



Relations hydriques chez trois clones de peuplier euraméricain soumis à un gradient d'hydromorphie

Water relations in three Euramerican poplar clones subjected to a gradient of waterlogging

ALBOUCHI, A.¹, BEJAOU, Z.¹, LAMHAMED, M-S.², ABASSI, M.¹ & EL AOUNI, M-H.³

Abstract: Poplar, widely used in the afforestation of marginal and waterlogged sites, was studied to better define its level of acclimatization to humid and flooded soils under Mediterranean climatic conditions. Three black poplar clones (*Populus deltoides* Marsh. x *P. nigra* L.) with increasing sensitivity to flooding ('I-488', 'Rimini' and 'D-64') were subjected to a gradient of waterlogging: T (control, regular irrigation to field capacity), Hr (moderate waterlogging: flooding with running water) and Hs (severe waterlogging: flooding with stagnant water) for a period of 60 days. The clones subjected to Hs were the most affected, particularly after the 30th day. This was evidenced by a significant and irreversible decline in stomatal conductance (g_s) and a loss of cellular membrane integrity. The osmotic potential at turgor loss (Ψ_{π}^0) diminished significantly during the first month then showed a significant increase. This second phase was marked by a loss of solutes, thus reducing the pre-existing osmotic adjustment capacity and indicating the sensitivity of the three poplar clones to flooding with stagnant water. These symptoms were more accentuated in 'D-64' and Rimini than in 'I-488' clones. This clone maintained a positive level of g_s and of turgidity, compatible with survival and growth processes, due to an increase in osmotic adjustment and apoplasm water content.

Key words: Poplar, Flooding, morpho-physiological adaptations, stomatal conductance, water relations.

Résumé: Le recours au boisement des étendues marginales hydromorphes figure parmi les priorités de la Tunisie dont l'objectif est de les valoriser afin de diminuer le déficit du pays en produits ligneux. Le peuplier, essence consommatrice d'eau, largement utilisé dans ce cadre a été étudié afin de mieux cerner son degré d'acclimatation aux sols humides du climat méditerranéen. La réussite des boisements avec cette essence exotique nécessite une compréhension des réponses morphologiques et physiologiques relatives à la croissance, aux relations hydriques et aux échanges gazeux selon la durée et l'intensité de l'hydromorphie appliquée. Ainsi, trois clones de peuplier noir (*Populus deltoides* Marsh. x *P. nigra* L.) à sensibilité croissante à l'hydromorphie ('I-488', 'Rimini' et 'D-64') ont été soumis durant 60 jours, à un gradient d'hydromorphie : T (témoin: régulièrement irrigué à la capacité au champ), Hr (hydromorphie modérée: inondation avec une eau renouvelée) et Hs (hydromorphie sévère avec une eau stagnante). Les plants Hs ont été les plus touchés, particulièrement au-delà du 30^e jour, avec notamment de fortes perturbations exprimées par une baisse significative et irréversible de la conductance stomatique (g_s) et une perte de l'intégrité des membranes cellulaires. Leur potentiel osmotique à turgescence nulle (Ψ_{π}^0) a diminué significativement au cours du premier mois puis a subi une augmentation significative. Cette seconde phase a été marquée par une fuite de solutés qui a réduit la capacité d'ajustement osmotique acquise préalablement et indique la sensibilité des trois clones de peuplier à l'hydromorphie stagnante. Ces symptômes ont été plus accentués chez 'D-64' et 'Rimini' que chez 'I-488'. Ce dernier a maintenu un niveau de g_s et de turgescence positive compatible avec les processus de survie et de croissance grâce à un ajustement osmotique croissant et à un accroissement du contenu en eau de l'apoplasme.

Mots-clés: Peuplier, hydromorphie, adaptations morpho-physiologiques, conductance stomatique, relations hydriques.

¹ Université de Carthage, Institut National de Recherches en Génie Rural, Eaux et Forêts, Rue Hédi Elkarray, El Menzah IV, BP 10, Ariana 2080, Tunisie. albouchi.ali@iresa.agrinet.tn

² Ministère des Ressources naturelles et de la Faune (MRNF).

Direction de la recherche forestière. 2700, rue Einstein, Québec, Canada G1P 3W8

³ Faculté des Sciences de Bizerte, Jarzouna 7021, Tunisie

INTRODUCTION

En Afrique du Nord, la demande en produits ligneux ne cesse de croître. En Tunisie, par exemple, la balance commerciale en bois et produits dérivés a enregistré un déficit de 410 millions de dinars (1DT = 0,7\$USA) en 2006, soit 9,2% du déficit global (INS, 2006). Ceci a suscité une politique forestière orientée, entre autres, vers des boisements dotés d'une sylviculture intensive à base d'essences à croissance rapide, notamment les peupliers, capables de s'établir, de survivre et de croître sur des sols hydromorphes (ALBOUCHI *et al.*, 2006). En effet, *Populus* sp. est une espèce consommatrice d'eau comparée à d'autres essences ligneuses subtropicales (HARRINGTON 1987). Sa productivité varie de 12 à 16 m³/ha/an selon le clone et les potentialités des stations (CHARFI 1976). Elle est plus élevée que celles de *Pinus halepensis* Mill. (0,352 à 6,669 m³/ha/an), de *Pinus pinea* L. (1,037 à 3,722 m³/ha/an), des *Eucalyptus* sp. (0,578 à 4,392 m³/ha/an), de *Quercus canariensis* Willd. (1,031 à 5,035 m³/ha/an) ou de *Q. suber* L. (0,899 à 10,918 m³/ha/an) (DGF, 2005). Le genre *Populus* est une Salicaceae qui se distingue par sa grande variabilité clonale (CEULEMANS, 1990) et par sa large répartition géographique (FARMER, 1996). En sylviculture, leur exploitation peut s'effectuer en taillis à courtes rotations (TCR) avec une récolte tous les 5 à 6 ans (DOWELL *et al.*, 2009). Les peupliers noirs euraméricains, en particulier, nécessitent une longue période de végétation avec un été chaud et ensoleillé. Ils sont relativement résistants au froid, à la chaleur et au vent, mais très sensibles aux températures gélives (ECKENWALDER, 1996). Ce sont des essences pionnières et colonisatrices des sites frais ou inondés (BOUDRU, 1989). Cependant, quelques travaux (CAO & CONNER, 1999; LEVINE & STROMBERG, 2001; GONG *et al.*, 2007) ont documenté les effets de l'hydromorphie de courte durée sur la morpho-physiologie des clones de peuplier, mais nos connaissances restent très limitées quant aux effets de l'hydromorphie de longue durée sur leurs adaptations morphologiques et leurs relations hydriques pendant la période végétative.

Depuis 1960, plusieurs plantations de peuplier, sans tenir compte des exigences écologiques des différents clones, ont été réalisées dans diverses stations des régions du nord de la Tunisie qui ne diffèrent que par la disponibilité en eau. Ces plantations n'ont pas atteint les objectifs escomptés en matière du taux de survie et de croissance (ALBOUCHI *et al.*, 2006). L'acquisition de connaissances sur des bases scientifiques solides quant au degré de résistance des clones de peuplier aux conditions hydromorphes sévères de certains sites ne peut que contribuer à la réussite des plantations de cette essence en Afrique du Nord et dans les régions soumises à des conditions similaires. Dans ce contexte, un programme de recherche axé principalement sur le peuplier a été entrepris depuis 1997 dont l'objectif est de mieux comprendre les processus écophysologiques et de cerner le comportement et les exigences des différents clones mis en terre dans les différentes régions écologiques du pays. Un diagnostic a été effectué *in situ* et a permis d'identifier la diversité du matériel végétal existant et de déterminer les principales contraintes ayant affecté la survie et la croissance des arbres dans les sites de reboisement (ALBOUCHI *et al.*, 2006). L'hydromorphie prolongée compte parmi ces contraintes et se présente essentiellement sous deux formes : modérée sur les berges des cours d'eau et sévère dans les sols insuffisamment drainés. L'évaluation de la croissance et de la survie de 28 clones inondés pendant cinq mois a permis de distinguer trois groupes de clones à tolérance croissante vis-à-vis de l'excès d'eau (BEJAOUÏ *et al.*, 2002). Les clones tolérants n'ont pas montré de dommages apparents en réponse à une hydromorphie stagnante d'une durée d'un mois. Pour mieux comprendre les mécanismes écophysologiques responsables de cette différence de tolérance interclonale, des travaux plus approfondis ont été entrepris sur trois clones ('D-64', 'Rimini' et 'I-488') appartenant respectivement aux groupes ainsi identifiés. Les résultats publiés jusqu'à présent ont montré que les réponses morphologiques et les échanges gazeux des plants ont été dépendants de l'intensité du stress appliqué, de sa durée et du clone étudié (BEJAOUÏ *et al.*, 2005, 2006 et 2008). L'hydromorphie sévère a affecté de façon négative la croissance, la formation de lenticelles hypertrophiées et de racines adventives, et l'architecture du système racinaire induisant une baisse significative de l'assimilation nette, de la conductance pour le CO₂ et de la masse sèche totale par comparaison aux plants témoins (BEJAOUÏ *et al.*, 2006 et 2008). En effet, l'hydromorphie réduit la perméabilité des racines (DAVIES & FLORE, 1986). Ceci se traduit par une diminution significative de l'absorption de l'eau (FITTER & HAY, 1987) et par l'apparition rapide des signes d'une sécheresse physiologique chez les plantes inondées (KOZLOWSKI, 1997), analogues à ceux observés en conditions de stress hydrique (WAMPLE & THORTON, 1984). Les manifestations morphologiques signalées

précédemment sont souvent accompagnées d'autres d'ordre physiologiques et métaboliques qui modèleraient la photosynthèse, le statut hydrique et la nutrition minérale de la plante. La réponse d'une plante à l'excès d'eau met en jeu la relation entre l'état hydrique des surfaces transpirantes et l'absorption d'eau par les racines. D'où l'importance accordée à l'étude des relations hydriques pour expliquer la réponse des plantes aux divers stress environnementaux et définir les mécanismes de résistance impliqués tels que l'ajustement osmotique et la régulation stomatique (ALBOUCHI *et al.*, 1997 et 2001), sachant que les mouvements des stomates reposent essentiellement sur la variation du potentiel de turgescence dans les cellules de gardes qui est fortement dépendant du statut hydrique des tissus foliaires (DAVIS *et al.*, 1994). Cet aspect n'a pas été étudié en conditions hydromorphes sous climat méditerranéen, notamment chez les clones du peuplier introduits en Afrique du Nord. Ainsi, les objectifs assignés à ce travail consistent à (i) analyser les effets d'une hydromorphie de longue durée sur les relations hydriques et les mouvements des stomates chez trois clones de peuplier euraméricain et (ii) contribuer à la compréhension des mécanismes adaptatifs impliqués dans le maintien d'un niveau de turgescence compatible avec l'ouverture des stomates et la croissance de ces clones en réponse à un gradient d'hydromorphie.

MATERIEL ET METHODES

Matériel végétal et dispositif expérimental

L'expérimentation a été réalisée dans une parcelle sise à l'institut national de recherches en génie rural, eaux et forêts de Tunis (bioclimat: semi-aride supérieur variante à hiver doux; latitude : 36,50°N ; longitude : 10,14°E ; altitude : 3 m; pluviométrie moyenne annuelle : 340 mm; durée d'insolation : 2966 heures/an; températures mensuelles moyennes minimale : 8 °C et maximale : 35,3 °C). Trois clones de peuplier noir (*Populus deltoides* Marsh. x *P. nigra* L.) à tolérance croissante à l'hydromorphie sont utilisés (BEJAOU *et al.*, 2002 et 2006): 'D-64' (sensible), 'Rimini' (tolérance moyenne) et 'I-488' (tolérant). Des plants âgés de 15 mois, de taille homogène (67 ± 3 cm de hauteur) cultivés dans des pots en plastique (27 cm de diamètre et 24 cm de profondeur) contenant un mélange de terreau et de sable (2 : 1, v/v), ont été soumis à trois traitements : (i) un traitement témoin (T) où les plants sont maintenus à la capacité au champ, (ii) une hydromorphie modérée (Hr) ou (iii) sévère (Hs) caractérisées par des concentrations en oxygène de 6,3 ± 0,7 et 2,2 ± 0,9 mg/l, respectivement (BEJAOU *et al.*, 2006). Les plants Hr et Hs sont inondés en permanence à 5 cm au dessus du collet. Sous Hr, les plants ont été placés au préalable dans des pots troués par le bas puis insérés dans d'autres dépourvus de trous afin de renouveler lentement l'eau en excès. Pour les deux traitements, l'eau est restituée chaque fois que sa hauteur atteint 4 cm au dessus du collet. Le taux d'oxygène du sol a été mesuré quotidiennement, à une profondeur de 10 cm, à l'aide d'un oxymètre-conductimètre portable de type WTW GmbH MultiLine P4 (modèle 82362, Weilheim, Germany). Le dispositif expérimental adopté est du type plan en tiroir avec parcelles divisées. Il est constitué de cinq blocs. Chaque bloc est composé de trois parcelles où chacune est assignée de façon aléatoire à un clone. Ensuite, chaque parcelle est subdivisée en trois sous parcelles qui correspondent aux trois traitements (T, Hr et H) distribués de façon aléatoire. Ainsi, 12 plants/ clone/bloc/traitement ont été utilisés. Les paramètres suivants ont été mesurés durant deux mois (juillet et août) correspondant à la période de pleine croissance végétative des plants de peuplier.

Conductance stomatique

La conductance des stomates (g_s) a été mesurée à un intervalle régulier de 10 jours à l'aide d'un analyseur portable à infrarouge (IRGA, Analytical Development Company Ltd., England : LCA model 4). Toutes les mesures ont été effectuées sur des feuilles entières ayant atteint environ les 2/3 de la taille maximale, de rang 4 à 6 et les plus exposées au soleil ($n = 5$ plants / traitement / clone) entre 9h30 et 11h. Durant l'expérience, les mesures ont été réalisées dans les conditions suivantes : une surface foliaire introduite dans la pince (chambre) $S = 6,25 \text{ cm}^2$, une humidité relative (RH) variant de 40 à 50 %, un flux de photons dans la pince (au niveau de la feuille) variant de 800 à 900 $\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$, la température de la feuille a varié de 28 à 32°C et la teneur en CO_2 a été de 350 $\mu\text{mol.mol}^{-1}$. Chaque

échantillon est gardé pendant 2 mn dans la pince du LCA-4 (pour s'accommoder aux conditions environnantes) puis 4 lectures à 30 secondes d'intervalle sont enregistrées.

Relations hydriques

Les variables hydriques, déterminées à partir des courbes pression-volume (CPV), ont été évaluées tous les 15 jours en utilisant 5 plants /clone/ traitement choisis aléatoirement. L'utilisation simultanée d'une chambre à pression (modèle 1000, PMS Instrument Company, Corvallis Oregon, USA) et d'une balance de précision (au 1/10 mg) a permis de générer les données pour l'établissement des CPV selon la méthode décrite par RITCHIE (1984). Cette méthode consiste à maintenir chaque niveau de pression durant 10 minutes, temps jugé suffisant pour atteindre un équilibre thermodynamique entre le symplasma et l'apoplasme. La réalisation d'une courbe nécessite 2 heures environ, en appliquant onze niveaux de pression (commençant à 0,2 MPa et par incrément de 0,5 MPa jusqu'à 5,2 MPa). Des feuilles de rang 4 à 6 du sommet, ont été prélevées sur les plants échantillons, puis placées à l'obscurité en atmosphère saturée à 25°C pendant 20 heures. Cette réhydratation est indispensable pour standardiser la teneur relative en eau de l'échantillon (Ritchie 1984). Chaque CPV permet de déterminer différentes variables hydriques (Ψ_{π}^{100} : potentiel osmotique à saturation ; Ψ_{π}^0 : potentiel osmotique à perte de turgescence ; RWC_0 : contenu relatif en eau à la perte de turgescence ; AWC : contenu en eau de l'apoplasme et ε_{max} : module d'élasticité volumique). Le ε_{max} , défini par la variation de la pression de turgescence des tissus par rapport à la variation du volume intracellulaire (NABIL & COUDRET, 1995), est calculé comme suit :

$$\varepsilon_{max} = -\Psi_{\pi}^{100} (1 - AWC) / (1 - RWC_0)$$

Enfin, l'ajustement osmotique $AO = \Psi_{\pi}^{100} \text{ témoin}_{(T)} - \Psi_{\pi}^{100} \text{ stressé}_{(Hr \text{ ou } Hs)}$ est déterminé selon les formules : $AO_{Hr} = \Psi_{\pi}^{100}_T - \Psi_{\pi}^{100}_{Hr}$ ou $AO_{Hs} = \Psi_{\pi}^{100}_T - \Psi_{\pi}^{100}_{Hs}$ pour les plants soumis à une hydromorphie modérée Hr ou sévère Hs, respectivement.

Analyses statistiques

L'analyse statistique des résultats a été réalisée à l'aide du logiciel SPSS version 10.0 (SPSS Institute Inc., Chicago, Illinois). Les données brutes de chaque variable ont été soumises, après vérification de l'homogénéité des variances à l'aide du test de Bartlett, à une analyse de la variance à trois critères de classification (clone, régime d'hydromorphie et bloc) pour chacune des périodes de mesures (DAGNELIE, 1998). En absence d'interaction significative entre l'effet clone et l'effet régime d'hydromorphie, des comparaisons multiples des moyennes des facteurs principaux (clone, régime d'hydromorphie) ont été réalisées à l'aide du test de Newman et Keuls au seuil de 5%. En présence d'interaction significative entre ces effets, des analyses séparées par régime d'irrigation ont été effectuées afin de préciser la signification des différences entre les clones étudiés. Les termes d'erreurs de l'ANOVA utilisés sont $e_1 = \text{clone} \times \text{bloc} = 8$ et $e_2 = (\text{régime d'hydromorphie} \times \text{bloc}) + (\text{régime d'hydromorphie} \times \text{clone} \times \text{bloc}) = 8 + 16 = 24$.

RESULTATS

Conductance des stomates

La conductance stomatique (g_s) a été affectée par l'hydromorphie. Chez les plants T, g_s a été relativement stable durant l'expérience ($0,21 \pm 0,04 \text{ mol.m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en moyenne) avec l'absence de différence significative ($p > 0,05$) entre les trois clones (Fig. 1). Par contre, chez les plants Hr et Hs, g_s a subi une baisse significative ($p < 0,0001$) et continue. Cette baisse a été rapide durant les 10 premiers jours atteignant 25 % et 45 % du témoin chez 'I-488' contre 50 % et 79 % chez 'Rimini' et 58 % et 84 % chez 'D-64', sous Hr et Hs, respectivement. Par la suite, les taux de diminution de g_s ont été moins accentués. La comparaison entre traitement et entre clones montre toujours des g_s significativement plus élevées sous Hr que sous Hs et chez 'I-488' que chez 'Rimini' ou 'D-64'. Par ailleurs, sous Hr, une reprise de g_s a été notée durant la seconde et la quatrième décade chez 'I-488' et durant la seconde décade chez 'Rimini'. Celle-ci a été absente chez 'D-64'. Sous Hs, l'effet de l'hydromorphie sur g_s a

été plus prononcé. Aucune reprise de g_s n'a été observée chez les trois clones. Au bout de 40 jours, le taux de baisse a atteint, respectivement chez 'I-488', 'Rimini' et 'D-64' : 43 %, 71 % et 80 % sous Hr et 91 %, 100 % et 100 % sous Hs. Enfin, la fermeture des stomates s'est produite sous Hs uniquement au bout de 40 jours chez 'Rimini' et 'D-64' et au bout de 50 jours chez 'I-488'.

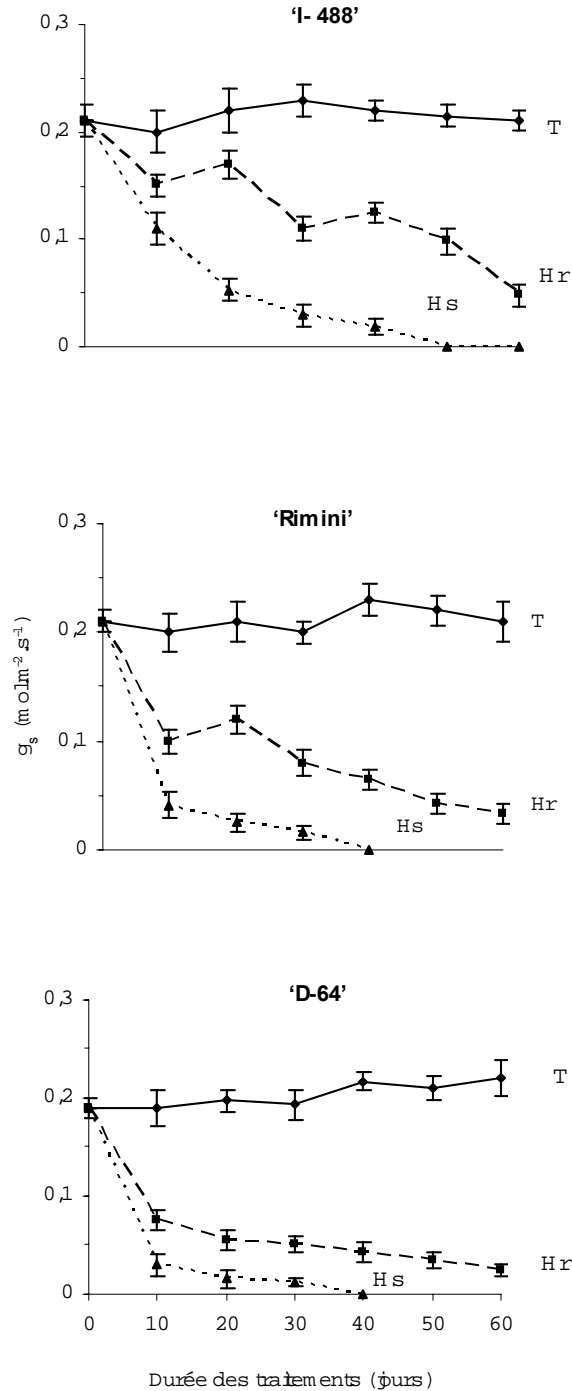


Figure 1: Evolution au cours des traitements hydriques de la conductance stomatique (g_s), chez 'I-488', 'Rimini' et 'D-64', soumis à des conditions hydriques non limitantes (T) ou à une hydromorphie modérée (Hr) ou sévère (Hs), $n=5$ (moyenne \pm SD).

Relations hydriques

Les résultats de l'analyse de variance du contenu relatif en eau à la turgescence nulle (RWC_0) montrent un effet hydromorphie significatif ($p < 0,001$) mais variable selon son intensité et sa durée (Fig. 2). Les différences significatives entre T et Hs ont été observées à partir du 15^e jour chez 'D-64' et du 30^e jour chez 'I-488' et 'Rimini'. Celles entre T et Hr ne deviennent significatives qu'au bout de 30, 45 et 60 jours chez 'D-64', 'Rimini' et 'I-488', respectivement. Par contre aucune différence significative entre Hr et Hs n'a été observée chez les trois clones. RWC_0 des plants témoins n'a pas varié significativement ($p > 0,05$) au cours du temps avec des valeurs moyennes comparables chez les trois clones ($82 \pm 2\%$). L'évolution de RWC_0 des plants inondés a été tributaire du clone étudié. Chez 'I-488', RWC_0 a augmenté durant la première quinzaine puis s'est stabilisée à des valeurs voisines sous les deux régimes d'hydromorphie (84 et 85,5% respectivement pour Hr et Hs). Chez 'Rimini' et 'D-64', RWC_0 a augmenté avec le temps pour atteindre des valeurs comparables (88 et 89%) en fin des traitements.

L'hydromorphie prolongée a occasionné une baisse significative ($p < 0,0001$) du potentiel osmotique à la pleine turgescence (Ψ_{π}^{100}) chez les trois clones, indiquant la présence d'un ajustement osmotique. Celui-ci a été nettement plus marqué sous Hs durant les 30 premiers jours, mais la situation s'est inversée à la fin des traitements (Tableau I). Une différence interclonale significative est apparue seulement durant les 30 premiers jours chez les plants Hr ($p < 0,001$) et à la fin du traitement chez les plants Hs ($p < 0,0001$). Sous le régime Hr, l'AO a été faible durant les 15 premiers jours (0,02 à 0,06 MPa) et s'est accru de façon continue jusqu'à la fin du traitement (0,27 ; 0,37 et 0,35 MPa respectivement, chez 'D-64', 'Rimini' et 'I-488'). Sous Hs, un accroissement plus rapide de l'AO a été observé durant les 30 premiers jours (0,22 à 0,35 MPa selon le clone) suivi d'une stabilisation puis d'une forte baisse à la fin du traitement (0,02 à 0,18 MPa selon le clone), avec des valeurs sensiblement plus faibles chez 'D-64'.

Egalement, une baisse significative ($p < 0,0001$) du potentiel osmotique à la turgescence nulle (Ψ_{π}^0) a été notée chez les plants inondés par rapport aux témoins (Fig. 3). Cette baisse a varié selon le traitement d'hydromorphie appliqué et sa durée. Des différences significatives ont été observées entre les plants T et Hs dès le 15^e jour chez 'D-64' et à partir du 30^e jour chez 'I-488' et 'Rimini'. Celles entre T et Hr ou entre Hr et Hs ne deviennent significatives qu'à partir du 30^e jour chez les trois clones. Chez les plants T, Ψ_{π}^0 n'a pas varié significativement entre les clones qui présentaient des valeurs comparables ($-2,06 \pm 0,04$ MPa). Sous Hr, Ψ_{π}^0 a subi une baisse significative et continue au-delà du 15^e jour distinguant nettement ($p < 0,05$) 'I-488' des deux autres clones, atteignant -2,52 MPa chez 'I-488'; -2,38 MPa chez 'Rimini' et -2,35 MPa chez 'D-64', à 60 jours. Sous Hs, aucun effet clone ($p > 0,05$) n'a été enregistré. Toutefois, Ψ_{π}^0 a baissé à $-2,46 \pm 0,04$ MPa au bout de 30 jours puis a augmenté à $-2,32 \pm 0,04$ MPa à la fin du traitement.

Le module d'élasticité volumique (ϵ_{\max}) a subi un accroissement significatif ($p < 0,0001$) mais variable selon le traitement hydrique et sa durée (Fig. 4). Chez les plants T, ϵ_{\max} a conservé des valeurs comparables chez les trois clones (en moyenne 5,6 ; 5,9 et 6,6 MPa respectivement, chez 'I-488', 'Rimini' et 'D-64'). Il a, par contre, augmenté de manière continue au cours du traitement Hr, atteignant à la fin du traitement 7,5 MPa chez 'I-488' et 8,3 MPa chez 'Rimini' et 'D-64'. Sous Hs, ϵ_{\max} a nettement augmenté durant les 30 premiers jours chez 'I-488' et 'Rimini' et au cours de la première quinzaine chez 'D-64' puis s'est stabilisé jusqu'à la fin du traitement à 7,5 ; 8,7 et 8,9 MPa respectivement, chez 'I-488', 'Rimini' et 'D-64'. L'effet clone a été épisodique avec des différences significatives aux 30^e et 45^e jour chez les plants T, du 15^e au 45^e jour pour Hr et aux 15^e et 45^e jour pour Hs.

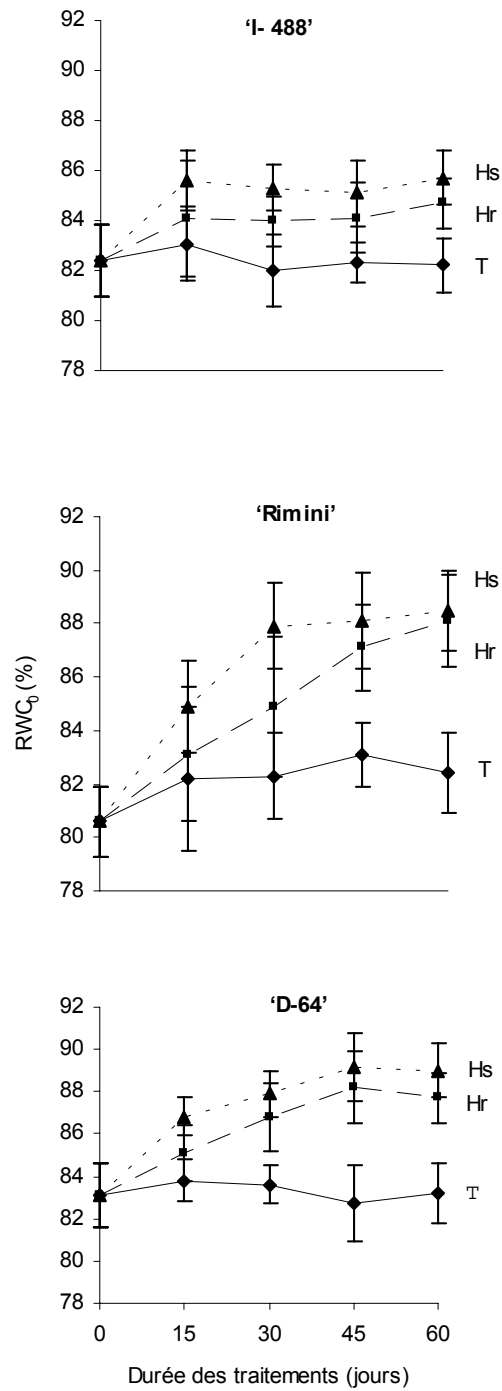


Figure 2: Evolution au cours des traitements hydriques de la teneur relative en eau à la turgescence nulle (RWC_0), chez 'I-488', 'Rimini' et 'D-64', soumis à des conditions hydriques non limitantes (T) ou à une hydromorphie modérée (Hr) ou sévère (Hs), $n=5$ (moyenne \pm SD).

Tableau I : Evolution au cours des traitements hydriques de l'ajustement osmotique (AO), chez 'I-488', 'Rimini' et 'D-64', soumis à des conditions d'hydromorphie modérée (Hr) ou sévère (Hs), n=5 (moyenne \pm SD).

	Traitements		Signification inter-traitements (<i>p</i>)
	Hr	Hs	
15			
'I-488'	0,06 b	jours 0,13 a	0,0001
'Rimini'	0,05 b	0,16 a	0,0001
'D-64'	0,02 c	0,15 a	0,0001
Signification inter-clones (<i>p</i>)	0,001	0,224	
30			
'I-488'	0,15 b	jours 0,35 a	0,0001
'Rimini'	0,12 bc	0,30 a	0,0001
'D-64'	0,05 c	0,22 a	0,0001
Signification inter-clones (<i>p</i>)	0,001	0,079	
45			
'I-488'	0,20 b	jours 0,32 a	0,001
'Rimini'	0,21 b	0,31 ab	0,164
'D-64'	0,22 b	0,23 ab	0,738
Signification inter-clones (<i>p</i>)	0,582	0,327	
60			
'I-488'	0,35 a	jours 0,18 b	0,0001
'Rimini'	0,37 a	0,12 b	0,0001
'D-64'	0,27 a	0,02 c	0,0001
Signification inter-clones (<i>p</i>)	0,124	0,0001	

Nota : Dans une même ligne ou colonne, les chiffres de chaque date de mesure, suivis de la même lettre indiquent l'absence de différences significatives au seuil de 5%, n = 5.

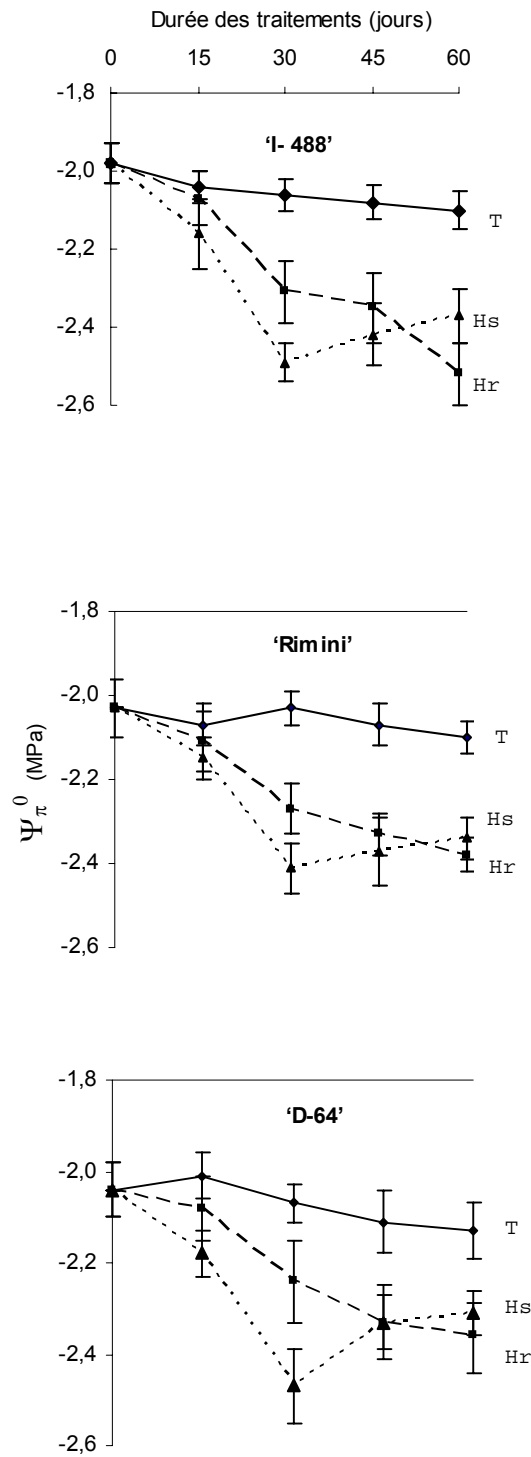


Figure 3: Evolution au cours des traitements hydriques du potentiel osmotique à la turgescence nulle (Ψ_{π}^0), chez 'I-488', 'Rimini' et 'D-64', soumis à des conditions hydriques non limitantes (T) ou à une hydromorphie modérée (Hr) ou sévère (Hs), n=5 (moyenne \pm SD).

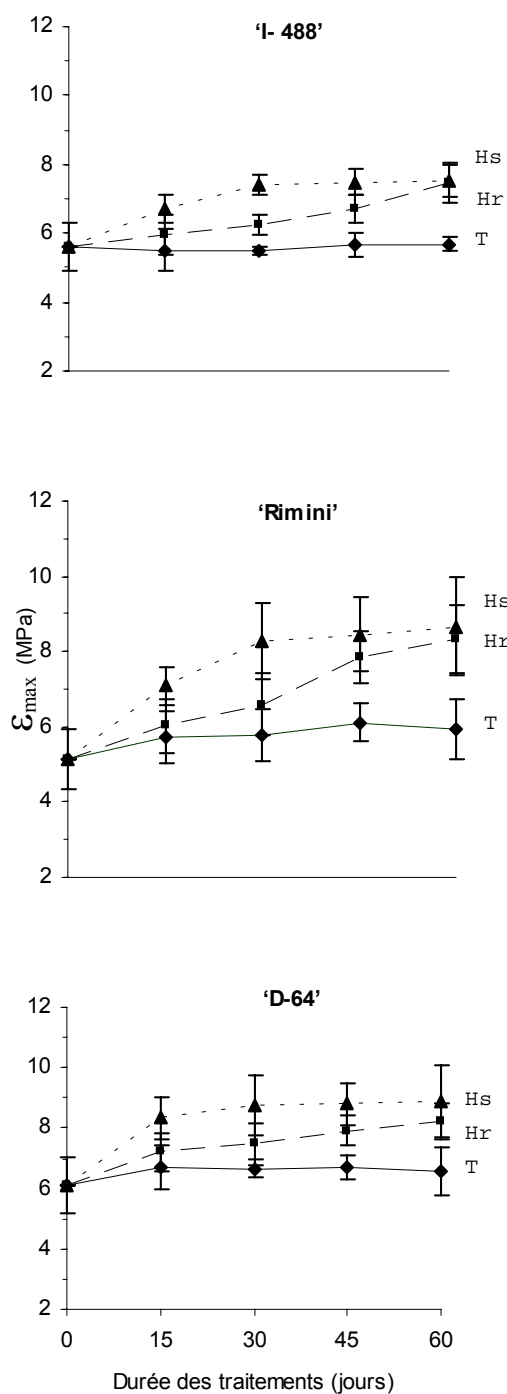


Figure 4: Evolution au cours des traitements hydriques du module d'élasticité (ϵ_{\max}), chez 'I-488', 'Rimini' et 'D-64', soumis à des conditions hydriques non limitantes (T) ou à une hydromorphie modérée (Hr) ou sévère (Hs), $n=5$ (moyenne \pm SD).

Enfin, la présence d'un effet traitement ($p < 0,001$) et l'absence d'un effet clone ($p > 0,05$) ont été observées pour le contenu en eau de l'apoplasme (AWC). Chez les plants T, AWC a conservé des valeurs relativement stables chez les trois clones (en moyenne 31,6 ; 30,3 et 29,2% respectivement, chez 'I-488', 'Rimini' et 'D-64'). Par contre, en dépit de l'absence de différences significatives entre les plants Hr et Hs, on a constaté une augmentation significative de AWC durant les 30 premiers

jours, suivie d'une stabilisation à des valeurs comparables chez les trois clones (en moyenne 38 et 40% respectivement chez les plants Hr et Hs) (Fig. 5).

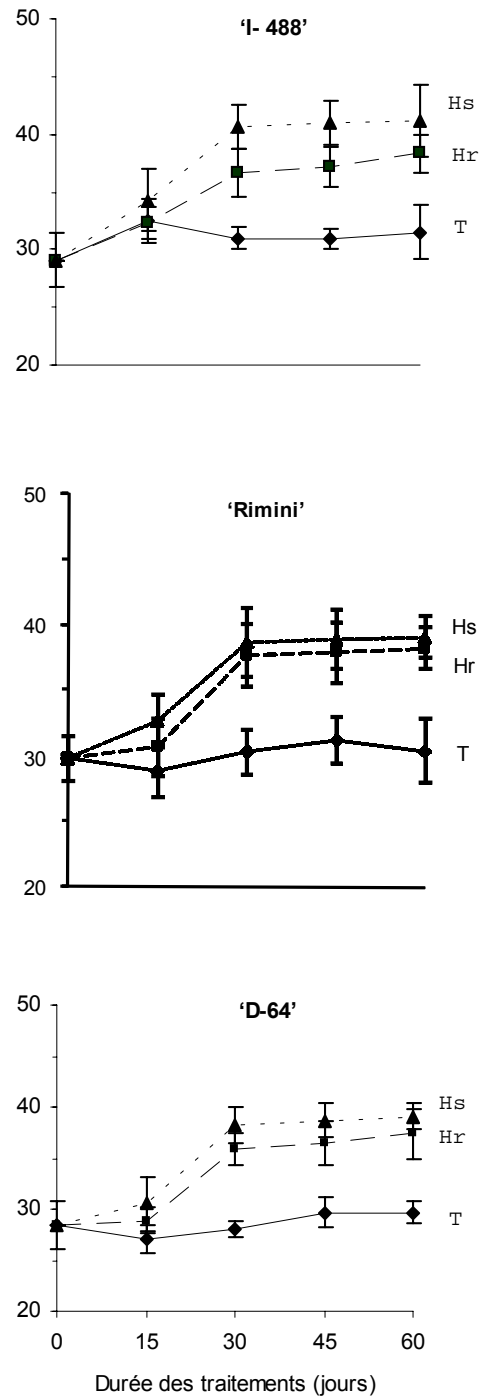


Figure 5: Evolution au cours des traitements hydriques du contenu en eau de l'apoplasme (AWC), chez 'I-488', 'Rimini' et 'D-64', soumis à des conditions hydriques non limitantes (T) ou à une hydromorphie modérée (Hr) ou sévère (Hs), n=5 (moyenne ± SD).

DISCUSSION

Nos résultats ont montré que les clones de peuplier euraméricain introduits en Tunisie peuvent s'acclimater aux conditions environnementales méditerranéennes hydromorphes modérées ou sévères. Les principales adaptations sont exprimées par une reprise du fonctionnement des stomates suite à la baisse rapide de g_s observée lors des premiers jours de l'hydromorphie prolongée, une résistance membranaire et un maintien d'une turgescence positive compatibles avec les processus de croissance.

La réponse des stomates est considérée parmi les manifestations les plus précoces enregistrées chez les plantes inondées (ISLAM & MACDONALD, 2004 ; NAUMANN *et al.*, 2008). Chez les trois clones étudiés, la diminution rapide de g_s , observée durant les 10 premiers jours, en dépit d'une hydratation des tissus foliaires comparable à celle des témoins, témoigne d'une perturbation au niveau du système d'absorption d'eau. Elle a été accompagnée d'une inclinaison des feuilles vers le bas comme l'ont indiqué nos résultats antérieurs relatifs à l'épinastie (BEJAOUÏ *et al.*, 2005). Ces deux adaptations, physiologique et morphologique, traduisent une acclimatation à l'excès d'eau afin de réduire la perte d'eau par transpiration (SANCHEZ-BLANCO *et al.*, 1994). Le clone 'D-64' a présenté la plus faible acclimatation car il n'a montré aucune reprise de g_s durant le traitement Hr, contrairement à 'Rimini' et surtout à 'I-488'. Cette différence est due à la plus grande quantité de lenticelles hypertrophiées et de racines adventives néoformées au collet de ce dernier (BEJAOUÏ *et al.*, 2008). Ces formations adaptatives, sources importantes d'alimentation en eau et en oxygène, sont considérées comme une manifestation d'acclimatation à l'hydromorphie (PEZESHKI, 2001 ; FERREIRA *et al.*, 2009). En effet, le déficit en oxygène active la synthèse et le transport de l'ABA des racines vers les parties aériennes (BRADFORD & HSIAO, 1982) dont l'accumulation au niveau foliaire réduit la conductance des stomates. Sous Hs, la faible quantité de racines adventives et de lenticelles hypertrophiées développées chez les trois clones, après 30 jours (BEJAOUÏ *et al.*, 2008), constitue un frein pour une réouverture des stomates contrairement à ce qui a été observé sous Hr où la reprise de la conductance stomatique a coïncidé avec l'amplification de ces formations. Les feuilles des plants Hs ne sont plus suffisamment alimentées en eau, se dessèchent, flétrissent puis tombent (BEJAOUÏ *et al.*, 2005). Après inondation des plants, les stomates semblent répondre, distinctement du comportement hydrique de la feuille, vraisemblablement, par simple déshydratation des cellules de garde. De ce fait, la régulation stomatique apparaît certes comme le mécanisme majeur intervenant à court terme pour éviter un dessèchement éventuel, en dépit d'une détérioration marquée du système d'absorption d'eau. L'accroissement de RWC_0 , observé chez les plants des trois clones de peuplier, indique une sensibilité accrue à la déshydratation. Cette réponse traduit le seuil de tolérance de chaque clone vis-à-vis de l'excès d'eau et révèle le meilleur comportement de 'I-488' en comparaison avec 'Rimini' et 'D-64'. L'abaissement de Ψ_{π}^0 contribue au maintien d'une turgescence cellulaire positive en conditions de stress sévère. La diminution continue de Ψ_{π}^0 , observée sous Hr, traduit une acclimatation progressive à l'hydromorphie modérée. Cependant, sous Hs, cette diminution a été plus forte durant les 30 premiers jours ; puis Ψ_{π}^0 a subi une légère augmentation qui s'expliquerait par une fuite de solutés suite aux dommages subis par les structures membranaires à partir de cette date (BEJAOUÏ *et al.*, 2005). Un tel abaissement de Ψ_{π}^0 peut être attribué en partie, à un ajustement osmotique suite à un départ d'eau pure lors de la déshydratation des tissus et/ou par accumulation active de solutés. La première hypothèse ne peut être retenue car la baisse de Ψ_{π}^0 a été accompagnée d'un accroissement de RWC_0 et la seconde hypothèse nécessite d'être élucidée. Le maintien d'une turgescence positive compatible avec l'ouverture des stomates observée chez les plants soumis à Hr ou à Hs peut résulter d'une capacité accrue d'ajustement osmotique, d'un accroissement de l'élasticité des parois cellulaires et/ou d'une augmentation du contenu en eau de l'apoplasme. Sous Hr, l'augmentation continue de l'AO tout au long du traitement, traduit un durcissement progressif en réponse à l'excès d'eau. Cette accommodation, efficace en condition d'hydromorphie modérée, a permis le maintien d'une hydratation convenable des tissus foliaires (BEJAOUÏ *et al.*, 2005). Elle a bénéficié de la plus grande masse de racines adventives et du grand nombre de lenticelles hypertrophiées (BEJAOUÏ *et al.*, 2008). Les racines adventives ont généralement une porosité élevée (VARTAPETIAN & JACKSON, 1997) et contribuent au maintien de la survie des plants en conditions d'hydromorphie suite à l'amélioration significative de l'absorption d'eau et des éléments minéraux (JACKSON & DREW, 1984). Au contraire, sous Hs, l'AO a tendance à s'atténuer au-delà du 45^{ème} jour particulièrement chez le clone 'D-64' qui a montré une plus faible tolérance que les deux

Planche



Photo 1 : Vue générale du dispositif expérimental au début de l'application des traitements (T, Hr et Hs).



Photo 2 : Aspect des plants du clone 'Rimini', à 30 jours de l'application d'une hydromorphie modérée (Hr)



Photo 3 : Aspect des plants du clone 'Rimini', à 30 jours de l'application d'une hydromorphie sévère (Hs)

autres clones. Cette perte de la capacité d'AO est attribuée à une fuite de solutés suite aux endommagements des structures membranaires des feuilles des plants soumis à Hs (BEJAOUI *et al.*, 2005). Les valeurs élevées et croissantes du module d'élasticité volumique (ϵ_{\max}) observées chez les plants Hr et Hs montrent une rigidité accrue de leurs parois cellulaires suite à leur lignification, écartant ainsi, l'hypothèse du maintien de la turgescence sous l'influence de l'élasticité des membranes cellulaires. Toutefois, cette rigidité confère à la plante la possibilité de subir des variations importantes du contenu en eau de l'apoplasme sans affecter la structure dynamique de la paroi (CLIFFORD *et al.*, 1998). Ceci est confirmé par l'accroissement significatif du contenu en eau de l'apoplasme AWC des plants Hr ou Hs par rapport aux témoins. L'eau apoplasmique protège les tissus contre la perte en eau du symplasme (TYREE & JARVIS, 1982) et serait responsable, avec l'ajustement osmotique, du maintien de la turgescence observé chez les plants soumis à l'hydromorphie.

Ainsi, l'hydromorphie prolongée a occasionnée une réduction significative de gs et un abaissement de Ψ_{π}^0 , variables selon sa durée, le gradient d'hydromorphie et la capacité d'adaptation du clone considéré. Les formations adaptatives, nettement plus importantes sous Hr (BEJAOUI *et al.*, 2008), a atténué les effets néfastes de l'hydromorphie chez les plants soumis à ce traitement par comparaison aux plants Hs. Ceci s'est traduit par un meilleur comportement des plants sous les conditions de Hr, notamment 'I-488', manifesté par une reprise des activités stomatiques et du maintien d'une turgescence cellulaire résultant d'un ajustement osmotique et d'un accroissement de l'eau apoplasmique. Chez les plants soumis à Hs, la conductance stomatique a subi une baisse irréversible et plus forte par comparaison aux plants Hr, preuve de la faible tolérance des différents clones à l'étude à une hydromorphie stagnante qui durerait plus que 30 jours. Dans ce cas, les plants ont été fortement affectés et leur capacité à développer des formations adaptatives a été limitée provoquant ainsi une résistance stomatique élevée, une déshydratation des tissus foliaires et déclenchant les mécanismes de dommages des membranes (BEJAOUI *et al.*, 2005 et 2008). Les résultats obtenus peuvent être étendus aux autres hybrides étant donné que les trois clones étudiés représentent des groupes distincts au niveau de leur tolérance à l'hydromorphie.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier vivement Mrs. Ahmed Ferjani, Mohamed Dhahri et Abdessattar Salah pour leur aide technique, Mrs. Mondher Kachouri et Mohamed Ali Zarrouk (Arrondissement forestier de Jendouba) pour leur aide logistique dans la récolte et la conservation du matériel végétal. Le financement de ce projet a été assuré par l'Institut National de Recherches en Génie Rural, Eaux et Forêts (INRGREF, Tunis, Tunisie) avec le concours du Ministère de l'Enseignement Supérieur, de la Recherche Scientifique et de la Technologie (MESRST, Tunis, Tunisie).

BIBLIOGRAPHIE

- ALBOUCHI, A., GHRIR, R. & EL AOUNI, M.H., 1997. Drought hardening, soluble carbohydrates and free amino acid accumulation in *Acacia cyanophylla* phyllodes. *Ann. For. Sci.*, 54: 155-168.
- ALBOUCHI, A., SEBEI, H., MEZNI, M.Y. & EL AOUNI, M.H., 2001. Influence de la durée d'acclimatation sur l'endurcissement à la sécheresse d'*Acacia cyanophylla* Lindl. *Ann. For. Sci.*, 58: 519-528.
- ALBOUCHI, A., BEDHIEF, S. & ZINE EL ABIDINE, A., 2006. Influence de cycles répétés de submersion saline et de récupération sur la croissance de deux clones de peuplier hybride. *Ann. Institut National de Recherches en Génie rural, Eaux et Forêts (INRGREF, Tunis)*, 8: 1-21.
- BEJAOUI, Z., ALBOUCHI, A., ABASSI, M., SEDDIK, M.N. & EL AOUNI, M.H., 2002. Tolérance de divers clones de peuplier existants en Tunisie à la submersion prolongée. *Ann. Institut National de Recherches en Génie rural, Eaux et Forêts (INRGREF, Tunis)*, 5: 177-194.
- BEJAOUI, Z., ALBOUCHI, A., ABASSI, M. & EL AOUNI, M.H., 2005. Sensibilité de trois clones de peuplier à l'hydromorphie: effets sur la croissance et l'intégrité des structures membranaires. *Ann. Institut National de Recherches en Génie rural, Eaux et Forêts (INRGREF, Tunis)*, 7: 27- 59.
- BEJAOUI, Z., ALBOUCHI, A., ABASSI, M. & EL AOUNI, M.H., 2006. Influence d'une hydromorphie modérée ou sévère sur la production de biomasse et les échanges gazeux de plants de peuplier euraméricain. *Can. J. For. Res.*, 36: 2654-2665. doi: 10.1139/X06-145
- BEJAOUI, Z., ALBOUCHI, A., ABASSI, M., LAMHAMED MS. & EL AOUNI, MH., 2008 - Réponses adaptatives chez trois clones de peuplier euraméricain soumis à une hydromorphie prolongée. *Actes des Journées*

- Scientifiques de l'INRGRF : Biodiversité dans les Aires Protégées*. Hammamet, Tunisie, 11-13/11/2008. Institut National de Recherches en Génie rural, Eaux et Forêts (INRGRF, Tunis). Numéro spécial. 12 (2): 633-656.
- BOUDRU, M., 1989. Les caractères botaniques et forestiers généraux du genre *Populus*. In: Forêt et sylviculture. Gembloux. Presses Agronomiques, 205 – 245.
- BRADFORD, K.J., HSIAO, T.C., 1982. Stomatal behavior and water relations of waterlogged tomato plants. *Plant. Physiol.*, 70: 1508-1513.
- CAO, F.L. & CONNER, W.H., 1999. Selection of flood-tolerant *Populus deltoides* clones for reforestation projects in China. *Forest Ecol. Manag.*, 117: 211-220.
- CHARFI, M., 1976. Premiers résultats d'un essai d'installtion de peupliers sur l'Oued El Kébir. *Note de recherche*, 16, Institut national de recherches forestières de Tunis ISSN 0330 – 079X, 14p.
- CEULEMANS, R., 1990. Genetic variation in functional and structural productivity determinants in poplar. Thesis publishers, Amsterdam, The Netherlands, 101 p.
- CLIFFORD, S. C., KARNDT, S., CORLETT, J. E., JOCHI, S., SANKHLA, N., POPP, M. & HAMLIN, G.J., 1998. The role of solute accumulation, osmotic adjustment and changes in cell wall elasticity in drought tolerance in *Ziziphus mauritiana* (Lamk.). *Jour. Exp. Bot.*, 49: 967-977.
- DAGNELIE, P., 1998. Statistique théorique et appliquée. Tome 2. Interférence statistique à une et à deux dimensions. De Boeck, Bruxelles.
- DAVIES, F.S. & FLORE, J.A., 1986. Flooding, gas exchange and hydraulic conductivity of highbush blueberry. *Physiol. Plant.*, 67: 545-551.
- DAVIS, W.J., TARDIEU, F. & TREJO, C.L., 1994. How do chemical signals works in plants that grow in drying soil? *Plant. Physiol.*, 104: 309-314.
- DGF, 2005. Deuxième inventaire forestier et pastoral National. Inventaire des forêts par télédétection. Résultats de l'inventaire forestier sur l'échelon de Jendouba. Ministère de l'Agriculture et des Ressources Hydrauliques, Direction Générale des Forêts, Tunis, 129p.
- DOWELL, R.C., GIBBINS, D., RHOADS, J.L. & PALLARDY, S.G., 2009. Biomass production physiology and soil carbon dynamics in short-rotation-grown *Populus deltoides* and *P. deltoides* × *P. nigra* hybrids. *Forest Ecology and Management*, 257: 136-140.
- ECKENWALDER, J.E., 1996. Systematics and evolution of *Populus*. In: Biology of *Populus* and its implications for Management and Conservation. Sous la direction de Steller R.F. Bradshaw H.D. Heilman P.E. Hinckley T.M. NRC Research Press, National Research Council of Canada. 7-22.
- FARMER R.E., 1996, . The geneecology of *Populus*. In: Biology of *Populus* and its Implications for Management and Conservation. Sous la direction de Steller R.F. Bradshaw H.D. Heilman P.E. Hinckley T.M. NRC Research Press, National Research Council of Canada. 33-55.
- FERREIRA, C.S., PIEDADE, M.T.F., FRANCO A.C., GONCALVES J.F.C. & JUNK W.J., 2009. Adaptive strategies to tolerate prolonged flooding in seedlings of floodplain and upland populations of *Himatanthus sucuuba*, a Central Amazon tree. *Aquatic Botany*, 90: 247-251.
- FITTER, A.H. & HAY, R.R.M., 1987. *Environmental Physiology of plants*, 2nd ed., Academic Press, London
- GONG, J.R., ZHANG, X.S., HUANG, Y.M., & ZHANG, C.L., 2007. The effects of flooding on several hybrid poplar clones in Northern China. *Agroforestry Systems*, 69:77–88
- HARRINGTON, C.A., 1987. Responses of red alder and black cotton wood seedlings to flooding. *Physiol. Plant.*, 69: 35-48.
- INS, 2006. Annuaire statistique de la Tunisie. Institut National de la Statistique, www.ins.nat.tn
- ISLAM, M.A. & MAC DONALD, S.E., 2004. Ecophysiological adaptations of black spruce (*Picea mariana*) and tamarack (*Larix laricina*) seedling to flooding. *Trees*, 18: 35- 42.
- JACKSON, M.B. & DREW, M.C., 1984. Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. In: Flooding and Plant Growth, Kozłowski, T.T. Eds, Academic Press. London. 47-128.
- KOZŁOWSKI, T.T., 1997, Responses of woody to flooding and salinity. *Tree Physiology monograph* N°1. Heron Publishing, Victoria, Canada, 17 p.
- LEVINE, C.M. & STROMBERG, J.C., 2001. Effects of flooding on native and exotic plant seedlings: implications for restoring south-western riparian forests by manipulating water and sediment flows. *J Arid Environ.*, 49: 111-131
- NABIL, M. & COUDRET, A., 1995. Effects of sodium chloride on growth, tissue elasticity and solute adjustment in two *Acacia nilotica* subspecies. *Physiol. Plant.*, 93: 217-224.
- NAUMANN, J.C., YOUNG, D.R., ANDERSON, J.E., 2008. Leaf chlorophyll fluorescence, reflectance, and physiological response to freshwater and saltwater flooding in the evergreen shrub, *Myrica cerifera*. *Environ. Exp. Bot.*, 63 : 402-409
- PEZESHKI, S.R., 2001. Wetland plant responses to soil flooding. *Environ. Exp. Bot.*, 46: 299-312.

- RITCHIE, G.A., 1984. Assessing seedlings quality. *In: Forest nursery manual : Production of bare root seedlings. Sous la direction de M.L. Durea et T.D. Landis. Marthinus Nijhoff / Junck Publishers Dordrecht, Hollande. p. 243-259.*
- SANCHEZ-BLANCO, M.J., ALARCON, J.J., PLANES, J. & TORRECILLAS, A., 1994. Differential flood stress resistance of two almond cultivars based on survival, growth and water relations as stress indicators. *J. Hortic. Sci.*, 69: 941-953.
- TYREE, M.T. & JARVIS, P.G., 1982. Water in tissue and cells. *In: Encyclopedia of Plants Physiology. New Series, Vol. 12 b, Physiologica plant ecology II. Sous la direction de : O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond, et H. Ziegler. Springer-Verlag, Berlin, Allemagne. p. 36-77.*
- VARTAPETIAN, B.B. & JACKSON, M.B., 1997. Plant adaptations to anaerobic stress. *Ann. Bot.*, 79: 3-20.
- WAMPLE, R.L. & THORNTON, R.K., 1984. Differences in the response of sunflowers (*Helianthus annuus* L.) subjected to flooding and drought stress. *Physiol Plant.*, 61: 611-616.