3.3.

Comment les espèces végétales s'adaptent au stress hydrique[1]

Oliver Brendel et Hervé Cochard

Le manque d'eau provoque des conditions stressantes pour les plantes. Nous examinerons dans cette section leurs différentes adaptations au déficit hydrique dans le sol. Un minimum d'eau dans les sols est nécessaire à la survie des plantes car il permet de maintenir un flux depuis les racines jusqu'aux feuilles assurant une turgescence cellulaire suffisante pour la croissance, le turnover des nutriments et l'ouverture des stomates permettant les échanges gazeux.

Les plantes ont développé des stratégies diverses, à différentes échelles temporelles, pour gérer la disponibilité réduite en eau du sol : ajustements phénologiques, contrôle du statut de l'eau et caractères morphologiques et anatomiques qui peuvent varier entre les espèces et à l'intérieur de celles-ci.

Les plantes herbacées peuvent **échapper** à certaines périodes du cycle annuel pendant lesquelles l'eau est peu disponible en bouclant leur cycle : croissance / floraison / production des graines avant le début d'une période de sécheresse. Les plantes pérennes et vivaces, telles que les arbres forestiers, ne peuvent pas totalement échapper aux périodes de sécheresse, néanmoins l'ajustement du débourrement, le développement de la feuille et la chute des feuilles induite par la sécheresse, peuvent limiter l'impact de la sécheresse sur le cycle de croissance, comme cela a été mis en évidence dans le cas de différentes espèces méditerranéennes de chênes caducs et sempervirents.

La résistance à la sécheresse chez les arbres forestiers est donc principalement une question de survie et de compétition au sein d'un écosystème. Cependant, le maintien de la croissance est important aussi à prendre en compte pour une forêt de production. Les stratégies de résistance à la sécheresse peuvent être classées en deux groupes : les mécanismes **d'évitement** et les mécanismes **de tolérance**, ces derniers pouvant à leur tour être scindés en deux : **évitement de la déshydratation** et **tolérance à la déshydratation**. Le maintien d'une hydratation suffisante des tissus est une des stratégies utilisées pour éviter le stress hydrique. Cela peut être mesuré par le potentiel hydrique des tissus. La fermeture des stomates dès l'apparition de la sécheresse conserve l'eau dans la plante

[1] Voir aussi section 3.2

Figure 37. Une bulle d'air emprisonnée dans un vaisseau du xylème d'une veine de feuille d'arbre. Lors d'un stress hydrique, la tension dans la sève du xylème augmente et la cavitation peut avoir lieu. Cela provoque une entrée d'air dans les vaisseaux du xylème qui interrompt l'alimentation en eau des feuilles et peut conduire à la mort de la plante par dessiccation. Les espèces méditerranéennes sont beaucoup plus résistantes à la cavitation que d'autres espèces ce qui, en partie, peut expliquer pourquoi elles peuvent mieux faire face à un stress hydrique intense. (Photo : H. Cochard)

(mesurée par le potentiel hydrique), la plante est ainsi protégée, mais sa productivité diminue car moins de carbone peut y pénétrer.

Une autre stratégie de la plante consiste à **tolérer** la diminution du potentiel hydrique des tissus ; les stomates sont maintenus ouverts et la productivité ne diminue pas. Ce processus peut être réalisé par deux voies : i) soit par l'augmentation de la **tolérance à la déshydratation** par un ajustement osmotique des cellules, les propriétés anatomiques des éléments conducteurs d'eau (perte de la conductivité) permettant une tension plus élevée sur la colonne de l'eau ; ii) soit par l'augmentation des mesures **d'évitement de la déshydratation**, par exemple en réduisant la surface foliaire, la densité stomatique, en augmentant l'épaisseur des feuilles, leur épaisseur cuticulaire et leur sclérophyllie, en augmentant la masse de la partie souterraine (ratio racine/partie aérienne) et la profondeur d'enracinement.

Certaines de ces stratégies demandent du temps pour se mettre en place, en particulier les ajustements morphologiques et anatomiques, alors que d'autres stratégies incluent des réponses rapides. La fermeture stomatique et les ajustements osmotiques sont les deux réponses physiologiques les plus rapides chez les plantes pour s'adapter à un déficit en eau du sol. Suivent ensuite les **ajustements morphologiques** tels qu'une augmentation de la croissance racinaire, et des changements continus pour les plants en croissance de la morphologie de la tige et de la feuille. La recherche (par les racines) d'eau disponible dans le sol est particulièrement cruciale pour les plantes méditerranéennes, et on observe à cet égard d'importantes différences entre les espèces. Il a été par exemple établi que *Quercus ilex* a un système d'enracinement plus profond que celui de *Q. suber,* et que sa croissance racinaire se poursuit pendant les périodes de sécheresse, contrairement à celles du *Q.cerris* et du *Q. frainetto*. Des différences significatives de biomasse racinaire ont été observées pour quatre espèces méditerranéennes de pin présentant des degrés divers de tolérance à la sécheresse. Cependant, ces différences n'existent pas seulement entre espèces, mais également au sein d'une espèce donnée chez laquelle la variabilité génétique conduit à une diversité de réponses. C'est ainsi que des différences significatives ont été constatées pour l'allocation de la biomasse vers les racines *vs* les parties aériennes entre des familles de *Pinus pinaster,* et des provenances de *Cedrus libani,* pour qui les provenances de zones sèches ont en système racinaire plus développé. Dans ce qui suit, nous tenterons de faire la lumière sur deux caractères particulièrement intéressants : les différences entre espèces pour l'embolie des vaisseaux conducteurs d'eau lors d'un stress hydrique et la diversité intra-spécifique de leur efficience d'utilisation de l'eau.

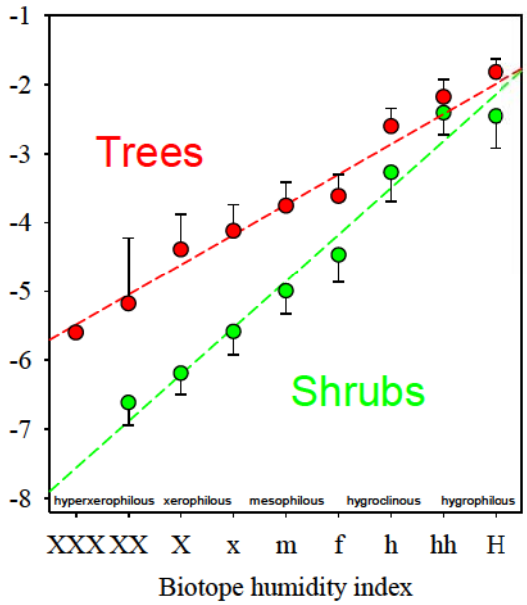

Figure 38. Corrélation entre la vulnérabilité du xylème à la cavitation d'une centaine d'espèces ligneuses de la flore française et l'index d'humidité de leur habitat. La résistance des espèces à la cavitation est estimée par la pression du xylème provoquant 50% de cavitation (P50, MPa). L'index d'humidité du biotope est tiré de Rameau et al. (1989, 1993, 2008). Les espèces d'habitat sec sont clairement plus résistantes à la cavitation. Pour un même habitat, les arbustes sont plus résistants à la cavitation que les arbres, ce qui reflète un système racinaire plus superficiel pour les premiers.

Lors d'un stress hydrique prononcé, **une embolie des vaisseaux** conducteurs (empêchant la sève de monter du sol vers les feuilles) peut avoir lieu et conduire à la dessiccation et la mortalité de des branches et de l'arbre. Les seuils de la pression critique du xylème liés à l'embolie sont fortement variables entre les espèces, les espèces méditerranéennes étant parmi les plus résistantes à la sécheresse.

Comme il est indiqué ci-dessus, la sève dans les vaisseaux du xylème subit une forte pression négative (= tension). Soumise à cet effet, l'eau est physiquement métastable et peut passer à une phase gazeuse plus stable par **cavitation**. La cavitation provoque **l'embolie**, c'est-à-dire qu'elle rompt l'intégrité des colonnes d'eau dans les vaisseaux du xylème (Figure 37) et affecte donc les mécanismes permettant l'ascension de la sève depuis le sol jusqu'aux feuilles. Les conséquences physiologiques de la cavitation sont d'une importance capitale car elles peuvent conduire à la mortalité de la pousse ou de l'arbre par dessiccation. Cela explique pourquoi de nombreux efforts de recherche ont été consacrés au cours des trois dernières décennies à la caractérisation et à la compréhension de la cavitation des arbres. Au vu de ces études, il est clair que la cavitation ne se développe seulement que lorsque la pression du xylème tombe au-dessous d'une valeur critique: P_{cav}. Cette valeur est extrêmement variable selon les espèces d'arbres ; c'est probablement l'un des paramètres physiologiques les plus variables.

Les espèces les plus vulnérables (telles que *Salix* ou *Populus*) ont des valeurs de P_{cav} qui peuvent aller jusqu'à -1.5MPa. En revanche, les espèces les plus résistantes à la cavitation (comme *Cupressus* ou *Callitris*) ont des valeurs de P_{cav} inférieures à -10MPa. Une telle amplitude a des implications profondes sur les relations hydriques chez les espèces et sur leurs réponses au stress hydrique. Les vaisseaux du xylème des espèces dont le P_{cav} est élevé sont par nature incapables de supporter un fort niveau de stress hydrique.

Encadré 8. Recherches sur les caractères liés à l'adaptation à la sécheresse : quelques résultats

Les caractères liés à l'adaptation à la sécheresse ont été étudiés dans des tests de provenance ou de population pour les espèces forestières méditerranéennes les plus importantes (*Pinus halepensis, Pinus brutia, Pinus pinaster, Pinus nigra, Pinus canariensis, Pinus pinea, Juglans regia, Castanea sativa, Quercus suber, Quercus coccifera, Quercus ilex, Cedrus libani*). Ces caractères sont essentiellement : la survie, la croissance, la biomasse des différents compartiments, l'anatomie du bois liée aux éléments conducteurs de l'eau, l'efficience de l'utilisation de l'eau, la conductance et la densité stomatiques, l'assimilation du CO_2, le statut hydrique de la plante, l'ajustement osmotique de la feuille, l'anatomie de la feuille, l'état antioxydant, la conductivité hydraulique et la perte de conductivité. Les mesures d'un caractère pour une condition environnementale sont parfois insuffisantes pour caractériser des différences entre populations, mais lorsqu'un index de plasticité est calculé pour différents environnements, ces différences peuvent alors être déterminées. Tel est le cas pour *Pinus halepensis* pour lequel de jeunes arbres d'une garrigue ont montré une plasticité très supérieure à celle d'arbres poussant sur des zones rocheuses, mais rien de n'a été observé pour *Quercus coccifera*.

La variabilité génétique a été également étudiée en utilisant des marqueurs génétiques neutres : pour *Castanea sativa*, on a détecté un modèle géographique lié aux précipitations, pour *Pinus pinaster, P. nigra and P. uncinata*, la diversité génétique intra-population était liée aux précipitations estivales.

Ces espèces doivent donc fermer très tôt leurs stomates lors de la sécheresse pour éviter le développement d'embolies dommageables, on les qualifie donc d'espèces **« évitant la sécheresse »**. En revanche, les espèces dont le P_{cav} est bas, peuvent tolérer un stress hydrique plus intense et ont tendance à être plus **tolérantes à la sécheresse**. Dans les deux cas, l'on observe une remarquable coordination entre le xylème et les fonctions stomatiques : les stomates se ferment pour contrôler la pression du xylème et conserver ainsi sa valeur un peu au-dessus de P_{cav}.

Le haut niveau de résistance à la sécheresse des espèces forestières méditerranéennes se paie au prix d'une forte densité du bois et d'une faible croissance.

Le comportement de nombreuses espèces méditerranéennes est assez surprenant à première vue. En règle générale, elles sont très résistantes à la cavitation (Figure 38) et ont tendance à présenter les valeurs de P_{cav} les plus négatives jamais mesurées. Cependant, le comportement de leurs stomates ne diffère pas énormément de celui d'espèces dont les valeurs de P_{cav} sont plus élevées. En d'autres termes, les stomates se ferment bien avant que les pressions du xylème atteignent des valeurs de P_{cav} critiques. Elles sont donc à la fois « évitantes » en termes de perte d'eau, et « tolérantes » en termes de fonctionnement du xylème. En conséquence, la marge de la sécurité hydraulique des espèces méditerranéennes est supérieure à celle des espèces tempérées. Cette stratégie explique largement pourquoi les espèces méditerranéennes sont très résistantes au stress hydrique. Cependant, il y a des coûts associés à ce comportement. Tout d'abord, les stomates ne peuvent rester ouverts que durant une petite partie de la saison de végétation, c'est-à-

Encadré 9. Une approche génétique de l'efficience de l'utilisation de l'eau (WUE)

Quelques études seulement ont analysé en détail la diversité de la WUE des arbres des forêts méditerranéennes. Cela a été réalisé au travers de croisements contrôlés, afin soit d'évaluer l'héritabilité soit de décomposer la variabilité observée au sein d'une famille de pleins frères en des composantes à hérédité mendélienne, c'est à dire la détection de loci liés à un caractère quantitatif (QTL). Le premier QTL indiquant un déterminisme génétique pour la WUE des espèces forestières méditerranéennes a été observé pour *Pinus pinaster*. Une autre étude a détecté 17 QTL pour la WUE du *Castanea sativa*, ce qui explique une proportion de variance phénotypique totale d'un niveau faible à modéré. Les QTL étaient distribués dans tout le génome. Cependant lorsque l'on a comparé ces QTL avec les QTL pour la WUE de *Quercus robur*, pour lequel un contrôle oligogénique avait été mis en évidence (avec peu de QTL, mais majeurs), aucun QTL n'a été co-localisé entre les deux espèces. Des cartes génétiques existent également pour les familles de *Pinus halepensis* et *Juglans regia*, néanmoins aucune étude sur la détection de QTL n'a été encore publiée. Pour *Pinus pinaster*, des QTL ont également été détectés pour la croissance et les propriétés du bois. Les études de détection des QTL évoquées ci-dessus sont fondées sur des conditions optimales de croissance ou des peuplements naturels, il n'y a, à ce jour, aucun résultat publié sur la détection de QTL dans des conditions de sécheresse. De tels QTL sont un préalable pour caractériser les candidats fonctionnels et les gènes candidats. Ce n'est qu'ensuite que les gènes liés au stress hydrique pourront être utilisés pour des études de génétique des populations, et élucider les schémas de sélection naturelle et d'adaptation, qui constituent la ressource majeure pour une sylviculture durable et adaptative.

dire lorsque l'eau est disponible. Cela peut impliquer que ces espèces doivent maximiser leur gain en carbone durant cette période, au prix d'une faible efficience de l'utilisation de l'eau. Le deuxième inconvénient est le prix élevé à payer pour la construction des vaisseaux du xylème avec un faible P_{cav} : en effet, les parois des vaisseaux doivent être mécaniquement renforcées pour faire face aux hautes tensions du xylème, demandant de ce fait encore plus de ressources en carbone.

Les caractères adaptatifs à la sécheresse augmentent les chances de survie des plantes soumises à un déficit hydrique du sol. Les variations entre espèces et au sein des espèces (entre populations) permettent la sélection de sources de graines mieux adaptées pour la plantation.

Tous ces caractères mentionnés ci-dessus peuvent être qualifiés d'« adaptatifs » à la sécheresse s'ils augmentent les chances de survie des plantes soumises à un déficit en eau du sol. Les différences inter-spécifiques pour ces caractères adaptatifs sont un des facteurs qui expliquent la répartition géographique observée des espèces, par exemple le long de gradients environnementaux allant de milieux mésiques à des milieux plus xériques. Néanmoins, la diversité peut également exister au sein d'une même espèce, du fait de différences de constitution génétique. Cette diversité génétique est la base même de l'adaptation des populations (c'est-à-dire des plantes poussant dans un environnement commun) à leurs conditions environnementales locales. L'origine génétique de chaque individu est appelée « génotype ». L'adaptation est un processus par lequel, au fil des générations, la composition des différents génotypes au sein d'une même po-

pulation se transforme sous l'effet de la sélection naturelle, et par conséquent crée des différences entre populations. L'observation des arbres issus de graines provenant de différentes populations, plantés dans un ou plusieurs milieux communs (tests de provenance) est un outil de détection de telles différences. Elle permet d'identifier les populations qui sont mieux adaptées à certains environnements que d'autres. Cela permet donc de préconiser des stratégies pour le classement des sources de graines et leur utilisation en plantation.

Une diversité au sein des espèces végétales méditerranéennes a été observée dans leur capacité d'accumuler la biomasse par la photosynthèse pour une quantité donnée d'eau utilisée, appelée **efficience de l'utilisation de l'eau** (WUE). Cela ouvre la voie à des applications potentielles dans les domaines de l'amélioration génétique et de la sylviculture.

L'efficience de l'utilisation de l'eau (WUE), le ratio de la biomasse accumulée pour une quantité donnée d'eau utilisée, peut être estimée sur un grand nombre d'échantillons en mesurant la composition isotopique du carbone ($\delta^{13}C$) de matériel végétal (feuilles, bois, cellulose extraite du bois). Les différences existantes dans la WUE au sein des populations ont été observées pour *Pinus halepensis*, *Pinus pinaster*, *Juglans regia*, *Castanea sativa*, *Quercus ilex*, et *Cedrus libani*. Ces différences entre de nombreuses espèces montrent que la WUE est un trait qui a été sélectionné dans des environnements spécifiques, et qui est donc probablement important pour l'adaptabilité et la survie. Néanmoins, la WUE n'est pas nécessairement un trait directement lié à la résistance au stress hydrique ; il faut l'interpréter dans le cadre de situations environnementales spécifiques. Des exemples classiques existent pour *Pinus pinaster* et le *Castanea sativa*, pour lesquels des arbres issus de provenances plus sèches, montrent une efficience de l'eau plus faible. WUE est donc un trait composite dont la compréhension d'ensemble nécessite une exploration plus approfondie, en particulier par des études génétiques (voir Encadré 9).

Pour en savoir plus

- Baquedano, F. J., Valladares, F. and Castillo, F.J. 2008. Phenotypic plasticity blurs ecotypic divergence in the response of *Quercus coccifera* and *Pinus halepensis* to water stress. European Journal of Forest Research 127: 495–506.
- Casasoli, M., Derory, J., Morera-Dutrey,C., Brendel, O., Porth, I., Guehl, J., Villani, F. and Kremer A. 2006.
- Comparison of quantitative trait loci for adaptive traits between oak and chestnut based on an expressed sequence tag consensus map. Genetics 172: 533–546.
- Cochard, H. 2006. Cavitation in trees. CR Physique 7:1018–1126.
- Correia, I., Almeida, M., Aguiar, A., Alia, R., David, T. and Pereira, J. 2008. Variations in growth, survival and carbon isotope composition (d13c) among *Pinus pinaster* populations of different geographic origins. Tree Physiology 28: 1545–1552.
- Eveno, E., Collada, C., Guevara, M.A., Leger, V., Soto, A., Diaz, L., Leger, P., Gonzalez-Martinez, S.C., Cervera, M.T., Plomion, C. and Garnier-Gere, P.H. 2008. Contrasting patterns of selection at *Pinus Pinaster* Ait. drought stress candidate genes as revealed by genetic differentiation analyses. Molecular Biology and Evolution 25: 417–437.