

Arbres

le livre numérique

Sommaire

Sommaire	2	L'arbre, support de vie	63
Avant-propos	3	Les disperseurs des arbres	68
Introduction	4	3. L'arbre dans le temps	74
Généralités sur l'arbre	4	L'arbre dans le registre fossile	75
1. Structure et fonctionnement de l'arbre	7	La dynamique des formations végétales arborées	80
Les défis biophysiques de l'arbre	8	Les rythmes saisonniers des arbres	86
La construction d'un arbre	11	La journée d'un arbre	91
La nutrition de l'arbre	16	Trajectoires évolutives récentes des arbres	96
L'architecture aérienne des arbres	22	Changement climatique, arbres et épigénétique	100
La diversité des architectures racinaires des arbres	27	4. Les services rendus par l'arbre	106
Comment et quand meurent les arbres ?	31	L'arbre et la santé humaine	107
Décrire la structure et le développement des arbres	36	L'arbre, fournisseur de bois	112
2. L'arbre dans l'espace	41	L'arbre, un allié des cultures dans la transition écologique	117
La symbiose mycorhizienne, une alliance entre les arbres et les champignons	42	De l'arbre fruitier au verger nourricier	121
Les symbioses aériennes des arbres	45	Le rôle des arbres face aux pollutions	125
Les maladies des arbres	49	Vulnérabilité et adaptation des arbres au changement climatique	128
Le recyclage des feuilles des arbres	53	L'arbre et le droit en France	134
La dégradation du bois mort par les champignons	55	Conclusion	138
		Les arbres : questions et menaces	138

Avant-propos

L'arbre, prodige d'architecture, est une créature à la fois extraordinaire et mystérieuse, immobile et inventive, unique et plurielle ! Certains arbres peuvent vivre très longtemps, plusieurs milliers d'années, et tous sont reliés de différentes manières à leur environnement... Nous avons beaucoup à apprendre d'eux.

Sans eux, nous ne serions probablement pas là tant les services qu'ils nous rendent sont nombreux. Dans le contexte actuel, ce sont par exemple des alliés de tout premier plan pour nous aider à lutter contre le réchauffement climatique, la pollution atmosphérique, la perte de fertilité des sols ou encore la diminution de la biodiversité.

L'objectif de ce livre numérique est de vous faire connaître et aimer ces géants, comprendre leur rôle essentiel sur Terre, et de vous inciter à les respecter et à les protéger. Pour explorer ces questions, UVED a réuni pour vous 30 enseignants-chercheurs et scientifiques issus de disciplines et d'établissements différents.

Ce livre a été créé à partir des transcriptions des vidéos du MOOC « Arbres », produit et coordonné par UVED en 2022.

Objectifs d'apprentissage de la formation

- Savoir ce qu'est un arbre.
- Connaître les capacités des arbres.
- Comprendre pourquoi ils sont indispensables pour les écosystèmes.
- Savoir ce que nous apportent les arbres.
- Comprendre pourquoi ils sont indispensables à la vie des humains.

Ressources vidéo



Parcours sur le portail UVED
www.uved.fr/fiche/parcours/Arbres

Introduction

Généralités sur l'arbre

Francis HALLÉ
Botaniste



1. Le temps des arbres

Dès qu'on parle d'arbres, il faut admettre que le temps doit être long. Les arbres vivent très longtemps, beaucoup plus que nous. C'est un aspect absolument crucial que leur temps soit un temps long. Au cours de leur vie, ils ont une trajectoire de vie qui est longue, qui est compliquée et qui est variée.

1.1. Longueur de vie des arbres

La longueur de la vie des arbres, c'est assez étonnant. On m'avait dit, quand j'étais étudiant, que le maximum était 1 000 ans. Ça nous paraissait déjà superbe. On est passés à 15 000 ans quelques années après. Puis les Australiens ont amené un arbre de 43 000 ans, c'est-à-dire contemporain de Néandertal et de Sapiens en même temps. Maintenant, on en est à 80 000 ans, avec un clone d'Aspen aux États-Unis. Cela ne va pas s'arrêter et il faut admettre que les arbres peuvent être immortels. Pas tous, mais quelques-uns.



1.2. Trajectoire de vie des arbres

La trajectoire de vie est complexe. Elle commence par une graine dans le sol ou sur le sol, qui germe. Mais un arbre produit des milliers de graines chaque année. Donc, au cours de sa vie, ça en produit des millions, voire des milliards. Il n'est pas question que tout ça devienne des arbres. Il y a donc un mécanisme d'élimination qui n'est peut-être pas très moral du point de vue humain, mais c'est comme ça que ça marche. Les forts restent et les faibles disparaissent. C'est une question génétique. En lien avec cette question du temps long, il faut rappeler que les arbres n'ont que trois types d'organes : tiges, racines, feuilles. Il n'y en a pas d'autres. Même les fleurs et les fruits sont des feuilles modifiées. C'est très étonnant qu'avec trois organes seulement, la plante soit terriblement résiliente, bien plus que nous. L'astuce est que nous, nous avons une centaine d'organes, dont des organes vitaux. C'est très dangereux d'avoir un organe vital ; on ne peut s'en satisfaire que si on est mobile. Mais un arbre ne pourrait pas avoir un organe vital puisqu'il n'est pas mobile. Cela ne le gêne donc pas qu'on les retire. La question des organes vitaux est quelque chose de décisif dans la compréhension des arbres.

1.3. Architecture des arbres

Personnellement, je me suis, depuis très longtemps, intéressé à l'architecture des arbres. Chaque arbre a un génome, comme vous et moi, mais ce programme génétique dans le cas de l'arbre est un programme de croissance, de ramification et de mise en place de tous les organes. Je ne vais pas rentrer dans les détails de l'architecture, mais je voudrais dire qu'on en est à considérer deux types d'arbres. Il

y a ceux qui sont unitaires, avec une seule expression de ce programme. C'est l'exemple des cyprès. Il y a ceux qui sont coloniaux, comme l'amandier qui a de nombreuses réitérations. Une réitération, il faut le comprendre comme un jeune arbre qui pousse sur un vieil arbre. Ce n'est pas une graine qui germe, c'est un bourgeon dormant qui se réveille. Ça nous donne de véritables arbres avec un tronc et des branches. Comment je sais que c'est un tronc ? Ce n'est pas compliqué. À la base, si je creuse, je vais trouver les racines. Ces arbres-là ne sont pas du tout unitaires. Ce sont des colonies au sens qu'on donne à ce terme pour le corail par exemple.

2. La reproduction des arbres

D'une certaine manière, elle ressemble à la nôtre puisqu'il y a des mâles et des femelles. Mais dès le début, ça diverge parce que c'est souvent le même arbre qui est à la fois mâle et femelle, comme chez le pin par exemple. Ça va même plus loin que ça : dans le cas de l'amandier, c'est dans la fleur même qu'il y a les organes mâles et les organes femelles. C'est donc assez différent de nous. Une très grosse différence est que les arbres ne peuvent pas essayer d'attirer les partenaires sexuels puisqu'ils sont fixes. C'est une chose incroyable de pratiquer la sexualité alors qu'on ne peut pas bouger. Les arbres ont trouvé la meilleure solution : embaucher les animaux. Ils embauchent tout ce qui est mobile : le vent, la pluie, la brume même, mais le plus efficace, ce sont les animaux comme les insectes, les vertébrés, les oiseaux ou les singes. Ces animaux-là transportent les gamètes d'un partenaire à l'autre puisqu'ils ne peuvent pas se rapprocher. Tout ça n'est pas très différent de notre sexualité à nous.

Mais par contre, il y a chez les plantes et chez les arbres en particulier un mode de reproduction que nous n'avons absolument pas, ce qu'on appelle la reproduction végétative. Un arbre est capable de se multiplier en des quantités d'arbres. Ça ne va pas marcher avec les pins, mais si on coupe un mimosa par exemple, on a 40 mimosas qui sortent du sol. C'est ce qu'on appelle des drageons. Ça sort des racines de celui qu'on a essayé de tuer. Ça, c'est propre aux plantes et peut-être un peu particulièrement propre aux arbres, et nous n'avons rien de tel. C'est assez étonnant que si on prend une cellule humaine vivante, et qu'on la cultive sur un milieu de culture, ça ne pose aucun problème, ça va pousser, vous aurez une culture de tissus, mais vous n'aurez jamais un être humain. Si vous faites ça avec une cellule vivante d'arbre, ça va faire une culture de tissus de ce type cellulaire et spontanément, vous allez voir apparaître la plante, tiges, racines, feuilles, complètement normale. Ça démontre que dans la cellule d'origine, il y avait tout ce qu'il faut pour faire l'arbre, alors qu'il n'y avait pas tout ce qu'il faut pour faire l'être humain.

3. L'ethnobotanique

L'ethnobotanique est une science absolument passionnante. Je vois que beaucoup de jeunes qui s'intéressent aux plantes se dirigent vers l'ethnobotanique, c'est-à-dire ce que l'être humain peut faire avec les plantes. La première chose à mentionner, c'est l'oxygène. La photosynthèse est la seule source que nous ayons sur cette planète pour avoir de l'oxygène et tous les êtres vivants en ont besoin. Nous dépendons tous de la photosynthèse, donc des plantes, donc des arbres, essentiellement des arbres. Il y a la beauté du paysage. Je crois

que les arbres sont des organismes fondamentalement esthétiques, très beaux. Il y a des quantités d'artistes qui en ont témoigné. Vivre sans arbres, je crois que c'est quelque chose de mortifère. Je ne suis pas le seul, mais j'ai besoin d'avoir des arbres autour de moi. Il y a le bois, qui est sans doute le plus destructeur, mais aussi le plus rentable. Pour nous autres, c'est le problème numéro un : comment éviter que les arbres ne disparaissent parce qu'on a besoin de bois. Il y a les fruits, bien entendu, mais ça, ça ne tue pas les arbres. Ça fait partie de leur résilience. On peut manger des fruits toute sa vie sur le même arbre. Il y a la médecine et la pharmacie. On a maintenant une série d'arbres qui sont connus pour avoir des propriétés médicinales et on en trouve d'ailleurs de plus en plus dans les forêts équatoriales. Le ginkgo permet de faire circuler le sang dans le cerveau. L'if produit le taxol, la meilleure molécule connue contre le cancer.

4. L'arbre et la science

Si on veut avoir une compréhension suffisante et complète concernant les arbres, il ne faut pas s'adresser à un spécialiste, il faut en avoir des quantités et si possible de disciplines différentes parce qu'on a besoin de points de vue différents, de points de vue appuyés sur des disciplines différentes. Ne perdons pas de vue que c'est de la science en train de se faire, c'est-à-dire qu'il y a énormément de points de vue contradictoires. Les spécialistes en question ne seront pas d'accord entre eux, mais c'est comme ça que la science progresse. La science, c'est quand on arrive à se mettre tous d'accord.

1. Structure et fonctionnement de l'arbre



Objectifs d'apprentissage

- ▶ Connaître les différentes parties des arbres.
- ▶ Comprendre les grands mécanismes permettant à l'arbre de fonctionner.
- ▶ Appréhender la diversité des formes et des architectures des parties aériennes et souterraines des arbres.
- ▶ Comprendre les mécanismes qui peuvent causer la mort des arbres.

Ressources vidéo



Vidéos sur le portail UVED

[https://www.uved.fr/fiche/ressource/
structure-et-fonctionnement-de-
larbre](https://www.uved.fr/fiche/ressource/structure-et-fonctionnement-de-larbre)

Les défis biophysiques de l'arbre

Sandrine ISNAR
Chargée de recherche à l'IRD



Tancrède ALMERAS
Chargé de recherche au CNRS



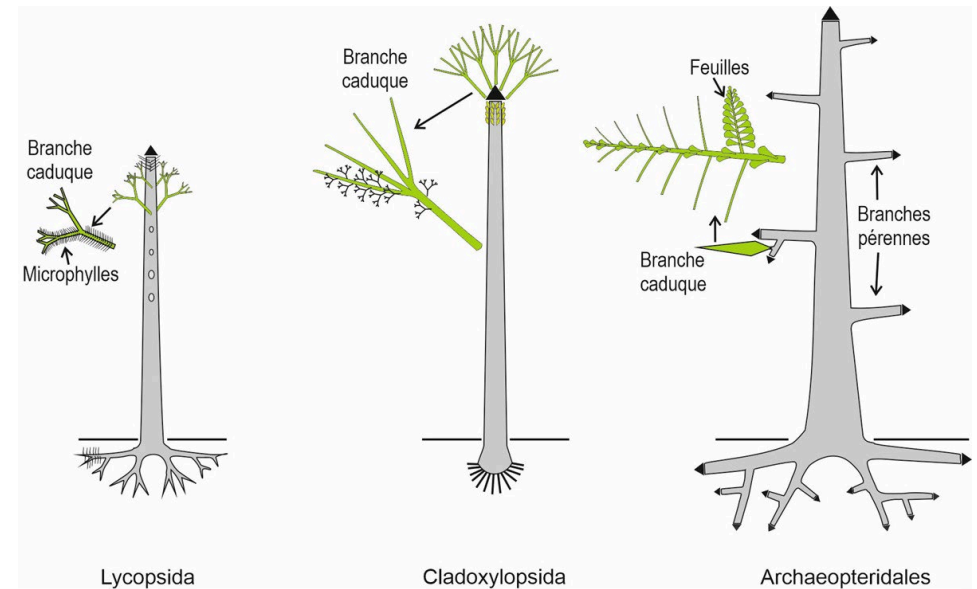
Je vais vous parler du cahier des charges des arbres : ce qu'un arbre doit accomplir, les fonctions essentielles qui ont permis à l'arbre d'évoluer en tant que tel et de se maintenir dans nos paysages, là, partout autour de nous, dans la plupart des écosystèmes terrestres.

1. Qu'est-ce qu'un arbre ?

L'arbre est un organisme vivant. Il respire, il grandit, il se reproduit. Les arbres sont une adaptation à la vie sur terre ferme. Les premiers arbres sont apparus au milieu du Dévonien, il y a plus de 390 millions d'années. Plusieurs lignées de plantes ont évolué, ont convergé vers la forme arborescente. La plupart se sont éteintes. Une lignée a donné lieu à la grande diversité des formes, dont les arbres que l'on connaît aujourd'hui. La forme arborescente est donc ce que l'on appelle une convergence évolutive. C'est-à-dire que des espèces qui ne sont pas apparentées se ressemblent morphologiquement. Elles ont convergé vers des solutions comparables aux exigences de la vie, et ce sont ces

solutions qui font l'unicité de la forme arborescente. On reconnaît un arbre par sa forme, quelle que soit son espèce.

Convergence de la forme arborescente



D'après Meyer-Berthaud B, Decombeix A-L 2009

L'un des moteurs de l'évolution des arbres, c'est la compétition pour la lumière, essentielle à la photosynthèse. Pour pousser en hauteur dans cette compétition pour la lumière, source d'énergie pour la survie de la plante, les arbres ont une structure de support central, le tronc, qui s'élève de la surface terrestre. À une certaine distance au-dessus du sol, des branches s'étendent à partir du tronc, afin de capter le plus de lumière solaire possible pour la survie de l'arbre et pour assurer la survie de l'espèce, afin de faciliter la fertilisation et la dispersion des

graines. Les arbres poussent vers le haut, à partir de leur méristème, des points de croissance qui sont situés dans la couronne de l'arbre.

Un arbre, c'est donc à la fois une structure de grande taille, de très grande taille même, qui doit supporter le poids du feuillage et des branches, et qui également doit acheminer l'eau et les minéraux, indispensables à la photosynthèse, vers ce feuillage, parfois à plus d'une centaine de mètres de hauteur. L'arbre doit aussi se construire sur lui-même tout en restant fonctionnel pendant sa construction. Bien que les arbres s'élaguent naturellement pour remplacer les structures vieillissantes par de nouvelles structures, au niveau de son tronc, le bois s'accumule au centre de l'arbre, tandis que le bois fonctionnel se développe en périphérie.

Tout ceci implique de nouvelles contraintes, des contraintes biophysiques imposées par le milieu. Le cahier des charges de l'arbre est donc exigeant, complexe, et il représenterait un certain défi pour tout architecte ou ingénieur qui voudrait reproduire une telle structure.

2. Les défis à relever

Un premier défi est la recherche de l'eau, qui nécessite un ancrage au sol pour aller puiser l'eau dans le sol. Ça se traduit par le caractère fixé des arbres. Ensuite, il y a la recherche pour la lumière, qui se traduit par la compétition en hauteur, donc la construction d'un tronc. L'arbre doit donc faire face à une force majeure, la gravité, et à des perturbations majeures telles que le vent. L'arbre doit donc être stable à tout moment pendant sa construction, ce qui nécessite ce qu'on

appelle une réaction gravitropique, une réponse à la gravité. Il doit également être fonctionnel pour assurer une conduction des sèves.

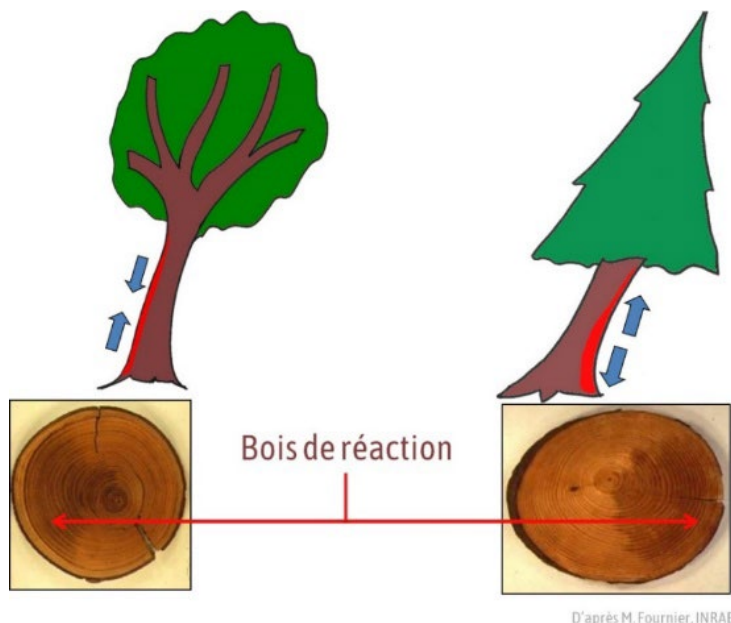
3. La mise en place d'un tronc

Il faut savoir qu'élever une colonne massive sur quelques dizaines de mètres est un défi physique, notamment en l'absence de renforcement latéral ou d'échafaudage lors de la construction.

Ceci implique de corriger en permanence le port, c'est le gravitropisme, de compenser mécaniquement l'accumulation de la biomasse et ne pas s'effondrer sous son propre poids. Le bois dit de réaction, qui est produit en périphérie de l'arbre, ça fait partie de ce bois fonctionnel, il est produit par le cambium, et c'est une sorte de muscle qui va permettre à l'arbre de corriger son orientation, de se redresser, de se renforcer.

Par ailleurs, l'arbre doit également se dimensionner en ajustant son diamètre par rapport à sa hauteur et à son poids. Certaines espèces n'ont pas cette stratégie. Ça reste néanmoins des arbres, et ils sont soutenus par la végétation environnante, ils n'ont pas besoin d'ajuster leurs dimensions, leurs propriétés mécaniques, lors de leur croissance. Ces arbres, quand on les extrait de leur milieu, vont s'effondrer, s'affaïsser sous leur propre poids.

Élever une colonne massive



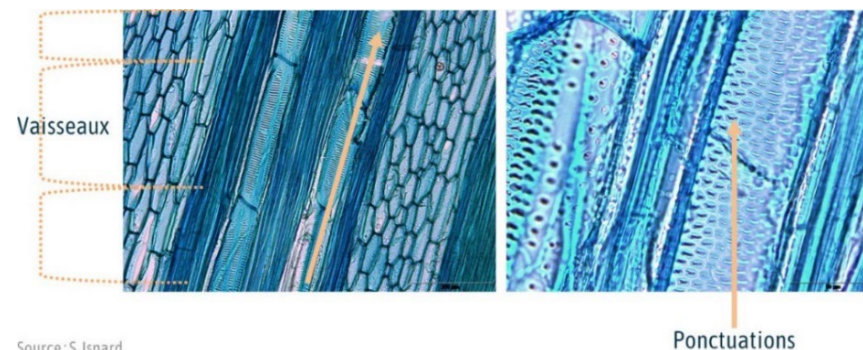
Outre le support de leur propre biomasse, il y a aussi, pour les arbres, cette résistance aux perturbations environnementales, les perturbations abiotiques telles que le vent, le poids de la neige ou le poids des plantes épiphytes qui poussent sur les arbres. Ce sont des volumes, des masses considérables pour les branches, pour les arbres. On sait aujourd'hui que le vent est un stimulus très important dans l'accroissement du diamètre des arbres. Les arbres s'acclimatent en permanence au vent en régulant leur allocation de ressources vers la croissance en diamètre.

4. Le transport de l'eau

Un autre défi majeur consiste à transporter l'eau du sol jusqu'à la canopée. Par exemple, le transport au-delà de 10 mètres n'est pas quelque chose de trivial. Physiquement, il n'est pas possible de pomper de l'eau au-delà de 10 mètres sans qu'une bulle d'air ou un vide se forme dans le système, rompant ainsi le transport. L'eau circule dans l'arbre sous tension, ce qui laisse de nombreux physiciens dubitatifs. En effet, l'eau sous tension est soumise au phénomène de cavitation.

Les arbres ont contourné les problèmes en segmentant leur système de transport. C'est ce qu'on appelle les vaisseaux ou les trachéides. Ce sont des éléments du bois en charge du transport de l'eau, et qui constituent une innovation majeure chez les plantes. Les vaisseaux sont reliés entre eux par des ponctuations ou des micropores, qui laissent passer l'eau mais pas les bulles d'air. C'est là quelque chose de tout à fait ingénieux qu'ont mis en place les arbres au cours de leur évolution.

Transporter l'eau du sol à la canopée



Source : S. Isnard

5. Conclusion

Les défis biophysiques relevés par les arbres ont longtemps fasciné et continuent de nous fasciner. Mais leurs propriétés découlent de millions d'années d'évolution, d'adaptation de leurs structures, de leurs fonctions à l'environnement. Ils sont, par conséquent, sensibles aux modifications rapides de l'environnement, notamment vis-à-vis de la ressource en eau et des événements extrêmes tels que les tempêtes ou les sécheresses prolongées. Si l'arbre répond à un cahier des charges qui peut se résumer à quelques points fondamentaux et communs à tous les arbres, on assiste, autour de nous, à une explosion de formes, de stratégies. Une extraordinaire diversité qui reflète la diversité des conditions de vie et des trajectoires évolutives. Cette diversité est essentielle à la survie des arbres, à leur aptitude à s'adapter et à se maintenir dans un paysage changeant.

La construction d'un arbre

Gilles PILATE

Directeur de recherche à l'INRAE



La plante est constituée de différents organes : racines, tiges, feuilles et bourgeons. Les racines permettent d'ancrer solidement la plante dans le sol et également lui permettent de puiser l'eau et les sels minéraux nécessaires à son développement. La tige et les feuilles servent à capter les photons de la lumière et à assurer les échanges gazeux nécessaires à la photosynthèse. Enfin, les bourgeons jouent un rôle primordial dans la construction du corps du végétal.

1. La structure générale de l'arbre



Houppier

- branches
- ramilles
- rameaux
- feuillage

Tronc

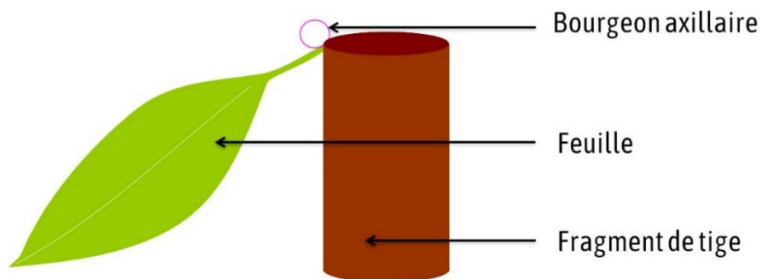
Racines

G. Pilate, 2023

La base est la même pour l'arbre, sauf que le développement est beaucoup plus important à la fois dans l'espace et dans le temps. On voit que la partie aérienne est composée d'un tronc et d'un houppier, le houppier rassemblant les branches, les rameaux portant les feuilles et les bourgeons.

La construction du corps d'une plante comme d'un arbre ne met pas en jeu des organes vitaux, mais au contraire des compartiments spécialisés capables de réaliser les fonctions nécessaires au développement de la plante. Ces compartiments spécialisés forment des unités élémentaires que l'on appelle phytomères. Pour la partie aérienne, ce phytomère est composé d'un fragment de tige, d'une feuille et d'un bourgeon axillaire. Et le développement des arbres, finalement, correspond à l'assemblage de ces phytomères avec des répétitions quasi à l'infini.

Le phytomère, une unité élémentaire

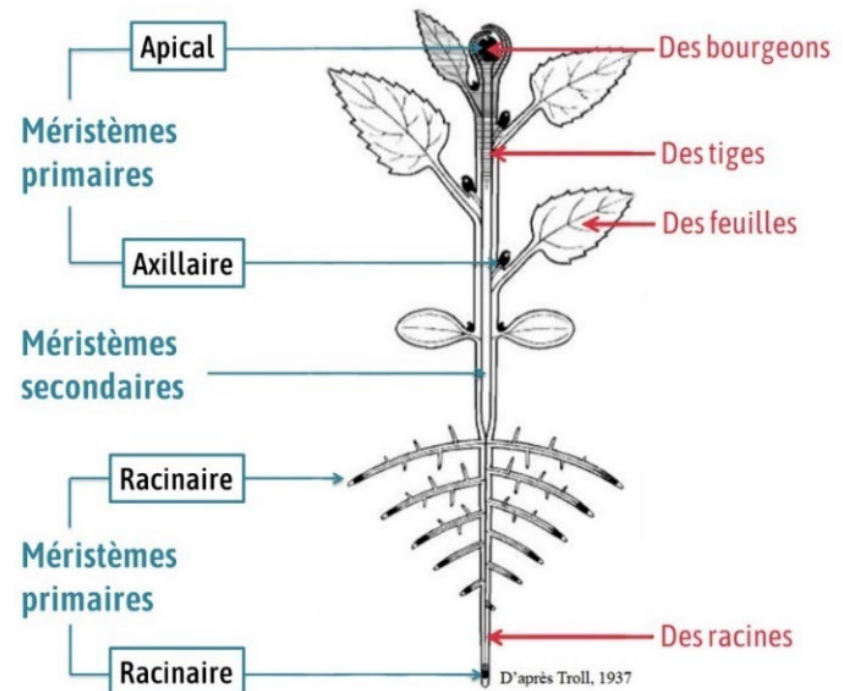


Source: N. Barbier

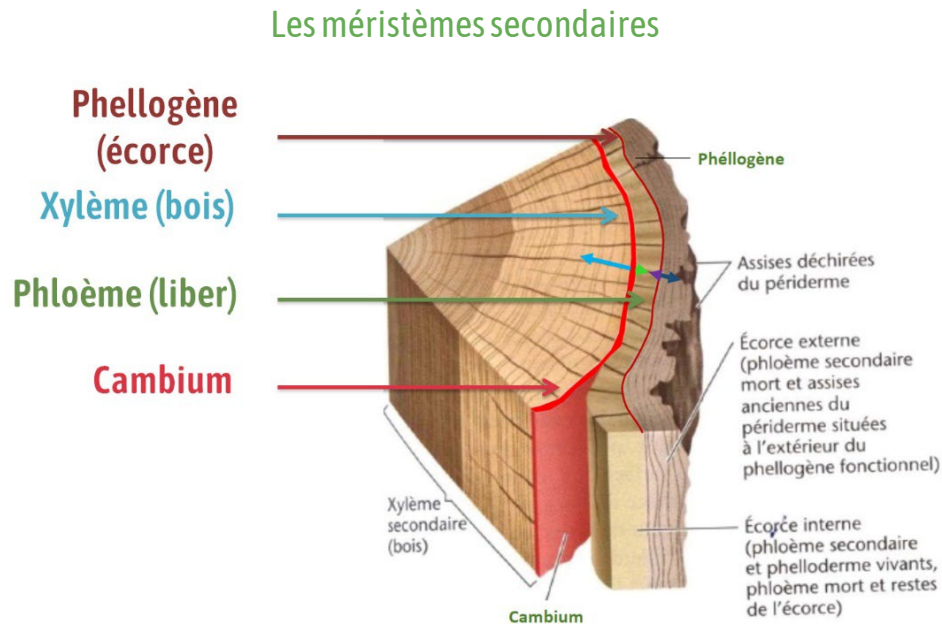
Cette organisation présente des avantages. Si une partie du houppier dégénère suite à une sécheresse prononcée, une autre partie du houppier va continuer son développement et permettre à l'arbre de survivre.

2. Les méristèmes

La construction de la plante ou de l'arbre résulte de l'activité de différents méristèmes. Les méristèmes sont des amas cellulaires qui produisent les nouvelles cellules par de nombreuses divisions. Ces nouvelles cellules vont se spécialiser et former des feuilles, des tiges ou des racines. Cela s'appelle l'organogenèse. Le méristème apical se trouve au sommet de la tige. Il est responsable de la formation des tiges et des feuilles. À l'aisselle de chaque feuille, on va trouver des méristèmes axillaires qui, activés, pourront donner des tiges secondaires, des branches et des rameaux. Le développement des racines résulte de l'activité d'un méristème racinaire.



La croissance en épaisseur des tiges qui donnera le tronc et les branches résulte également de l'activité de méristèmes, les méristèmes secondaires. Ces méristèmes secondaires forment des anneaux de petites cellules qui sont situés à la périphérie de la tige, juste sous l'écorce. On trouve le cambium, en rouge vif sur la figure, et ce cambium produit des cellules qui vont donner le bois, quand elles sont produites vers le centre de la tige, et le phloème, quand elles sont produites vers l'extérieur de la tige. Le bois va s'accumuler au cours des années pour donner des cernes.

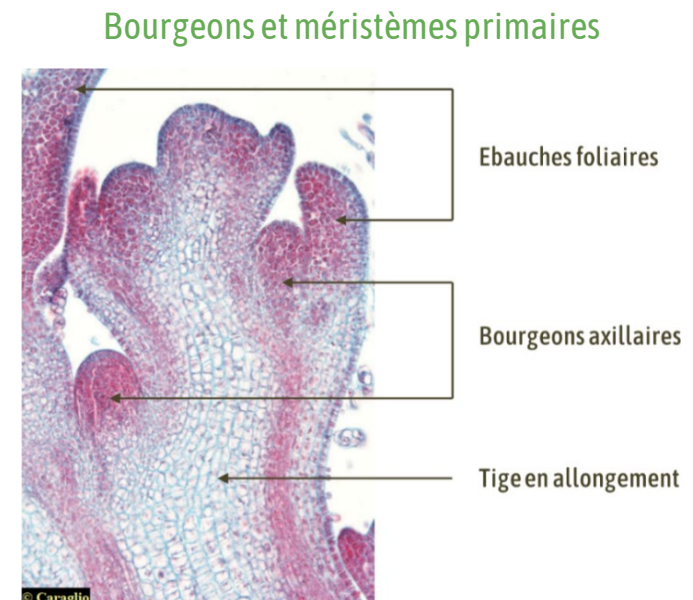


Le bois a 2 fonctions importantes pour l'arbre. Il y a le soutien mécanique, notamment du houppier, dont le poids augmente chaque année, et également la conduction de la sève brute qui transporte le sel et l'eau des racines vers les feuilles. Le phloème, quant à lui,

transporte les sucres qui sont produits dans les feuilles par la photosynthèse vers les zones en croissance. Enfin, on trouve un autre méristème secondaire, le phellogène, qui va produire les cellules de l'écorce qui vont protéger phloème et cambium.

3. La croissance primaire

Les méristèmes responsables de la croissance primaire sont généralement logés à l'intérieur de bourgeons apicaux ou axillaires. Ces bourgeons sont protégés par des écailles. En vue latérale, le méristème en activité produit des cellules qui permettent un allongement rapide de la tige. Le long de cette tige, on voit régulièrement apparaître des massifs de cellules qui vont former les ébauches foliaires qui donneront, in fine, les feuilles.



À l'aisselle de ces ébauches foliaires, on trouve des amas de cellules qui vont donner les bourgeons axillaires. Les ébauches foliaires sont disposées en hélice, avec un nombre défini d'ébauches par tour. Cette disposition déterminera la disposition des feuilles sur les branches lorsqu'elles auront poussé. Ainsi, la croissance primaire résulte de deux processus coordonnés : l'organogénèse, c'est-à-dire la création de nouveaux organes, et l'allongement de la tige. Les méristèmes axillaires peuvent rester inactifs ou dormants très longtemps. Ou, au contraire, leur activité va engendrer la formation de ramifications, la formation des branches et des rameaux, et va finalement déterminer le port de l'arbre.

4. Les différents types de croissances primaires

Beaucoup de plantes ont une croissance à partir du méristème apical. Les feuilles s'ajoutent à l'apex de l'année et la tige s'allonge au fur et à mesure. La tige va se ramifier en branches et en rameaux. C'est le cas ici pour cet araucaria et également pour de nombreuses autres essences comme l'orme, le noisetier, le peuplier. Il s'agit d'un développement que l'on dit monopodial.

Croissance monopodiale / sympodiale



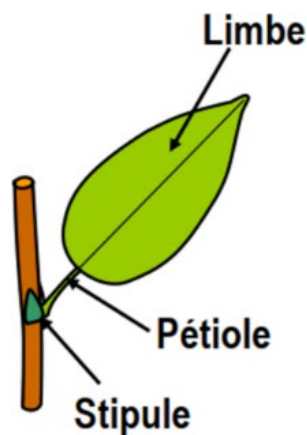
G. Pilate, 2023

Chez d'autres espèces, comme le lilas ou le marronnier, le méristème apical va arrêter son activité, par exemple, lorsqu'il va former une fleur. La croissance primaire reprendra avec l'activation de méristèmes axillaires. On parle ici d'un développement sympodial qui peut aboutir à un port buissonnant. Nous avons parlé jusqu'à maintenant de croissance indéfinie liée à la mise en place des tiges et des feuilles. Mais le bourgeon apical peut également mettre en place d'autres organes tels que des fleurs, des épines ou des vrilles. Il devient inactif. La croissance est alors dite définie.

5. Diversité des feuilles

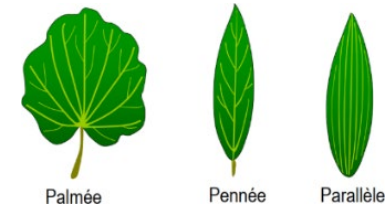
Nous observons une grande diversité de formes des organes qui constituent le végétal. Cette grande diversité reflète la grande capacité d'adaptation des plantes à leur milieu. En prenant l'exemple de la feuille, on voit qu'elle est constituée du limbe, qui est un limbe vert fortement aplati avec une symétrie bilatérale. Cette forme est en relation directe avec les fonctions de la feuille, c'est-à-dire la photosynthèse principalement. Ces feuilles sont souvent, mais pas toujours, dotées d'un pétiole qui les relie à la tige. Le pétiole peut également porter à sa base 2 petites lames foliacées qu'on appelle les stipules.

Structures et formes des feuilles

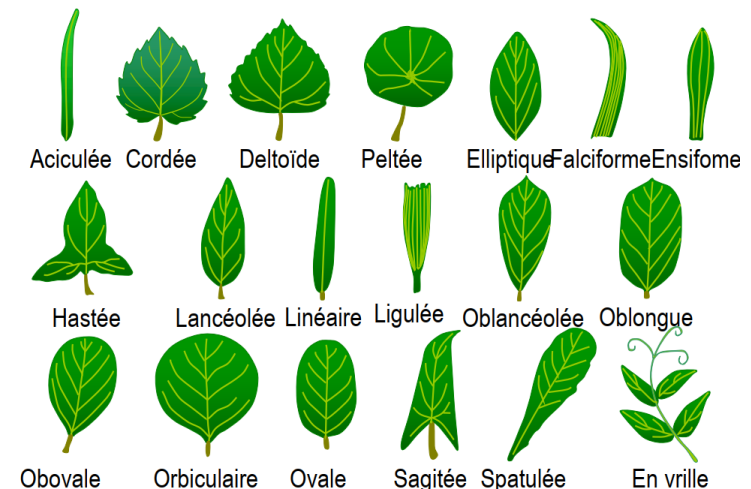


Le pétiole se prolonge dans la feuille par la nervure principale, d'où partent des nervures secondaires qui servent, en fait, à la conduction de la sève. Là aussi, il existe une grande variété de nervations.

Les différents types de nervations



Différentes formes de feuilles simples



Il existe en plus une très grande diversité de formes de feuilles. Ces formes peuvent être simples ou elles peuvent être composées. Dans ce cas, on trouvera plusieurs limbes qui seront appelés les folioles, et qui sont reliées entre elles par le rachis. En plus de la grande variabilité que l'on trouve pour un même organe, il existe également des adaptations convergentes. C'est le cas, par exemple, des cladodes et des phyllodes. Certaines espèces, telles que *Ruscus aculeatus*, n'ont pas de feuilles à proprement parler, mais des cladodes qui sont en fait

dérivés de tiges, ont l'apparence des feuilles et également les fonctions des feuilles. Pour d'autres espèces, telles que les acacias, le rachis de leurs feuilles composées produit des phyllodes qui, également, ont l'apparence de feuilles.

6. Diversité des épines

La formation des épines peut également avoir des origines différentes. Chez le robinier, par exemple, les épines dérivent directement de la transformation des stipules présentes à la base des pétioles des feuilles. Chez d'autres espèces comme l'aubépine, le prunellier ou le pyracantha, les épines résultent du durcissement de la tige ou de rameaux. On parle alors d'épine-tige. Au contraire, chez d'autres espèces, comme l'épine-vinette, c'est la feuille entière qui se transforme en épine. On parlera alors d'épine-feuille.

Formation des épines



Stipules transformées en épines chez le robinier



Tiges transformées en épines (Rutaceae)



Feuilles transformées en épines (épine-vinette)

P. Heuret

La nutrition de l'arbre

Catherine LENNE

Enseignante chercheuse
Université Clermont Auvergne



Cet arbre vit longtemps en se développant sans arrêt de sa naissance à sa mort. Il accumule, année après année, de nouvelles branches, de nouvelles racines, des cernes de bois, et il devient de plus en plus grand, de plus en plus large, lourd.

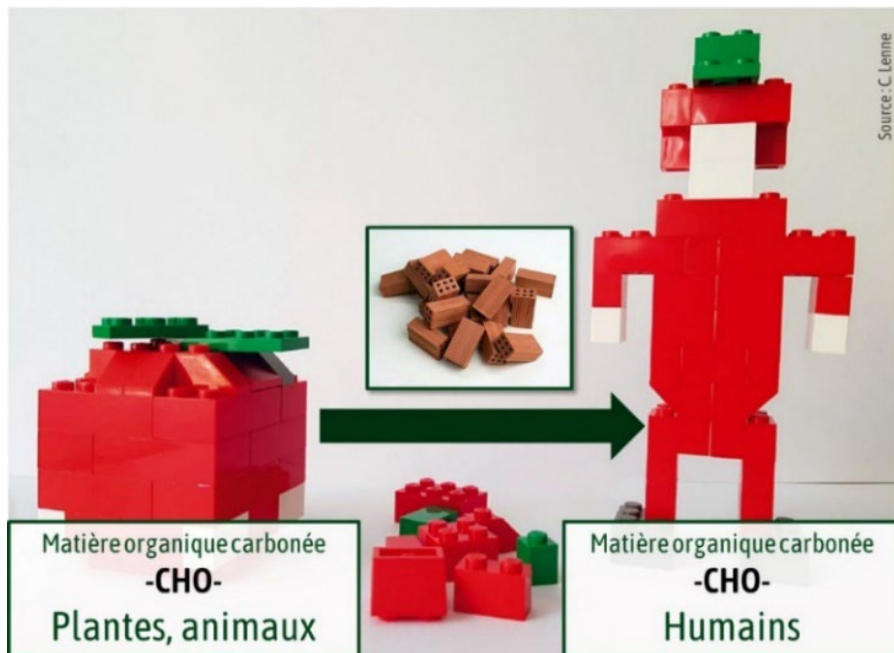


Pour se développer ainsi en continu tout au long de sa vie, il lui faut bien se nourrir au quotidien. Mais de quoi se nourrit cet arbre ? Que mange-t-il ? Se nourrir, d'ailleurs, ça veut dire quoi ?

1. La nutrition chez les animaux

Nous, hommes, nous mangeons chaque jour des aliments, des fruits, des légumes, du poisson, du steak, que notre digestion découpe en petits morceaux assimilables, les nutriments. Parmi eux, les nutriments carbonés, des hydrates de carbone, comme les petits sucres, les acides aminés, les lipides. Tous sont faits des mêmes constituants : carbone, hydrogène, oxygène en majorité. C'est pourquoi on les note simplement CHO, comme sur cette illustration. Ces nutriments carbonés sont les briques de base, les matériaux, dont nos cellules ont besoin pour se construire ou se rénover.

Des matériaux de construction et de rénovation



Ainsi, en croquant cette pomme, nous récupérons sa matière organique carbonée de pomme, nous la découpons en petits morceaux et nous la transformons en matière organique carbonée d'homme. Ce n'est pas tout. Ces hydrates de carbone sont aussi une source d'énergie. Au cours d'un processus qu'on appelle la respiration, au cœur de nos cellules, ils servent de combustible, de carburant, et sont brûlés en présence d'oxygène, le comburant de la réaction. Cette respiration permet d'extraire, de libérer l'énergie chimique enfouie dans les hydrates de carbone, une énergie que nous utilisons alors pour l'activité quotidienne de nos cellules, on parle de métabolisme, pour la réalisation des mouvements de notre corps, conscients ou non, pour le maintien de notre température interne ou la défense contre les agresseurs, les maladies, ou encore pour le fonctionnement de notre cerveau, pour suivre ce MOOC par exemple dans les meilleures conditions. En résumé, nous nous nourrissons de matière organique carbonée pour nous procurer des matériaux de construction et de rénovation, et de l'énergie pour faire tourner la machine.

2. La nutrition chez l'arbre

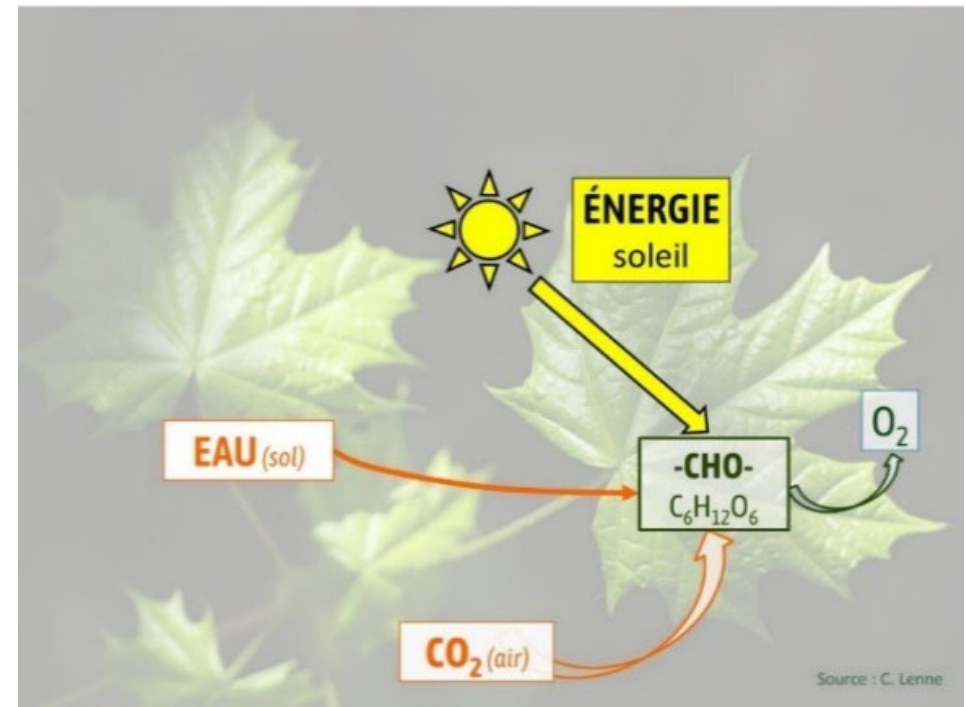
Comme nous, il a besoin de matériaux pour se construire, et en plus toute sa vie, et d'énergie pour faire tourner son métabolisme et réaliser toutes ses fonctions, par exemple ouvrir ses bourgeons au printemps, allonger ses branches, étaler ses feuilles, produire du bois, fleurir, fabriquer des graines, faire des réserves pour lutter contre le froid de l'hiver, etc. Cette énergie est générée par le même feu respiratoire que le nôtre, qui brûle aussi des hydrates de carbone en présence d'oxygène. En bref, les besoins nutritifs de cet arbre sont les

mêmes que les nôtres. Il a besoin au quotidien de matière organique carbonée.

Comment se procure-t-il cette matière organique carbonée et que mange-t-il ? La différence notable entre lui et nous, c'est que l'arbre ne consomme pas de la matière organique toute faite, il la fabrique lui-même de toutes pièces dans ses feuilles vertes, éclairées de lumière, à partir de matière minérale au cours d'un processus commun à tous les êtres verts de la planète, la photosynthèse, littéralement la synthèse d'hydrates de carbone à la lumière, la synthèse de matière organique carbonée. Les ingrédients sont simples. Il faut du carbone provenant de la molécule CO_2 , ou dioxyde de carbone, un gaz présent dans l'air, autour des feuilles, et de l'eau, H_2O , provenant du sol. On peut donc dire finalement que l'arbre se nourrit d'air pur et d'eau fraîche, un air pur contenant quand même un peu de CO_2 .

Le troisième ingrédient indispensable, c'est évidemment la lumière. Il faut en effet beaucoup d'énergie pour assimiler le carbone de l'air dans la matière organique, et cette énergie est fournie par la lumière qui est capturée par les feuilles vertes de l'arbre grâce à des pigments spécialisés, les chlorophylles, qui nous font paraître les feuilles vertes. Une fois capturée, l'énergie lumineuse est transformée en énergie chimique enfouie dans les sucres, le produit final de la photosynthèse. Au passage, un deuxième produit est libéré en plus des sucres, c'est le dioxygène, O_2 . Il est pour une part utilisé sur place pour la respiration des cellules vertes, mais pour une plus large part, il est relargué dans l'atmosphère par les feuilles, enrichissant ainsi l'air ambiant en oxygène.

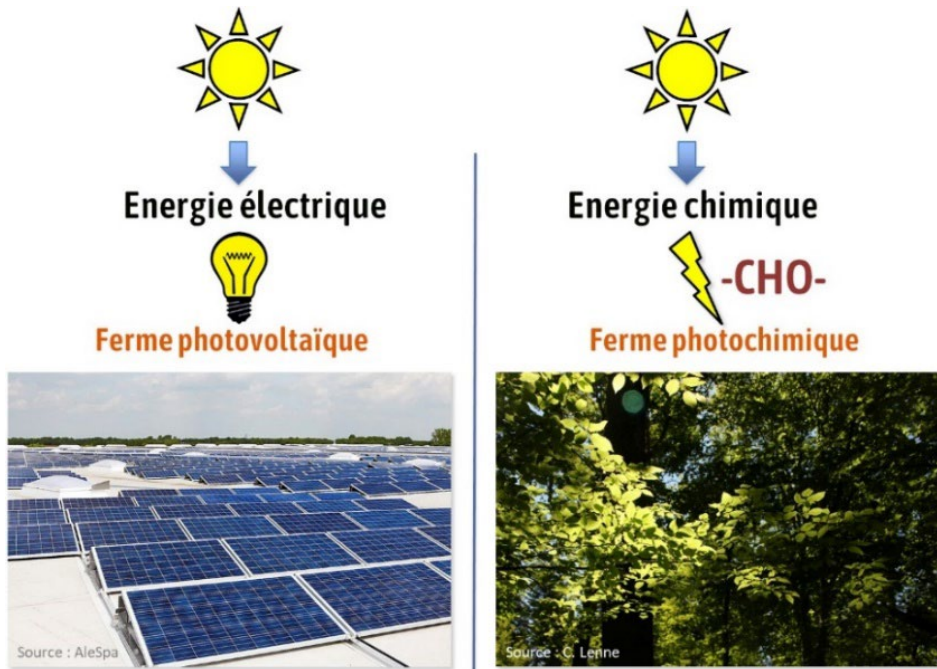
La photosynthèse



Chaque feuille verte est donc finalement un petit panneau solaire capable de capturer l'énergie lumineuse et de la transformer en énergie chimique. Les nôtres, nos panneaux solaires, sont des panneaux photovoltaïques qui transforment l'énergie lumineuse, "photo", en énergie électrique, "voltaïque". Souvent, ils sont rassemblés en fermes photovoltaïques, comme ici, qu'on appelle centrales solaires.

Et l'arbre, finalement, équipé de ses feuilles panneaux solaires, n'est ni plus ni moins qu'une formidable ferme photochimique, une centrale solaire lui aussi.

Énergie lumineuse



De plus, en voyant cet arbre, on voit que le nombre de panneaux de cette centrale solaire est modulable chaque année. Il augmente au fur et à mesure que l'arbre s'élève et étale son houppier, au fur et à mesure qu'il se développe. On estime, pour cet arbre-là, à plusieurs centaines de milliers de feuilles vertes la surface photosynthétique. Ce chêne de 200 ans fait 25 m de haut, 25 m de large, sa surface équivaut à plusieurs centaines de mètres carrés de surface capturant la lumière.



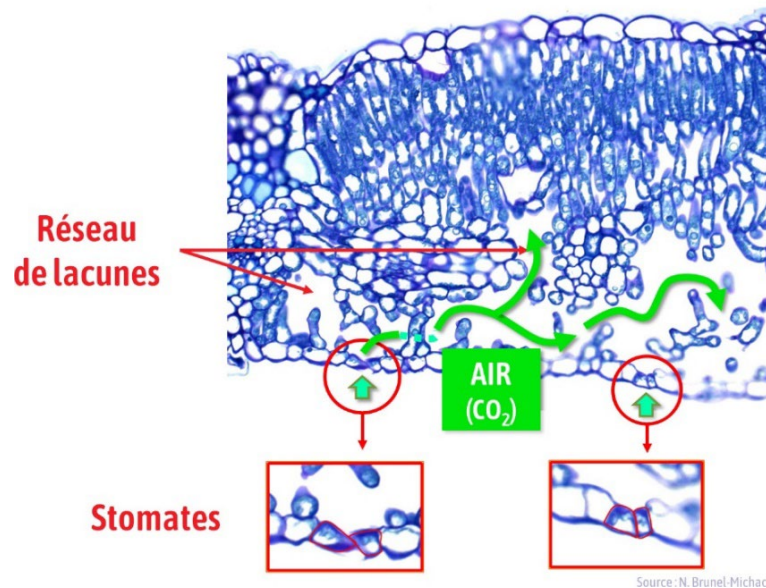
3. Les flux d'eau et de carbone

Comment les ingrédients maintenant, CO_2 et eau, entrent-ils dans cet arbre ? Le CO_2 est présent dans l'air autour de lui et l'eau dans le sol. Pour puiser dans le milieu extérieur ces ingrédients, il doit développer des surfaces d'échange efficaces avec l'air et avec le sol. Dans l'air, le CO_2 est très dilué, à peine 0,04 % de la composition de l'air. Il faut donc que l'arbre brasse des tonnes d'air pour en extraire un peu de carbone à assimiler et pour cela, il faut qu'il soit pourvu de nombreuses portes d'entrée. Ce sont les feuilles qui baignent en première ligne dans l'air. Leur nombre très élevé, par centaines de milliers, on l'a vu, développe pour l'arbre une très vaste surface d'échange externalisée avec l'air.

Cet air, comme on le voit sur cette coupe de feuille, va rentrer par de petites bouches qui ponctuent sa surface, les stomates, des petits trous

gardés par deux cellules qui se font face et qui s'accolent pour fermer le trou.

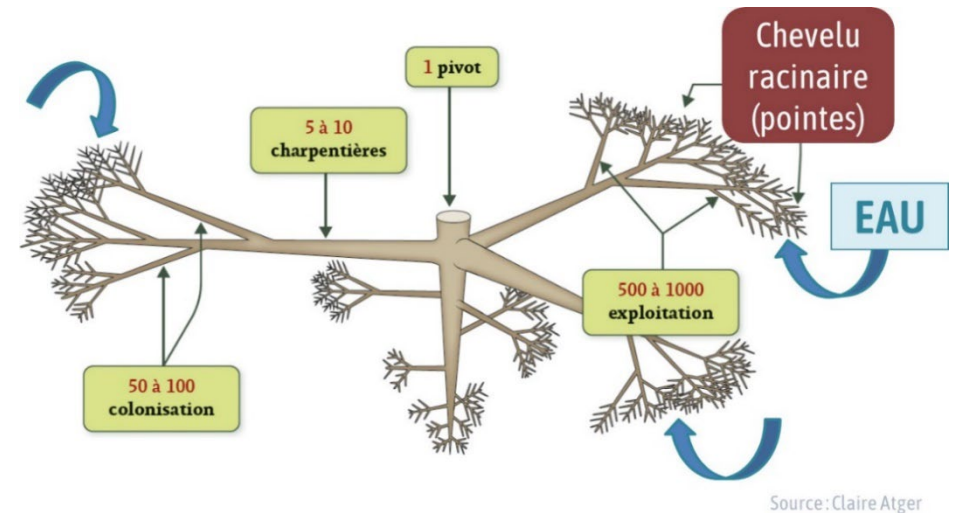
Dans l'épaisseur d'une feuille de hêtre



Les deux cellules s'écartent l'une de l'autre pour ouvrir le trou et permettre les échanges gazeux de la feuille avec l'air. Une fois à l'intérieur de la feuille, les gaz, dont le CO₂, circulent à travers un très vaste réseau d'espaces ménagés entre les cellules de la feuille, les lacunes. Celles-ci sont pleines de gaz, toutes connectées entre elles, comme les galeries d'une champignonnière ou un peu comme les bronches qui se ramifient finement dans nos poumons. Les cellules vertes qui bordent ces galeries absorbent la moindre trace de CO₂ qui passe à leur portée. Quant à l'eau, elle vient du sol exclusivement et les seules portes d'entrée de l'eau dans l'arbre sont les pointes

racinaires, tout au bout du réseau tentaculaire des racines, que l'on voit ici, où elles forment le chevelu racinaire.

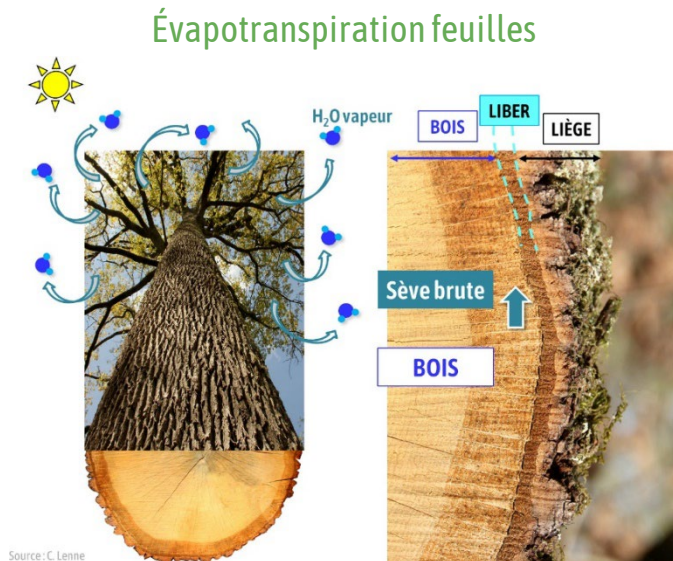
Les pointes racinaires, portes d'entrée de l'eau



Elles sont donc la surface d'échange de l'arbre avec le sol pour l'entrée de l'eau. Toutes les autres racines ne sont que des conduites, des pipelines qui conduisent l'eau jusqu'au tronc. Les pointes sont si fines qu'elles ne représentent que 5 % de la biomasse du volume racinaire total, mais par contre elles sont si nombreuses, certainement des millions pour un seul arbre, qu'elles représentent cette fois 90 % de la longueur cumulée de toutes les racines. Une fois entrée dans les racines, l'eau et les éléments minéraux qu'elle contient, dissous et absorbés en même temps qu'elle, forment la sève brute de l'arbre. Elle doit encore gagner les feuilles au sommet de l'arbre, dans le houppier, à plusieurs dizaines de mètres de hauteur. Comment ? Pour faire

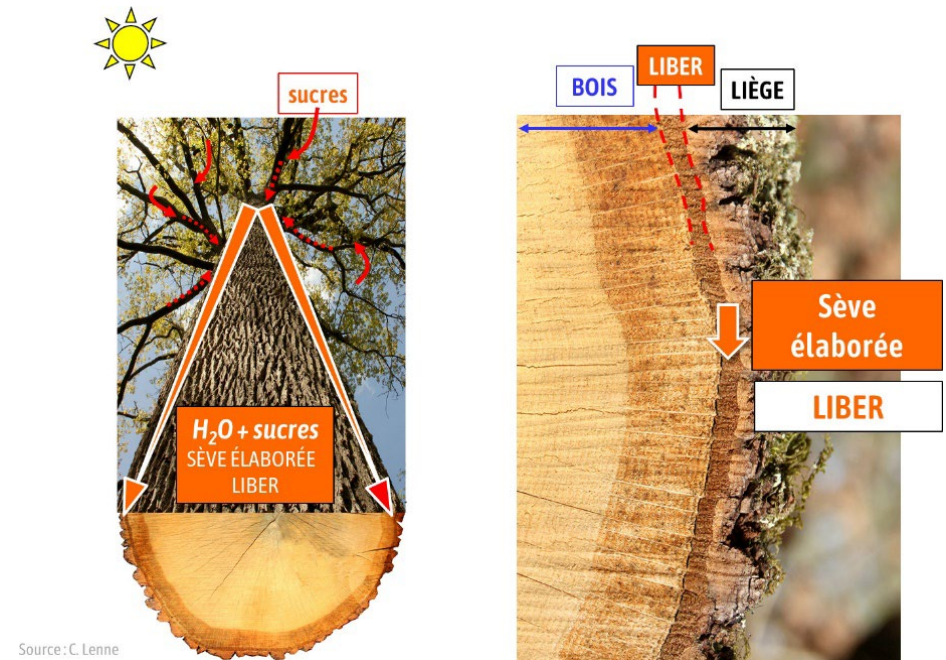
simple, le moteur essentiel de la montée de l'eau dans l'arbre, c'est l'évaporation de l'eau par les feuilles.

En plein soleil, l'eau liquide de la feuille s'évapore sous forme de vapeur d'eau dans ces lacunes. Et cette vapeur d'eau sort inéluctablement dans l'air extérieur par les stomates ouverts. On parle de transpiration. Ces deux processus vont ensemble, c'est l'évapotranspiration des feuilles. Et chaque molécule d'eau perdue par évapotranspiration sous forme vapeur est immédiatement remplacée dans la feuille par une molécule d'eau sous forme liquide arrivant par les nervures de la feuille. Celles-ci sont connectées aux conduits du bois de la branche, les vaisseaux, eux-mêmes connectés à ceux du bois du tronc, et ainsi de suite jusqu'au bois des racines, jusqu'aux fines pointes absorbantes. L'évapotranspiration crée un appel d'eau dans les feuilles qui se répercute jusqu'aux pointes racinaires à travers les conduits du bois.



La sève brute monte alors sous tension, aspirée par les feuilles qui exercent une succion formidable sur les colonnes d'eau liquide qui emplissent le bois de l'arbre. L'eau monte, tirée par les feuilles, aspirée, un peu comme vous aspirez votre menthe à l'eau avec une paille. Alors, la feuille, alimentée de tous les ingrédients nécessaires, photosynthétise au soleil et les sucres qu'elle fabrique sont exportés dans tout l'arbre. La sève sucrée cette fois, dite sève élaborée, redescend par le deuxième tissu conducteur de l'arbre, le liber, que l'on voit ici juste à côté du bois. La sève élaborée circule sous pression, poussée par les feuilles, qui chargent activement et en continu les tuyaux du liber en sucres.

Photosynthèse des feuilles



4. En résumé

En résumé, l'arbre a besoin de matière organique carbonée qui lui procure matériaux et source d'énergie. Il fabrique cette matière organique carbonée par sa photosynthèse dans ses feuilles vertes à partir des ingrédients CO_2 de l'air, H_2O du sol et lumière. L'arbre est une véritable ferme photochimique qui transforme l'énergie lumineuse en énergie chimique. Pour puiser les ingrédients de la photosynthèse, il développe de très vastes surfaces d'échange externalisées dans l'air et le sol. Deux sèves circulent en permanence dans son corps, sous son écorce, la sève brute, de l'eau minérale qui monte sous tension dans son jeune bois, et la sève élaborée par la photosynthèse des feuilles qui redescend globalement sous pression dans le liber, sous l'écorce.

L'architecture aérienne des arbres



Yves CARAGLIO

Ingénieur chercheur au CIRAD

Quand on regarde un arbre, que ce soit un peuplier ou un micocoulier, on arrive à le déterminer avec ses feuilles. On identifie, par les feuilles, par les bourgeons, par les fleurs, une espèce végétale et un arbre en particulier. À l'automne, quand il est défeuillé, on est capable aussi de reconnaître, par sa silhouette, par sa forme, un certain nombre d'espèces d'arbres.

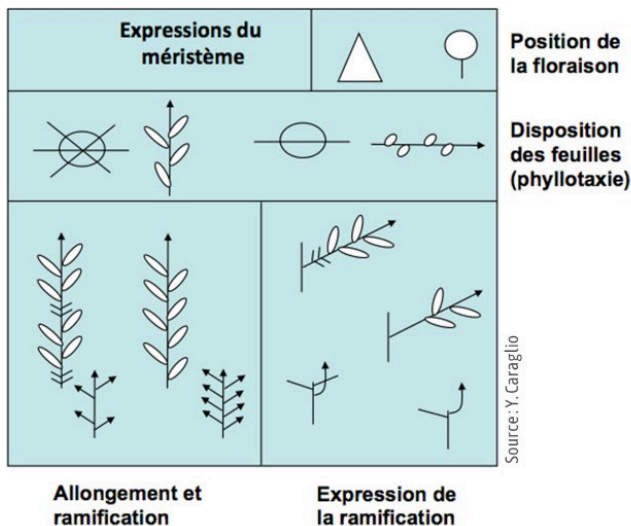
1. L'arbre est un système d'axes

Cette forme n'est pas due à quelque chose que l'on n'arrive pas à attraper. Ce sont les axes qui constituent cette forme, les axes qui sont sous cette forme, qui sont sous la silhouette, qui permettent d'identifier l'espèce. En fait, le système d'axes se construit tout au long de la vie de la plante. Il a deux propriétés : il permet d'occuper l'espace et il permet aussi de déporter les feuilles dans cet espace-là, et donc d'avoir une meilleure efficacité en termes d'acquisition des ressources. Il se déploie depuis le jeune âge jusqu'à la fin de la vie de l'arbre, mais ça veut dire, du coup, qu'il y a de plus en plus d'axes sur une plante depuis sa naissance, sa germination, jusqu'à sa mort. Comment aborder cette manière de voir la plante, de la graine à l'arbre adulte, à

l'arbre sénéscent ? Plus il y a d'axes, plus cette structure est difficile à comprendre.

2. Les modèles architecturaux

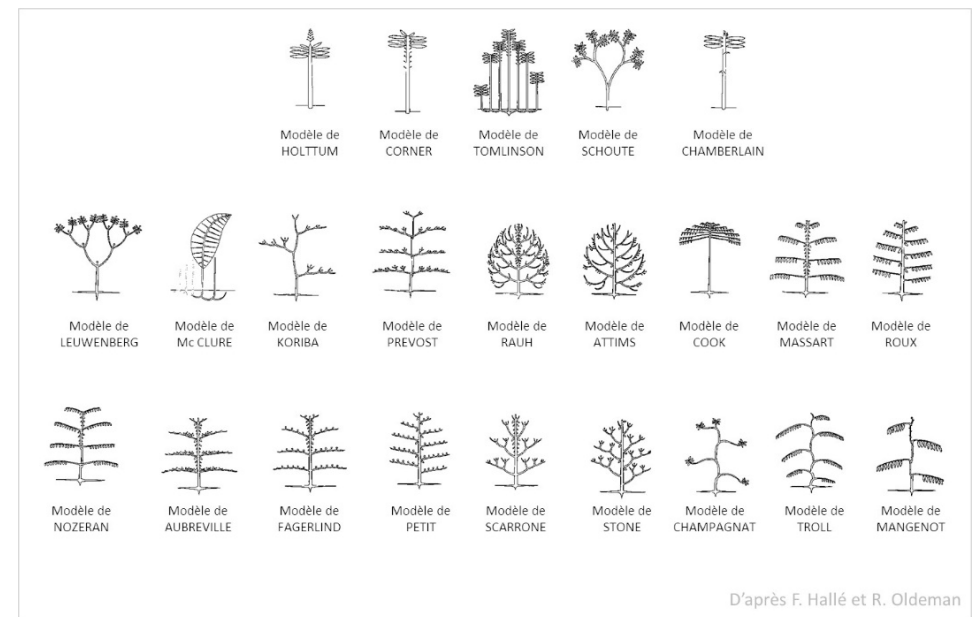
Dans les années 1970, Francis Hallé a développé une méthode, un certain nombre de concepts pour aborder cette structure végétale et notamment en révéler l'organisation. Le végétal n'est pas quelque chose qui était compris comme un être organisé. Chez les animaux, il y a des plans d'organisation. Chez les végétaux, ce n'était pas quelque chose de très à la mode. Il est parti du principe que les axes se construisent par les méristèmes. Ces méristèmes sont à l'extrémité de tout axe, que ça soit racines ou tiges. Ils construisent les éléments, foliaires et parties de l'axe, qui permettent à la structure de se développer au cours du temps. Chaque méristème d'une espèce a un certain nombre de propriétés.



Fonctionnements
des méristèmes

La combinaison de ces propriétés donne une manière d'agencer les axes dans l'espace un peu différente d'une espèce à l'autre. Francis Hallé a résumé ces différentes combinaisons en faisant des dessins. L'esprit synthétique et très bon dessinateur de Francis l'a amené à créer des modèles architecturaux, dédiés chacun à un botaniste qui avait travaillé sur un groupe plus ou moins important de plantes, comparables à l'idéalisation qu'il en faisait. Il y a une vingtaine de modèles architecturaux, ça bouge et ça évolue.

Les 23 modèles architecturaux initiaux



Mais finalement, 20-25 modèles, pour 200 000 espèces de plantes, ça ne rentre pas. Même si on prend les arbres, il y en a un peu moins, mais c'est quand même quelques dizaines de milliers. Il a donc fallu

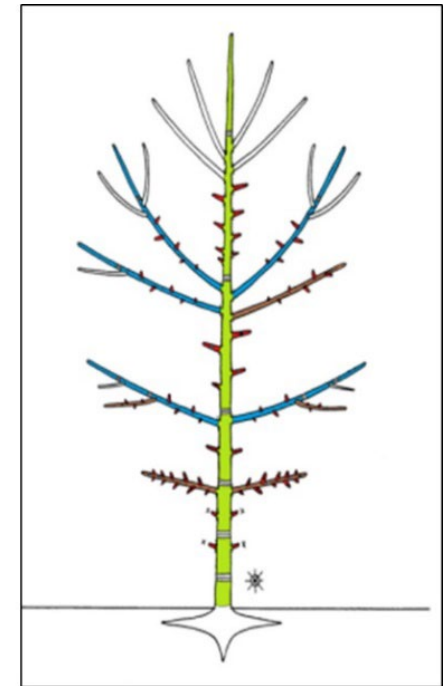
aller un petit plus précisément dans la structure de la plante et s'intéresser non pas au tronc et aux branches, comme c'est le cas du modèle architectural, qui s'occupe de l'occupation de l'espace verticale et latérale, dans les deux sens, mais regarder l'ensemble des axes constitutifs d'une espèce.

3. L'unité architecturale

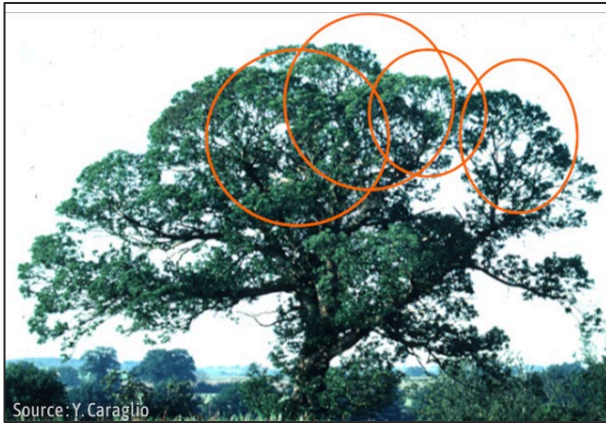
Si on prend le cas du cerisier, tout le monde connaît bien le cerisier pour ses cerises, et quand on cueille les cerises, on les cueille préférentiellement sur des petits axes. Il faut faire attention de ne pas les casser en les ramassant, parce que sinon, l'année suivante, il n'y aura plus de cerises. Ces petites structures vivent quelques années. Elles sont plutôt courtes, portent beaucoup de feuilles, en proportion, et portent la sexualité. Ces petits axes sont positionnés sur des axes un peu plus grands, qui sont constitués simplement de ces rameaux courts sur les côtés. Eux aussi ont peu de croissance en épaisseur. Ce ne sont pas des grosses structures. Ils portent, du coup, beaucoup de feuilles. Puis ces rameaux qui portent ces rameaux courts sont eux-mêmes portés par les branches. Les branches, elles, prennent du diamètre.

C'est quelque chose qui va être pérenne dans le temps. La structure va donc être plus conséquente, occuper beaucoup plus d'espace, et finalement, ces branches sont disposées sur le tronc et cette imbrication donne ce qu'on appelle l'unité architecturale. C'est la signature spécifique de chacune des espèces.

L'unité architecturale



On va reconnaître un certain nombre de propriétés, structures et fonctions, à chacune de ces catégories d'axes. Ça nous permet d'aller vers le développement de la plante au cours du temps. Certains vont continuer sur cet élément de base : l'unité architecturale grandit, elle est de plus en plus grande, mais pas plus complexe. D'autres vont utiliser un processus de duplication qu'on appelle la réitération. Cela a été décrit par Roelof Oldeman, un forestier, qui a accompagné Francis Hallé dans les années 1970. Cette capacité à réitérer, à dupliquer la structure élémentaire, permet d'avoir des cimes de plus en plus grandes au cours du temps.



La réitération au cours du développement

Ce processus de réitération, on le connaît aussi plus communément quand il y a un traumatisme sur l'arbre. Quand on casse le tronc d'un jeune arbre, la réaction est qu'on voit la plante remettre en place un petit axe qui vient remplacer. C'est une réitération d'origine traumatique.



La réitération suite à un traumatisme

Ce processus existe quand on joue avec la tronçonneuse aussi. Il va y avoir remise en place d'axes. La plante va exprimer de la réitération, mais la réitération est plutôt un processus dans le développement de beaucoup d'arbres, qu'ils soient tropicaux, méditerranéens ou tempérés.

Ce mode de construction nous permet de voir une évolution de la forme. La silhouette de la plante, pyramidale, avec une hiérarchie très forte au départ, va passer à quelque chose qui s'ouvre petit à petit, parce qu'il y a justement ce processus de duplication qui se met en place. Ce processus continue, et la cime devient de plus en plus grande.



Développement de l'arbre

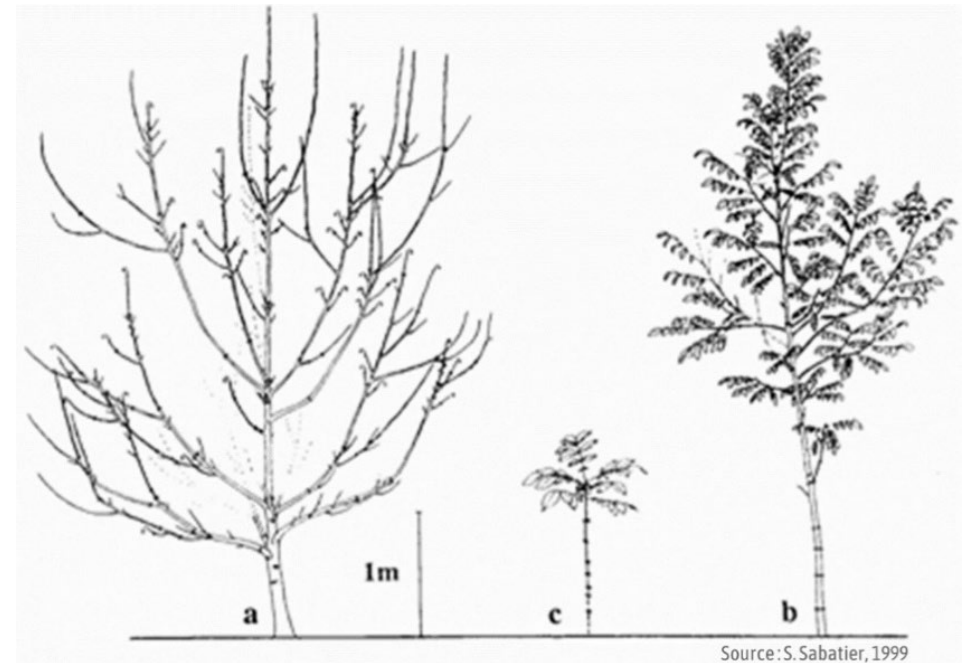
Source: Y. Caraglio

4. La séquence de développement

Le développement va pouvoir être résumé par un certain nombre d'étapes de la vie de la plante. C'est ce qu'on appelle la séquence de développement, qui permet de caractériser chacune des espèces qu'on en arrive à étudier. Il y a un contexte qui permet l'expression plus ou moins forte de la hiérarchie, de la structure, de l'architecture végétale.



Noyers de 8 ans dans trois conditions de croissance



Finalement, pour une même espèce, on peut avoir un arbre qui va faire 30 mètres dans des conditions favorables du milieu, et puis, la même espèce, dans des conditions plus défavorables, va faire 20-30 centimètres, et pour des âges très avancés. Pourtant, c'est la même espèce. En le regardant, on ne va pas dire : « *C'est un arbre* ». On va dire : « *C'est un petit arbuste* ». Pourtant, c'est une espèce qui est capable de faire un arbre. C'est la plasticité de la structure dans un milieu différent. A l'inverse, des espèces différentes dans un même milieu vont montrer des stratégies très différentes de construction. On fait donc un petit rappel au modèle architectural, mais aussi dans le mode de construction de la réitération, de construction de la cime. On

va avoir une grande diversité de formes finales qui sont sous-tendues par une structuration, une architecture différente. On a aussi des stratégies d'installation de l'arbre qui vont être de la germination au sol, très classique, et d'autres qui vont germer non pas au sol mais sur d'autres arbres, et qui vont envoyer leurs racines au sol pour constituer un tronc. On va avoir de la substitution d'un arbre par un autre arbre, donc une autre manière de se substituer, de coloniser le milieu forestier.

5. Conclusion

Je vous encourage à regarder les arbres, maintenant, avec un autre regard, plus empreint de cette idée de construction, d'éléments imbriqués, de modularité de l'arbre. Ça vous donnera une autre façon d'apprécier la nature, et la nature de l'arbre en l'occurrence.

La diversité des architectures racinaires des arbres

Claire ATGER
Botaniste et chargée d'études
au cabinet Pousse Conseil



1. Diversité des racines

Les racines ne portent ni feuilles, ni bourgeons, ni appareil reproducteur. Pour le reste, il y a toujours des exceptions. Les racines échasses naissent dans l'air et non dans le sol.

Elles renforcent la stabilité de l'arbre et luttent contre le risque de basculement, comme le font les contreforts, qui sont aussi des parties racinaires. Celles des orchidées épiphytes font la photosynthèse. Heureusement pour cette plante, d'ailleurs, dont les feuilles brillent par leur absence ou presque. D'autres racines vont chercher l'oxygène hors du sol, car si les racines ne peuvent pas respirer, comme dans certains de nos sols urbains, particulièrement compactés par les engins ou le piétinement, alors les racines meurent, et l'arbre avec.

2. Fonctions des racines

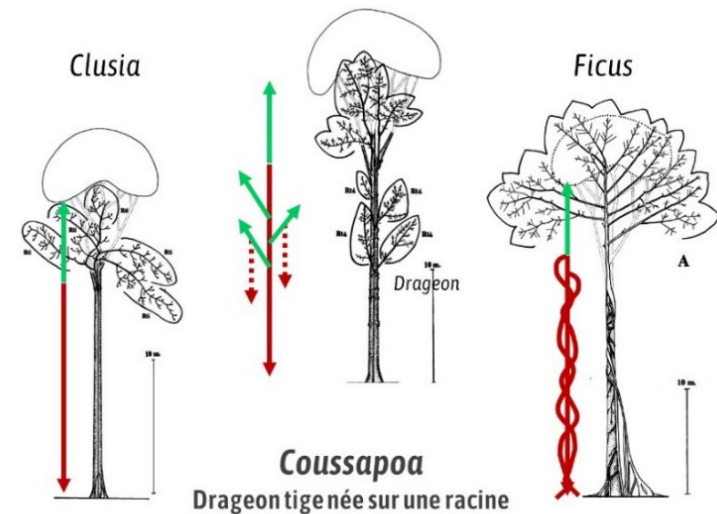
Les racines des arbres savent faire beaucoup de choses, mais il faut les laisser faire, laisser à la végétation, selon ses compétences, le choix du site à coloniser. On connaît le nom des racines d'ancrage, des

racines de nutrition, mais on réduit bien souvent le reste du système racinaire à de la conduction de sève, à du stockage de réserves. C'est exact, mais ce n'est pas tout. Il faut savoir inverser les paradigmes. Les racines sont de formidables bâtisseurs. Elles participent à la fabrication du sol, et les arbres sont capables de s'installer dans des zones quasiment dépourvues de substrat : presque directement sur la roche mère ou sur des sites que l'on imagine mal voués à être investis par des arbres.

Ancrage et fabrication du sol



Bien des régions côtières sont stabilisées grâce aux capacités des racines des arbres à fabriquer et à fixer le sol. Les arbres hémiepiphytes préfèrent, comme l'orchidée, s'installer sur un autre arbre sans le parasiter. Ils le prennent juste pour un support. Puis le système racinaire gagne le sol, et ce sont leurs racines qui traversent le milieu aérien jusqu'au sol, et non leurs tiges, qui partent du sol pour s'élever vers la canopée. Les *Coussapoa* produisent des drageons sur ce système racinaire et colonisent ainsi le sous-bois dans un sens inverse de celui auquel on s'attend. Les figuiers étrangleurs soudent leurs racines aériennes et deviennent ainsi autoportants, sur un système racinaire qui a fonction de tronc.



Source: J. Prosperi

Les racines sont donc les éléments majeurs de la fabrication, de la conquête et de la structuration des milieux. Et ne pas croire que nos arbres tempérés en sont incapables. L'environnement est plus

contraignant, l'opportunité plus rare et l'expression plus discrète : ce micocoulier, né il y a des années dans un melia aujourd'hui disparu, nous dévoile un tronc, faut-il l'appeler ainsi, entièrement d'origine racinaire.

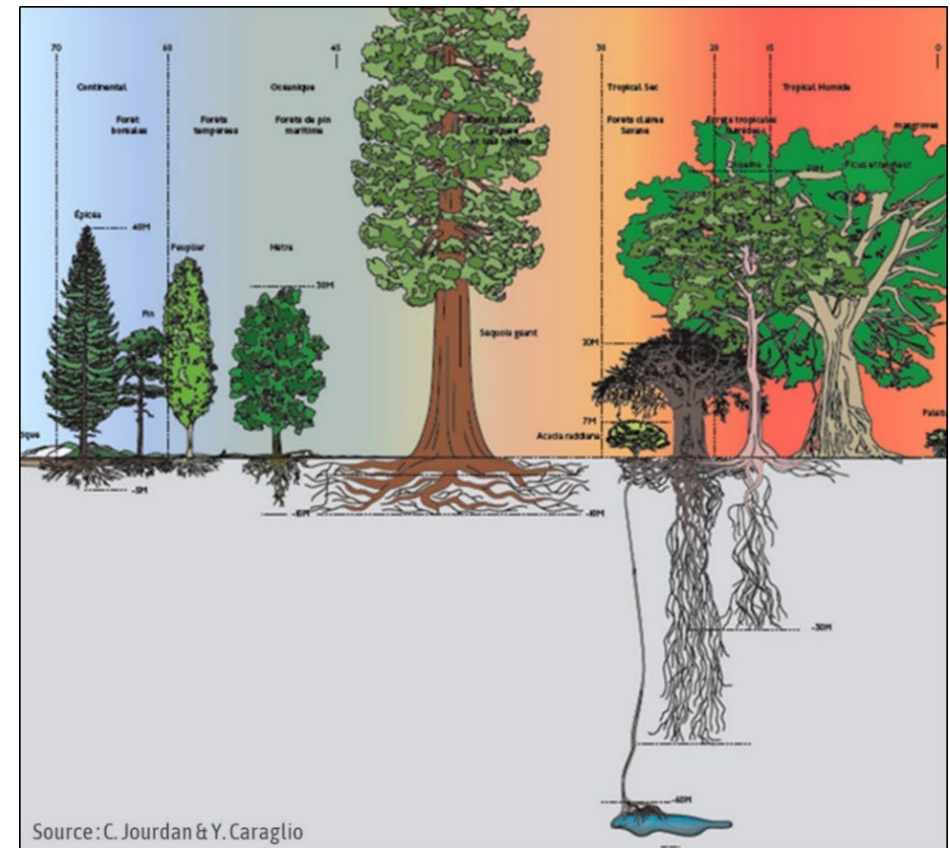
3. Influence des racines dans le sol

On parle beaucoup d'association entre arbres, par soudure racinaire, de partage de réseaux de filaments de champignons, d'échange de substances, d'informations ou d'alertes. Le système racinaire large sur l'ensemble du territoire qu'il colonise de la matière vivante et de la matière morte. Il y prélève, transforme, relargue des produits. L'arbre laisse ainsi, dans le sol, sa signature, que l'on nomme l'effet rhizosphère. La vie du sol et sa chimie sont très fortement influencées par la biomasse racinaire des arbres et de tous les micro-organismes qui lui sont associés. Le sol est vivant, c'est une véritable société, faite d'influence, de partage, de conflit entre tous les acteurs vivants autour des racines des arbres. Alors, jusqu'où l'arbre exerce cette influence ? À vrai dire, à très grande distance : parfois 90 mètres de rayon, pour le ficus étrangleur, 60 mètres de profondeur. Et les racines de profondeur peuvent jouer le rôle d'ascenseur, remontant l'eau et certains éléments minéraux rares, plus aisément capturables en profondeur, pour les redistribuer en surface. Il y a donc beaucoup à



Source: C. Alger

apprendre des aptitudes d'absorption et de conduction des racines de profondeur.

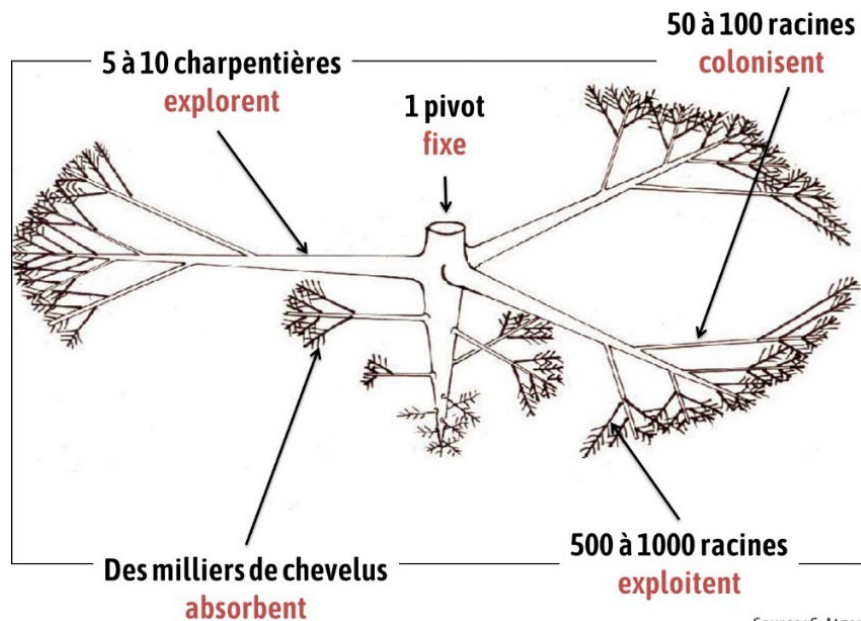


Source: C. Jourdan & Y. Caraglio

4. Le développement racinaire

Les apex jouent un rôle majeur dans ces processus, mais sont aussi le siège de la croissance et de l'élaboration d'un système d'axes qui les déplace et les multiplie sans cesse. Un système racinaire est très hiérarchisé. Les ressources et les capacités de croissance y sont

distribuées avec parcimonie à différentes catégories morpho-fonctionnelles de racines. Un nombre restreint de racines sont pérennes, volumineuses, et forment l'infrastructure, la charpente du système, qui se déploie dans toutes les directions du sol. Dans la majorité des cas, le pivot fixe très tôt la plantule, puis explore le sol verticalement et élabore parallèlement l'ensemble du système racinaire. Les racines charpentières qui en dérivent travaillent plutôt à l'horizontale, dans les horizons de surface meubles, vivants et riches. Cette charpente, dans son ensemble, développe un grand nombre de racines caduques, dont la croissance en longueur, en épaisseur, et la durée de vie sont limitées, mais qui sont sans cesse renouvelées par la charpente en cours d'extension. Ces racines caduques colonisent le sol et élaborent un très grand nombre de racines d'exploitation hautement spécialisées dans la production du système absorbant.



Le système racinaire installe, très progressivement, étape par étape, cet ensemble dans un ordre qui lui permet d'assurer, pas à pas, des besoins physiologiques croissants de la plante entière. La plantule se fixe d'abord au sol et produit d'emblée le système absorbant. Chez l'individu un petit peu plus âgé apparaîtront les racines d'exploitation, qui, par leur seule présence, multiplieront le nombre des chevelus. Par la suite, les racines de colonisation permettront, de même, d'augmenter le nombre des racines d'exploitation, et donc des chevelus. Finalement, le jeune arbre installera en dernier un petit nombre de racines charpentières pérennes, donc coûteuses en métabolites, mais qui se déploieront dans des zones déjà investies avec succès par les différentes catégories précédentes.

1. Plantule

- ✓ Pivot
- ✓ Chevelus



2. Jeune plant

- ✓ Pivot
- ✓ Racines d'exploitation
- ✓ Chevelus



3. Jeune sujet

- ✓ Pivot
- ✓ Racines de colonisation
- ✓ Racines d'exploitation
- ✓ Chevelus



4. Jeune arbre

- ✓ Pivot
- ✓ Racines charpentières
- ✓ Racines de colonisation
- ✓ Racines d'exploitation
- ✓ Chevelus



Source: C. Atger

5. Où se déploient les racines ?

Le plan de développement racinaire de l'arbre est donc très précis, mais il est décliné dans l'espace de manière extrêmement opportuniste, selon les ressources du milieu. Si une partie du système racinaire rencontre une zone de sol défavorable à sa croissance, alors il peut y avoir compensation, c'est-à-dire stimulation de la croissance dans une autre fraction du système, bénéficiant d'un environnement plus favorable. Et il ne faut pas perdre de vue que nous ne parlons que d'une partie de la plante : cette croissance est fortement dépendante, bien sûr, d'échanges à la fois de ressources et de régulateurs de croissance, avec la partie aérienne de l'arbre, qui subit, de son côté, ses propres contraintes. C'est pourquoi la distribution et l'extension des racines dans le sol ne sont pas prévisibles, d'où la difficulté de les évaluer sans observation directe.

Il faut retenir, en tout cas, que l'extension est souvent largement supérieure à la projection de la couronne au sol ou la hauteur de l'arbre lui-même, mais pas homogène dans toutes les directions de l'espace, qu'elle est extrêmement dépendante de l'espèce, du stade de développement du sujet, et des qualités et des hétérogénéités du substrat, donc non prédictible a priori. Et c'est un problème, car nous manquons d'outils performants pour détecter la présence des racines dans le sol et suivre ainsi le développement de la plante entière *in vivo*. Mais fabriquer un bon sol peut être un moyen de guider les racines dans les directions qu'on souhaite les voir prendre, surtout en milieu urbain.

Comment et quand meurent les arbres ?

Patrick HEURET
Chargé de recherche à l'INRAE



1. Combien de temps vivent les arbres ?

1.1. Outils et méthodes

La première difficulté, pour répondre à cette question, est relative à l'échelle de temps. Un arbre peut potentiellement vivre de nombreuses années, bien au-delà de l'espérance de vie humaine. Comment peut-on s'assurer de l'année de germination d'un arbre alors que cet événement peut remonter à plusieurs siècles ?

Dans certains cas, l'histoire écrite des hommes nous permet de retrouver la date de plantation d'un arbre plus ou moins précisément. C'est le cas du plus vieil arbre de Paris, un robinier faux-acacia, qu'on trouve dans un square près de la cathédrale de Notre-Dame. Nous savons de source historique qu'il a été planté en 1601, importé d'Amérique du Nord. Jean Robin, directeur du Jardin des Plantes et arboriste d'Henri IV, l'a fait planter. C'est avec une quasi-certitude que l'on peut affirmer qu'il a 421 ans.

En l'absence de trace écrite, d'autres approches sont néanmoins possibles. Tout le monde sait qu'on peut compter les anneaux de

croissance que l'on peut voir sur une section de bois. Ces cernes sont le résultat du fonctionnement périodique, annuel, du cambium, le tissu qui assure la croissance en épaisseur des axes et qui s'arrête de fonctionner en hiver sous les climats tempérés. On peut ainsi avoir une idée précise de l'âge d'un arbre en comptant le nombre de cernes à sa base, en prélevant une carotte de bois avec une tarière par exemple. Cette méthode a ses limites car de nombreux arbres peuvent présenter des troncs creux. Cela nécessite de compléter le diagnostic avec des extrapolations bien plus imprécises, partir d'une largeur moyenne de cerne, par exemple. Par ailleurs, chez les plantes tropicales, toutes les espèces ne présentent pas de cernes et lorsqu'ils sont présents, ils ne sont pas toujours annuels. On peut alors utiliser des méthodes de datation isotopique à condition d'avoir des séries temporelles de référence.

Pando, Utah,
Etats-Unis



1.2. Le problème de la notion d'individu

Une seconde difficulté fondamentale pour estimer l'âge d'un arbre, c'est la notion d'individu. En effet, les arbres se construisent sur eux-mêmes. Certaines de leurs parties peuvent complètement disparaître tandis que des rejets issus de bourgeons latents présents dans les tiges peuvent régénérer des structures feuillées, regarnir l'arbre en quelque sorte. Un arbre peut ainsi sacrifier sa structure principale et rejeter de souche. La structure observée sera relativement jeune tandis que l'organisme pourra être très vieux.

Dans certains cas, un arbre peut construire de nouvelles tiges à partir de son système racinaire, on appelle ça des drageons. On voit naître au niveau du sol ce qui semble être un nouvel individu, mais qui est connecté au système racinaire de l'arbre-mère, du moins dans un premier temps, et qui possède donc le même génotype.



On trouve aux États-Unis et dans l'Utah ce que l'on considère comme l'organisme le plus massif et le plus âgé au monde. On l'appelle Pando et c'est une immense colonie de clones de peupliers qui se reproduisent par drageonnage. Si les arbres sur pied n'excèdent pas 150 ans, on estime l'âge de la colonie à 80 000 ans à partir des taux de mutation sur l'ADN.

1.3. Quelques records de longévité

À la question de combien de temps vivent les arbres, on se focalise systématiquement sur des records. Par exemple, 4 850 ans pour le pin de Bristlecone au Nevada. Ce record serait d'ailleurs battu cette année avec la découverte d'un alerce au Chili que l'on estime à 5 400 ans. On pense également aux séquoias géants avec plusieurs individus remarquables en Californie, qui ont aux alentours de 3 000 ans. Mais sur l'ensemble d'une population, seul un infime pourcentage d'individus atteindront ces records de longévité. Ces records sont de l'ordre de 10 à 20 fois l'âge médian d'une population.

1.4. A retenir

Pour conclure cette première partie, reprenez que la durée de vie potentielle des arbres est très inégale selon les espèces. Certaines espèces d'arbres pionniers vivent au maximum une trentaine d'années. Par ailleurs, les conifères montrent des records de longévité plus élevés que les feuillus.

Les arbres les plus vieux ne sont pas forcément les plus gros. Dans les gorges du Verdon, Doug Larson, un chercheur canadien, a créé la surprise en 1997 en estimant l'âge d'un genévrier de Phénicie, qui

poussait sur les falaises, à 1 140 ans, alors que sa taille ne dépassait pas 1,5 m de hauteur et son tronc 16 cm de diamètre. À l'inverse, sous les Tropiques, les dimensions parfois exubérantes des arbres ont laissé penser à des âges remarquables. Mais finalement, il semblerait qu'ils ne soient pas en moyenne beaucoup plus âgés que les arbres des régions tempérées, aux exceptions près, bien sûr, leurs dimensions étant dues à des taux de croissance en moyenne plus élevés.

L'estimation de l'âge d'un arbre n'est pas toujours possible si les cernes ne sont pas marqués, comme chez les espèces tropicales, si l'arbre est creux ou si certaines parties ont disparu.

2. De quoi meurent les arbres ?

Beaucoup de chercheurs se sont posé la question de mort inhérente à l'arbre, programmée en quelque sorte. Existe-t-il comme chez les animaux une sénescence chez les arbres, ou est-ce que leur mort est aléatoire au gré des nombreux stress qu'ils vont subir au cours de leur existence ? Avant d'aborder la question complexe de la sénescence, quels sont ces stress qui perturbent le fonctionnement de l'arbre jusqu'à provoquer sa mort ?

2.1. Les morts brutales

Il existe tout d'abord les morts que l'on pourrait qualifier de brutales : un glissement de terrain, un arbre foudroyé, brisé ou couché par des ouragans, tels que les tempêtes Lothar et Martin que nous avons connues en 1999 et qui avaient causé près de 100 millions de mètres

cubes de chablis. On peut également ranger dans la catégorie de morts brutales les morts dues aux incendies.



Au-delà des tempêtes, d'autres événements climatiques extrêmes tels que les vagues de froid, la sécheresse, amplifiée par la canicule, impactent la structure des arbres et leur assimilation hydrique, minérale et carbonée. Au cours de la vague de froid de février 1956, la température est descendue à Cavaillon, dans le sud de la France, jusqu'à -25 degrés et le thermomètre n'est pas remonté au-dessus de -10 degrés pendant plus d'un mois. Ces températures extrêmes ont provoqué la mort massive des populations d'oliviers et provoqué des

fissures profondes, des gélivures, dans le tronc des platanes, suivies par des dépérissements.

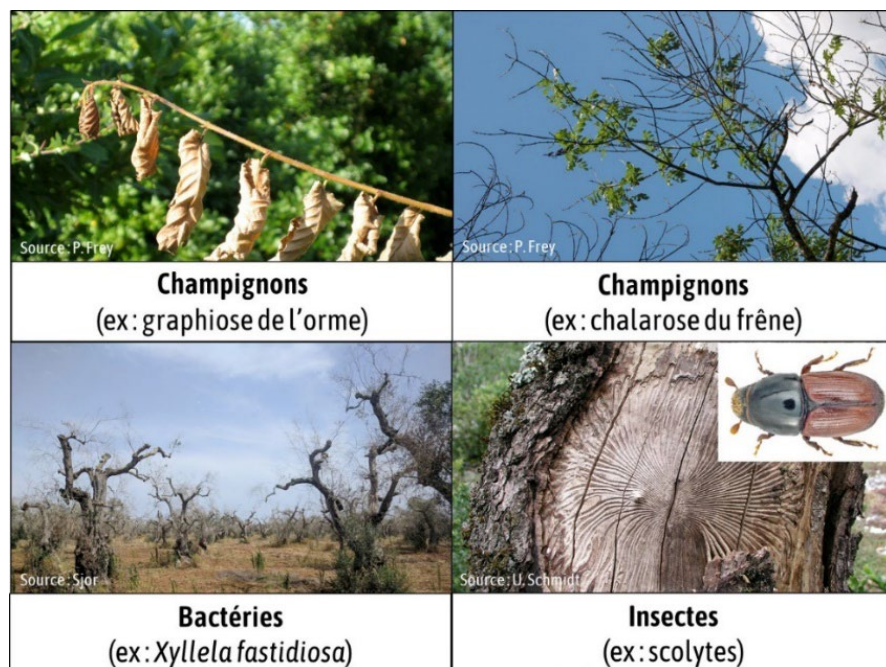
Les sécheresses, parfois accompagnées de canicules, ont un effet critique sur la biologie de l'arbre. Un risque majeur pour l'arbre est l'apparition de bulles d'air dans son système vasculaire. C'est l'embolie vasculaire qui se produit lorsque la tension dans la colonne d'eau de son xylème est trop élevée. 80 à 90 % de vaisseaux embolisés et c'est la mort assurée. Lorsque le sol devient sec, l'arbre limite son évapotranspiration par les feuilles en fermant ses stomates, les orifices qui permettent la régulation des échanges gazeux au niveau des feuilles. Mais en fermant ses stomates, la plante stoppe le flux d'eau qui est impliqué dans le processus de photosynthèse, mais aussi dans la régulation de la température des organes. La plante ne produit plus de sucre et surchauffe. Il existe toujours des pertes d'eau résiduelles au niveau des feuilles ou de l'écorce. L'arbre doit alors puiser dans ses réserves carbonées pour assurer sa respiration et ses fonctions de défense, et dans l'eau stockée pour maintenir l'hydratation de ses tissus. La chute des feuilles peut permettre un instant de limiter les pertes en eau résiduelles, mais si la sécheresse perdure et que la déshydratation de l'arbre devient trop intense, la rupture des parois cellulaires entraînera la mort des tissus, dont les précieux méristèmes à partir desquels l'arbre peut potentiellement rétablir une structure, de nouvelles feuilles et la tuyauterie qui va avec.

2.2. Les causes biologiques

Au-delà des causes climatiques viennent les causes biologiques : insectes phytophages, nématodes, bactéries, virus, champignons, qui viennent perturber le bon fonctionnement des tissus vasculaires ou

l'intégrité des feuilles ou des racines. La graphiose de l'orme, due à un champignon d'origine asiatique, est apparue aux Pays-Bas en 1919 et a décimé les populations d'ormes en Europe.

Aujourd'hui, beaucoup d'espèces d'arbres restent menacées par des champignons pathogènes : les châtaigniers par le chancre ou la maladie de l'encre, la chalarose du frêne, apparue en Pologne au début des années 1990, et qui progresse à une vitesse vertigineuse en France depuis 15 ans. On pense aussi aux infections bactériennes, comme la bactérie *Xylella fastidiosa*, qui s'attaque à un très large spectre de végétaux. Une souche très agressive de cette bactérie a notamment ravagé les oliviers dans certaines régions de l'Italie. En termes de virus, la tristeza des agrumes est un véritable fléau dans toutes les régions agrumicoles.

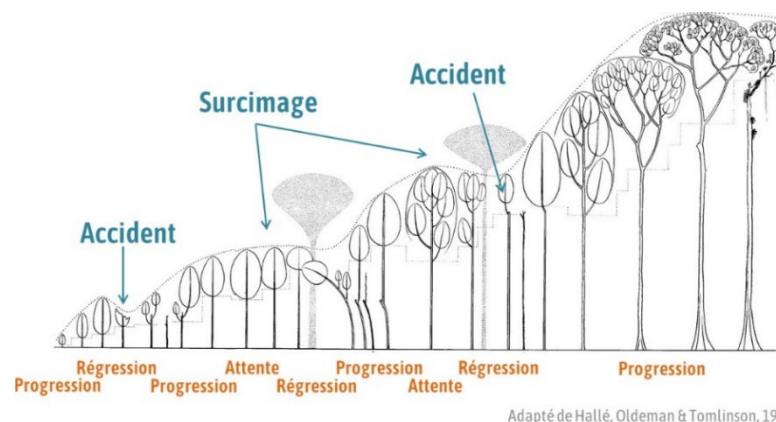


Viennent ensuite les insectes souvent vecteurs de ces maladies et qui peuvent faire des dégâts considérables. Les pyrales, les scolytes, les buprestes. Vous l'aurez compris, les causes de mortalité ne sont pas uniques, mais souvent de l'ordre d'effets combinés qui peuvent se produire en cascade et provoquent des dépérissements.

2.3. La sénescence

Si l'arbre résiste à toutes ces perturbations, va-t-il mourir de lui-même ?

À l'échelle de l'arbre entier, un arbre va exprimer au cours de sa vie différents stades architecturaux. Tout au long de leur vie, les différents stress que j'ai évoqués vont moduler et modifier la dynamique de cette séquence de développement propre à chacune des espèces. Très souvent, les arbres pourront se remettre de ces stress par leur capacité à mobiliser des bourgeons latents et mettre en place de nouveaux axes feuillés que l'on nomme également suppléants. Ils restaureront le houppier de l'individu pour peu que l'arbre dispose des réserves carbonées suffisantes pour le faire.



L'arbre alternera entre des phases saines, des phases de dépérissement et des phases de résilience. Mais si les stress s'enchaînent trop fréquemment, un point de non-retour est atteint et le dépérissement est irréversible.

Un cas où une sénescence programmée en quelque sorte est la plus évidente, ce sont les rares espèces d'arbres monocarpiques, des arbres qui vont fleurir une seule fois dans leur vie et qui vont mourir. C'est le cas de certaines espèces de Tachigali en Amazonie, ou du candélabre, un arbre de Nouvelle-Calédonie. Chez les arbres ayant exprimé l'ensemble de leur séquence de développement architectural, une forme de sénescence semble s'exprimer aussi par le fait que les pertes de branches sont irréversibles et que les arbres n'arrivent plus à regarnir leur structure à partir de bourgeons latents.

On n'explique pas cette perte de vitalité en termes de sénescence cellulaire. Une des causes pourrait être dans la structure de l'arbre. L'arbre se construisant sur lui-même, il arrive un moment où des déséquilibres structurels et fonctionnels s'installent, une disharmonie, par exemple entre le volume des tissus conducteurs des sèves et les besoins de l'organisme entier, ou bien une difficulté à faire monter la sève au-delà d'une certaine hauteur, une sorte de cul-de-sac structurel et fonctionnel. Beaucoup de questions autour des mécanismes de la sénescence et les origines de la diversité des durées de vie des espèces restent encore à élucider.

Décrire la structure et le développement des arbres

Nicolas BARBIER
Chargé de recherche à l'IRD



L'arbre est un organisme qui se construit sur lui-même, tout en perdant certaines de ses parties, des feuilles, des branches, au cours de sa vie. Il croît à la fois en hauteur, c'est la croissance primaire, et en épaisseur, c'est la croissance secondaire, selon différentes modalités, en fonction des espèces et du climat. Comprendre l'édification, depuis la graine jusqu'à la mort, est un défi conceptuel tant les arbres peuvent atteindre des dimensions importantes et une structure en apparence complexe, établie sur des pas de temps dépassant souvent la durée de vie d'un homme. Cela pose deux défis majeurs : comment mesurer, caractériser la structure d'un arbre que l'on observe, comprendre comment cette structure s'est établie au cours du temps, et les processus biologiques qui en sont à l'origine.

1. Observer la structure des arbres

À partir de la structure d'un arbre à un moment donné, l'examen attentif de sa morphologie et de son anatomie peut permettre de retrouver son histoire passée. Comme on le voit sur cette photo, l'artiste Giuseppe Penone, dans une de ses œuvres connues, illustre ce fait en retrouvant la structure de l'arbre juvénile à l'intérieur du tronc.

Il cedro di Versailles G. Penone



1.1. Les cernes

Bien connues également du public, les cernes de bois permettent d'étudier rétrospectivement la dynamique de la croissance secondaire de l'arbre. C'est le principe de base de ce qu'on appelle la dendrochronologie. En fait, on relie des régularités structurelles, visibles dans l'anatomie du bois, à une temporalité. Et par extension, cela permet de comprendre, par exemple, comment l'arbre a réagi aux climats passés.

La dendrochronologie



1.2. Les cicatrices

On peut également utiliser les marqueurs de la croissance primaire, comme des cicatrices de bourgeons qui sont indiquées sur les photos ci-dessous, qui reflètent une pause dans l'allongement des axes et délimitent ce que l'on appelle des unités de croissance. D'autres cicatrices, visibles sur l'écorce, ou la formation de fourches peuvent indiquer la position des parties reproductives, qui ont disparu au moment de l'observation. Chez le hêtre, par exemple, dont l'écorce est fine et lisse, on peut retrouver sur le tronc de l'arbre âgé des cicatrices

de feuilles que l'arbre portait quand il était jeune. Elles délimitent des accroissements annuels.

L'étude des cicatrices



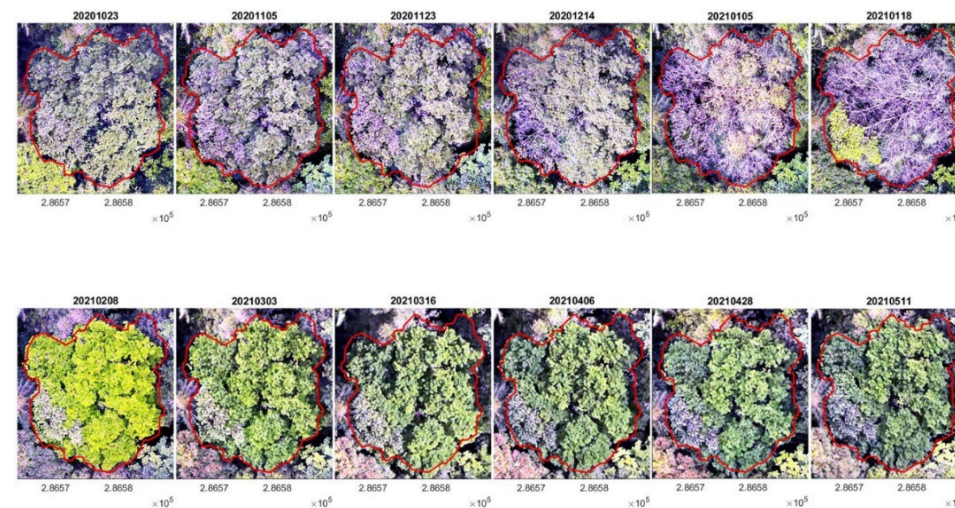
Hors des zones tempérées, où la pause hivernale donne le tempo pour tous les arbres, il peut s'avérer difficile d'associer une temporalité aux régularités structurelles observées.

Les cernes de croissance, par exemple, même s'ils sont visibles, ne sont pas toujours annuels. Il est ainsi plus compliqué de reconstituer le développement de l'arbre a posteriori.

1.3. La phénologie

La constitution d'un observatoire phénologique, par drone ou à l'aide de caméras, voire à partir de jumelles, depuis le sol, fournit alors une solution pour dater les événements dont on retrouvera plus tard les cicatrices. Ces photos d'un même arbre en forêt guyanaise montrent que l'on peut facilement, depuis le ciel, détecter des jeunes feuilles ou des périodes sans feuilles. On voit même une partie de la couronne, qui semble désynchronisée par rapport au reste.

L'observation de la phénologie

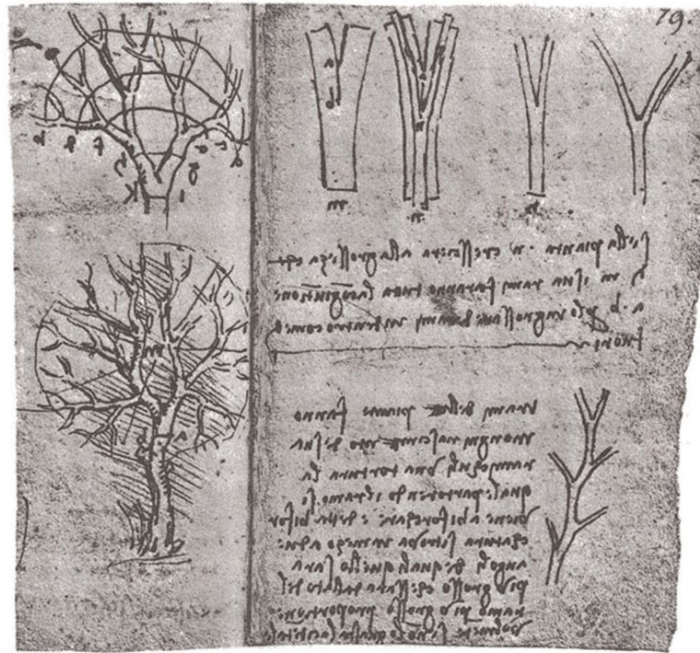


Source: UMR AMAP / IRD

2. Modéliser la structure des arbres

Mais ces suivis seront limités par le recul des observations, tandis que l'approche dendrochronologie permettra de retrouver l'histoire de

l'arbre sur des décennies. Les proportions entre les différentes parties de l'arbre sont également porteuses d'informations sur son fonctionnement et les contraintes biophysiques qui façonnent son architecture. Comme on le voit dans ces schémas de Léonard de Vinci au XVe siècle, il remarquait déjà qu'à chaque ramification, des branches filles conservent la surface de la section de la branche mère. C'est un peu comme si le tronc et les branches ne servaient que de tuyaux amenant l'eau des racines aux feuilles.



Observations de L. De Vinci

Notons cependant que l'analogie avec un système de tuyaux ne tient pas tout à fait, car le bois de cœur finit par ne plus être conducteur en vieillissant.

2.1. La Pipe Model Theory

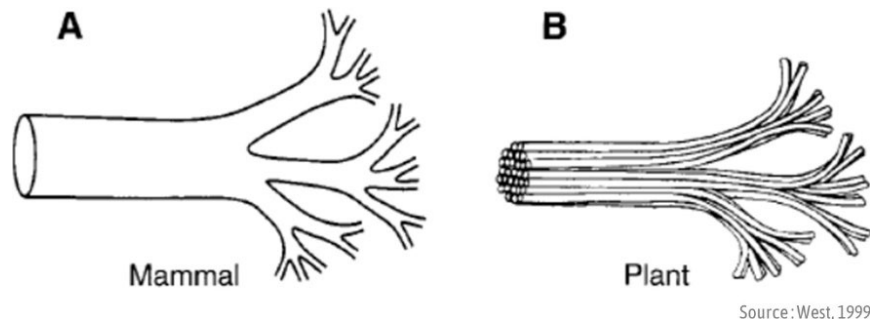
Dans les années 1960, la théorie du "Pipe Model", le "Modèle de tuyaux", schématise cela, comme on le voit sur le dessin, en représentant une continuité hydraulique pour chaque feuille, jusqu'aux racines. Les feuilles mortes laissent un vestige non conducteur dans le bois. En fait, il existe également des contraintes mécaniques qui imposent une structure permettant d'éviter la rupture, notamment sous l'effet du vent. Il faut donc des mesures précises, à la fois au niveau de l'anatomie et de la géométrie des axes, pour arriver à relier plus finement structure et fonctionnement.

2.2. Les relations allométriques

De même, les forestiers utilisent les relations de proportionnalité entre les différentes parties de l'arbre pour quantifier la ressource exploitable. Des relations dites allométriques lient ainsi le diamètre du tronc à la hauteur de l'arbre ou à son volume. Ces relations permettent de construire des abaques pour estimer une variable d'intérêt, comme le volume de bois exploitable, par exemple, à partir de mesures plus faciles à prendre sur le terrain, comme le diamètre du tronc ou la hauteur de l'arbre. Au-delà de la constitution d'abaques, la théorie métabolique établie par West en 1999 cherche à interpréter la valeur des coefficients allométriques pour lier la structure de la plante à son fonctionnement ou à son métabolisme. On voit qu'il y a une analogie claire entre le système respiratoire ou sanguin des animaux et la ramure des arbres. Pour les uns comme pour les autres, le métabolisme est contraint non pas par la surface extérieure de

l'enveloppe corporelle mais par la structure fractale ramifiée du réseau.

Usage de la théorie métabolique



3. Intérêt des approches tridimensionnelles

Ces quelques exemples illustrent l'intérêt d'arriver à décrire précisément la structure tridimensionnelle des arbres en termes de proportions, de volume, de surface, d'angles, de ramifications, de topologies, etc. Le LiDAR a permis de grandes avancées sur ces questions. Il s'agit d'une technique par laquelle un scanner, positionné au sol, ou sous un drone ou un avion, émet et reçoit des impulsions laser en très grand nombre. Les échos produits permettent de déterminer la structure des objets visibles avec un grand niveau de détail. On voit ici différents exemples d'arbres tropicaux mesurés depuis le sol ou par drone. À cette étape, il ne s'agit encore que d'un nuage d'échos laser qu'il faudra encore interpréter, si possible automatiquement.

La méthode LiDAR



4. Conclusion

Mieux comprendre la croissance des arbres, voire la modéliser et la prédire, permettra d'avancer sur des questions cruciales. Il est tout d'abord fondamental de pouvoir documenter le fonctionnement et les stratégies de vie et de survie des arbres, et ainsi explorer la diversité et l'évolution du vivant. Avec la problématique du changement global, il est de plus en plus nécessaire de mesurer précisément le rôle des forêts dans le cycle du carbone et les autres grands cycles biogéochimiques. On peut également mettre en place des outils d'analyse rétrospective permettant de retourner dans le passé pour étudier la réponse des arbres aux perturbations ou aux variations du climat, ainsi que des outils d'analyse prospective permettant de prédire la croissance future d'un arbre en fonction de son environnement. Dans le cadre de la gestion de l'arbre comme ressource forestière, ou en milieu urbain, cette compréhension et ces modèles permettent d'avoir une évaluation plus précise de la ressource et du risque, donc d'aider à la décision.

2. L'arbre dans l'espace



Objectifs d'apprentissage

- ▶ Appréhender la diversité des interactions que peuvent avoir les arbres avec d'autres organismes de leur environnement.
- ▶ Comprendre l'importance, pour les arbres, de ces interactions en matière de nutrition, de recyclage, de protection, de reproduction.
- ▶ Identifier les risques, pour les arbres, de ces interactions qu'ils peuvent avoir avec des organismes de leur environnement.

Ressources vidéo



Vidéos sur le portail UVED

[https://www.uved.fr/fiche/ressource/
larbre-dans-lespace](https://www.uved.fr/fiche/ressource/larbre-dans-lespace)

La symbiose mycorhizienne, une alliance entre les arbres et les champignons

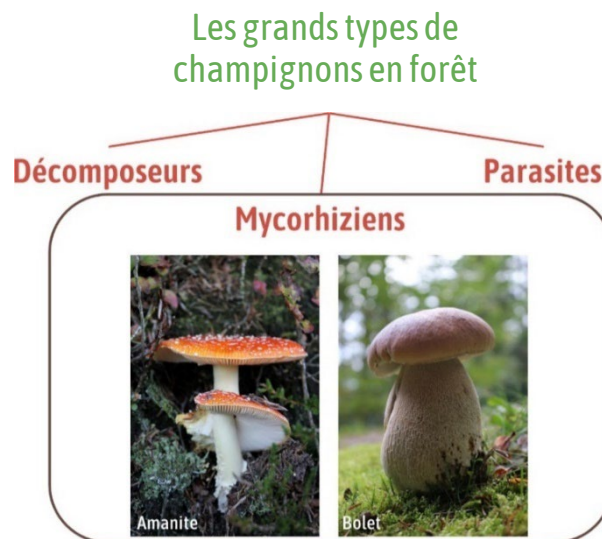
Francis MARTIN
Directeur de recherche émérite à l'INRAE



Aujourd'hui, les microbiologistes forestiers s'intéressent au rôle des champignons sylvicoles dans le fonctionnement des arbres et des écosystèmes forestiers.

Il faut savoir qu'en forêt, on a trois grands groupes de champignons, les champignons décomposeurs capables de dégrader la matière organique, de dégrader le bois, des champignons symbiotiques, capables de dialoguer avec la plante, de former des associations à bénéfice mutuel, et puis des champignons pathogènes capables de tuer les arbres.

Ceux qui nous intéressent ici sont les champignons ectomycorhiziens.



Source : F. Martin

1. Les champignons ectomycorhiziens

Ce sont des champignons symbiotiques. On en connaît à peu près 20 000, 30 000 espèces dans les forêts européennes. Ce sont des champignons que vous connaissez bien : l'amanite tue-mouche, le cèpe de Bordeaux, la chanterelle, la truffe, etc. Beaucoup d'entre eux sont comestibles. Ce qui nous intéresse, nous autres microbiologistes, ce n'est pas la partie aérienne de ces champignons, c'est la partie souterraine, celle qui forme un tapis, une toile dans le sol des forêts et qui interagit avec les petites racines des arbres. La symbiose ectomycorhizienne est bien une association physique durable entre deux organismes d'espèces différentes, d'un côté l'arbre, de l'autre le champignon, et qui est bénéfique à chacun d'entre eux.

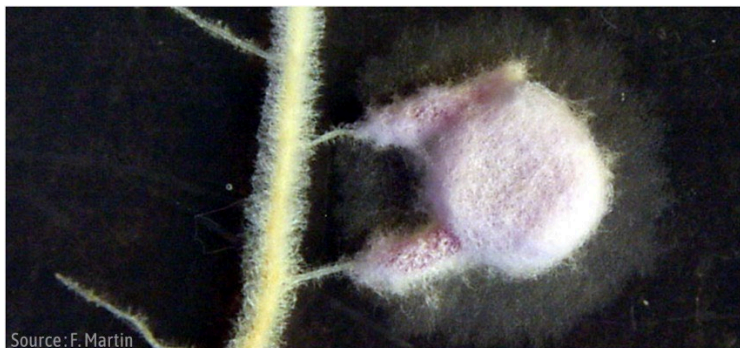
2. La symbiose ectomycorhizienne

Dans le cas des ectomycorhizes, on a une modification de la racine, de la petite racine courte. La morphologie de la radicelle est complètement transformée par la présence du champignon. La racine ectomycorhisée est une structure mixte. C'est une structure chimérique formée des tissus de la plante et du champignon. Les hyphes - le réseau mycélien du champignon - qui prospectent le sol, quand ils rencontrent une racine, rentrent en contact avec la surface de cette racine et très rapidement, ils se développent pour établir à la surface de la radicelle un manteau, un manchon, qu'on appelle le manteau ectomycorhizien, qui va protéger la racine du monde extérieur. À partir de ce manteau, deux réseaux de filaments fongiques vont se développer.

Symbiose eucalyptus-tomentelle



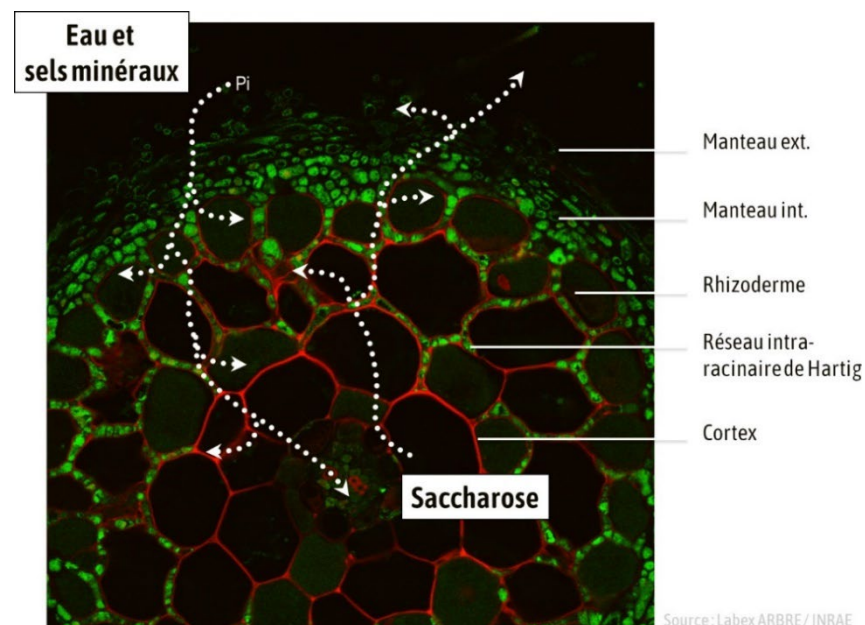
Symbiose peuplier – laccaire



Un premier réseau va pénétrer à l'intérieur de la racine, s'immiscer entre les cellules de la racine et former l'interface symbiotique. C'est là où se dérouleront les échanges entre la plante et le champignon. Et le deuxième réseau qui est extrêmement important est le réseau extra-matriciel. C'est le réseau souterrain qui va coloniser le sol. À partir des petites radicelles qui sont mycorhizées, un extraordinaire réseau souterrain va se développer, une toile va prospecter le sol,

absorber azote, phosphore, potassium, microéléments et de l'eau également, qui vont être transportés le long de ces pipelines souterrains vers la racine mycorhizée, la racine symbiotique. Une grande partie de ces éléments minéraux et de l'eau vont être transférés à la plante. L'arbre va bénéficier de façon considérable de cet apport d'éléments nutritifs.

Mais évidemment, la racine va rétribuer le champignon pour ce travail de prospecteur, de mineur, de transporteur. Pour chacun des éléments minéraux transférés vers la racine, nous allons avoir des sucres, glucose, fructose, saccharose, produits par la plante qui vont être distribués au réseau mycélien. Donc, on a bien une symbiose à bénéfice mutuel. C'est gagnant-gagnant. La racine fournit des sucres au réseau de champignons et le réseau mycélien de champignons fournit des éléments minéraux à la plante.

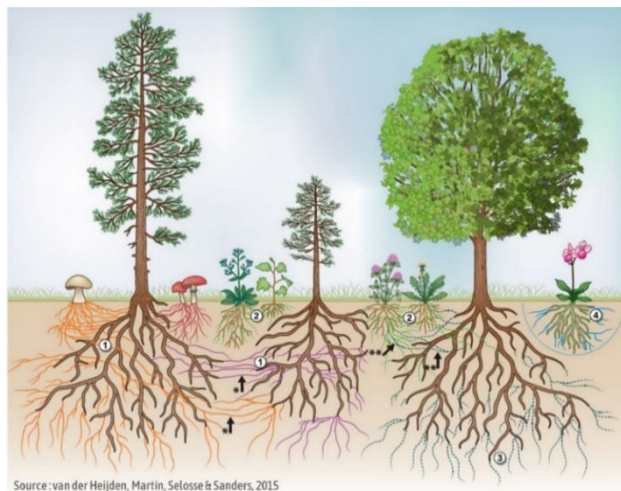


On sait aujourd'hui qu'un arbre, comme un chêne adulte, peut interagir avec 200, 250 partenaires fongiques différents, des amanites, des chanterelles, des cèpes, des truffes. Chacun de ces champignons peut apporter des éléments minéraux différents. Certains champignons sont spécialisés dans l'absorption d'azote, d'autres dans l'absorption du potassium, enfin la chanterelle est spécialisée dans l'apport de phosphate. Là, on a un cortège de partenaires symbiotiques qui permet à l'arbre de survivre et de s'adapter aux conditions les plus stressantes.

3. Création d'un « réseau social » forestier

Ce qui est encore plus extraordinaire, c'est que ces réseaux de champignons qui sont sur la surface du système racinaire sont capables d'interconnecter les arbres les uns aux autres. Il y a vraiment formation d'un réseau social.

Un réseau souterrain connectant les plantes



Ces filaments fongiques qui s'étendent du système racinaire vont passer de l'un à l'autre pour former une toile, un tapis de filaments connectant l'ensemble des arbres de la forêt, les résineux aux feuillus, et parfois même aux orchidées qui peuplent les sous-bois.

4. Conclusion

Les symbioses ectomycorhiziennes jouent un rôle clé dans les cycles de nutriments en forêt. Ils améliorent la croissance, mais également la santé des arbres. On sait aujourd'hui que ce cortège de symbiotes mycorhiziens va aider les arbres à s'adapter au réchauffement climatique. On utilise de plus en plus ces symbiotes mycorhiziens en sylviculture pour essayer d'aider les arbres à s'adapter au réchauffement climatique.

Les symbioses aériennes des arbres

Marc-André SELOSSE
Professeur du MNHN



Les arbres sont des organismes de grande taille. Comme ils sont grands, ils sont habités de plus petits organismes. Parmi ces habitants, certains ont fini, au cours de l'évolution, par prendre des rôles dans les fonctions physiologiques et vitales de l'arbre. Ce que nous allons découvrir, c'est que l'arbre est habité par ce qu'on appelle des symbiotes, c'est-à-dire des organismes qui vivent avec lui et entretiennent des interactions à bénéfices réciproques avec l'arbre.

1. Les symbioses arbres - fourmis

Le premier exemple implique des fourmis dans une association qu'on appelle la myrmécophilie. En grec, "myrmécophile" veut dire "des plantes qui aiment les fourmis". Chez nous, c'est assez peu fréquent, mais on peut voir ça sur les *Prunus*, des plantes de la famille des rosacées, qui présentent entre le pétiole et le limbe des petits renflements qui d'ailleurs sont assez souvent sucrés quand on les goûte. Au printemps, ces structures, qui sont des nectaires, produisent du sucre et attirent des fourmis qui vont protéger la plante quand ces feuilles sont encore jeunes et tendres. Elles vont également protéger

les bourgeons floraux et, à la floraison, la sécrétion de sucre s'arrête et les fourmis disparaissent de l'arbre, elles vont manger ailleurs.

Autant chez nous, en région tempérée, ce genre d'association est transitoire, autant en milieu tropical, il est fréquent et continu. Il existe beaucoup d'arbres tropicaux issus d'une quinzaine de familles de plantes qui s'associent à des fourmis, issues de sous-familles très différentes de fourmis, en association continue où la fourmi habite dans des cavités du tronc ou du pétiole ou même des renflements du limbe, qu'on appelle des domacies, c'est-à-dire "domus" en latin, des maisons à fourmis.



Elles y installent leur couvain, elles vivent en permanence sur la plante où, quand elles sortent butiner les nectaires, elles éliminent les pathogènes, elles éliminent les champignons parasites, elles éliminent même les plantes qui tentent de grimper sur leur arbre. C'est

donc une association protectrice qui est très importante dans les régions tropicales pour beaucoup d'espèces d'arbres tropicaux.

Une particularité de cette association est qu'il y a un troisième larron dans l'histoire. On a découvert que, bien que les plantes et les fourmis n'appartiennent pas au même groupe, il y a toujours un petit champignon noir qui pousse dans un coin de la domacie. Les fourmis déversent sur ce champignon leurs fèces, leurs déchets, et le champignon pousse à partir de ces déchets. Les fourmis mangent régulièrement ce champignon qui se développe, elles le broutent, et c'est un complément alimentaire, c'est donc un beau recyclage mais en plus, le champignon, semble-t-il, renvoie de l'azote et du phosphate dans les tissus de la plante sous-jacents. Le champignon aide à la fois la plante et la fourmi à se nourrir en recyclant les déchets. Les plantes myrmécophiles cachent en fait une association à trois.



2. La symbiose arbres - acariens

La seconde symbiose, qui est souvent méconnue, en milieu tempéré, est celle avec des acariens qui protègent les feuilles. Effectivement, quand on retourne les feuilles des arbres de nos régions, on a souvent à l'aisselle des nervures des petites touffes de poils situées à la divergence des nervures. Ces touffes de poils attirent des acariens qui se logent là. Ce sont des domaties à acariens qui se réfugient là pour pondre leurs œufs, pour s'accoupler, pour muer. Les acariens sont donc attirés par ces domaties et quand ils sortent manger sur la feuille, ils vont la protéger car ils sont soit mycophages, donc ils mangent des germinations de champignons parasites, soit carnivores, et là ils mangent d'autres acariens qui, eux, sont venus manger la feuille, qui sont des acariens phytophages.



Ainsi, on a une protection réciproque. Cette symbiose-là est apparue à plusieurs reprises dans l'évolution des arbres chaque fois qu'ils sont devenus tempérés, chaque fois qu'ils ont colonisé les forêts des régions tempérées. On les trouve sur le noisetier, qui est une bétulacée, on les trouve sur les érables, qui sont des acéracées, sur les tilleuls, qui sont des malvacées, sur le Fagus, le hêtre, qui est une fagacée. En réalité, c'est une grande évolution convergente qui est observée chez tous les arbres des régions tempérées. C'est un peu la myrmécophilie du pauvre, car effectivement dans ces cas-là, les acariens ne sont pas nourris, donc le coût d'entretien du partenaire est moindre, et comme ils sont plus petits, la construction des domacies coûte moins cher. En d'autres termes, dans les milieux tempérés où la productivité est moindre et où la photosynthèse est moins intense, on peut se payer des acariens, alors qu'en milieu tropical, on se paye plutôt des fourmis.

3. La symbiose arbres - microorganismes

Le troisième type de partenaire, ce sont les bactéries, les champignons et les microbes. Dans la plante, les cellules sont légèrement séparées entre elles, ce qui permet la circulation de gaz, mais c'est autant de trous dans lesquels on peut mettre des microbes. Les plantes sont vraiment des immeubles à microbes. Les tissus sains contiennent des microbes inoffensifs. Une feuille d'arbre de nos régions contient une dizaine d'espèces de champignons, une feuille d'arbre tropical contient une centaine d'espèces de champignons, et puis, dans un gramme de feuilles, vous avez en général une centaine de millions de bactéries. Ces habitants se nourrissent là, ils sont inoffensifs et bien

plus. Comme la feuille est leur gîte et leur garde-manger, tout ce qui protège la feuille est sélectionné dans leur évolution. Certains ont établi des liens très étroits avec la feuille qui permettent sa santé. Nos exemples seront tropicaux. Le premier est un petit arbre des régions tropicales, le *Psychotria*, dont les feuilles montrent des petites ponctuations qui sont en fait des groupes de bactéries situés à l'intérieur de la feuille. Ces bactéries, qu'on appelle des *Burkholderia*, sécrètent des composés qui sont toxiques pour les insectes et probablement aussi pour les champignons parasites. Ce sont des bactéries protectrices de la feuille de *Psychotria*. Ces bactéries sont présentes dans la graine, et de là, elles colonisent tous les bourgeons, puis elles colonisent les feuilles au fur et à mesure qu'elles se mettent en place. Elles coloniseront même les fruits et les graines suivantes. Cette symbiose-là est perpétuelle et héritée de génération en génération.



Source : UVED, 2023

Un autre exemple de protection des feuilles par des microbes est donné par le cacaoyer dont les feuilles abritent un *Colletotrichum*, elles abritent les filaments microscopiques d'un *Colletotrichum* qui protège les feuilles des champignons pathogènes et les empêche de s'installer. L'association est alors réalisée lors du développement de la feuille et la jeune feuille est colonisée par le champignon. En réalité, les champignons sont présents dans les feuilles mortes qui tombent à terre, c'est là qu'ils fabriquent leurs spores qui vont recoloniser les jeunes feuilles. On recommande donc aujourd'hui de ne plus ratisser les cacaoyères mais de laisser les feuilles mortes. Hier, on craignait que les feuilles mortes inoculent des maladies dont elles étaient mortes.

symbiontes qui profitent à sa santé et en termes de complément alimentaire. L'arbre a besoin de plus petit que lui et quand on plante des arbres, on doit imaginer qu'ils sont un écosystème qui les construit. On ne doit pas voir l'arbre sans voir ses alliés.



En réalité, surtout, elles inoculent des champignons protecteurs, symbiotiques, les feuilles du cacaoyer. Acariens, insectes, bactéries, champignons, l'arbre est habité et certains de ses habitants sont des

Les maladies des arbres

Pascal FREY

Directeur de recherche à l'INRAE



1. La santé des arbres

La santé des arbres peut être affectée par des causes abiotiques telles que les sécheresses, les canicules, le gel, les tempêtes, et par des causes biotiques, c'est-à-dire par des bio-agresseurs. Parmi les bio-agresseurs, on peut distinguer les ravageurs, c'est-à-dire des animaux tels que les insectes ou des rongeurs. On a aussi des agents pathogènes comme des microorganismes qui causent des maladies. Il est ici uniquement question des maladies des arbres causées par des agents pathogènes. Ces agents peuvent être des champignons (ex : oïdium du chêne), des oomycètes (ex : phytophthora de l'aulne), des bactéries (ex : galle du collet sur peuplier), des virus (ex : mosaïque du peuplier), et des nématodes (ex : nématode du pin).

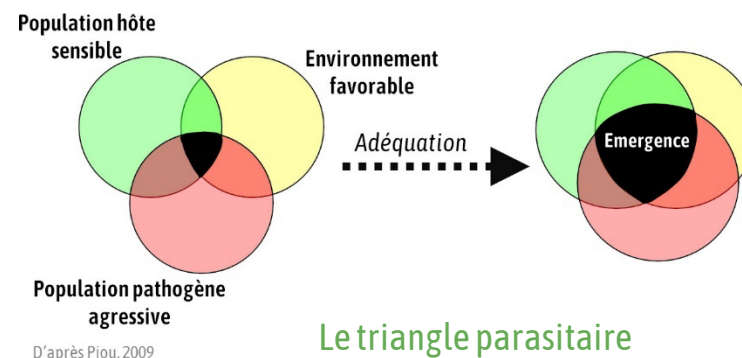
2. Les organes des arbres concernés

Tous les organes d'un arbre peuvent être attaqués, des feuilles jusqu'aux racines. On a des parasites foliaires, comme par exemple la rouille du peuplier. La plupart des parasites foliaires, comme les rouilles ou les oïdiums, sont des parasites biotrophes obligatoires. Ils se nourrissent uniquement à l'intérieur des cellules vivantes de l'arbre, mais ne les tuent pas alors que la plupart des autres parasites sont des

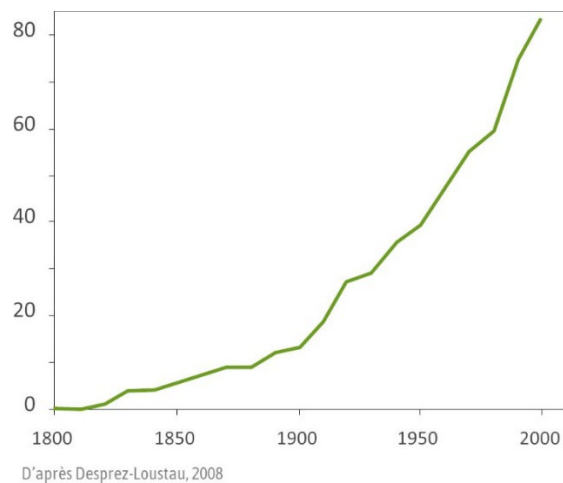
parasites nécrotrophes qui tuent les cellules et ensuite se nourrissent de la matière organique morte. Parmi les autres parasites, on a des parasites des branches tels que la chalarose du frêne, des parasites de l'écorce tels que la suie de l'érable, des parasites vasculaires, qui bouchent les vaisseaux de sève et conduisent à un flétrissement des arbres tels que la graphiose de l'orme. Au niveau des racines, on a des parasites des grosses racines, tels que les armillaires, et des parasites des racines fines, tels que les phytophthora.

3. Les maladies émergentes : cadre conceptuel

De nombreuses maladies des arbres sont qualifiées d'émergentes. Qu'est-ce que cela signifie ? Une maladie émergente est une maladie infectieuse dont l'incidence, la sévérité ou l'aire géographique a augmenté rapidement. Parmi les 11 principales maladies forestières en France, 6 peuvent être qualifiées d'émergentes. Pour expliquer ce mécanisme d'émergence, il existe le concept du triangle parasitaire qui est très connu en pathologie végétale. Pour avoir une maladie, il faut avoir à la fois une population hôte sensible, un environnement favorable et une population pathogène agressive.



Si l'adéquation entre ces 3 composantes augmente, on a l'émergence d'une maladie. Classiquement, on distingue 4 scénarios pour l'émergence d'une maladie. On peut avoir l'évolution de la population hôte. C'est le cas par exemple si on a introduit une nouvelle espèce d'arbre venant d'une autre aire géographique. On peut avoir l'évolution de l'environnement. C'est le cas, évidemment, avec le changement climatique. Il faut savoir que certaines maladies profitent de l'augmentation des températures pour se développer. On peut avoir l'évolution d'un parasite indigène. C'est-à-dire, le parasite est déjà présent dans notre zone géographique, mais il évolue au cours du temps par exemple du point de vue génétique ou par hybridation. Puis on peut avoir l'introduction d'un parasite exotique venant d'une autre aire géographique. C'est sur ce cas de figure que porte la suite de ce propos. On a montré que le nombre d'introductions augmentait régulièrement.



Sur ce graphique, vous avez le nombre cumulé de champignons pathogènes exotiques introduits en Europe entre 1800 et 2000.

Comme vous pouvez voir sur la courbe, ce nombre augmente de façon exponentielle. On en est maintenant à environ 80 espèces de champignons pathogènes exotiques. À quoi sont dues ces introductions ? Elles sont dues à l'augmentation des échanges intercontinentaux de matériels et de personnes liés à la mondialisation.

4. L'exemple de la chalarose du frêne

Je vais vous présenter un exemple de maladie émergente liée à une introduction : la chalarose du frêne, bien connue maintenant en France. La chalarose du frêne est causée par le champignon ascomycète *Hymenoscyphus fraxineus* dont la forme asexuée s'appelle *Chalara fraxinea*, d'où le nom de "chalarose".

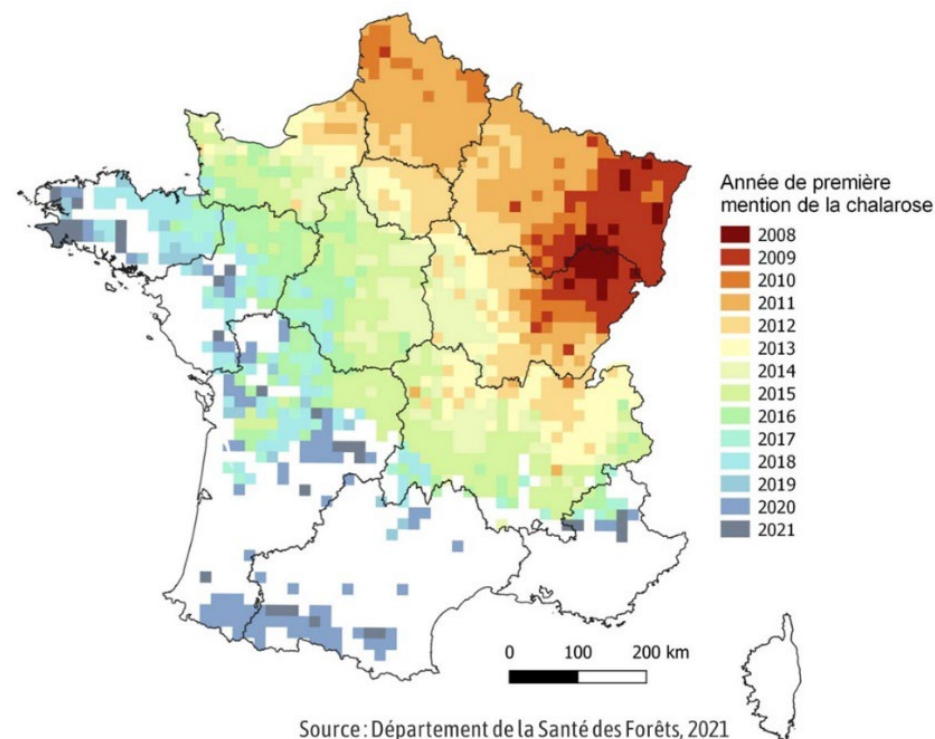
Hymenoscyphus fraxineus - La chalarose du frêne



Au départ, le champignon infecte les feuilles et cause des petites nécroses foliaires, comme vous pouvez le voir sur cette photo. Puis il colonise le pétiole et va entrer dans les tiges et causer des nécroses sur ces tiges. Si on fait une coupe sur cette tige, vous voyez que l'intérieur de la tige est nécrosé. Petit à petit, le houppier va se dégrader, avec de plus en plus de branches mortes. Du point de vue du cycle du champignon, lorsque les feuilles de frêne tombent au sol en automne, les folioles se dégradent très rapidement. Mais au printemps suivant, on va retrouver les pétioles, comme on voit ici. On va alors voir apparaître de tous petits champignons blancs, des apothécies, qui sont la forme de reproduction sexuée d'*Hymenoscyphus fraxineus*. Ces apothécies vont produire des spores sexuées, les ascospores, qui vont être dispersées par le vent et qui vont aller attaquer d'autres frênes dans la région. Ces ascospores sont également capables d'attaquer la base des arbres, le collet, et causer des nécroses au niveau de ce collet ce qui peut entraîner la mort des arbres.

La chalarose du frêne a émergé en Pologne et en Lituanie dans les années 1990, et ensuite s'est répandue sur toute l'Europe, vers le nord, vers l'est, le sud et l'ouest. À partir de là, il était évident qu'il s'agissait d'un parasite exotique, et de nombreux chercheurs en pathologie forestière de par le monde se sont posé la question de savoir d'où il venait. Ils ont regardé les frênes dans leur zone géographique pour voir si le champignon était présent. Effectivement, en 2012, une équipe japonaise a identifié *Hymenoscyphus fraxineus* sur un frêne asiatique, le frêne de Mandchourie. Mais cette maladie n'était pas du tout décrite car les symptômes étaient très discrets. On suppose que des frênes de Mandchourie ont été déplacés d'Asie vers l'Europe, notamment vers la Pologne et la Lituanie, à l'époque de l'URSS, sous

forme d'arbres d'ornement, mais on ne connaissait pas la maladie dont ils étaient porteurs. À partir de là, il y a eu un saut d'hôte, c'est-à-dire une adaptation à un nouvel hôte local, c'est-à-dire, au frêne commun *Fraxinus excelsior*. En France, la maladie est arrivée en 2008 et vous pouvez voir, sur cette carte de la progression géographique de la maladie entre 2008 et 2021, que la maladie s'est répandue sur une grande partie du territoire national et qu'elle atteint maintenant le Finistère et les Pyrénées.



On a pu calculer que la progression de la maladie était d'environ 50 km par an, ce qui correspond à peu près à la dispersion des spores par le vent.

Un point important est qu'il existe de 1 à 5 % de frênes résistants ou tolérants à la chalarose. Comme vous pouvez le voir sur cette photo, le frêne de gauche présente très peu de symptômes, alors que le frêne de droite présente des symptômes importants avec un éclaircissement du houppier. Ces frênes résistants continueront à faire des graines et créeront une nouvelle génération de frênes résistants.



peuvent également se combiner aux effets du changement climatique, comme les sécheresses, ou aux insectes ravageurs. Il est donc important de prendre des mesures de contrôle à l'importation, aussi bien pour les filières forestières professionnelles que pour les particuliers. Il est aussi important d'avoir une très bonne connaissance des agents pathogènes sur tous les continents afin de pouvoir anticiper les risques d'émergence de ces maladies.

5. Conclusion

On a des maladies des arbres de plus en plus nombreuses, souvent liées à l'introduction d'agents pathogènes exotiques. Ces maladies

Le recyclage des feuilles des arbres

Marc-André SELOSSE
Professeur du MNHN



Les feuilles mortes sont un reste végétal particulièrement intéressant, parce qu'à l'opposé du bois, qui contient surtout du carbone, il y a ici des restes de cellules. Les feuilles mortes contiennent donc de l'azote et du phosphore. Les feuilles sont un déchet végétal qui est produit continûment en zone tropicale ou régulièrement, tous les automnes, dans nos écosystèmes. Elles arrivent au sol brunes. Mais qu'est-ce qui fait brunir les feuilles ? D'ailleurs, avant de brunir, souvent, elles ont été rouges ou jaunes. Qu'est-ce qui les fait changer de couleur ? Nous allons découvrir que les arbres ont l'art d'accommoder les restes.

1. Le changement de couleur des feuilles

Dans l'étape qui précède la mort des feuilles, elles changent de couleur : elles jaunissent ou elles rougissent. Ce changement de couleur reflète la dégradation de la feuille qui est en train de recycler ses composés vers le tronc. Le vert disparaît parce que la chlorophylle est dégradée. C'est l'exemple de ces molécules qui sont dégradées dans la feuille qui va tomber, dont les composants sont renvoyés vers le tronc. Cette nouvelle couleur résulte de la disparition du vert. Mais ce n'est pas tout. On peut bien comprendre que quand les feuilles

rougissent, le rouge n'était pas présent lorsqu'elles étaient vertes. Sinon, la feuille aurait été pourpre.



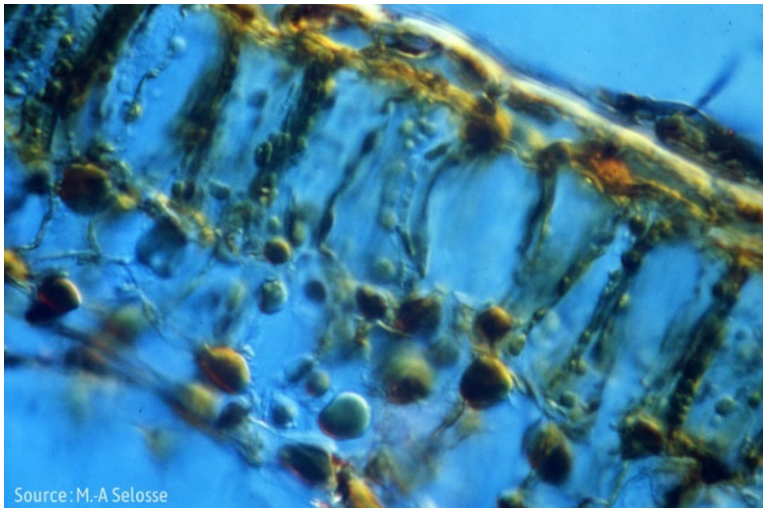
Source: M-A Selosse

Non, il y a autre chose. Si on goûte une feuille verte de chêne ou de hêtre, elle a le goût de salade. C'est le goût de chlorophylle. Si on goûte une feuille jaune ou rouge, elle a une très forte amertume et une âpreté en bouche, ce qu'on appelle une astringence. C'est la preuve que des tannins ont été produits. Certains de ces tannins sont incolores. D'autres sont jaunes : les flavonoïdes. D'autres sont rouges : les anthocyanes. Ces tannins sont des composés qui sont protecteurs contre les forts éclaircissements, contre la lumière, et contre les herbivores et les champignons pathogènes. Mais leur présence n'est pas claire, car pourquoi protéger une feuille qui va tomber ? La première explication est que ces composés vont protéger la cellule des excès de lumière. Comme il n'y a plus d'appareil photosynthétique,

la cellule commence à accumuler des dégâts liés aux coups de soleil. La présence de ces tannins, en absorbant certaines longueurs d'onde, va permettre de protéger la feuille et de protéger les cellules qui sont en train, activement, de renvoyer tous ces composants vers le tronc. Cette protection contre la lumière est appuyée par le fait que les virages colorés sont beaucoup plus forts sur la côte est du Canada, où, de fait, les éclaircissements automnaux sont plus intenses.

2. Les pigments bruns

La seconde explication sur ce changement coloré est un peu plus complexe et nécessite de comprendre pourquoi les feuilles brunissent ensuite. En fait, les tannins sont stockés dans une partie de la cellule. Mais quand la cellule meurt, ils sont libérés et ils vont avoir tendance à s'amalgamer avec tous les autres composants de la cellule en une molécule géante qu'on appelle pigment brun.



C'est comme ça que les tannins sont protecteurs contre les herbivores. Comme ils s'amalgament avec toutes les autres molécules, ils s'amalgament notamment avec les enzymes digestives et ils bloquent la digestion des animaux. Cette molécule, ces pigments bruns, sont extrêmement importants écologiquement. Effectivement, ces pigments bruns sont insolubles. Ils ne peuvent pas être entraînés par la pluie. Quand l'hiver arrive, ils permettent de garder, dans la feuille et dans le sol, donc, l'azote et le phosphate qui sont contenus dans les restes de cellules. Ils ne s'échappent pas pendant l'hiver. Puis, quand vient le printemps, les activités microbiennes commencent à faire blanchir ces feuilles. On commence à voir arriver des champignons qui font blanchir les feuilles, qui dévorent ces pigments bruns et qui relarguent lentement l'azote et le phosphate, à un moment où les racines sont capables de prendre en charge ces ressources.



Quelles racines ? Celles de l'arbre qui est au-dessus. Ainsi, ces pigments bruns bloquent l'azote et le phosphate sous une forme qui va rester dans le sol et former une sorte d'engrais retard pour les années suivantes, pour les racines de l'arbre lui-même. C'est une façon de récupérer, un peu tard, ce qui n'a pas été recyclé avant la chute de la feuille. Toutes les feuilles brunissent, même chez les plantes annuelles. Mais chez les plantes annuelles, il y a moins de tannins, donc le brunissement est moins intense et la rétention des composés cellulaires sera moins intense, ce qui est normal, parce que dans ces cas-là, la plante n'est pas présente l'année suivante. C'est vraiment un trait de plante pérenne. D'autre part, c'est quelque chose qui est moins fréquent en zone tropicale, parce qu'il n'y a pas de pause hivernale, il n'y a pas ce temps où la fertilité pourrait s'échapper du sol. L'activité est continue.

3. Conclusion

Les couleurs des feuilles nous racontent la capacité des arbres à accommoder les restes. Ça nous raconte aussi un mécanisme écologique très important par lequel l'arbre qui habite un sol donné longtemps dans sa vie est capable de contribuer à l'améliorer ou l'entretenir.

La dégradation du bois mort par les champignons

Mélanie MOREL-ROUHIER
Professeure à l'Université de Lorraine

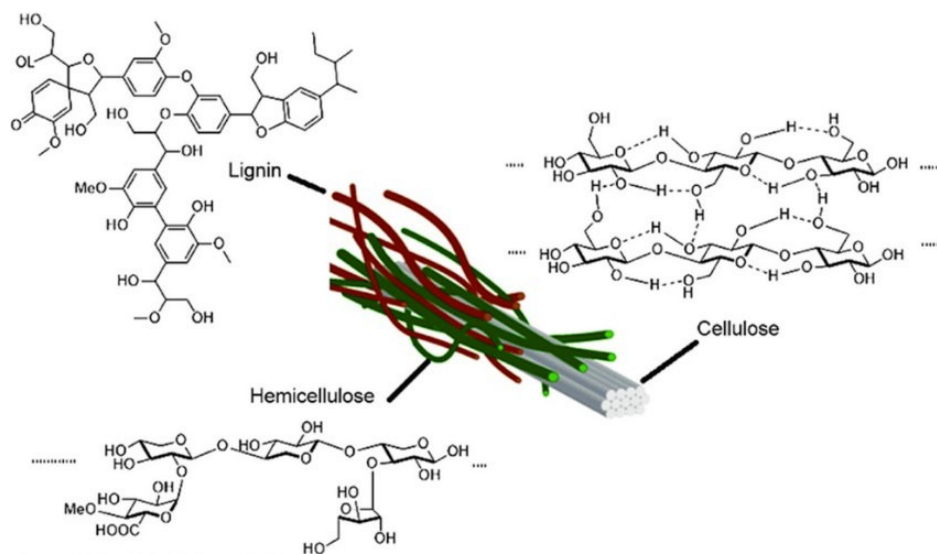


Ça fait toujours un peu mal au cœur de voir les arbres morts dans les forêts allongés sur le sol, mais ce phénomène fait partie intégrante des processus de recyclage du carbone dans les écosystèmes forestiers. Le recyclage des feuilles est assez aisé : elles sont essentiellement composées de matière organique d'origine protéique et de glucides qui sont facilement dégradables par toute une diversité de micro-organismes. En revanche, il est difficile d'imaginer qu'un tronc puisse être naturellement entièrement biodégradé.

1. Le bois

Le bois est un polymère complexe, très durable, constitué d'un enchevêtrement de polymères de glucides, en particulier la cellulose qui forme des fibrilles très organisées, et d'hémicelluloses qui viennent structurer le tout.

La structure du bois



Source: T. Li and S. Takkellapati, 2018

Le bois est également composé d'un polymère composé de monolignols. Ce sont des molécules aromatiques qui viennent assurer la rigidité du système. Ce matériau est difficilement biodégradable par les micro-organismes. Seuls certains micro-organismes sont capables d'attaquer le bois. On connaît très bien les insectes xylophages, certaines bactéries sont également capables d'attaquer le bois, mais elles sont assez peu efficaces, et les acteurs majeurs de la décomposition, ce sont les champignons ligninolytiques.

2. Les types de champignons ligninolytiques

Ces champignons peuvent parfois être visualisés sous forme de carpophores lorsqu'ils fructifient sur le bois. Mais généralement, ils se

développent sous forme de croûtes ou sous forme de filaments mycéliens à la surface du bois.

L'avantage de ces filaments est qu'ils sont capables de s'insinuer entre les fibres du bois et de permettre une dégradation beaucoup plus efficace, puisque le champignon est directement en contact avec le matériau. Ces champignons ont développé deux stratégies de dégradation du bois, les pourritures blanches et les pourritures brunes, ou pourritures cubiques. C'est en lien avec l'aspect du bois lors de la dégradation.

Stratégies de pourriture

Deux stratégies

Pourritures blanches



Pourritures brunes



Source: M. Morel-Rouhier

3. Le fonctionnement des champignons ligninolytiques

Les champignons de pourriture blanche et brune ont tous développé des systèmes enzymatiques de dégradation des polymères de glucides, ce qui leur permet de libérer des sucres simples qui vont favoriser leur nutrition. Ça va favoriser leur nutrition, mais également permettre de libérer des sucres simples dans les sols qui seront utilisés par d'autres micro-organismes pour la production de matière organique, qui sera plus facilement biodégradable par la suite.

Les champignons de pourriture blanche sont les plus ancestraux. Ils sont apparus à la fin du Carbonifère, il y a environ 350 millions d'années. À l'époque, ils ont profondément modifié le recyclage du carbone en libérant une grande quantité de CO₂ dans l'atmosphère, de par leur capacité de dégrader le bois. Ils ont également participé à la limitation des stockages de carbone sous forme de charbon dans les sols. Pour dégrader entièrement le bois, ces types de pourriture sécrètent des enzymes qui leur sont spécifiques. Ces enzymes vont spécifiquement dégrader la lignine pour la minéraliser complètement en CO₂. C'est vraiment un processus qui n'est réalisé que par ce type de micro-organisme.

Les champignons de pourriture brune sont apparus plus tard dans l'évolution. Ils ont perdu cette capacité à minéraliser la lignine. En revanche, ils ont développé un autre processus qui est plus économique pour la cellule qui consiste à modifier chimiquement la lignine, ce qui donne cet aspect beaucoup plus foncé au bois.

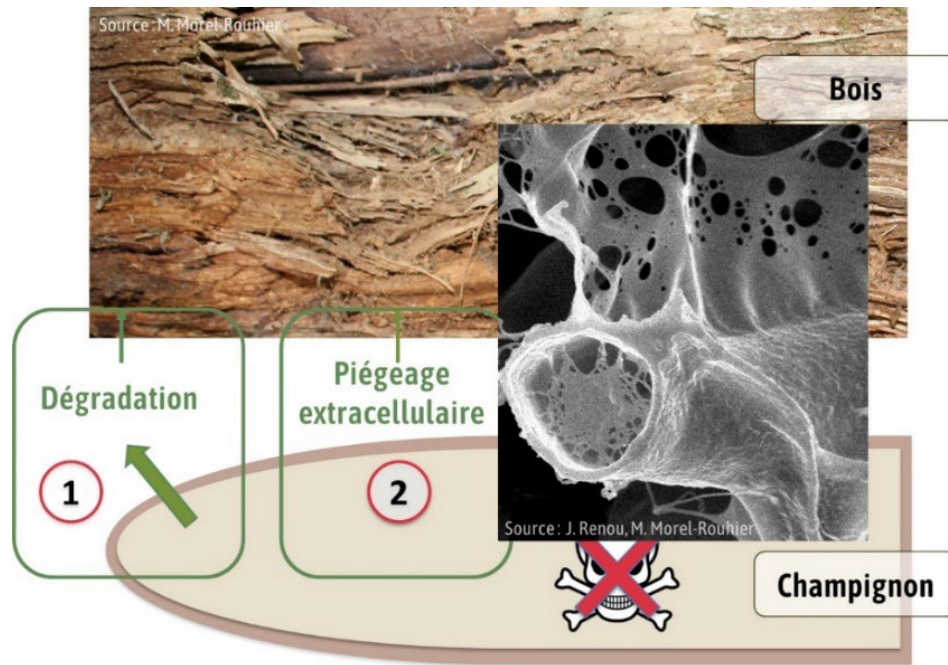
Globalement, ces micro-organismes servent d'intermédiaires au recyclage du carbone en permettant de libérer une forme de carbone qui n'est pas du tout accessible, lorsqu'elle est emprisonnée dans le polymère de bois, pour libérer des formes simples de sucre qui seront à la fois utiles pour la nutrition de ces champignons, mais aussi pour la nutrition de toute la microfaune du sol.

4. Les champignons et les extractibles

Ces champignons sont qualifiés d'extrémophiles. En effet, ils se développent sur un environnement très hostile. Le bois est un matériau hydrophobe, qui est très pauvre en eau, et qui contient des molécules à potentiel bioactif, en particulier un potentiel antifongique. Ces molécules, on les appelle extractibles parce qu'elles sont facilement extractibles à partir du matériau grâce à des solvants. Elles sont en général assez complexes, d'origine aromatique, et peuvent être toxiques pour les champignons.

Donc, lors du processus de dégradation, le champignon va devoir être efficace dans la dégradation de ce matériau pour pouvoir récupérer des sucres simples pour sa propre nutrition.

Stratégies de défense contre les extractibles



Il va aussi devoir développer tout un système de détoxication et de protection intracellulaire pour être capable de se développer dans cet environnement hostile. Au cours de l'évolution, les champignons ont développé des stratégies pour contourner cette toxicité et en particulier deux principales. La première est de limiter l'entrée de ces molécules toxiques à l'intérieur du champignon. Pour cela, soit ces molécules sont dégradées par des enzymes dans le milieu extracellulaire, soit le champignon va développer une espèce de gangue protectrice autour des hyphes mycéliens. Cette structure forme une espèce de matrice de polysaccharides assez gluante qui va piéger les molécules toxiques et limiter leur entrée dans la cellule.

5. Ecologie forestière

L'efficacité du recyclage de carbone par ces micro-organismes est fortement dépendante de la biodiversité des espèces fongiques dans les écosystèmes forestiers. En effet, la structure du peuplement, la gestion forestière, l'abondance des arbres, voire encore la biodiversité des arbres dans les écosystèmes va forcément influencer la composition des espèces fongiques dans les sols.

Plus une forêt va être gérée, plus la biodiversité va être faible, d'où l'importance de contrôler la gestion forestière de manière raisonnée, ce qui est fait actuellement. Donc il est important, dans un écosystème forestier, de ne pas trop faire le ménage et de garder du bois mort sur les sols pour promouvoir le développement de ces micro-organismes super-décomposeurs, et participer ainsi au recyclage efficace de la matière organique dans les sols forestiers.

L'arbre et la compétition

Marc-André SELOSSE
Professeur du MNHN



On présente souvent la forêt comme un lieu d'entraide et il y a des entraides. Mais il y a avant tout de la compétition.

1. La compétition pour la lumière

Les arbres ont des troncs qui sont les organes de la compétition pour la lumière. Le tronc est une façon de porter les feuilles en hauteur et d'attraper la lumière avant qu'elle n'arrive au sol et de faire de l'ombre aux compétiteurs. En particulier, comme en sous-étage, il y aura moins de plantes, il y aura moins de compétition racinaire. Le tronc et les branches sont donc des organes de la compétition, et comme tels, ils ont un prix. Il faut les faire grandir chaque année pour porter les feuilles toujours plus haut et avoir toujours plus de robustesse. Ça fait autant de ressources en moins pour faire des graines. Alors qu'une petite plante comme l'arabette des dames fait plusieurs milliers de graines par an, un chêne, lui, ne fera que 5 à 10 000 graines. S'il en faisait autant que l'arabette des dames, ce serait plusieurs millions. Et encore, il y a des années où il n'y a pas beaucoup de glands, et en plus, qu'à partir de 30 ans, parce qu'au début de sa croissance et tous les ans, il doit investir dans la croissance du tronc. La preuve que la croissance des branches et du tronc est quelque chose qui coûte en termes de reproduction, c'est la taille des fruitiers. On les taille pour

qu'ils fassent plus de fruits car ils auront ainsi moins de bois à entretenir. Le tronc est le ticket d'entrée à payer pour rentrer dans la compétition.

2. Les élagueurs des arbres

Comment se met en place le tronc ? Examinons 2 secondes ce problème. Le tronc est lisse, alors que, quand l'arbre est jeune, il a des branches dès la base. D'ailleurs, un arbre qui reste en pleine lumière, un arbre au milieu d'un pré par exemple, a des branches dès la base.



Source : M.-A. Selosse

Que sont devenues les branches de la base dans les troncs des arbres en forêt ? Certes, les branches privées de lumière à la base finissent par mourir ou sont moribondes, mais ça n'explique pas pourquoi elles disparaissent. Le mécanisme de disparition est microbien, il est dû à des champignons. Ces champignons vont attaquer des branches affaiblies ou décomposer des branches déjà mortes. Ils vont s'installer et, petit à petit, faire pourrir le bois et faire disparaître la branche. D'ailleurs, les espèces d'arbres introduites, comme les douglas ou les Cupressus, ne subissent pas ce processus de disparition des branches de base.



Ce processus qu'on appelle l'élagage est réalisé par des champignons qui sont présents en Amérique, la zone d'origine de ces plantes-là, mais qui ne se sont pas introduits en Europe. Toujours est-il que la

branche disparaît et que, très rapidement, on va avoir, au niveau du tronc, une cicatrisation de la blessure.



L'écorce se referme et on a un double effet positif pour la plante. Le premier est qu'on va avoir une fibre de bois très continue chaque année qui va se mettre en place plus résistante mécaniquement que si on incluait dans la croissance du tronc des branches mortes ou moribondes, donc un effet mécanique. Un second effet qui est phytosanitaire est que comme c'est cicatrisé et qu'il y a de l'écorce partout, on n'a pas de possibilité que des champignons qui feraient pourrir le cœur du bois puissent rentrer par le bois mort de ces branches basses. On a donc un effet positif mécanique et phytosanitaire qui nous montre que si ces champignons peuvent en première approximation sembler des parasites de faiblesse ou des décomposeurs, c'est avant tout des symbiontes de l'arbre qui lui

permettent de réaliser sa forme. C'est amusant de réaliser que le tronc est une sculpture de champignons.

3. L'émission de toxines

La compétition avec les plantes des alentours passe aussi par l'émission de toxines qui vont en quelque sorte désherber. C'est ce que le noyer fait avec la juglone, un tannin émis par les feuilles et par les racines qui est défavorable à certaines espèces végétales autour de lui. C'est ce que font des plantes qui, dans leurs feuilles mortes, contiennent et injectent donc dans le sol beaucoup de tannins ou de terpènes. C'est le cas des eucalyptus, par exemple, ou encore de beaucoup de conifères, comme les pins dont les aiguilles contiennent de la résine, c'est-à-dire des terpènes, ayant des fonctions désherbantes et limitant la végétation autour de l'arbre.



4. Coopération entre arbres, vraiment ?

Cette vision de l'arbre en compétition avec ses voisins est un petit peu paradoxale au regard de ce que l'on sait par ailleurs des arbres entre eux et notamment d'un certain nombre de coopérations qui ont été décrites. Je voudrais revenir sur deux de ces coopérations entre arbres voisins.

D'abord, quand un arbre est attaqué par un champignon ou par un insecte, il émet des molécules, notamment de l'éthylène, qui sont susceptibles, parce qu'elles sont gazeuses, d'aller avertir les plantes voisines et de les aider à se préparer à une attaque qui risque de leur arriver. En fait, on conçoit aujourd'hui que ce mécanisme-là est un sous-produit des mécanismes d'alerte au sein de la plante. Effectivement, quand un organisme attaque une feuille à un endroit donné, il va passer sur une feuille voisine qui n'est pas nécessairement en connexion directe avec la première feuille. Ici, il faut repasser par le tronc. Un signal d'alerte qui, dans la plante, migrerait par les tissus, devrait remonter jusqu'au tronc, aller dans bien des branches qui ne seront pas attaquées, et revenir à celles qui risquent de l'être. Ce signal ne serait pas efficace. Par contre, un signal gazeux avertit les feuilles les plus proches et, au passage, il peut avertir les feuilles d'un autre arbre voisin. En quelque sorte ici, la plante se murmure à elle-même. Elle a un dispositif d'alerte local au sein de l'ensemble des feuilles qui est un murmure à elle-même qu'épient certains voisins et la coopération est une conséquence indirecte de l'optimisation de la communication du signal d'alerte dans la plante.

Mon deuxième exemple est la coopération qui s'opère entre des arbres voisins par le biais de champignons mycorhiziens partagés. Ces champignons peuvent déplacer des sucres ou même parfois des signaux d'alerte d'une plante à l'autre, des alertes par exemple contre des attaques d'insectes. Ça peut être vu comme une coopération, mais il ne faut pas imaginer le champignon comme un tuyau passif pour du sucre ou de l'information. En réalité, l'intérêt évolutif du champignon est d'avoir plusieurs partenaires parce que si l'un meurt, il a les autres, et de ne pas laisser l'un de ses partenaires prendre le pas sur les autres. On peut imaginer que le mécanisme qui a mis en place ces coopérations, c'est l'intérêt du champignon, son intérêt évolutif à lisser les ressources, à garantir un maximum de partenaires, de façon à ce que la mort de l'un d'entre eux ne le tue pas.

Finalement, on se retrouve bien avec une coopération entre des plantes, mais qui est un peu forcée par les champignons parce que c'est plus dans l'intérêt des champignons que dans celui des plantes de répartir les ressources et les signaux d'alerte dans son voisinage.

5. Conclusion

Les arbres sont des surdoués de la compétition. Pour ça, il leur faut investir dans des troncs, des molécules toxiques et c'est autant de moins pour la reproduction. Leur temps de génération est long, ils mettent du temps à se reproduire, ils font peu de descendants, et ça réduit leur capacité à s'adapter parce que c'est dans les descendances et parmi les descendants que se trouvent les individus adaptés. Or, aujourd'hui, les arbres sont confrontés à de nouvelles conditions qui

demandent de nouvelles adaptations, par exemple, des pathogènes introduits. On voit comment l'orme, le frêne ou encore les platanes ont mal résisté à de nouveaux pathogènes parce qu'ils peinent à s'adapter. L'autre grande adaptation qui est requise et qui est inquiétante, c'est le changement climatique, qui exige des arbres une adaptation qui risque d'émerger lentement et fait craindre pour l'avenir des arbres et des forêts, chez nous et ailleurs.

L'arbre, support de vie

Jean-Yves DUBUISSON
Professeur à Sorbonne Université



Si je vous demande de me citer des organismes végétaux que l'on peut trouver dans une forêt, vous allez me citer très vraisemblablement les arbres, éventuellement les herbes et les ligneux du sous-bois, mais vous allez oublier des organismes pourtant très importants sur lesquels je vais faire un focus. Ces organismes bien présents sont les végétaux qui vont pousser sur les arbres eux-mêmes comme le lierre, les mousses et les hépatiques, ou la fougère polypode. Nous allons décrire la diversité de ces organismes et explorer ensemble leurs stratégies.

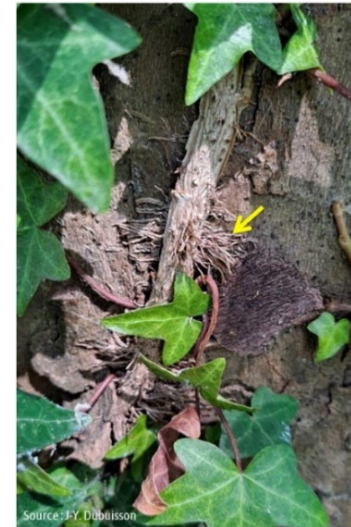
1. Le lierre

Le lierre semble habiller le tronc de son feuillage. Mais il ne se développe pas complètement sur les arbres. En fait, il est enraciné dans le sol, comme l'indique la flèche jaune.

Le lierre est donc une liane qui s'enracine dans un sol dont elle va puiser l'eau et les minéraux. Elle va



développer des tiges grimpantes qui vont utiliser l'arbre support pour la croissance verticale et accéder à la lumière. Le lierre, pour adhérer à l'écorce, va développer sur ses tiges des petites racines adhésives qui n'ont que cette fonction d'adhérant, vu que le système racinaire principal est celui qui enracine la liane dans le sol.



Le lierre peut vivre de nombreuses années et former des individus imposants, comme on peut le voir ici à droite avec un feuillage qui va recouvrir tout le tronc, et même accéder à la couronne de l'arbre.

On peut penser, c'est une croyance ancienne et répandue, que les vieux lierres vont à terme étouffer et tuer l'arbre hôte. Mais des études, dès le XIX^e siècle, ont démontré que la présence du lierre n'avait pas d'impact négatif sur la croissance de l'arbre, voire pouvait même être bénéfique à celle-ci. En effet, il faut savoir que le lierre renouvelle le tiers de son feuillage à chaque printemps. Les feuilles du lierre qui

tombent au pied de l'arbre vont vite se décomposer et enrichir, fertiliser le sol dont l'arbre va profiter. En quelque sorte, le lierre est le compagnon des arbres.

2. Les épiphytes

Les autres végétaux qui poussent sur les arbres, mais sans connexion avec le sol à l'inverse des lianes, sont appelés des épiphytes, d' "épi", "sur", "phyte", "plante".

2.1. Le gui

Sur la photo de gauche, vous remarquez qu'il y a 2 types de feuillage dans l'arbre. L'encadré en bas à droite vous montre le feuillage attendu, ici de peuplier. L'encadré en haut à droite vous montre un autre feuillage qui est celui du gui, cette fameuse plante sous laquelle on est censés s'embrasser à la nouvelle année.



Si on fait un focus sur le tronc, on voit que les tiges du gui vont directement émerger du tronc. Le petit dessin à droite, qui est issu d'un ouvrage de botanique allemand du XIXe siècle, nous montre très précisément que la tige de gui va se connecter au tissu conducteur de l'arbre hôte.

Parasitisme



On a même des axes coloniaux qui vont se développer dans le tissu de l'arbre hôte et générer des nouveaux axes aériens. Sur la photo de gauche, les diverses tiges de gui appartiennent donc vraisemblablement à un même individu. Le gui est un organisme chlorophyllien. Il va, par la photosynthèse, produire des sucres. Mais il va puiser l'eau et les minéraux dans l'arbre hôte. C'est donc un organisme parasite qui va affaiblir et épuiser son arbre hôte.

2.2. Le véritable épiphytisme

Le véritable épiphytisme définit des végétaux qui vont pousser sur d'autres plantes sans les parasiter et sans connexion avec le sol. À ce titre, l'eau disponible ne peut être que l'eau de pluie qui va donc couler sur les branches et les troncs. Comme l'écorce ne retient pas ou peu l'eau, c'est un milieu qui va être souvent très sec. On va donc observer chez les épiphytes des stratégies pour tolérer et résister à une certaine sécheresse.

2.3. Les lichens

Les organismes épiphytes les plus abondants et les plus diversifiés dans nos forêts sont les lichens corticoles. Ces lichens poussent sur les écorces. Comme on peut ici observer, il existe une certaine variabilité en association ou non avec les mousses.

Organismes poïkilohydres



Un lichen est une association symbiotique entre un champignon, qui va définir la morphologie (un thalle, une limbe plus ou moins aplatie et ramifiée) et un organisme chlorophyllien, soit des algues vertes unicellulaires, soit des cyanobactéries qui sont des bactéries photosynthétiques. L'organisme chlorophyllien va produire des sucres au champignon via la photosynthèse. En retour, le champignon va abriter et fournir l'eau et les minéraux à l'organisme chlorophyllien.

Cette association réciproque efficace va permettre au lichen de coloniser de nombreux milieux, même extrêmes, et en particulier les substrats et les roches nues. On considère même que les lichens seraient les premiers organismes à avoir colonisé les terres émergées il y a plus de 500 millions d'années. Les lichens, tout au moins la partie fongique, est dite poïkilohydre. C'est-à-dire que l'organisme va ajuster le contenu en eau de ses cellules en fonction de la quantité en eau dans l'environnement. Ainsi, quand le milieu est sec, les cellules vont se déshydrater, sans mourir, et entrer en vie ralentie. En présence d'eau, ces cellules vont très rapidement se réhydrater et reprendre un métabolisme normal. On appelle ça la reviviscence.

Les faibles exigences des lichens (eau, minéraux et lumière) et ses propriétés de reviviscence acquises sur les rochers où les lichens abondent, vont donner historiquement aux lichens des prédispositions à coloniser les écorces. Les lichens sont très sensibles à la pollution atmosphérique. Leur abondance et diversité dans les forêts sont des bons indicateurs de la santé des milieux forestiers.

2.4. Les mousses et les hépatiques

Le deuxième groupe d'organismes qu'on trouve fréquemment en forêt sont les mousses et les hépatiques, des petites plantes non vascularisées dont on voit ici une bonne représentativité de la diversité.



L'abondance des mousses et des hépatiques dépend très fortement de la pluviométrie. Dans les forêts humides, on s'attend à trouver une grande diversité et une grande abondance de mousses et d'hépatiques épiphytes. La grande majorité des mousses et des hépatiques épiphytes sont également poïkilohydres. Elles sont donc capables de résister et de supporter des événements de sécheresse. Comme les mousses, les hépatiques affectionnent les ambiances fraîches et humides. Selon une vieille croyance, la localisation des mousses sur les troncs indiquerait le Nord. Ce n'est pas toujours vrai.

En fait, l'installation et développement des mousses et des hépatiques dépend de la circulation de l'eau sur les troncs. Or, cette circulation n'est pas homogène. Elle va dépendre de la déclivité, de l'inclinaison des troncs, mais également du relief des écorces. On a des circuits préférentiels et on pourra donc très bien trouver des mousses sur la face Sud des troncs.

2.5. Les polypodes

À l'inverse des forêts tropicales, on a dans les forêts tempérées, voire boréales peu d'épiphytes en dehors des lichens, des mousses et des hépatiques. On ne va trouver que rarement ou très occasionnellement des plantes vasculaires en épiphyte. Celle que l'on va trouver le plus fréquemment, mais très rarement, est la fougère polypode. La fougère polypode pousse normalement sur les rochers, un milieu qui ne retient pas l'eau. Mais si on regarde bien, les polypodes sont souvent associés au niveau des tiges, des rhizomes et des racines à des tapis de mousse qui vont maintenir un certain degré d'humidité. Quand on les trouve en épiphyte, ils sont également associés aux mousses. Donc, d'une certaine manière, plus votre forêt est moussue, plus vous avez de chances de trouver des polypodes épiphytes.

3. Epiphytes tropicaux et tempérés

Les polypodes tempérés font partie d'une famille, les Polypodiaceae, qui sont majoritairement tropicaux et épiphytes. D'une certaine manière, les espèces tempérées auraient hérité, historiquement, de prédispositions à coloniser les milieux épiphytes. Mais pourquoi n'y a-

Il y a-t-il pas plus d'épiphytes en milieux tempérés que dans les milieux tropicaux ? Il semblerait que ce soit le gel hivernal qui limite le développement de l'épiphytisme vasculaire sous nos latitudes. En zone tropicale, dans les climats très chauds et très humides, on a une très grosse diversité d'épiphytes, de mousses, de fougères, même de plantes à fleurs. Dans ces milieux, comme l'eau est abondante, ce n'est pas un facteur limitant. Ce sera plutôt la compétition pour la lumière qui va conditionner l'abondance et la diversité des stratégies.

Pourquoi n'y a-t-il pas plus d'épiphytes ?



↑
Zones tempérées
Facteur limitant
Le gel



↑
Zones tropicales
Facteur limitant
La lumière

Source : J-Y. Dubuisson

4. Conclusion

Les organismes qui poussent en épiphyte sur les arbres des forêts tempérées ne sont pas des organismes rares. Les lichens, les mousses

et les hépatiques peuvent être relativement abondants et très diversifiés. Ils contribuent à la diversité forestière et on peut s'interroger sur leur rôle. Ces organismes peuvent alimenter des réseaux trophiques. En particulier, si on regarde les lianes, le lierre produira par exemple des fleurs qui vont être pollinisées à l'automne, et donc attirer pas mal de pollinisateurs. Quant à divers lichens et diverses mousses, ils peuvent être consommés par des herbivores. Mais avant tout, comme on le voit sur cette image, l'association des épiphytes, ici des lichens et des mousses, constituera des microhabitats hors-sol.

Epiphytisme et écologie



Ces micro-habitats vont pouvoir héberger des champignons non lichénisés, des bactéries, ou une microfaune très diversifiée, avec des

nématodes, des mollusques, des microarthropodes, des acariens, des tardigrades, des pseudoscorpions, des collemboles, et divers insectes. On peut donc dire que la richesse d'une forêt ne se mesure pas aux arbres qui la composent, mais également qu'elle dépend de la richesse des épiphytes, et aussi des lianes. Une forêt en bonne santé est une forêt qui est riche de ces épiphytes. L'arbre est bien un support de vie.

Les disperseurs des arbres

Nathalie FRASCARIA-LACOSTE

Professeure à AgroParisTech
Université Paris-Saclay



Les arbres, comme tous les organismes vivants, possèdent des gènes qui constituent une information transmise et réarrangée de génération en génération grâce à la reproduction sexuée principalement. Le processus, à l'inverse d'une reproduction végétative qui, elle, est beaucoup plus lente et plus coûteuse en temps, permet une adaptation plus rapide au changement. Chez les plantes et chez les arbres forestiers en particulier, le premier flux de gènes concerne le génome paternel, un grain de pollen qui va être émis par les fleurs mâles, et ce qu'on appelle un gamète. Il est porteur de la moitié des gènes de l'arbre père qui va polliniser une fleur femelle. Chez les arbres forestiers, ces mêmes gènes se déplaceront une seconde fois par la graine. La graine porte en effet la moitié de chacun des génomes, à la fois paternel et maternel, associés à l'embryon qui sera le futur individu et le futur arbre beaucoup plus tard.

1. La pollinisation

La pollinisation est le mode de reproduction sexué qui est privilégié chez ce qu'on appelle les angiospermes et les gymnospermes. Il s'agit tout simplement du processus de transport d'un grain de pollen depuis l'étamine, qui est l'organe mâle, en fait, afin que celui-ci rencontre le

stigmate du pistil, c'est l'organe femelle, de la même espèce. C'est cela qui va rendre possible la fécondation. Vous avez ici une image qui vous représente de gauche à droite des photographies de grains de pollen, tout d'abord un grain de pollen de chêne, de hêtre ensuite et de pin sylvestre, qui ont été prises au microscope électronique à balayage. Ce qui est très intéressant ici, c'est de voir toute la diversité de forme de ces grains de pollen.

Les grains de pollen



De gauche à droite, photographies de grains de pollen de chêne, de hêtre et de pin sylvestre prises au microscope électronique à balayage (adapté de <http://www.ac-nantes.fr/peda/disc/svt/pollen>)

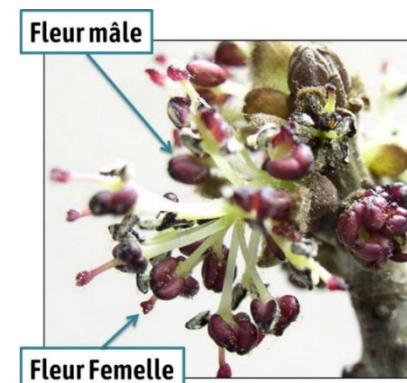
Source: académie de Nantes

Lors de la pollinisation, le pollen est donc transporté de l'anthère au stigmate de la même fleur ou d'une autre fleur de la même espèce. Une fois sur le stigmate, le grain de pollen va émettre un tube pollinique qui va traverser tout le style et qui va acheminer tous les gamètes mâles, tous ces grains de pollen, jusqu'à l'ovule pour la fécondation. Quand est-ce que ce flux de pollen est efficace ? Ça va dépendre de la durée de viabilité de ce grain de pollen, car évidemment il ne dure pas indéfiniment, et surtout il faut que les fleurs soient réceptives, et les fleurs ne sont pas réceptives tout le temps. Il faut donc qu'il y ait cette conjonction de ces deux choses pour que ça marche et que la fécondation se fasse.

2. Dispersion du pollen

Il existe plusieurs stratégies pour disperser ce pollen d'un anthère mâle à un stigmate femelle. La première caractéristique importante est ce qu'on appelle la pollinisation anémophile, c'est-à-dire que ça va se faire par le vent. En général, les fleurs vont être de type unisexué sans attracteur visuel ou olfactif, les inflorescences mâles sont souvent allongées, ce sont des étamines assez longues, le pollen est abondant, il est petit, plutôt lisse en termes de morphologie, et les inflorescences femelles sont petites avec des stigmates de type plutôt plumeux. Ici, vous avez une représentation d'une fleur hermaphrodite du frêne commun *Fraxinus excelsior* et vous avez une visualisation ici de la fleur mâle, ce sont les petits éléments globuleux que vous voyez violets. Puis vous voyez la fleur femelle avec quelques points jaunes qui représentent les grains de pollen. La pollinisation anémophile, donc par le vent, est avantageuse dans des habitats qui manquent de pollinisateurs fiables, des habitats qui sont ouverts à de grandes latitudes et altitudes.

La pollinisation anémophile



Dispersion du pollen
par le vent

Exemple du frêne commun
Fraxinus excelsior

Source: N. Frascaria

Quand les végétaux comptent sur les animaux pour assurer leur pollinisation, on parle de zoogamie. Les arbres qui utilisent la zoogamie développent, eux, des organes floraux parfois extrêmement complexes. L'idée est d'attirer les pollinisateurs. On parle d'entomophilie quand cette pollinisation se fait par l'intermédiaire d'un insecte. Les angiospermes utilisent principalement ce type de pollinisation. Chez les arbres, cela concerne plutôt tous les arbres fruitiers. Ici, vous avez une photo qui représente à la fois un pommier sauvage en fleurs et plusieurs fleurs de pommier sauvage. Vous voyez au centre les étamines et le pistil qui contient les ovules, et les insectes vont se balader d'une fleur à l'autre pour disperser le pollen.

L'entomophilie



Dispersion du pollen par les insectes

Fleurs de pommiers sauvage
Malus sylvestris

→ Etamines

→ Pistil contenant les ovules

Source: N. Frascaria

En explorant les fleurs à la recherche de nectar, ces insectes, ça peut être des abeilles, des papillons, des diptères, parfois même certains coléoptères, vont se frotter aux étamines en récoltant involontairement des grains de pollen, ça peut aller jusqu'à 100 000, qu'ils vont abandonner par la suite dans une autre fleur. Chaque insecte est souvent spécialisé pour récolter le pollen d'une ou de quelques espèces en particulier, ce qui fait que le pollen bénéficie souvent d'un transport ciblé jusqu'à une autre fleur de la même espèce. Les fleurs entomophiles ont souvent des couleurs vives pour se faire mieux repérer des insectes pollinisateurs.



Source: UVED, 2023

3. La dispersion des graines

Les graines sont issues de la fécondation des ovules contenus dans le pistil de la fleur par les grains de pollen. La graine est la structure qui va contenir et protéger l'embryon végétal. Elle est souvent contenue dans un fruit qui permet sa dissémination. Les graines produites par les plantes à fleurs vont être dispersées. Cette dispersion des graines libres ou des graines contenues dans un fruit est assurée de différentes façons. Les graines libres ou contenues dans un fruit peuvent être dispersées par des agents extérieurs, le vent, l'eau ou les animaux.

L'anémochorie



Dispersion des graines par le vent

Samares de Frêne oxyphylle
Fraxinus angustifolia

Source: N. Frascaria

On parle d'anémochorie quand le transport va se faire par le vent. À ce moment-là, les graines ou les fruits, qui sont souvent petits et légers, possèdent un dispositif, des ailes ou des poils, qui augmente leur surface et facilite leur transport par le vent. Par exemple, les frênes, genre *Fraxinus*, les érables, genre *Acer*, les tilleuls genre *Tilia*, ou les ormes, utilisent ce type de dispersion. Ici, vous avez une photo qui représente des samares de frêne oxyphylle, et vous voyez ces fruits allongés qui vont être dispersés par le vent une fois à maturité.

L'autochorie



Dispersion des graines par un mécanisme propre

Gousses de Robinier faux acacia
Robinia pseudoacacia

Source: N. Frascaria

Un autre mode de dispersion de graines est l'autochorie, c'est-à-dire que la dispersion des graines va se faire par un mécanisme qui est

propre à l'espèce. Les graines peuvent être projetées de façon complètement autonome à plusieurs dizaines de centimètres de la plante qui les a produites. On rencontre ce type de dissémination chez les fruits qui sont plutôt turgescents, qu'on appelle des gousses, qui éclatent au moindre frottement. On rencontre ce type de fruit chez le robinier faux-acacia, qu'on appelle aussi *Robinia pseudoacacia*. Ici, vous avez une photo de ces gousses de robinier pseudoacacia que vous voyez ici. Si vous les touchez, il y a une petite explosion et les graines vont être dispersées de cette façon.

La barochorie, la dispersion des graines se fait par la pesanteur, il y a donc formation d'un agrégat de graines. Par exemple, on rencontre ce mode de dissémination chez les chênes, genre *Quercus*.

Un autre exemple de dispersion de graines que l'on rencontre aussi, c'est l'hydrochorie. La dispersion des graines va se faire ici par l'eau. On parle d'ombrohydrochorie quand les gouttes de pluie ouvrent le fruit en tombant directement dessus. On parle de nautochorie quand l'eau est l'agent de transport des graines. C'est le cas par exemple chez les peupliers, *Populus*, ou chez les saules, *Salix*.

Un autre exemple intéressant de dispersion de graines dans le cadre de la zoochorie, c'est ce qu'on appelle la dyszoochorie, lorsque les animaux contribuent activement à planter ces graines pour faire des stocks pour l'hiver. Un geai, par exemple, peut consommer jusqu'à 5 000 glands de chêne par hiver et ces agiles corvidés sont capables de trier les glands et de les enterrer à l'abri des arbres. Les graines peuvent être transportées dans ce cadre jusqu'à 600 m de l'arbre même. On parle dans ce cas de dispersion de longue distance. Des

dispersions sur de longues distances atteignant jusqu'à 1,5 km ont déjà été observées.

La dyszoochorie



Un dernier exemple est l'endozoochorie. À ce moment-là, les graines de certains fruits charnus sont consommées par des animaux. Par exemple les oiseaux, les renards, les martres sont consommateurs de ces fruits charnus. Et les noyaux des graines vont être rejetés dans leurs excréments, souvent loin du lieu de consommation. L'exemple du fruit du sorbier, *Sorbus*, du merisier, *Prunus*.

L'endozoochorie



arbres. Toutes ces stratégies favorisent l'atteinte d'environnements propices à la germination des graines. Cette dispersion s'observe parfois sur quelques mètres et des fois même jusqu'à plusieurs kilomètres. Cela a pour impact de minimiser la compétition entre les jeunes pousses.

5. Conclusion

Ce qui est très important, c'est que les arbres ont une pollinisation qui est souvent anémophile, c'est-à-dire par le vent, hors des arbres fruitiers. C'est le cas des arbres et des arbustes dont les inflorescences mâles sont pendantes, en forme de chatons, les aulnes, les bouleaux, les chênes, les noisetiers, voire en bourgeons, les frênes ainsi que les conifères. Ce qui est important aussi, c'est que la zoochorie et l'anémochorie jouent un rôle capital dans la dispersion des graines des

3. L'arbre dans le temps



Objectifs d'apprentissage

- ▶ Situer l'origine des arbres et identifier les grandes étapes de leur évolution.
- ▶ Identifier les facteurs permettant aux arbres de s'adapter, dans le temps, à l'évolution de l'environnement.
- ▶ Appréhender la dynamique des arbres à différentes échelles de temps : celle des forêts, celle des saisons et celle d'une journée.

Ressources vidéo



Vidéos sur le portail UVED

[https://www.uved.fr/fiche/ressource/
larbre-dans-le-temps](https://www.uved.fr/fiche/ressource/larbre-dans-le-temps)

L'arbre dans le registre fossile

Anaïs BOURA

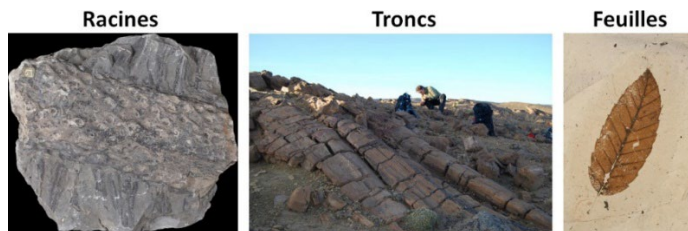
Maître de conférences à Sorbonne Université



1. Le processus de fossilisation

Les arbres, comme les animaux, peuvent se fossiliser. Ils subissent ce qu'on appelle un processus de fossilisation. Il faut bien garder en tête que ce processus est exceptionnel.

En effet, chez les plantes comme chez les animaux, la matière organique est peu à peu recyclée en plus petites molécules d'eau, de CO₂, de méthane ou d'ammoniaque. Chez les plantes, il existe de nombreux microorganismes spécialisés dans la dégradation du bois et des autres tissus végétaux. Mais heureusement, quelques débris végétaux échappent parfois à ce processus de dégradation, et on obtient des fossiles de racines, de troncs, de feuilles, d'appareils reproducteurs, de spores, ou de grains de pollen. Plus ces organes sont durs et les molécules organiques qui les composent résistantes, meilleure sera leur préservation.

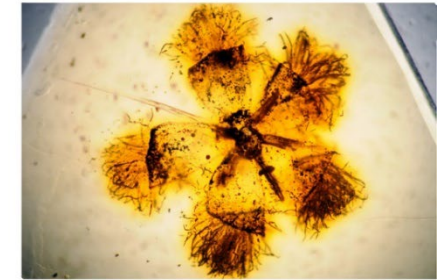


Source : Muséum national d'Histoire naturelle

Spores & grains de pollen

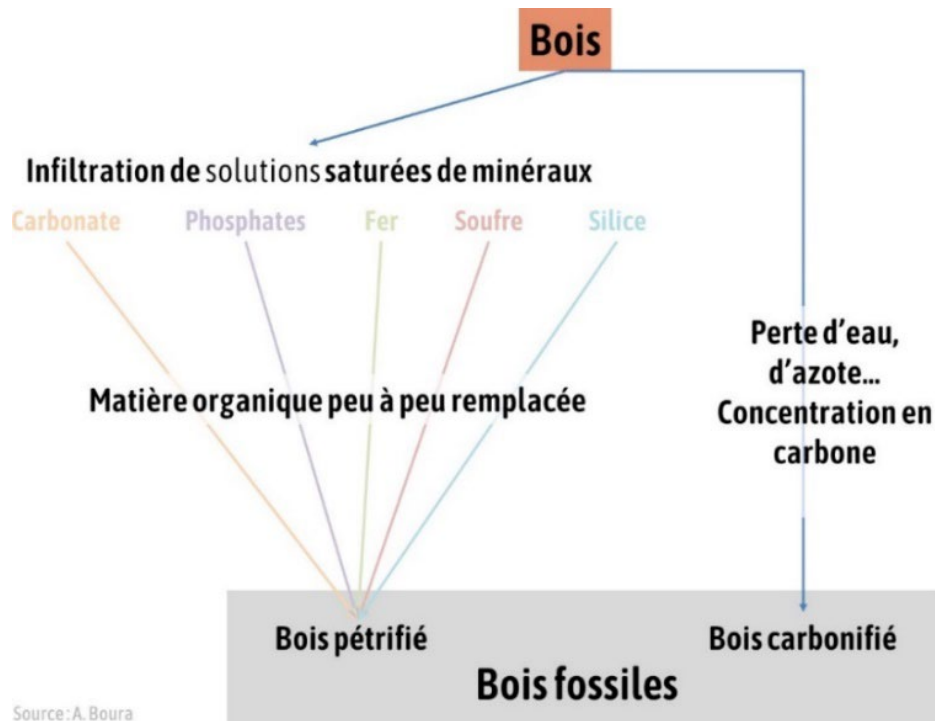


Appareils reproducteurs



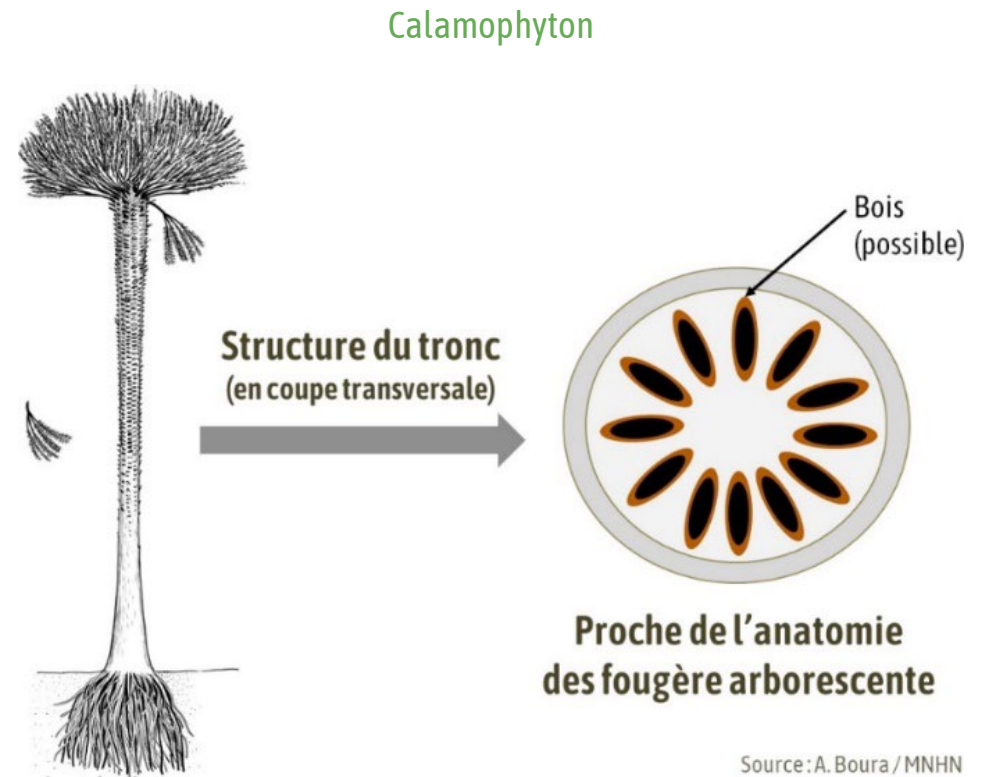
Source : Muséum national d'Histoire naturelle

Quand on pense aux arbres, on pense au bois. Un des types de fossilisation qui concerne le bois est la pétrification. La pétrification est l'infiltration de solutions saturées en minéraux à travers l'organe, dans les espaces entre les cellules, mais également dans les parois des cellules. La matière organique est peu à peu remplacée par des éléments minéraux, et on obtient un réplica du spécimen original jusqu'au niveau cellulaire. Ce processus est quelque chose qui peut être plus ou moins rapide, qui peut durer quelques années seulement en fonction de la saturation de l'eau en minéraux. On obtient des bois calcifiés quand la matière organique est remplacée par des ions carbonate, des bois phosphatisés quand c'est l'ion phosphate, des bois ferruginisés, des bois pyritisés, silicifiés quand c'est respectivement du fer, du soufre ou de la silice. Le bois peut être aussi conservé sous forme de lignite, qui est une forme de carbonification incomplète qui aboutit à la formation du charbon dans des sédiments riches en matière organique.



2. Les Calamophyton

Les tout premiers arbres décrits sont les Calamophyton. Ils l'ont été dans la localité allemande de Lindlar. Ces Calamophyton ont été décrits dans des sédiments du Dévonien moyen il y a 390 millions d'années. Ces arbres, vous les voyez reconstitués ici.



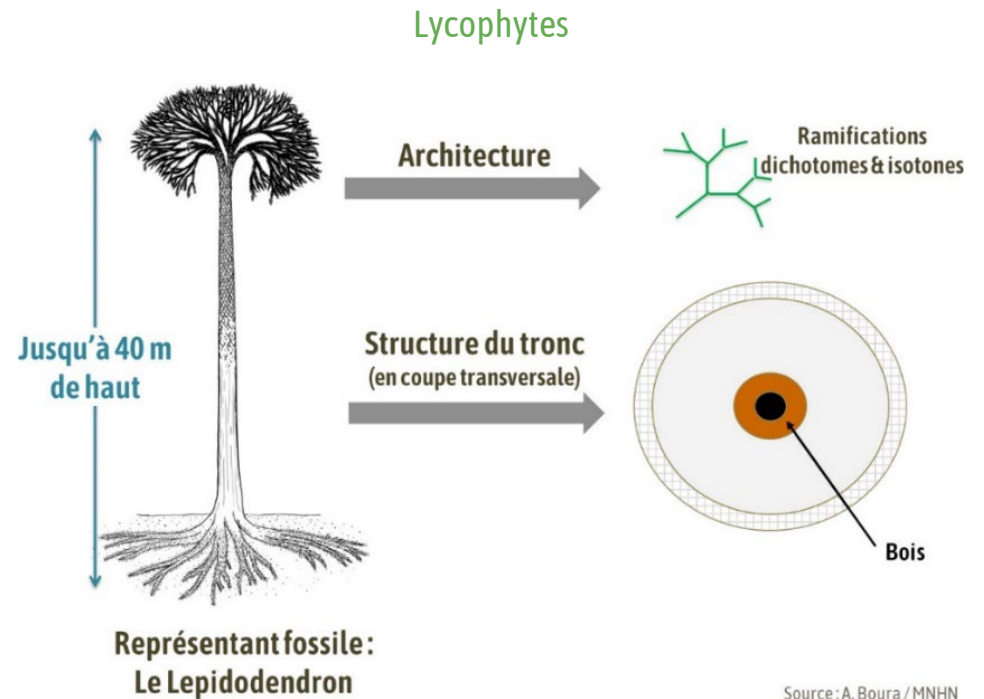
Quand on les observe comme ça, on a l'impression qu'ils sont de très grande taille, et qu'ils mesurent plusieurs mètres de haut. Mais finalement, ils ne sont pas très grands. Ils mesurent 1 à 2 m de haut seulement, ce qui est très loin des critères de botanique actuels pour définir un arbre. En général, la hauteur retenue est de 7 m de haut. Mais il faut les comparer avec la végétation qui les a précédés. Ces arbres ont été décrits à partir de sédiments du Dévonien moyen. Le Dévonien est une période du Paléozoïque, l'ère primaire, qui commence il y a 541 millions d'années. L'âge de la Terre est beaucoup plus ancien puisqu'on parle de 4,6 milliards d'années. Pendant très

longtemps, la vie ne s'est développée qu'en milieu aquatique. Il a fallu attendre l'Ordovicien moyen, vers 475 millions d'années, pour voir la colonisation du milieu continental par les plantes terrestres. Ces plantes étaient proches des mousses et des hépatiques actuelles, des organismes de petite taille. C'est pourquoi le Calamophyton est considéré comme un véritable géant.

Au Dévonien, de nombreux groupes acquièrent une structure arborescente. Les Calamophyton font partie d'un groupe proche des fougères actuelles. Ils montrent un tronc sans bois, ou presque, avec un système vasculaire fragmenté. Leur architecture est très simple : un tronc principal terminé par une couronne de branches très ramifiée qui faisait la photosynthèse et qui était caduque.

3. Les Lycophytes

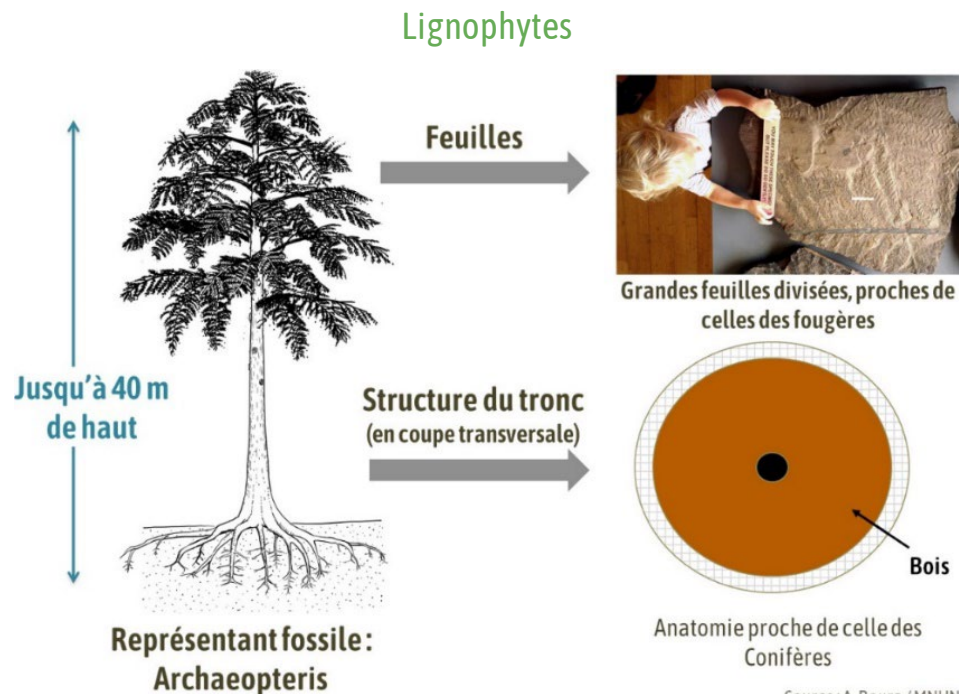
On va également trouver des arbres dans le groupe des Lycophytes. Les représentants actuels de ce groupe sont les sélaginelles, les isoètes ou les lycopodes. Ce sont de petites plantes actuelles qui mesurent quelques dizaines de cm de haut maximum. Mais au Dévonien et au Carbonifère, ce groupe a pu produire des plantes de très grande taille, notamment ce *Lepidodendron* qui apparaît ici, qui pouvait mesurer jusqu'à 40 m de haut.



Son tronc était composé d'un anneau de bois très fin situé plutôt à l'intérieur. Par-dessus, on avait une épaisse couche de tissus corticaux qui maintenait la structure dressée. Son tronc était couvert de cicatrices en forme de losanges qui sont les restes des feuilles qui sont tombées. Son houppier avait une architecture assez particulière avec une forme en éventail qui était formée grâce à des divisions dichotomes-isotones qui produisent des branches toujours de la même taille.

4. Les Lignophytes

Enfin, on va retrouver des arbres liés au groupe des Lignophytes, groupe dans lequel on va avoir tous les arbres modernes. Au Dévonien, l'arbre emblématique est l'Archaeopteris. Il va former de grandes forêts à la fin du Dévonien. L'Archaeopteris va montrer un tronc et une architecture très proches des conifères modernes, mais des feuilles et un mode de reproduction plus proches de celui des fougères. L'acquisition d'une structure arborescente au Dévonien va de pair avec la mise en place de plus en plus de feuilles, l'organe dédié à la fixation du carbone et à l'évapotranspiration, mais aussi, va de pair avec l'augmentation du volume des systèmes racinaires.



Tous ces organes, feuilles et racines vont profondément transformer le milieu et bouleverser les grands cycles biogéochimiques. D'abord, énormément d'eau est libérée dans l'atmosphère via l'évapotranspiration. Ensuite, du CO₂ est fixé en très grandes quantités dans la matière organique, et piégé dans le bois et les sols. On va aussi avoir une stabilisation des couches superficielles du sol qui contiennent le carbone. Également, on va avoir une augmentation de la rétention d'eau dans les sols et, finalement, une érosion chimique des roches sous-jacentes qui va conduire, par différents processus chimiques, à également une baisse du CO₂ atmosphérique.

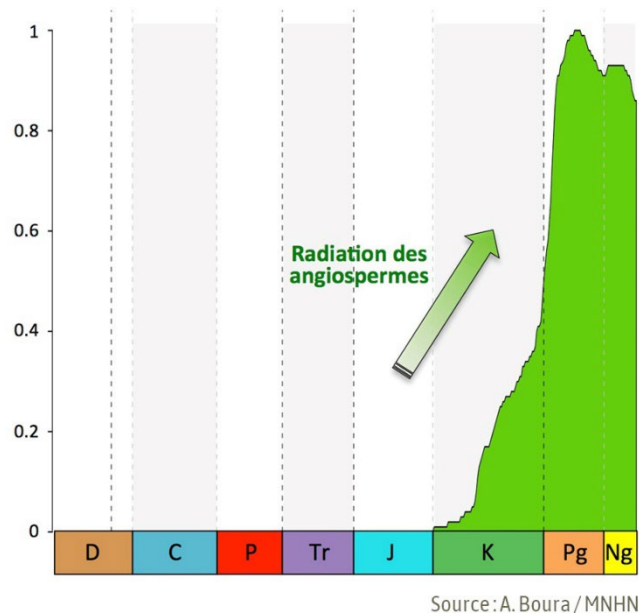
5. Les conifères

À la fin du Paléozoïque, à la limite entre le Permien et Trias, on assiste à la plus grande crise d'extinction des espèces. Cette crise a été enregistrée en milieu marin. Pour le milieu continental c'est un peu plus débattu, mais on sait qu'il y a eu des dépérissements forestiers, au moins localement. En tout cas, le remplacement de la végétation entre l'ère primaire, le Paléozoïque, et l'ère secondaire, le Mésozoïque, avait commencé avant. À la limite entre le Carbonifère et le Permien, on a eu une aridification qui a eu tendance à sélectionner des plantes qui étaient déjà présentes dans le milieu et qui se reproduisaient avec des ovules et des grains de pollen, qui ne nécessitent pas d'eau atmosphérique pour leur reproduction, et qui avaient aussi des feuilles de plus petite taille. Au début du Mésozoïque, au Trias et au Jurassique, on va donc avoir les conifères, les Ginkgophytes et les Cycadophytes qui vont dominer les écosystèmes.

6. Les angiospermes

Au milieu du Mésozoïque, un nouveau groupe apparaît : les angiospermes, ou plantes à fleurs. Les angiospermes vont subir une radiation explosive et vont voir leur nombre d'espèces augmenter de façon exponentielle, pour plusieurs raisons.

Les plantes à fleur (angiospermes)



D'abord, elles présentent des systèmes de reproduction variés qui font intervenir les insectes ou d'autres animaux. Aussi, elles montrent de nouveaux systèmes de défense chimique et une tolérance accrue face au stress climatique. Leur feuillage est aussi adaptable aux conditions de milieux changeantes, et leur nervation extrêmement dense. Tout

cela leur a donné des avantages concurrentiels face aux conifères, et ça va peu à peu provoquer leur déclin. Au Crétacé moyen, les angiospermes colonisent l'ensemble des strates de végétation, dont la strate arborescente. On va assister à une complexification et à une diversification des modèles architecturaux. On va également observer une généralisation de la réitération sous toutes ses formes et modalités. Aujourd'hui, la plupart des espèces d'arbres sont des angiospermes. Une étude récente a montré que parmi les 300 000 espèces d'angiospermes, environ 60 000 sont des arbres.

La dynamique des formations végétales arborées

Bernard RIERA
Attaché honoraire du MNHN



La forêt est un ensemble complexe qui peut être originaire d'une formation, d'une régénération sur un sol nu, ou être issu d'une forêt qui existe depuis très longtemps. On va avoir des fonctionnements différents dans la dynamique forestière suivant cet aspect-là. Ça va entraîner des mécanismes différents qui vont permettre à la forêt de se régénérer, de fonctionner.

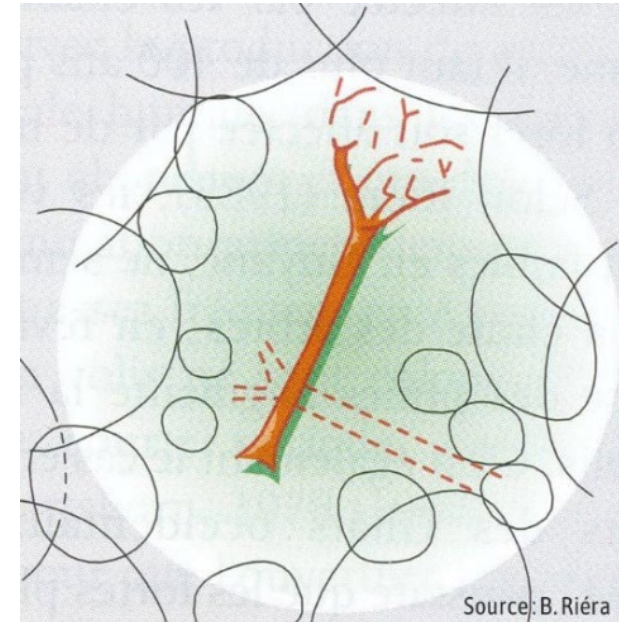
1. Mortalités et libération d'espace

Nous avons un élément important qui est celui de la mortalité. Il n'y aura de régénération que s'il y a la libération d'un espace. On a, en forêt, deux situations qui sont assez importantes.

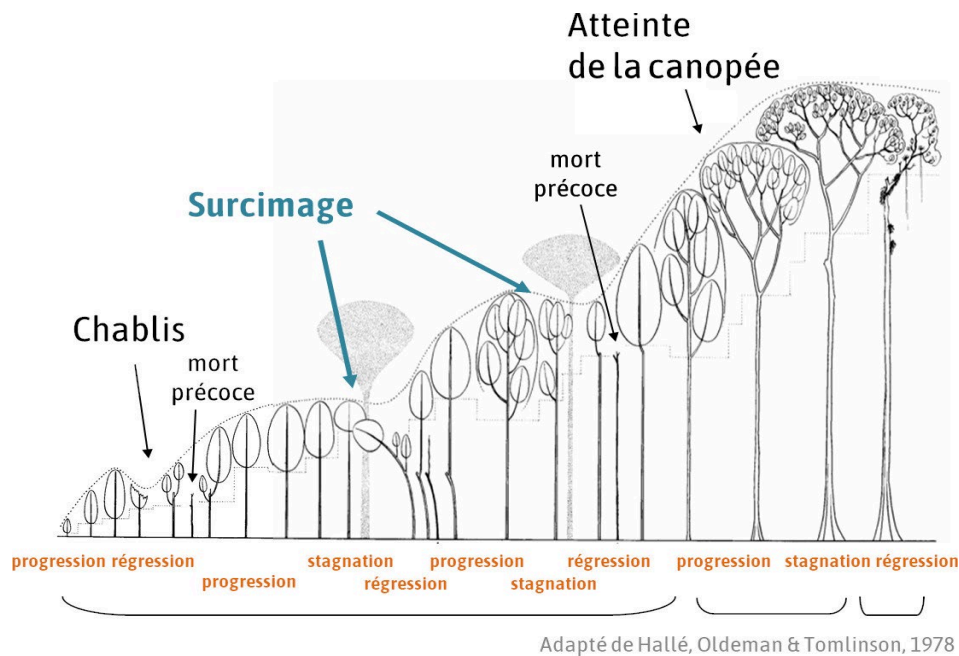
La première situation est liée à la chute d'un arbre. On parle alors d'un chablis (pour la chute d'une branche ou d'une partie de l'arbre, on parle de volis). Cette chute d'un arbre va créer une ouverture. Si on a des chablis multiples, où on va avoir plusieurs arbres qui vont tomber en même temps, ces ouvertures seront plus importantes. C'est aussi le cas lorsqu'on a des chablis complexes : un chablis a été créé, il a

déstabilisé peu ou prou l'environnement, et au bout d'un certain temps on va avoir de nouveau des chutes d'arbres.

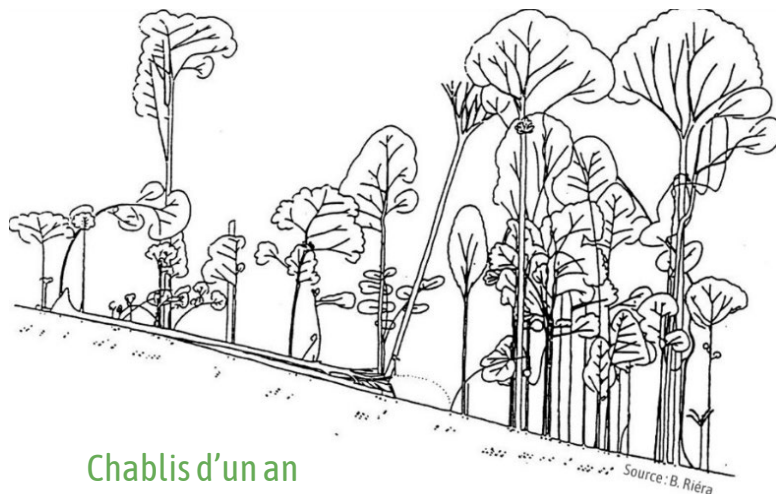
Chablis complexes



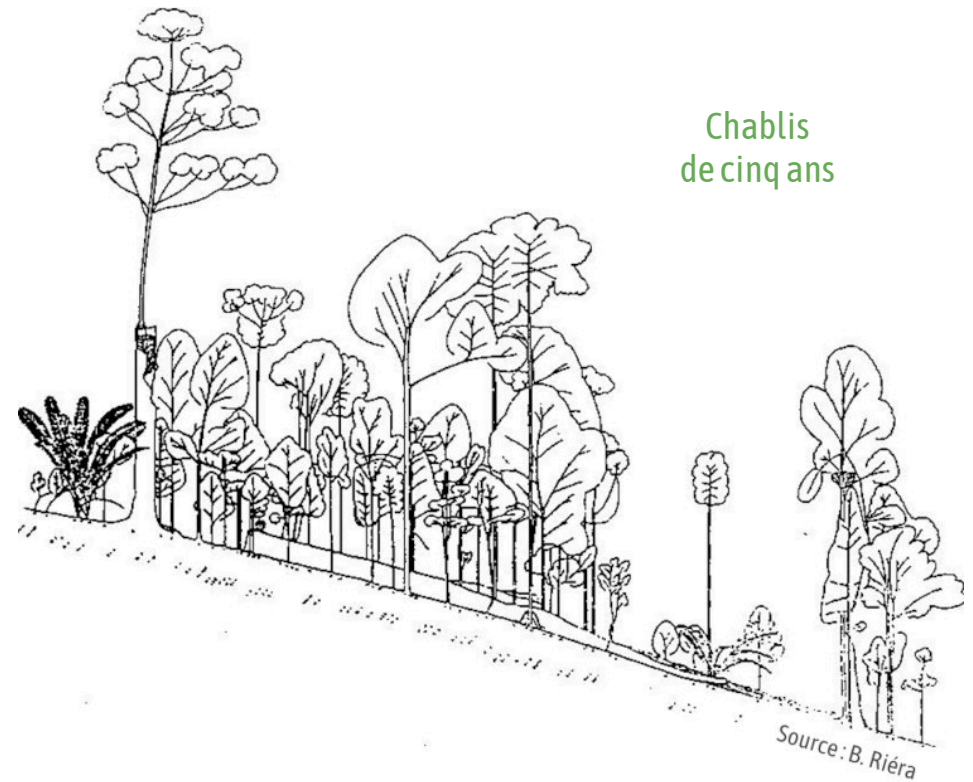
La deuxième situation de mortalité est liée au phénomène de surcimage. Lorsque les arbres se développent, suite par exemple à un chablis, ils vont créer une voûte relativement continue. Il va y avoir de la compétition entre eux et certains arbres vont mourir. Dans cette situation liée à un surcimage, on va parler pour les arbres de mort précoce. Cette mort précoce est associée à un mécanisme de substitution puisque ce sera un arbre qui va être à côté ou au-dessous qui va prendre la place de l'arbre tombé.



3. Dynamique forestière

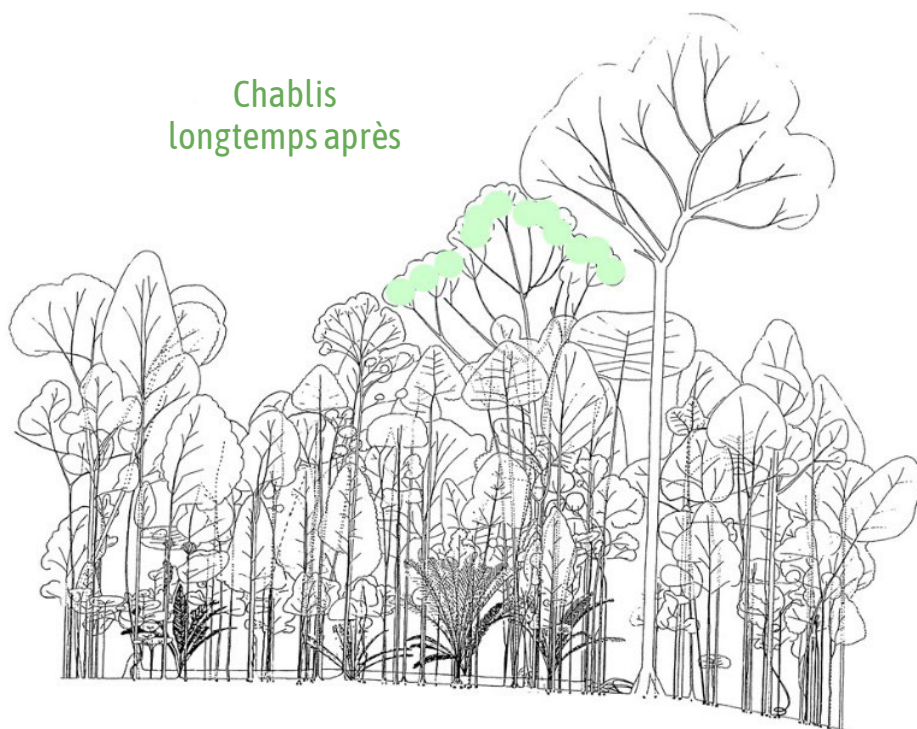


Vous avez ici un chablis d'un an. Ce chablis d'un an est composé d'un arbre qui est tombé. On a le tronc qui a créé des dégâts. Au niveau de la partie où il y a le tronc, qu'on voit sur la gauche, il y a très peu d'individus. Sur la partie droite, on a beaucoup plus d'individus qui n'ont pas été atteints par cette perturbation. Quand on a un chablis plus ancien, au bout de 5 ans, par exemple, la zone qui a été fortement perturbée va à nouveau présenter de jeunes individus qui se sont développés et qui vont reconstituer progressivement cette voûte forestière.



Au bout d'un certain temps, on estime que c'est entre 20 et 30 ans, une voûte qui apparaît continue avec un arbre émergent. Cette voûte donne l'impression que l'on est de nouveau en forêt relativement homogène. Mais en fait, cette forêt est composée d'individus, comme ici cet individu en vert, des individus pionniers qui se sont développés après cette perturbation.

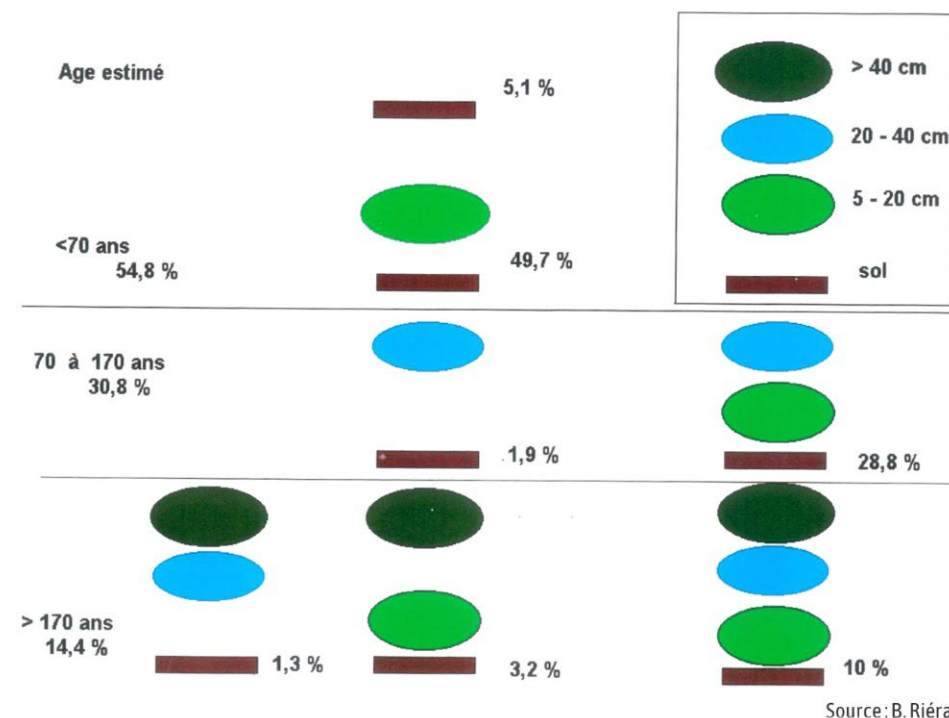
Chablis
longtemps après



Source: B. Riéra

4. Les mosaïques forestières

L'âge des formations arborées



Sur ce schéma, on voit qu'on peut arriver à montrer l'âge des forêts, ou l'âge dans les forêts. Pour cela, on a utilisé un système qui est basé sur le diamètre des arbres. On va mettre des niveaux qui correspondent à des parcelles où on a des individus entre 5 et 20 cm (en vert), d'autres où on a des individus entre 20 et 40 cm (en bleu), et en vert foncé nous avons des individus qui ont plus de 40 cm.

Oldeman considère qu'en fonction du diamètre et de la hauteur, on a une relation écologique qui indique que des arbres sont autour d'une relation $H = 100 \times D$. Ça permet d'estimer les hauteurs de la forêt entre 25 et 40 m. Ici, on a donc des forêts qui peuvent atteindre 25 à 40 m quand on a les 3 couches.

Sur ces 3 couches, on va avoir des endroits où il va y avoir des parcelles sans individus, des parcelles avec des individus entre 5 et 20 cm. Cet ensemble de parcelles, qui représente à peu près 55 % de la forêt, va avoir un âge estimé entre 0 et 70 ans. Sur la situation où on a des individus qui représentent les 3 niveaux, on va avoir environ 15 % de la forêt. Ces 15 % de la forêt correspondent à des individus qui vont avoir entre au moins 170 ans, et souvent plus. On voit donc ici qu'en fait la forêt est un ensemble en équilibre avec des individus jeunes, entre 0 et 70 ans, des individus d'âge mature, autour de 70 ans et 170 ans, et des individus relativement âgés qui ont plus de 170 ans.

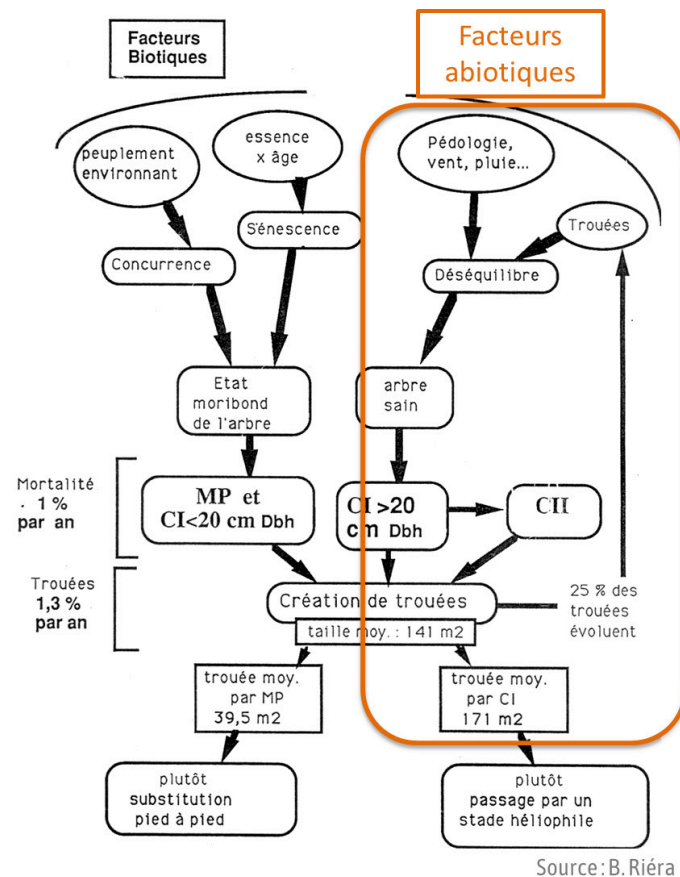
La forêt est un ensemble d'étapes qu'Aubréville a appelé une mosaïque forestière, un ensemble de stades avec des âges différents suivant les endroits qu'on va observer.

5. Suite à une perturbation



Vous avez ici un arbre qui a un port étalé, avec des branches maîtresses importantes. Ce type d'arbre va créer, quand il va tomber et mourir, des perturbations importantes qui sont les chablis. On a deux mécaniques importantes dans la mortalité qui sont liées à des situations, notamment pour les facteurs abiotiques, c'est-à-dire les arbres qui vont tomber sous forme de chablis, et qui sont dues à des mécanismes qui sont à la fois la pédologie, ou le vent, ou la pluie. Ça crée un déséquilibre, et l'arbre qui va tomber va créer une perturbation relativement grande, de l'ordre de 170 m².

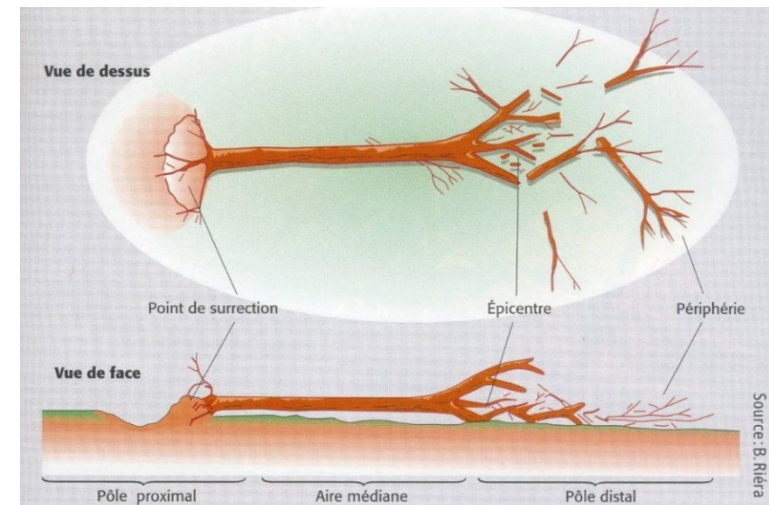
Les mécanismes de la sylvigénèse



Cette perturbation va être favorable pour les espèces qui aiment la lumière, mais aussi l'ombre, et donc vont passer plutôt dans ce mécanisme de succession où on va avoir, quand il y a des héliophiles, un remplacement des héliophiles progressivement dans le temps par des sciaphiles. De l'autre côté, on a une situation où se sont les facteurs biotiques qui vont être les facteurs importants pour la mortalité. Là, c'est essentiellement le peuplement environnant, la

compétition, la concurrence, qui est liée au type d'espèce, et qui est aussi liée à l'âge des individus. Cette mortalité sur pied va créer des petites perturbations et on va rentrer dans ce qu'on appelle des mécanismes de substitution.

Les chablis



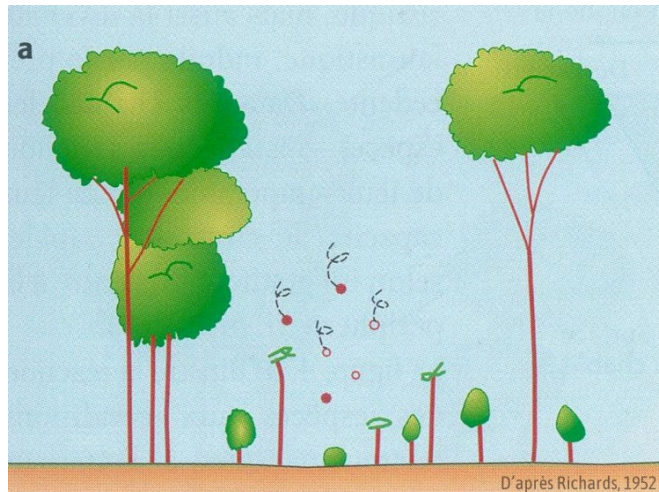
Quand on a un chablis, on va avoir différentes parties dans le chablis qui sont liées, justement, à cette chute d'arbre. À l'endroit où l'arbre était présent, il va y avoir très souvent un déracinement, avec une butte de déracinement. Cet endroit est situé au-dessous de l'ouverture qui a été créée par la chute de l'arbre. Cette ouverture va entraîner beaucoup de lumière, on va donc avoir des espèces qui aiment la lumière, donc des espèces héliophiles, qui vont se développer. À l'opposé, sur la partie distale, on a une situation où on a beaucoup de matière organique qui tombe, donc beaucoup de dégâts. Les graines qui pourront germer, ce sont que les graines qui vont arriver celles de

dessous n'ayant pas de lumière. Ces graines germent généralement pendant la saison des pluies. Mais arrivé à la saison sèche, on se retrouve avec une situation où les racines n'ont pas eu le temps d'arriver jusqu'au sol et donc la réserve en eau du sol n'est pas utilisée par ces plantes, donc on a une mortalité importante. Enfin, dans la partie médiane, on a une situation où les individus qui sont en place, plus des individus qui arrivent sous forme de graine, plus des graines qui sont dans le sol, vont se développer pour refermer cette ouverture et reconstituer ce qu'on appelle "la voûte forestière".

6. Les stades de la régénération

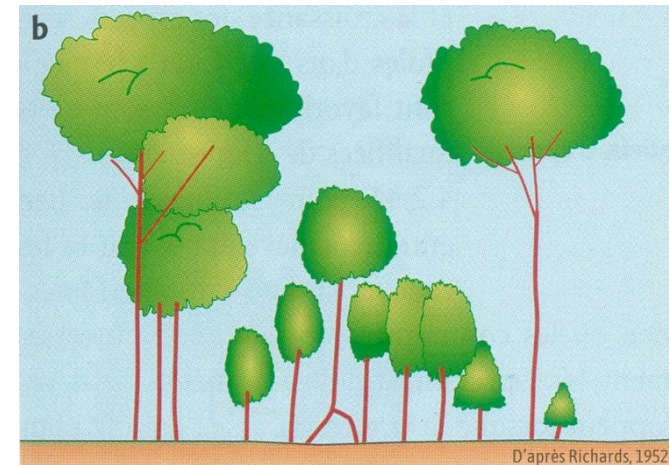
Pour Richards en 1952, il est intéressant de présenter le système qui va permettre cette régénération. Il a décrit 3 stades.

Phase 1 - Installation et réactivation



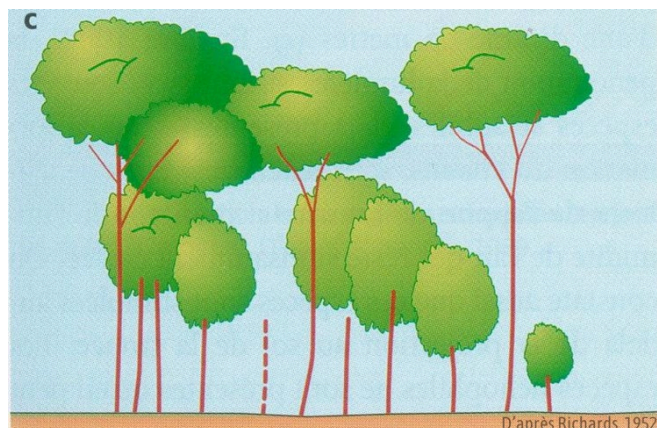
Dans le premier stade, on a les espèces qui sont présentes sous forme de méristème qui vont se mettre à se développer. On a les graines qui arrivent, qui vont aussi se mettre à développer. On est dans ce que Richards appelle "la phase d'installation et de réactivation". On réactive les potentiels et les graines se mettent à germer.

Phase 2 - Croissance et cicatrisation



On a ensuite une phase qui est la phase de la croissance et de la cicatrisation. Les individus ont démarré, dans la phase précédente, et se développent. Les individus les plus grands qui étaient en bordure de l'ouverture vont bénéficier de cette lumière. Tous les méristèmes présents vont en profiter pour se développer. Progressivement, on a une fermeture de cette trouée.

Phase 3 - Stabilisation et structuration



Sur la dernière phase, on arrive à une situation où on va avoir une stabilisation, une structuration. La voûte va se reformer. On va avoir de la croissance, on va avoir une structuration dans l'espace des individus, ça va créer un surcimage, puisqu'il va y avoir de l'ombre qui va être portée sur certains individus qui n'ont plus assez de lumière, et donc vont mourir et rentrer dans le système qu'on appelle déjà la substitution. Cette substitution va faire que certaines espèces vont disparaître. On a bouclé le système, on est revenus à une situation de départ où on a une voûte forestière qui est reconstituée. Cette voûte forestière va permettre de redémarrer un système avec, éventuellement, des chablis, des morts sur pied, qui vont créer des ouvertures, qui vont créer des conditions favorables aux espèces qui aiment la lumière, mais aussi aux espèces d'ombre. On rentre donc dans un système où on boucle pour revenir à une dynamique où on va avoir de nombreuses espèces qui vont pouvoir se maintenir par ce jeu de mortalité et de régénération.

Les rythmes saisonniers des arbres

Isabelle CHUINE

Directrice de recherche au CNRS



Dans toute la zone extratropicale, les arbres ont une activité qui est rythmée par les saisons. La raison en est que les conditions de lumière et de température pendant l'hiver ne sont pas compatibles avec le maintien de l'activité cellulaire.

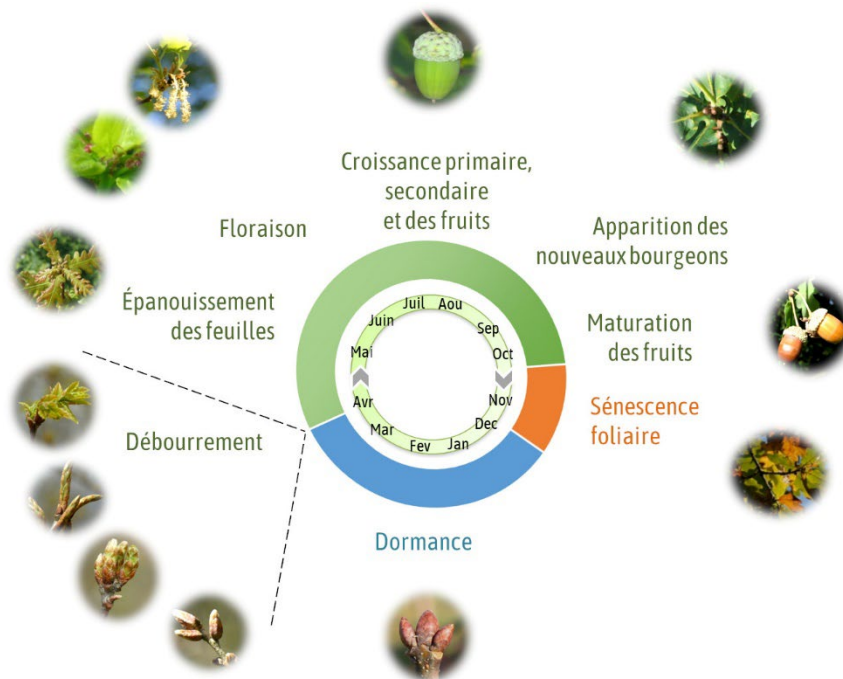
1. Le cycle saisonnier des arbres

Pendant l'hiver, les arbres dits feuillus sont en dormance, ils ne portent que leurs bourgeons, qui sont des structures de résistance au gel et à la déshydratation. La circulation de la sève est également très ralentie.

Au printemps, les bourgeons gonflent, signe que la croissance cellulaire a repris, ils éclatent et laissent apparaître les feuilles et les fleurs. C'est le débourrement et la floraison. Chez les espèces à bourgeons séparés, en général, la floraison a lieu en premier alors que chez les espèces à bourgeons mixtes, elle a lieu après le débourrement. La croissance racinaire et la croissance des rameaux, d'abord en longueur puis en épaisseur, reprennent environ à la même

période, un peu avant ou un peu après le débourrement selon les espèces.

Les fruits se développent, puis les nouveaux bourgeons font leur apparition dès l'été, mais ils restent dormants. La croissance secondaire et la croissance racinaire s'arrêtent ensuite progressivement à la fin de l'été, voire avant si les conditions ont été particulièrement sèches. Arrive enfin la maturation des fruits, suivie de très près par la coloration des feuilles, puis leur chute et le cycle peut alors recommencer.



Source : I. Chuine

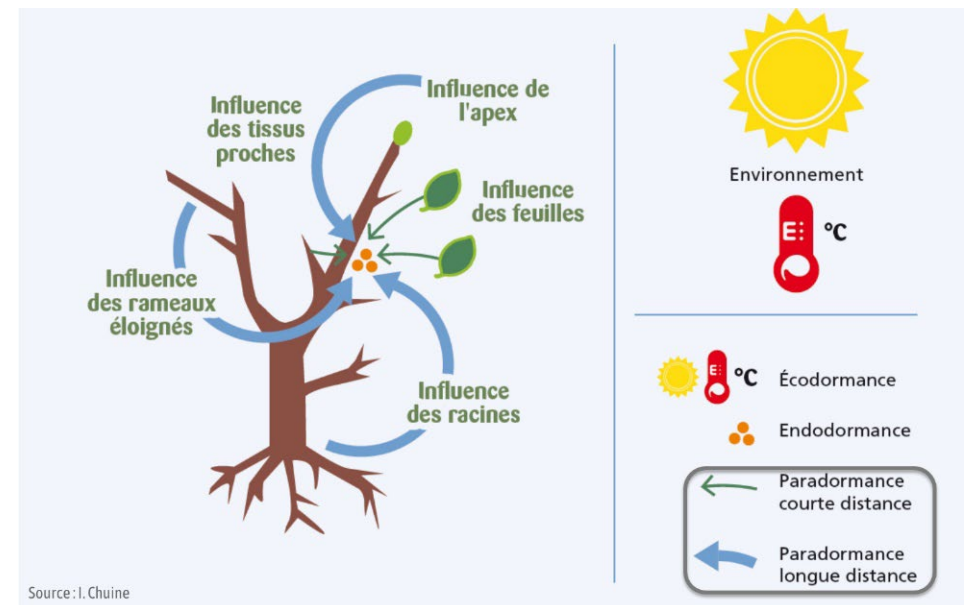
À noter que le cycle d'un arbre à feuilles sempervirentes comporte quelques petites différences du fait qu'il porte des feuilles ou des

aiguilles pendant toute l'année. Les feuilles, les fleurs et futurs fruits passent plus de la moitié de l'année sous forme de bourgeons dormants.

2. La dormance

La dormance des bourgeons comporte plusieurs phases : la paradormance, l'endodormance, et l'écodormance.

Les trois types de dormances



La paradormance s'exerce par les organes en activité et en premier lieu les feuilles à l'aisselle desquelles se forment les bourgeons, mais aussi les fruits à proximité. C'est ce que l'on appelle la paradormance

courte distance. La paradormance s'exerce aussi par les rameaux plus éloignés et même les racines. C'est la paradormance longue distance. Ces organes en activité tirent à eux l'eau, les minéraux, les sucres nécessaires au développement des bourgeons qui en sont alors privés. Ils produisent aussi des hormones inhibitrices de la croissance des bourgeons. Donc, tout cela maintient les bourgeons dans un état de quasi-inactivité.

L'endodormance, quant à elle, est un processus qui a lieu à l'intérieur même du bourgeon, d'où le terme "endo" qui veut dire à l'intérieur. On ne connaît pas encore très bien son déterminisme, mais plusieurs études ont montré que pendant cette phase, un glucide appelé callose apparaissait au niveau des connexions intercellulaires et que les parois cellulaires se modifiaient pour renforcer leur imperméabilité. C'est pendant cette phase que la résistance au gel est maximale. On sait aussi que l'endodormance est levée naturellement pendant l'hiver sous l'action prolongée du froid, c'est-à-dire pendant plusieurs semaines.

Une fois l'endodormance levée, les cellules reprennent alors leur activité qui sera d'autant plus importante qu'il fera chaud et que les jours seront longs. Il s'agit de l'écodormance. L'activité cellulaire est alors pilotée par les conditions extérieures. On ne sait pas très bien ce qui provoque l'entrée en endodormance, mais les hypothèses sont une baisse de la durée du jour et des températures nocturnes. Les températures qui permettent de lever l'endodormance vont de 0, voire peut-être même négatives, jusqu'à 12, voire 15 degrés chez certaines espèces subtropicales. Les températures optimales pour la croissance

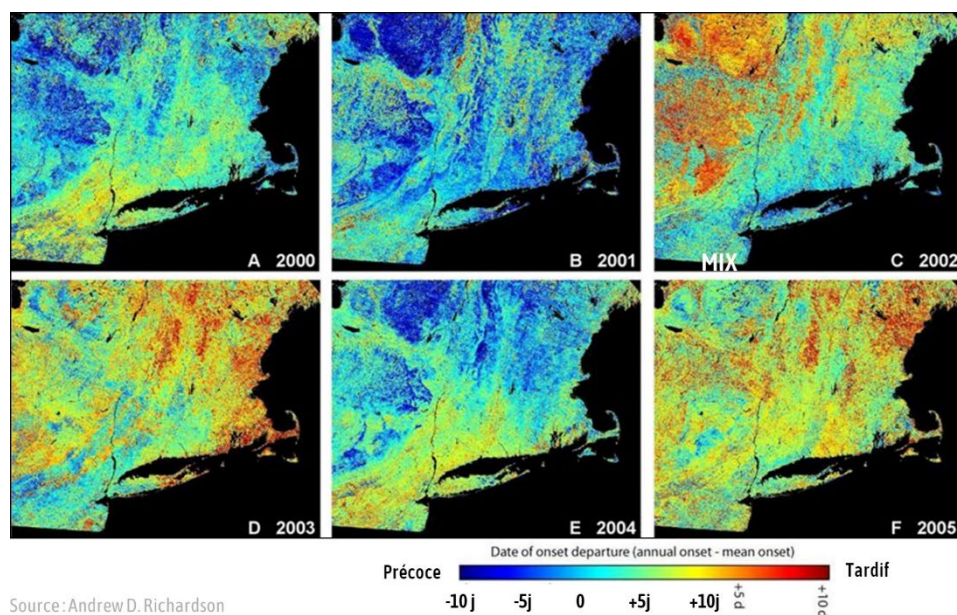
cellulaire pendant l'écodormance varient, elles, entre 20 degrés et 30 degrés selon les espèces.

3. La phénologie

L'étude de ces cycles de développement saisonniers est appelée la phénologie, littéralement la science de ce qui apparaît. Historiquement, l'observation des événements phénologiques, comme la feuillaison ou la floraison, se fait à l'œil et aux jumelles. Si vous souhaitez apprendre comment réaliser des observations phénologiques, il existe un guide dédié à cela intitulé "Les plantes au rythme des saisons" aux éditions Biotope. Les observations sont très chronophages car il faut passer plusieurs fois par semaine aux moments critiques quand les choses évoluent rapidement, notamment au printemps et à l'automne.

Pour gagner du temps, de nouvelles techniques instrumentales ont été développées, comme des caméras accrochées aux arbres ou suspendues au-dessus de la canopée, ou des capteurs de lumière qui vont mesurer la fermeture du couvert au fur et à mesure que les feuilles apparaissent. Et enfin, des radiomètres embarqués sur les satellites qui permettent à grande échelle de suivre le changement de couleur de la surface de la Terre, et notamment l'arrivée des nouvelles feuilles au printemps, ce qu'on appelle la vague verte (images ci-dessous).

Débourrement des feuilles dans le Massachussetts (Etats-Unis) de 2000 à 2005 vu par le satellite MODIS



En France, les recherches et les observations phénologiques se font au sein du réseau TEMPO qui diffuse également sur son portail plus de 2,5 millions de données phénologiques sur l'ensemble du monde vivant. Sachez qu'il existe également deux programmes de sciences participatives associés à TEMPO, l'Observatoire des Saisons et Phénoclim auxquels vous pouvez contribuer pour faire avancer la recherche.

4. Impacts du changement climatique

Étant donné que la température est le principal déterminant de l'activité cellulaire, le changement climatique affecte profondément le cycle annuel de développement des arbres. Le premier effet très visible et général qu'on a observé est que la reprise d'activité au printemps s'est faite de plus en plus tôt dans les dernières décennies, en moyenne 2 jours par décennie. En revanche, la fin d'activité à l'automne a eu tendance à arriver de plus en plus tard, en moyenne 1 jour par décennie. Ce faisant, la période d'activité des arbres a augmenté.

Mais depuis quelques années, on observe, surtout à basse altitude et dans les régions méridionales, que la reprise d'activité au printemps n'est plus aussi précoce qu'attendu, malgré un réchauffement qui va croissant. Ce phénomène a été clairement imputé dans plusieurs études au réchauffement de l'hiver et au manque de froid pour lever la dormance des bourgeons, levée de dormance qui est alors retardée. D'ici quelques décennies, on s'attend à ce que certaines espèces ne puissent plus lever la dormance des bourgeons par manque de froid hivernal.

Depuis une dizaine d'années, on observe de façon répétée des choses qu'on observait très rarement auparavant, comme par exemple un brunissement très précoce des feuilles dès le mois d'août, et des floraisons pendant l'automne et l'hiver chez les espèces à floraison printanière, notamment chez les arbres fruitiers ou ornementaux comme le lilas. Ces événements sont toujours associés à des étés chauds et secs et à des automnes et des hivers très doux.

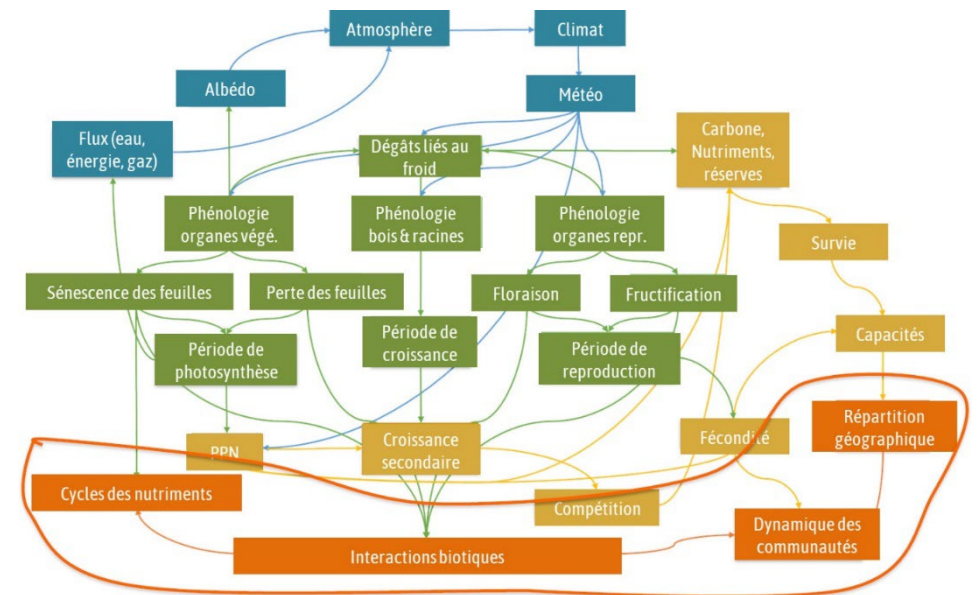
Si les effets du changement climatique ont été plutôt bénéfiques pour les arbres jusqu'aux années 2000 grâce à l'allongement de leur période d'activité, depuis quelques années, on voit se succéder des effets négatifs, comme les dégâts de gel, car les feuilles et les fleurs arrivent trop tôt en saison, et comme le stress hydrique, car les arbres commencent à puiser l'eau plus tôt et assèchent le sol plus rapidement, d'autant que l'évaporation du sol est également plus importante.

5. Impacts écologiques d'un changement de la phénologie des arbres

Ces modifications dans les cycles annuels de développement des arbres (en vert sur le schéma ci-dessous) et toutes les espèces avec lesquelles ils sont en interaction ont des répercussions sur de nombreux processus écologiques à différentes échelles. La phénologie des organes végétatifs influence d'une part les échanges d'eau, de gaz et d'énergie avec l'atmosphère (en bleu sur le schéma), au travers notamment des changements d'albédo de la surface, de la respiration, de la transpiration, de la photosynthèse. En fonction des aléas météorologiques de type gel et sécheresse, le déroulement du cycle végétatif va également déterminer un certain nombre de processus qui sont indiqués ici en jaune sur le schéma, notamment la productivité des arbres, leur croissance, la compétition pour les ressources, et donc leur survie. Le déroulement du cycle reproducteur va, lui, déterminer la fécondité des arbres et donc la régénération des forêts. Mais les traits phénologiques affectent également, directement et

indirectement, des processus à l'échelle de l'écosystème et de la communauté, et notamment les interactions entre espèces, les cycles des nutriments et la répartition géographique des espèces (en orange sur le schéma).

Phénologie des arbres et processus écologiques



Source : I. Chuine

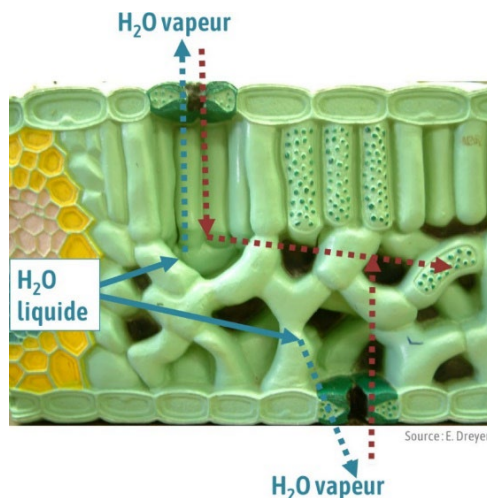
La journée d'un arbre

Erwin DREYER
Directeur de recherche à l'INRAE



1. Problématique

Les arbres, comme toutes les plantes, sont fortement influencés par le microclimat local qu'ils subissent. Les composantes du microclimat les plus impactantes sont le rayonnement lumineux intercepté par la feuille, la température et le déficit en humidité de l'air. Ce microclimat conditionne la transpiration des feuilles, qui est le moteur de la circulation de l'eau dans l'arbre, et il conditionne la photosynthèse, qui est la source de carbone, indispensable pour la croissance et la survie de l'arbre. Pour comprendre ces processus, il nous faut examiner une coupe dans une feuille.



Vous avez ci-dessus un modèle très simplifié de structure de feuille. Dans une feuille, la transpiration est provoquée physiquement par le rayonnement reçu, le déficit d'humidité de l'air et la température. Une cuticule imperméable recouvre l'épiderme et la périphérie des feuilles, et protège la feuille de la déshydratation. La photosynthèse, elle, requiert de la lumière visible comme source d'énergie. Elle n'est donc active que pendant la phase diurne des cycles. Elle requiert aussi du gaz carbonique, qui est présent en faible quantité dans l'atmosphère. En faible quantité du point de vue de la plante, pas du point de vue du climat. Ce gaz doit pénétrer dans les feuilles, alors même que la cuticule lui est totalement imperméable. L'entrée de ce gaz, absolument nécessaire pour la photosynthèse, ne peut se faire que grâce à la présence de stomates, qui sont des petits pores dans les épidermes, qui peuvent s'ouvrir et se fermer grâce à des processus actifs et la perception de signaux qu'on comprend maintenant très bien. Il y a, de ce fait, un compromis en jeu. La photosynthèse n'est possible que si les stomates sont ouverts et si le gaz carbonique peut pénétrer, ce qui entraîne nécessairement une plus forte transpiration. Inversement, une limitation de la transpiration ne peut que conduire à une baisse de photosynthèse, en limitant l'entrée de gaz carbonique dans les feuilles.

Chambre de mesure de
la photosynthèse
et de la transpiration



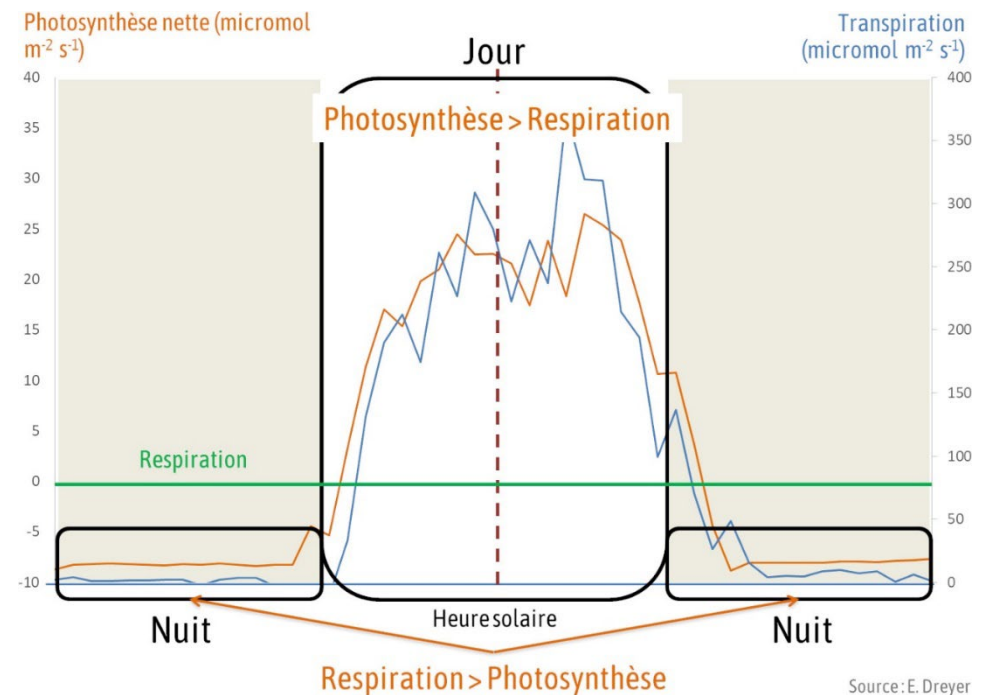
2. La journée d'un arbre

Nous savons mesurer les échanges entre les feuilles individuelles et l'atmosphère, en utilisant des chambres de mesure comme celle qui est sur cette photographie. De nombreux jeux de données décrivent ainsi finement les variations de photosynthèse et de transpiration en fonction du microclimat. Nous savons aussi mesurer la photosynthèse, cette fois-ci à l'échelle de la canopée, du couvert forestier, en utilisant des systèmes de mesure des flux de différents gaz entre la canopée et l'atmosphère. La photo ci-dessous vous illustre une tour de mesure qui est installée en Guyane, dans le site de Guyaflux à Paracou, et qui mesure, depuis une quinzaine d'années, régulièrement, à un pas de temps semi-horaire, les flux de gaz carbonique, de vapeur d'eau, et le rayonnement au-dessus de la canopée guyanaise.

Tour de mesure de différents gaz



Ces changements conduisent à une impressionnante dynamique journalière de la photosynthèse et de la transpiration. Durant la nuit, la transpiration est très faible. Elle augmente en cours de journée et elle redevient très faible en fin de journée. De même, la nuit, les feuilles libèrent du gaz carbonique par la respiration, et le jour, elles en absorbent des quantités importantes, quand la photosynthèse domine largement la respiration.



Les variations rapides que vous voyez en milieu de journée sont dues à des passages nuageux qui modifient le rayonnement et le microclimat, et donc le fonctionnement de la canopée à un pas de temps très court. Nous sommes en zone tropicale humide, et en zone

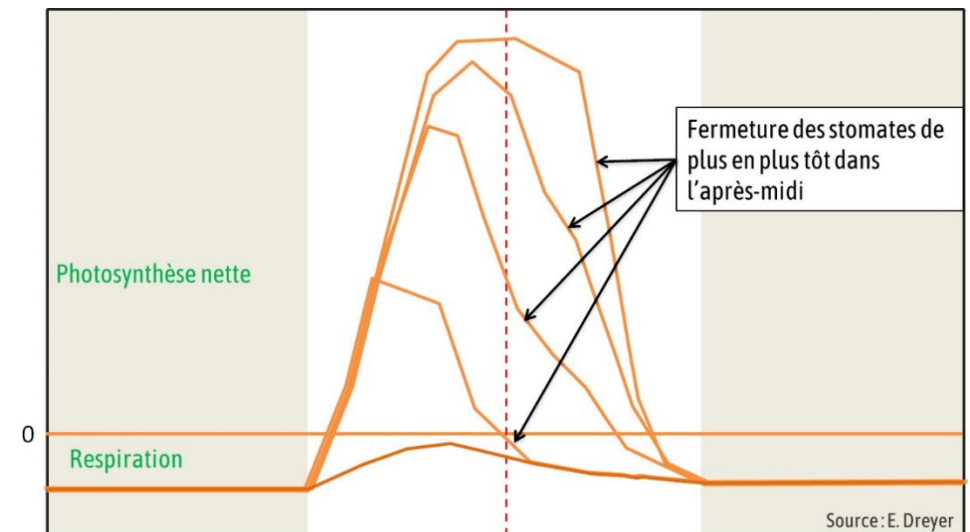
tropicale humide, les conditions, rayonnement, température, sont souvent optimales pour la photosynthèse. De telles conditions optimales de température, de rayonnement et d'humidité de l'air ne sont pas la règle générale. Comme pour tous les processus physiologiques, la photosynthèse dépend de la température. Son optimum thermique est aux alentours de 25-28 °C, et en dessous et au-dessus de ces températures, elle baisse fortement. Par ailleurs, la photosynthèse et la transpiration ne présentent pas les mêmes réponses au rayonnement intercepté. La photosynthèse peut être saturée, alors que la transpiration continue à augmenter quand le rayonnement augmente. Dans ces conditions, garder les stomates pleinement ouverts tout au long de la journée, alors même que la photosynthèse est réduite et limitée sous forte température et sous très fort rayonnement, ce qui entraîne en même temps de fortes transpirations, serait contre-productif. Cela conduirait à un gaspillage d'eau sans gain réel en carbone pour la plante, alors même que l'eau puisée dans le sol est une ressource rare. Effectivement, on constate souvent des baisses de conductance stomatique en deuxième partie de journée, et on observe ainsi de fortes réductions de photosynthèse en journée, souvent accompagnées de baisses de transpiration. Une asymétrie apparaît alors entre la photosynthèse du matin et celle de l'après-midi.

3. Fonctionnement en cas de sécheresse

Que se passe-t-il quand la disponibilité en eau du sol baisse fortement, comme pendant l'été 2022 en Europe de l'Ouest ? Les stomates se ferment, réduisant très fortement la photosynthèse, alors même que

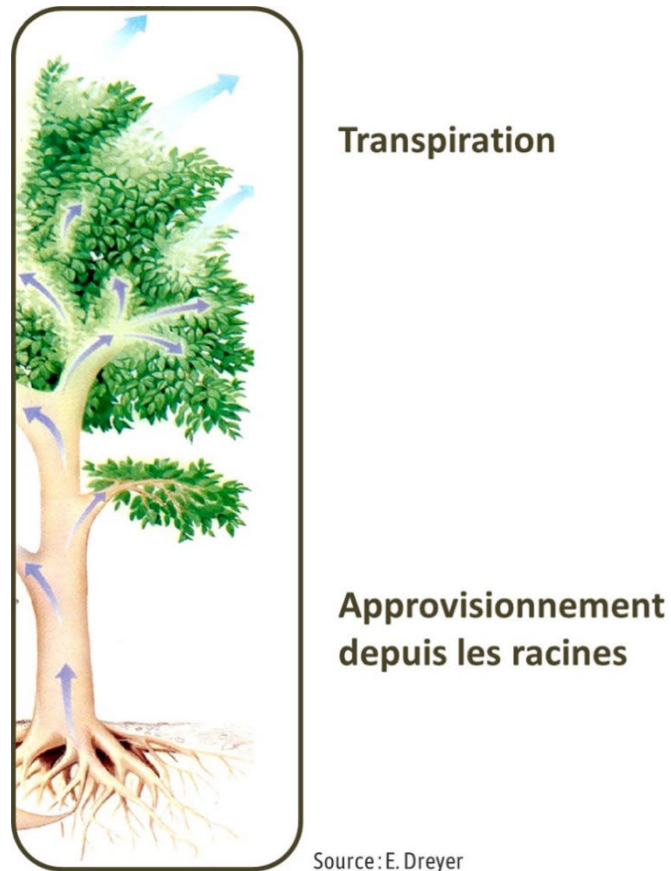
la température et le rayonnement sont à l'optimum. Dans la réalité, souvent, sécheresse va de pair avec fortes températures, comme pendant cet été, avec des températures supérieures à 30 degrés qui sont déjà au-delà de l'optimum de photosynthèse. On observe alors, du fait de cette fermeture des stomates et pendant des journées successives de sécheresse croissante, une augmentation de l'asymétrie pendant les cycles diurnes due à cette fermeture des stomates qui est plus marquée dans l'après-midi.

Circulation de la sève sous tension et non sous pression



Quand les teneurs en eau du sol deviennent très faibles, les stomates peuvent être totalement fermés. Cela se traduit alors par une photosynthèse nulle et une très faible transpiration qui, elle, n'est jamais totalement nulle puisque la cuticule est légèrement perméable à la vapeur d'eau. Il nous faut maintenant replacer ces observations

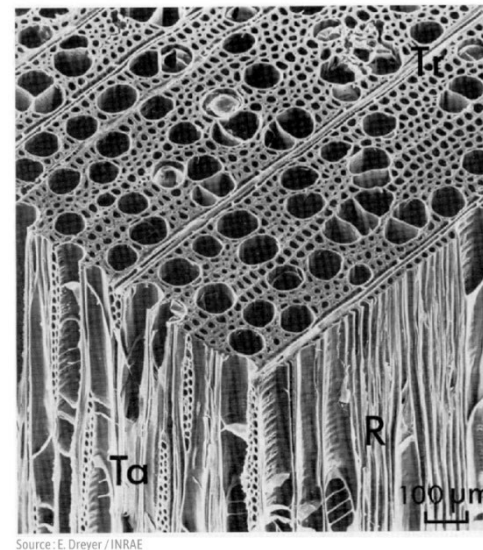
sur les feuilles dans un contexte global de l'arbre, comme il est schématisé sur la figure que vous voyez.



En effet, l'eau s'évapore par les stomates des feuilles et est continuellement remplacée par de l'eau absorbée par les racines qui, elle, circule dans l'arbre à travers des structures conductrices spécialisées qui sont les vaisseaux du bois. C'est bien la transpiration des feuilles qui provoque physiquement la montée de l'eau, c'est-à-

dire de la sève brute, des racines vers les feuilles. La circulation de l'eau, de la sève brute, se fait sous tension et non pas sous pression. Cette continuité des colonnes d'eau, depuis les feuilles jusqu'aux racines, est une propriété remarquable des arbres et des plantes supérieures en général. Cette propriété et cette continuité sont la condition nécessaire pour que la circulation de l'eau puisse se faire, depuis les racines jusqu'à des hauteurs qui sont parfois impressionnantes. Ça peut aller jusqu'à 100 mètres de hauteur dans le cas de séquoias ou de certains eucalyptus qui peuvent atteindre ces hauteurs.

4. Photosynthèse et risque de cavitation

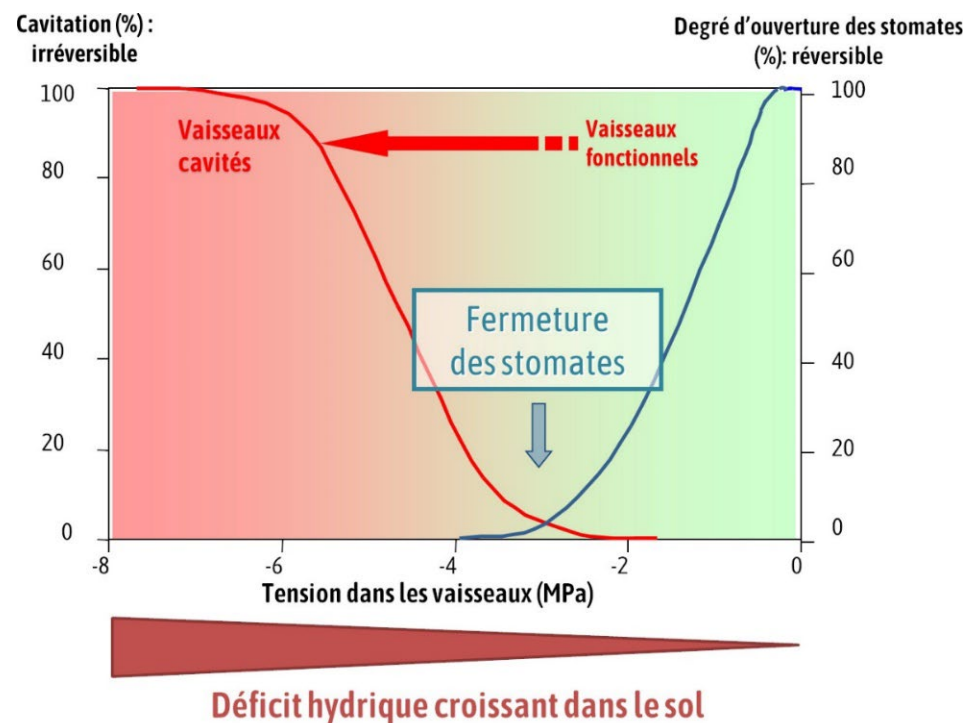


Les vaisseaux de bois que vous voyez sur la coupe anatomique prise en microscope électronique sont les organes qui permettent la conduction de l'eau, et ce sont des tubes de grande longueur qui sont vides, morts. C'est du tissu mort, comme vous le voyez bien sur l'image prise en microphotographie électronique. La circulation de la sève dans le bois ne va pas sans risque, parce que les colonnes

d'eau sont sous tension. Si les tensions deviennent trop fortes, ce qui peut arriver si l'arbre transpire trop ou n'a plus d'eau à sa disposition, il peut y avoir rupture de ces colonnes, et cette rupture est irréversible.

C'est ce qu'on appelle le processus de cavitation, qui peut se produire dans les vaisseaux. Quand de nombreux vaisseaux cavitent, la capacité du bois à conduire la sève brute, donc l'eau, devient de plus en plus faible. Le risque d'apparition de cavitation dépend fortement de l'anatomie du bois et varie entre espèces. Il est très généralement nettement plus faible dans des espèces présentes dans des zones arides et devant survivre à de longues saisons sèches que dans des espèces européennes qui sont soumises à un climat plus tempéré.

Les vaisseaux du bois



Source : E. Dreyer / INRAE

Est-ce que le risque de cavitation et le fonctionnement des stomates sont, d'une certaine façon, corrélés ? Oui. On se rend compte que dans pratiquement tous les cas, lorsque les tensions dans les colonnes d'eau augmentent, pendant une sécheresse, par exemple, les stomates se ferment bien avant que la cavitation ne commence. On le voit sur la figure ci-dessus qui montre l'évolution de la conductance stomatique et de la cavitation en réponse à un déficit hydrique croissant. Les espèces très vulnérables à la cavitation ferment leurs stomates plus tôt pendant l'évolution de la sécheresse que des espèces qui sont peu vulnérables. On a donc l'impression que la régulation stomatique de la transpiration joue un rôle de protection contre le risque de cavitation.

5. Conclusion

Les variations diurnes de photosynthèse et de transpiration présentent une composante passive, qui est modulée directement par le climat, et donc par le rayonnement, par la température, par le déficit d'humidité de l'air. Mais elles présentent aussi une composante active, qui est due aux mouvements des stomates, mouvements d'ouverture et de fermeture de ces stomates, qui permet d'optimiser, dans une certaine mesure, la photosynthèse par rapport à la transpiration. On peut considérer que la transpiration constitue des pertes d'eau pour la plante. Les processus qui pilotent l'ouverture et la fermeture des stomates sont de mieux en mieux connus. Ce qui reste encore mystérieux, c'est cette remarquable coordination entre la régulation de la transpiration par les stomates et la limitation du risque de cavitation dans le xylème. C'est un sujet de recherche passionnant.

Trajectoires évolutives récentes des arbres

Antoine KREMER
Directeur de recherche à l'INRAE



Nous allons évoquer les facteurs écologiques, génétiques ou évolutifs qui ont pu contribuer à la diversité ou au succès des arbres sur notre planète. En effet, les arbres sont présents partout, à l'exception bien sûr des zones polaires, des zones de haute altitude et des zones désertiques. Et on peut s'interroger raisonnablement sur les causes et les facteurs qui ont pu contribuer à ce succès.

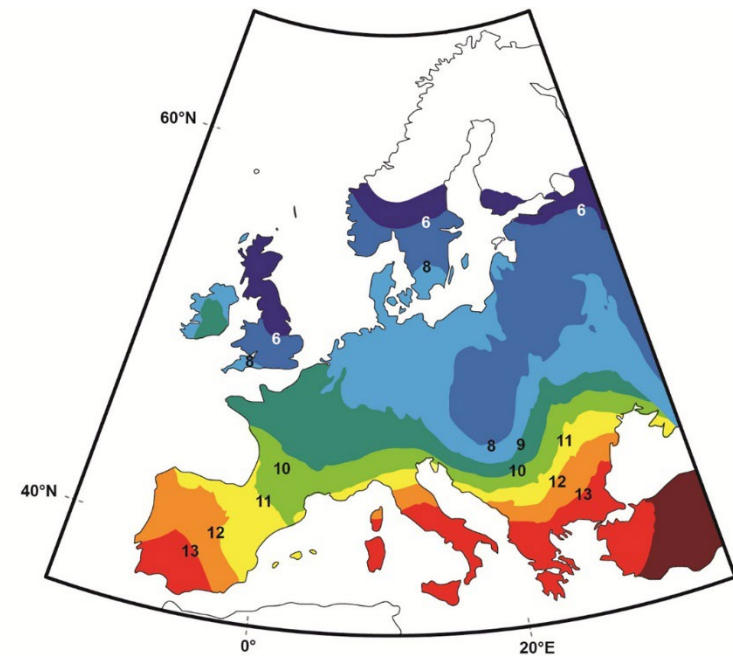
1. Trajectoires historiques des arbres

Pour ce faire, il faut faire appel à l'histoire et voir les trajectoires historiques et évolutives de ces espèces pour comprendre ces mécanismes. Nous allons brièvement revenir sur les facteurs historiques principaux qui ont modulé ces trajectoires. Pour ce faire, on va remonter à l'époque à laquelle les espèces que nous connaissons actuellement étaient déjà présentes dans nos régions, c'est-à-dire qu'on va se situer à la fin du Tertiaire, début du Quaternaire.

Des espèces ont connu des vagues d'extinction plus importantes en Europe qu'en Amérique du Nord. C'est dû à l'orientation des obstacles, handicapant la migration, qui sont orientés est-ouest en Europe. Il y a

beaucoup d'espèces qui ont disparu. Ces variations climatiques ont induit des mouvements de migration entre le sud et le nord. Sur l'exemple des chênes, ça a pris à peu près 6 000 à 7 000 ans pour reconstituer l'ensemble de l'Europe.

Migration des chênes durant l'holocène



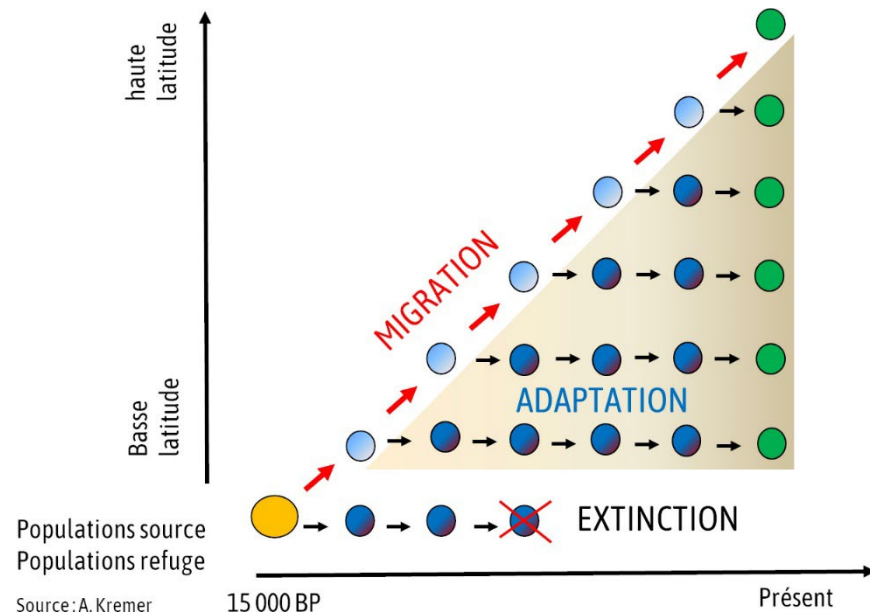
Source : Giesecke et al. (2017)

2. Mécanismes sous-jacents

Les mécanismes sous-jacents qui sont responsables du succès des arbres à l'issue notamment de ces cycles glaciaires et interglaciaires sont d'une part la migration. Des espèces ont suivi le climat, mais il y

en a qui sont restées sur place et qui se sont adaptées. On a eu des phénomènes d'adaptation. D'autres, par contre, n'ont pas pu s'adapter ni migrer et ont donc disparu. On peut s'interroger sur les différents facteurs qui ont contribué à la migration et à l'adaptation.

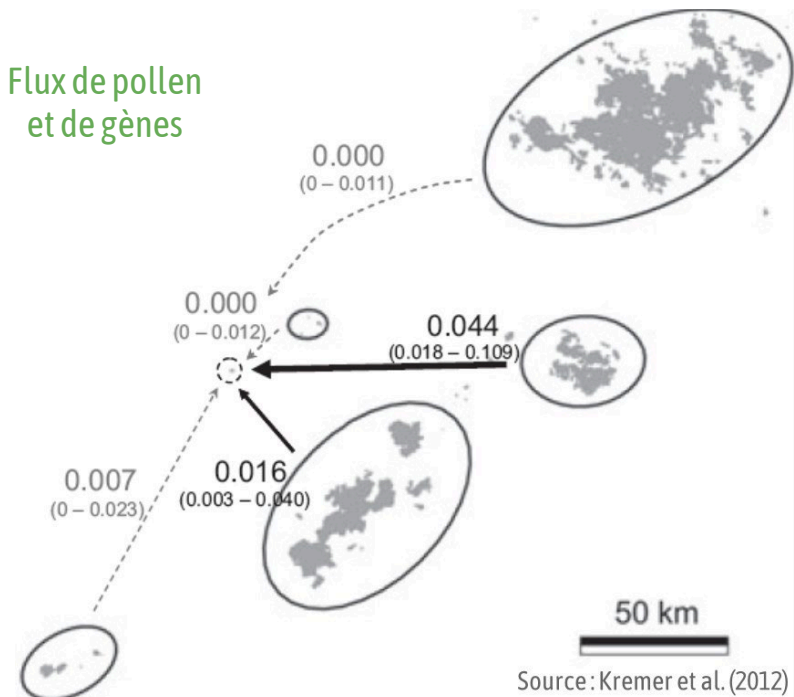
Microévolution des arbres durant l'holocène



A cet égard, on peut mentionner notamment les dynamiques démographiques particulières des arbres. On note notamment que les arbres sont capables de produire un très grand nombre de semis, de descendants, qui vont subir le filtre de la sélection naturelle. Plus ce nombre de descendants est important, plus l'efficacité de la sélection peut être également importante.

Il y a, d'une part, cette dynamique démographique particulière. Il y a en second lieu les capacités des arbres à partager leurs informations génétiques par flux de pollen sur plusieurs dizaines, voire plusieurs centaines de kilomètres. Ces capacités d'échange de gènes entre populations sont vraies également entre espèces, c'est là aussi une caractéristique des arbres. Pratiquement tous les genres, et notamment les chênes, en Europe et ailleurs, comprennent des espèces qui sont capables de s'hybrider entre elles. C'est ce qu'on appelle les chênes blancs européens qui sont notamment présents en France. Ces quatre espèces présentes en France sont capables de s'hybrider et on sait aujourd'hui que l'hybridation permet d'introduire des gènes facilitant l'adaptation d'une espèce à partir du gain de gènes venant d'une autre espèce.

Flux de pollen et de gènes



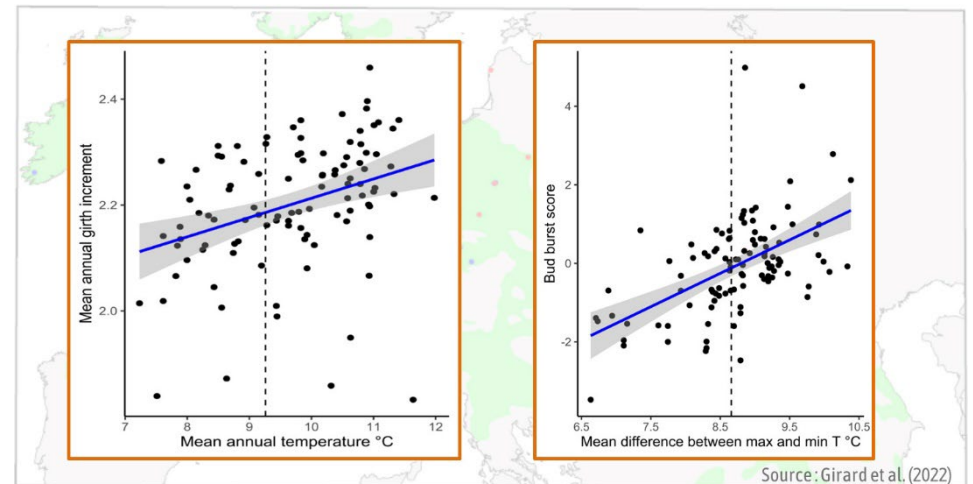
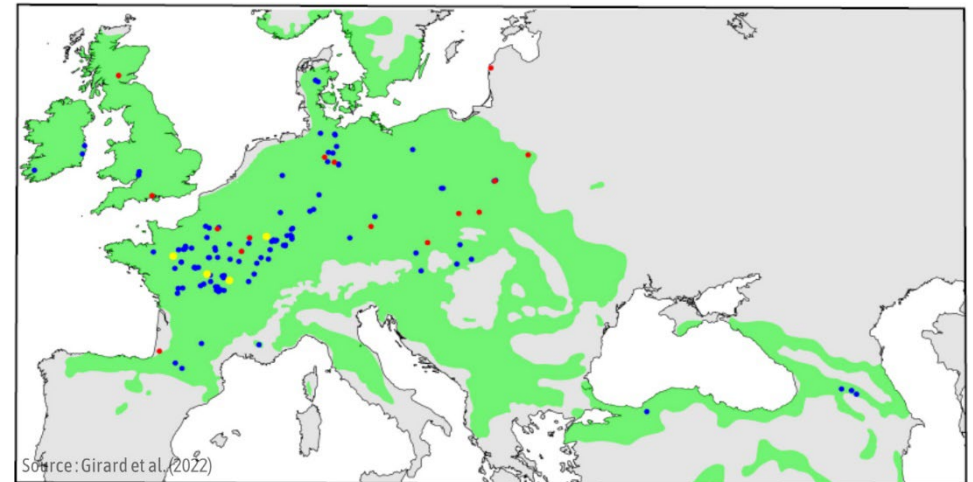
Le résultat de ces particularités démographiques et ces capacités d'échange de gènes est la diversité très élevée de ces espèces, des arbres, la diversité génétique. Si vous comparez deux arbres à l'intérieur d'une forêt ou deux chênes à l'intérieur d'une forêt pris au hasard, ils sont 10 fois plus polymorphes, plus divers génétiquement que deux individus pris au sein d'une population humaine.

3. L'adaptation

La seconde conséquence de ces mécanismes, c'est finalement l'adaptation qui est le résultat de la sélection naturelle.

Qu'est-ce qu'un test de provenance ? On récolte différentes populations venant de différents endroits de l'aire de distribution d'une espèce actuelle, on les implante dans un même endroit et on constate les différences qui peuvent exister. On a aujourd'hui plus de 50 ans de résultats et d'expérimentation sur ces tests de provenance. On met clairement en évidence que les différences génétiques entre différentes populations de chênes sessiles sont liées aux températures d'origine de ces populations. Cela a un impact visible sur la croissance ou pour la date de débourrement en fonction de la température d'origine des populations. Ces facteurs climatiques ont généré une meilleure adaptation.

Les tests de provenance



On pourrait également évoquer, mais on n'a pas le temps aujourd'hui, les facteurs biotiques, les pressions que peuvent constituer les agents pathogènes, voire les grands mammifères et ongulés qui ont existé

dans nos forêts à l'arrivée de l'homme, qui ont également constitué autant de pressions.

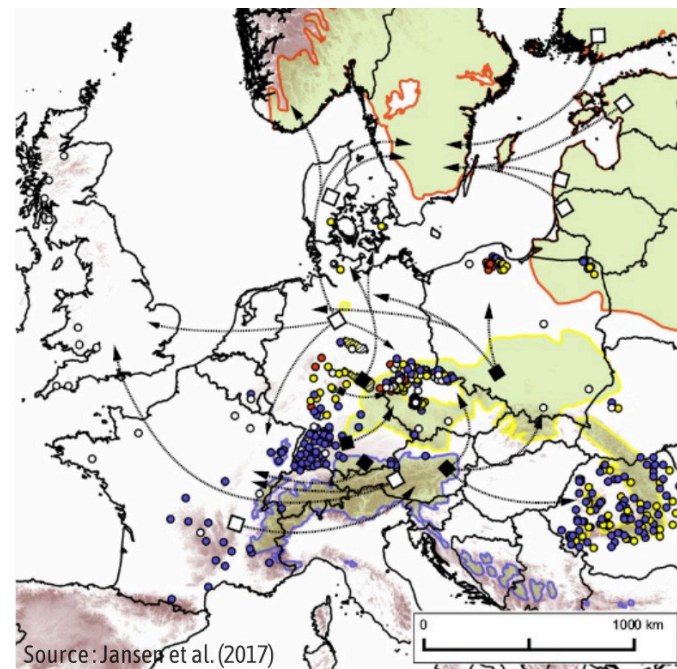
4. Influence des humains

Plus récemment, il faut clairement évoquer également l'intervention de l'homme sur la structure génétique et la variabilité génétique des arbres. À cet égard, on peut citer trois phénomènes.

D'une part, la mise en place de la sylviculture, qui est maintenant en place depuis plus de 1 000 ans, et qui s'est concrétisée par des défrichements et également des replantations, mais souvent des surexploitations d'arbres et la mise en place de règles culturales qui peuvent modifier la composition génétique.

On peut mentionner également, de manière plus récente, le transfert de populations en Europe et depuis l'Amérique également en Europe depuis Christophe Colomb. Il y a beaucoup d'espèces nord-américaines qui ont été introduites en Europe. En Europe, notamment, même pour les espèces européennes, il y a eu des transferts de population, par exemple depuis 1850 pour l'épicéa, pour le pin sylvestre. En France, on a importé des graines venant de Russie. Les Allemands ont transféré des populations de chênes venant de Yougoslavie jusque dans le nord de l'Allemagne.

Les transferts d'espèces



En troisième lieu, on peut bien sûr citer la sélection génétique qui a contribué à façonner également la diversité des espèces. Sélection génétique, qui est en place depuis maintenant plus de 50 ans pour les espèces à croissance rapide, notamment le peuplier, le douglas, le pin maritime.

Bref, tous ces mécanismes de domestication ont suscité des préoccupations en matière de conservation, de conservation génétique, et on peut conclure cette partie en mentionnant notamment les efforts de conservation qui sont conduits aujourd'hui autant sur les espèces domestiquées que sur les espèces non domestiquées.

Changement climatique, arbres et épigénétique

Stéphane MAURY
Professeur à l'université d'Orléans



1. Contexte

Vous avez peut-être constaté dans l'actualité, à la radio, à la télé ou dans les journaux, qu'il est fréquemment mentionné que les arbres meurent de soif ou sont victimes de la sécheresse. L'année 2022 n'a pas échappé à ce constat. En fait, les scientifiques ont montré il y a maintenant un peu plus de 10 ans, tel que sur la publication d'Allen et al., qu'il y a un déclin forestier à plusieurs endroits en Europe et dans le monde, avec un déclin partiel à total suivant les massifs.



L'étude d'Hammond et al. en 2022 dans "Nature" montre que ce constat est global sur la planète et qu'il s'accélère.

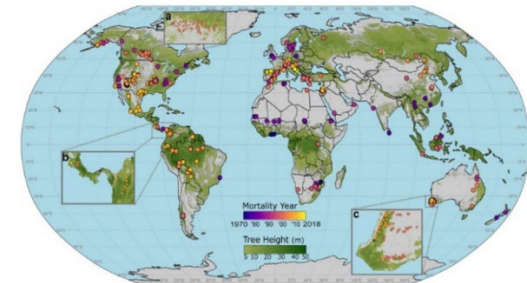
Article | Open Access | Published: 05 April 2022

Global field observations of tree die-off reveal hotter-drought fingerprint for Earth's forests

William M. Hammond , A. Park Williams, John T. Abatzoglou, Henry D. Adams, Tamir Klein, Rosana López, Cuauhtémoc Sáenz-Romero, Henrik Hartmann, David D. Breshears & Craig D. Allen

Nature Communications 13, Article number: 1761 (2022) | [Cite this article](#)

14k Accesses | 17 Citations | 765 Altmetric | [Metrics](#)



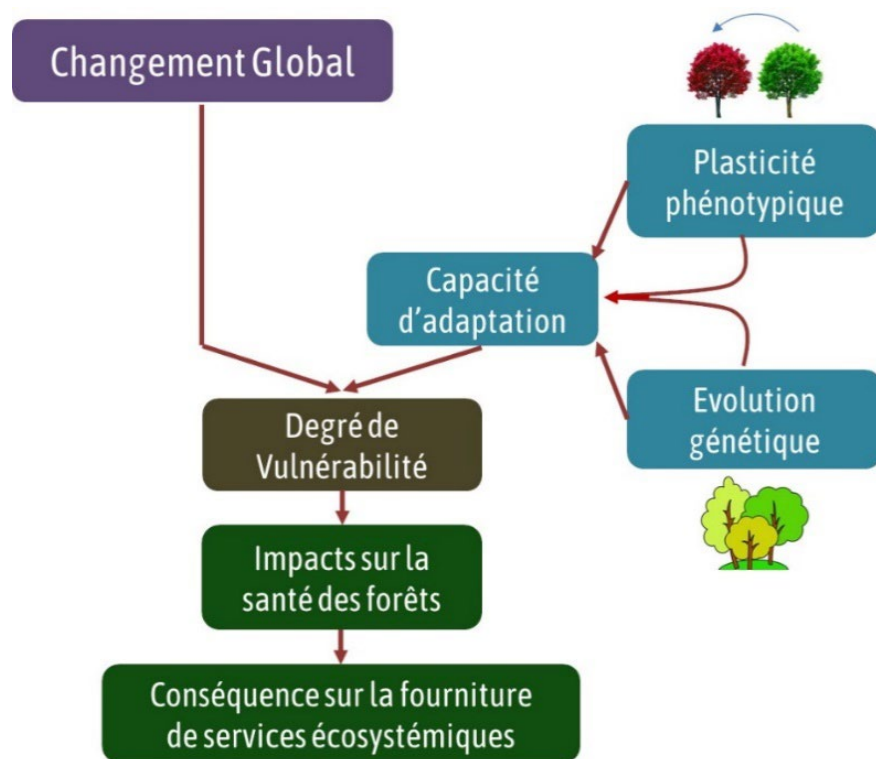
Les deux processus clés qui sont associés à cette mortalité qui s'accélère sont la sécheresse et la canicule. Il est alors important pour les chercheurs de mieux comprendre ce qui se passe dans ce processus, et notamment de mieux comprendre les effets du changement global, ici on parle de changement climatique uniquement, qui affecte la santé des forêts la fourniture des services écosystémiques.

2. Le cadre théorique général

La capacité d'adaptation des arbres et leur survie va devenir un enjeu clé pour l'étude des forêts et du changement climatique. Pour le

biologiste, il y a 2 grands processus importants. Le premier est tout ce qui est évolution génétique ou adaptation au niveau des populations. Le deuxième processus est la plasticité phénotypique qui se joue au niveau de l'individu et qui permet une réponse adaptée à une variation de l'environnement. Ces 2 processus peuvent participer à la capacité d'adaptation des arbres. Ce que l'on essaie de mieux comprendre, ce sont les sources de flexibilité pour ces 2 processus.

Sources de flexibilité ?



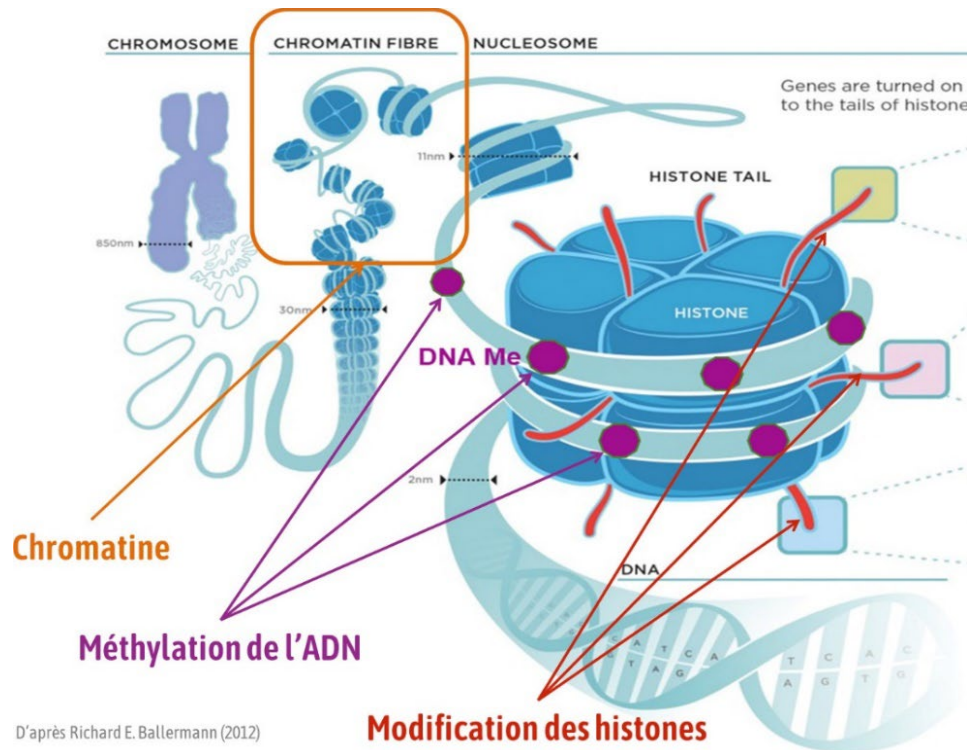
D'après Plomion et Maury, in press

La première chose qui est évidente est l'influence de la génétique. De nombreuses études à l'international sont menées pour mieux comprendre la diversité génétique et les capacités d'adaptation des arbres. La deuxième composante est l'épigénétique. Elle correspond à un nouveau pan de science depuis à peu près une vingtaine d'années qui a été largement étudié dans divers journaux tels que "Science" et "Nature", mais également relayé dans des journaux plus grand public, tel que "Time". L'objectif est de comprendre que la génétique, ou la séquence d'ADN, n'est pas notre seule source d'héritabilité. L'épigénétique a ceci d'intéressant, c'est que c'est une composante en lien avec l'environnement des individus.

3. L'épigénétique

On a quelques exemples bien connus de mise en évidence de l'épigénétique. Le premier est celui de la caste des abeilles avec les reines et les ouvrières, correspondant à un mécanisme épigénétique lié à la gelée royale. Il y a aussi le cas des souris agouti, et puis celui de ces plantes capables de mémoriser ce froid et d'attendre au printemps la bonne photopériode pour fleurir. Il a été montré que ce processus est contrôlé uniquement par épigénétique.

Si on parle de génétique, on parle de séquence d'ADN. Si on parle d'épigénétique, comme vous pouvez le voir sur ce schéma, on parle souvent de chromatine.

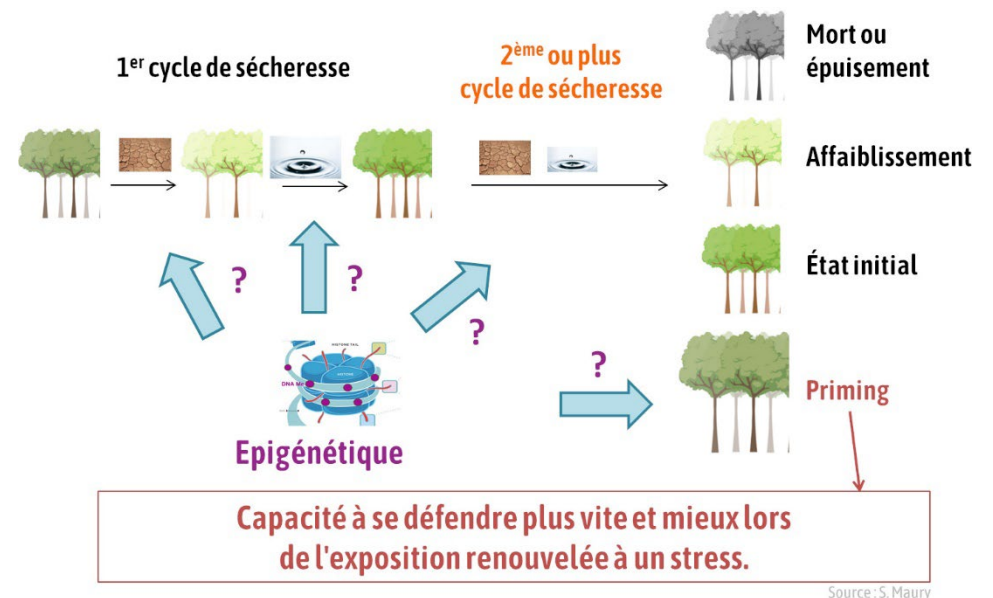


La chromatine est l'ADN associé avec les protéines histones qui va former la structure présente dans le noyau des cellules eucaryotes, et qui est capable de se compacter ou décompacter, donnant accès aux séquences, et notamment aux gènes. Pour contrôler la compaction de la chromatine, il y a des petites marques, les méthylations de l'ADN, ou des modifications des histones qui vont, en réponse à des variations de l'environnement, modifier la chromatine et sa structure. L'épigénétique correspond ainsi à une capacité de mémoire de l'environnement et elle est transmissible par mitose ou par méiose. Elle devient dans ce cas-là très intéressante pour les organismes vivants.

4. Epigénétique, forêt et sécheresses

Dans le cas de la forêt et des sécheresses, en quoi l'épigénétique pourrait-elle jouer un rôle ? Elle pourrait déjà participer lors de la première réponse de l'arbre à la sécheresse.

Il y a d'abord une perte en eau, puis un réarrosage qui arrive très souvent, dans la plupart des cas, au moins en automne. Est-ce que l'épigénétique intervient dans ce processus de cycle de sécheresse ? Puis, comme c'est de plus en plus récurrent, s'il y a un deuxième cycle de sécheresse, proche ou l'année suivante, est-ce que les arbres, qui vivent très longtemps, vont également avoir une composante épigénétique lors de cette deuxième réponse et, éviter au lieu de mourir, peut-être d'avoir une meilleure réponse à cette deuxième sécheresse, voire ce qu'on appelle le "priming" ?



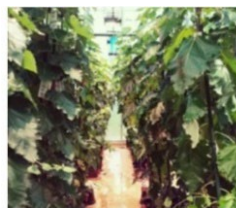
Chez la plante modèle *Arabidopsis thaliana*, le "priming" a été décrit comme "la capacité à mieux se défendre lors d'une deuxième exposition à un stress". Il a été montré comme étant contrôlé par l'épigénétique. Qu'est-ce que l'on sait pour l'instant de cette réponse épigénétique chez les arbres ?

5. Mise en évidence scientifique

On a beaucoup de travaux qui décrivent, lors d'un stress, la réponse épigénétique. Chez le peuplier, arbre modèle, on peut faire des clones par bouturage. Il n'y a donc aucune variation génétique. On peut les mettre en serre, en conditions contrôlées avec sécheresse et réarrosage. On peut ainsi moduler clairement la sécheresse. Les études ont montré que la variation épigénétique ne se faisait que dans le bourgeon au niveau des cellules méristématiques qui sont capables de donner la future pousse, et uniquement dans les jeunes feuilles apparues au cours de la sécheresse. Il y a donc bien un rôle, ou en tout cas un remodelage épigénétique au cours des stress.

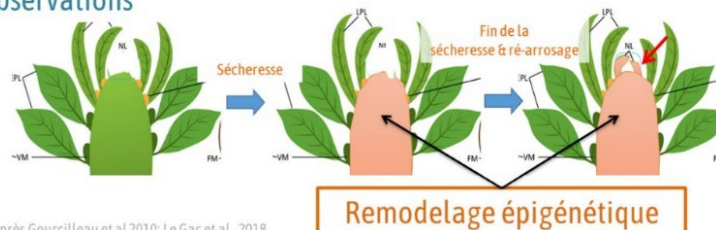
Protocole

Clones, en serre, situations contrôlées



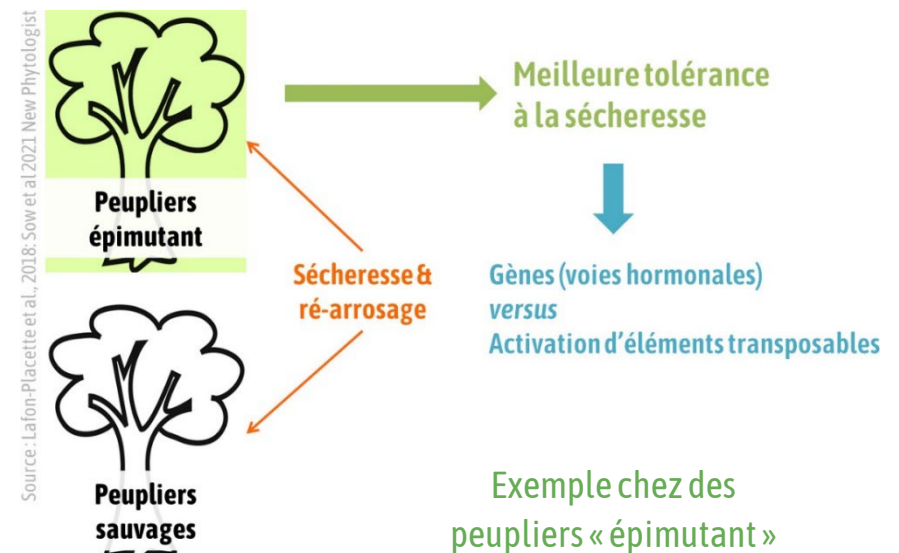
Exemple chez le peuplier

Observations



D'après Gourcilleau et al 2010; Le Gac et al., 2018

Est-ce que ce remodelage a un rôle biologique pour l'arbre ? Pendant longtemps, la question est restée posée. Une façon d'y répondre a été l'utilisation de peupliers "épimutants". Ces peupliers "épimutants" ont une modification de leur composante épigénétique par rapport aux peupliers sauvages. Si on les place en conditions de plasticité avec sécheresse et réarrosage, ils devraient alors répondre différemment si la composante épigénétique joue un rôle. C'est ce qui a été observé, avec même la surprise d'avoir une meilleure tolérance à la sécheresse chez ces arbres "épimutants".



Une fois qu'on a ce constat, on peut ensuite, par des approches de génomique, rechercher quelles sont les cibles qui étaient épigénétiquement différentes entre l'épimutant et le sauvage. On a trouvé essentiellement des gènes contrôlant les voies hormonales, ces hormones permettant la réponse de l'arbre aux contraintes telles que la sécheresse. C'est donc un contrôle sur les voies physiologiques. Mais

ce qui a été aussi observé est que modifier la méthylation de l'ADN a provoqué une réactivation des éléments transposables, séquences capables de bouger dans le génome et donc de créer des mutations somatiques. On a donc un processus assez complexe mais qui semble jouer un rôle clair dans le cadre d'un cycle de sécheresse et réarrosage.

6. La mémoire des arbres

Que se passe-t-il lors d'un deuxième cycle de sécheresse ? Peut-on parler de mémoire ou de "priming" chez les arbres ? La première chose que l'on peut dire est qu'en effet, les arbres ont une mémoire. C'est le cas d'un exemple bien démontré par des collègues norvégiens sur *Picea abies*. Chez cet arbre-là, ils ont pris un embryon zygotique, dans une graine, ils l'ont mis en culture *in vitro* en laboratoire, ils ont fait une multiplication clonale par embryogénèse somatique, et les petits arbres qu'ils ont obtenus sont tous génétiquement identiques.

Exemple chez *Picea abies*

Protocole

Embryogénèse somatique à différentes températures

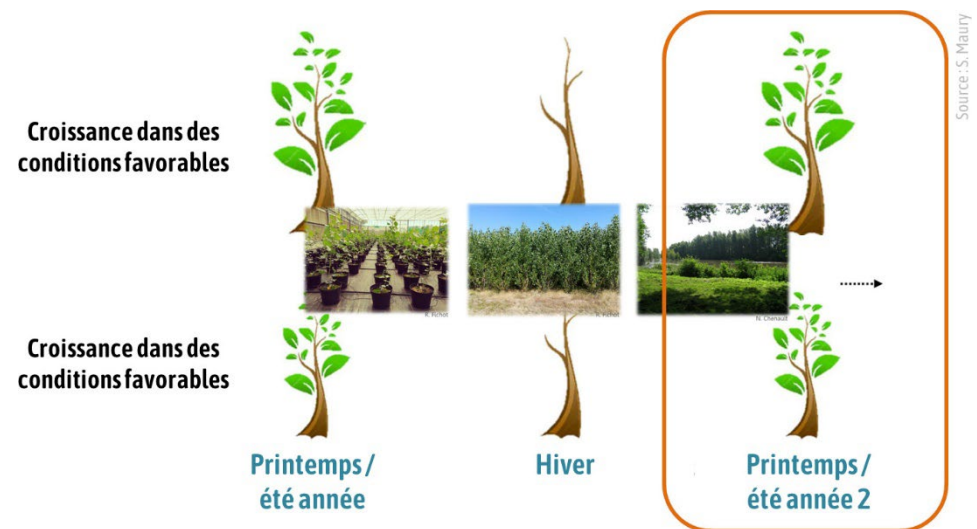


Source : Kvaalen and Johnsen 2008; Carneros et al., 2017

Ils ont simplement fait cette embryogénèse à différentes températures en laboratoire : basse, intermédiaire, ou des températures plus élevées. Les arbres qui ont été obtenus à différentes températures ont ensuite été plantés et pendant 2 ans on a observé que leur phénologie, leur capacité à démarrer leur période de végétation était dépendante de la température à laquelle l'embryon avait été exposé, montrant bien que dans la nature l'embryon zygotique perçoit la température à laquelle il est formé et lui permet une acclimatation de sa phénologie aux conditions de l'environnement maternel. Donc, on a bien une mémoire suspectée pour être de nature ici épigénétique sur cet exemple.

Qu'en est-il de la réponse à la sécheresse d'un cycle à l'autre, d'une année sur l'autre, sur le cas, notamment, du peuplier ?

Exemple chez le peuplier



En utilisant des expériences avec des sécheresses et des non sécheresses sur différents plans en serre, en pépinière ou des collections de peupliers naturels, on a pu montrer que si on revient 6 mois après la sécheresse, le méristème contient toujours une trace épigénétique différente entre les arbres ayant subi 6 mois avant une sécheresse et ceux qui n'en ont pas subi. Si on leur fait subir un deuxième round de sécheresse un an plus tard, leur réactivité est également différente. La causalité est encore à démontrer.

7. Conclusion

L'épigénétique semble être un processus assez intéressant voire innovant pour les forestiers. Le processus de "priming" est encore à étudier, mais il est prometteur pour des applications et, bien sûr, une meilleure compréhension des processus d'adaptation des populations naturelles passera également par une étude au niveau épigénétique. Un dernier point concerne la production du matériel de reproduction forestier comme les graines et les boutures. Si elles dépendent de l'environnement dans lequel elles sont formées, elles pourraient être éventuellement "primées" pour des applications lors de leur replantation dans différents environnements. Cela questionne ainsi les stratégies de dispositifs géographiques des vergers à graines, à clones, ou des conservatoires des ressources dites génétiques qui pourraient certainement s'étendre à des informations épigénétiques.

4. Les services rendus par l'arbre



Objectifs d'apprentissage

- ▶ Comprendre la notion de services rendus par les arbres, ou services écosystémiques.
- ▶ Identifier les grandes fonctions qu'assurent les arbres pour les sociétés (santé, matériaux, fruits, dépollution, etc.).
- ▶ Identifier les menaces qui pèsent sur les services rendus par les arbres en lien avec le changement climatique.
- ▶ Appréhender la question de la protection juridique de l'arbre et des forêts.

Ressources vidéo



Vidéos sur le portail UVED

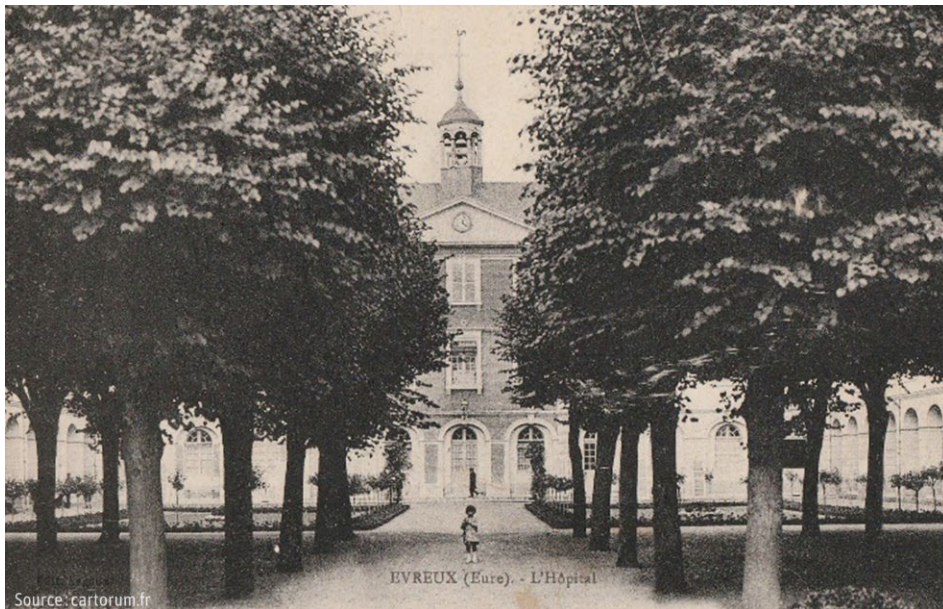
[https://www.uved.fr/fiche/ressource/
les-services-rendus-par-larbre](https://www.uved.fr/fiche/ressource/les-services-rendus-par-larbre)

L'arbre et la santé humaine

Jacques TASSIN
Chercheur au CIRAD



Comment aborder cette question des relations entre notre santé et la présence des arbres ? On peut vite tomber dans des excès, voire des formes de charlatanisme, mais on peut aussi se rappeler qu'il y a quelque chose de fondé là-dedans. Ne serait-ce qu'en se souvenant des vieilles images d'hôpitaux, en regardant des cartes postales, par exemple, hôpitaux qui étaient largement plantés d'arbres.



1. Activation de notre résilience

Ce que l'on sait, de manière empirique ou de manière avérée, c'est-à-dire scientifiquement démontré, c'est que les arbres activent notre résilience. On le sait dans la mesure où, quand on n'est pas bien, quand on n'est pas en très bonne santé, l'air de la campagne et l'air de la forêt nous font du bien. Mais on peut aller quand même beaucoup plus loin que ça. Des scientifiques se sont penchés sur la question. Le premier a été un Américain, Roger Ulrich, qui était un architecte qui s'est intéressé à des dossiers qu'il a retrouvés dans un hôpital de Pennsylvanie. Il a regardé comment avaient séjourné des patients qui avaient subi la même opération, une ablation de la vésicule biliaire. Il a surtout regardé, parmi ces patients, lesquels avaient la chance, depuis leur chambre, de voir des arbres, et lesquels avaient la moindre chance de voir des murs de briques.

Travaux de Roger Ulrich



Il a observé que ceux qui avaient cette chance d'avoir des arbres en face d'eux sortaient plus vite de l'hôpital, c'est-à-dire un jour à un jour et demi plus tôt, et prenaient moins d'antalgiques, c'est-à-dire moins d'antidouleurs. Ça a été publié en 1984, dans une revue prestigieuse, "Science". Ça a été un déclenchement.

D'autres scientifiques ont commencé à s'y intéresser de manière de plus en plus approfondie. Les avancées les plus récentes sont représentées par des équipes asiatiques, chinoises et japonaises, menées principalement par le Dr Qing Li qui a beaucoup parlé du Shinrin Yoku, le fameux bain de forêt qui est pratiqué les Japonais. Ses équipes ont travaillé vraiment jusqu'au niveau cellulaire et ont montré que l'inhalation de substances volatiles produites par les arbres, telles que des terpènes, notamment des limonènes, avaient le pouvoir d'activer notre immunité, et donc notre immunité cellulaire, jusqu'à même permettre de produire davantage de cellules anticancéreuses.

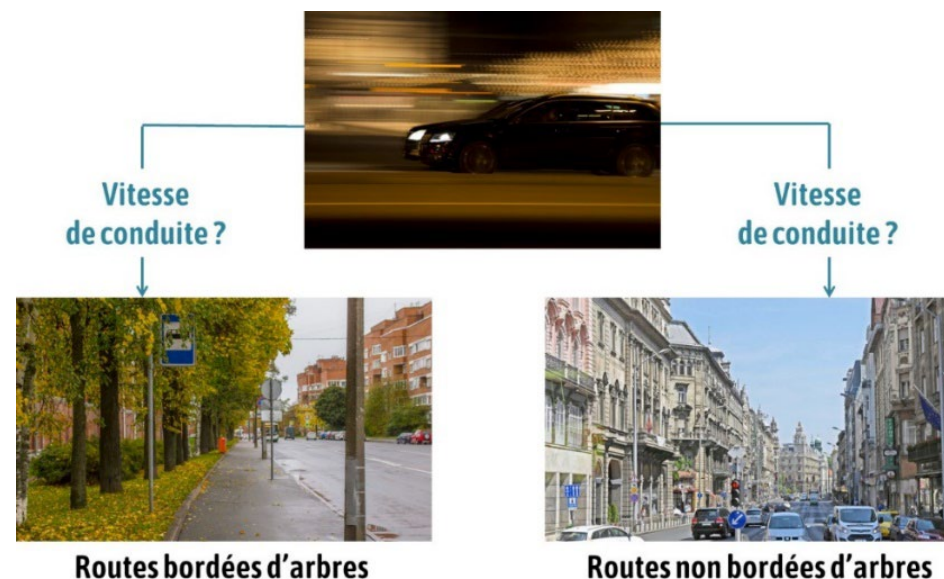
Le Shinrin Yoku, ou bain de forêt



2. Apaisement

On sait aussi, ce sont plutôt les psychologues voire les géographes qui ont travaillé sur la question, que les arbres apaisent notre mental. Par exemple, dans les villes, lorsque l'on roule en voiture sur une route bordée d'arbres, on a tendance à lever le pied de l'accélérateur. On est plus paisible, on prend son temps. On prend davantage son temps que s'il n'y avait pas d'arbres le long de cette même route. Évidemment, tout cela étant comparé avec un même niveau de limitation de vitesse.

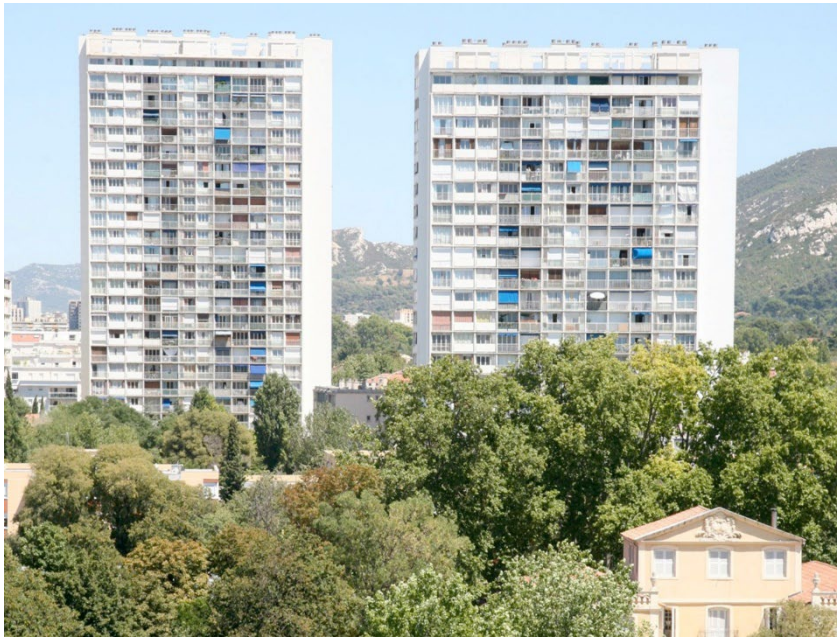
Travaux sur le comportement au volant



Ce qui est encore plus intéressant, c'est que des géographes associés à des psychologues américains, ont travaillé sur les taux de criminalité

qu'on peut observer en Amérique du Nord. Ils ont montré de manière tout à fait fiable que les villes les mieux arborées correspondent à celles où on a le taux de criminalité le plus bas, tout cela en tenant compte d'autres effets possibles puisque les villes plus arborées sont plutôt plus riches, donc mieux dotées en systèmes de surveillance, etc. Les arbres réduisent notre criminalité. On sait d'ailleurs que dans un immeuble qui est bordé d'arbres, les étages inférieurs connaissent un taux de violence domestique plus bas que les étages supérieurs qui, eux, ne voient plus les arbres.

Arbres en ville et violences domestiques



On sait aussi que lorsqu'on se promène en forêt en groupe, non seulement de manière individuelle, notre confiance en nous est

augmentée, notre estime de soi, mais aussi notre estime des autres. Les personnes qui mènent des groupes en forêt observent cela, à savoir moins d'agressivité au sein des groupes.



3. Spiritualité

Les relations entre les arbres et notre santé touchent aussi à des dimensions spirituelles, donc profondément culturelles. Saint-Exupéry disait : "L'arbre est le chemin de l'échange entre les étoiles et nous." Il y a vraiment cette idée de faire le lien. Les Grecs, eux, parlaient plutôt de lien entre l'Ouranos, le ciel, et le Chthonos, l'obscurité de la Terre. On retrouve toujours cette notion de bipôle. Aussi, dans tous les grands récits d'apparition de l'homme, dans les grandes traditions spirituelles, il y a quasiment toujours un arbre. C'est l'arbre de vie dans la Bible, le Baïan, *Ficus Religiosa*, dans les traditions bouddhistes, le

grand frêne Yggdrasil dans les traditions scandinaves, etc. Même dans d'autres traditions davantage locales ou païennes, il y a encore des arbres.

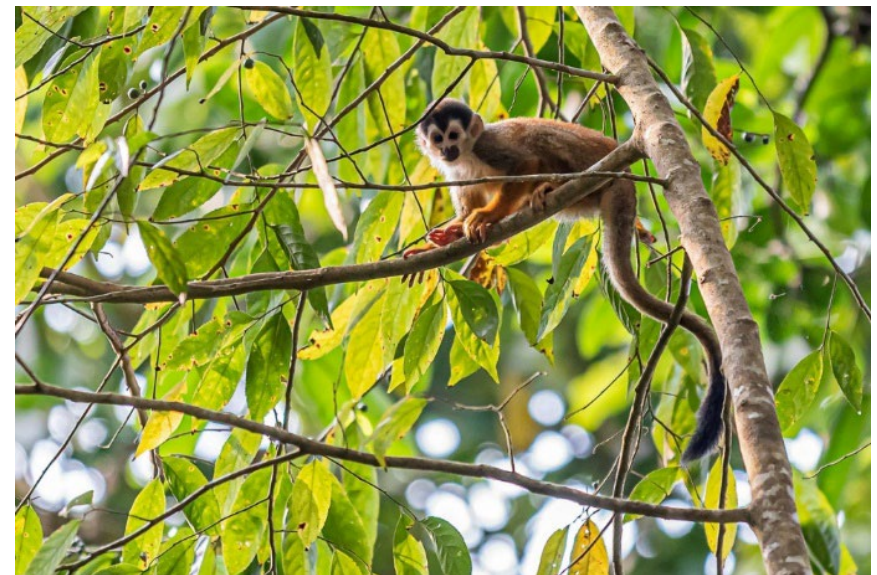
Les arbres dans les traditions spirituelles



Aujourd'hui, ils sont encore autour de nous, sous forme d'arbres remarquables. Souvent, ces arbres remarquables sont là, ils ont survécu aux dommages possibles des activités humaines, parce que les personnes sur place savaient qu'il y avait quand même quelque chose à préserver et à maintenir dans ces arbres. On peut aussi penser à tous ces proverbes, ces adages, qui vantent notre intervention en faveur des arbres. On peut penser au merveilleux livre de Jean Giono "L'Homme qui plantait des arbres", où on est invité à planter des arbres.

Cela nous interpelle aussi sur nos origines, puisqu'on peut justement se souvenir que nous sommes des primates, et des primates frugivores qui consommaient, qui continuons à consommer des fruits, et qui donc sommes voués à disperser dans l'espace ces fruits que nous consommons dans les arbres. Nous sommes nous-mêmes le fruit d'une longue évolution dans le compagnonnage des arbres. Cela remonte à plus de 60 millions d'années. Notre corps et notre physiologie résultent de ce long compagnonnage. Notre visage, notre système digestif, la forme de nos mains, de nos articulations, sont liés au fait que nous sommes fondamentalement arboricoles, même si maintenant on a un peu plus de mal à grimper aux arbres. On peut se souvenir que Lucy, elle-même est morte après être tombée d'un arbre.

Le lien entre les arbres et les primates



Enfin, on peut aussi se plonger dans la lecture du merveilleux livre de David Abram, qui est un écologue philosophe américain, qui s'appelle : "Comment la terre s'est tue" et qui nous rappelle aussi tout cela. Il nous rappelle combien nous ne pouvons être pleinement nous-mêmes qu'en convivialité avec l'ensemble de ces êtres vivants qui, encore une fois, nous ont façonnés, à force que nous les touchions, à force qu'eux-mêmes nous touchent, etc. Ça vaut pour l'ensemble des sens.

4. Risques

Il ne faut pas non plus être excessif. Comme le dit le vieil adage : "In medio stat virtus", c'est-à-dire que la vertu se trouve toujours dans le milieu. C'est le discours de la sagesse. N'oublions pas, quand même, que dans les villes, en tout cas dans les villes polluées, les arbres produisent du pollen, qui peut nous être néfaste, surtout lorsque nos voies respiratoires ont été sensibilisées par des polluants d'origine humaine. Ça vaut pour le bouleau, pour les cyprès, pour les saules, les peupliers, les charmes, les frênes, etc. Ces quelques arbres peuvent donc nous poser quelques problèmes, encore une fois lorsque nous sommes en situation exposée aux polluants.

Les allergies aux pollens



On retrouve quelque chose de similaire en période de canicule puisqu'à ce moment-là, les composés organiques volatiles produits par les arbres peuvent se recombinaient avec des oxydes d'azote qui sont produits par l'activité industrielle en milieu urbain, y compris par le fonctionnement des véhicules. Tout cela entraîne des réactions chimiques dont résulte la production de particules fines, voire d'ozone qui, comme on sait, nous sont particulièrement néfastes.

Enfin on peut parler des fameux câlins, qui sont parfois recommandés lorsque l'on est au contact des arbres. N'en abusons pas. Un câlin de temps en temps, pourquoi pas, mais trop de câlins nuit à la santé. Parce que, tout simplement, sur l'écorce des arbres il peut y avoir des

chenilles urticantes, des acariens, des mousses, des lichens, qui peuvent être agressifs à l'égard de notre peau. Surtout lorsqu'il s'agit de pins.

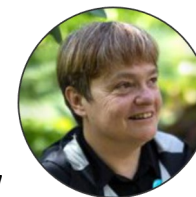
5. Conclusion

Les arbres ont le pouvoir merveilleux de réguler le monde, aussi bien les composantes non-vivantes, abiotiques, telles que le climat, le sol, les eaux, etc., que les composantes vivantes. L'arbre est un grand facilitateur et nous avons tout à en tirer profit. L'arbre nous régule, nous apaise, et il fait du bien à notre santé. Alors, au bout du compte pourquoi s'en priver ?

L'arbre, fournisseur de bois

Meriem FOURNIER

Présidente du centre INRAE Grand-Est-Nancy



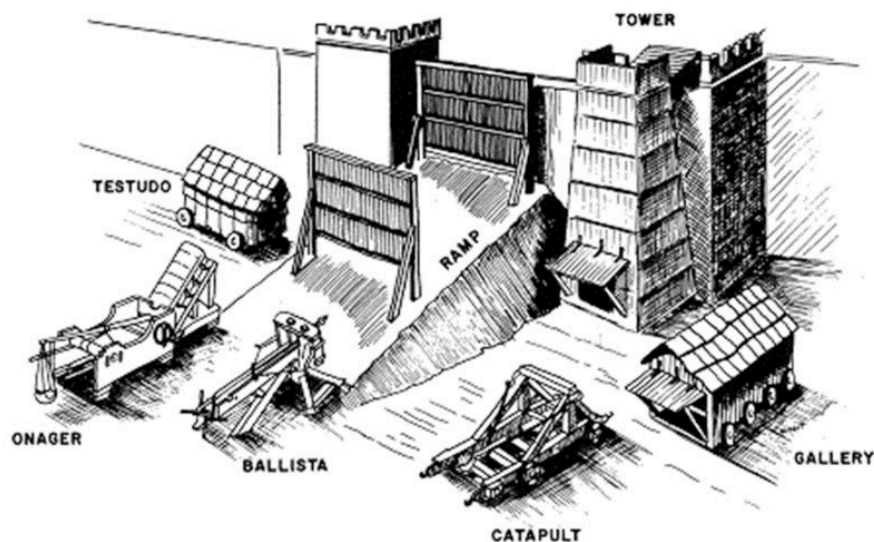
Dans cette vidéo, nous allons aborder comment, entre autres services, l'arbre nous fournit du bois, support matériel de nos sociétés.

1. Le bois, présent dans toutes les activités humaines



Comme l'illustre cette photo, qui reconstitue l'intérieur d'une habitation gauloise, le bois est depuis toujours un matériau d'habitat, pour la construction ou pour le mobilier.

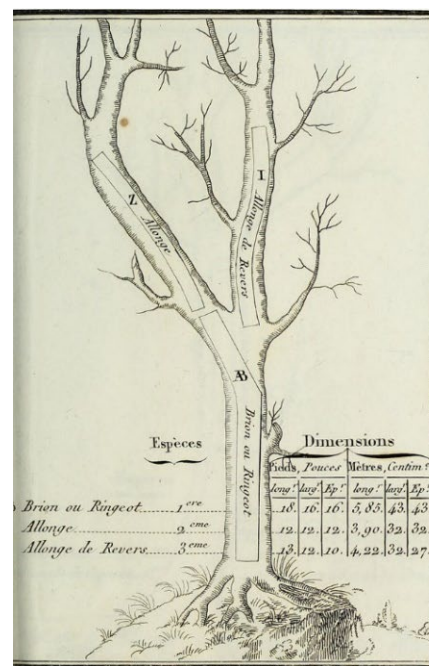
C'est également un matériau pour fabriquer des outils : du simple bâton qui aide à marcher, à fouir ou à frapper, jusqu'à des choses bien plus sophistiquées, faites avec du bois durci au feu ou du bois naturellement très dur de certaines espèces qu'on appelle bois de fer dans les langues locales. Une autre activité humaine que le bois a développée est la guerre, illustrée par ces machines de siège.



ROMAN SIEGECRAFT AND WORKS

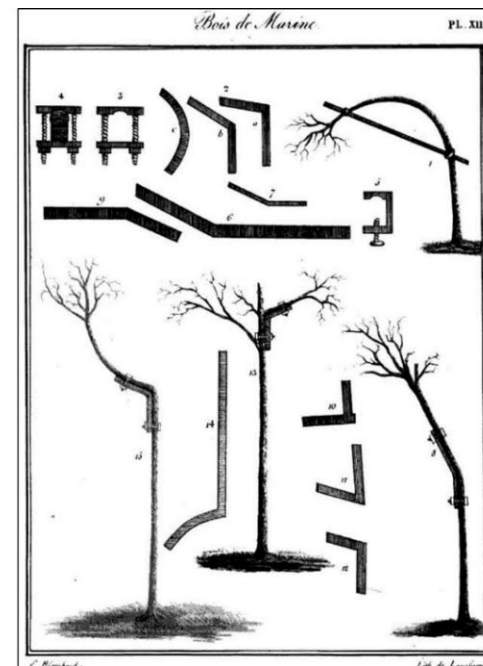
Le bois a surtout été une ressource stratégique pour la marine de guerre, car les bateaux ont d'abord été en bois. Vous voyez, sur ces illustrations, le savoir-faire des forestiers d'antan pour trouver les

pièces courbes qui étaient recherchées par les charpentiers de marine. Les arbres de haute futaie sont connus pour donner des longs fûts bien droits, appréciés de la construction habituelle. Là, au contraire, on valorise des arbres plus tordus, des arbres de lisière, des arbres isolés, des arbres de pleine lumière ou battus par les vents.



Des bois propres aux constructions navales

Source : Louis Joseph Marie Achille Goujon, 1807

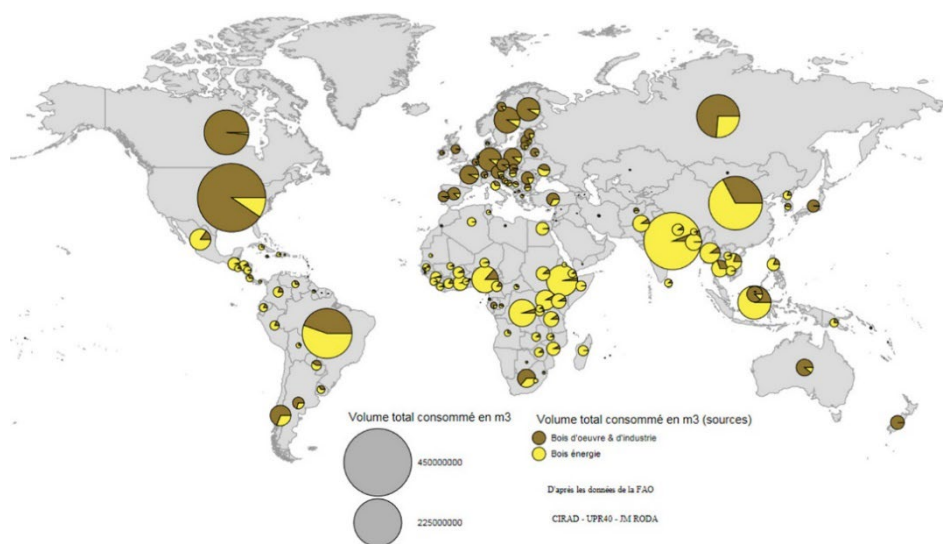


Source : Jacques-Joseph Baudrillart, 1825

En résumé, le bois est un matériau essentiel, notamment pour la construction, mais aussi pour d'autres usages auxquels on pense peut-être moins. C'est par exemple le matériau des premiers avions, et le bois est toujours présent et inégalé dans les petits avions d'aujourd'hui. Le bois est aussi présent dans notre développement spirituel et culturel. Il permet de construire des temples, des églises,

il permet de fabriquer des instruments de musique, et surtout, il est la matière première du papier, qui a permis l'imprimerie et la diffusion de masse des écrits. Enfin, le bois est à l'origine de toute la chimie moderne. La chimie du bois a inspiré la chimie du pétrole. Elle a, par exemple, permis de créer des textiles artificiels pour remplacer la soie naturelle, des tissus qu'on a appelés viscose. Les textiles à base de bois se développent aujourd'hui largement, sous divers procédés, appelés Lyocell ou Tencel.

2. Consommation de bois dans le monde



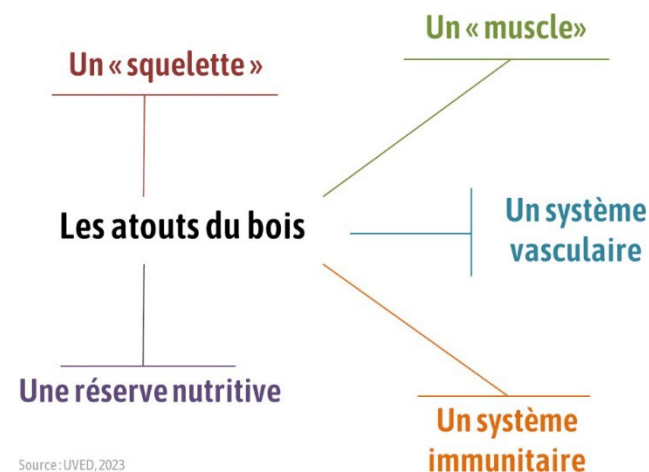
Source: CIRAD - UPR40 - JM RODA

Cette carte récapitule les quantités de bois consommées dans le monde. La taille des camemberts donne la quantité de bois

consommée dans chaque pays. Les proportions séparent bois matériau, en marron, et bois énergie, en jaune. Il saute aux yeux que la planète est coupée en deux. Les pays développés sont de forts consommateurs de bois matériau. À l'opposé, d'autres pays utilisent surtout du bois énergie, là où le bois reste la seule source d'énergie mobilisable. Le développement s'accompagne donc d'un usage accru du bois.

3. Intérêts du bois

Pourquoi est-ce que l'engouement pour le matériau bois ne faiblit pas ? On ne dit jamais assez que le bois résume, à différentes échelles, les caractéristiques des matériaux les plus high-tech. D'abord, c'est un matériau cellulaire, que les spécialistes des matériaux cherchent à produire. Le bois, comme tous les tissus vivants, fabrique naturellement des cellules. C'est aussi un matériau stratifié,



Source: UVED, 2023

fait de plusieurs couches, comme les matériaux composites sandwichs qui constituent les ailes d'avions et d'autres objets de haute technologie. C'est aussi un matériau fait de polymères, comme les plastiques. Enfin, c'est un mélange de polymères structurés qui

apparente le bois aux composites les plus modernes : composites renforcés par des fibres de carbone ou de kevlar. À ce propos, la production industrielle d'instruments de musique, qui sont des objets mécaniquement très performants, très précis, passe facilement du bois à des composites artificiels. Force est de constater que le bois n'est pas si facilement substituable. Pour revenir à notre propos, on peut dire que toute la conception moderne des matériaux ne fait qu'imiter le bois.

4. Le bois, un matériau 5 en 1

Pourquoi autant de performances et d'atouts du bois ? Ces atouts viennent de l'amélioration continue du bois par les arbres. Dans l'arbre, le bois est en effet un tissu cinq en un, c'est-à-dire qu'il remplit de nombreuses fonctions. Par analogie avec la biologie humaine, le même bois est à la fois le matériau du squelette, qui donne sa rigidité et sa résistance mécanique à l'organisme, mais c'est aussi mécaniquement le muscle associé à ce squelette, qui permet des mouvements des tiges d'arbres : des mouvements lents, pour nous, animaux rapides, mais des mouvements néanmoins indispensables pour la vie des arbres. Hydrauliquement, le bois est le système vasculaire qui permet à la sève de monter du sol aux feuilles. Le bois prend aussi sa part dans le système immunitaire de l'arbre, en sachant par exemple synthétiser des substances toxiques pour les animaux xylophages.

Enfin, c'est aussi un garde-manger qui stocke, dans ses cellules vivantes, des réserves qui vont permettre à un arbre de pousser même

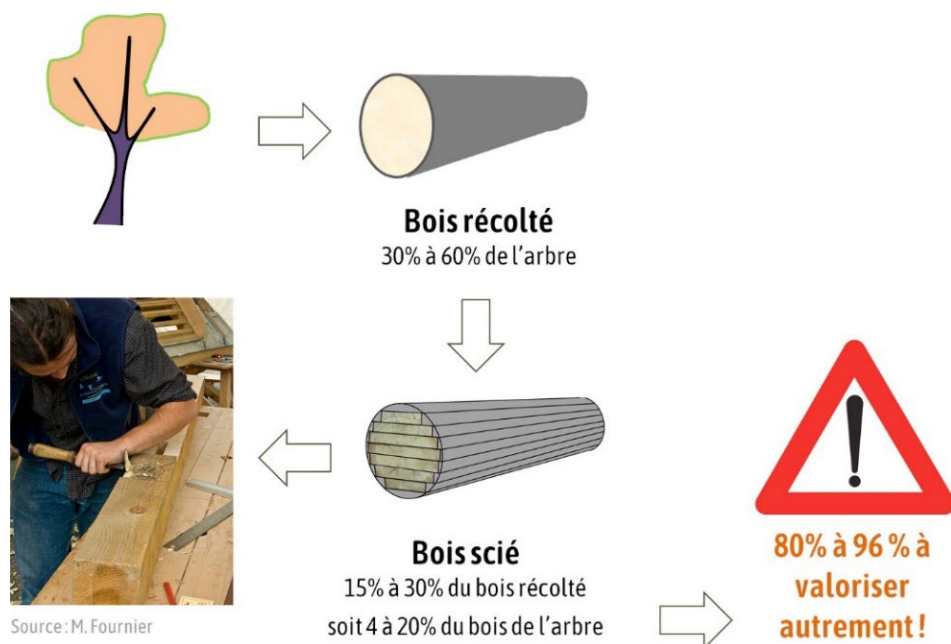
quand il n'a pas de feuilles, et donc quand il n'a pas mis en route sa machinerie photosynthétique.

5. Un matériau hétérogène

Par contre, pour nous, qui sommes des consommateurs exigeants, un gros inconvénient du bois, c'est que ce cinq-en-un dans l'arbre, très adapté à la vie de l'arbre, conduit à une matière première complexe, hétérogène, variable. Un même arbre produit toujours du bois de qualité hétérogène.

Supposons qu'on veuille alimenter une filière charpente. Une fois l'arbre coupé, seulement 30 à 60 % du volume récolté pourra se transformer en billes de bois capables de fournir la qualité souhaitable, parce que le reste sera trop gros, trop petit, pas assez droit ou pas de la bonne qualité, simplement. Ensuite, seulement entre 15 et 30 % du volume de ces billes va donner des pièces réellement utilisables en charpente, parce que la transformation va générer de la sciure et d'autres qualités de bois impropres à cet usage-là en particulier. Au final, seulement entre 4 et 20 % du bois récolté va pouvoir alimenter une même filière. Mais les 80 à 96 % qu'il reste, on ne va pas les jeter.

Donc tout l'enjeu et le savoir-faire de la valorisation du bois est d'organiser ces flux de matière entre toutes les chaînes de transformation, depuis la forêt jusqu'à tous les usages finaux.



6. L'hétérogénéité : un atout ou une faiblesse ?

Dans une organisation artisanale primitive, la même communauté villageoise va faire en même temps la récolte, la transformation, et va l'utiliser pour ses propres usages. Dans ce cas, on s'accommode très facilement d'une matière première hétérogène. Au contraire, avoir à sa disposition une grande diversité de propriétés du bois, depuis des bois très légers, comme le peuplier, jusqu'au bois de fer, avoir des fûts tantôt droits, tantôt courbes, c'est un atout, face à la diversité des usages, plutôt qu'un problème.

Avec l'industrialisation et le besoin de beaucoup de matière homogène pour des chaînes de production standardisées, ça devient

un problème. Surtout qu'homogénéiser la forêt ne permet pas complètement d'homogénéiser les arbres. Penser l'usage du bois, c'est d'abord se préoccuper d'organiser des chaînes de valeur imbriquées, sans se limiter à un seul usage et un seul marché, même s'il est très demandeur, comme l'énergie, la construction, ou très rémunérateur pour le forestier, comme la fabrication de tonneaux ou de violons.

7. Conclusion

Le bois nous est indispensable. Il est produit naturellement par les arbres. Néanmoins, l'usage du bois nécessite la récolte des arbres. Cette récolte, qu'on appelle par des mots horribles, "abattage des arbres", "exploitation des forêts", est souvent perçue comme une menace. On peut voir ça autrement.

Le professeur Julius Natterer, récemment décédé, disait au contraire que seule l'utilisation accrue du bois dans les constructions permettrait de sauver les forêts dans le monde. Ce monsieur ne disait pas cela par provocation ou corporatisme, il portait une réelle vision des relations entre développement, architecture et nature. Comment tirer parti durablement de ce service de production de bois que nous procurent, depuis toujours, les arbres ? Il ne faut pas bloquer sur le fait que récolter un arbre, c'est le tuer. Rappelez-vous que tout être vivant finit par mourir, et il faut renouveler les arbres et les forêts lorsqu'on profite de leur bois. Attention, ça ne règle pas tout, et il faut donc se poser de nombreuses questions.

Première question : pour lutter contre le réchauffement climatique, est-ce qu'il vaut mieux arrêter d'utiliser le bois et stocker du carbone

en forêt ? Ou au contraire, est-ce qu'il faut augmenter la récolte de bois pour substituer le bois à des matières plus nocives pour le climat et l'environnement, ce qu'on appelle la bioéconomie ?

Quelles forêts et quels arbres doit-on mettre en place pour répondre durablement à une demande de bois en masse pour la construction, l'énergie ? Comment améliorer le recyclage pour utiliser mieux les arbres récoltés ? Est-ce qu'il faut faire des forêts simplifiées, dédiées à la production et même à certains usages particuliers ? Ou au contraire, faut-il partir du principe que la récolte de bois se fera sur les mêmes espaces que les forêts dédiées à d'autres services ?

À toutes ces questions, il y a toujours une solution simple, caricaturale et fausse. De mon point de vue de chercheur, pour répondre, il faut d'abord comprendre : comprendre les écosystèmes forestiers, comment ils donnent le bois, mais aussi les socio et techno-systèmes qui transforment et qui utilisent le bois, comprendre qui influence, qui décide, qui finance et qui profite du service. Tout ça dans un contexte mouvant de changement climatique et de crise de la biodiversité, vertigineux mais indispensable.

L'arbre, un allié des cultures dans la transition écologique

Édith LE CADRE

Professeure à l'Institut Agro Rennes-Angers



1. La disparition des arbres

Si vous vous promenez dans les campagnes, vous pouvez voir des arbres. Mais ces arbres ont failli disparaître de nos espaces agricoles. En effet, dans les années 1800, il y a eu un phénomène d'enclosure. Ce phénomène d'enclosure a restreint l'accès aux forêts, et les agriculteurs ont eu une autre relation vis-à-vis de l'arbre. Cette relation à l'arbre s'est aussi détériorée dans les années 1960 parce que c'était l'époque de l'agriculture productiviste où il fallait mécaniser. L'arbre était perçu comme une menace, une faible modernisation. On a agrandi les parcelles, et on a repoussé les arbres. On les a enlevés.

Si vous voyez ces deux photographies prises à deux époques, pas si éloignées dans le temps, celle en noir et blanc, la plus ancienne, chaque point est un arbre. Si vous voyez la plus récente, il n'y a quasiment plus d'arbres.

Évolution de l'occupation du sol sur la commune d'Essé (Ille-et-Vilaine, France)



1949

2015

Source : Atlas des paysages d'Ille-et-Vilaine, Paysages agricoles et bocage, 2014

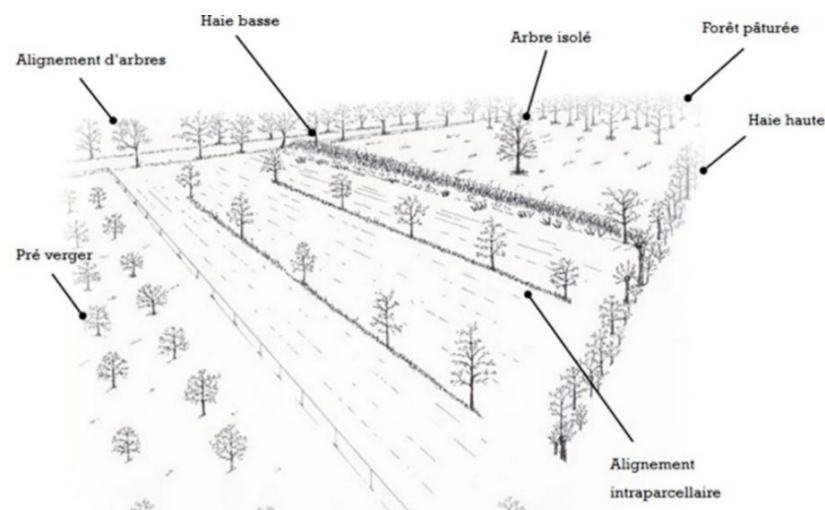
2. Le rôle des arbres dans les parcelles agricoles

Quels étaient les rôles de ces arbres ? Avaient-ils un intérêt ? Ils avaient des intérêts, notamment d'interaction écologique entre les cultures, les animaux. Et face aux enjeux climatiques, face à l'érosion de la biodiversité, face aux menaces sur les ressources naturelles, on réintroduit des arbres dans les espaces agricoles. Sur cette photo, vous voyez un arbre dans une parcelle. Vous voyez l'arbre, la végétation sous l'arbre, et puis vous voyez l'agriculteur et la prairie.



Source : E. Le Cadre et R. Mettauer

Réintroduire un arbre dans les espaces agricoles peut se faire de différentes manières.



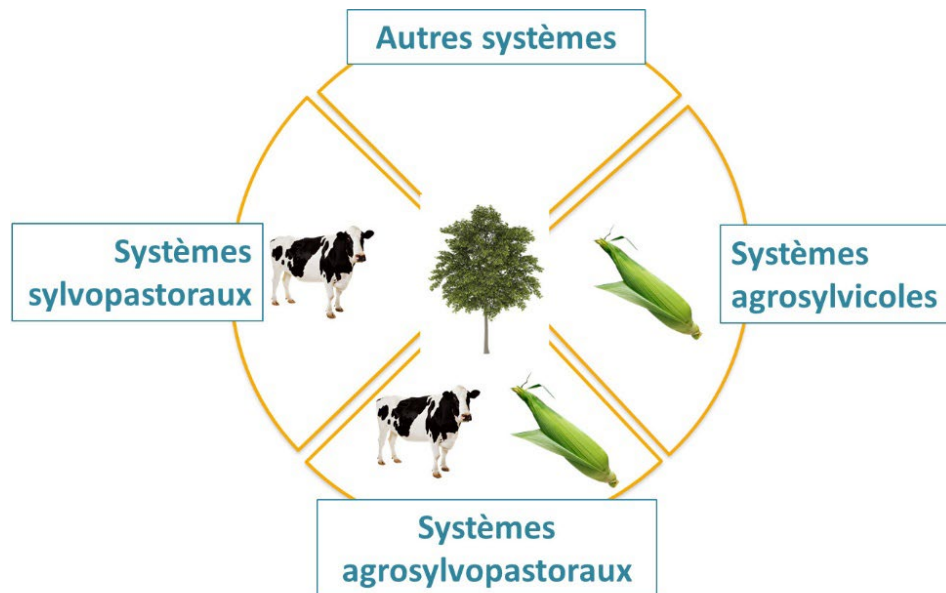
Source : Arbres & Haies champêtres, le guide technique PAGESA (2009)

Vous pouvez avoir des haies, ce qui est le plus commun chez nous. Vous avez des arbres qui peuvent être réintroduits à l'intérieur des parcelles. On appelle ça l'agroforesterie intraparcellaire. Mais il existe toute une diversité d'introductions de l'arbre.

3. L'agroforesterie

L'agroforesterie est la rétention délibérée d'arbres dans les espaces agricoles. On va chercher des interactions positives. Cette agroforesterie peut être très diverse. Vous avez ci-dessous un exemple de classification.

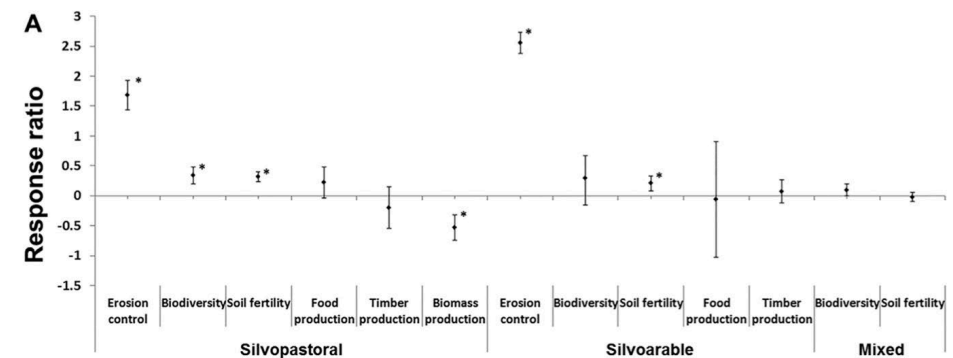
Classification des systèmes agroforestiers



Source : adapté de Nair (Agro. Syst. 1985)

4. Le rôle écologique de l'arbre

Le graphique ci-dessous vous représente une méta-analyse. Une méta-analyse est un ensemble d'études qui résume l'état d'une connaissance.



Source : Torralba et al. (Agr. Ecos. Env., 2016)

Ce graphique se lit de la manière suivante. La partie supérieure est un effet positif, la partie inférieure est un effet négatif. La barre est une absence d'effet. Vous remarquez que l'agroforesterie va permettre de limiter l'érosion des sols. En limitant l'érosion des sols, on limite la dégradation des sols. On préserve ainsi les nutriments contenus dans le sol sur cet espace, et on va favoriser la fertilité des sols. Ce sont des processus assez complexes, mais ces processus biologiques, physiques et chimiques sont permis par la présence de l'arbre. Aussi, lorsque l'arbre est réintroduit dans les espaces agricoles, c'est un habitat, notamment pour les oiseaux. Finalement, l'arbre va faire progresser la biodiversité dans les espaces agricoles. Si on a plus d'oiseaux, on a des

régulations naturelles qui vont se passer, notamment sur les prédateurs des cultures.

Donc, introduire l'arbre, c'est introduire de nouvelles régulations écologiques, positives, au sein des espaces agricoles pour limiter les intrus.

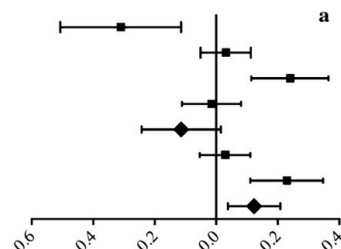
Stocker du carbone

Type de conversion

Stockage de carbone

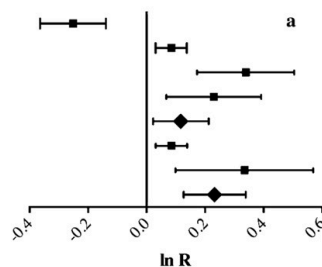
Profondeur

Forest to AF (n=13)
Pasture/grassland to AF (n=8)
Agriculture to AF (n=7)
Uncultivated/other to AF (n=5)
Overall AF effect (n=33)
Pasture/grassland to AF (n=8)*
Agriculture to AF (n=7)*
Overall AF effect (n=15)*



0-15 cm

Forest to AF (n=10)
Pasture/grassland to AF (n=12)
Agriculture to AF (n=16)
Uncultivated/other to AF (n=7)
Overall AF effect (n=45)
Pasture/grassland to AF (n=12)*
Agriculture to AF (n=16)*
Overall AF effect (n=28)*



0-30 cm

Source: Torralba et al. (Agr. Ecos. Env., 2016)

Le rôle de l'arbre dans le stockage du carbone est très documenté. Vous avez ci-dessus un résultat de méta-analyse où vous allez voir une augmentation du stockage du carbone lorsque l'on va vers la partie droite. Vous voyez que lorsqu'on convertit une agriculture sans arbre à une agriculture où il y a de l'arbre, on va avoir un stockage

additionnel de carbone extrêmement important, notamment entre 0 et 15 cm et entre 0 et 30 cm.

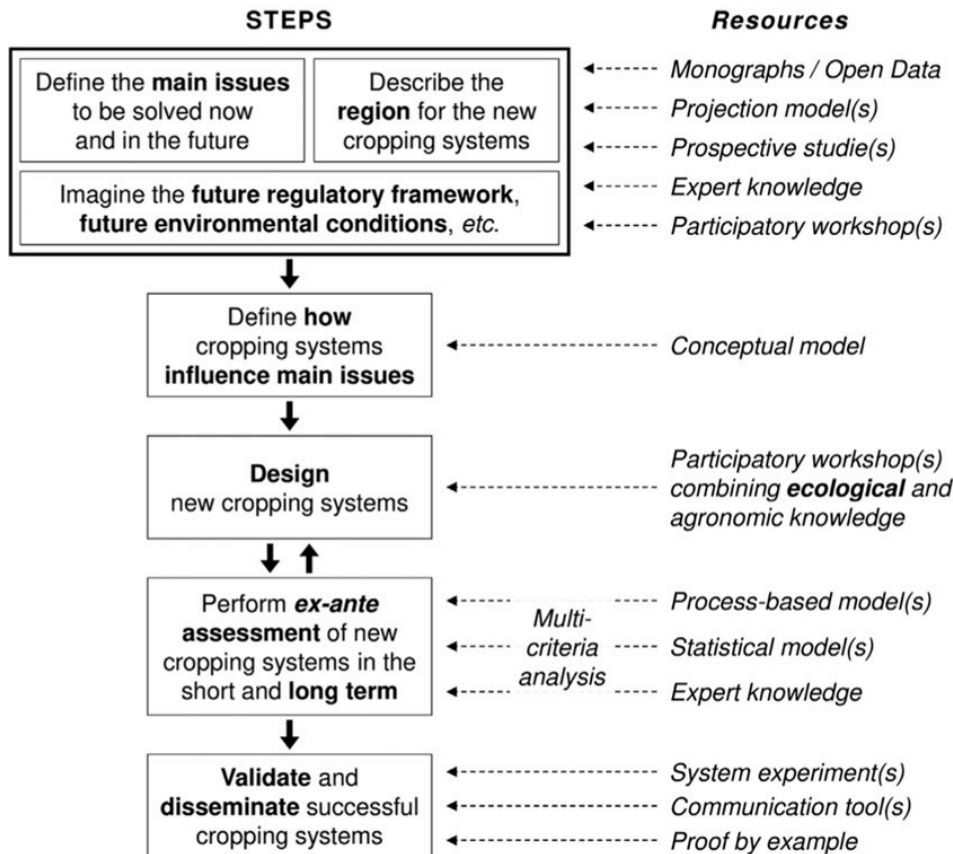
Mais réintroduire un arbre ne renvoie pas qu'à des relations positives. Ce sont potentiellement des phénomènes de compétition pour la lumière, pour l'eau, pour les nutriments.

5. Conclusion

Lorsque l'on réintroduit un arbre dans un espace agricole, il faut intégrer un pas de temps long : le pas de temps long de l'arbre, mais également le pas de temps long des services écosystémiques qui vont se développer grâce à la biodiversité permise par la réintroduction de cet arbre. Pour réintroduire l'arbre et ce pas de temps long dans la conception des systèmes agricoles, il faut de nouvelles méthodes de conception, ce qui est présenté sur le schéma que vous avez devant vous.

Malgré tout, du fait de toutes ces interactions positives, même s'il existe peut-être des limites que l'on peut lever par la conception, par l'agronomie, par la conception de systèmes agricoles, l'agroforesterie a été pointée du doigt par le GIEC comme une solution face aux changements climatiques. L'arbre est donc vraiment un allié de la transition agroécologique.

De nouvelles méthodes de conception



Source: Carofet al. (Sc. Tot. Env., 2022)

De l'arbre fruitier au verger nourricier

Pascale GUILLERMIN

Maître de conférences à l'Institut Agro Rennes-Angers



1. Ancienneté de la fonction nourricière de l'arbre

La fonction nourricière de l'arbre est une fonction très ancienne, comme l'attestent certaines gravures rupestres ou des traces de domestication d'espèces fruitières retrouvées depuis plus de 6 000 ans.

En Europe, le développement de cette fonction nourricière s'inscrit dans le cadre de l'horticulture, cette branche particulière de l'agriculture qui regroupe les productions végétales cultivées dans l'hortus des Romains ou le jardin du Moyen Âge.

Cette proximité entre l'arbre fruitier et l'habitation est probablement à l'origine d'une double passion, du jardinier ou de l'agronome, autour de ce végétal horticole à la fois pérenne et de grande taille, que l'on va pouvoir observer et manipuler sur du temps long.

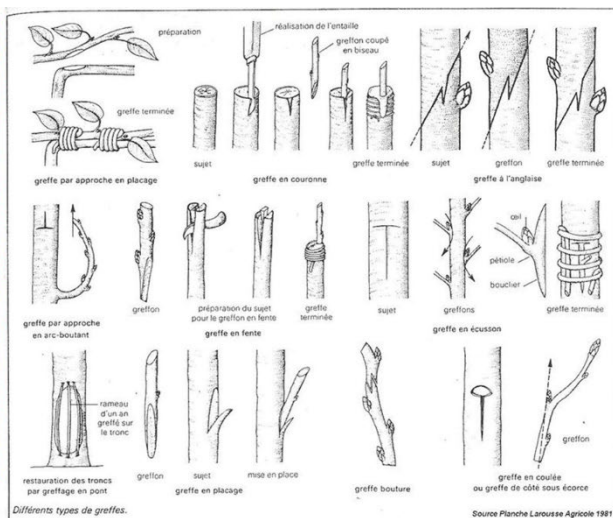
2. Sélection et manipulations

Cette passion concerne d'une part les fruits et leur diversité d'usages et de saveurs. Elle a conduit à un long travail d'observation et de

sélection entamé dès le XVII^e siècle. Ses variétés, plusieurs centaines par espèce, constituent un patrimoine génétique précieux pour les générations futures.

Cette passion porte également sur l'arbre lui-même, sa plasticité et sa capacité à réagir ou s'adapter à diverses techniques, très sophistiquées parfois, qui vont conduire à parler d'"art", comme l'art du greffage ou l'art de la taille. Ainsi, dès l'Antiquité, les humains ont compris tous les avantages du greffage, qui permet de multiplier à l'identique les individus les plus remarquables et de stabiliser ainsi les variétés, mais aussi d'obtenir une entrée en production plus rapide. Aujourd'hui encore, les arbres fruitiers sont en majorité greffés. On plante non pas un arbre mais un scion greffé, c'est-à-dire une association porte-greffe / variété.

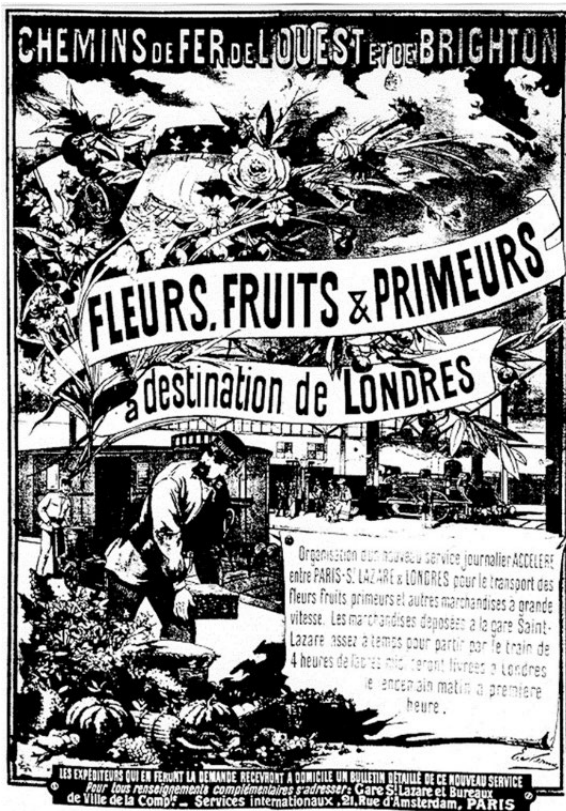
Le greffage des arbres fruitiers



L'art de la taille occupe également de très nombreux ouvrages anciens d'arboriculture.

Par contre, la conception de la taille, illustrée ici par cette diversité de structures rigides, n'est plus d'actualité dans le verger moderne, car trop coûteux en main-d'œuvre et aussi trop centré sur le maintien d'une forme au détriment parfois de l'intérêt porté aux structures réellement productives représentées par ces petits coursons. Ainsi, le dogme de la taille rigoureuse a évolué vers la notion de conduite de l'arbre où il s'agit d'accompagner sa croissance "naturelle" et le développement de son potentiel de production, en couplant les tailles avec d'autres interventions, type l'arcure.

Bien avant cette évolution sur la taille, à partir du XIX^e siècle, l'extension des villes et le développement des transports ont conduit à une délocalisation des vergers loin des habitations et à l'émergence d'une production fruitière de masse et de rente plus que d'agrément et de proximité. En s'éloignant de l'emprise patrimoniale, l'art de la taille et du greffage va alors se raisonner en termes d'heures de travail, et donc de coûts de production. L'arbre fruitier va également perdre les avantages naturellement conférés par la fertilité des sols et la biodiversité du jardin. Comme pour beaucoup de productions agricoles à partir des années 1950, le recours aux engrais minéraux et aux produits phytopharmaceutiques va devenir la norme, et parfois, au détriment de la qualité, à coup sûr, au détriment de l'environnement.



La délocalisation des vergers

3. L'agroécologie

Pour sortir de cette spirale négative, un tournant important s'opère depuis une quinzaine d'années. C'est celui de l'agroécologie, portée par l'évidence que face aux diverses agressions biotiques et abiotiques, il faut raisonner prioritairement en visant à améliorer les capacités de défense propres de l'arbre, et à lui trouver des alliés et des ressources dans son environnement naturel.

3.1. Le levier génétique

Sur le premier point, améliorer les capacités de défense, le levier génétique fournit une première réponse avec la sélection, par hybridation naturelle, de variétés résistantes ou moins sensibles à certains ravageurs ou maladies. L'utilisation de telles variétés dans des vergers monovariétaux a déjà permis de diminuer le nombre de traitements.

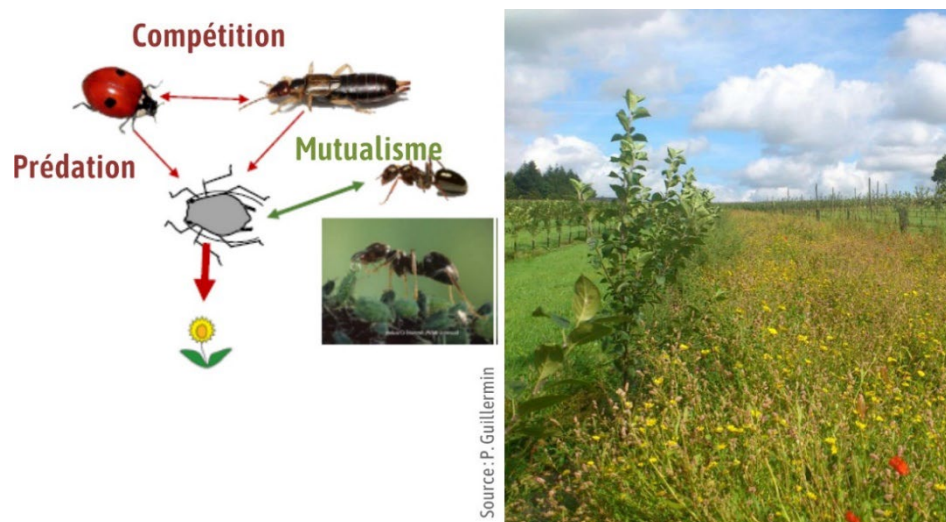
Une autre voie prometteuse est le mélange de variétés plus ou moins résistantes au sein même d'une parcelle, en vue de ralentir la propagation de la maladie ou du ravageur. Certaines pratiques récentes visent également à renforcer les défenses immunitaires naturelles des arbres face aux bioagresseurs. Grâce à la pulvérisation de molécules spécifiques appelées "éliciteurs" au sein de stratégies dites de "biocontrôle". Elles impliquent de bien connaître à la fois les stades de développement et l'état physiologique de l'arbre, ainsi que les cycles et le comportement des bioagresseurs visés.

3.2. Le levier écosystémique

Par ailleurs, le changement d'échelle et le passage à un raisonnement systémique global intégrant toutes les composantes du verger est au cœur des démarches agroécologiques. En s'appuyant au maximum sur toutes les régulations naturelles au niveau de la canopée et du sol, l'objectif est d'installer un équilibre fonctionnel du verger favorisant les méthodes de lutte biologique, grâce à la présence d'auxiliaires de culture, et assurant une certaine résilience des arbres face au stress abiotiques. À titre d'exemple, une bonne gestion de la couverture

végétale des sols des vergers peut venir renforcer les interactions existantes entre auxiliaires, ravageurs et arbres. En fonction des essences choisies, elles auront en effet une plus ou moins grande capacité, d'un côté, à garder les auxiliaires dans la parcelle, tout au long de l'année, en leur assurant "gîte et couvert", c'est-à-dire des refuges pour s'abriter et de la nourriture, même quand leurs proies principales ne sont pas ou plus présentes au verger, mais aussi une plus ou moins grande capacité pour interagir avec certains ravageurs en émettant, par exemple, des composés volatiles répulsifs capables de les éloigner. Par contre, ces plantes ne doivent pas entrer en compétition nutritionnelle avec l'arbre. Il est souhaité, au contraire, qu'elles participent à la fertilité du verger en fixant l'azote atmosphérique de l'air, comme les Fabaceae, par exemple, ou en fournissant une forte biomasse qui viendra enrichir le sol en matière organique lors des tontes.

L'adoption d'un raisonnement systémique



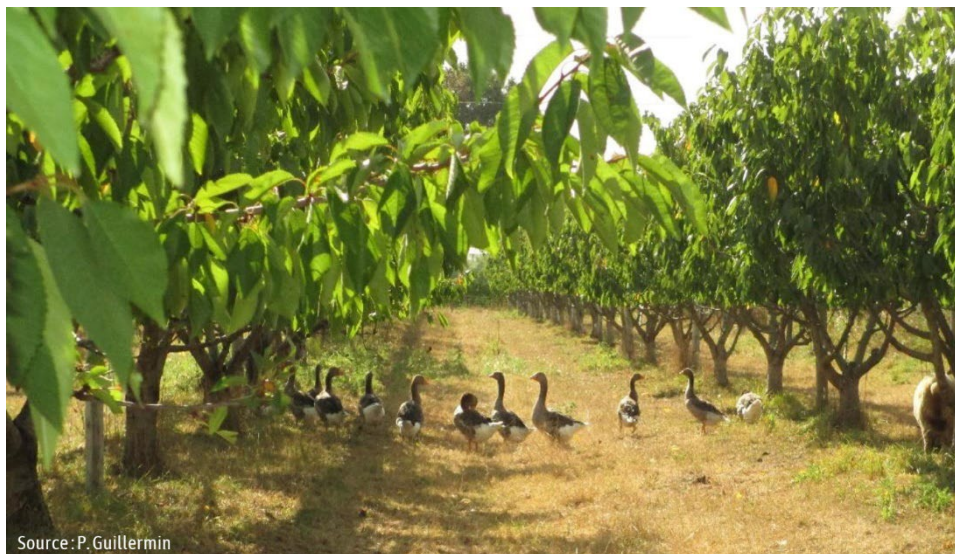
3.3. Levier technologique

Des alternatives plus technologiques peuvent venir compléter ces stratégies agroécologiques. Nous pouvons citer parmi beaucoup d'autres les systèmes de protection par filets, quasi incontournables dans les zones très infectées par des tordeuses comme les carpocapses, les pratiques de confusion sexuelle à base d'hormones perturbant l'accouplement de certains ravageurs et la ponte des œufs, ou des méthodes d'évaluation de l'état hydrique de l'arbre par des mesures de microvariations de diamètre des troncs permettant de piloter l'irrigation au plus juste.

4. Conclusion

Il faut d'abord réaffirmer qu'une production fruitière suffisante et de qualité, au plus près des lieux de consommation, est indispensable au regard de la nécessaire transition des régimes alimentaires vers plus de produits végétaux, dont les fruits. Mais la vision renouvelée du verger, telle que présentée, ouvre d'autres perspectives. Ainsi, le verger maraîcher, un système agroforestier particulier combinant production fruitière et légumière, semble très bien adapté pour des exploitations en zones périurbaines souhaitant proposer une offre diversifiée en fruits et légumes de proximité. L'introduction d'animaux d'élevage au sein de vergers peut également répondre à de nouveaux enjeux conjoints, entre producteurs et éleveurs.

Le verger pâturé



Sur un autre registre, le verger bien conduit peut apporter divers autres services écosystémiques, dont un service de régulation du climat, à travers le stockage de carbone dans la biomasse ligneuse et dans le sol enherbé. Divers travaux sont en cours pour quantifier avec précision l'importance de ce service. À l'échelle des territoires, la présence des vergers structure le paysage et participe à l'identité culturelle et économique de certaines régions ou terroirs.

Ainsi, riche de toutes les connaissances empiriques accumulées par les jardiniers passionnés et des apports scientifiques permettant de mieux comprendre le fonctionnement de l'arbre dans son environnement, le verger est donc un espace productif aux multiples ressources, dont certaines encore à développer, et un terrain de recherche pluridisciplinaire passionnant pour les équipes.

Le rôle des arbres face aux pollutions

Camille DUMAT
Professeure à l'ENSAT



On constate actuellement des changements globaux avec à la fois des pollutions, le changement climatique, la surexploitation des ressources, qui induisent une mobilisation de tous les acteurs de la société pour co-construire, en intelligence collective, un environnement de qualité, en particulier par des pratiques agroécologiques qui impliquent les arbres.

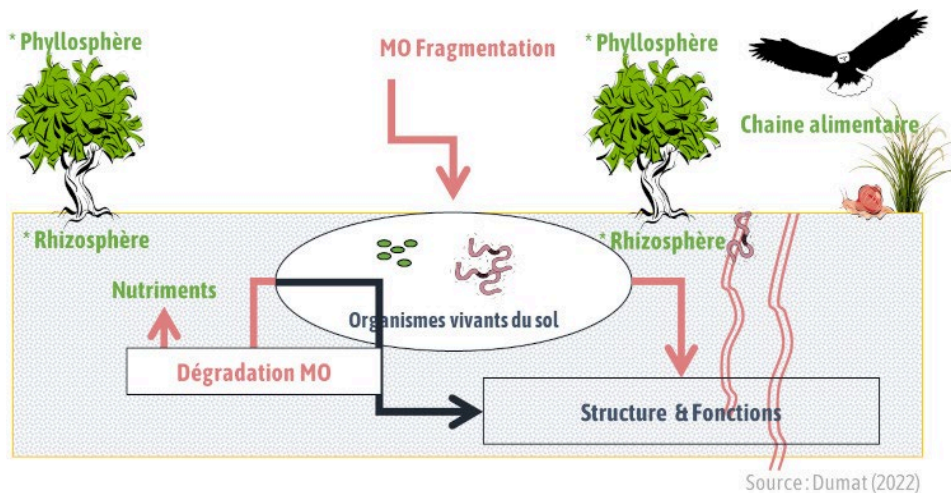
1. Arbres et services écosystémiques

Parmi les nombreux et multiples services écosystémiques rendus par les arbres et largement mis en valeur à l'échelle globale, nous avons par exemple la réduction des îlots de chaleur, les paysages, la protection acoustique, la biodiversité, la structure des sols ou l'impact sur la qualité et la quantité d'eau stockée. Plus particulièrement, dans cette présentation, nous allons traiter le sujet de l'amélioration de la qualité de l'air, et plus largement celui de la réduction des pollutions, qui est un enjeu crucial aujourd'hui.

2. Les interfaces entre les arbres et l'environnement

On a de nombreuses réactions biogéochimiques aux interfaces créées par les arbres : phyllosphère pour l'interface entre les feuilles et l'atmosphère, rhizosphère pour l'interface entre les racines et le sol. Elles vont influencer les transferts, les transformations des polluants et des substances nutritives, et donc participer à ces cycles biogéochimiques, à la fois du plomb, du cadmium, mais également du carbone, etc.

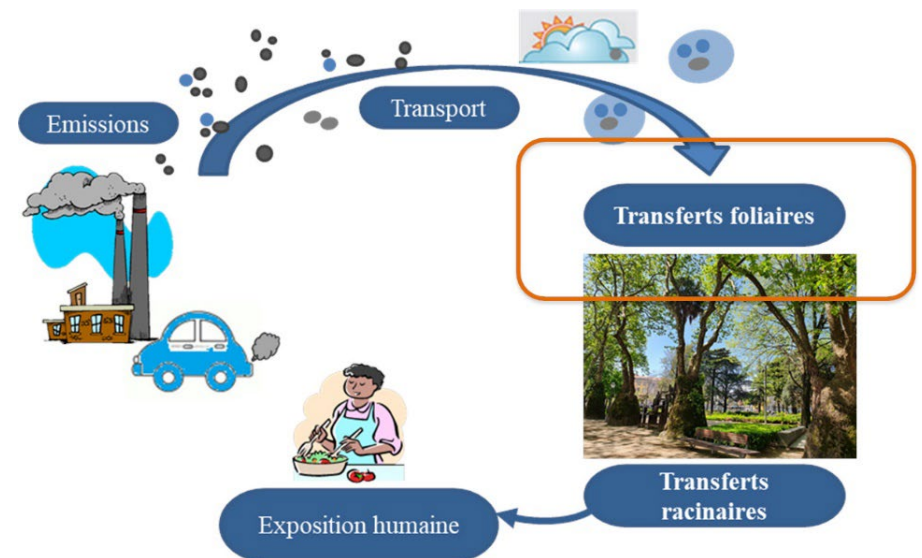
Arbres et cycles biogéochimiques



3. La réduction des pollutions par les arbres

Dans le cadre de la thèse de TianTian Xiong a été étudié le transfert foliaire des polluants métalliques issus de particules atmosphériques produites par différentes activités anthropiques, par exemple le recyclage de batteries, les transports routiers, etc. On a constaté que selon la taille des particules, leurs caractéristiques chimiques, selon aussi les caractéristiques des feuilles des arbres, par exemple le nombre de stomates, la fixation, l'absorption des métaux pouvait varier.

Arbres et piégeage des polluants



D'autres études ont quantifié aussi le piégeage des particules et des métaux par des pins parasols : à maturité, on peut avoir jusqu'à 20

kilos par an de particules fixées. Il s'agit par exemple d'études dans la ville de Madrid, en Espagne.

On a également un impact des arbres sur la qualité des sols, par des phénomènes de phytostabilisation ou de phyto-extraction, ou de biodégradation pour les polluants organiques.

4. L'agroécologie des paysages

En raison des rôles importants des arbres, des aménagements et des choix raisonnés sont réalisés en agroécologie des paysages pour optimiser ces services écosystémiques. Par exemple, 55 % de la population mondiale est urbaine et peut respirer un air pollué, qui est à l'origine de décès, comme étudié par l'OMS en 2020. C'est donc important de planter des arbres adaptés au climat d'aujourd'hui et de demain, en particulier dans les zones urbaines densément peuplées.

C'est l'objectif de l'outil d'aide à la décision Sésame, pour "Services écosystémiques rendus par les arbres et modulés par les essences". On a, par exemple, 14 espèces d'arbres qui ont été sélectionnées dans ce projet pour leur capacité à absorber des polluants, à accueillir la faune locale. Elles ont été plantées dans un espace test, avec des suivis de pollution de l'air, de biodiversité. Et pour chaque espèce, on a des fiches avec des notes de 1 à 10, selon sa capacité à fixer des polluants, des particules, à améliorer le paysage.

On a d'autres projets, comme ARBOREOL, porté par Dynafor, qui va se focaliser sur les rôles des haies d'arbres en zone agricole, sur la fertilité, la vie des sols, l'érosion, la préservation de la biodiversité et

les services écosystémiques associés, puisque la biodiversité va aussi jouer sur les pollutions par la biodégradation. L'effet des brise-vent, par exemple, peut aussi réduire les transferts de pesticides et augmenter aussi la quantité et la qualité des rendements.

On a donc tout intérêt à mieux comprendre tout cela par différents types de mesures croisées : à la fois la mesure de la qualité des sols et l'imagerie, les systèmes d'information géographique. Ces mécanismes vont impliquer les haies pour mieux comprendre ces services écosystémiques.

5. Précautions à prendre pour planter des arbres

Pour lutter contre le changement climatique, on observe aujourd'hui un boom des plantations d'arbres par différents acteurs : des citoyens, des agriculteurs, des entreprises, par le biais de leur action de responsabilité sociétale.

Mais attention, on a un certain nombre de précautions à prendre pour profiter pleinement des services écosystémiques des arbres tout en réduisant les externalités négatives. Par exemple, il faut avoir des arbres qui vont durer plusieurs décennies sans être coupés pour avoir des densités de feuilles élevées qui vont jouer ce rôle de fixer des polluants, de fixer du CO₂ et réduire les effets du changement climatique. Le choix des espèces d'arbres aussi est important, puisqu'on peut avoir certaines espèces qui vont émettre des composés organiques volatils irritants. Bien sûr, il ne faut surtout pas les mettre dans des zones densément peuplées. Et on peut privilégier des espèces locales, toujours par rapport à des aspects de durabilité.

Il faut aussi surveiller l'attractivité des zones boisées pour la faune sauvage. C'est l'objectif du projet CERVIMATIQUE, qui est interdisciplinaire et qui explore la perception citoyenne des paysages, en lien avec le risque sanitaire lié à la tique du chevreuil dans la région agricole du Comminges, et qui va permettre, là aussi, de diminuer ces effets négatifs des zones boisées, tout en ayant les services écosystémiques.

6. Conclusion

Pour conclure sur ce sujet des rôles des arbres face aux pollutions, le but est de réconcilier des activités anthropiques, industrielles, récréatives, avec la santé globale, grâce à l'agroécologie. Donc, par exemple, on va augmenter le nombre d'espaces verts proches, à moins de 300 mètres des habitations, avec aussi des aspects d'attractivité, d'esthétisme, de connectivité, qui vont permettre de tisser des trames, à la fois vertes, bleues et brunes pour les sols, qui favorisent la résilience globale des villes, en particulier face aux événements climatiques extrêmes. On va également impliquer les usagers dans le design des parcs pour répondre à leurs préoccupations et besoins, ce qui va permettre aussi d'avoir plus de fréquentation de ces lieux, et favoriser la nature et la biodiversité en ville pour améliorer la santé physique et mentale des citoyens. D'ailleurs, selon de nombreuses études scientifiques, un bain de forêt représente une véritable thérapie antistress.

Vulnérabilité et adaptation des arbres au changement climatique

Catherine MASSONNET
Chargée de recherche à l'INRAE

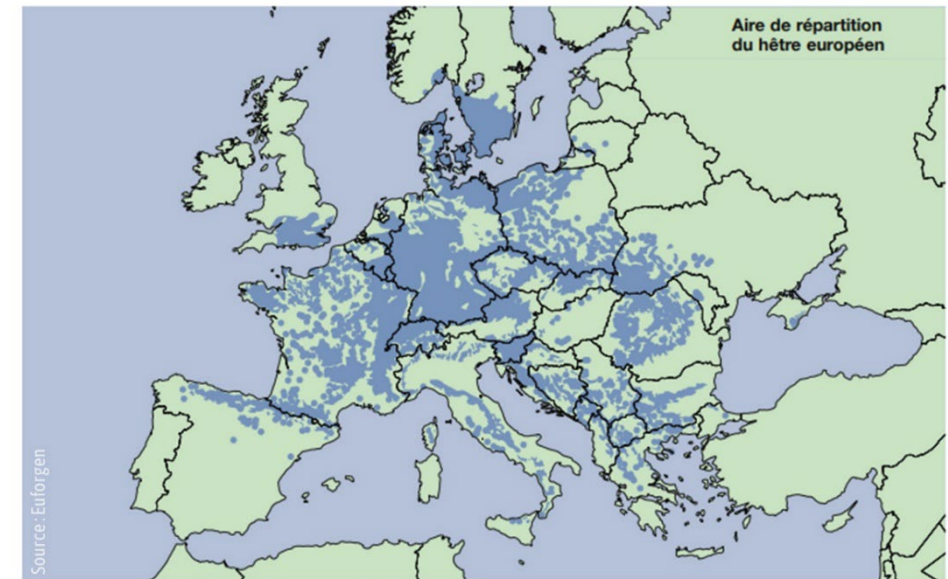


Dans le changement climatique, il y a deux composantes importantes à considérer pour son impact sur les arbres. Il y a, d'une part, l'évolution tendancielle du climat, principalement le réchauffement des températures et l'augmentation de la concentration en CO₂, et d'autre part la récurrence et l'intensité des événements extrêmes.

1. La notion de niche écologique

Il faut savoir que chaque espèce vit dans des zones géographiques de températures et de précipitations qui correspondent bien à sa survie. On parle de niche écologique. Sur ce graphique, vous voyez qu'à chaque combinaison de températures et de précipitations correspond un climat, et à chaque climat un type de végétation. Cela définit la présence des espèces et l'aire de répartition des espèces.

L'exemple du hêtre

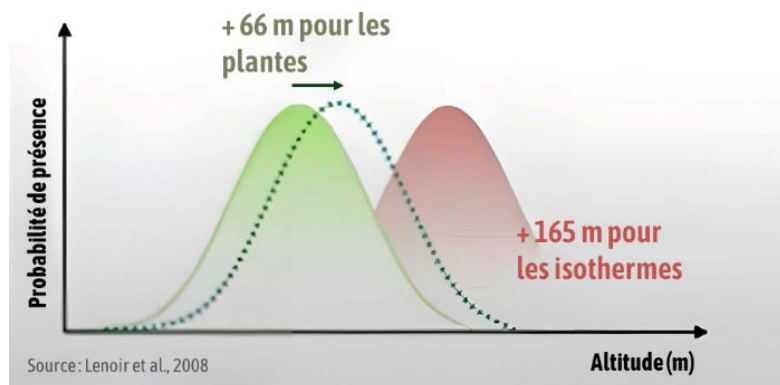


2. La migration des espèces

Avec l'évolution tendancielle du climat, on va avoir un changement des conditions de vie potentielles pour les espèces, ce qui va les amener à évoluer, à migrer plus au nord en latitude et plus en altitude. Dans une étude récente de Lenoir, en 2008, des chercheurs ont mesuré l'évolution des températures entre deux périodes dans les montagnes françaises, entre la période de 1986-2005 et la période de 1905-1985. Ils ont constaté une augmentation de 165 mètres des isothermes en altitude, en montagne. Et cette augmentation en altitude s'est accompagnée également d'une migration des espèces de 66 mètres pour les plantes mesurées. Et ils se sont aperçus que les plantes

herbacées avaient une capacité de migration plus importante que les plantes pérennes, notamment les arbres.

L'évolution de la niche écologique

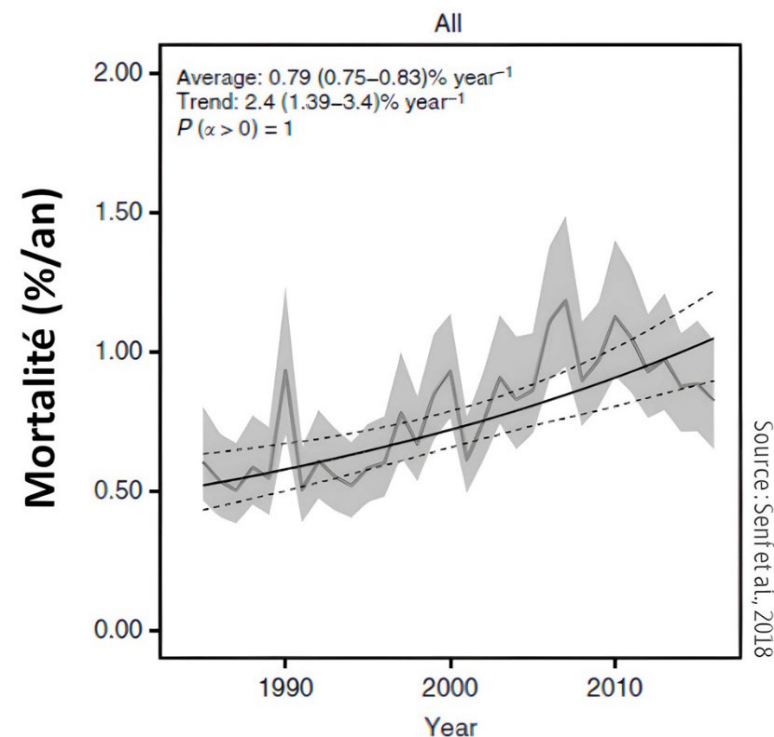


Ils ne produisent des graines qu'à partir d'une certaine maturité, à partir de plusieurs décennies. Donc il va falloir attendre que ces arbres puissent produire des graines pour se disperser et pour migrer. Les espèces sont donc capables de se déplacer vers le nord et vers l'altitude plus haute pour s'adapter à ce réchauffement climatique. Mais il va falloir aussi qu'elles s'adaptent aux conditions plus sèches et plus chaudes, à la marge sud ou en basse altitude. Sinon, il y a un risque de mortalité ou d'extinction de ces espèces dans ces zones.

3. La mortalité des arbres

Qu'en est-il de la mortalité des arbres dans nos forêts tempérées ? Depuis une trentaine d'années, en Europe, on observe une augmentation du pourcentage de mortalité dans nos forêts tempérées.

La mortalité des arbres en forêts tempérées

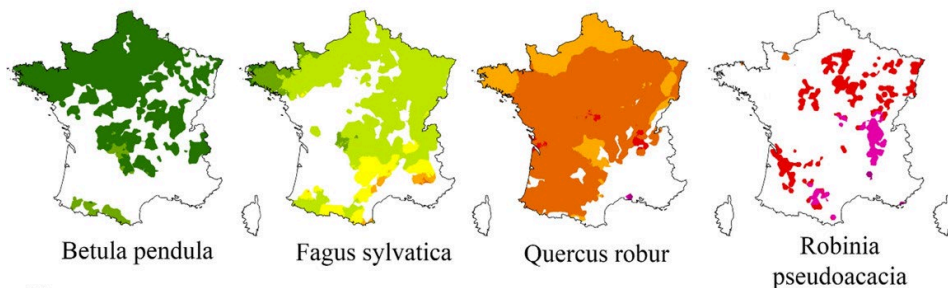


Maintenant, on peut se demander quelle part de cette augmentation de la mortalité peut être attribuée au changement climatique. C'est une récente étude de Taccoen, en 2022, qui s'est intéressée à cette question. Ils ont comparé le taux de mortalité, en France, dans les réseaux de surveillance de la santé des forêts de l'Inventaire forestier national, entre deux périodes : la période de 1988-2015, par rapport à une période de référence de 1961 à 1987, pour différentes espèces de la forêt française. Sur ces cartes, le vert représente une baisse de la mortalité en réponse au changement climatique, alors que les couleurs jaunes à violettes représentent une augmentation de la

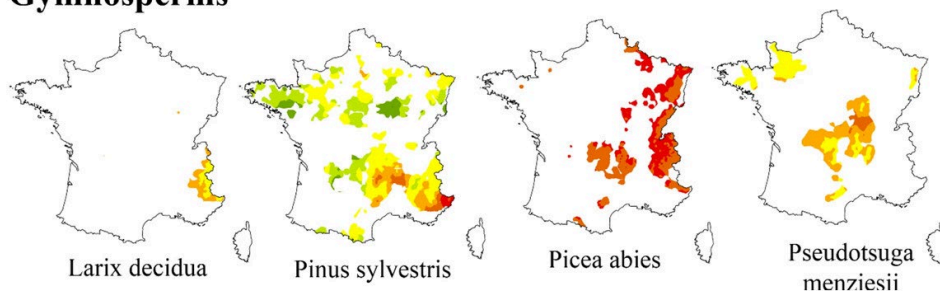
mortalité en réponse au changement climatique. On voit des situations contrastées suivant les espèces.

Quelle part attribuer à l'évolution du climat ?

Angiosperms



Gymnosperms



Source: Taccoen et al., 2022

Par exemple, pour *Betula pendula*, on voit que la carte est verte, ce qui signifie que le changement climatique a eu pour effet de réduire la mortalité pour cette espèce. Alors que par exemple, au contraire, pour *Robinia pseudoacacia*, qui est le robinier, ces effets du changement climatique ont été négatifs, avec une augmentation accrue de la mortalité. Et le changement climatique a pu jouer un rôle jusqu'à 5 % d'augmentation de la mortalité. Pour *Fagus sylvatica* et *Pinus sylvestris*, par exemple, on s'aperçoit que c'est dans la marge sud de présence

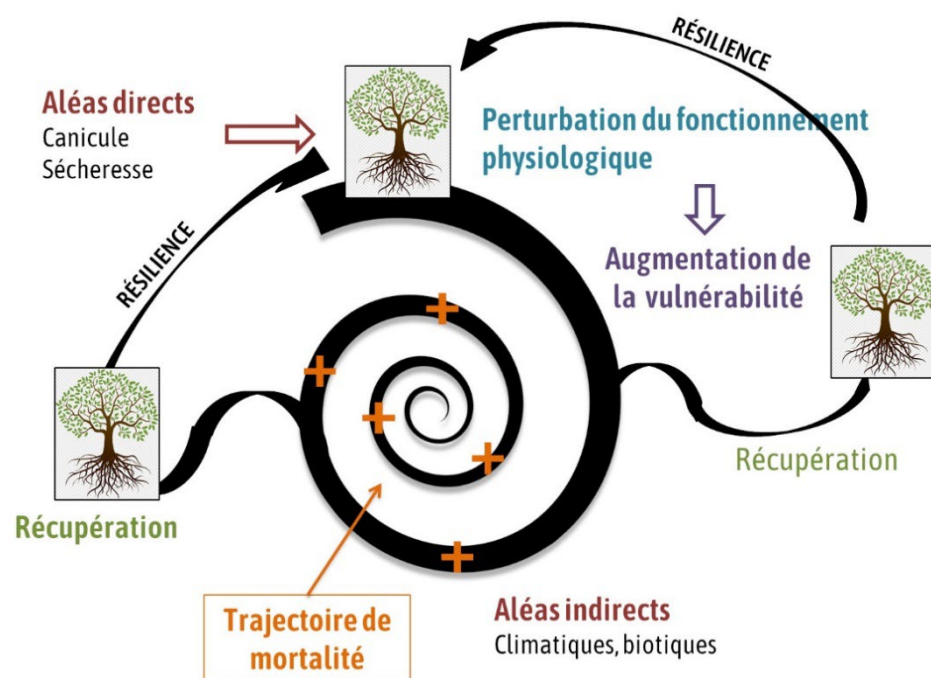
des espèces que le changement climatique a eu le plus fort effet, à savoir une surmortalité, ce qui correspond bien aux marges sud de présence des espèces.

4. Impacts des événements climatiques extrêmes

En termes d'impact des événements climatiques extrêmes, par exemple les événements de canicule et de sécheresse, quels sont ces impacts sur les arbres ? Ces aléas climatiques directs vont perturber le fonctionnement physiologique des arbres, provoquant soit directement la mortalité des arbres, si ces aléas atteignent un certain seuil physiologique de survie de l'arbre, ou vont provoquer progressivement une perte de santé de l'arbre, avec observation de pertes foliaires, de mortalité de branches, ou de dépérissement et d'affaiblissement de ces arbres, et de perte de capacités de défense de ces arbres. On parle alors d'augmentation de la vulnérabilité des arbres face à d'autres aléas qui peuvent être également climatiques, si on a la récurrence d'événements extrêmes, ou d'autres aléas indirects qui peuvent être biotiques, ou des incendies. Par exemple, des insectes ravageurs peuvent profiter de la faiblesse des arbres pour les attaquer. Par exemple, les scolytes ont récemment attaqué des épicéas et ont provoqué de grandes mortalités dans le nord-est de la France. Il faut savoir que le réchauffement climatique favorise en plus la présence de ces ravageurs secondaires qui attaquent les arbres.

À chaque aléa, tout n'est pas perdu pour l'arbre. Les arbres ont aussi la capacité de récupérer un fonctionnement optimal après un certain nombre d'années, qui peut être variable suivant les espèces. Cette

capacité de retour à un état initial avant l'aléa s'appelle la trajectoire de résilience et la capacité de résilience. S'il n'y a pas enchaînement d'aléas, si on laisse à l'arbre suffisamment de temps pour récupérer, il retrouve un fonctionnement optimal qui lui permet de résister à nouveau aux aléas futurs. Par contre, si le temps de récupération n'est pas permis, s'il y a récurrence des événements climatiques extrêmes ou interaction entre différents aléas, on va avoir de plus en plus d'augmentation de la vulnérabilité de ces arbres, ce qui va amener ces arbres vers une trajectoire de mortalité.



Source: Manion, 1991

5. Comprendre le risque de mortalité

Pour comprendre les risques de mortalité liés au changement climatique et aux événements climatiques extrêmes, il faut s'intéresser à trois composantes. On a vu les aléas directs climatiques, ou indirects biotiques ou incendies. Il faut s'intéresser aussi à l'exposition à ces aléas, puisque les changements climatiques vont de plus en plus exposer les arbres à ces aléas, avec la récurrence d'événements climatiques extrêmes, par exemple. Il faut s'intéresser également à des facteurs de vulnérabilité, puisque les arbres ont des facteurs qui les prédisposent ou pas à subir plus ou moins fortement ces aléas.

Par exemple, vous avez l'âge, qui est un facteur de vulnérabilité connu chez les arbres. Plus les arbres vieillissent, plus ils vont avoir tendance à être fortement impactés par les aléas climatiques. On a également des facteurs génétiques. Certaines provenances vont être mieux adaptées à résister aux sécheresses, par exemple, que d'autres. On a également des facteurs écologiques. Les arbres qui poussent, par exemple, sur des sols profonds, avec de grandes réserves en eau, vont être moins fortement impactés en cas de sécheresse que les arbres qui poussent sur des sols plus épais, avec de faibles réserves en eau.

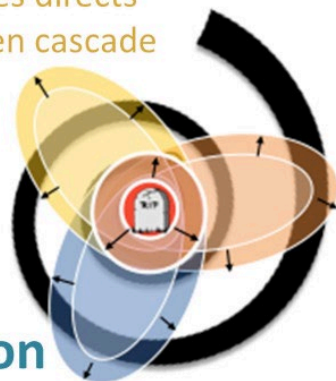
Quels sont les facteurs de risque face
aux événements extrêmes ?

Aléas

- Climatiques directs
- Indirects en cascade

Exposition

- Fréquence et intensité
- Succession d'aléas
- Interactions entre aléas



Vulnérabilité

- Individuelle
- Peuplement
- Ecologique
- Sylvicole
- Génétique

Source : C. Massonnet

Avec ces changements climatiques, on va avoir à la fois aggravation des aléas, aggravation de l'exposition à ces aléas, augmentation des facteurs de vulnérabilité, mais également réduction de cette capacité de résilience, ce qui augmente le risque de mortalité pour les arbres. Nous avons un exemple récent de mortalité dans le nord-est de la France, suite aux aléas climatiques de 2015, 2018, 2019 et 2020. Il y a eu de la mortalité de sapins, d'épicéas. On a aussi observé le dépérissement du hêtre dans le nord-est de la France, suite aux aléas de sécheresse.

6. L'adaptation au changement climatique

Maintenant, voyons quels sont les leviers pour aider l'adaptation des arbres et des forêts au changement climatique. Des stratégies d'adaptation assistée sont développées pour essayer d'accompagner les arbres en place, pour aider les populations à supporter ces conditions climatiques plus sèches et plus chaudes et pour favoriser la résilience et baisser la vulnérabilité des écosystèmes. Des adaptations sylvicoles sont mises en place, avec des stratégies de nouvelle gestion.

Par exemple, on peut favoriser la présence de plusieurs espèces avec différentes classes d'âge en futaie irrégulière. Pour favoriser l'adaptation des forêts au changement climatique, une autre stratégie est de réduire la densité d'arbres, ce qui permet de réduire la compétition entre les arbres pour la ressource en eau, par exemple, en cas de sécheresse, ce qui permet de favoriser la résilience des arbres à cet épisode de sécheresse. On peut également réduire l'âge de récolte des arbres, ce qui permet de réduire à la fois la vulnérabilité liée à l'âge, mais également l'exposition aux aléas. Enfin, des stratégies de migration assistée sont en cours d'évaluation. Cela concerne certaines provenances du sud, que l'on plante plus au nord pour favoriser le brassage génétique et l'enrichissement génétique de provenances plus adaptées au climat futur. Cela concerne également des migrations assistées d'espèces françaises, ou européennes ou exotiques, que l'on plante également dans des zones plus humides pour favoriser le développement des forêts et l'adaptation des forêts au changement climatique futur. Par contre, il existe encore des

difficultés et des incertitudes face à ces nouvelles essences, notamment liées au climat. Il faut qu'elles soient adaptées à la fois au climat d'aujourd'hui, à savoir un climat dans lequel il y a encore parfois des hivers rigoureux, mais également au climat futur, plus chaud et plus sec.

On voit qu'il y a tout un panel de solutions à disposition. Il n'y a pas une solution ou une espèce miracle, mais il faut miser sur tout un éventail de solutions pour favoriser l'adaptation des forêts au changement climatique.

L'arbre et le droit en France

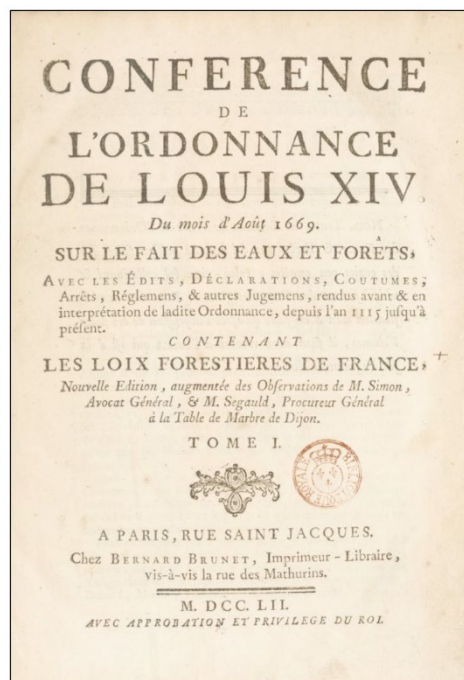
Marie EUDE

Maîtresse de conférences à
l'Université Sorbonne Paris Nord



1. Une absence de définition juridique

Lorsqu'il est question de l'arbre en droit, le premier constat est celui de l'absence de définition juridique de l'arbre. Pourquoi ? Parce que le droit est centré sur la question de la forêt. On le voit à travers l'ordonnance sur le fait des Eaux et Forêts de 1669, et plus tard, avec le code forestier de 1827. On peut expliquer cela par des raisons économiques. Le bois est à l'époque une ressource pour la construction navale qu'il faut pérenniser. C'est d'ailleurs cette situation qui explique que certains auteurs fassent remonter les prémices de la notion de développement durable dans les principes encadrant la gestion forestière au XVIIe siècle. L'idée que l'on protège la ressource plutôt que l'arbre trouve une illustration dans l'ordonnance royale de Saint-Germain-en-Laye de 1669 qui prévoit la protection des arbres de haute futaie qui sont utilisés pour répondre aux besoins de la marine royale, mais pas des bois de taillis.



2. Pour une définition de l'arbre

Pallier ce manque de définition est important car pour appliquer un régime protecteur, encore faut-il identifier l'objet auquel il est attaché. Pour ce faire, il faut une définition facilement mobilisable par les acteurs du droit, et notamment par les juges. Lorsque l'on s'intéresse aux différentes définitions existante de l'arbre, on remarque que ce sont essentiellement des définitions scientifiques dans lesquelles il est souvent fait référence à la possible taille de pousse difficile à déterminer par des juristes sans le secours de botanistes. Il faut donc chercher une définition avec des critères de détermination

directement observables, et ce même par un néophyte. Nous proposons donc comme définition pour l'arbre : "toute plante pouvant exister seule, mue par un mouvement naturellement vertical, ayant une tige nue et non ramifiée dès sa base", qui permet de distinguer par exemple l'arbre du buisson. Nous proposons également comme définition de la forêt : "un écosystème complexe dont les arbres sont l'élément central", qui permet de distinguer la forêt, par exemple, des champs d'arbres.

3. Pourquoi protéger l'arbre ?

Ce n'est pas tant l'arbre qu'il faut protéger que ses fonctions. L'arbre et la forêt ont 3 fonctions clairement identifiées dans la loi de 1985 relative à la gestion, à la valorisation et à la protection de la forêt. L'arbre et la forêt ont d'abord une fonction économique : satisfaire les besoins de la nation en développant la production, la récolte, la valorisation sur le territoire national, et la commercialisation des produits forestiers. On retrouve ici l'idée de bois pour la marine royale. L'arbre et la forêt ont ensuite une fonction écologique : assurer la préservation des équilibres biologiques indispensables. On retrouve l'idée de service écosystémique. Enfin, l'arbre a une fonction sociale. Pour la forêt, il s'agit de faciliter l'accueil du public, et pour l'arbre, c'est la dimension paysagère, par exemple, qui doit être prise en compte. Un arbre de la liberté a une fonction à la fois paysagère et sociale, historique, qu'il convient de protéger.

4. Etat actuel du droit sur le sujet

En droit, la protection de la fonction économique prime sur la protection des autres fonctions. Or aujourd'hui, il faut inverser la tendance. Il faut surtout protéger la fonction écologique de l'arbre, car il a un rôle important en matière de lutte contre le réchauffement climatique, moins important que le plancton, mais non négligeable. La prise en compte de ces services environnementaux rendus par l'arbre est identifiée dès le XVIII^e siècle. Protéger la fonction écologique de l'arbre permettrait de répondre aux objectifs écologiques posés par le législateur qui apparaissent dans différents textes, comme l'article L 129-1 du code de l'environnement, l'article L101-2 du code de l'urbanisme, ou encore l'article L121-1 du code forestier. Reste à savoir comment protéger cet arbre. En doctrine, plusieurs hypothèses sont étudiées.

5. L'arbre comme bien commun

La première est la qualification de l'arbre comme bien commun. La définition des biens communs est difficilement saisie par le droit d'une part, parce qu'il s'agit au départ d'une notion économique, et d'autre part parce que c'est une notion polysémique. Qu'est-ce qu'un bien commun ? C'est un bien identifié par une communauté. Autrement dit, il n'existe pas de liste prédéterminée de biens communs. Ces biens communs font l'objet d'une gestion collective censée, si l'on en croit Platon et son communisme des biens, protéger lesdits biens. Un célèbre article d'Hardin, "La tragédie des communs" de 1968, remet en

cause cette idée. La gestion collective entraîne au contraire une surexploitation des biens. Une idée remise en cause cette fois-ci par Ostrom, qui explique que les biens gérés collectivement sont mieux protégés car les acteurs sont directement impliqués dans la mise en place et l'application des règles de gouvernance. Les biens communs, ou communs, les "commons" d'Ostrom, sont en général entendus comme des ressources gérées collectivement par une communauté. C'est le cas, par exemple, de Wikipedia. Les forêts pourraient être appréhendées comme des communs, elles rendent des services à la communauté : stockage de carbone, réduction des températures, on retombe sur l'idée de service écosystémique. Le problème des communs est la gestion commune.

Il est difficile de garantir une gestion commune pour les forêts appartenant aux propriétaires privés. Or, les forêts appartenant aux propriétaires privés représentent 75 % des forêts françaises. Cela va à l'encontre du droit de propriété tel que conçu par le Code civil, qui prévoit une propriété exclusive. Cela peut expliquer l'opposition des propriétaires privés à la qualification de "commun". On le voit, la notion de bien commun ne semble donc pas particulièrement adaptée à la protection de l'arbre.

6. L'arbre personne

Une deuxième hypothèse de protection est celle de l'arbre personne. Il s'agit de donner des droits à l'arbre et d'en faire un sujet de droit. C'est ce que l'on appelle les "droits de la nature". Ces droits de la nature naissent en 1972 dans un célèbre article de Christopher Stone,

"Les arbres doivent-ils pouvoir plaider ?" Il est question de la défense des sequoia géants qui sont menacés d'être abattus pour réaliser un projet de station de ski porté par Walt Disney dans la Mineral King Valley. Quelle est l'idée développée par Stone ? Après avoir rappelé que fut un temps les enfants et les femmes n'avaient pas de droits alors qu'ils en ont aujourd'hui, Stone propose de personnifier les arbres comme cela a pu être fait pour des personnes non humaines, les entreprises, afin qu'ils puissent agir en justice pour leur compte grâce à l'intermédiaire de gardiens, appelés "guardians", qui seraient les représentants des arbres. Loin de rester lettre morte, ces droits de la nature trouvent des traductions concrètes.

Il y a deux possibilités. La première est une personnification globale qui permet d'inclure l'arbre. C'est le cas de la Pachamama que l'on retrouve dans la constitution équatorienne en 2008 et dans la loi bolivienne en 2010. La nature dans son intégralité est personnifiée, et l'arbre profite d'une personnification incidente. La seconde est une protection ciblée sur des éléments naturels, comme cela a été le cas avec la personnification de la rivière Whanganui en Nouvelle-Zélande en 2017. Il est alors possible de penser en parallèle un système protégeant les arbres.

La question qui reste en suspens est celle de savoir : "Est-ce que tout cela est utile ?". Aujourd'hui, en droit français et depuis le naufrage du bateau Erika, il existe le "préjudice écologique". Ce préjudice écologique est défini à l'article 1247 du Code civil comme : "une atteinte non négligeable aux éléments ou aux fonctions des écosystèmes, ou aux bénéfices collectifs tirés par l'homme de l'environnement." Lorsqu'il y a préjudice écologique, il y a réparation

prioritaire en nature. Autrement dit, une remise en état. Lorsque cela n'est pas possible, sont versés des dommages et intérêts affectés à la réparation de l'environnement. Autrement dit, nous sommes là face à un système de réparation tout aussi effectif que celui prévu dans le cas de la personnification.

7. Conclusion

On le voit, l'arbre est porteur de nombreux débats en droit. Il faut aujourd'hui utiliser "les forces imaginantes du droit", pour reprendre la formule de Mireille Delmas-Marty, ou repenser sa protection à l'aune des grands enjeux du siècle, et notamment des enjeux climatiques.

Conclusion

Les arbres : questions et menaces

Francis HALLÉ
Botaniste



Les animaux sont très bien connus parce que ça nous permet d'avoir accès à l'être humain. Depuis la plus haute Antiquité, les scientifiques se préoccupent des animaux. Les arbres sont très mal connus, parce que ça fait peu de temps qu'on les étudie. Même l'inventaire des arbres de la planète est très loin d'être terminé. On en est, je crois, à 80 000 espèces recensées, nommées, mais on en découvre 200 à 300 nouvelles par an. On est donc encore très loin d'avoir l'inventaire. Cela me terrifie de penser aux déforestations dans les tropiques humides, c'est-à-dire dans des milieux où il y a jusqu'à 20 ou 25 % des arbres qui n'ont pas de nom, qui ne sont pas connus, qui ne sont pas inventoriés.

1. Les questions non résolues

1.1. Définir l'arbre

On n'a toujours pas réussi à définir l'arbre. Moi-même, j'ai fait pas mal de définitions. À chaque fois, je tombe sur un exemple qui ne rentre pas du tout dans ma définition. La dernière fois, c'était en Afrique du Sud, dans la région de Prétoria. On m'a montré des arbres souterrains.



On ne voit que les feuilles. Des arbres très gros, énormes, et très vieux. J'ai laissé tomber les définitions et maintenant, je ne veux plus m'occuper de ça.

1.2. L'arbre et la souffrance

Est-ce qu'un arbre blessé souffre ? C'est une question qui revient très fréquemment dans le public. On a des raisons de penser que oui, ils souffrent, parce que la blessure, une taille ou quelque chose comme ça, fait augmenter ses hormones de stress. C'est un peu comme nous, et ça va dans le sens de la souffrance. Mais il y a une autre raison qui va exactement à l'inverse. C'est que je ne vois pas à quoi ça servirait de souffrir alors que l'arbre ne peut pas bouger. Il ne peut donc pas s'écarter de la source de sa souffrance. Moi, oui, ça a un sens, un animal, ça a un sens. Mais un arbre, ça lui servirait à quoi ? Ce n'est pas une vraie réponse.

1.3. L'arbre et le vent

Les arbres utilisent-ils les mouvements du vent ? Ils n'arrêtent pas de bouger. Alors soit ça ne lui fait rien du tout, ni en bien ni en mal. C'est une position, mais ce n'est pas la seule. Ça peut lui faire du bien, il peut utiliser ces mouvements peut-être pour faire monter la sève plus vite. Ça peut lui faire du mal. C'est une question qui n'est pas résolue, et on attend que les laboratoires de biomécanique nous renseignent là-dessus.

1.4. Les excréments des arbres

Une question aussi qui préoccupe pas mal de gens est de savoir s'ils ont des excréments ou pas. La thermodynamique nous dit qu'il faut trouver leurs excréments. Ils en ont forcément. Peut-être que simplement, on ne sait pas les identifier. C'est un problème non résolu.

2. Les menaces

2.1. La déforestation

Il y a cette destruction effrénée qu'on constate dans le monde entier : des incendies, des abattages pour l'exploitation, des abattages juste pour faire de la terre agricole pour des champs de soja, comme au Brésil. La destruction est là, tout le temps. Et il ne faut pas croire que notre pays est à l'abri. Ça me dégoûte de penser que de France tout entière et même de beaucoup de pays d'Europe, on vient me demander comment faire pour protéger nos arbres. Le maire a décidé d'abattre des arbres. Je ne sais pas pourquoi ça le gêne. Ou il veut mettre une villa ou je ne sais quoi. Il a des quantités de raisons, qui ne sont, à mon avis, pas bonnes. L'arbre est vivant, respectons-le.

2.2. L'utilitarisme

L'utilitarisme est aussi une menace pour les arbres. Cela consiste à ne considérer dans les arbres que ce qu'ils peuvent nous rapporter. Ça sera sûrement très mauvais pour eux, et malheureusement, on est sur

cette voie-là. La filière bois, la filière papier, parce que le papier a sa place là-dedans, ça fait énormément de dégâts.

2.3. L'anthropocentrisme

L'anthropocentrisme, c'est par exemple grimer les arbres en êtres humains. C'est une chose qui me déplaît. Ce n'est pas dramatique, mais il faudrait qu'on se débarrasse de ça. C'est terrible que l'être humain ne s'intéresse aux choses que quand ça commence à lui ressembler.

2.4. L'obscurantisme

Une chose qui m'intrigue, depuis que je travaille sur les arbres, est qu'on est environnés par l'obscurantisme. Je ne sais pas pourquoi les arbres, peut-être plutôt les forêts, mais ça retombe sur l'arbre, on a tendance à y voir des choses qui n'existent pas et qui souvent font peur. Les gens qui embrassent les arbres, c'est très bien, c'est très gentil, mais c'est de l'obscurantisme. Ceux qui essayent de soigner leur dos douloureux en le mettant contre un arbre et qui me disent : "L'arbre me donne son énergie", non, c'est ridicule, et c'est de l'obscurantisme à l'état brut.

3. Conclusion

Ça va progresser parce que, ça ne vous aura pas échappé, jamais nous n'avons eu autant, au niveau mondial, de productions sur l'arbre, que ce soient des films, que ce soient des dessins animés, des jeux vidéo, des livres scientifiques mais aussi des livres pour le grand public. Il y a un intérêt pour l'arbre qui est évident, et ça me réjouit profondément.

Mais je voudrais dire à celles et ceux que les arbres intéressent qu'ils fassent attention à la progression très rapide de nos connaissances. S'ils n'essayent pas de se tenir au courant, ils vont être rapidement largués. Donc intéressez-vous aux arbres !

Avec le soutien financier de :



Avec la participation de :



CC BY-NC-ND 4.0 International

Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification

Edition UVED – Avril 2024

Crédits :

Illustration de couverture : Francis HALLÉ
Illustrations des titres de chapitres : Freepik.com

Citer cet ouvrage :

UVED. Le livre numérique Arbres [en ligne]. Fondation UVED, 2024, 141 p.
Disponible à l'adresse :
https://ressources.uved.fr/eBook/eBook_UVED_Parcours_Arbres.pdf