

Étude écophysiological de l'endurcissement au gel des arbres :

Impacts des conditions estivales de croissance sur la résistance au gel des arbres

Thèse de Magalie Poirier*

La SNHF distingue chaque année un travail de thèse de doctorat ayant produit des résultats scientifiques innovants, susceptibles de développements pratiques au bénéfice de l'horticulture, en conformité avec le sujet du colloque. Ce prix, décerné par les membres du conseil scientifique, bénéficie d'une dotation de 3 000 euros et implique sa présentation lors du colloque et sa parution dans Jardins de France. Il a été remis officiellement à Magalie Poirier lors de la soirée du 15 mai à Nantes.

La sécheresse édaphique de l'été 2003 associée à des températures caniculaires a entraîné chez de nombreuses espèces d'arbres la disparition précoce du feuillage et par conséquent, une diminution des réserves glucidiques. Or, les arbres affaiblis sont susceptibles de moins bien supporter d'autres stress abiotiques dans les années qui suivent de tels événements extrêmes, en particulier leur capacité à s'endurcir au gel. Notre étude (Poirier, 2008) s'est proposée d'acquiescer les références qui manquent actuellement pour évaluer pleinement les risques de dépérissement suite à de tels événements climatiques. L'étude des corrélations entre le LT_{50} (température à laquelle 50% des cellules du matériel végétal analysé sont lysées par le gel) et les différentes variables étudiées (teneur en sucres solubles, humidité pondérale, moyenne des températures minimales journalières sur les 15 jours

qui précèdent le prélèvement) a permis de construire un modèle simple pouvant prédire le niveau de résistance au gel des rameaux d'un an pour deux variétés de noyers adultes (*Juglans regia* L. cultivar Franquette et un hybride *Juglans nigra* L. × *Juglans regia* L. (NG38)). Ensuite, l'étude de l'impact des conditions estivales de croissance (défoliation, stress hydrique, carence azotée...) sur la résistance au gel des différents organes de l'arbre, en liaison avec leur statut carboné, montre que l'endurcissement au gel des organes aériens est très influencé par les différents conditionnements estivaux alors que pour la partie racinaire, toujours moins résistante au gel, l'impact des mêmes traitements est moindre. De tous les traitements testés, celui de « défoliation précoce » a eu le plus fort impact sur la perte des capacités de résister à un gel modéré pour les organes aériens. Ainsi, une forte corrélation négative

entre le LT_{50} et la teneur en sucres solubles dans les organes aériens a été mise en évidence. Pour les organes souterrains, cette corrélation existe mais elle est plus faible.

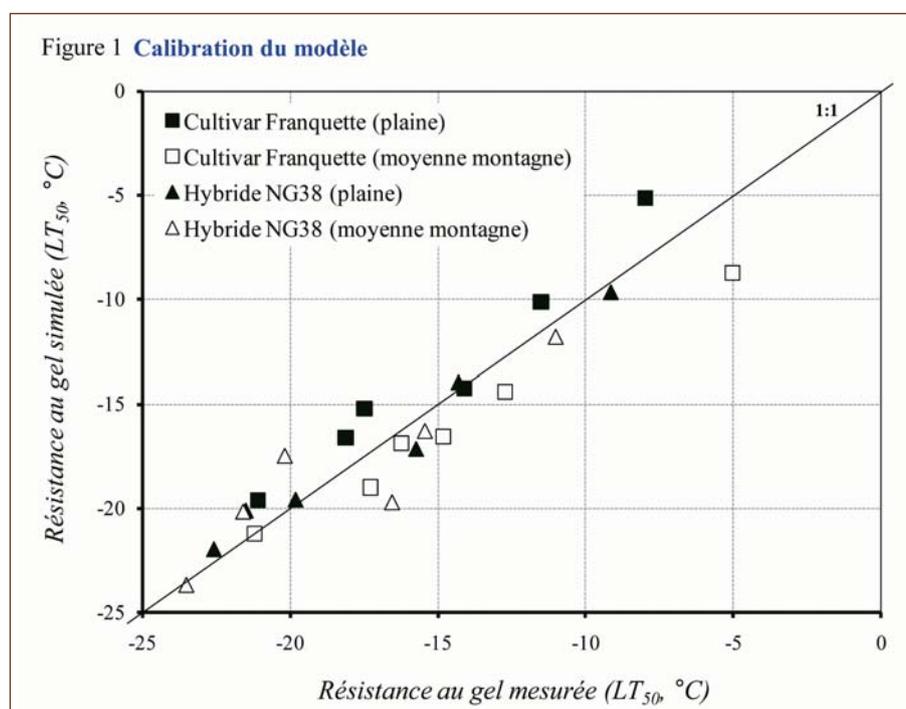
En 2003, les forêts françaises ont subi une période estivale présentant de très hautes températures, associée à des déficits hydriques très importants. Ce phénomène extrême et inédit a été ressenti sur une très grande partie de l'Europe centrale et occidentale et a provoqué des dégâts importants dans les forêts. Suite à cette canicule, le Département Santé des Forêts du Ministère de l'Agriculture fit le constat que « nous manquons de références pour évaluer toutes les conséquences de tels phénomènes extrêmes » (DSF, 2003). En effet, la sécheresse édaphique de l'été 2003 associée aux fortes températures caniculaires a entraîné chez de nombreuses espèces, la disparition précoce du feuillage,

*U.M.R. 547, Centre Inra de Clermont-Ferrand.

et par conséquent, une diminution des réserves glucidiques des arbres. Ainsi, les arbres affaiblis sont susceptibles de moins supporter d'autres stress abiotiques dans les années post événements extrêmes, en particulier leur capacité à s'endurcir au gel. C'est sur ce dernier point que notre étude (Poirier, 2008) s'est proposée d'acquérir les références qui manquent actuellement pour évaluer pleinement les risques de dépérissement suite à de tels événements climatiques.

Modélisation de la résistance au gel : critères physiologiques et environnementaux

Pour prédire l'impact des changements climatiques sur la survie et la distribution géographique des ligneux, nous avons besoin de construire un modèle simple qui donne à chaque instant un niveau de résistance au gel en fonction des conditions climatiques, tout en tenant compte de l'histoire du développement de l'arbre. En effet, les stress subis par les arbres en été peuvent compromettre leurs capacités de survie future, notamment celles liées au gel. Pour ce faire, nous avons adapté une méthode de mesure de la résistance au froid (LT_{50} : température où l'on observe 50% de lyse cellulaire). Nous avons suivi le niveau d'endurcissement au gel, les teneurs en sucres solubles (glucose, fructose et saccharose) et l'humidité pondérale des rameaux d'un an de noyers adultes se développant sur deux environnements thermiques contrastés (plaine et moyenne montagne) sur la période comprise entre la chute des feuilles et le débourrement. Une étude sur les corrélations entre le LT_{50} et diverses variables climatiques (température minimale journalière) et physiologiques (humidité pondérale et teneur en sucres solubles (glucose, fructose, saccharose)) a été entreprise. Elle montre tout d'abord que la corrélation entre le LT_{50} et la température minimale journalière de l'air ($T^{\circ}C_{min}$) est positive et peut être améliorée en utilisant la moyenne des $T^{\circ}C_{min}$ sur les 15 jours qui précèdent le prélèvement ($r^2_{15 \text{ jours}} = 0,69$, $P < 0,0001$, $n = 28$ au lieu de $0,48$, $P < 0,0001$, $n = 28$ avec la $T^{\circ}C_{min}$ du jour de prélèvement). Ce résultat traduit le fait que le niveau d'endurcissement au gel au temps t est dépendant des températures minimales



journalières de l'air qui se sont produites durant une période de 15 jours. L'histoire thermique de la plante est de ce fait importante pour prédire la résistance au gel. Ensuite, elle indique que le LT_{50} des rameaux d'un an est corrélé négativement avec la teneur en sucres solubles ($r^2 = 0,72$, $P < 0,0001$, $n=28$) et positivement avec l'humidité pondérale ($r^2 = 0,41$, $P = 0,052$, $n = 24$). Ces trois variables peuvent donc être utilisées (corrélations significatives) pour expliquer l'évolution de la résistance au gel des rameaux d'un an de noyers adultes au cours de l'année et pour la construction d'un modèle simple de prédiction.

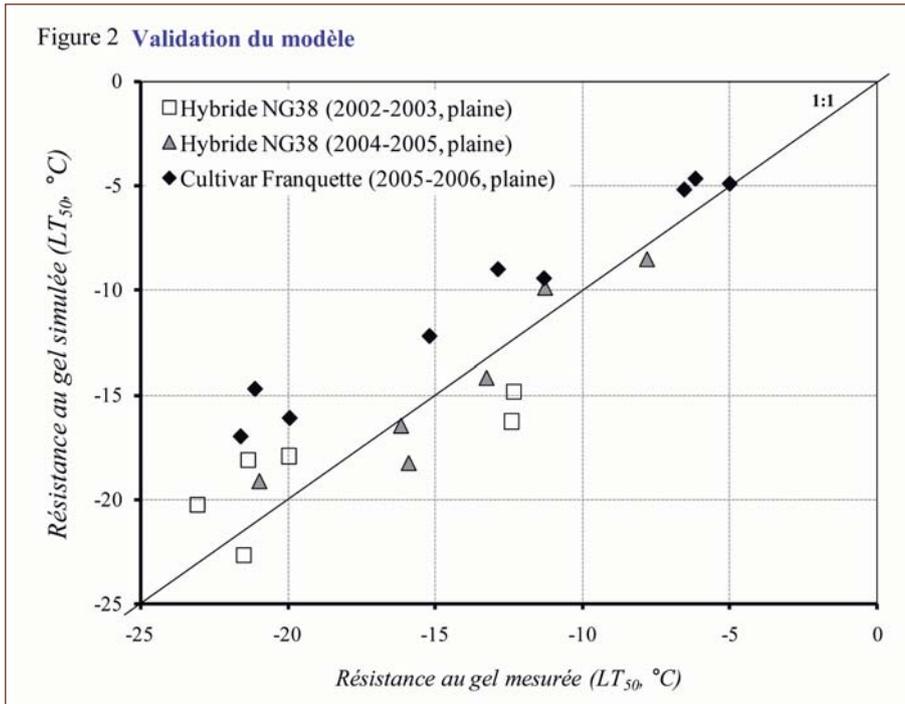
Le modèle suivant, basé sur une analyse de covariance (ANCOVA), est proposé : $LT_{50} = -17,961 - 0,108 \times [GFS] + 0,411 \times T^{\circ}C_{min \text{ moy}/15j} + 7,990 \times Hp + 2,232 \times [0 = hybride ; 1 = Franquette]$ avec :

- $[GFS]$: teneur en sucres solubles (Glucose, Fructose, Saccharose) en $mg.g^{-1}$ de MS,
- Hp : humidité pondérale en $g.g^{-1}$,
- $T^{\circ}C_{min \text{ moy}/15j}$: moyenne des températures minimales journalières de l'air sur les 15 jours qui précèdent le prélèvement.

Il explique la variance observée ($r^2 = 0,876$, $P < 0,0001$, indiquant que ce modèle linéaire est vraisemblable) avec un effet si-

gnificatif de la teneur en sucres solubles ($P = 0,004$), de la moyenne des températures minimales journalières de l'air sur les 15 jours qui précèdent le prélèvement ($P = 0,024$), de l'humidité pondérale ($P = 0,049$) et de la variété ($P = 0,015$) (figure 1). De plus, il se conserve d'une année à l'autre (figure 2 en page suivante).

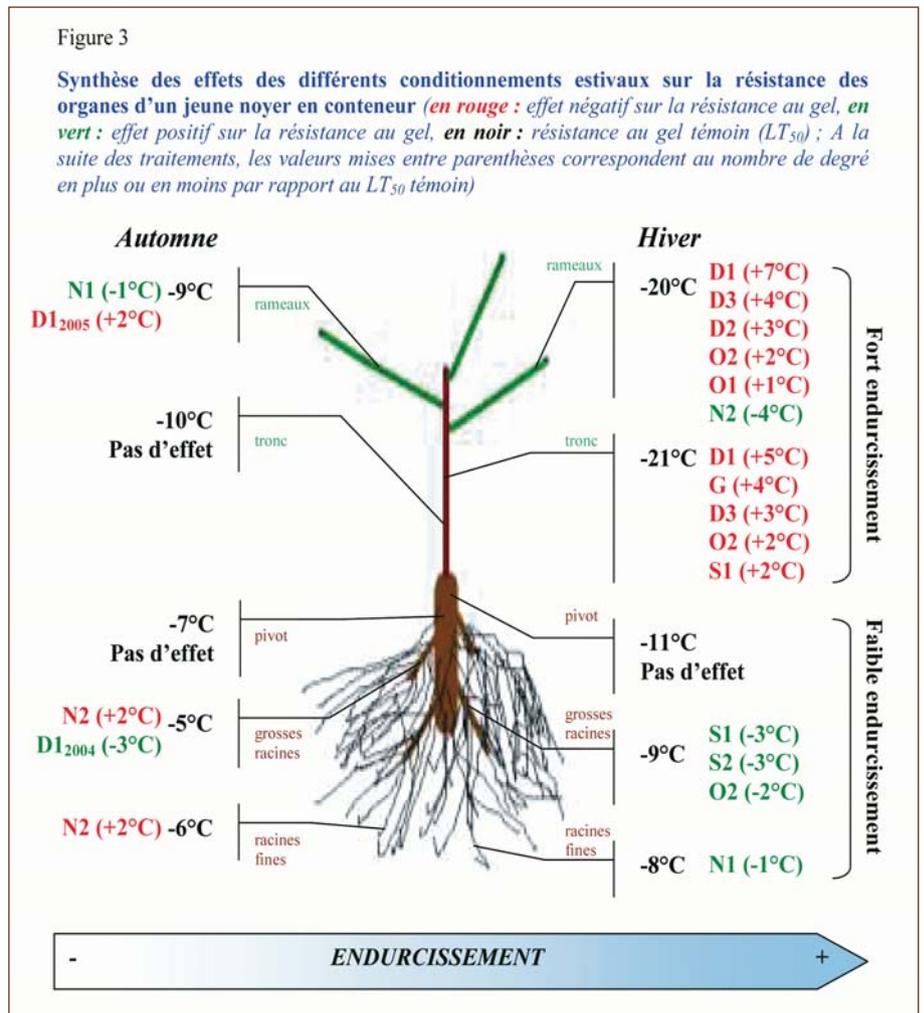
Le modèle, que nous proposons, a été testé et validé avec des données venant d'expérimentations en verger. C'est un modèle prédictif qui est plus simple que ceux existant déjà dans la littérature scientifique. L'humidité pondérale et les températures permettent de prendre en compte l'histoire climatique à court terme ; la teneur en sucres solubles prend en considération l'état physiologique actuel dépendant de l'histoire passée de l'arbre. Ce modèle requiert un paramétrage pour prendre en compte la variété. À ce stade, sa calibration est lourde car, pour l'utiliser, on doit connaître la teneur en sucres solubles et l'humidité pondérale à un instant donné. Afin de pouvoir le généraliser à d'autres espèces végétales, son développement doit continuer notamment en transformant chaque variable physiologique en variable climatique, mais c'est un excellent modèle de compréhension de l'endurcissement.



et cette corrélation pour les différents organes de l'arbre (rameau d'un an, tronc, pivot, grosses racines et racines fines). Les résultats obtenus confirment tout d'abord qu'au sein de la plante, la résistance au gel varie fortement entre les organes : les organes souterrains sont moins résistants au gel que les organes aériens (figure 3). À l'automne, la différence de résistance au gel entre tous les organes est faible. Ensuite, les organes aériens s'endurcissent plus intensément au gel que les organes souterrains. Les traitements estivaux influent principalement sur la résistance au gel des organes aériens : une défoliation précoce a provoqué la plus forte diminution de résistance au gel (7 °C de résistance perdue pour les rameaux d'un an et 5 °C pour le tronc). L'effet négatif des traitements est principalement observé sur les organes ayant un endurcissement au gel important. Quelques traitements estivaux favorisent l'endurcissement au gel de certains organes (N2 pour les rameaux

Pertinence de l'utilisation de la teneur en sucres solubles pour évaluer l'état actuel du matériel végétal en fonction de l'histoire climatique passée de l'arbre

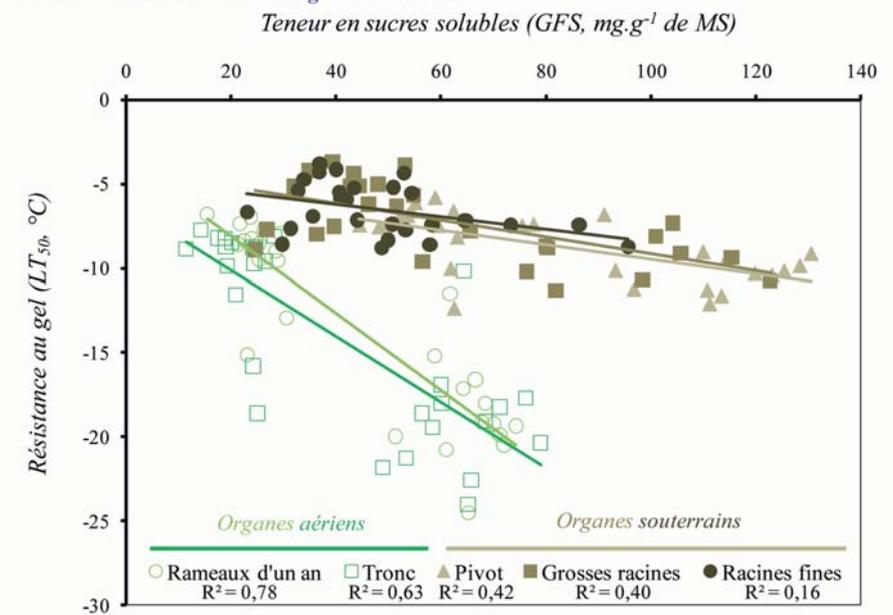
Les résultats précédents indiquent que l'endurcissement au gel des rameaux d'un an est fortement corrélé à son statut glucidique. Nous avons souhaité vérifier la robustesse de cette corrélation en faisant varier ce statut glucidique à l'aide de traitements variés durant la période de croissance de l'arbre et en évaluant la résistance au gel l'automne et l'hiver suivants. Les conditionnements estivaux utilisés ont été multiples : une défoliation précoce (D1, continue dès mi-juin), une défoliation tardive (D2, continue dès mi-juillet), une défoliation très tardive (D3, continue dès début septembre), un ombrage précoce (O1, continue dès mi-juin), un ombrage tardif (O2, continue dès mi-juillet), une sécheresse précoce (S1, de début juin à mi-juillet), une sécheresse tardive (S2, de mi-juillet à fin-août), une annélation (G, décortication annulaire de l'écorce du tronc, continue dès fin juin), une carence azotée précoce (N1, continue dès mi-juin) et une carence azotée tardive (N2, continue dès mi-juillet). Nous avons travaillé sur de jeunes noyers en conteneur, plus aisément manipulables, ce qui nous a permis d'étudier l'effet des différents traitements (figure 3) sur la résistance au gel



d'un an, S1, S2 et O2 pour les grosses racines et N1 pour les racines fines) (figure 3). Ensuite, l'étude de la relation entre la température de résistance au gel et la teneur en sucres solubles (glucose, fructose et saccharose) des différents organes de l'arbre montre que cette corrélation est forte, négative et significative ($P < 0,05$) dans les organes aériens (figure 4). Par contre, elle est plus faible dans les organes souterrains. Par ailleurs, cette étude indique que bien que les organes souterrains présentent une forte augmentation dans leur teneur en sucres solubles, leur résistance au gel évolue peu. Cette étude a mis en évidence une variation de la résistance au gel concomitante avec la variation, induite par des traitements, de la teneur en sucres solubles. Les résultats indiquent que le maximum de résistance au gel coïncide avec la teneur maximale en sucres solubles mesurée dans les organes (figure 4). Ainsi, au moment où le risque de dommages liés au gel est maximal, une grande quantité d'amidon est hydrolysée en sucres solubles. À l'inverse, lorsque le risque est limité, la teneur en sucres solubles est plus faible. Ceci suggère une utilisation des sucres solubles dans des processus qui n'ont pas de rapport avec la croissance, mais avec la survie des arbres. Un des effets possibles des sucres solubles est l'ajustement osmotique (abaissement du point de congélation) pour contribuer à prévenir la cristallisation du milieu interne de la cellule, mais cet ajustement doit être complété par d'autres mécanismes, comme l'effet protecteur (la présence de sucres, préférentiellement exclus vers la surface des membranes pendant un stress hydrique, permet de maintenir un film d'eau autour des membranes (Hoekstra *et al*, 2001)). Contrairement aux organes souterrains, les organes aériens présentent une

Figure 4

Régression linéaire entre la température de résistance au gel (LT_{50}) et la teneur en sucres solubles des différents organes de l'arbre



liaison plus forte entre la résistance au gel (LT_{50}) et la teneur en sucres solubles. Dans les organes souterrains, les teneurs en sucres solubles sont très élevées. Dans les organes souterrains, l'intervention d'autres composés (ex. les acides aminés) dans la résistance au gel, l'environnement de développement de ces organes (protection thermique naturelle par le sol), la proportion de cellules vivantes plus importante (peu d'espace vide pour accueillir les cristaux de glace), mais surtout l'état d'hydratation des tissus pourraient expliquer les différences de résistance au gel entre les organes aériens et souterrains de l'arbre.

À court terme (l'hiver suivant l'application des traitements), l'impact des différents conditionnements estivaux sur la résistance

au gel est variable selon les organes. La résistance au gel des organes souterrains est moins influencée par les différents traitements. Certains stress (sécheresse précoce et tardive, carence en azote précoce et ombrage précoce) permettraient d'augmenter la résistance au gel hivernal des organes souterrains de l'arbre (grosses racines et fines racines). L'histoire culturale des arbres est donc importante pour la qualité de l'endurcissement au gel des organes aériens. Nos résultats montrent également que la liaison entre la résistance au gel (LT_{50}) et la teneur en sucres solubles (glucose + fructose + saccharose) est forte pour les organes aériens ; elle est plus faible mais significative pour les organes souterrains. ■

Conclusion

Dans l'objectif futur d'une prédiction de la résistance au gel pour anticiper les risques de dépérissement des arbres liés au gel, la teneur en sucres solubles peut être utilisée comme variable dans un modèle. De plus, en fonction des conditions de culture, nous pouvons prédire les risques.

L'étude a permis de vérifier les effets néfastes, quant à la résistance au gel, de certaines pratiques culturales : les défoliations par des élagages estivaux des arbres peuvent réduire leur résistance au gel l'hiver suivant ; l'absence de stress hydrique, par des irrigations continues ou trop suivies, peuvent avoir les mêmes effets. Dans ce dernier cas, l'alternance irrigation-relative sécheresse peut s'avérer favorable.

L'anticipation des dépérissements de nos forêts, par le développement de modèles fiables de prédiction, reste donc un enjeu important pour nos recherches futures. Notre étude montre que la fiabilité de ces modèles reposera en partie sur nos capacités à considérer la succession de contraintes subies par les arbres sur l'ensemble du cycle annuel et surtout sur nos capacités à modéliser les interactions entre ces contraintes au cours du temps.