

Analyse retrospective de l'adaptation à la sécheresse chez le douglas

Philippe Rozenberg

Anne-Sophie Sergent

Guillermina Dalla-Salda

Alejandro Martinez-Meier

Sara Marin

Manuela Ruiz-Diaz

Jean-Charles Bastien

Leopoldo Sanchez

Nathalie Bréda

Institut national de recherche agronomique (INRA), Orléans (FR)*

Institut national de recherche agronomique (INRA), Orléans (FR)

Instituto nacional de tecnologia agropecuaria, Bariloche (AR)

Instituto nacional de tecnologia agropecuaria, Bariloche (AR)

Institut national de recherche agronomique (INRA), Orléans (FR)

Institut national de recherche agronomique (INRA), Orléans (FR)

Institut national de recherche agronomique (INRA), Orléans (FR)

Institut national de recherche agronomique (INRA), Orléans (FR)

Institut national de recherche agronomique (INRA), Nancy (FR)

Retrospective analysis of the adaptation of the Douglas-fir to drought

For a number of years in certain regions of France the Douglas-fir trees (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) have presented symptoms of withering which have been attributed to drought. Our results show that the hydraulic function of the wood plays a part in the resistance of the Douglas-fir to dry conditions. Narrower cellular conduits, and therefore a greater wood density, contribute to the survival of trees confronted with a period of a marked water deficit. This idea is confirmed by the existence of significant relationships between wood density and hydraulic properties of wood in which the raw sap circulates, and also by the relationships found between the ecological preferences of specimens in their area of origin and the density of their wood in regions of France where they have been introduced. Those coming from dry regions have a tendency to develop wood with characteristics similar to that of trees which have survived drought. While the relationship between wood density and survival has been demonstrated, the differences in the nature of this relationship between different sites show that the mechanisms involved are complex and to a large extent still not understood.

Keywords: Douglas-fir, drought, wood physiology, hydraulic conductivity, France

doi: 10.3188/szf.2012.0088

* UR 0588 AGPF INRA Orléans, FR-45075 Orléans, courriel philippe.rozenberg@orleans.inra.fr

Après avoir séduit les sylviculteurs, le douglas (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) a conquis l'industrie du bois et est devenu une espèce forestière importante en France. La canicule de 2003 a provoqué des dépérissements allant jusqu'à la mort de certains individus: l'inquiétude est à la hauteur de l'engouement. Quelles sont les causes de ces dépérissements, quels sont les facteurs de la vulnérabilité du douglas? Est-ce que le douglas peut s'adapter à des déficits en eau plus fréquents, plus longs et plus marqués?

L'Institut national de recherche agronomique (INRA) conduit en France un programme d'amélioration génétique du douglas. Il s'appuie sur du matériel végétal originaire de régions côtières des états de Washington et Oregon aux Etats-Unis. Est-ce que les variétés améliorées proposées aujourd'hui sont

toujours adaptées aux nouvelles conditions climatiques?

Plasticité phénotypique et adaptation génétique

L'adaptation est l'ensemble des mécanismes naturels qui permettent aux populations de s'ajuster à de nouvelles conditions environnementales. Si on exclut l'apport de ressources génétiques extérieures, l'adaptation comprend deux mécanismes: un mécanisme individuel à court terme, la plasticité phénotypique, et un mécanisme à long terme au niveau de la population, l'adaptation génétique. La plasticité phénotypique est la réponse d'un individu (ou génotype) aux variations de son environnement

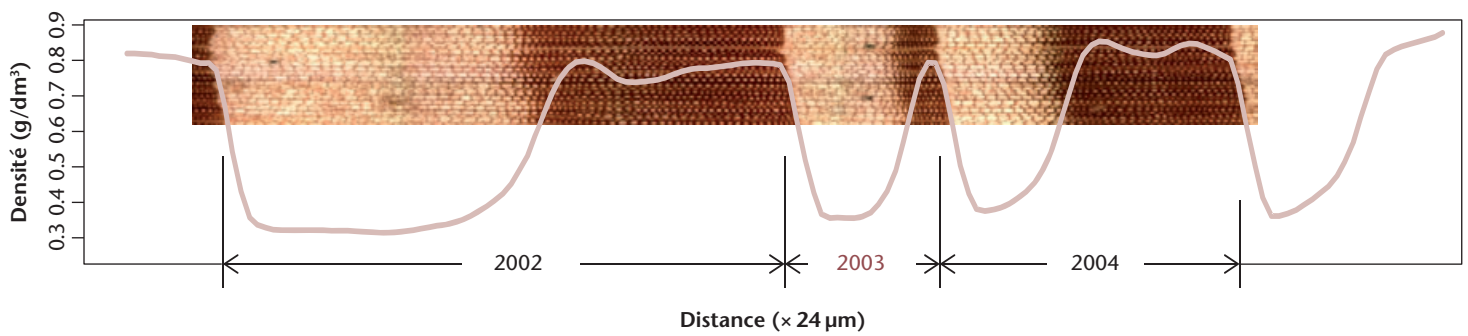


Fig. 1 Anatomie du bois (photo) et profil microdensitométrique correspondant (courbe rose superposée). Les variations de l'anatomie du bois entre le bois initial (marron clair) et le bois final (marron foncé) et entre cernes sont bien visibles et bien décrites par les variations de la microdensité.

(DeWitt 2004). Si cette variation phénotypique lui permet de mieux survivre ou de mieux se reproduire, donc d'améliorer sa valeur adaptative (fitness), alors la plasticité est adaptative (Bradshaw 1965). La courbe qui décrit la variation du phénotype en fonction de la variable environnementale s'appelle une norme de réaction et mesure la plasticité phénotypique (DeWitt 2004).

L'adaptation génétique est le moteur de l'évolution: la réponse des populations aux pressions de sélection est rendue possible par l'introduction ou le maintien d'une variabilité génétique importante. Elle se traduit par une modification des fréquences alléliques aux *loci* soumis à sélection et peut s'exprimer à l'échelle d'une seule génération (Skröppa & Kohmann 1997).

La plasticité phénotypique est un mécanisme important pour les arbres forestiers qui sont fixés, longévifs et susceptibles de faire face à de nombreuses et fortes variations environnementales au cours de leur vie. Le changement climatique est une composante récente de ces variations environnementales, caractérisé par une augmentation rapide de la température moyenne (Bates & Palutikof 2008). Les douglas introduits en France proviennent de régions où les précipitations annuelles sont supérieures à 800 mm. Or on n'atteint pas toujours ce niveau dans certaines zones d'introduction. Après la sécheresse et canicule de 2003, on s'est demandé si cet épisode exceptionnel de stress hydrique n'avait pas repoussé au-delà de leurs limites d'adaptabilité des douglas installés en situation vulnérable. Des résultats suggèrent l'existence d'un lien entre les dépérissements et le fonctionnement hydrique du douglas (Breda et al 2006), dans lequel le bois joue un rôle important.

En effet, en climat tempéré, le bois s'accumule sous la forme de couches imbriquées, les cernes. Les caractéristiques des cernes varient en fonction de leur position dans l'arbre, de l'âge de l'arbre et des variations de son environnement: les propriétés du cerne enregistrent les variations de l'environnement de l'arbre. L'étude rétrospective des cernes apporte des informations sur la façon dont l'arbre a réagi aux variations passées de son environnement, dont le climat.

Approches et méthodes

Cet article regroupe des résultats récents acquis et en cours d'acquisition dans le cadre de plusieurs thèses à l'INRA Orléans^{1,2}. Il comprend deux groupes d'approches basées sur l'étude des cernes. La première approche est basée sur l'étude directe du rôle de la fonction de conduction de la sève brute dans les cernes. La seconde est basée sur l'étude de la variabilité entre régions, sites, années et entités génétiques de caractères des cernes liés à cette fonction de conduction de la sève brute.

La première approche a pour but de déterminer s'il existe de la variabilité et en particulier de la variabilité génétique pour les caractères de base expliquant le fonctionnement hydraulique du douglas (conductivité spécifique et résistance à la cavitation), si cette variabilité peut avantager des individus soumis à des déficits en eau et s'il existe des liens entre les variables du fonctionnement hydraulique et des caractères microdensitométriques du bois plus faciles à mesurer. Les variables microdensitométriques sont calculées à partir de profils de microdensité (figure 1). Ces profils sont utilisés en sciences du bois, en dendrochronologie pour reconstituer des climats passés et en dendroécologie pour apprécier la réponse moyenne de populations d'arbres à leur environnement (Fritts 1976).

Notre seconde approche a pour objectif de déterminer s'il est possible d'attribuer une valeur adaptative à la réponse microdensitométrique aux variations de la disponibilité en eau. Cette réponse possède une valeur adaptative si sa variation affecte la survie et la reproduction d'une population. La reproduction est difficile à étudier. En revanche, la mortalité des arbres est facile à observer. Nous avons utilisé la mortalité apparue après 2003 pour étudier les liens entre capacité de survie du douglas et propriétés de base du bois liées à son fonctionnement

1 MARTINEZ-MEIER A (2009) Réponse du douglas à des événements climatiques extrêmes: capacité d'adaptation au changement climatique. INRA Orléans France: AgroParisTech. 175 p.

2 SERGENT AS (2011) Diversité de la réponse au déficit hydrique et vulnérabilité au dépérissement du douglas. INRA Orléans France: Université d'Orléans.

hydraulique. Nous avons comparé des variables microdensitométriques calculées sur des cernes d'arbres morts et survivants après 2003. Dans des dispositifs expérimentaux distribués dans des régions de France à climats très différents, nous avons également mesuré la variabilité entre provenances de variables de microdensité (Sergent 2011).

Etude directe de la fonction de conduction de la sève brute

Cette approche consiste à abattre des arbres, récolter des échantillons de bois, les découper et les préparer en les maintenant en conditions humides pour ensuite mesurer directement les deux principales propriétés hydrauliques du bois, conductivité hydraulique et résistance à la cavitation. Consommatrice de temps, cette approche ne peut pas être mise en œuvre sur un grand nombre d'arbres. Nous l'avons réalisée à deux reprises, une première fois sur 12 arbres appartenant à trois clones de douglas (quatre arbres par clone), provenant d'un test de comparaison de clones (Dalla-Salda et al 2009) situé à Chassenois en Bourgogne, appartenant à l'Institut technologique forêt cellulose bois-construction ameublement (FCBA), et une deuxième fois sur 21 arbres appartenant à sept clones (trois arbres par clone), provenant d'un test de comparaison de clones installé à l'INRA Orléans (Dalla-Salda et al 2011). Cette approche a été rendue possible par le développement récent de deux techniques permettant la mesure plus rapide des propriétés hydrauliques du bois. L'une de ces méthodes a été développée à l'INRA Orléans par G. Dalla-Salda et al (2009) de l'Institut national de technologie agricole Bariloche (INTA Bariloche). Elle consiste à estimer la conductivité spécifique du bois en mesurant directement le débit maximum supporté par un groupe de cellules bien localisées dans un cerne précis (soit une surface tangentielle-radiale circulaire de 2 mm de diamètre): une aiguille de 2 mm de diamètre est plantée dans le bois, de l'eau distillée est injectée et récupérée après avoir traversé l'épaisseur de l'échantillon dans la direction longitudinale. Le débit en sortie mesure la conductivité spécifique. La mesure est précise et répétable, donne des résultats comparables à ceux obtenus avec les méthodes traditionnelles et permet de traiter cinq à dix fois plus d'échantillons. L'autre méthode a été développée par H. Cochard à l'INRA Clermont-Ferrand et permet de construire directement sur un échantillon de bois découpé dans un cerne une courbe de résistance à la cavitation (Cochard et al 2005). Elle utilise la rotation d'une centrifugeuse pour créer une force qui simule la pression négative induisant la cavitation. On mesure la perte de conductivité dans l'échantillon au fur et à mesure que celui-ci s'embolise.

De façon à établir le lien entre ces mesures et les mesures réalisées selon la deuxième approche dé-

critée ci-dessous, des profils microdensitométriques ont été obtenus sur tous ces échantillons.

Etude microdensitométrique

La microdensitométrie indirecte aux rayons X permet à partir d'un échantillon de bois de petite taille (une carotte) d'obtenir une description détaillée des variations des dimensions radiales-tangentielles moyennes des cellules de bois le long d'un axe parcourant le rayon de l'arbre. Cette microdensité (en réalité une masse volumique) mesure la proportion de pleins et de vides, c'est-à-dire de parois et de lumen dans l'échantillon de bois: elle est très liée aux dimensions intérieures des cellules de bois. Donc ses variations sont susceptibles d'influencer la circulation de la sève (Rathgeber et al 2006).

La microdensité varie fortement durant la saison de végétation: faible au niveau du bois initial, elle augmente fortement pour atteindre un maximum trois à cinq fois plus élevé en fin de saison. A ces variations physiques correspondent de fortes variations climatiques: en début de saison la température est douce, l'eau est disponible en abondance. Au fur et à mesure que la saison avance, la température augmente, les précipitations diminuent, et la demande évapotranspiratoire au niveau des houppiers augmente, au point de dépasser la disponibilité en eau dans le sol. Notre hypothèse est que le profil microdensitométrique d'un cerne peut être compris comme un enregistrement de la réponse de l'arbre aux variations de l'équilibre entre disponibilité et demande en eau (Martinez-Meier et al 2008).

Dans le cadre de plusieurs projets de recherche mis en œuvre depuis 2004, nous avons obtenu et analysé des profils microdensitométriques de douglas sur trois tests de comparaison de clones appartenant au FCBA et situés dans les régions Bourgogne, Limousin et Midi-Pyrénées, avec une période couverte par la série temporelle allant de 1995 à 2004 (Martinez-Meier et al 2008); un test de comparaison de provenances de l'INRA installé en région Centre (forêt d'Orléans), avec une période couverte allant de 1986 à 2005 (Martinez-Meier et al 2008); 60 placettes de 15 arbres chacune, localisées dans des plantations commerciales distribuées dans deux régions, Bourgogne et Midi-Pyrénées. La période la plus longue commune à tous les arbres va de 1989 à 2007 (Sergent 2011). Finalement, cinq autres tests de comparaison de provenance issus du réseau de tests de l'amélioration génétique du douglas de l'INRA Orléans, situés en Lorraine, Provence-Alpes-Côtes d'Azur, Languedoc-Roussillon et Midi-Pyrénées, avec une période d'étude allant de 1993 à 2007 (Sergent 2011) ont été pris en compte.

Dans deux de ces études indépendantes (site, matériel végétal et campagnes de récoltes des échan-

tillons et d'obtention des profils différents, à méthodologies identiques), nous avons comparé des individus morts et survivants après la canicule de 2003 pour diverses variables microdensitométriques des cernes formés avant 2003 (Martinez-Meier et al 2008, Sergent 2011). Nous avons réalisé cette comparaison sur trois lots de profils: le test de comparaison de provenances de la forêt d'Orléans et les deux séries de placettes des régions Bourgogne et Midi-Pyrénées. Nous avons sélectionné les placettes où le nombre d'arbres morts était égal ou supérieur à deux, leur nombre variant de deux à sept par placette. Dans tous les cas, on s'est assuré en datant les profils microdensitométriques que les arbres morts avaient bien été victimes de la canicule de 2003. Les cas où la date de mort n'a pu être établie avec certitude ont été éliminés de l'analyse. En tout, ce sont près de 450 arbres morts et vivants de trois régions françaises, situés dans des conditions écologiques variées, qui ont été comparés.

Résultats

Fonction de conduction de la sève brute

Nous avons mis en évidence des différences significatives entre clones pour la conductivité spécifique et les variables des courbes de résistance à la cavitation (figure 2). Malgré la relativement petite taille des échantillons (trois et sept clones), la variation assez importante confirme que ces caractères jouent certainement un rôle-clé dans l'adaptation aux variations de la disponibilité en eau (Dalla-Salda et al 2009, Dalla-Salda et al 2011).

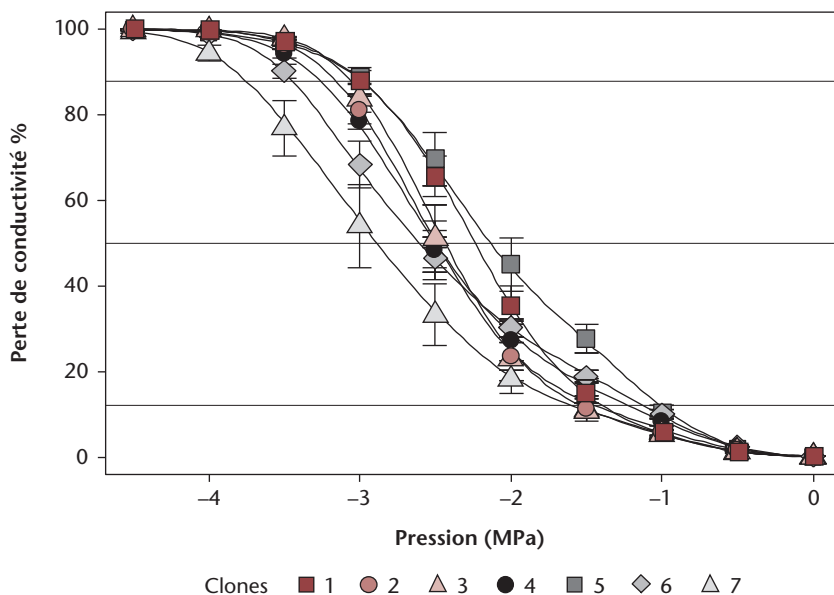


Fig. 2 Courbes de perte de conductivité (ou résistance à la cavitation) significativement différentes pour un groupe de sept clones de douglas. Quand la disponibilité en eau est suffisante, la perte de conductivité hydraulique est nulle (0%). Au fur et à mesure que se produit et s'accroît un déséquilibre entre disponibilité et demande en eau, la cavitation (altération de la conduction de la sève brute) apparaît et s'étend jusqu'à interruption complète de la circulation de la sève brute dans le bois (perte de conductivité hydraulique de 100%).

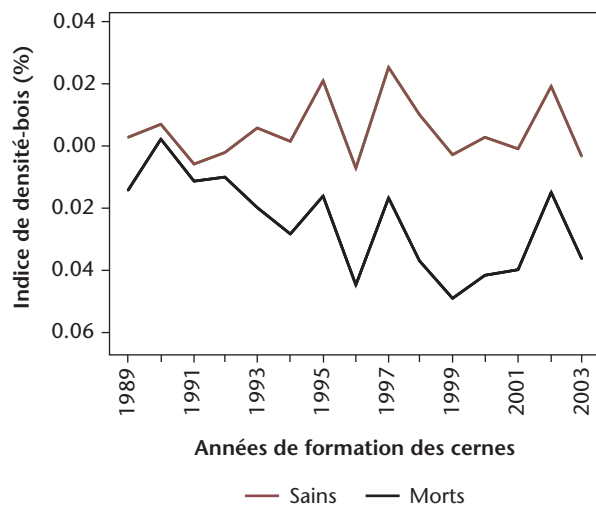


Fig. 3 Comparaison de cernes d'arbres vivants et morts après 2003, pour un indice relatif de densité-bois (pourcentage de variation par rapport à la moyenne générale ajustées des effets non climatiques, Sergent 2011). Les deux courbes sont significativement différentes de 1993 à 2003.

L'autre résultat important de cette étude est la mise en évidence de relations significatives assez fortes entre les propriétés hydrauliques du bois et des variables microdensitométriques. Ces relations démontrent que les dimensions intérieures des conduits guidant la sève brute dans l'arbre ont un effet, direct ou indirect, sur la conductivité spécifique et sur la résistance à la cavitation: à un bois plus dense correspondent des dimensions intérieures de conduits plus petites, une conductivité spécifique plus faible et une plus forte résistance à la cavitation, c'est-à-dire une meilleure résistance à la sécheresse. Cette tendance est confirmée par le fait que, parmi trois clones extrêmes du point de vue de leur réponse à la canicule de 2003, le clone le plus embolisé est celui qui présente le bois le moins dense (Dalla-Salda et al 2009).

Nos résultats ont été obtenus sur relativement peu d'arbres et peu de clones, sur deux sites seulement, et pour une seule sécheresse, la canicule de 2003; cet échantillon représente une toute petite part de la variabilité au sein de l'espèce douglas en France: il est possible que cette part ne soit que peu représentative des tendances générales au sein de l'espèce, ou que la structure globale de la variabilité soit complexe et doive être expliquée par des facteurs non pris en compte à ce stade. Il est indispensable d'explorer la variabilité de la réponse du douglas à une échelle plus vaste, tant en termes de variation génétique qu'en termes de variation environnementale. Il paraît de plus nécessaire d'envisager des expériences en conditions contrôlées avec du matériel végétal connu pour tenter de transformer les relations statistiques en relations explicatives.

Ces relations peuvent être considérées comme des outils pour étudier indirectement la variation des propriétés hydrauliques du bois à une échelle

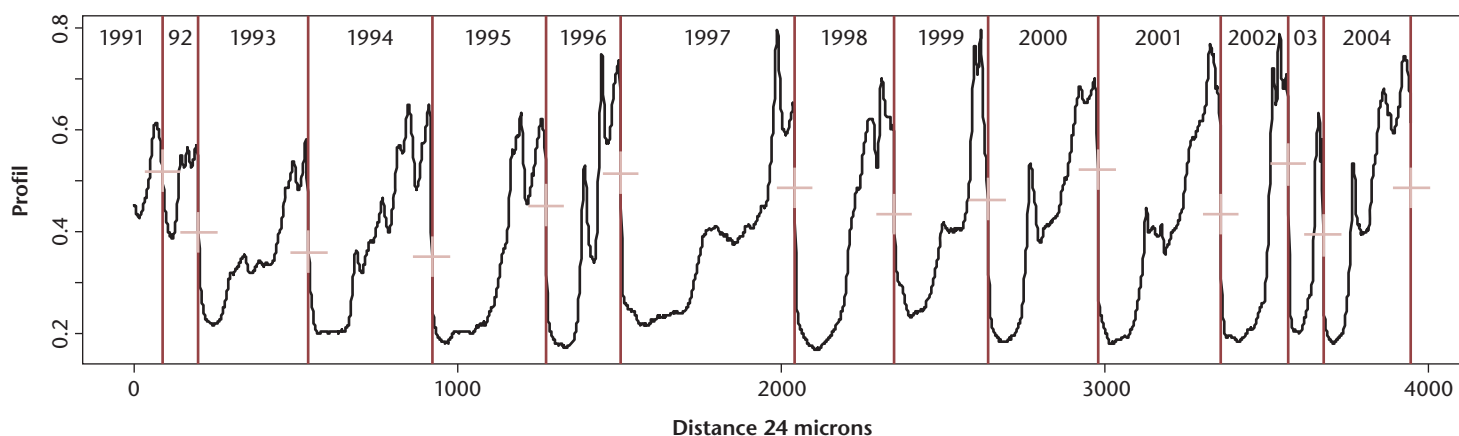


Fig. 4 Exemple de profil microdensitométrique caractéristique du test clonal de Chassenoix, l'arbre 204: le cerne 2003 est plus étroit avec un bois final moins dense que les cerne précédents et suivants.

plus grande que celle permise par les mesures directes, sans abattage d'arbre, puisque les profils microdensitométriques peuvent être obtenus à l'aide de carottes.

Vulnérabilité et potentiel d'adaptation du douglas à un déficit en eau

Nos résultats convergent vers l'idée générale que la principale cause de dépérissement du douglas en France depuis la fin des années 1990 et le début des années 2000 est le déficit en eau. L'évènement majeur est la sécheresse-canicule de 2003. Des dépérissements évidents, nombreux et aboutissant à un certain taux de mortalité lui ont succédé. Nos premiers résultats concernent les différences de densité entre individus survivants et morts suite à la canicule de 2003.

Comparaison des individus morts et survivants

Les résultats démontrent que la densité des arbres survivants est significativement supérieure à celle des arbres morts (figure 3). En revanche, les variables microdensitométriques pour lesquelles morts et survivants sont significativement différents ne sont pas les mêmes dans les trois régions: en région Centre (forêt d'Orléans), c'est surtout la densité du bois final qui est plus élevée chez les survivants. C'est également le cas en région Midi-Pyrénées et en Bourgogne (avec toutefois un effet moins marqué en Bourgogne). En revanche, dans ces deux régions, et contrairement à la région Centre, la densité du bois initial des survivants est significativement supérieure à celle des arbres morts. De plus, dans les régions Bourgogne et Midi-Pyrénées uniquement, la croissance, exprimée en surface de cerne, des arbres morts est supérieure à celle des survivants pour une partie des cerne avant 2003. Cette étude tend à démontrer que la densité du bois à une valeur adaptative. En revanche, elle n'explique pas, ou peu, le ou les mécanismes impliquant la densité du bois.

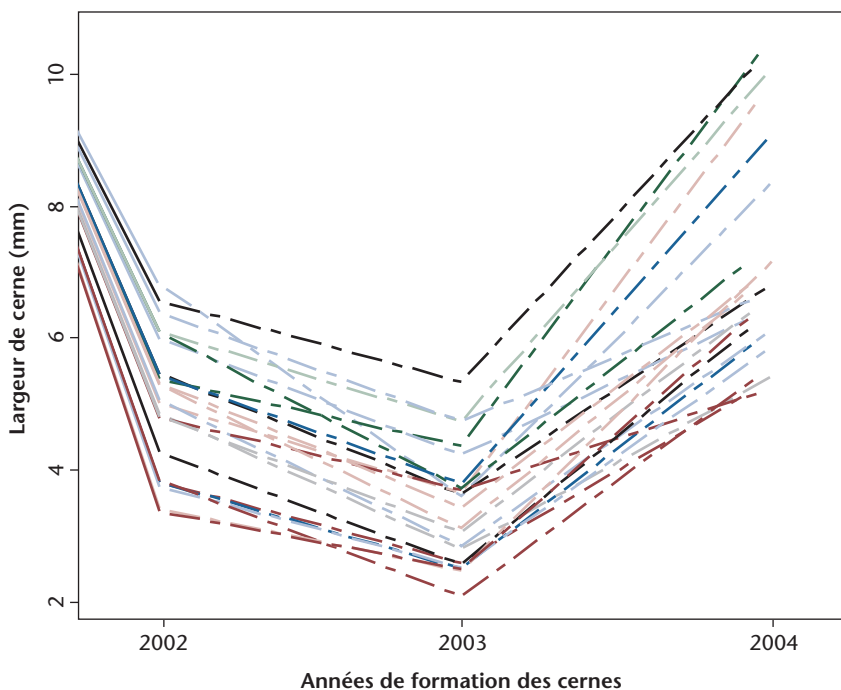


Fig. 5 Variation de la largeur de cerne de 2002 à 2004 sur le site de Chassenoix, pour les neuf clones de douglas étudiés sur ce site. Pour tous les clones, la largeur du cerne 2003 est plus faible que celle des cerne 2002 et 2004. Les différences entre clones sont significatives.

Réponse microdensitométrique aux variations de la disponibilité en eau

Les trois tests clonaux étudiés, Chassenoix, Sorrèze (Midi-Pyrénées) et Lartimache (Limousin), sont situés dans trois régions de France diversement affectées par la canicule de 2003. De ce fait, la canicule a différemment et significativement affecté la formation du bois (Martinez-Meier et al 2008). Les arbres du site de Chassenoix ont réagi plus fortement que ceux des deux autres: le cerne de l'année de la canicule est plus étroit et moins dense que le même cerne dans les deux autres sites, et plus étroit et moins dense que le cerne immédiatement antérieur (2002) et postérieur (2004) dans le même site (figure 4).

La formation du bois s'est arrêtée plus tôt, et le bois final ne s'est pas complètement développé (figures 3 et 4). A Chassenoix toujours, le cerne de l'année 2004 ressemble plus au cerne 2002 qu'au cerne 2003, ce qui traduit une récupération (figures 4 et 5).

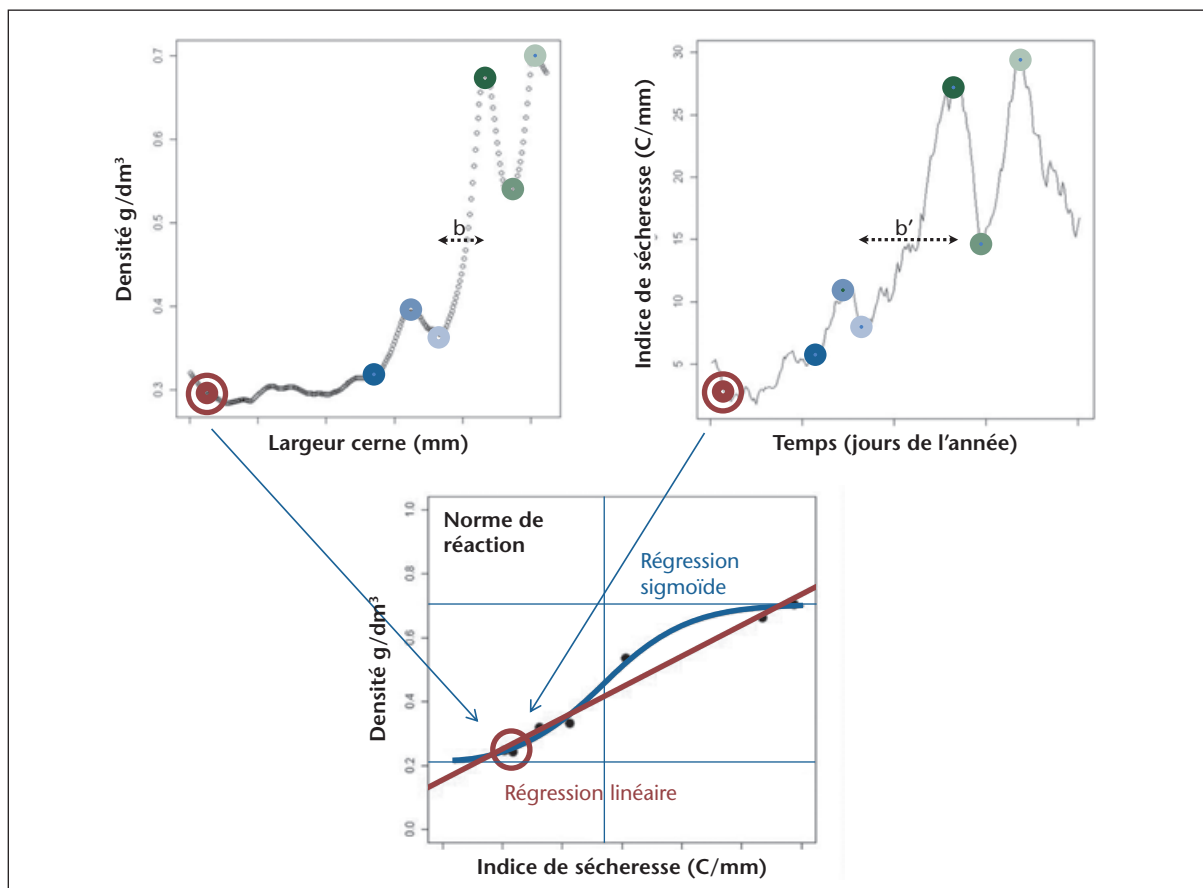


Fig. 6 Mesure de la plasticité phénotypique à partir d'un profil microdensitométrique de cerne annuel (en haut à gauche) et d'un indice climatique de la saison de végétation correspondante (en haut à droite). La correspondance entre les points remarquables des deux courbes permet de construire une relation qui mesure la variation de la microdensité du cerne en fonction de la variation de l'indice climatique de la saison de croissance correspondante. Cette relation est par définition une norme de réaction. Nous avons testé des ajustements linéaires (en rouge) ou sigmoïdes (en bleu). Cette norme de réaction mesure la plasticité phénotypique, ici dénotée à l'aide du néologisme dendroplasticité.

Nous avons mis en évidence un déterminisme génétique pour toutes les variables intracernes dans les trois sites, pour les trois années 2002, 2003 et 2004 (Martinez-Meier et al 2008). Les héritabilités sont très variables entre caractères, sites et années, sans structure particulière, sauf à Chassennoix où elles sont légèrement plus faibles durant l'année de la canicule. Des variables décrivant la réponse des arbres entre 2002 et 2003, puis 2003 et 2004 sont très irrégulièrement déterminées génétiquement, avec des héritabilités au sens large allant de 0 à près de 0.5. Le douglas semble avoir été suffisamment plastique pour s'acclimater à la sécheresse et canicule, puis pour récupérer en 2004 une croissance proche de celle de 2002 (figure 4).

Les derniers profils microdensitométriques issus des cinq tests de comparaison de provenances ont été obtenus fin 2010. Les résultats préliminaires disponibles à ce jour montrent qu'il existe des différences significatives entre provenances pour toutes les variables extraites des profils microdensitométriques: croissance radiale et densité, quelle que soit la partie du cerne considérée. Il existe des relations entre la plupart des variables microdensitométriques et les caractéristiques climatiques des régions d'ori-

gine des provenances: les provenances des régions à climat océanique (précipitations élevées, température moyenne, faible contraste de température entre été et hiver) ont tendance à pousser plus vite et à fabriquer un bois moins dense que les provenances des régions à climat plus continental ou montagnard méditerranéen ou sec (été plus sec, parfois plus chaud, fort contraste de température entre été et hiver, saison de végétation plus courte). Cette variation est la trace d'une adaptation locale dans l'aire naturelle: les caractéristiques phénotypiques adaptatives acquises lors de l'évolution dans l'aire naturelle sont transmises aux générations suivantes et se retrouvent chez les descendants introduits en France.

Variation génétique de la dendroplasticité

Nous avons développé une approche indirecte pour synchroniser les variations de la densité du bois à l'intérieur du cerne avec les variations du climat pendant la saison de végétation (figure 5). Cette approche nous a permis de mesurer la dendroplasticité (plasticité phénotypique d'un arbre) chez le douglas en utilisant des normes de réactions (figure 6). Nous avons mesuré la variation génétique, géographique et temporelle de la dendroplasticité. L'héritabilité de

la dendroplasticité est similaire à celle des caractères de microdensité du bois et supérieure à celle de la largeur du cerne (Martinez-Meier et al 2009). Les valeurs d'héritabilité des variables de microdensité sont très variables entre caractères, sites et cernes, avec des valeurs maximum de l'ordre de 0.7 pour différents caractères selon les sites et les cernes: densité moyenne du cerne, densité des points de rupture, position des points de rupture et variables de dendroplasticité.

Discussion

Les résultats des comparaisons entre arbres morts et survivants nous indiquent qu'on peut attribuer une valeur adaptative aux caractères du bois liés à la conduction de la sève brute: des conduits plus étroits, c'est-à-dire une densité plus élevée, favoriseraient la survie d'arbres confrontés à un épisode de déficit en eau. Cette idée est renforcée par l'existence de relations significatives entre ces caractères et les propriétés hydrauliques du bois: on confirme l'idée intuitive que des variations des dimensions internes de conduits peuvent affecter la circulation de la sève, que ce soit en période d'abondance ou en période de déficit. De plus, des relations entre les préférences écologiques des provenances dans l'aire d'origine et la densité de leur bois dans les régions d'introduction en France ont été trouvées: les provenances issues de régions sèches ont tendance à développer un bois possédant des caractéristiques plus proches de celles des survivants à la sécheresse et canicule de 2003. La relation trouvée entre densité du bois final et la vulnérabilité à la cavitation contredit l'idée que le bois final ne participe pas au transport de la sève. Toutefois, Domec et al (2002) ont montré que dans certaines conditions, le bois final intervenait dans la conduction de la sève et qu'il était plus vulnérable que le bois initial chez le douglas.

Les relations mises en évidence entre vulnérabilité à la cavitation et densité sont des relations statistiques non explicatives: les dimensions intérieures des trachéides interviennent dans l'alimentation en eau du douglas, ainsi que d'autres éléments anatomiques comme les ponctuations (éléments anatomiques permettant la communication entre cellules). L'étude de Rosner et al (2007) ne met pas en évidence ce type de relations chez l'épicéa commun. Il est possible que, chez le douglas, les caractéristiques des ponctuations soient liées à la densité, ou puissent expliquer la part de la variation non expliquée par la densité (de 50 à 20% selon les cas).

Parmi les caractères intéressants, la densité du bois, facile à mesurer à partir d'une carotte, présente un intérêt particulier: elle permet de développer des outils de qualification rapide du potentiel d'acclimatation des individus. De façon générale, la densité

est un caractère peu variable mais fortement héritable, ce qui explique que les descendants d'arbres de différentes régions de l'aire naturelle présentent en France les mêmes caractéristiques que leurs parents dans l'aire d'origine. Cette tendance est confirmée par nos résultats: héritabilité modérée à assez élevée pour les caractères qualifiant la variabilité de la réponse du douglas à un déficit hydrique, forte variation significative entre provenances. Des estimations à grande échelle, directes ou indirectes, du déterminisme génétique des caractères les mieux liés à la résistance à la sécheresse restent encore à obtenir. Si la relation densité du bois-survie suite à un épisode de sécheresse marqué a bien été mise en évidence, des différences entre sites dans la nature de cette relation montrent que les mécanismes impliqués sont certainement complexes et qu'ils ne font pas toujours intervenir les mêmes caractères. Il est bien sûr possible que ces relations statistiques n'aient pas ou peu de pouvoir explicatif: les caractères réellement impliqués dans le fonctionnement de l'arbre répondant à un déficit en eau sont peut-être d'autres, statistiquement liés aux caractères pour lesquels nous avons mis en évidence la différence entre morts et survivants. Par exemple, les ponctuations interviennent dans le fonctionnement hydraulique de l'arbre, mais ont été à ce jour beaucoup moins étudiées. La sélection des génotypes avec une dendroplasticité désirable est envisageable dans le cadre de programmes d'amélioration génétique parce que le caractère dendroplasticité possède une héritabilité assez élevée, est relativement facile à mesurer et peut aussi être évalué dans d'autres situations. La plasticité phénotypique, soumise à sélection, peut avoir une importance dans le processus d'évolution des populations d'arbres dans le contexte du changement climatique.

Conclusions et perspectives

Nos résultats permettent de mieux comprendre le fonctionnement de l'arbre confronté à la sécheresse. Toutefois, ils sont à considérer avec prudence, car ils dévoilent également la complexité de cette réponse. L'effet de la sylviculture sur la réponse à la sécheresse reste à déterminer. Nos résultats permettent de reformuler certains conseils: il faut ajuster les exigences écologiques des espèces et des origines aux caractéristiques écologiques des sites de plantation. Il faut tenir compte des tendances du changement climatique. Ces conseils ont des limites, car la plus grande partie de la variation génétique pour les caractères de réponse à la sécheresse se trouve à l'intérieur des provenances: même avec un ajustement soigné de l'origine au site de plantation, il subsistera une importante variation de la réponse à la sécheresse. De ce point de vue, nos résultats lais-

sent entrevoir la possibilité de construire des outils de diagnostic qui permettraient au sylviculteur de sélectionner, au fil des éclaircies, des individus plus susceptibles de survivre en cas de sécheresse importante. A plus long terme, le potentiel d'adaptation génétique de l'espèce permettra de produire des variétés plus résistantes à la sécheresse. Ces résultats doivent être confirmés: il est indispensable de mieux comprendre le fonctionnement hydraulique du douglas en mesurant à plus grande échelle les caractères d'intérêt. En l'absence de variations environnementales suffisantes à court terme, il faut installer des expérimentations en conditions contrôlées. Un effort doit être conduit pour mesurer d'autres propriétés du bois susceptibles d'expliquer le comportement hydraulique. Enfin, le déterminisme génétique des caractères impliqués doit être mesuré à plus grande échelle et plus précisément. ■

Soumis: 31 mai 2011, accepté (avec comité de lecture): 3 octobre 2011

Références

- BATES BC, PALUTIKOF JP, EDITORS (2008) Climate change and water. Geneva: Intergovernmental Panel Climate Change, Technical Paper. 214 p.
- BRADSHAW AD (1965) Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Adv Genet* 13: 115–155.
- BREDA N, HUC R, GRANIER A, DREYER E (2006) Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of eco-physiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann For Sci* 63: 625–644.
- COCHARD H ET AL (2005) Evaluation of a new centrifuge technique for rapid generation of xylem vulnerability curves. *Physiol Plant* 124: 410–418.
- DALLA-SALDA G, MARTINEZ-MEIER A, COCHARD H, ROZENBERG P (2009) Variation of wood density and hydraulic properties of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) clones related to a heat and drought wave in France. *For Ecol Manage* 257: 182–189.
- DALLA-SALDA G, MARTINEZ-MEIER A, COCHARD H, ROZENBERG P (2011) Genetic variation of xylem hydraulic properties shows that wood density is involved in adaptation to drought in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.]). *Ann For Sci* 68: 747–757.
- DEWITT TJ, SCHEINER SM, EDITORS (2004) Phenotypic plasticity. Functional and conceptual approaches. Oxford: Oxford Univ Press. 272 p.
- DOMEC JC, GARTNER BL (2002) How do water transport and water storage differ in coniferous earlywood and latewood? *J Exp Bot* 53: 2369–2379.
- FRITTS HC (1976) Tree rings and climate. London: Academic Press. 567 p.
- MARTINEZ-MEIER A ET AL (2008) Genetic control of the tree-ring response of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) to the 2003 drought and heat-wave in France. *Ann For Sci* 65 (1). doi: 10.1051/forest:2007074
- MARTINEZ-MEIER A ET AL (2009) Ring density record of phenotypic plasticity and adaptation to drought in Douglas-fir. *For Ecol Manage* 258: 860–867.
- MARTINEZ-MEIER A, SANCHEZ L, PASTORINO M, GALLO L, ROZENBERG P (2008) What is hot in tree rings? The wood density of surviving Douglas-firs to the 2003 drought and heat wave. *For Ecol Manage* 256: 837–843.
- RATHGEBER C, DECOUX V, LEBAN JM (2006) Linking intra-tree-ring wood density variations and tracheid anatomical characteristics in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco). *Ann For Sci* 63: 699–706.
- ROSNER S, KLEIN A, MULLER U, KARLSSON B (2007) Hydraulic and mechanical properties of young Norway spruce clones related to growth and wood structure. *Tree Physiol* 27: 1165–1178.
- SKRÖPPA T, KOHMANN K (1997) Adaptation to local conditions after one generation in Norway spruce. *For Genet* 4: 171–177.

Analyse rétrospective de l'adaptation à la sécheresse chez le douglas

Le douglas (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) présente depuis quelques années dans certaines régions de France des symptômes de dépérissement que nous attribuons à la sécheresse. Nos résultats montrent que le fonctionnement hydraulique du bois joue un rôle dans la résistance du douglas à la sécheresse: des conduits cellulaires plus étroits, c'est-à-dire une densité plus élevée, favoriseraient la survie d'arbres confrontés à un épisode de déficit en eau marqué. Cette idée est renforcée par l'existence de relations significatives entre densité du bois et propriétés hydrauliques du bois dans lequel circule la sève brute, et par les relations trouvées entre préférences écologiques de provenances dans leur aire d'origine et densité de leur bois dans les régions d'introduction en France: les provenances issues de régions sèches ont tendance à développer un bois possédant des caractéristiques proches de celles des survivants à la sécheresse. Si la relation densité du bois–survie a bien été mise en évidence, des différences entre sites dans la nature de cette relation montrent que les mécanismes impliqués sont complexes et encore largement incompris.

Retrospektive Analyse der Anpassung der Douglasie an die Trockenheit

Seit einigen Jahren zeigt die Douglasie (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) in verschiedenen Regionen Frankreichs Absterbeerscheinungen, die wir der Trockenheit zuschreiben. Unsere Untersuchungen belegen, dass das Leitsystem des Holzes bei der Resistenz der Douglasie gegenüber Trockenheit eine Rolle spielt: Engere Gefäße, d.h. eine höhere Holzdicke, würden das Überleben der Bäume in Perioden mit ausgeprägtem Wassermangel begünstigen. Diese Idee wird durch signifikante Zusammenhänge zwischen der Holzdicke und den hydraulischen Eigenschaften des Splintholzes sowie durch die gefundenen Beziehungen zwischen den ökologischen Vorlieben der Provenienzen in ihrer Herkunftsregion und der Dichte ihres Holzes in den Regionen Frankreichs, in denen sie eingebracht wurden, belegt: Herkünfte aus trockenen Regionen haben die Tendenz, ein Holz zu entwickeln, das ähnliche Eigenschaften zeigt wie dasjenige von Bäumen, die Trockenperioden überlebten. Die Beziehung Holzdicke–Überleben konnte zwar klar herausgestellt werden, jedoch zeigen die Unterschiede zwischen den Standorten, dass die Wirkungsmechanismen komplex sind und grösstenteils noch nicht verstanden werden.