

LE CHÊNE FACE AUX CHANGEMENTS CLIMATIQUES. 1^{RE} PARTIE: LA CROISSANCE (I/III)

Le chêne, une essence très flexible

Dans le cadre du projet Querco (2006–2012), l'Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage WSL à Birmensdorf/ZH a analysé le comportement de jeunes chênes sous différentes conditions climatiques.

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



Photo: Madeleine S. Günthardt-Goerg/WSL

Chambres d'écosystème modélisé de l'Institut fédéral de recherches WSL à Birmensdorf/ZH.

Le but de cette expérimentation de grande envergure fut d'étudier les effets de la sécheresse et d'une augmentation de la température de l'air sur le microclimat, le sol et les arbres. 770 jeunes chênes furent observés et mesurés (en chambre d'écosystème modélisé) pendant trois ans. Les résultats de ce projet sont présentés à la pratique forestière dans une série de trois articles, dont ce premier présente la croissance comme indicateur de comportement sous des conditions climatiques modifiées.

Changements climatiques et exploitation forestière

Le réchauffement climatique global est considéré aujourd'hui, par la majorité des

forestiers, comme étant un défi majeur pour les forêts au XXI^e siècle. Les scénarios climatiques pour le futur prévoient des étés plus chauds, caractérisés par de longues périodes de chaleur excessive et par un déficit des précipitations (sécheresses)^[1].

Un des scénarios climatiques jusqu'en 2100 prévoit pour la Suisse une augmentation de la température annuelle moyenne entre 2,7 ° et 4,1 °C, ainsi qu'une diminution des précipitations en été de 18–24%^[2]. Ces changements climatiques ne seront pas sans effets sur la stabilité et la productivité des forêts^[3; 4]. Il est à envisager une augmentation des dégâts dans les forêts composées d'essences sensibles à la sécheresse (hêtre, épicéa, sapin). Les espèces moins sensibles, comme le chêne par exemple, devraient mieux réagir par rapport aux conditions climatiques modifiées^[5; 6]. Il est même vraisemblable que le chêne profite du changement climatique en devenant plus concurrentiel face à d'autres espèces^[7].

Une stratégie forestière ayant pour but de garantir des forêts robustes, performantes et capables de s'adapter à leurs

milieux doit tenir compte de ces faits. C'est pourquoi les services forestiers doivent dès aujourd'hui prendre des décisions sylvicoles (rajeunissement, choix des espèces, forme de régime, etc.) adaptées à la situation (à ce sujet, voir encadré «En échange avec la pratique»). Toutes informations concernant le comportement du chêne – une essence exigeante et demandant beaucoup de suivi sylvicole – sous un climat plus sec et plus chaud sont de ce fait de grande valeur.

L'expérimentation Querco

En 2003, à l'Institut fédéral de recherches WSL à Birmensdorf/ZH, la biologiste Madeleine S. Günthardt-Goerg et son équipe de recherche ont mis en place une expérience de grande envergure. À l'aide des chambres d'écosystème modélisé du WSL (voir photo ci-dessus), le comportement de chênes sous différentes conditions climatiques a été étudié. Pour cela, en automne 2003, des glands de différentes provenances de chênes autochtones ont été ramassés (4

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

Traduction: Laurent Goerg

Provenance	Espèce	Alt. [m]	Temp. [°C]	Précipit. [mm]
Tägerwilen	ch'p	510	8,7	929
Bonfol	ch'p	450	8,9	1035
Hünenberg	ch'p	398	9,1	1147
Magadino	ch'p	199	10,5	1772
Corcelles (p. Concise)	ch'r	550	9,0	893
Magden	ch'r	308	8,9	974
Wädenswil	ch'r	430	8,9	1353
Gordevio	ch'r	450	11,0	1668
Leuk	ch'pub	720	8,1	657
Le Landeron	ch'pub	700	8,0	932
Promontogno	ch'pub	900	6,1	1459
Arezzo (Italie)	ch'pub	296	14,0	410

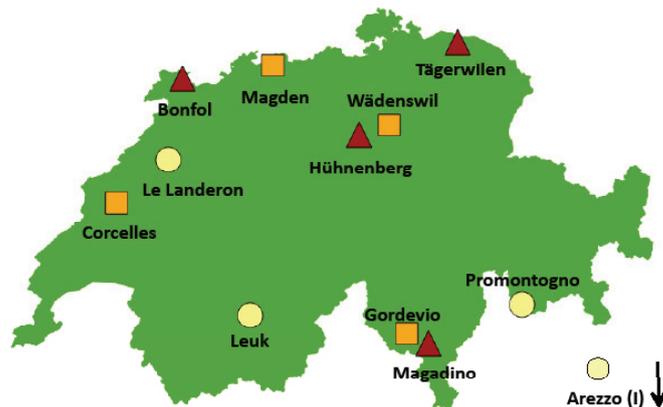


Tableau 1: Les provenances des chênes étudiés ont été choisies de manière à ce qu'elles soient représentatives d'un grand nombre de stations et de leurs spécificités (chêne pédonculé = ch'p Δ; chêne rouvre = ch'r □; chêne pubescent = ch'pub ○).

en provenance de chêne pédonculé, 4 de chêne rouvre et 4 de chêne pubescent, voir tableau 1). Ces glands furent ensuite élevés pendant deux ans dans la pépinière du WSL. Au printemps 2006, les jeunes chênes ont été plantés dans 16 chambres d'écosystème modélisé dans deux sols de types différents (figure 1). Ceux-ci provenaient de forêts de chênes de la région de Brugg/AG (sol calcaire, pH de 7) et de Eiken/AG (sol sur roche mère acide, pH 4).

Pendant trois ans, les jeunes chênes ont été soumis à quatre conditions climatiques différentes: sécheresse (1), réchauffement de l'air (2), combinaison des deux (3), ainsi qu'à un traitement de contrôle, sans mesure particulière (4). Au moyen d'un mécanisme permettant l'ouverture des parois, la température ambiante a été élevée de 1 à 2°C dans huit chambres d'écosystème modélisé. Les précipitations naturelles ont été éliminées à l'aide d'un système de fermeture automatique du toit. L'irrigation des

chênes s'est faite de manière contrôlée avec une installation d'arrosage («sprinkler»).

Les arbres des traitements «réchauffement de l'air» et «contrôle» ont été irrigués régulièrement. Pour les traitements «sécheresse» et la combinaison «sécheresse – réchauffement de l'air», l'irrigation a été coupée deux fois pendant la période de végétation, durant plusieurs semaines (simulation des conditions de sécheresse). Les traitements «réchauffement de l'air» et «sécheresse» correspondent aux changements de climat prévus.

Les chercheurs du WSL, en collaboration avec des collègues suisses, allemands, autrichiens, français et chinois ont étudié, de façon interdisciplinaire, la croissance des chênes et une multitude d'autres paramètres dans le sol, dans les plantes et les organismes associés. Grâce aux données climatiques enregistrées, à l'homogénéité du matériel botanique et du modèle statistique de l'expéri-

mentation (figure 1), il a été possible de considérer des hypothèses de recherche qu'un essai in situ n'aurait pas permis. Les résultats présentés dans cet article se rapportent toujours aux deux types de sol. L'influence du sol sera le sujet de la deuxième publication de cette série.

L'indicateur «croissance»

La croissance est un facteur élémentaire de la vie. C'est pourquoi il est particulièrement indiqué pour observer le développement d'organismes. Afin de pouvoir tirer des conclusions sur le comportement des jeunes chênes, les chercheurs ont analysé les facteurs suivants:

- croissance annuelle en hauteur de la pousse principale, y compris les pousses de la Saint-Jean;
- croissance annuelle du diamètre du tronc 10 cm au-dessus du sol;
- poids de la matière sèche de la masse foliaire, du bois et des racines (mesuré après trois ans de traitement).

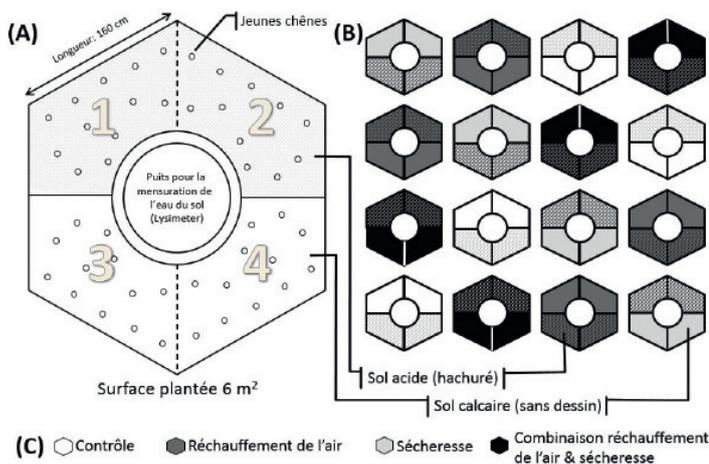


Figure 1: Chênes en chambres d'écosystème modélisé. Dans chaque quart d'une chambre, 12 jeunes chênes (de 2 ans) d'une provenance ont été plantés de façon aléatoire (A). En tout, quatre provenances par espèce ont été plantées (chêne pédonculé, chêne rouvre et chêne pubescent, cf. tableau 1). Chacune des 16 chambres d'écosystème modélisé ont été pourvues de deux sols de forêt différents (calcaire et acide) et soumises à une des quatre conditions climatiques déterminées (C). Les quatre conditions climatiques ont été répétées quatre fois (B). Photo de droite: chambres d'écosystème modélisé en hiver.

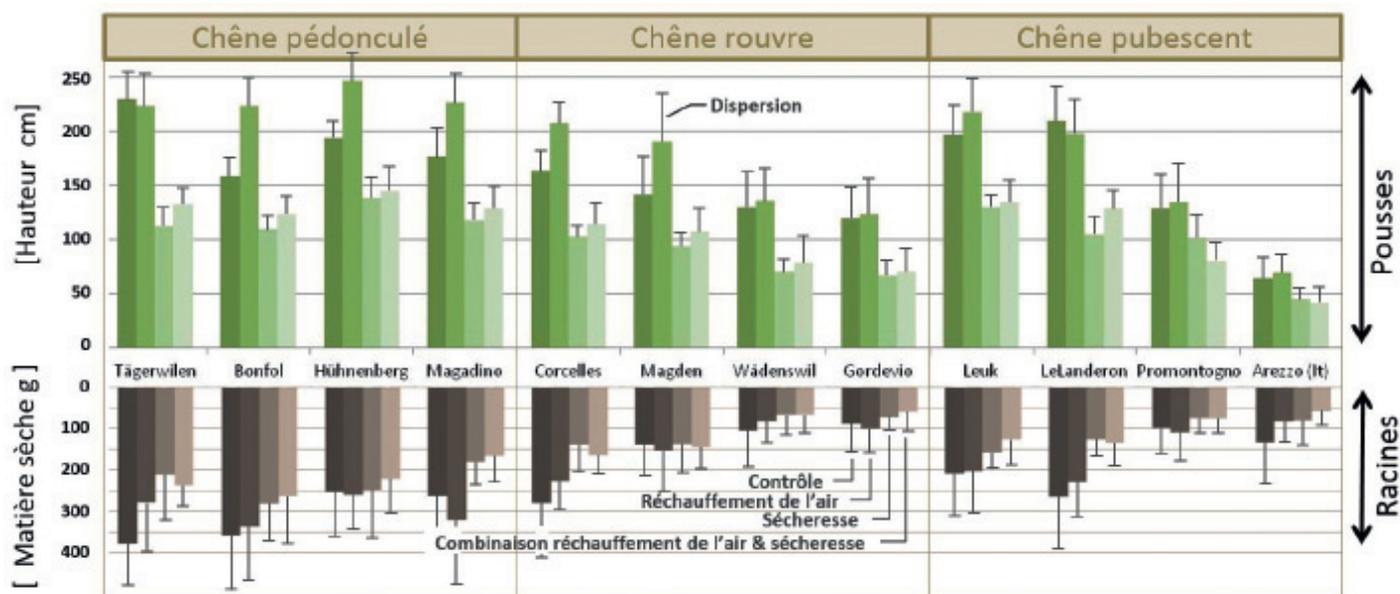


Figure 2: Hauteur totale de la pousse principale (pousses de la Saint-Jean incluses) et masse des racines (matière sèche) pour chaque provenance et pour chaque traitement climatique. Résultats après trois ans de l'expérimentation Querco (valeur moyenne avec dispersion).

Résultats

La température favorise la croissance en hauteur

Les données statistiques montrent que l'augmentation de la température de l'air (réchauffement) influence la croissance d'un arbre, même si quelques relevés ont présenté des résultats contradictoires. Le réchauffement de l'air a une influence positive sur la croissance en hauteur. Par rapport au traitement de contrôle, celle-ci augmente en moyenne de 15%. Curieusement, le diamètre à la base du tronc a lui diminué de 3%, ce qui explique peut-être pourquoi la biomasse aérienne, elle, n'a pratiquement pas changé. La détermination de la masse moyenne des racines de chaque arbre a montré une réduction de 8% par rapport au traitement de contrôle. Les conditions contrôles ont montré que, dans l'expérimentation Querco, le chêne pédonculé a une croissance supérieure à celle du chêne pubescent, lequel devance le chêne rouvre (figure 2).

La sécheresse est un frein puissant

De toute évidence, la sécheresse a freiné la croissance: la longueur des pousses et le diamètre du tronc ont diminué de 40%, resp. de 23%. La biomasse du bois a également diminué de moitié et celle des racines de 30% en moyenne^[8;9] (tableau 2). La comparaison entre les traitements avec irrigation continue et les variantes sous conditions de sécheresse a montré pour toutes les provenances une réduction

	Masse foliaire/arbre (g)		Production bois/arbre (g)	
	Irrigation	Sécheresse	Irrigation	Sécheresse
Ch. pédonculé	66 (33)	48 (25); [-28%]	388 (176)	185 (93); [-52%]
Ch. rouvre	36 (25)	26 (18); [-26%]	157 (130)	74 (61); [-53%]
Ch. pubescent	38 (27)	26 (20); [-31%]	193 (165)	86 (65); [-55%]

Tableau 2: Production moyenne de masse foliaire et de bois par arbre durant trois ans. Comparaison entre les traitements «irrigation» et traitements «sécheresse». Parenthèse () = dispersion, parenthèse [] = différence avec traitement «irrigation».

moyenne de la masse foliaire de 28% (tableau 2). Toutes les espèces subirent statistiquement, sous sécheresse, une réduction semblable de leur production de biomasse (feuillage, bois et racines).

Grandes différences

Même sans aucun traitement spécifique (contrôle), de grandes différences en ce qui concerne la croissance entre les différentes provenances sont apparues. Après trois ans d'expérimentation (2007–2009), la croissance en hauteur totale a varié fortement, tant au sein des mêmes espèces qu'entre les différentes espèces. Alors que par exemple le chêne pédonculé de Tägerwilien a atteint une hauteur moyenne de 230 cm (\pm 53) cm (dispersion), celui en provenance de Bonfol se retrouvait à 159 cm (\pm 36) cm seulement. Le chêne pubescent a lui-même montré de grosses différences de croissances selon les provenances: 210 cm (\pm 67) cm pour Le Landeron et 129 cm (\pm 67) cm pour Promontogno. Arezzo, la provenance la plus méridionale, a eu une croissance encore plus réduite. Le

diamètre du tronc en fin d'expérimentation a varié, pour les provenances suisses, entre 2,7 mm (Wädenswil) et 5,4 mm (Tägerwilien). La réaction à la sécheresse des 12 provenances a également été très marquée. En effet, le chêne pédonculé de Tägerwilien a montré une croissance en hauteur très affectée (-46% pour la longueur des pousses), tandis que le chêne pédonculé de Hünenberg n'a montré qu'une diminution de 36% comparative-ment au contrôle.

Conclusions

Indices d'une grande diversité génétique

Les grandes différences de croissance entre les provenances – en relation avec la sécheresse et avec le réchauffement de l'air en particulier – peuvent être considérées comme indices d'une grande variété génétique au sein des populations de chênes. Des projets de recherches sur la génétique du chêne avaient dans le passé déjà démontré une diversité génétique au-dessus de la moyenne des espèces d'arbres^[10].

En échange avec la pratique

Pascal Junod est le responsable du centre de compétence en sylviculture au Centre forestier de formation CEFOR à Lyss. En tant qu'ingénieur forestier de l'arrondissement de Boudry dans le canton de Neuchâtel, il est aussi responsable de la gestion de nombreuses chênaies. Avec Patrick Bonfils, ils se sont entretenus à propos de l'expérimentation Querco du WSL.

Patrick Bonfils: Quelle est l'importance accordée dans la pratique à la discussion «le chêne et le changement climatique»? De quoi est capable cet espèce sous les conditions du futur?

Pascal Junod: Le chêne, ou plutôt les chênes, sont dotés d'une remarquable plasticité face aux nombreuses perturbations qui jalonnent la vie de la communauté forestière. Ils constituent l'ossature physique et biologique de nombreuses forêts de plaine, et sont capables de stabiliser l'écosystème lorsqu'il est sous pression (sécheresses, tempêtes p. ex.). Outre cette force stabilisatrice, les forêts riches en chênes représentent un véritable joyau de multifonctionnalité: elles produisent un bois noble, hébergent un très haut degré de multifonctionnalité et offrent un formidable écrin pour l'accueil et le délassement du public.

Avec le réchauffement climatique, la compétitivité des chênes face aux autres espèces ligneuses va sans doute se renforcer (dans ce contexte, la progression du chêne en Valais par exemple est spectaculaire). Compte tenu des grands enjeux liés au développement de la société (aménagement des ressources, recherche d'un cadre de vie agréable et d'un environnement proche de la nature), les forêts multifonctionnelles, riches en chênes, vont gagner en valeur.

Quelle est l'importance de la recherche en chambre d'écosystème modélisé sur de jeunes chênes pour la pratique forestière? Peut-on extrapoler les résultats de cette recherche?

Il est beaucoup plus facile d'obtenir des résultats statistiquement significatifs en chambre que lors d'un essai réalisé en forêt. Il est ainsi possible de varier les différents facteurs (p. ex. la température et la pluviosité), tout en préservant les autres conditions de croissance. L'expérimentation imite la situation d'un peuplement en rajeunissement (artificiel) et au stade du fourré, deux stades de développement très importants dans la vie d'une forêt de chêne. Les résultats obtenus

doivent être interprétés correctement et avec prudence. Ils ne sont donc pas reportables tel quel sur d'autres scénarios.

Que signifie une croissance juvénile accélérée (à la suite d'un réchauffement de l'air) pour le sylviculteur?

Cela pourrait renforcer la compétitivité du chêne par rapport au hêtre et d'autres végétations concurrentielles. Les soins forestiers diminueraient, ce qui ferait baisser les frais. L'action sylvicole sera moins nécessaire pour accompagner le développement juvénile des chênes. Une croissance en hauteur accélérée pendant les premières années, avec un diamètre du tronc identique (ou moindre encore), pourrait par contre conduire à une diminution de la stabilité de la tige. Afin de prévenir les dégâts dus par exemples à la neige lourde, de nouveaux concepts pour les soins à la jeune forêt sont à concevoir. Les questions des peuplements structurés (irréguliers), des soins des couronnes (intensité et moment des interventions) ainsi que de peuplements mélangés doivent être considérées.

En tant que forestier, comment voyez-vous les grandes différences entre les réactions de croissance au sein et entre les provenances?

Cet aspect ne me surprend guère et me réjouit vivement, car en forêt, chaque station est différente, chaque peuplement est différent, chaque espèce est

différente. Dans la même ligne, il n'est pas étonnant que chaque provenance, que chaque individu soit différent. Il est normal, dans un milieu vivant aussi complexe, que la réaction des arbres aux différents stress et aux différentes combinaisons de ceux-ci ne soit pas homogène ou linéaire. Cela me réjouit vivement car: plus grande sera la diversité, plus marquée sera la capacité de différenciation chez les jeunes arbres, et plus vite émergeront les vigoureux. La diversité a aussi l'immense avantage d'offrir plus de possibilités d'adaptation à l'espèce (plus de capacité évolutive).

Dans la situation actuelle (changement climatique), c'est un avantage de pouvoir travailler avec une espèce d'arbre disposant d'une large base génétique et d'une grande palette de réactions. Cela augmente mes possibilités, en tant que sylviculteur, pour maintenir la stabilité et l'adaptabilité de mes peuplements forestiers. Naturellement se pose également la question de savoir comment traiter la diversité constatée. Particulièrement en ce qui concerne le rajeunissement des peuplements, de multiples questions se posent: quelle provenance choisir? Selon quels critères? Utiliser du matériel de reproduction de différentes sources (mélange)?

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

Propos recueillis par Patrick Bonfils



Figure 3: Cours de soins aux fourrés. Une croissance juvénile rapide du chêne pourrait augmenter sa compétitivité et diminuer les frais d'entretien. Une pousse élancée favoriserait toutefois l'instabilité. Ici, de nouveaux concepts sont à définir.

Adaptation à la sécheresse

Les différentes réactions en croissance amènent à modifier le rapport entre la hauteur et le diamètre du tronc des plantes, de même que la relation en croissance aérienne et sous-terrainne (racines). Les proportions des arbres se trouveraient donc changées. C'est exactement ce qu'indiquent les mensurations après les traitements de sécheresse et du réchauffement de l'air. Ce dernier a poussé les plants à une croissance excessive des organes de surface (tiges et feuillage), tandis que la sécheresse a augmenté la proportion de la masse souterraine (racines). Cette constatation correspond aux expériences dans d'autres projets. Afin d'assurer l'approvisionnement en eau, les plantes investissent lors d'une sécheresse plus d'énergie dans la formation de racines que dans le maintien des organes aériens.

Intérêt pour les pousses proleptiques

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

fut rare pour le chêne rouvre de Wädenswil. Ces constatations ne doivent pas être prises comme critère de sélection. Elles montrent simplement que les différentes espèces de chêne disposent d'un système de croissance très subtil, lequel réagit avec flexibilité aux changements climatiques.

Autres informations:

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

Bibliographie:

^[1] SCHAR C. ET AL. (2004). The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature* 427: 332–336.

^[2] CH2011 (2011). Swiss Climate Change Scenarios CH2011. Published by C2SM, MeteoSwiss, ETH, NCCR Climate, and OcCC, Zürich, Switzerland, 88 pp.

^[3] CIAIS P. ET AL. (2005). Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* 437: 529–533.

^[4] LEUZINGER S. ET AL. (2005). Responses of deciduous forest trees to severe drought in Central Europe. *Tree Physiol.* 25: 641–650.

^[5] OHLEMÜLLER R. ET AL. (2006). Quantifying components of risk for European woody species under climate change. *Global Change Biol.* 12: 1788–1799.

^[6] GESSLER A. ET AL. 2007. Potential risks for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a changing climate. *Trees* 21:1–11.

^[7] ZIMMERMANN N. E. ET AL. (2006). Wo wachsen die Bäume in 100 Jahren? In *Wald und Klimawandel. Forum für Wissen* 2006. Ed. T. Wohlgemuth. WSL, Birmensdorf, Switzerland, 71 pp. ISSN 1021–2256.

^[8] AREND M., KUSTER T. M., GÜNTHARDT-GOERG M. S., DOBBERTIN M. (2011). Provenance-specific growth responses to drought and air warming in three European oak species (*Quercus robur*, *Q. petraea* and *Q. pubescens*). *Tree Physiology*, 31, 287–297.

^[9] KUSTER T. M., AREND M., BLEULER P., GÜNTHARDT-GOERG M. S., SCHULIN R. (2013). Water regime and growth of young oak stands subjected to air-warming and drought on two different forest soils in a model ecosystem experiment. *Plant Biology*, 15, suppl. 1, 138–147.

^[10] KLEINSCHMIT J. (1993). Intraspecific variation of growth and adaptive traits in European oak species. *Ann. Sci. For.* 50: 166–185.

Transfert des connaissances

L'échange des connaissances et de l'expérience fait partie intégrante d'un processus de «gestion du savoir» au sein de la société et représente une condition essentielle au développement durable.

Le projet Querco-Pratique a pour but de vulgariser les résultats de l'expérimentation Querco et de les mettre à la disposition du personnel forestier et des services de la protection de la nature. Il doit aussi favoriser l'amélioration de la compréhension réciproque et de la collaboration entre la recherche et la pratique.

Cette série d'articles est partie intégrante du projet de vulgarisation Querco-Pratique financé par: l'Office fédéral de l'environnement OFEV, l'Institut fédéral de recherche WSL et de l'association pro-Querco.

PB

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

Le chêne, une essence de grande plasticité

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

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



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

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

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

La teneur en eau du sol est décisive

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

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

La sécheresse atteint un seuil critique

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

Récupération rapide après une période de sécheresse

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

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

Traduction: Laurent Goerg

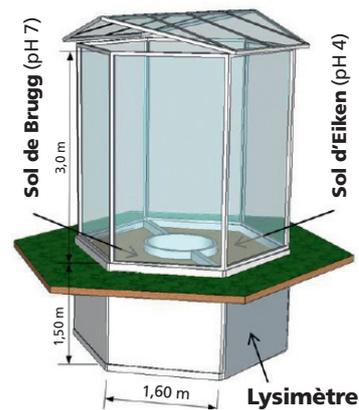
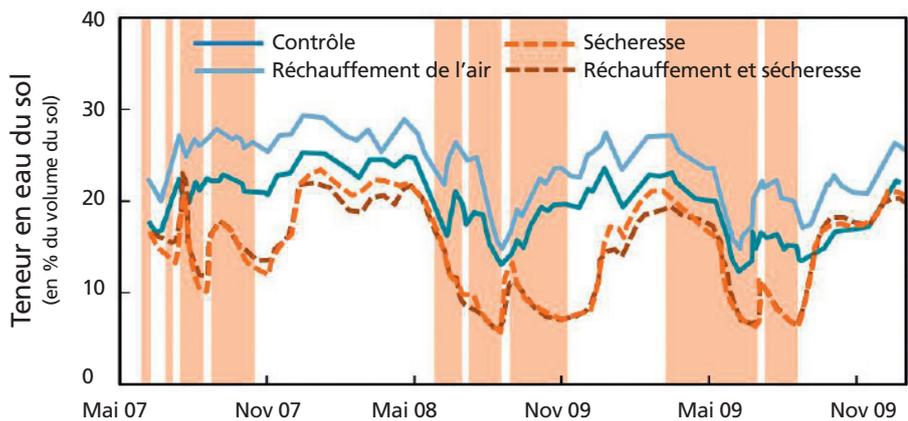


Fig. 1: Teneur en eau du sol acide (pH 4) d'Eiken/AG à 62 cm de profondeur. En brun, les périodes de sécheresse simulées (graphique Arend et al. [1]). Le régime hydrique du sol a varié en fonction de l'irrigation, de l'évaporation et de la croissance des plantes. Figure de droite: modèle d'une chambre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

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

Les feuilles restent intactes

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

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

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

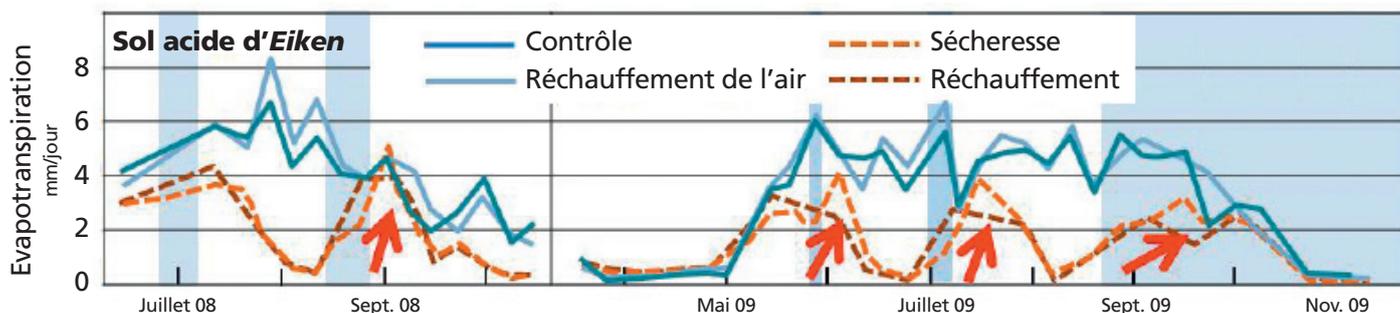


Fig. 2: Evapotranspiration 2008 et 2009 (pour tous les chênes). Les secteurs bleus indiquent les périodes pendant lesquelles toutes les chambres (aussi celles simulant la sécheresse) ont été irriguées (graphique: Kuster et al. [4]). Les chênes du traitement sécheresse (brun) ont récupéré relativement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



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

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

Les vaisseaux conducteurs de sève s'adaptent

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

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

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

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

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

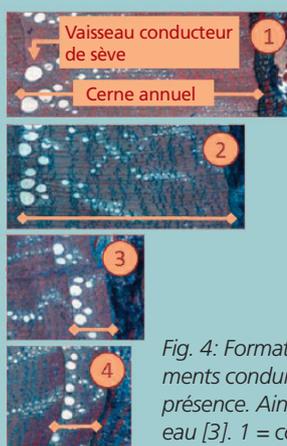


Fig. 4: Formation de cernes de croissance. L'analyse des coupes de tronc du chêne pédonculé montre que les différents traitements conduisent à une adaptation des vaisseaux conducteurs de la sève brute (trachées) en ce qui concerne leur taille et leur présence. Ainsi, le chêne garanti, aussi durant une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

La plasticité, c'est quoi?

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

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

La production de biomasse varie selon le type de sol

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

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

En échange avec la pratique

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Propos recueillis par Patrick Bonfils

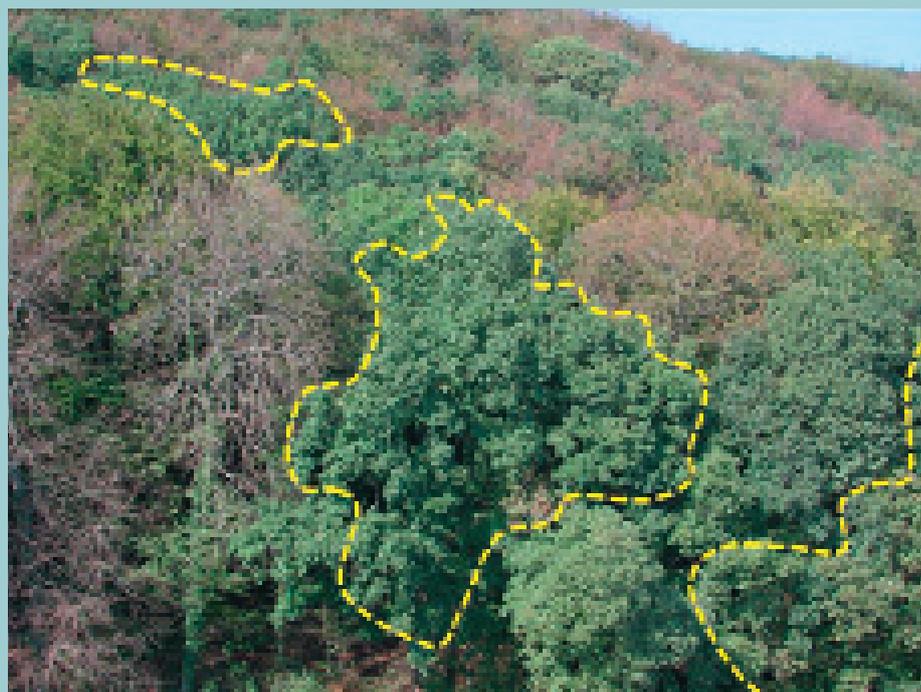


Fig. 6: Les chênes (à l'intérieur de l'espace en jaune) ont bien supporté la chaleur de l'été 2003. A l'encontre d'autres espèces d'arbres, lesquelles montrent une forte perte de feuillage.

Photo: D. Horisberger

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

Considérations

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

Intérêt pour les pousses proleptiques

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

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

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

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

Autres informations:

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

Bibliographie:

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

[2] CH2011 (2011): Swiss Climate Change Scenarios CH2011, published by C2SM, MeteoSwiss, ETH, NCCR Climate and OCCC, Zürich, Switzerland, 88 pages.

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

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

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

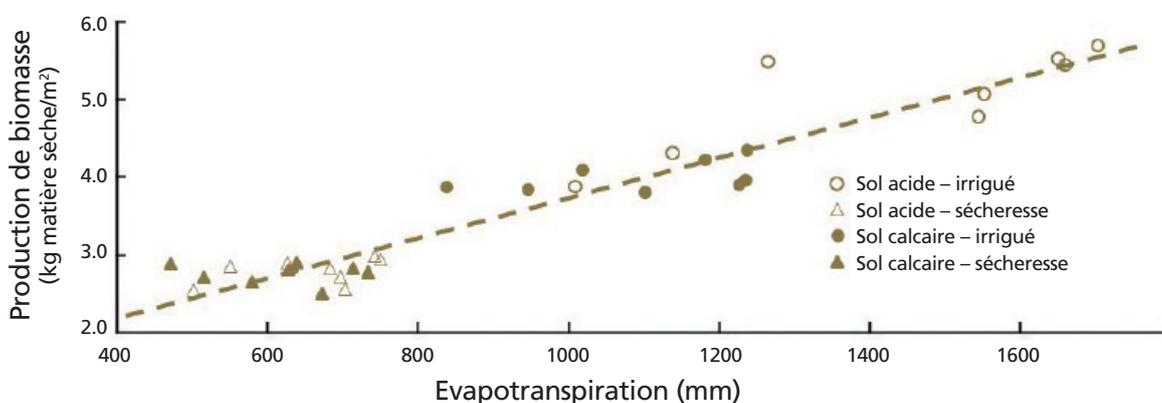


Fig. 5: Evapotranspiration et production de biomasse (en surface et en sous-sol) en 2008 et 2009. Sous condition d'irrigation normale, les chênes (toutes les espèces) produisent nettement plus de matière sèche sur sol acide. En cas de sécheresse, aucune différence est constatée (fig. modifiée de Kuster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

LE CHÊNE FACE AUX CHANGEMENTS CLIMATIQUES. 3^E PARTIE: LA PHYSIOLOGIE (III/III)

Le chêne est une essence robuste

Ce troisième article est consacré aux phénomènes physiologiques, non visibles à l'œil, mais qui sont responsables du développement de la plante. Les résultats de cette expérimentation sont discutés et commentés dans l'optique de leur importance pour la pratique forestière.

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

Des chênes (pédunculés, sessiles et pubescents) de deux ans, issus chacun de quatre provenances autochtones (et une d'Italie) ont été soumis de 2007 à 2009, dans les chambres d'écosystème modélisé du WSL à Birmensdorf (ZH), à quatre traitements climatiques différents:

1. augmentation de la température de l'air
2. sécheresse
3. une combinaison des deux conditions précédentes, et
4. contrôle sans modification climatique.

Dans un premier article, (*La Forêt*, juillet/août 2013), les phénomènes mesurables de croissance (hauteur, diamètre, poids de la matière sèche) ont été présentés. Dans le deuxième article (*La Forêt*, octobre 2013), les aspects qualitatifs, tels que forme de la feuille, dégâts foliaires, structure du bois et des questions relatives aux particularités du sol, ont été discutés. Ce troisième article analyse des questions importantes relatives à la physiologie végétale (voir encadré ci-contre). Il présente plus particulièrement trois aspects spécifiques des différentes analyses réalisées dans l'expérimentation Quercu:

- la photosynthèse
- la formation d'hydrates de carbone et
- l'absorption de l'azote (voir fig. 2).

Photosynthèse: un processus à rendement variable

En exploitant la lumière du soleil, la photosynthèse, qui a lieu dans les feuilles, transforme le dioxyde de carbone (CO₂) et l'eau (H₂O) en hydrates de carbone (surtout des sucres et de l'amidon). A partir de composés inorganiques, la plante réussit donc à synthétiser des produits organiques qui sont indispensables à sa survie.

La photosynthèse peut être considérée comme le processus biochimique fondamental pour la vie des plantes. Non seule-



Photo: N. Contran/WSL

Mesure de la photosynthèse au niveau des feuilles de chênes pubescents lors de l'expérimentation Quercu au WSL.

ment, elle assure leur survie, mais elle produit également de l'énergie pour d'autres formes de vie n'ayant pas cette capacité de photosynthèse. Tout ceci explique pourquoi les chercheurs du WSL se sont intéressés au rendement de la photosynthèse des jeunes chênes étudiés au cours du projet Quercu^[1].

Après trois ans de recherches, il a été constaté que l'élévation de la température de l'air conduit à une augmentation saisonnière (plein été-fin de l'été) de l'activité photosynthétique de façon semblable pour les trois espèces de chênes étudiés (cf. exemple du chêne sessile, fig. 1). L'interruption de l'arrosage pour les traitements sécheresse 1) et 2) a conduit à une dégradation du régime hydrique du sol (cf. deuxième article). Ceci a entraîné, à la fin de la période de sécheresse, une forte baisse du rendement de la photosynthèse (fig. 1), due à une réaction «volontaire» de la plante, à savoir la fermeture des stomates sur la face inférieure de ses feuilles. Une perte incontrôlée d'eau par évaporation est ainsi évitée.

En contrepartie, la plante absorbe moins de CO₂, ce qui diminue le rendement de la photosynthèse. Pour le chêne pubescent, on a pu observer que les stomates (fig. 2) s'ouvrent lorsque la température de l'air^[2] augmente et se referment lors d'une sécheresse.

Racines fines fondamentales

Le comportement des chênes exposés à un stress hydrique fut révélateur. Après la reprise de l'irrigation, et indépendamment du rétablissement du régime hydrique du sol, les arbres furent à même de rétablir très vite la photosynthèse (fig. 1). Ceci s'explique par la présence de racines fines à la surface du sol. Elles absorbent immédiatement la moindre pluie, dès que l'eau atteint les premières couches du sol. La photosynthèse de ces chênes a retrouvé très rapidement le niveau de celle des arbres du traitement de contrôle, ce qui signifie que l'appareil de photosynthèse demeura intact, même lors de grande sécheresse. Seul le chêne

La physiologie végétale

La physiologie végétale est le domaine qui s'intéresse aux phénomènes de la vie d'une plante et aux réactions chimiques ainsi que biochimiques responsables de sa bonne croissance. Et naturellement, dans le monde végétal, la photosynthèse en est le phénomène central. Mais aussi la croissance, la différenciation des organes et les réactions aux modifications de l'environnement sont des questions qui intéressent les physiologistes.

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

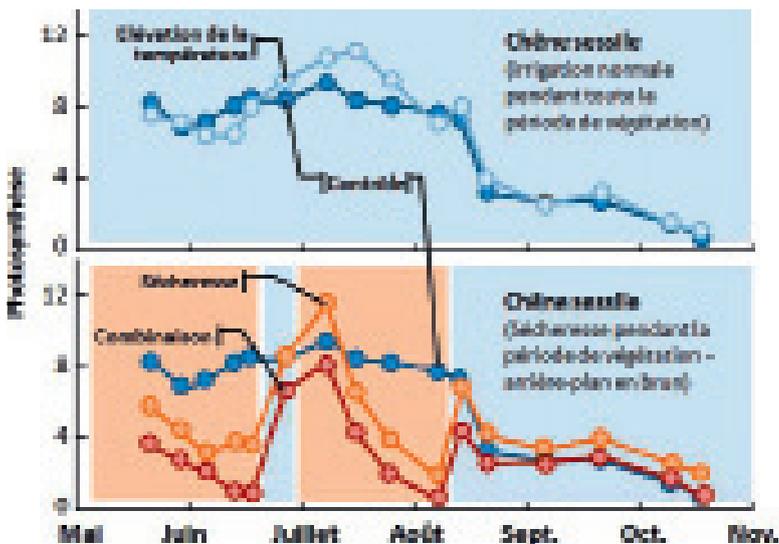


Fig. 1: Effet du traitement climatique sur la photosynthèse pour le chêne sessile.

pédonculé, après la deuxième période de sécheresse au mois d'août, ne retrouva pas un niveau de photosynthèse identique à celui des chênes du traitement de *contrôle*. Ce phénomène a aussi été observé lors du traitement combiné avec une élévation de la température^[1].

Les mesures réalisées au cours de l'expérimentation *Querco* montrent qu'en période de sécheresse les feuilles du chêne pédonculé contiennent moins de chlorophylle que celles des chênes sessiles et pubescents. Ceci pourrait expliquer pourquoi cette espèce de chêne a un rendement photosynthétique inférieur.

Bilan énergétique assuré

Les hydrates de carbone, produits de la photosynthèse, fournissent de l'énergie (sucre), servent de médium de stockage (amidon) et produisent des substances structurelles (p. ex. cellulose) pour la plante. Il est connu que la synthétisation des sucres et de l'amidon peut être diminuée du fait d'un manque d'eau^[2]. Comme les plantes utilisent pour leur propre respiration environ 30% des hydrates de carbone produits, les chercheurs du WSL ont voulu savoir si une augmentation de température combinée avec un stress hydrique avait une influence sur la production des hydrates de carbone des jeunes chênes.

La synthèse des hydrates de carbone du chêne pédonculé (plutôt sensible à la sécheresse) a donc été comparée à celle du chêne sessile (plutôt résistant à la sécheresse)^[3]. L'analyse des hydrates de carbone dans les feuilles des deux espèces, sous le traitement *élévation de la température*, n'a pas montré de différences significatives avec celles du traite-

ment de *contrôle*. Par contre, le pourcentage des sucres solubles était plus élevé pour les chênes exposés aux périodes de sécheresse. Ce phénomène avait déjà été observé lors d'essais précédents. Il est expliqué par le besoin de la plante de maintenir son fonctionnement cellulaire en période de sécheresse (régulation de la pression intracellulaire). Par contre, les chercheurs ont été étonnés de constater qu'aucune différence n'apparaisse entre les provenances et les espèces de chênes.

Azote non limitant

L'azote est un élément vital pour le bon fonctionnement des êtres vivants, particulièrement pour la production de protéines et de l'ADN. Bien que l'air contienne beaucoup d'azote sous forme gazeuse (N₂), la plus grande partie de l'absorption (90%) se fait sous forme de nitrates et d'ammonium par le sol et le système racinaire des plantes. Ces deux composés azotés proviennent de la dégradation de matériaux organiques présents dans le sol (p. ex. des feuilles) par l'activité de micro-organismes (champignons, bactéries). L'azote est le nutriment des plantes qui a souvent un effet limitatif sur la croissance^[4]. Comme composant de la chlorophylle, il est indirectement lié à la photosynthèse. De plus, il est présent dans de nombreuses enzymes et soutient la formation de substances nécessaires à la croissance des pousses et des racines.

En agriculture, il est reconnu que le manque d'azote limite la croissance des feuilles (feuilles petites et pâles) et le fonctionnement de la photosynthèse. De plus, les plantes sont nettement davantage sensibles au stress hydrique. Toutes ces raisons ont incité les chercheurs du

WSL à s'occuper de l'influence de l'azote sur les plantes et dans le sol^[5]. Les résultats des analyses, à fin 2009, ont à nouveau surpris les scientifiques: bien que le stress hydrique ait diminué l'activité des bactéries, il n'a été trouvé aucun effet sur la disponibilité en ammonium (NH₄⁺) et en azote (NO₃⁻) dans le sol. De même, la concentration d'azote dans la biomasse des arbres n'a pas été réduite. Ceci montre que, dans l'expérimentation *Querco*, l'azote n'a pas été un facteur limitant la croissance en périodes de sécheresse.

Considérations finales

Même lors d'une forte sécheresse, des processus vitaux, comme la photosynthèse, restent intacts. Ceci permet aux chênes de se remettre rapidement du stress subi. Ainsi, la synthèse d'éléments aussi importants que les hydrates de carbone reste assurée; ce ne serait pas possible si le processus d'assimilation de l'azote par le réseau de fines racines n'était pas garanti.

Les essais *Querco* montrent bien que le «système biologique» du chêne est tout à fait capable de surmonter de fortes sécheresses, même en combinaison avec une augmentation de la température. Les essais ont également permis de déceler des différences entre les espèces: le chêne pédonculé est un peu plus sensible à la sécheresse que les chênes sessile ou pubescent.

Autres informations:

www.wsl.ch/querco

Bibliographie:

- [1] Arend M., Kuster T.M., Günthardt-Goerg M.S. (2013): Seasonal photosynthetic responses of European oaks to drought and elevated daytime temperature. *Plant Biology* 15 (Suppl. 1) 169–176.

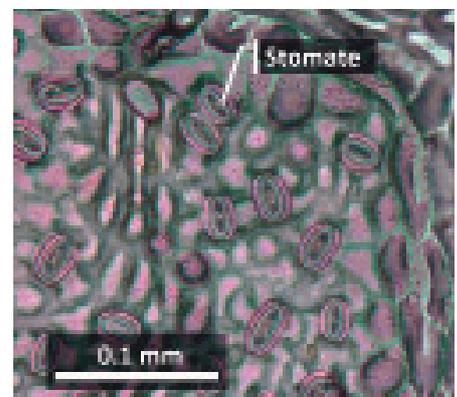


Fig. 2: Pour survivre à une sécheresse, les stomates de la partie inférieure de la feuille de la plante jouent un rôle essentiel. Lors d'une forte sécheresse, elles se ferment, minimisant ainsi le déficit hydrique par évaporation. Le rendement de la photosynthèse s'en trouve diminué.

Photo: Terry Menard/WSL

^[2] Contran, N., Günthardt-Goerg, M. S., Kuster, T. M., Cerana, P., Crosti, R., Paoletti, E. (2013): Physiological and biochemical responses of *Quercus pubescens* to air warming and mild soil drought. *Plant Biology*, 15 (Suppl. 1) 157–168.

^[3] Li M.-H., Cherubini P., Dobbertin M., Arend M., Xiao W.-F., Rigling A. (2012): Responses of leaf nitrogen and mobile carbohydrates in different *Quercus* species/provenances to moderate climate changes. *Plant Biology*, 15 (Suppl. 1), 177–184.

^[4] Rennenberg H., Dannenmann M., Gessler A., Kreuzwieser J., Simon J., Papen H. (2009) Nitrogen balance in forest soils: nutritional limitation of plants under climate change stresses. *Plant Biology*, 11, 4–23.

^[5] Kuster T.M., Schleppe P., Hu B., Schulin R., Günthardt-Goerg M. S. (2013). Nitrogen dynamics in oak model ecosystems subjected to air warming and drought on two different soils. *Plant Biology*, 15, 220–229.

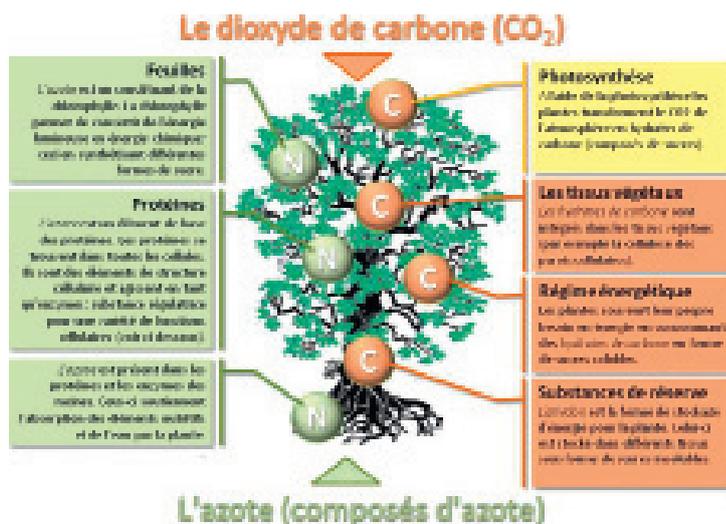


Fig. 3: Sans les composés organiques du carbone et de l'azote, aucune vie végétale n'est imaginable; idem pour la photosynthèse. Ces trois éléments ont été étudiés dans l'expérimentation Quercu, afin de vérifier le bon fonctionnement d'importants processus physiologiques chez le chêne.

Cet article clôt la série consacrée directement à l'expérimentation Quercu. Nous traiterons des applications pratiques que les forestiers peuvent tirer de ses résultats dans un prochain numéro de LA FORÊT, où paraîtra aussi la troisième interview que nous a accordée Pascal Junod.

CHANGEMENTS CLIMATIQUES

Vers une stratégie globale pour le chêne

Le projet Querco a donné un aperçu du développement de chênes âgés de 2 à 5 ans sous des conditions climatiques et environnementales modifiées. On peut en tirer des conclusions pertinentes pour la pratique qui sont présentées ci-après.

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

Les résultats de l'expérimentation *Querco* (voir les numéros de *LA FORÊT* de juillet-août, d'octobre et de novembre 2013) démontrent que le chêne:

- présente une grande variabilité dans sa croissance au niveau des individus et les provenances d'une espèce, tout comme entre les espèces. Ceci se constate aussi bien avec que sans changement environnemental. Une grande plasticité a pu être démontrée sur le plan de la croissance, de la forme et du comportement sous des conditions changeantes de l'environnement;
- dispose d'une grande stabilité physiologique lors de situation de stress (p. ex. système photosynthétique);
- possède une faculté de récupération/régénération rapide après une situation de stress (sécheresse);
- se caractérise par un comportement spécifique à l'espèce, mais aussi à la provenance.

Il s'agit là des résultats essentiels qui peuvent servir de base à l'établissement d'une «stratégie globale du chêne»^[1].

Des qualités pour s'imposer

Ces constatations montrent, en effet, que le chêne dispose des qualités nécessaires pour s'imposer face à des changements climatiques et environnementaux d'envergure (forte augmentation de température et sécheresse). Ceci dit, il faut tenir compte de la différence de comportement écologique entre les trois espèces étudiées, soit les chênes pédonculé, sessile et pubescent.

Au cours de l'expérimentation *Querco*, le chêne sessile et le chêne pubescent se sont comportés de façon très similaire. En cas de sécheresse, ils ont démontré, par rapport au chêne pédonculé, une activité photosynthétique supérieure. Sous des conditions



Photos: Alain Douard/LA FORÊT

Comment la concurrence entre le chêne et d'autres essences évoluera-t-elle à l'avenir, compte tenu des changements climatiques? Cette dynamique recèle encore bien des inconnues.

d'irrigation normales, par contre, les jeunes chênes pédonculés possèdent à leur tour une croissance bien supérieure, liée aussi à la tendance à produire des pousses de la Saint-Jean (accentuée lors d'une élévation de la température).

Avec les résultats de leurs analyses, les chercheurs du WSL confirment d'une part les expériences réalisées et les connaissances de la pratique forestière et, d'autre part, les possibles attentes que la foresterie associe au futur chêne dans la forêt suisse.

Néanmoins, il conviendra de ne pas perdre de vue les aspects suivants, qui n'ont pas pu être pris en considération dans l'expérimentation *Querco*:

- la dynamique forestière et les maladies;
- la gestion durable du pool génétique,
- avec un emploi judicieux du matériel forestier de reproduction.

Dynamique forestière et vigilance face aux maladies

A l'avenir, le chêne continuera d'être soumis à la concurrence de la végétation. D'autres essences d'arbres (hêtre, frêne, etc.) vont également s'adapter aux changements climatiques et vraisemblablement, dans l'une ou l'autre phase de leur vie, profiter des nouvelles conditions de croissance. Les modifications de la dynamique de l'écosystème forestier sont une réalité que la

pratique forestière et la recherche devront prendre davantage en considération.

En effet, les forêts riches en chênes doivent être perçues comme étant des systèmes écologiques complexes. De plus, les dangers phytosanitaires ne peuvent être ignorés. Des études faites en Allemagne montrent que des dégâts subis par les chênes sont en parties dus à une forte sécheresse, suivie d'une infestation de champignons et d'insectes^[2]. L'importation et la dissémination de nouvelles maladies et d'organismes nuisibles sont un danger permanent ayant, par le passé déjà, causé d'importants dégâts à d'autres espèces (p. ex. dépérissement de l'orme). Même si le chêne, jusqu'à présent, a été épargné par de tels problèmes, il s'agira de rester vigilant. Ceci est particulièrement vrai pour les périodes de changements climatiques que nous vivons.

Gestion du pool génétique et matériel de reproduction

Les trois espèces de chêne les plus répandues en Europe (pédonculé, sessile et pubescent) sont toutes établies en Suisse, où des études génétiques montrent que malgré sa relative rareté (env. 2% du total du matériel sur pied) et sa distribution éparse, le chêne est génétiquement très variable^[3]. En plus, les forêts de chênes d'un certain

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

«Pour le praticien, la question de la distinction précise des espèces et de leur utilisation adéquate selon les stations est capitale»

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

Patrick Bonfils: *Le chêne pédonculé se distingue par son fort tempérament de croissance et sa grande plasticité (LA FORÊT d'octobre 2013). Quel est le rôle que cette espèce pourrait jouer dans la sylviculture suisse, en comparaison avec le chêne sessile?*

Pascal Junod: Il est vrai que le chêne pédonculé possède un tempérament plus fougueux que ses congénères (*robur* incarne la force!). Il pousse plus vite et fructifie plus régulièrement. Cependant, il n'est pas passe-partout, sa plasticité trouve ses limites dès que l'alimentation en eau dans le sol ou que la lumière font défaut, il est en outre très sensible à la concurrence et ne supporte pas d'être conduit en futaie serrée. Faute de reconnaître les chênes et leurs spécificités, un certain nombre d'erreurs de gestion ont été (et sont encore) commises!

La culture du chêne, nécessitant un investissement financier important en jeunesse, et la méconnaissance des espèces par les praticiens conduisent à des inadéquations «espèces-stations» qui se répercutent à long terme et se paient très cher en termes de désillusions financières et professionnelles.

Pour le praticien, la question de la distinction précise des espèces et de leur utilisation adéquate selon les stations est capitale. En Suisse, le chêne pédonculé est à privilégier avant tout sur le Plateau et uniquement sur les sols riches, profonds, bien alimentés en eau. De plus, il nécessite un traitement sylvicole différent (plus espacé) que celui du chêne sessile. Il convient de lui appliquer une sylviculture dynamique, par des éclaircies précoces, fréquentes, énergiques – sans pour autant éliminer le sous-étage cultural indispensable pour produire des grumes de qualité – visant à sélectionner un maximum de 50 à 60 sujets vigoureux par hectare.

P. B.: *Dans l'expérimentation Querco, le chêne pubescent a montré une forte croissance – parfois même supérieure à celle du chêne sessile (voir LA FORÊT de juillet-août 2013) – et la tolérance à la sécheresse*

qu'on attendait de lui. Comment ce potentiel pourrait-il être mis en valeur dans une future «stratégie chêne» en Suisse?

P. J.: A l'image de ce qui se passe en Valais, où le chêne pubescent, en tête de liste, gagne du terrain sur le pin sylvestre, il est judicieux que la sylviculture accompagne la progression du chêne pubescent au-delà des zones séchardes où il se trouve aujourd'hui confiné. Celui-ci mérite d'être introduit, en mélange avec le chêne sessile, sur les stations potentiellement sensibles aux sécheresses estivales.

Les chênes pédonculés, sessiles et pubescents ne sont génétiquement pas complètement isolés les uns des autres. En Suisse, l'imbrication des stations de ces trois espèces entraîne leur hybridation, si bien qu'il existe de nombreuses formes intermédiaires. Ceci représente un atout considérable pour apporter une réponse probante aux défis climatiques futurs. Le maintien de la diversité génétique et des possibilités d'hybridation interspécifiques au sein du complexe des chênes constituent leurs meilleures chances de survie.

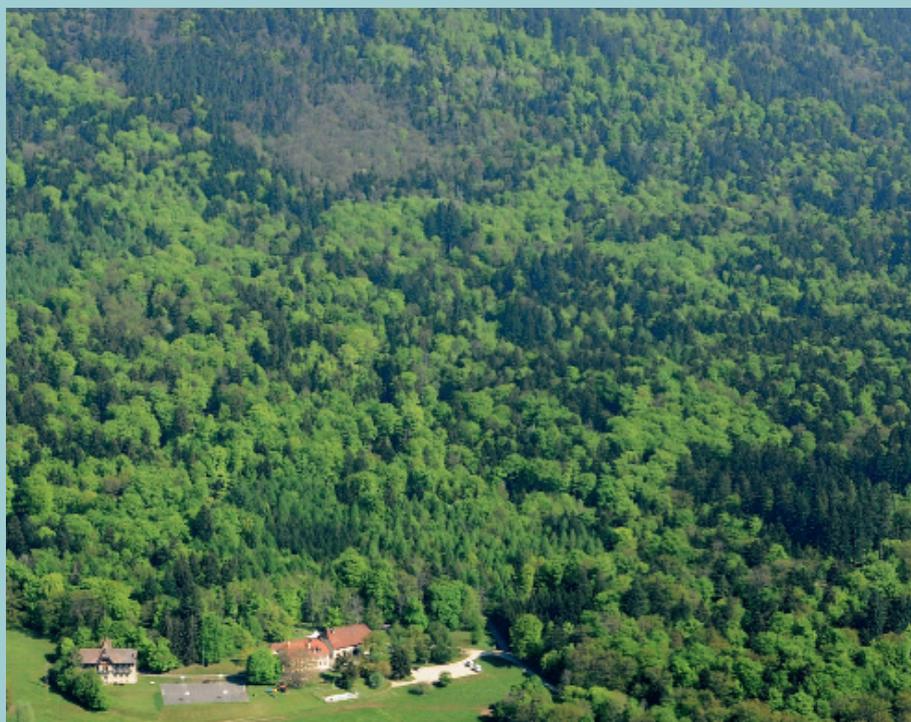
Avant de recourir à des chênes exotiques (comme le préconisent certains), il convient d'abord de mettre en valeur le patrimoine local existant. A elles trois,

chacune dans son milieu de prédilection, nos espèces de chênes sont complémentaires; elles représentent un capital génétique énorme, avec des possibilités de croisements innombrables, gage d'adaptabilité des chênes indigènes!

P. B.: *Je vous remercie cordialement pour cet entretien et votre participation à cet échange d'expériences entre la recherche et la pratique. Pour terminer cette série, je vous laisse la parole pour une dernière conclusion par rapport aux résultats de l'expérimentation Querco?*

P. J.: Il me semble important de souligner l'importance de la couche supérieure du sol en futaie de chêne. Comme l'ont observé les chercheurs de l'expérience *Querco*, c'est en effet dans la partie supérieure du sol que se situent les racines fines qui permettent aux jeunes chênes de reprendre rapidement leur activité photosynthétique après une période prolongée de sécheresse. En deux mots: la protection des sols est essentielle pour assurer la résilience de l'écosystème!

Cette interview marque la fin de cette série de trois entretiens sur le chêne parue dans LA FORÊT.



Forêt mélangée, riche en chêne, au printemps (Bevaix, NE). Le chêne pubescent (sur la photo, encore sans feuilles) est très répandu au pied du Jura. En combinaison avec le chêne sessile, le hêtre ainsi que de nombreux autres feuillus et conifères, il fait partie d'une forêt mélangée judicieusement équilibrée au point de vue écologique et commercial.

Photo: Pascal Junod



En conditions d'irrigation normales, le chêne pédonculé (*Q. robur*, ici un sujet saisi dans la campagne genevoise) présente une vigueur supérieure aux deux autres espèces.

âge devraient même être autochtones^[4]. Comme le transfert des gènes entre les espèces de chêne (hybridation) peut être compris comme une «stratégie» pour la création de variété génétique^[5], notre pays possède certainement un pool génétique

particulièrement intéressant. La plasticité du chêne, observée lors de l'expérimentation *Quercus*, renforce cette hypothèse. Du fait que la régénération artificielle est encore très répandue en Suisse, que se soit pour le rajeunissement ou la création de peuplements riches en chênes, l'utilisation et la gestion des ressources génétiques autochtones demandent une attention toute particulière.

La gestion de ce patrimoine sert à garantir le maintien de la diversité génétique et ainsi la capacité des populations de chênes à s'adapter aux conditions futures de leur environnement. Finalement, il s'agira bien sûr de choisir le matériel de reproduction le mieux adapté au site et de procéder à son introduction de manière appropriée.

Autres informations:

www.wsl.ch/querco

Bibliographie:

^[1] Bonfils P., Horisberger D., Ulber M. (RED.), (2005): Förderung der Eiche. Strategie zur Erhaltung eines Natur- und Kulturerbes der Schweiz. Hrsg.: proQuercus; Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft BUWAL, Bern. 102 S.

^[2] NW-FVA (2012): Aktuelle Informationen zum Eichensterben und weiteres Vorgehen 2012/13. Waldschutzinfo der Nordwestdeutschen Forstlichen Versuchsanstalt. Waldschutzinformation 03/2012.

^[3] Finkeldey R. (2001): Genetic Variation of Oaks (*Quercus* spp.) in Switzerland. Genetic Structures in «Pure» and «Mixed» Forests of Pedunculate Oak (*Q. robur* L.) and Sessile Oak (*Q. petraea* (Matt.) Liebl.). *Silvae Genet.* 50 (1): 22–30.

^[4] Mátyás G., Bonfils P., Sperisen C. (2002): Autochthon oder allochthon? Ein molekular-genetischer Ansatz am Beispiel der Eichen (*Quercus* spp.) in der Schweiz. *Schweiz. Z. Forstwes.* 153 (3): 91–96.

^[5] Aas G. (1998): Morphologische und ökologische Variation mitteleuropäischer *Quercus*-Arten. Ein Beitrag zum Verständnis der Biodiversität. München: IHW Verlag. 221 S.

Remerciements:

Nous aimerions remercier les propriétaires de forêts, ainsi que les services forestiers locaux, de nous avoir autorisés à récolter du matériel nécessaire à notre expérimentation (glands). Nos remerciements vont aussi à la Fondation Velux qui, grâce à son généreux support financier, a permis que le projet (n° 489) soit réalisé. Un grand merci aussi à tous nos collègues, chercheurs ou praticiens ayant participé de façon directe ou indirecte à la rédaction de cette série d'articles. Ils ont ainsi soutenu le transfert des connaissances entre la recherche et la pratique. Enfin, cette série de publications n'aurait pas pu être menée à chef sans le financement de l'Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage (WSL), l'Office fédéral de l'environnement (OFEV) et l'Association proQuercus.



L'unique revue forestière de Suisse
entièrement rédigée en français

OUI, JE M'ABONNE À LA FORÊT

(onze numéros par an, tarif 2013, sous réserve de modification)

Tarifs: Fr. 89.– par an

Fr. 59.– par an (apprentis, étudiants, retraités)

Fr. 118.– ou 98 euros par an (pour l'étranger)

Entreprise/Nom/Prénom _____

Profession _____

Rue _____

NPA/Lieu _____

Tél. _____

A envoyer à:

LA FORÊT, Service abonnements, Economie forestière Suisse, Rosenweg 14, 4501 Soleure