide, vont échanger de l'eau avec le circuit de circulation général, un peu comme les capacités de la figure 1. Quelques paramètres décrivant le fonctionnement de ces capacités seront décrits.

D'autres aspects du fonctionnement hydrique peuvent être pris en compte (circulation dans les troncs, cavitation, etc...) pour tester les différences entre espèces. Cependant, l'adaptation à des alimentations hydriques défavorables suppose non seulement l'économie de l'eau disponible pour les plantes et une résistance-survie au dessèchement, mais aussi la capacité à produire de la biomasse, c'est-à-dire en premier lieu à maintenir une photosynthèse significative même en conditions défavorables. Nous analyserons sous cet angle les réactions physiologiques à des conditions anoxiques dans les sols.

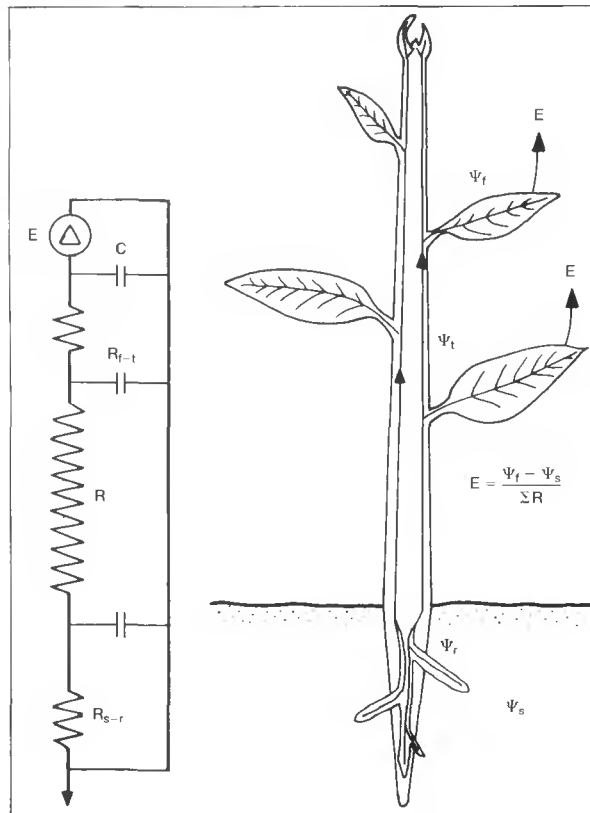


Figure 1

SCHEMA REPRESENTANT UN MODELE DE CIRCULATION DE L'EAU DANS LES PLANTES, BASE SUR L'ANALOGIE ELECTRIQUE.

L'eau circule suivant les gradients de potentiel Ψ des racines aux feuilles. L'intervention des réserves hydriques de la plante est représentée par les capacités.

COMPARAISON DES CAPACITÉS DE TISSUS FOLIAIRES DE DIFFÉRENTES ESPÈCES DE CHÊNES À TOLÉRER UN DESSÈCHEMENT

En perdant ou en gagnant de l'eau, suivant que le potentiel hydrique des circuits principaux chute ou augmente, les cellules subissent une diminution ou une augmentation de volume. Ces variations de volume se traduisent par des modifications concomitantes de deux de leurs caractéristiques essentielles du point de vue des relations hydriques : leur potentiel osmotique π , négatif par convention, et généré par la présence dans les vacuoles de quantités importantes de solutés, et leur pression de turgescence P , positive parce que tendant à chasser l'eau des cellules, et correspondant à la pression exercée par la paroi sur le contenu cellulaire. Le potentiel hydrique de la cellule est toujours égal à la somme algébrique de π et de P . Une diminution de volume provoque une diminution de π et de P : c'est ce qui est représenté sur la figure 2, ci-dessous. La turgescence s'annule quand la cellule perd des quantités trop importantes d'eau ; par la suite, $\pi = \Psi$. La perte de turgescence, apparaissant clairement sur la figure, s'accompagne de perturbations du fonctionnement cellulaire.

La notion d'adaptation à la sécheresse découle de ces observations : une cellule ou un tissu sera d'autant plus apte à supporter le dessèchement qu'il (ou elle) maintient sa turgescence P longtemps quand le potentiel hydrique diminue. Cet objectif est atteint pour une large part en présentant des potentiels osmotiques à pleine turgescence π_0 faibles (élevés en valeur absolue).

Les relations entre potentiel hydrique, potentiel osmotique et teneur en eau peuvent être obtenues facilement à l'aide de la technique des courbes pression-volume (Dreyer et al., 1989).

Une comparaison de valeurs moyennes de potentiel osmotique à pleine turgescence (quand $\pi_0 + P = \Psi = 0$), et de potentiel hydrique à perte de turgescence Ψ_{pt} obtenues par différents auteurs sur des espèces européennes et américaines de chênes, est présentée au tableau I (p. 177).

Se distinguent très nettement de la moyenne des espèces les Chênes pubescents et verts (*Quercus pubescens* et *Quercus ilex*), qui présentent les valeurs de π_0 et Ψ_{pt} les plus faibles, encore que les feuilles jeunes de Chêne vert soient sensiblement moins résistantes que des

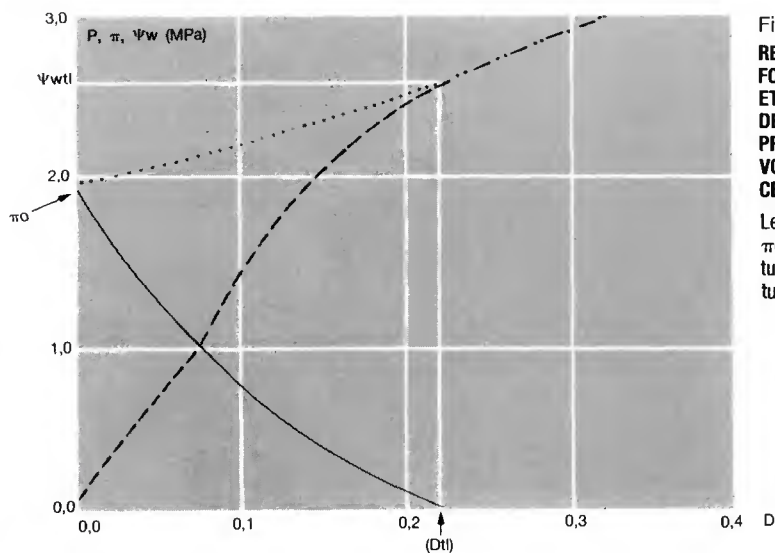


Figure 2
**RELATIONS HYDRIQUES
FOLIAIRES : ÉVOLUTION DE Ψ , π
ET P EN FONCTION DU DÉFICIT
DE SATURATION D ,
PROPORTIONNEL À LA PERTE DE
VOLUME DE L'ENSEMBLE DES
CELLULES DE LA FEUILLE.**

Les deux points essentiels sont π_0 , potentiel osmotique à pleine turgescence, et Ψ à perte de turgescence.

Diversité des caractéristiques écophysologiques des Chênes européens

feuilles anciennes de l'année précédente. Les valeurs les plus élevées, supérieures à $-1,50$ MPa pour π_0 et $-2,2$ MPa pour Ψ_{wpt} sont présentées par les deux Chênes français (*Quercus robur* et *Quercus petraea*), et par des espèces américaines comme *Quercus alba* et *Quercus ellipsoidalis*. Un groupe de Chênes, essentiellement américains, présente des valeurs intermédiaires ; il s'agit du Chêne rouge d'Amérique (*Quercus rubra*) et de diverses autres espèces voisines.

Il faut remarquer que la variabilité interspécifique est souvent plus faible que la variabilité intraspécifique. Ainsi la variation en fonction de l'âge, apparaissant dans les données de *Quercus ilex* ou les différences apparaissant entre jeunes plants de *Quercus petraea* élevés en serre et arbres adultes en peuplement, montrent que d'une façon générale les paramètres hydriques d'une espèce ne doivent en aucun cas être considérés comme des caractéristiques immuables, mais comme susceptibles de se modifier en fonction de l'environnement et de l'activité physiologique des arbres.

Les différences observées dans la capacité des tissus foliaires à tolérer un dessèchement permettent de différencier des espèces adaptées ou non à des situations sèches ; elles ne constituent cependant pas un critère unique de différenciation ; l'absence de différence entre Chênes pédonculé et sessile l'illustre assez bien.

Tableau I **Valeurs du potentiel osmotique à pleine turgescence (π_0 , en MPa) et du potentiel hydrique à perte de turgescence (Ψ_{wpt} , en MPa) relevées pour un certain nombre d'espèces du genre *Quercus***

Les sections systématiques auxquelles se rattachent les espèces sont indiquées. Les valeurs obtenues sur des plants prétraités par une sécheresse contrôlée sont désignés par « sec ». Pour *Q. ilex*, on a précisé s'il s'agit de feuilles de l'année (jeunes) ou de l'année précédente (anciennes)
(tableau tiré de Dreyer *et al.*, soumis à *Annales des Sciences forestières*)

| Espèce | Section | π_0 | Ψ_{wpt} | Auteurs * |
|---|--------------|--------------|-----------------|-----------------------------------|
| <i>Quercus ilex</i> | <i>ilex</i> | - 1,82 | - 2,39 (jeunes) | Dreyer <i>et al.</i> , soumis ASF |
| <i>Quercus pubescens</i> | <i>robur</i> | - 2,43 | - 4,10 (anc.) | |
| | | - 2,5 ± 0,4 | - 4,0 ± 0,5 | Guyon, 1987 |
| | | - 2,14 | - 2,81 | Dreyer <i>et al.</i> , soumis ASF |
| <i>Quercus rubra</i> | <i>rubra</i> | - 2,0 ± 0,1 | - 2,5 ± 0,2 | Dreyer, non publié |
| | | - 1,76 | - 2,62 | Parker <i>et al.</i> , 1982 |
| | | - 1,98 | - 2,67 | Bahari <i>et al.</i> , 1985 |
| <i>Quercus velutina</i> | <i>rubra</i> | - 2,26 | - 2,73 | Bahari <i>et al.</i> , 1985 |
| <i>Quercus petraea</i> (arbre adulte en peuplement) | <i>robur</i> | - 2,26 | - 3,04 | Dreyer <i>et al.</i> , soumis ASF |
| <i>Quercus muehlenbergii</i> | <i>alba</i> | - 2,05 | - 2,61 | Abrams et Knapp, 1986 |
| <i>Quercus macrocarpa</i> | <i>alba</i> | - 1,56 | - 2,04 | |
| | | - 2,10 | - 2,66 (sec) | Parker et Pallardy, 1988 |
| <i>Quercus stellata</i> | <i>alba</i> | - 1,82 | - 2,48 | Parker et Pallardy, 1988 |
| | | - 2,08 | - 2,81 (sec) | |
| <i>Quercus alba</i> | <i>alba</i> | - 1,67 | - 1,99 | Parker et Pallardy, 1987 |
| | | - 1,97 | - 2,64 | Parker <i>et al.</i> , 1982 |
| | | - 1,47 | - 2,02 | Parker et Pallardy, 1988 |
| | | - 1,95 | - 2,53 (sec) | |
| <i>Quercus robur</i> (jeunes plants en serre) | <i>robur</i> | - 1,46 | - 2,24 | Dreyer <i>et al.</i> , soumis ASF |
| <i>Quercus petraea</i> (jeunes plants en serre) | <i>robur</i> | - 1,45 | - 2,04 | Dreyer <i>et al.</i> , soumis ASF |
| <i>Quercus ellipsoidalis</i> | <i>rubra</i> | - 0,83 - 1,2 | - 0,99 - 1,72 | Abrams, 1988 |

* Pour les références bibliographiques, cf. pp. 172-173.

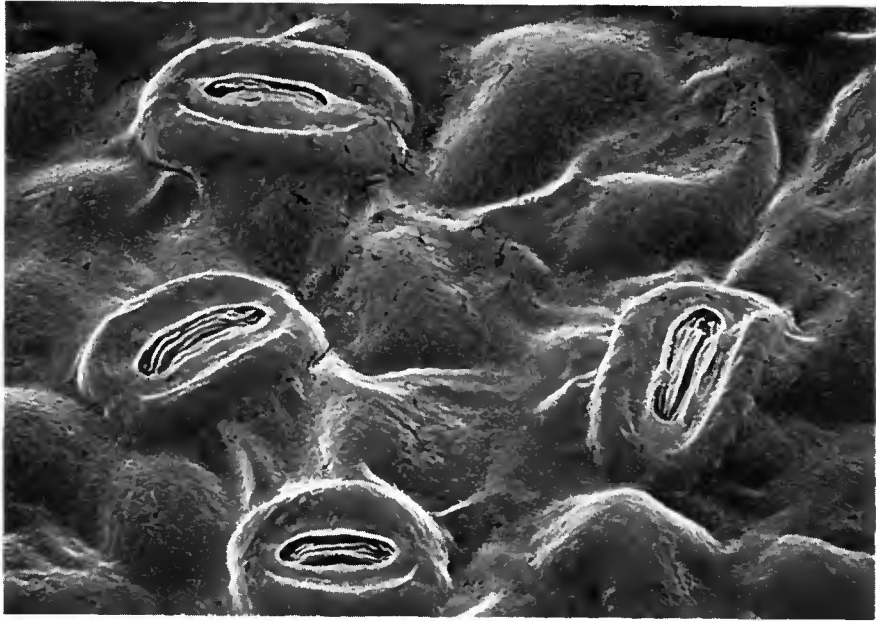


Figure 3 MICROPHOTOGRAPHIES ÉLECTRONIQUES À BALAYAGE DE SURFACES FOLIAIRES DE *Q. PETRAEA* (EN HAUT) ET DE *Q. ROBUR* (EN BAS).

Les stomates sont bien visibles. Notez la différence dans les structures de cires.
La longueur des ostioles est d'environ 15 μm .

STRUCTURE DES STOMATES ET DES SURFACES FOLIAIRES

Les stomates sont les structures d'échanges privilégiées entre la feuille et l'atmosphère environnante, contrôlant les pertes d'eau, mais pouvant aussi réduire l'entrée du CO₂ indispensable à la photosynthèse.

Si les différences de structures de surfaces foliaires entre espèces de Chênes sont bien décrites, avec en particulier la pilosité du Chêne pubescent due à la présence de longs trichomes, et les différences de structure des cires qui donnent leur aspect caractéristique aux feuilles de Chêne sessile, les caractéristiques des stomates proprement dits sont moins bien connues.

La figure 3 (p. 178) présente des microphotographies obtenues par microscopie électronique à balayage, de stomates de Chêne sessile et de Chêne pédonculé. Les différences de structures de cires apparaissent très nettement. On reconnaît aussi nettement les stomates, avec leur ostiole et les deux cellules de garde renflées.

Les caractéristiques des structures stomatiques peuvent être comparées en utilisant des critères de densités et de dimensions. Les densités peuvent s'exprimer par rapport à la surface (densité stomatique), ou par rapport aux nombres de cellules épidermiques (index stomatique); ce dernier critère réduit la variabilité due à des différences de croissance des feuilles provoquées par l'environnement, et est donc plus fortement lié au génotype. Des comparaisons de ce type sont actuellement menées par I. Scullier sur des provenances de cinq espèces de Chênes de la section *robur* (*Quercus robur*, *Quercus petraea*, *Quercus pyrenaica*, et *Quercus canariensis*).

Sur des semis élevés en conditions strictement identiques, sous faible éclaircissement, on constate que la variabilité entre provenances à l'intérieur d'une espèce est plus importante que la variabilité globale entre espèces. Des écarts de densités existent (figure 4, ci-dessous); mais ces écarts sont fortement diminués dès que l'on s'intéresse aux index stomatiques. De même, les dimensions des stomates sont peu variables. Ces résultats feront l'objet d'une analyse plus détaillée dans le travail de thèse de I. Scullier (1990).

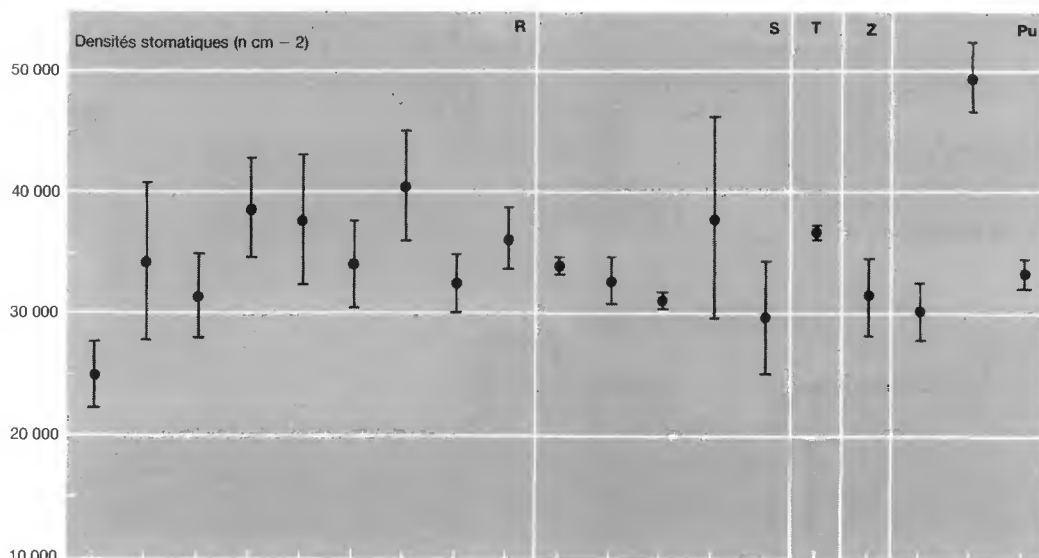


Figure 4 VARIATIONS DE DENSITÉS STOMATIQUES DE SEMIS DE DIVERSES PROVENANCES EUROPÉENNES DE CHÊNES ÉLEVÉS EN CHAMBRE CLIMATISÉE. Chaque point correspond à des mesures réalisées sur une provenance donnée. Espèces : *Q. robur* (R), *Q. petraea* (S), *Q. pyrenaica* (T), *Q. canariensis* (Z) et *Q. pubescens* (Pu).

Cette relative uniformité, obtenue sur des semis élevés en conditions uniformes, n'implique cependant pas que sur des arbres adultes, se développant dans des environnements contrastés, n'apparaissent des différences de densité stomatique sans doute plus que d'index stomatique, induites par les conditions de croissance des feuilles.

RÉACTIONS À L'ANOXIE RACINAIRE

Des différences de sensibilité à l'anoxie entre Chênes sont fréquemment décrites. Ainsi, le Chêne rouge d'Amérique est particulièrement sensible, alors que le Chêne pédonculé est plus tolérant (Belgrand, 1983). Ces différences de tolérance se manifestent sur de jeunes semis en conditions contrôlées, en premier lieu par la capacité de produire des racines adaptatives dans les horizons superficiels non ennoyés (Biron, 1988), mais elles s'expriment aussi au niveau de l'assimilation nette de CO_2 , comme l'illustre la figure 5, ci-dessous.

Si ces diminutions de photosynthèse ne sont en aucun cas provoquées par des problèmes d'alimentation hydrique (le potentiel hydrique reste très élevé même sur des plants ennoyés), elles sont cependant accompagnées de perturbations de l'alimentation minérale, en particulier d'une diminution de l'azote total et du phosphore total foliaire.

Les trois espèces se distinguent très nettement par l'intensité de leurs réactions : relativement limitées chez le Chêne pédonculé, malgré la très grande variabilité interindividuelle, elles sont plus marquées chez le Chêne rouge d'Amérique (*Quercus rubra*), mais aussi chez le Chêne des marais (*Quercus palustris*).

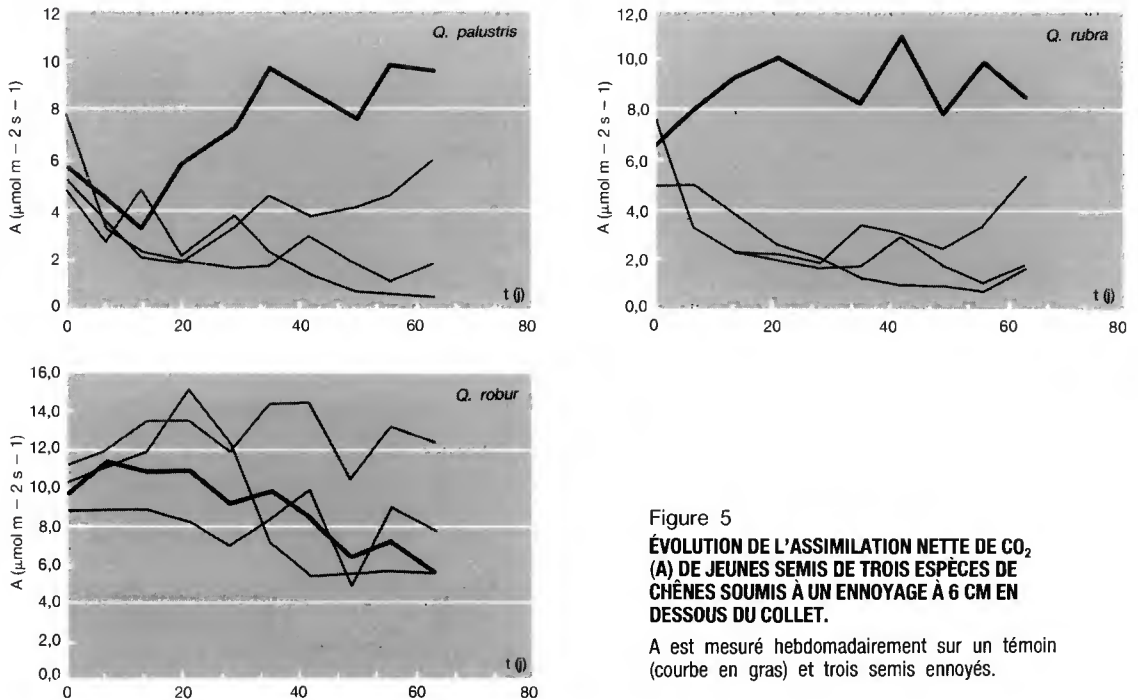


Figure 5

ÉVOLUTION DE L'ASSIMILATION NETTE DE CO_2 (A) DE JEUNES SEMIS DE TROIS ESPÈCES DE CHÊNES SOUMIS À UN ENNOYAGE À 6 CM EN DESSOUS DU COLLET.

A est mesuré hebdomadairement sur un témoin (courbe en gras) et trois semis ennoyés.

CONCLUSIONS

Ces quelques exemples très contrastés illustrent l'existence d'une variabilité importante entre espèces de Chênes en ce qui concerne les réactions au facteur hydrique. Mais, dans le même temps, elles soulignent les difficultés que doivent affronter les écophysiologicalistes pour cerner les critères de différenciations entre espèces et provenances. De fait, la relative méconnaissance des mécanismes des réactions physiologiques aux contraintes, et surtout des liens de causalité entre les différentes perturbations observées lors de nos expérimentations, ne nous permet pas à l'heure actuelle de définir avec précision le ou les critères adaptatifs les plus significatifs, susceptibles de servir de base à des screenings ou des programmes d'amélioration. Cependant, les progrès rapides réalisés tant du point de vue des techniques de mesure et d'études que de l'analyse de mécanismes physiologiques tant sur ligneux que sur plantes annuelles, laissent espérer à moyen terme une bien meilleure connaissance des mécanismes d'adaptation des essences forestières à leur environnement, et surtout de leurs réactions à des perturbations et des agressions de cet environnement.

E. DREYER - Isabelle SCUILLER
Florence BOUSQUET - G. AUSSENAC
Laboratoire de Bioclimatologie et d'Écophysiological forestières
CENTRE DE RECHERCHES FORESTIÈRES (INRA)
CHAMPENOUX 54280 SEICHAMPS

Micheline COLIN-BELGRAND - Ph. BIRON
Laboratoire d'Étude des Sols et de la Nutrition
CENTRE DE RECHERCHES FORESTIÈRES (INRA)
CHAMPENOUX 54280 SEICHAMPS

BIBLIOGRAPHIE

- BECKER (M.), LÉVY (G.). — Le Dépérissement du Chêne en forêt de Tronçais. Les causes écologiques. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 39, 1982, pp. 439-444.
- BELGRAND (M.). — Comportement de jeunes plants feuillus (Chêne pédonculé, Chêne rouge, Chêne sessile, Hêtre) sur substrat ennoyé. Adaptations racinaires. Application à la mise en valeur forestière des pseudo-gleys. — Thèse Docteur Ingénieur INA, 1983.
- BIRON (P.). — Effets à court et à moyen terme de l'anoxie racinaire sur trois espèces de Chênes (*Quercus robur*, *Quercus rubra* et *Quercus palustris*) : croissance, nutrition minérale, échanges gazeux. — Université de Nancy, 1988 (DEA Biologie végétale forestière).
- CRUIZIAT (P.), GRANIER (A.), CLAUSTRÉS (J.-P.), LACHAIZE (D.). — Diurnal evolution of water flow and potential in an individual spruce : experimental and theoretical study. In : Forest Tree Physiology, Proceedings International Symposium, Nancy, 1989, à paraître.
- DREYER (E.), BOUSQUET (F.), DUCREY (M.). — Analysis of water relations in woody shoots by means of pressure volume curves on four European oak species. — *Annales des Sciences forestières*, 1990.
- TIMBAL (J.). — Le Chêne rouge d'Amérique. Ecologie et facteurs limitants. — *Revue forestière française*, vol. XLII, n° 2, 1990, pp. 165-173.
- TYREE (M.T.). — A dynamic model for water flow in a single tree : evidence that models must account for hydraulic architecture. — *Tree Physiology*, n° 4, 1988, pp. 195-219.