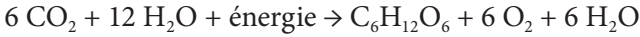


Dans cette phase, l'eau est décomposée en oxygène gazeux (O_2), qui est émis dans l'atmosphère, et en hydrogène. Cet hydrogène ainsi que l'oxygène et le carbone du CO_2 sont convertis en une série de composés de plus en plus complexes, pour aboutir à un composé organique stable, le glucose (de formule $C_6H_{12}O_6$). Pratiquement tous les arbres sont des plantes dites en C3, car le premier composé produit par fixation du carbone provenant du CO_2 compte 3 atomes de carbone. L'équation simplifiée, bilan de la photosynthèse, est la suivante :



Lorsque les glucides sont utilisés dans le métabolisme, la réaction inverse se déroule, ce qui libère l'énergie utile à tous les autres mécanismes et produit du CO_2 (respiration).

Du fait de la grande taille des arbres et de la complexité de leur architecture, il existe de fortes variations du microclimat environnant les différentes feuilles de la canopée à un moment donné ou, même, au cours de la journée. Ces variations affectent l'ensemble des facteurs déterminant la photosynthèse, à savoir la température, l'humidité, le vent et, avant tout, le rayonnement, qui est la source primaire d'énergie de tout le système. Ceci rend complexe l'estimation de la capacité photosynthétique globale de la canopée. On peut considérer cette dernière comme une grande feuille possédant les capacités moyennes de l'ensemble des feuilles, ou on peut utiliser des modèles plus complexes. Le compromis entre exactitude et simplicité doit être adapté aux objectifs de l'étude, qui peuvent être la prévision du rendement ou la compréhension de mécanismes. Pour estimer la surface foliaire totale d'un couvert végétal, diverses méthodes utilisent des photos hémisphériques ou des capteurs de rayonnement. Elles permettent de calculer l'indice foliaire (LAI, pour *Leaf Area Index*), c'est-à-dire la surface de feuilles par mètre carré au sol. La valeur de cet indice détermine en partie la quantité d'énergie lumineuse captée, et donc la quantité de carbone acquis par photosynthèse.

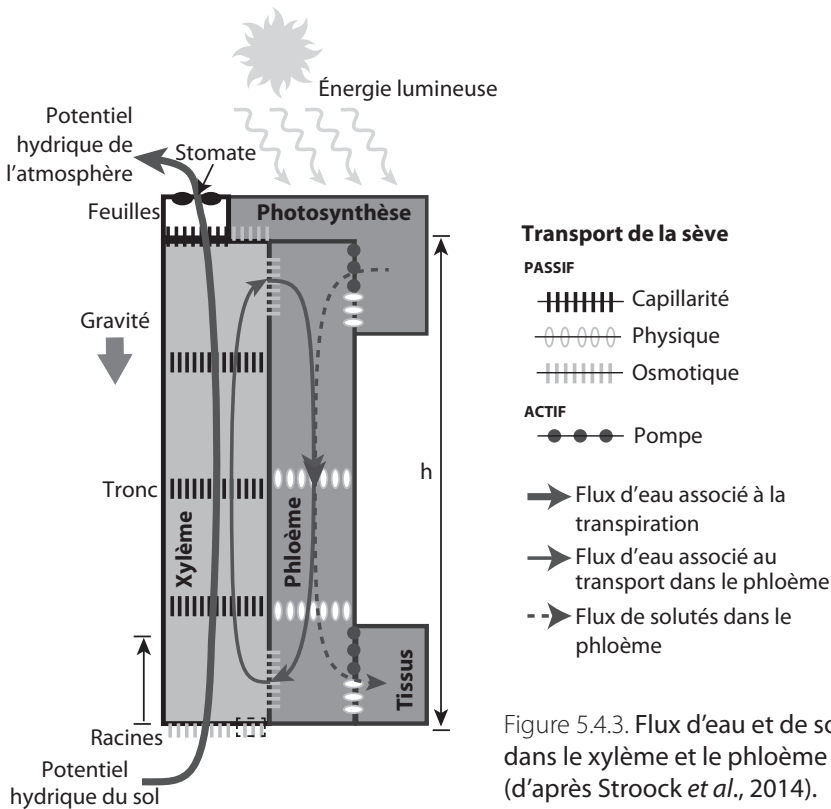
Transport, stockage et allocation du carbone

Le carbone fixé sous forme de glucides est transporté depuis les feuilles (sources du carbone) vers les tissus et les différents organes de l'arbre où ces glucides seront utilisés (organes servant donc de puits de carbone). Le transport, sous forme de saccharose contenu dans la sève élaborée, se fait dans les éléments conducteurs du phloème des nervures des feuilles et de l'écorce interne des branches et du tronc. Le moteur de ce transport est la concentration en glucides dans les cellules conductrices du phloème des feuilles. Une forte concentration entraîne un transfert osmotique de l'eau du xylème (dans lequel circule la sève brute, constituée de l'eau et des minéraux prélevés dans le sol) vers le phloème, ce qui crée dans le phloème la pression nécessaire au transport des glucides vers le reste de l'arbre. À l'autre bout du système, les glucides sont chargés, en partie passivement, en partie grâce à des pompes métaboliques membranaires, dans les organes puits, ce qui maintient le gradient de concentration le

long du phloème. Les flux d'eau dans le xylème (traités plus loin) et ceux dans le phloème sont donc étroitement couplés, par l'intermédiaire de membranes semi-poreuses (figure 5.4.3).

La particularité des arbres, parce qu'ils sont pérennes, réside dans la nécessité d'accumuler du carbone et d'utiliser ces réserves. Les effets sont cumulatifs d'une année sur l'autre et affectent aussi bien ces réserves que les capacités d'assimilation et de croissance.

En l'absence de feuilles, donc de photosynthèse, les arbres doivent en effet assurer leur métabolisme de base à partir des réserves qu'ils ont constituées. La croissance des premières pousses, après la période de repos végétatif, mobilise ce stock de carbone. Ces réserves peuvent également être nécessaires en cours de saison végétative, lorsque la demande excède l'offre disponible (au cours d'un épisode sec, par exemple) ou pour pallier tout accident, comme une défoliation due à un pathogène ou un ravageur. Chez les arbres, la principale forme de réserve est l'amidon, un glucide peu soluble et stable. Les réserves sont localisées essentiellement dans les tissus de type parenchyme des branches, troncs et racines. Les arbres tendent à ajuster leur niveau de réserves à leur demande métabolique et donc à accumuler des réserves pendant la croissance végétative, quitte à ralentir cette dernière en cas de conditions défavorables (encadré 5.4.1).



Encadré 5.4.1. Les arbres ont-ils trop de carbone ?

Le niveau de réserves des arbres tend à rester élevé même en cas d'une limitation passagère de la photosynthèse (à cause du froid, de la sécheresse). Cela veut-il dire que le carbone n'est en fait pas limitant pour la croissance des arbres ? De plus, chez les espèces décidues, les éléments minéraux sont récupérés et recyclés (phénomène de translocation) avant la défoliation, alors que le carbone, lui, est « jeté » avec les feuilles. Les arbres ont-ils donc trop de carbone pour s'en délester ainsi ?

En fait, garder un niveau de réserves suffisant pour assurer trois ou quatre fois, en un ou deux ans, le renouvellement de l'ensemble des feuilles est un impératif de survie ; deux sécheresses consécutives alternant avec une attaque parasitaire sont par exemple parfaitement probables au cours de la vie d'un arbre. Pour comprendre l'apparent gaspillage de carbone dans les feuilles mortes, il faut considérer l'arbre dans son écosystème ; tous les cycles des nutriments dépendent de l'activité des organismes des sols (champignons, bactéries, insectes, vers de terre...), dont l'unique source de carbone, et donc d'énergie, est la litière apportée par les plantes. Si celles-ci gardaient leur carbone, elles ne pourraient s'alimenter en minéraux !

5.4.2 Flux d'eau et état hydrique

Les arbres disposent d'un système assurant à la fois le transport de l'eau à longue distance et le support de l'ensemble de l'organisme ; c'est le xylème secondaire, c'est-à-dire le bois. Au cours de la mise en place de ce tissu, les cellules produisent des parois secondaires épaisses, composées de cellulose et de lignines. Lorsque ces cellules meurent, leurs espaces intérieurs interconnectés se vident et sont appelés lumen. Leur alignement forme les vaisseaux du xylème. Ce dernier, contrairement au phloème, est donc formé essentiellement de cellules mortes (voir la section 10.1 « Anatomie des bois » du chapitre 10).

Le moteur du transport de l'eau, depuis les racines jusqu'aux feuilles, est le gradient de potentiel hydrique existant entre le sol, les racines, les feuilles et l'atmosphère. Le potentiel hydrique d'un compartiment correspond à la pression qu'il faudrait exercer pour en extraire l'eau. L'essentiel de la différence de potentiel qui « tire » l'ensemble de la colonne d'eau est généré par l'évaporation de l'eau au niveau des stomates des feuilles. Moins l'air sera saturé en vapeur d'eau (en cas de faible hygrométrie, forte température, ou fort vent), plus la différence de potentiel entre les feuilles et l'atmosphère sera forte, et plus la demande en eau sera donc élevée.

Cependant, au-delà d'une pression de 1 atmosphère, soit 10 m de hauteur, l'eau ne peut pas être pompée, quelle que soit la différence de potentiel hydrique en jeu. Comment les arbres peuvent-ils alors élever de l'eau sur de si grandes hauteurs (jusqu'à 100 m) ? La pression dans les vaisseaux du xylème des rameaux terminaux est en fait toujours négative. L'eau y est sous tension, ce qui agit contre la gravité. Seule l'extrême finesse des vaisseaux du xylème, mesurant 10 à 500 μm de diamètre, permet d'expliquer cette tension, à travers la théorie de la tension-cohésion. Cet état présente avec l'ébullition des caractéristiques

communes, notamment en ce sens qu'il est peu stable, et la rupture de la colonne d'eau (cavitation, conduisant à l'apparition d'une bulle d'air dans les vaisseaux conducteurs de sève) peut à tout moment déstabiliser le système. Le contrôle de cette stabilité est donc vital pour les arbres.

Le couplage, à travers des membranes semi-poreuses, des flux d'eau dans le xylème et des flux de la sève dans le phloème garantit l'équilibre hydrique de tout l'organisme.

Les arbres sont pérennes et doivent donc survivre au cours des périodes sèches. La régulation des flux d'eau, et donc de l'état hydrique de l'organisme, est cruciale. Presque tous les tissus des arbres ont en effet besoin de rester hydratés pour fonctionner. Cette régulation se fait essentiellement par le contrôle de l'ouverture des stomates des feuilles. De nombreux régulateurs ou médiateurs chimiques, en particulier l'acide abscissique et l'acide indolacétique, interviennent dans ces mécanismes. La priorité, pour la plupart des arbres, est d'éviter la rupture de la colonne d'eau (cavitation), due à de trop fortes tensions dans les capillaires. Ceci bloquerait les transferts d'eau et pourrait conduire à la mort des branches, voire des individus. Les arbres tendent donc à fermer leurs stomates lorsque les conditions hydriques s'approchent de celles qui entraîneraient la cavitation, mais ils ne peuvent utiliser cette stratégie qu'avec modération car elle présente l'inconvénient de réduire l'acquisition de carbone (encadré 5.4.2).

Encadré 5.4.2. Une marge de sécurité insuffisante pour faire face aux changements climatiques ?

Les arbres tendent à fonctionner avec une marge de sécurité assez étroite par rapport aux risques de cavitation du xylème, quel que soit leur écosystème naturel. Cette conduite s'explique, car, d'une part, construire des vaisseaux résistants, aux parois épaisses, est coûteux en carbone et, d'autre part, fermer les stomates limite le gain de carbone par la photosynthèse. Garder un comportement relativement risqué est donc un avantage adaptatif. Mais qu'en sera-t-il si le climat change rapidement ? Les arbres sauront-ils s'adapter ?

Les arbres ont développé toute une gamme de stratégies pour s'adapter à un climat sec :

- l'évitement, qui se réalise par la défoliation ou par la réduction forte de l'activité métabolique (fermeture des stomates, arrêt de la croissance, respiration minimale) durant les phases sèches, est une stratégie très courante ;
- le contournement, qui passe par la mise en place de systèmes racinaires profonds, capables de puiser l'eau dans les nappes phréatiques et donc d'alimenter la plante même en l'absence de pluies, est la stratégie de nombreuses espèces de climats arides, notamment de nombreux acacias sahéliens ; dans cette stratégie, atteindre la nappe avant la saison sèche dès la première année est crucial ;

- la résistance, qui est acquise grâce à la mise en place de cuticules épaisses et/ou à la limitation de la surface foliaire, tout en possédant des vaisseaux résistants à la cavitation, est une stratégie qui est souvent associée à une faible croissance et à un bois de forte densité.

Du fait de ces diverses stratégies, l'efficacité d'utilisation de l'eau, déterminée par le ratio entre la consommation d'eau (par transpiration) et le gain de carbone (par photosynthèse) peut présenter des différences importantes selon les espèces, mais aussi selon les variétés d'une même espèce.

5.4.3 Nutrition minérale

Bref rappel sur le rôle des principaux éléments minéraux

L'azote (N) est un constituant majeur de nombreux composés organiques, en particulier des acides aminés (et donc des protéines), des nucléotides (et donc de l'ADN) et des vitamines. C'est un composant essentiel de la chlorophylle (d'où le jaunissement des feuilles en cas de carence). Toutes les enzymes sont des protéines; aucune réaction biochimique ne pourrait donc se dérouler en l'absence d'azote.

Le phosphore (P) entre dans la composition de nombreuses molécules organiques, comme les acides nucléiques, et plus particulièrement dans celle des phospholipides, composants majeurs des membranes cellulaires. Il joue également un rôle dans le transport et la libération de l'énergie biochimique dans les molécules d'adénosine triphosphate (ATP), et comme cofacteur de nombreuses réactions biochimiques.

Le potassium (K) est le troisième élément majeur en nutrition minérale. Il joue un rôle essentiel dans les équilibres osmotiques, donc dans la turgescence des plantes et dans les transferts de solutés et de cations (pompe potassium), ainsi que dans l'ouverture des stomates, et comme cofacteur de nombreuses réactions biochimiques.

Le magnésium (Mg) est un composant de la chlorophylle et un activateur de nombreuses enzymes. Le soufre (S) est un composant des acides aminés et donc des protéines, dont il assure la structure par les ponts disulfures. Le calcium (Ca) est un composant des parois cellulaires et il joue un rôle important dans les transferts membranaires.

Les autres éléments comme le chlore, le fer, le bore, le manganèse, le zinc, le cuivre, le nickel, le molybdène... sont des micronutriments, ou oligoéléments. Ils sont indispensables, mais sont rarement en teneur limitante dans les sols et les plantes.

Cycles biogéochimiques

Tous ces nutriments sont prélevés dans les sols par les racines. Ils peuvent aussi provenir des dépôts atmosphériques sur les feuilles, lesquels ne sont pas négligeables pour certains éléments, comme l'azote, le potassium et le calcium.

Les cycles biogéochimiques de ces éléments, entre sol, plantes et atmosphère, sont déterminants pour l'équilibre des écosystèmes. En effet, si les plantes cultivées peuvent pousser directement à partir de minéraux apportés en solution ou sous forme d'engrais directement assimilables, ce n'est pas le cas dans la nature. Les cycles naturels dépendent presque totalement de l'activité des organismes du sol, en particulier celle des bactéries et des champignons, sans lesquels la plupart des ressources resteraient inaccessibles aux racines. L'azote, sous sa forme gazeuse de N_2 , est le composant le plus abondant de l'atmosphère mais seule la fixation microbienne permet de le rendre assimilable par les plantes, sous la forme de nitrate (NO_3^-) ou d'ammonium (NH_4^+). Cette fixation est réalisée par des bactéries qui sont soit libres dans le sol soit en symbiose avec les plantes dans des nodosités racinaires (bactéries du genre *Rhizobium* ou d'autres genres proches, chez les légumineuses, ou du genre *Frankia*, chez les Casuarinaceae, comme le filao, ou chez les aulnes). Les espèces végétales symbiotiques présentent donc un fort avantage comparatif sur des sols pauvres en azote, d'où leur nature souvent pionnière et leur intérêt en association ou en rotation culturale avec d'autres espèces non symbiotiques. Dans le cas du phosphore, qui, lui, provient essentiellement de l'altération des roches-mères, ce sont les champignons, libres ou symbiotiques (formant des mycorhizes), qui jouent le rôle principal en rendant disponibles des formes insolubles (phosphates de calcium, d'aluminium) ou adsorbées aux argiles, mais surtout en élargissant considérablement le réseau d'absorption grâce à leurs filaments mycéliens. En matière de nutrition minérale, les arbres se distinguent des autres plantes par le fort recyclage interne de la plupart des éléments, et par l'enracinement profond, qui exploite des horizons inaccessibles à la plupart des plantes annuelles (encadré 5.4.3).

Encadré 5.4.3. **Faible densité mais grand volume, le rôle essentiel des racines profondes**

La plupart des études concernant le sol dans les agroécosystèmes se concentrent sur l'horizon superficiel (les trente premiers centimètres), car c'est là que l'essentiel de l'activité biologique semble se dérouler, aussi bien pour les organismes du sol que pour les racines. Le rôle des racines profondes semblait se limiter à l'alimentation en eau.

Les racines d'eucalyptus peuvent atteindre 15 m de profondeur chez les sujets de 4 ans, et plus de 30 m dans des peuplements âgés. Les racines profondes récupèrent les minéraux qui proviennent, par drainage, des horizons superficiels et qui, sinon, seraient perdus, et elles prélèvent les éléments minéraux présents naturellement, en faible concentration, dans les horizons profonds. L'impact des racines profondes pour la nutrition minérale a donc été largement sous-estimé, de même que leur contribution aux bilans de carbone. En effet, même si leur densité décroît rapidement quand la profondeur augmente, les énormes volumes de sol exploité compensent la faible densité racinaire. Les racines situées en dessous d'un mètre de profondeur peuvent ainsi représenter une grande partie de la biomasse des arbres et donc du carbone séquestré !

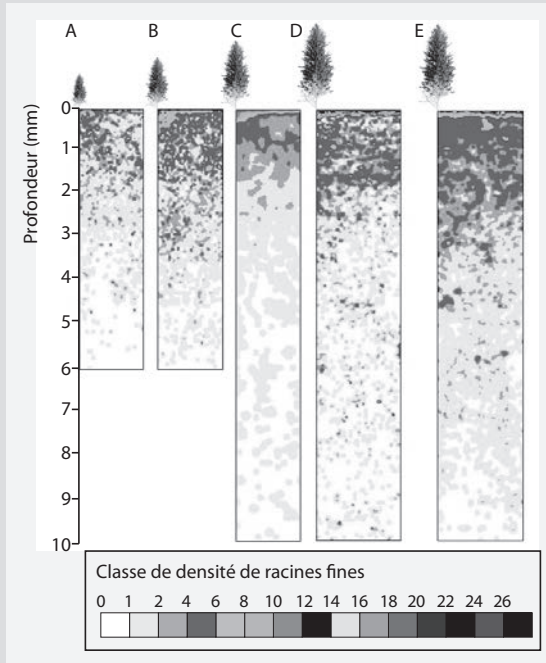


Figure 5.4.4. Densité de racines fines d'eucalyptus, selon la profondeur et selon l'âge des arbres.

Le recyclage des éléments minéraux des feuilles vieillissantes vers les parties pérennes de l'arbre, bien visible dans la décoloration des feuilles avant leur chute, peut représenter jusqu'à 20 à 30 % des besoins annuels en azote et en phosphore. Le potassium, moins mobile, est moins bien recyclé. Les arbres réabsorbent aussi, par leurs racines, les éléments libérés par la dégradation de leur propre litière, accélérant le cycle des éléments et augmentant d'autant leur autonomie vis-à-vis des minéraux du sol. C'est pourquoi les arbres sont souvent capables de pousser sur des sols relativement pauvres.

5.4.4 Physiologie, foresterie et sélection variétale, la question des grands effectifs

Fonder les études concernant l'écologie et la gestion des forêts et des plantations ainsi que la sélection variétale sur les connaissances physiologiques paraît aller de soi. Mais on se heurte bien vite à un obstacle méthodologique : comment mesurer des paramètres physiologiques pertinents sur les grands échantillons nécessaires à ces études ? Pour prévoir l'évolution de l'acquisition du carbone dans une forêt naturelle à l'échelle d'un bassin versant, par exemple, le nombre de combinaisons (entre espèces, âges et localisations) à étudier devient vite excessif, en matière de temps et de coûts.

En matière de sélection variétale, certains caractères importants ne se révèlent que tardivement chez les arbres. L'utilisation de marqueurs génétiques (marqueurs liés à un locus de caractère quantitatif, ou QTL, marqueurs de séquence exprimée, ou EST...), capables de mettre précocement en évidence ces caractères, est donc une voie obligée. Cependant, l'identification de ces marqueurs nécessite la comparaison de centaines de génotypes. C'est pourquoi sont développées des plateformes de phénotypage permettant la mesure rapide de l'expression des caractères liés aux différents génotypes, en conditions semi-contrôlées. Mais il est quasiment impossible de mettre en place de telles plateformes avec des plantes de la taille d'un arbre.

Pour pallier ces difficultés, la recherche de paramètres plus facilement mesurables et statistiquement corrélables aux caractères d'intérêt est une quête sans cesse renouvelée. Par exemple, l'utilisation de thermomètres infrarouges embarqués sur des avions ou des drones permet, en mesurant la température des feuilles, d'avoir une estimation de leur état hydrique. La spectrométrie dans le proche infrarouge (Spir) permet aussi d'estimer des paramètres comme la teneur en carbone sur de larges échantillons et à faible coût. La teneur en isotope stable de l'azote (^{15}N) ou du carbone (^{13}C) renseigne sur l'activité fixatrice d'azote ou sur l'efficacité d'utilisation de l'eau... la chasse aux paramètres alternatifs est ouverte !