

Itinéraires • Entretien avec...

Pourquoi les feuilles tombent ? Questions courantes et sujets de recherche

Si nos lectures et les enseignements de biologie nous ont laissé des images assez nettes de la formation de l'œuf de poule ou de la métamorphose du têtard, il n'en est pas de même pour le fonctionnement de l'arbre, en particulier pour le phénomène saisonnier de la chute des feuilles. Des chercheurs de l'Inra répondent à quelques questions courantes sur la physiologie de l'arbre et évoquent leurs propres travaux de recherche.

Interviews par *Pascale Mollier*, mission Communication



Photo : Pascale Inzerillo

Pourquoi les feuilles tombent ?

par **Hervé Cochard**

Sous nos climats tempérés, à l'automne, les feuilles tombent. L'arbre s'adapte ainsi aux effets conjugués du froid et de la diminution de la durée du jour. Si l'on maintient un arbre en serre chaude, comme nous le faisons au laboratoire pour le noyer, il garde ses feuilles plus longtemps.

Les signaux environnementaux (température et photopériode) déclenchent une série d'événements abou-

tissant à la chute des feuilles : sous l'action des basses températures, la chlorophylle et certaines protéines sont dégradées ; ce qui permet de recycler le carbone et l'azote de ces molécules sous forme de réserves de nutriments transférés au reste de l'arbre. La dégradation de la chlorophylle dévoile une palette de pigments à base de carotènes (orange), d'anthocyanines (pourpre), et de xanthophylles (jaune) qui donnent à l'automne ses si jolies couleurs...

Des enzymes et hormones végétales règlent ces processus.

Une zone d'abscission se forme à la base des feuilles, qui tombent sous l'effet de leur poids et du vent. Chez le chêne, les premiers gels se produisent avant la for-

Paroles d'arbre

Jean-Marie Gustave Le Clézio, *Voyage au pays des arbres*, éditions Gallimard.

"Les gens qui ne savent pas apprivoiser les arbres disent que les forêts sont silencieuses. Mais dès que tu siffles, et que tu siffles bien, comme un oiseau, tu commences à entendre le bruit que font les arbres. Il y a d'abord ces bâillements et ces respirations aiguës. Puis tu perçois d'autres bruits. Il y a des coups lourds, comme s'il y avait un cœur qui battait quelque part sous la terre. Puis tout un tas de craquements, des branches qui se redressent avec des explosions, des feuilles qui se mettent à trembler, des troncs qui se dérident. Il y a surtout des bruits de sifflements, parce que les arbres te répondent. Ça, c'est le langage des arbres".

Itinéraires

Hervé Cochard et Thierry Améglio travaillent tous deux dans l'UMR547 Physiologie intégrée de l'arbre fruitier et forestier PLAF, Inra-Université, Clermont II, départements Environnement et agronomie et Écologie des forêts, prairies et milieux aquatiques.

L'équipe de Thierry Améglio s'intéresse actuellement au phénomène d'endurcissement de l'arbre au gel, en liaison avec l'état de ses réserves glucidiques. Les chercheurs étudient sur le terrain les conséquences des sécheresses exceptionnelles de l'année 2003 et la capacité des arbres touchés (chênes, hêtres, noyers) à résister au gel. L'autre aspect de l'expérimentation consiste à reproduire ces phénomènes en conditions contrôlées : les chercheurs soumettent de jeunes noyers, cultivés en conteneurs, à des conditions différentes (stress hydrique, défoliation précoce) et étudient leur résistance à des gels provoqués. Hervé Cochard étudie les transferts de sève dans la plante en particulier en cas de sécheresse.

¹ Cruiziat P., Cochard H., Améglio T. 2003 - L'embolie des arbres. *Pour la Science*, n°305, mars 2003, 50-56.

² Améglio T., Cochard H., Ewers F.W. 2001 - Stem diameter variations and cold hardiness in walnut tree. *Journal of Experimental Botany* 52 (364), 2135-2142. Améglio T., Ewers F.W., Cochard H., 2003 - Gelista™ : a new tool for testing frost hardiness by stem diameter variations. Ed. K.K. Tanino et al., *Acta Horticulturae* 618, 509-515.

³ Les stomates sont de minuscules pores (quelques centièmes de millimètres) qui se trouvent à la surface des feuilles et qui permettent les échanges gazeux avec l'atmosphère : entrée de CO₂ pour la photosynthèse, sortie de vapeur d'eau par transpiration.

Manchon réfrigérant permettant de simuler un gel localisé et programmé (température, vitesse et durée de congélation). Cette température (par exemple -10°C) est appliquée ponctuellement sur différents arbres à des stades d'endurcissement au froid variables au cours de l'hiver. Les conséquences locales de ce froid (présence ou absence de nécroses) sont observées au printemps et sont mises en liaison avec la période où le gel a été appliqué. Les résultats confirment que les nécroses ne se développent que lorsque l'arbre n'est pas "endurci" à la température imposée par le manchon réfrigérant.

mation de la zone d'abscission et les feuilles se dessèchent complètement tout en restant sur l'arbre.

La chute des feuilles au sol permet de recycler les constituants de la matière végétale, dégradés par les micro-organismes de l'humus et captés à nouveau par l'arbre. La chute des feuilles en automne n'est pas une grande perte pour l'arbre d'une part, parce que leur métabolisme est très ralenti par arrêt de la photosynthèse, d'autre part, parce que leurs constituants sont recyclés et ré-utilisés par l'arbre.

Pourquoi l'arbre doit-il se protéger contre le froid ?

En cas de froid intense, les petits vaisseaux des feuilles peuvent geler. Les gaz dissous dans la sève forment alors des bulles d'air car ils sont très peu solubles dans la glace formée. Lors du dégel, ces bulles d'air grossissent et provoquent l'interruption de la circulation de sève. Ce phénomène est appelé embolie hivernale¹.

L'autre problème est de protéger les cellules elles-mêmes contre le gel. En effet, si l'intérieur des cellules gèle, il y a une dilatation et donc un risque d'éclatement de la cellule. De plus, les cristaux formés endommagent la machinerie cellulaire (organites, protéines, ...). Pour prévenir ce risque, les cellules se déshydratent et produisent des substances cryoprotectrices (sucres, protéines) qui abaissent le point de congélation à l'intérieur de la cellule. Le résultat est visible, en tout cas mesurable, au niveau de l'écorce : les cellules se contractent, le diamètre de l'arbre diminue. Lorsque du dégel, l'arbre reprend son diamètre initial, le phénomène est réversible².

Et les arbres à feuilles persistantes ?

Les arbres à feuilles persistantes sont moins sensibles au froid. Les conifères sont bien protégés contre le phénomène d'embolie hivernale car leurs aiguilles possèdent des éléments conducteurs (trachéides) très étroits où ne peuvent être piégées que des bulles d'air très petites. De plus, leur système photosynthétique est plus résistant au froid.

Cependant, chez toutes les espèces d'arbres, les feuilles ou aiguilles ont une durée de vie limitée et finissent par tomber. Le vieillissement naturel des feuilles est un processus complexe qui, comme chez l'homme, touche toutes les fonctions (photosynthèse, composition en pigments, assimilation des nutriments...).

Y a-t-il une "descente de sève" avant la chute des feuilles ?

Il est faux de dire que la sève quitte les feuilles avant leur chute. Il n'y a pas de "descente" de sève. La sève reste dans les vaisseaux.

Dans un arbre, on distingue schématiquement deux circulations de sève en période feuillée : le mouvement ascendant de la sève brute des racines vers les feuilles qui passe par les vaisseaux et le mouvement descendant de la sève élaborée des feuilles vers les racines qui passe de cellules en cellules. La sève élaborée ne contient que 1% de la quantité d'eau véhiculée par la sève brute.

C'est l'aspiration de l'eau par les feuilles qui tire la sève brute jusqu'en haut de l'arbre. Les feuilles perdent de l'eau par transpiration à travers les stomates³. L'arbre rejette ainsi dans l'atmosphère la presque totalité de l'eau qu'il puise dans le sol. Ses réserves d'eau sont très réduites.

Que se passe-t-il en cas de gel précoce, en automne ?

par Thierry Améglio

Normalement, en automne, l'arbre se prépare au froid : on dit qu'il "s'endurcit". Dès la chute des feuilles, les réserves d'amidon stockées pendant l'été dans le



Photo : Stéphanie Ploquin

bois et l'écorce sont progressivement transformées en sucres solubles, qui ont une fonction "d'antigel". C'est au mois de janvier-février que l'arbre est le mieux préparé au gel. En cas de gel précoce, le tronc de l'arbre insuffisamment endurci peut présenter des zones de nécrose, comme on a pu l'observer récemment dans la hêtraie ardennaise.

De telles nécroses corticales sont également observées sur les arbres urbains et auraient pour origine des alternances gels - dégel localisées sur des arbres non encore endurcis au froid. C'est actuellement un souci majeur des gestionnaires de l'arbre en ville. On peut même se demander si la sélection par les pépiniéristes de spécimens ayant une croissance soutenue et prolongée, dans le but d'obtenir rapidement des arbres de grande taille pour ce marché très porteur de l'arbre urbain, n'est pas à l'origine de la fréquence de ces nécroses. En effet, ces arbres sont toujours en croissance à l'automne et dans ces conditions, ils ne se préparent pas au froid.

Si de plus, l'arbre a subi des stress pendant l'été précédent (sécheresse, défoliation due à un stress thermique ou attaques de chenilles) et que sa croissance a été affectée avec des réserves d'amidon amoindries, sa sensibilité au gel est renforcée. Ce scénario s'est produit lors de la canicule de 2003 (sécheresse et température élevée entraînant la chute précoce des feuilles) et pourrait se reproduire dans le contexte du réchauffement climatique puisque l'on prédit des déficits hydriques plus fréquents en été. Ainsi paradoxalement, le risque majeur pour la survie des arbres dans ces climats futurs pourrait être le froid⁴.

Et en cas de gel tardif ?

Au printemps, les cellules de l'arbre sont plus sensibles au froid qu'en hiver, on parle de "dé-endurcissement". Ce dernier est en partie lié à la réhydratation de tous les organes avant le débourrement (éclosion des feuilles et fleurs protégées jusque-là par les écailles du bourgeon). À cette période, les conséquences du gel sur les jeunes organes en croissance sont importantes. En effet, les feuilles comme les fleurs ne sont pas des organes adaptés au froid.

Les gels tardifs marquent les esprits par leurs conséquences économiques directes sur la production fruitière de l'année. Ils sont néanmoins moins problématiques pour la survie de l'arbre que les gels d'automne. En effet, des bourgeons latents végétatifs (sans fleur) peuvent à nouveau débourrer après ces premiers dommages. L'arbre doit alors puiser à nouveau dans ses réserves glucidiques pour faire croître ces nouvelles structures. Ainsi, seule la répétition des gels tardifs au printemps ou sur plusieurs années peut être fatale à l'arbre. Là encore, le changement climatique qui induit un débourrement plus précoce pourrait aggraver ce phénomène de sensibilité des arbres au gel tardif.



Photo : Christian Bolet

"Échaudure" des arbres dans le jardin des Tuileries. Les chercheurs de l'équipe de Thierry Améglio montrent que ces altérations sont dues à des alternances gel-dégel. Elles sont orientées à l'ouest, du côté du soleil couchant, où le réchauffement en cours de journée est plus brutal. Les zones nécrosées se transforment en longue fissure au fur et à mesure de la croissance de l'arbre. Le terme "échaudure" est un terme professionnel qui désigne au départ des altérations de fruits ou de troncs dues à des coups de soleil.

Les feuilles peuvent-elles tomber en été ?

par **Nathalie Bréda**

Lors de la canicule de 2003, on a observé des jaunissements et des rougissements précoces des feuilles, des chutes de feuilles, de branches, de rameaux, de fruits. Cette année-là, il y a eu la conjonction exceptionnelle de 2 contraintes : la sécheresse et la canicule, dont les effets se sont ajoutés. La sécheresse provoque une fermeture des stomates des feuilles pour limiter la transpiration. Du même coup, il n'y a plus d'entrée de CO₂, plus de photosynthèse, la croissance s'arrête. Pour entretenir ses cellules, l'arbre doit puiser sur ses réserves, alors qu'il devrait en constituer pour l'hiver. Une fois les stomates fermés, l'arbre entre dans une période de survie difficile. Si la sécheresse persiste, il continue à se déshydrater - certes, à un rythme plus lent, mais continu. Les feuilles peuvent griller au soleil. Si la sécheresse est trop sévère, il y peut y avoir des phénomènes d'embolie gazeuse, la régulation par les stomates étant insuffisante⁵. Les feuilles ne reçoivent plus de sève et se dessèchent. Elles tombent, flétries, mais restent souvent vertes. La canicule produit quant à elle une dégradation de la chlorophylle, faisant apparaître des jaunissements et rougissements.

Quelles sont les conséquences pour l'arbre ?

Le jaunissement et la chute prématurés des feuilles ne sont pas forcément inquiétants car seuls les organes

Nathalie Bréda, (UMR1137 *Écologie et écophysologie forestières* EEF, Inra-Université, Nancy 1, département *Écologie des forêts, prairies et milieux aquatiques*) est experte en quantification et impact de la sécheresse sur les arbres, à l'échelle des peuplements forestiers. Elle s'emploie à observer les conséquences des stress sur la croissance des arbres pendant plusieurs années, afin de prévoir le dépérissement et de récolter le bois avant qu'il ne soit dégradé. Elle travaille en collaboration avec les forestiers pour gérer les essences en fonction du sol ou du climat*.

* Bréda N., Granier A., Dreyer E. 2004. Physiologie des arbres : les effets de la sécheresse et de la canicule. *Forêts de France*, 474, 22-23.

⁴ Dellus V., Staszewski M., Gendraud T., Maujean E., Améglio T. 2003 - Échaudure des troncs : les effets cumulés de l'état physiologique de l'arbre et du gel à l'étude. *PHM revue horticole*, supplément espaces verts n°450 XIII-XV.

⁵ En cas de sécheresse, les feuilles perdent beaucoup d'eau par transpiration à travers les stomates et aspirent plus d'eau. On peut imaginer la colonne de sève dans un vaisseau comme une corde tirée vers le haut. Si l'aspiration augmente trop, "la corde" casse. De l'air présent dans des vaisseaux morts avoisinants pénètrent dans le vaisseau, provoquant un phénomène d'embolie. Il s'agit donc d'un mécanisme différent de l'embolie hivernale. Normalement, l'arbre réagit avant l'embolie en fermant ses stomates. Le phénomène d'embolie gazeuse est la principale cause de mortalité des parties terminales de l'arbre (pousses et racines) en cas de sécheresse.

Itinéraires



Photo : Nathalie Brecha

Baclit : exemple de collecte de feuilles en août 2003 : certaines sont encore vertes, et des feuilles brunes tombent précocement.

annuels sont touchés. Il s'agit d'une stratégie de protection de l'arbre contre le dessèchement. L'arbre survit tant qu'il reste des bourgeons vivants et que son système racinaire n'est pas desséché. Mais le sacrifice des feuilles entraîne un déficit d'accumulation des réserves. L'arbre sera plus sensible au gel pendant l'hiver et au printemps suivant, le débourrement pourra être retardé et le feuillage moins dense.

Les conséquences sont plus graves pour des arbres déjà affaiblis par des incidents précédents (tempête de 1999, excès d'eau des printemps 2000 et 2001, sécheresse de 1996). Les effets des accidents climatiques peuvent se manifester plus de 10 ans après.

Les jaunissements et chutes précoces de feuilles peuvent-ils avoir d'autres causes ?

Ces symptômes ne sont pas spécifiques et peuvent être provoqués par beaucoup d'autres causes phytosanitaires. C'est ainsi qu'en 2003, beaucoup de hêtres ont perdu leurs feuilles en été sous l'effet de la sécheresse, mais des rougissements intenses étaient provoqués par un charançon phyllophage⁶ (l'orchestre du hêtre). L'oï-

dium⁷ provoque des brunissements des chênes, la mineuse⁸ le jaunissement des marronniers, la graphiose⁹ le dessèchement de l'orme. Il convient donc de faire des diagnostics précis de l'état sanitaire des forêts.

Combien y-a-t-il de feuilles dans une forêt ?

À l'époque où les feuilles tombent et où certains envisagent de les ramasser, en ville ou dans leur jardin, on peut se demander quels sont le nombre et la surface de feuilles d'un arbre. Le niveau des échanges entre la forêt et l'atmosphère est proportionnel à la surface des feuilles : plus il y a de feuilles, plus la forêt consomme d'eau et fixe de carbone. Ce paramètre s'appelle l'indice de surface foliaire. Nous mesurons cette donnée en forêt : typiquement pour une forêt feuillue tempérée, il y a entre 5 et 9 ha de feuilles pour un hectare de forêt. La surface d'une feuille est de l'ordre de 15-20 cm² pour le tilleul, le charme ou le hêtre, de 30 cm² pour les chênes et peut atteindre 70 cm² pour le châtaignier. Ainsi, un petit chêne de 15 ans présente une surface foliaire de 15 à 20 m² soit entre 3000 et 5000 feuilles ! Et pour un hectare de forêt, il faut compter entre 30 à 45 millions de feuilles... Alors à vos brouettes et vos râtaeux ! ■

⁶ Phyllophage : qui s'attaque aux feuilles.

⁷ Oïdium : maladie des plantes, due à différentes espèces de champignons, qui se traduit par l'apparition d'un feutrage blanc sur l'organe végétal atteint.

⁸ Mineuse : chenille qui passe une partie de son existence entre les deux épidermes d'une feuille, dont elle dévore le parenchyme.

⁹ Graphiose : maladie de l'orme due à un champignon ascomycète, qui peut provoquer la disparition rapide du feuillage en été et la mort des arbres.