

Fonctionnement des arbres et des semis soumis à ennoyage : ajustements écophysiologicals, désordres métaboliques et adaptations

Noyées par une nappe temporaire, les racines manquent rapidement d'oxygène et les arbres ou semis doivent adapter leur fonctionnement. Sont détaillés ici les mécanismes écophysiologicals et les adaptations contribuant à la tolérance de la contrainte d'hypoxie chez certaines espèces, en l'état actuel des connaissances.

Les sols à nappe temporaire sont depuis toujours parmi les plus difficiles à mettre en valeur, en raison de l'amplitude des contraintes imposées aux essences forestières (Lévy et Lefèvre, 2001). L'ennoyage des systèmes racinaires exerce une pression de sélection aux différents stades de leur développement, générant des difficultés de régénération naturelle ou artificielle et des productivités faibles. Les peuplements matures installés sur ce type de sol sont ainsi vulnérables aux dépérissements, exposés à des contraintes hydriques fréquentes qui alternent en cours de saison entre excès d'eau et déficit hydrique. Les chênaies sont très représentées dans ce type de milieu, y compris des chênaies réputées pour leur bois à grain fin et leurs cernes étroits. C'est ainsi que les dépérissements historiques de chêne pédonculé en forêt de Tronçais, après la sécheresse de 1976, étaient localisés sur les sols les plus acides et à nappe temporaire. Plus récemment, les dépérissements des années 2005-2010 en forêt de Vierzon ont pointé une nouvelle fois cette vulnérabilité accrue aux dépérissements, particulièrement pour le chêne pédonculé là encore, sur les rédoxisols à nappe temporaire superficielle.

L'objectif de cet article est de détailler les mécanismes écophysiologicals et les adaptations contribuant à la tolérance de la contrainte hypoxie chez certaines essences forestières, moins connue des forestiers que la tolérance à la contrainte sécheresse. Pourtant des recherches sont menées sur ces mécanismes depuis de nombreuses années. Faisons le point sur les connaissances acquises et sur la compréhension des effets de quelques pratiques sylvicoles sur l'atténuation ou l'amplification de cette contrainte en forêt.

La nappe temporaire induit une diminution de l'oxygène dans le sol

L'atmosphère du sol, principalement localisée dans sa macroporosité, contient de l'air avec une teneur en oxygène proche de celle de l'atmosphère. Lorsque le sol est ennoyé et que la macroporosité se remplit d'eau libre, les propriétés physico-chimiques du sol sont profondément modifiées (niveau d'oxygène, pH, potentiel d'oxydoréduction dit potentiel rédox). L'oxygène consommé par la respiration aérobie des racines et en particulier par les microorganismes du sol n'est pas renouvelé en raison de la faible diffusion de l'oxygène dans l'eau. La teneur en oxygène s'épuise très rapidement. En fonction de la durée de l'ennoyage, le sol passe d'un état de normoxie (teneur normale en oxygène) à un état d'hypoxie (manque d'oxygène) voire d'anoxie (absence complète d'oxygène, en milieux tourbeux par exemple). La composition des populations microbiennes et leurs activités évoluent d'un métabolisme aérobie vers un métabolisme anaérobie (voir Petitjean *et al.*, ce numéro). Plus la teneur en oxygène du sol est faible, plus le taux de survie des semis diminue. Le seuil de teneur en oxygène du sol pour lequel les fonctions physiologiques et la croissance sont affectées dépend de l'espèce considérée et de son stade de développement. Lorsque la nappe disparaît, on observe alors une ré-oxygénation rapide du milieu. Le temps de retour à l'état de milieu aéré, normoxique, est variable selon la macroporosité des horizons situés au-dessus du plancher (environ une dizaine de jours).

Pendant la phase d'ennoyage dans les sols à nappe temporaire, les racines fonctionnent en hypoxie, parfois proche de l'anoxie lorsque la durée de l'ennoyage est longue. Or les arbres, qui sont des organismes aérobies, dépendent d'un apport régulier en oxygène pour toutes leurs cellules vivantes. L'interruption de la disponibilité de l'oxygène, même limitée au compartiment racinaire, entraîne donc une perturbation

de leur métabolisme s'ils n'ont pas des adaptations permettant l'apport d'oxygène aux organes souterrains (comme l'exemple particulier des pneumatophores dans les mangroves). Les besoins en oxygène varient selon les tissus et leur activité : la respiration est plus forte dans une racine en croissance que dans une racine mature, le déficit en oxygène y entrainera plus rapidement des perturbations.

L'hydromorphie, l'engorgement, l'anoxie : des notions précises entre causes et conséquences

L'**engorgement** s'applique à un sol ou un horizon dont la macroporosité est occupée par de l'eau libre, c'est-à-dire une nappe.

Toute partie d'un système racinaire située dans un sol engorgé est soumise à **engorgement**. L'**hypoxie** est le déficit en oxygène subi par les racines situées en sol engorgé. Elle est parfois proche de l'**anoxie** (absence totale d'oxygène).

Le terme **hydromorphie** correspond aux traces laissées sur le profil par les processus de redistribution du fer avec passage par différents états. Il y a couramment confusion entre la conséquence (hydromorphie) et la cause (engorgement, nappe).

Une **nappe temporaire**, qui fluctue entre un plancher et la surface du sol, est générée par un excès de pluviométrie par rapport à l'évapotranspiration du peuplement. C'est donc très différent d'une nappe phréatique profonde ou d'un système alluvial.

Nappe printanière : une contrainte de plus lors de la délicate phase de reprise de végétation

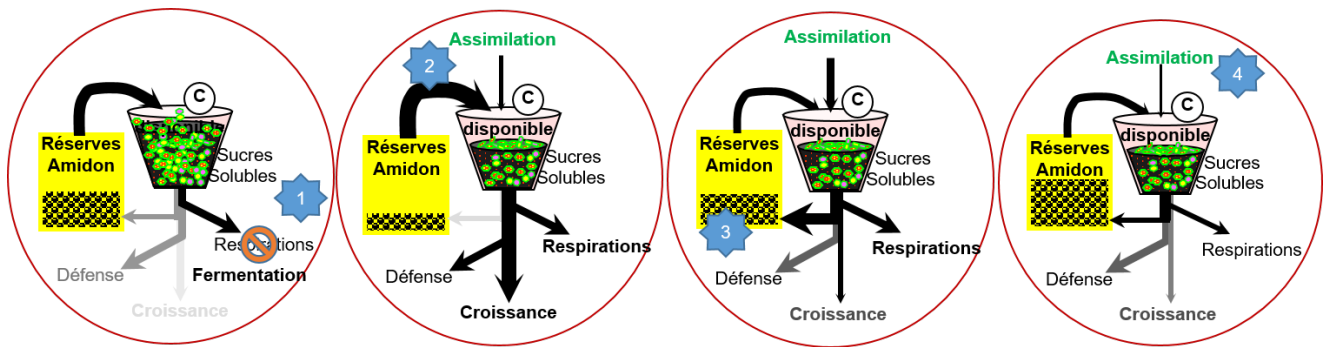
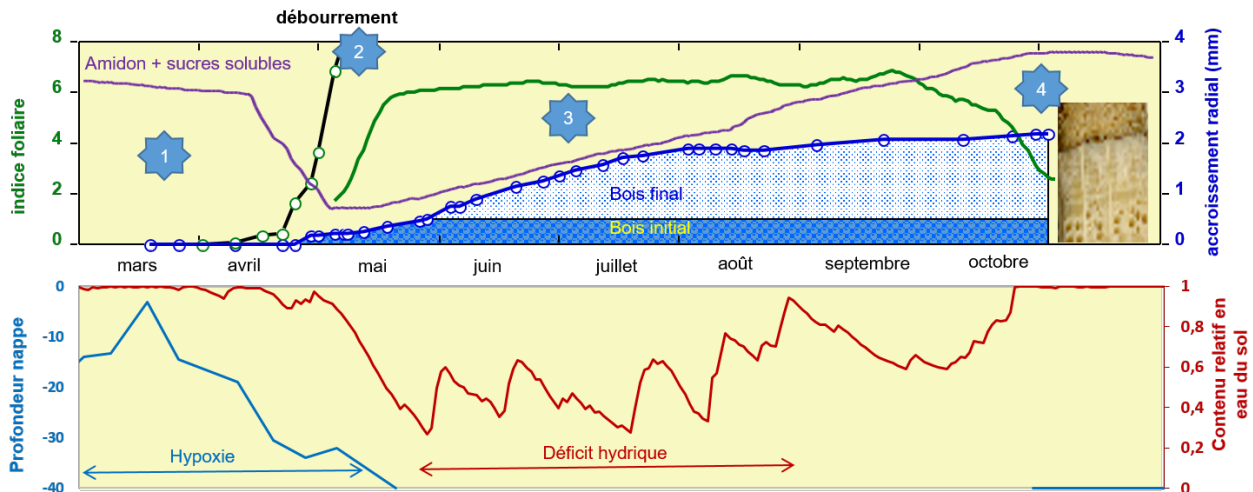
La nappe temporaire est essentiellement hivernale et printanière, et c'est à la reprise de la saison de végétation que les impacts sont les plus dommageables. Une forte mobilisation de carbone issu des réserves d'amidon et sucres solubles intervient avant que la photosynthèse ne soit possible : désendurcissement au froid, levée de dormance puis débourrement, allongement et expansion foliaire, croissance racinaire, mise en place des premières rangées de vaisseaux conducteurs, rétablissement des potentiels hydriques et osmotiques, augmentation de la respiration d'entretien et de la croissance... Cette réactivation printanière exerce une forte tension sur le schéma d'allocation du carbone, particulièrement pour les espèces caducifoliées et plus encore pour le chêne qui élabore son bois initial avant complète expansion de sa surface foliaire (Fig. 1). L'état initial du stock de réserves carbonées de l'arbre à la sortie de l'hiver est donc déterminant pendant cette phase délicate de réactivation. Ce stock est largement tributaire de l'effet différé des contraintes intervenues l'année précédente (déficit hydrique, défoliation, infection oïdium...).

Lorsque la photosynthèse se met en place, l'absorption racinaire compense la transpiration des arbres et la nappe temporaire disparaît. Le réservoir en eau du sol est mobilisé et rechargé au rythme des précipitations, le schéma d'allocation du carbone est en même temps modifié, avec une forte assimilation de carbone, investie à la fois en stockage, en croissance aérienne et souterraine, qui s'accompagne d'une respiration accrue. On parle généralement d'une respiration dite de croissance qui correspond aux besoins métaboliques dédiés à la croissance et que l'on distingue d'une respiration de maintenance dédiée aux besoins métaboliques de base « d'entretien » des tissus vivants. Ce schéma sera à nouveau modifié si un déficit hydrique s'installe, avec régulation stomatique, diminution de l'assimilation de carbone et arrêt de croissance.

L'hypoxie induit une diminution de photosynthèse, de transpiration et de transport de l'eau

De nombreuses expériences d'écophysiologie comparative, essentiellement menées en conditions contrôlées, ont été conduites depuis les années 1990 sur des semis ou sur de jeunes plants en pots, permettant d'imposer la hauteur de la nappe, de suivre la teneur en oxygène dans l'eau du sol, le potentiel rédox du substrat et la cinétique de retrait de la nappe. En effet, après le dépérissement du chêne pédonculé en forêt de Tronçais dans les années 1980, les gestionnaires se sont interrogés sur les espèces tolérantes à l'engorgement qui pourraient être substituées au chêne pédonculé. Pour identifier des marqueurs de tolérance ou de sensibilité à l'hypoxie, la plupart des travaux ont comparé une espèce réputée très sensible à l'anoxie (chêne rouge, hêtre) à des espèces plus tolérantes (chênes pédonculé, sessile, des marais). Les premiers travaux se sont intéressés aux modifications des échanges gazeux foliaires, la photosynthèse et la transpiration. D'ailleurs des travaux similaires ont eu lieu à la même époque aux États-Unis (sur *Fraxinus pennsylvanica*, *Nyssa aquatica*, *Quercus alba*, *Quercus nigra* notamment) qui pourraient élargir la liste d'essences tolérantes à ces contraintes.

Il a ainsi été montré que l'engorgement partiel ou total du système racinaire induit d'importantes perturbations dans l'assimilation du carbone : la capacité photosynthétique est inhibée par une forte réduction de la conductance stomatique et des teneurs en chlorophylles s'accompagnant de dysfonctionnements au niveau cellulaire. Ces désordres sont graduellement plus marqués sur les espèces plus sensibles comme le chêne rouge et le hêtre, comparativement au chêne pédonculé, ce qui confirme la bonne corrélation existant entre perturbations à court terme de la photosynthèse et leur autécologie (Dreyer, 1994). Chez les chênes sessile, pédonculé et rouge, l'ombrage des semis permettrait de limiter et de retarder l'apparition de ces perturbations physiologiques (Wagner et Dreyer, 1997); favoriser un abri dans les régénérations naturelles ou artificielles pourrait ainsi diminuer les risques d'échec.



↑ **Figure 1.** Étapes clés au cours d'une saison de végétation illustrées ici chez le chêne sur sol à nappe temporaire.

(1) Fin d'hiver et début de printemps : pas de feuille ni de photosynthèse, la respiration et le métabolisme des tissus vivants mobilisent des réserves carbonées accumulées l'année précédente qui diminuent lentement ; la nappe génère une hypoxie qui modifie le métabolisme dans les cellules racinaires avec l'arrêt de la respiration, substituée par la fermentation dont le rendement énergétique est fortement réduit, mobilisant aussi des sucres.

(2) Débourrement et expansion du feuillage (augmentation de l'indice foliaire), reprise de l'accroissement radial (croissance du bois initial), effondrement du stock total de réserves carbonées car la photosynthèse n'est pas encore active ; la nappe disparaît en mai lorsque l'évapotranspiration potentielle augmente et que la transpiration des arbres démarre.

(3) L'eau en excès étant consommée, la transpiration génère une absorption équivalente dans la réserve utile. L'indice foliaire est en place, transpiration et photosynthèse sont maximales, le carbone assimilé est alloué à la fois à la croissance du bois final et à la reconstitution des réserves carbonées. En cas de déficit hydrique, la régulation stomatique induit une réduction de transpiration et de photosynthèse, la croissance du bois final est stoppée.

(4) À la chute des feuilles, l'arrêt de la transpiration et de l'interception des précipitations permet le remplissage du réservoir en eau du sol jusqu'à atteindre la capacité au champ. Sur cet exemple, la nappe n'est pas encore remise en charge en fin d'année.

Les schémas du bas synthétisent les modifications, au cours de ces 4 étapes clés, de l'allocation du carbone vers les principales fonctions : croissance, respiration (ou fermentation racinaire en situation d'hypoxie), stockage et défense. Le stockage des glucides se fait essentiellement sous forme d'amidon (schématisé par une réserve de grains d'amidon noir dans le pavé jaune). Les sucres solubles sont disponibles pour les cellules et directement utilisables (ils alimentent le métabolisme) et peuvent être transportés (dans la sève élaborée du phloème). Ce sont de petites molécules schématisées en vert dans un «seau». L'épaisseur des flèches schématise l'intensité du flux de C vers la fonction. Plus la flèche est claire, moins la fonction est active (l'intensité de la fonction défense est largement hypothétique, rarement quantifiée, elle se caractérise par la synthèse de molécules complexes naturellement présentes et peut être stimulée par exemple en réponse à des agressions biotiques).

Les expériences d'écophysiologie comparative montrent qu'en conditions d'ennoyage, la transpiration est davantage réduite chez le hêtre que chez le chêne pédonculé, en lien avec une perte de conductivité hydraulique des racines, une chute de potentiel hydrique foliaire et de conductance hydraulique rapportée à la masse foliaire (Schmull et Thomas, 2000). Plus récemment, on a cherché à comprendre le mécanisme sous-jacent pour la conductivité racinaire. La crise énergétique (décrite plus loin) dans les cellules en hypoxie s'accompagne d'une réduction de perméabilité cellulaire, en lien avec l'inhibition des aquaporines de la membrane (protéines qui forment les pores). Au demeurant l'implication des aquaporines dans l'amélioration du transport de l'eau dès les premières heures après le début de l'ennoyage a été démontrée récemment (Parent, 2008).

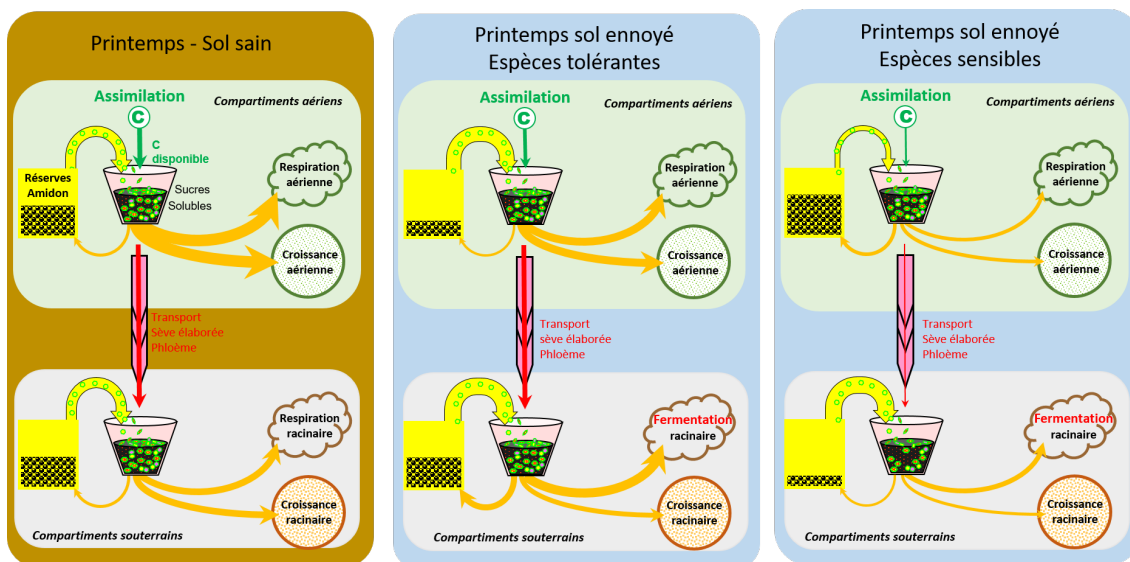
La réduction de la transpiration limite l'absorption d'eau mais aussi de nutriments par l'arbre

La fermeture des stomates observée lorsque le système racinaire est ennoyé limite la transpiration au niveau des feuilles, diminue le flux de sève brute dans le tronc, ce qui a pour conséquence de limiter l'absorption racinaire d'eau et d'éléments minéraux et de réduire le transport par le xylème vers les feuilles. Ainsi, les teneurs foliaires en élé-

ments minéraux (en particulier azote, soufre, potassium) sont parfois sensiblement diminuées au cours de l'ennoyage, sans pour autant atteindre des seuils de carence (Colin-Belgrand et al., 1991). Les modifications de disponibilité minérale dans les sols ennoyés ne semblent pas toujours impacter la nutrition minérale des arbres. Ainsi, l'ennoyage réduit fortement l'absorption de l'azote chez le hêtre mais pas chez les chênes pédonculé et sessile. La disparition des nitrates dans la rhizosphère ennoyée est partiellement compensée par une accumulation d'ammonium qui est efficacement assimilée par les semis de chênes pédonculé et sessile (Gérard, 2008). Bien que les seuils de carence azotée ne soient pas atteints, l'ennoyage provoque une perturbation de la nutrition azotée remarquée à travers une baisse des teneurs foliaires en acides aminés et en chlorophylles (molécules riches en azote), qui a été observée chez ces deux espèces de chênes.

Sans oxygène point de respiration : désordres dans le métabolisme du carbone

Pendant l'ennoyage, les cellules du tissu racinaire sont en hypoxie. L'oxygène étant essentiellement destiné à la respiration mitochondriale pour produire de l'énergie (principalement sous forme d'ATP), ce processus ne peut être maintenu et doit être remplacé par d'autres voies (Fig. 2).



↑ **Figure 2.** Effets de l'hypoxie sur l'allocation du carbone dans les compartiments aériens et souterrains au printemps (étape 2 de la figure 1), comparaison d'espèces décidées tolérantes et sensibles à l'ennoyage en référence à un sol sain. La quantité et les formes d'hydrates de carbone disponibles dans les parties aériennes ou souterraines sont proportionnelles à la taille des réservoirs. L'intensité des flux de carbone est proportionnelle à la taille des flèches : en vert pour les photo-assimilats, en jaune la mobilisation des sucres issus des réserves d'amidon (hydrolysés en sucres solubles), en orange l'allocation des sucres solubles vers les fonctions

de croissance, de respiration et de stockage. Le transport des sucres solubles entre les deux compartiments via le phloème est figuré en rouge. Chez les espèces tolérantes, les sucres sont transportés des feuilles vers les racines et approvisionnent activement la voie fermentaire. Chez les espèces sensibles, le transport des sucres vers les racines via le phloème est inhibé, les sucres foliaires s'accumulent alors sous forme d'amidon. L'approvisionnement en sucre de la voie fermentaire dans les cellules racinaires sous hypoxie est limité par la disponibilité des réserves d'amidon racinaire (risque d'épuisement des réserves glucidiques racinaires et de mortalité).

Pour les cellules racinaires, c'est donc une question de survie : en situation d'hypoxie, la voie de la glycolyse est amplifiée mais sa production énergétique est 18 fois moins efficace que la respiration aérobie, et elle est complétée par la voie fermentaire. En raison de la faible efficacité de ce processus à produire des équivalents énergétiques (ATP), le métabolisme énergétique et le métabolisme du carbone des arbres sont généralement fortement affectés. L'ensemble du métabolisme est ralenti pour surmonter la crise énergétique provoquée par l'hypoxie cellulaire.

Les racines peuvent compenser le faible rendement énergétique de la fermentation selon deux voies : (1) en diminuant la demande d'énergie par une réduction des processus énergivores, tels que la croissance des racines et/ou l'absorption des nutriments, ou (2) en consommant davantage de glucides par unité de temps afin de générer suffisamment d'équivalents énergétiques (Kreuzwieser *et al.*, 2004). Une caractéristique cruciale de la tolérance à l'ennoyage est l'approvisionnement régulier des racines en hydrates de carbone (glucides) afin d'alimenter la glycolyse et la fermentation alcoolique dans les tissus sous hypoxie. Or, nous avons vu que dans le même temps l'assimilation foliaire du carbone est réduite par l'ennoyage. La mobilisation des réserves carbonées (amidon) et / ou le transport des glucides depuis les parties aériennes vers les racines avec le maintien d'une assimilation réduite sont des caractéristiques des espèces plus tolérantes à l'ennoyage (Fig. 2). Les arbres sensibles au stress ne parviennent pas à maintenir une disponibilité suffisante en hydrates de carbone dans les tissus sous hypoxie, ce qui entraîne la mortalité des cellules stressées (Kreuzwieser et Rennenberg, 2014).

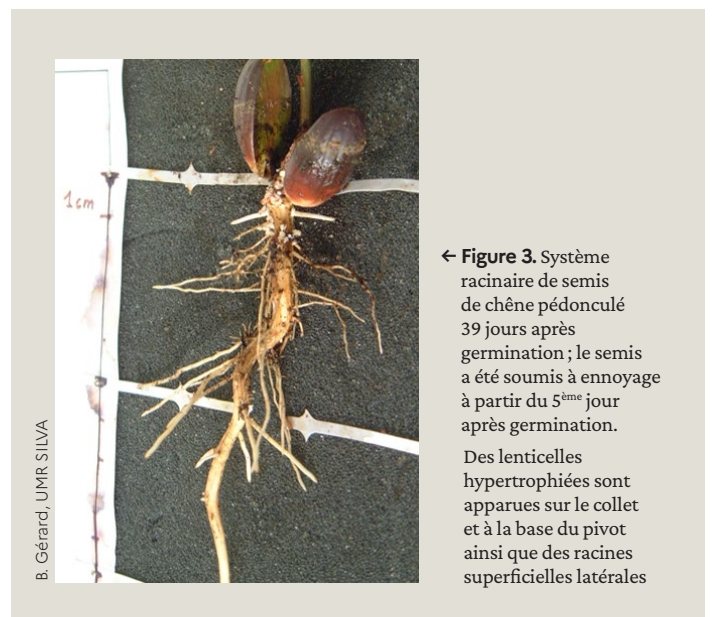
En effet, sans doute en raison de la réduction du transport par le phloème (tissu conducteur de la sève élaborée), on observe que plus les arbres sont sensibles à l'ennoyage, plus ils accumulent des sucres solubles et de l'amidon dans leurs feuilles en situation d'hypoxie racinaire. Ainsi, la croissance et la survie des racines, voire des semis entiers, sont affectées négativement à la fois par les changements du métabolisme du carbone racinaire et par l'altération de l'allocation du carbone aux racines via le transport phloémien.

Les voies fermentaires décrites ci-dessus se caractérisent également par une production accrue d'éthylène et par l'accumulation de produits toxiques (produits finaux des voies métaboliques fermentaires non recyclés). Il en découle une cascade de signaux chimiques comprenant un réseau d'hormones (éthylène, auxine, acide abscissique, cytokine, gibbérelline...) et d'autres molécules secondaires de signalisation (Dat *et al.*, 2004). Ces phytohormones sont impliquées dans la régulation stomatique, l'allongement des tiges et racines, l'initiation de nouvelles racines, le transport de l'eau et la mort cellulaire programmée qui permet la formation de lacunes dans les tissus racinaires (voir ci-après).

Des adaptations racinaires pour tolérer l'ennoyage

Chez les espèces tolérantes, des réponses morphologiques racinaires se mettent en place très rapidement (quelques heures à quelques jours) après ennoyage : des lenticelles hypertrophiées se forment au collet du pivot racinaire, des racines superficielles voir adventives apparaissent (Fig. 3) et des lacunes se forment dans les tissus racinaires (Parent *et al.*, 2008). De nombreuses expérimentations, sur semis ou jeunes plants de chênes, ont mis en évidence une forte diversité intra- et inter-spécifique dans l'apparition de ces réponses morphologiques (Parelle, 2006). Bien que le rôle des lenticelles hypertrophiées ne soit pas encore bien compris, on observe régulièrement leur formation en cas de stress hypoxique et elles sont plus nombreuses chez les espèces plus tolérantes à l'ennoyage. L'excès d'eau dans le sol se traduit par une forte inhibition de la croissance racinaire, avec formation de nécroses et mortalité, mais les espèces les plus tolérantes sont capables de mieux explorer la couche superficielle du sol en développant des racines latérales superficielles pendant l'ennoyage. Ces racines sont susceptibles d'être moins fortement et moins longtemps soumises au stress hypoxique (Colin-Belgrand *et al.*, 1991; Gérard, 2008; Parelle, 2006).

Les composés phyto-toxiques, comme l'acétaldéhyde, issus des voies fermentaires nuisent au métabolisme racinaire en abaissant le pH et induisent la mort cellulaire. Si l'une des principales caractéristiques de la tolérance des arbres à l'engorgement semble être l'apport régulier d'hydrates de carbone aux racines, il semble aussi que les racines des arbres tolérants évitent l'accumulation des molécules phyto-toxiques produites lors de la fermentation. Ces composés (CO₂, éthanol, CH₄) pourraient être détoxifiés par circulation, sous forme gazeuse via les lacunes formées dans les tissus des racines et élimination dans l'atmosphère à travers les lenticelles hypertrophiées. On suppose que celles-ci pourraient aussi faciliter l'entrée et la diffusion de l'oxygène de l'air vers les racines (Parent *et al.*, 2008).



← **Figure 3.** Système racinaire de semis de chêne pédonculé 39 jours après germination ; le semis a été soumis à ennoyage à partir du 5^{ème} jour après germination.

Des lenticelles hypertrophiées sont apparues sur le collet et à la base du pivot ainsi que des racines superficielles latérales

La phénologie foliaire : une stratégie d'évasion de la contrainte hypoxie ?

Parmi les traits de tolérance à l'engorgement, le retard de débourrement au printemps en présence d'une nappe temporaire est parfois évoqué comme un trait adaptatif. En effet, plusieurs observations très anciennes rapportent la présence de chênes pédonculés tardifs sur les sols à nappe temporaire : forêt de Vierzon (Molleveaux, 1926), de Brin (Riedacker, 1968), de Purlans (Boutte et Legrand, 1996), dans la vallée de la Saône entre Pontarlier et Saint-Amour... Or, en comparant les dates de débourrement soit sur différents types de sol à nappe temporaire plus ou moins superficielles et des sols sains, soit sur un même sol à nappe temporaire pour des années climatiquement contrastées, nous avons observé que le débourrement était différé lorsque la nappe est présente. Et cette observation vaut pour diverses essences : chêne pédonculé sur rédoxisol ou pseudogley podzolique, hêtre sur rédoxisol, alisier sur pseudogley acide... En revanche, les années à printemps sec où la nappe n'est pas présente au moment du débourrement, les différences de phénologie foliaire se réduisent voire disparaissent entre les sols sains et les sols à engorgement temporaire. Des signaux hormonaux induits par l'engorgement sont vraisemblablement impliqués dans la signalisation entre partie souterraine et aérienne. La production racinaire d'éthylène pourrait être responsable d'une inhibition de l'acide gibbérellique impliqué dans le débournement. Mais cette hypothèse n'a pas encore été testée.

Levée de la contrainte... retour à un fonctionnement aérobie

Lorsque l'évapotranspiration du couvert devient à nouveau supérieure aux précipitations, la nappe disparaît, le sol se ré-oxygène, le métabolisme aérobie et la croissance racinaire peuvent reprendre. Peu d'études se sont intéressées aux comportements des arbres dans la phase de récupération après les stress induits par l'engorgement. Pourtant, le comportement des semis pendant la phase de ressuyage permet de différencier fortement les espèces tolérantes ou sensibles à l'excès d'eau. Même si elles ne retrouvent pas un fonctionnement optimal après plusieurs semaines de ressuyage, les espèces les plus tolérantes montrent une meilleure capacité de récupération de leur croissance et de leur physiologie, tandis que les plus sensibles restent durablement affaiblies. Le chêne pédonculé montre la meilleure capacité de récupération, alors que le chêne sessile et le hêtre présentent progressivement des nécroses foliaires, un potentiel hydrique décroissant et des niveaux de photosynthèse très faibles pendant plusieurs semaines après levée de l'engorgement. Enfin, le chêne rouge subit une très forte sénescence foliaire et une mortalité non négligeable au cours du ressuyage (Wagner et Dreyer, 1997). Les semis de chêne pédonculé montrent une plus forte reprise de la croissance racinaire -et cette reprise se met en place plus rapidement- que chez le chêne sessile (Gérard, 2008).

Les sols à engorgement temporaire : des alternances rapides de contraintes hydriques pour les arbres

Au-delà de ces perturbations métaboliques, morphologiques et écophysologiques, les sols à nappe temporaire génèrent alternativement deux contraintes se succédant rapidement pendant la saison : semis, jeunes plants et arbres sont soumis à un excès d'eau en hiver et au printemps, puis à un déficit hydrique en été voire en automne (Lefèvre et al, 2006) (Fig. 1). Selon la sensibilité à la réduction de la disponibilité de l'eau, d'une part, et à l'appauvrissement en oxygène dû à la nappe temporaire, d'autre part, les performances physiologiques, la croissance et la compétitivité des arbres sont affectées de manière contrastée. La sécheresse et l'excès d'eau perturbent la nutrition minérale des arbres en modifiant d'une part la disponibilité des nutriments dans le sol et d'autre part la physiologie des systèmes racinaires mycorhizés des arbres et leur capacité d'absorption (Kreuzwieser et Gessler, 2010).

Notons que certaines espèces (hêtre, merisier, érables sycomore et plane) n'ont pas un système racinaire capable de percer le plancher. Leur système racinaire reste alors très superficiel et leur réservoir en eau utile est très faible : la contrainte liée au déficit hydrique s'installera donc très tôt, et elle sera longue et intense. Pour ces essences, les dépérissements observés sont souvent attribués à la contrainte sécheresse qui devient prépondérante à la contrainte hypoxie. D'autres essences comme les chênes, le charme, le bouleau, les aulnes ou les pins sylvestre et Weymouth sont capables de traverser le plancher grâce à leur pivot, ou à des pivots secondaires, leur permettant d'accéder à un second réservoir d'eau en profondeur. La distribution des racines fines dans les horizons situés sous le plancher sera la principale origine du comportement différentiel des essences en période de déficit hydrique. Toutefois, les propriétés intrinsèques des sols à nappe temporaire (faible porosité, densité apparente et compacité fortes du plancher, faible profondeur utile, structure instable dans le temps, texture grossière des horizons superficiels) (Petitjean et al., ce numéro), conduisent à des réserves utiles limitées. Dans ces conditions, la fréquence et l'intensité des épisodes de déficit hydrique sont amplifiées. Quelques facteurs de compensation peuvent moduler la durée et l'intensité du déficit hydrique : humidité légèrement plus élevée en début d'été retardant l'entrée en déficit hydrique, écoulement rapide des précipitations estivales jusqu'au plancher où se forme un réservoir d'eau très facilement utilisable.

Soulignons enfin qu'en cas d'épisodes de pluies intenses en cours d'été, la nappe temporaire peut réapparaître rapidement, alors que les arbres sont en pleine activité physiologique (transpiration, photosynthèse, croissance aérienne et souterraine...). Cette situation d'engorgement estival a été assez peu étudiée, mais nos observations en cours semblent révéler des ralentissements de la dynamique de croissance du tronc et une modification de l'utilisation du carbone issu des réserves glucidiques.

La fluctuation de la hauteur de la nappe est influencée par la gestion du couvert

La dynamique de hauteur de nappe, tout comme l'intensité des déficits hydriques estivaux, est fortement dépendante de la phénologie du couvert : sempervirent ou décadu ou mixte, indice foliaire, degré de fermeture. Il est ainsi clairement établi que la nappe temporaire est moins proche de la surface et disparaît plus rapidement au printemps sous couvert résineux que décadu. La permanence de l'indice foliaire agit sur les deux flux majeurs qui régulent la hauteur de nappe : l'interception des précipitations qui ralentit l'accumulation d'eau au-dessus du plancher et l'évapotranspiration du couvert qui pompe l'eau du sol (Lévy, 1969). Il est aussi établi que la durée d'engorgement et la hauteur de la nappe dans le sol sont plus contraignantes en régénération par plantation après coupe à blanc qu'en peuplement mature (G. Lévy, 1990). L'évapotranspiration réelle et l'interception des précipitations sont plus fortes en peuplement mature, contribuant à une dynamique plus rapide de disparition de la nappe. Cette phénologie sempervirente et à indice foliaire élevé est donc plus efficace pour limiter la contrainte hypoxie au printemps, mais à l'inverse devient plus contraignante en période de déficit hydrique. Il s'agit donc de doser le compromis entre les deux contraintes, dont l'impact respectif dépend de la sensibilité de chaque espèce (Lefèvre et al., 2006).

Conclusion

L'ennoyage des racines situées entre le plancher et la surface du sol induit un déficit en oxygène qui s'accompagne de multiples dysfonctionnements métaboliques et physiologiques des semis et des arbres. Il entraîne un déclin de leur croissance, de leur état sanitaire et de leur survie. Parmi les effets les plus importants figurent une altération des échanges gazeux, une réduction de l'absorption d'eau et de nutriments, du transport d'eau entre les parties aériennes et souterraines, puis de profondes perturbations du métabolisme carboné. De plus, l'alternance rapide de période d'excès d'eau puis de déficit hydrique est particulièrement difficile à gérer. Peu d'essences de production sont tolérantes aux deux contraintes. Outre les modifications climatiques, les perturbations anthropiques, au premier rang desquelles figure le tassement des sols, et tous les aléas biotiques pourraient amplifier la vulnérabilité des arbres à la contrainte hypoxie. Les phytophages (ongulés ou insectes), parasites secondaires, maladies fongiques foliaires et racinaires (*Phytophthora* en particulier) affectent les racines fines et le statut carboné et azoté des semis et des arbres, statut stratégique dans la tolérance et la résilience à l'hypoxie. Les forestiers des siècles passés ont réussi à installer et à éduquer des chênaies aujourd'hui réputées. Une meilleure compréhension des conséquences des itinéraires techniques sur le bilan hydrique des peuplements tout au long de la saison est une des clés pour doser finement les interventions et les mélanges d'essences. Tout mettre en œuvre pour préserver la porosité et la fertilité de ces sols à nappe temporaire est une autre clé de succès pour renouveler ces peuplements sans aggraver l'amplitude de ces contraintes.

Nathalie Bréda et Bastien Gérard

UMR Silva (Université de Lorraine – AgroParisTech – INRAE), Nancy

RÉFÉRENCES

- Boutte B., Legrand P., 1996. Le dépérissement actuel du chêne pédonculé en Forêt Domaniale de Pourlans (Saône-et-Loire). *Revue des Sciences Naturelles d'Auvergne*, n° 60 pp. 27-44
- Colin-Belgrand M., Dreyer E., Biron, P., 1991. Sensitivity of seedlings from different oak species to waterloggings: effects on root growth and mineral nutrition. *Annales Des Sciences Forestières*, vol. 48(2) pp. 193-204
- Dat J. F., Capelli N., Folzer H., Bourgeade P., Badot P.-M., 2004. Sensing and signalling during plant flooding. *Plant Physiology and Biochemistry*, vol. 42(4) pp. 273-282
- Dreyer E., 1994. Compared sensitivity of seedlings from 3 woody species (*Quercus robur* L, *Quercus rubra* L and *Fagus sylvatica* L) to water-logging and associated root hypoxia: Effects on water relations and photosynthesis. *Annales Des Sciences Forestières* vol. 51(4) pp. 417-429
- Gérard B., 2008. Recherche de marqueurs physiologiques de tolérance à l'ennoyage chez le chêne pédonculé (*Quercus robur* L.) et le chêne sessile (*Quercus petraea* [Matt] Liebl.). Thèse de doctorat en Biologie végétale, Université de Franche-Comté
- Kreuzwieser J., Gessler A., 2010. Global climate change and tree nutrition: influence of water availability. *Tree Physiology*, vol. 30(9) pp. 1221-1234
- Kreuzwieser J., Papadopoulou E., Rennenberg H., 2004. Interaction of Flooding with Carbon Metabolism of Forest Trees. *Plant Biology*, vol. 6(3) pp. 299-306
- Kreuzwieser J., Rennenberg H., 2014. Molecular and physiological responses of trees to waterlogging stress. *Plant, Cell & Environment* vol. 37(10) pp. 2245-2259
- Lefèvre Y., Lebourgeois F., Bréda N., 2006. Comportement des essences forestières sur sol à nappe temporaire. *Revue Forestière Française* vol LVIII(4) pp. 295-304
- Lévy G., 1969. Premiers résultats d'étude comparée de la nappe temporaire des pseudogleys sous résineux et sous feuillus. *Annales Des Sciences Forestières*, vol. 26(1) pp. 65-79
- Lévy G., 1990. Incidences possibles d'une coupe à blanc sur la remontée des nappes et la stabilité structurale des sols à hydromorphie temporaire. *Revue Forestière Française* XLII(5) pp. 517-522.
- Lévy G., Lefèvre Y., 2001. La forêt et sa culture sur sol à nappe temporaire : contraintes subies, choix des essences, interventions et gestion durable. Nancy: ENGREF. 223 p.
- Molleveux J., 1926. La faillite du chêne tardif à Vierzon. *Revue des Eaux et Forêts*, vol. 64(12), pp. 614-617
- Parelle J., 2006. Réponses de jeunes chênes de deux espèces (*Quercus robur* L., *Q. petraea* [Matt] Liebl.) à l'hypoxie racinaire : Marqueurs physiologiques, moléculaires et génétiques de sensibilité et application à la comparaison des deux espèces. Thèse de Doctorat, Université Henri Poincaré - Nancy 1.
- Parent C., 2008. Étude de la réponse à l'ennoyage chez le chêne sessile (*Quercus petraea*) et le chêne pédonculé (*Quercus robur*) : implication de l'hémoglobine non-symbiotique. Thèse de doctorat. Université de Bourgogne Franche Comté, Besançon.
- Parent C., Capelli N., Berger A., Crèvecoeur M., Dat J. F., 2008. An Overview of Plant Responses to Soil Waterlogging. *Plant Stress*, vol. 2(1) pp. 20-27
- Riedacker A., 1968. Le chêne de juin à l'étang de Brin. *Rev. For. Fr.* XX(7-8) pp. 487-492
- Schull M., Thomas F. M., 2000. Morphological and physiological reactions of young deciduous trees (*Quercus robur* L., *Q. petraea* [Matt.] Liebl., *Fagus sylvatica* L.) to waterlogging. *Plant And Soil*, vol. 225(1-2) pp. 227-242
- Wagner P. A., Dreyer, E. (1997). Interactive effects of waterlogging and irradiance on the photosynthetic performance of seedlings from three oak species displaying different sensitivities (*Quercus robur*, *Q. petraea* and *Q. rubra*). *Annales Des Sciences Forestières*, vol. 54(5), pp. 409-429

