

## Réponses adaptatives de trois clones de peuplier euraméricain à tolérance croissante à l'hydromorphie

Zoubeir Béjaoui<sup>(1)</sup>, Ali Albouchi<sup>(1)</sup>, Mejda Abassi<sup>(1)</sup>, Mohammed S.  
Lamhamedi<sup>(2)</sup> et Mohamed Hédi El Aouni<sup>(3)</sup>

<sup>(1)</sup> Institut National de Recherches en Génie Rural, Eaux et Forêts, Rue Hédi  
Elkarray, El Menzah IV, BP 10, Ariana 2080, Tunisie,  
Tél : 216-71-230 039, Fax : 216-71-717 951,  
E-mail : Albouchi.ali@iresa.agrinet.tn

<sup>(2)</sup> Ministère des Ressources naturelles et de la Faune (MRNF).  
Direction de la recherche forestière. 2700, rue Einstein, Québec, Canada G1P 3W8

<sup>(3)</sup> Faculté des Sciences de Bizerte, Jarzouna 7021, Tunisie

**ملخص - ردود التأقلم لدى ثلاث أنسلة من الصفصاف متفاوتة المقاومة للإغراق.** كرسست البلاد التونسية جهودات كبيرة لتشجير المناطق المهمشة المغمورة بالماء (حوالي 10 % من مساحة البلاد) للحفاظ على الموارد الطبيعية. كان إختيار النسيالات المناسبة من أكبر التحديات. ضمن هذا البحث قمنا بدراسة الصفصاف لمعرفة مدى تأقلمه مع تراكم المياه لفترة طويلة. في سياق التجربة اعتمدنا ثلاث نسيالات ذات حساسية مختلفة لتراكم المياه (I-488, Rimini, D-64). قمنا بثلاث نظم سقي مماثلة لظروف التهوية في الأراضي المغمورة مدة 60 يوما خلال مرحلة النمو الخضري. إشمملت هذه التجربة على ثلاث مجموعات (شاهد، إغراق متوسط الحدة و إغراق حاد) و حافظنا على مستوى الماء بسمك 5 صم فوق التربة. مدى مقاومة الإغراق قدر حسب قياس النمو، التبادل الغازي، تراكم الكتلة الحية، التأثير المتبادل، نسبة اليخضور و المحتوى النسبي للماء بالأنسجة. إستجابة النسيالات ارتبطت بحدة الإغراق، بمدته و بمدى تأقلم كل نسيال. نظام الإغراق الحاد له تأثيرات سلبية (تباطؤ كبير في نمو النبتة، تراجع ملحوظ للتمثيل الضوئي مع إغلاق تام لمسام الورقة في اليوم 40 بالنسبة ل Rimini و D-64 واليوم 60 ل I-488 و جفاف بالأنسجة مصحوب بتراجع متباين لنسبة اليخضور. هذه الظواهر كانت أقل صرامة بالنسبة ل I-488. النباتات التي عاشت تحت إغراق متوسط الحدة أظهرت تغيرات مورفولوجية و فيزيولوجية أقل حدة مقارنة مع تلك التي نمت في إغراق حاد و تبلور ذلك بنسبة حياة مرتفعة، بتمركز المدخرات بالجزء العلوي للنبتة، بتنامي التأثير المتبادل ، بعدم تغير المحتوى النسبي للماء بالأنسجة مقارنة مع المجموعة الشاهدة و إستعادة مستوى التمثيل الضوئي و فتح المسام. من ناحية أخرى شاهدنا عديسات منتفخة و جذور عرضية أكثر كثافة لدى I-488 دليل على أنها الأكثر قدرة على مقاومة الإغراق.

**صفصاف / إغراق / تأقلم مورفولوجي و فيزيولوجي / تمثيل ضوئي / مواصلة فتح المسام / نمو**

**Summary - Tunisia has vast tracts that are marginal, inundated areas (about 10% of the surface of the country). Reforestation of these regions is one of the methods being used to rehabilitate degraded soils in order to assure the safety of our natural resources and to make higher the woody production. In**

the present study we investigated the adaptive physiological and growth responses of three poplar clones to flooding (D-64, Rimini and I-488), in controlled experiment. Three water régimes, simulating the conditions of the aeration in flooded soils, were applied to juvenile seedlings, during 60 days in full vegetation phase. Plants were subjected to moderate flooding (Hr: oxygen concentration adjoining 6 mg.l<sup>-1</sup>) or severe flooding (Hs: oxygen concentration adjoining 2 mg.l<sup>-1</sup>) and compared with well-watered controls (T). The water level has been maintained permanently at 5 cm below the soil surface. Flooding tolerance has been estimated through growth variables, leaf gas exchange, biomass accumulation, osmotic adjustment (AO), foliar chlorophylls contents and the relative water content (RWC). The Hs régime entail stronger disruptions: a significant reduction in plant growth, an irreversible decline in net photosynthesis (A) and stomatal conductance (g<sub>s</sub>) with stomata closure after 40 days in Rimini and D-64 but after 60 days in I-488, a foliar dehydration coupled with a significant decrease in their chlorophylls contents. These effects were less pronounced in I-488 seedlings. In contrast, the moderate flooding showed limited reactions accompanied by morphological adaptations in responses to flooding: hypertrophied lenticels and adventitious roots were much developed in Hr than those observed in Hs. This was expressed by a high survival rate, a dry mass allocation to aerial parts, an elevated osmotic adjustment, a relative water content (RWC) similar to control plants and a recovery in net assimilation and reopening of stomata. Thus, I-488 appears to be a seedling that exhibits plasticity (morpho-physiologicals adaptations) to tolerate or survive saturated soils.

**Poplar / flooding / morpho-physiologicals adaptations / photosynthesis / stomatal conductance/ growth**

**Résumé :** La Tunisie a déployé des efforts considérables pour installer des boisements hors des formations forestières spontanées en vue d'assurer la pérennité de ses ressources naturelles et de diversifier sa production ligneuse. Le reboisement des terres marginales hydromorphes (environ 10% de la superficie du pays) à l'aide d'essence appropriées, notamment le peuplier, figure parmi les défis à relever. Le peuplier, essence consommatrice d'eau, a été testé dans la présente étude afin de mieux cerner son degré d'acclimatation à l'hydromorphie prolongée. Trois régimes hydriques, simulant les conditions d'aération des sols hydromorphes, ont été appliqués pendant 60 jours en pleine phase de végétation de trois clones de peuplier noir à tolérance croissante à l'hydromorphie (D-64, Rimini et I-488). Ces trois clones constituent un échantillon représentatif des trois principales catégories de tolérance des peupliers à l'hydromorphie. Ces

régimes comportent un traitement témoin (T : irrigué avec un bon drainage), une hydromorphie modérée (Hr : concentration en oxygène avoisinant 6 mg.l<sup>-1</sup>) et une hydromorphie sévère (Hs : concentration en oxygène avoisinant 2 mg.l<sup>-1</sup>). Le niveau d'eau a été maintenu en permanence à 5 cm au dessus du collet. La tolérance à l'hydromorphie a été déterminée par la mesure de variables de croissance, des échanges gazeux, d'accumulation de biomasse, d'ajustement osmotique, des teneurs en chlorophylles et du contenu relatif en eau des tissus foliaires. Les réponses des clones ont varié de façon significative selon l'intensité de l'hydromorphie appliquée, de sa durée et de la capacité d'accommodation du clone. Le régime Hs a engendré de plus fortes perturbations : un retard significatif de la croissance des plants, une baisse irréversible de la photosynthèse (A) et de la conductance stomatique (g<sub>s</sub>), suivie d'une fermeture totale des stomates au bout de 40 jours chez Rimini et D-64. Par contre après 60 jours d'hydromorphie, chez I-488, nous avons observé une déshydratation des tissus foliaires accompagnée d'une baisse significative de leurs teneurs en chlorophylles. Ces réponses ont été moins perceptibles chez I-488. Les plants Hr ont manifesté des modifications morphologiques et physiologiques moins accentuées que celles observées sous Hs, caractérisées par un taux de survie élevé, une allocation de masse sèche nettement orientée en faveur des parties aériennes, un ajustement osmotique (AO) accru, un contenu relatif en eau (RWC) comparable à celui des témoins, une récupération de A et g<sub>s</sub>. Par ailleurs, la formation de lenticelles hypertrophiées et de racines adventives, plus abondantes chez I-488 que chez Rimini et D-64, indique une meilleure tolérance à l'hydromorphie chez le premier clone.

**Peuplier / hydromorphie / adaptations morpho-physiologiques / photosynthèse / conductance stomatique / croissance**

## **1. INTRODUCTION**

La Tunisie, pays à faible couvert forestier (7,5% de la superficie du pays, FAO 2005), a déployé des efforts considérables spécifiques à l'aménagement des boisements hors des formations forestières spontanées en vue d'assurer la pérennité de ses ressources naturelles et d'améliorer sa production ligneuse. Cette stratégie s'intègre dans le cadre d'une politique forestière orientée, entre autres, vers le reboisement des zones marginales hydromorphes (environ 10% de la superficie du pays) à l'aide d'essences ripicoles à haut potentiel de production, notamment les peupliers, essence consommatrice d'eau comparée à d'autres essences ligneuses et à large répartition géographique (Harrington, 1987). Les espèces de cette essence présentent d'importantes variations interclonales en matière de morphologie, de croissance et de capacité photosynthétique (Cao et Conner, 1999). Cette

variabilité dans les caractères morfo-physiologiques constitue un intérêt capital quant à la sélection génétique de clones performants et capables de coloniser les terrains hydromorphes. Ainsi, l'acquisition de connaissances sur des bases scientifiques solides quant au degré de résistance des clones de peuplier aux conditions contraignantes des sites d'implantation, ne peut que contribuer à la réussite des programmes de reboisement à base de cette essence.

L'hydromorphie prolongée est un problème majeur qui limite la production végétale et la survie des jeunes plantes (Huang *et al.*, 2003 ; Vartapetian *et al.*, 2003). Elle amoindrit de dix milles fois la diffusion de l'oxygène dans les sols saturés par comparaison à ceux bien aérés (Gambrell et Patrick, 1978). En conséquence, les sols saturés où le drainage y est totalement inefficace, sont préjudiciables, surtout en période de végétation. Par ailleurs, les racines ennoyées, carencées en oxygène, présentent une variabilité considérable dans leurs aptitudes à tolérer l'excès d'eau (Vantoal *et al.*, 1995).

La capacité d'adaptation d'un végétal à l'hydromorphie, s'explique par la combinaison de caractères aptes à apaiser ses effets néfastes et de renforcer ses avantages. Le maintien d'une croissance active chez les plantes inondées est tributaire de la mise en place d'adaptations morphologiques qui allouent l'oxygène vers les racines déficientes et/ou qui maintiennent une activité photosynthétique adéquate (Armstrong *et al.*, 1994). En effet, la détérioration du fonctionnement et de la croissance des racines initiales sous hydromorphie prolongée occasionne la mise en place de formations adaptatives, au niveau de la portion submergée du collet, comme cela a été observé chez *Alnus sp.*, et *Salix sp.* (Polomski et Kuhn, 1998). Ainsi, l'apparition de lenticelles hypertrophiées a été considérée comme la principale source d'entrée d'oxygène vers les racines déficientes (Cao et Conner, 1999) et que leur abondance figure parmi les critères d'adaptation à l'hydromorphie (Anderson et Pezeshki, 2001). Egalement, l'aptitude d'un végétal à survivre à l'hydromorphie peut dépendre de sa capacité à développer de nouvelles racines dites adventives, munies d'une porosité élevée (Javier, 1985) et d'un équipement enzymatique moins exigeants en oxygène (Armstrong et Wright, 1975). L'importance de ces racines a été inspirée par la corrélation positive entre la tolérance à l'hydromorphie et la quantité de racines néoformées (Blom *et al.*, 1994).

Néanmoins, les conséquences de l'excès d'eau se traduisent également par un retard de la croissance et une diminution du taux de survie et de la conductance stomatique. Ces réponses sont considérées parmi les indicateurs de l'hydromorphie les plus signalés (Kozłowski, 1997 ; Glenz *et al.*, 2006). L'hydromorphie provoque tôt des dysfonctionnements physiologiques au niveau de l'appareil chlorophyllien touchant la photosynthèse et la

conductance des stomates (Liu et Dickmann, 1993). Toutefois, certaines espèces ont développé des mécanismes adaptatifs leur permettant de préserver une activité adéquate d'assimilation nette (Topa et Cheeseman, 1992) concomitante à une réouverture des stomates, considérée parmi les accommodations adaptatives consignée chez les plantes tolérantes à l'hydromorphie (Sojka, 1992 ; Islam *et al.*, 2003). Elle peut être attribuée indirectement à un ajustement de solutés osmotiques au niveau des cellules de garde (Sharkey, 1985). Cependant, plusieurs études ont montré que la fermeture des stomates chez des plantes inondées n'est pas induite par un déficit hydrique des tissus foliaires (Kozlowski, 1997). Par ailleurs, la baisse de l'activité photosynthétique, déclenchée par l'hydromorphie, peut être aggravée par une perte des teneurs foliaires en chlorophylles (Vu et Yelenosky, 1991). L'accommodation à l'hydromorphie se traduit au niveau du végétal par des ajustements d'ordres physiologiques et métaboliques accompagnés le plus souvent par des modifications morphologiques (Ricard *et al.*, 1994). Ainsi, les objectifs assignés à ce travail consistent à **i**) analyser les effets d'une hydromorphie prolongée sur les caractères morpho-physiologiques de trois clones de peuplier ; et **ii**) de caractériser et d'évaluer les manifestations adaptatives en réponse à l'excès d'eau afin de faciliter aux reboiseurs et aux aménagistes la prise de décision en matière de sélection des clones de peuplier destinés au boisement des zones marginales hydromorphes en Tunisie.

## 2. MATERIEL ET METHODES

### 2.1. Culture des plants

L'essai s'est déroulé au siège de l'Institut National de Recherches en Génie Rural, Eaux et Forêts de Tunis, en condition semi-contrôlées, sous ombrière (50%) pour diminuer le fort éclaircissement solaire, en période estivale. Il a porté sur trois clones de peuplier noir (*Populus x euramericana* (Dode) Guinier) à tolérance croissante à l'hydromorphie: D-64 (sensible), Rimini (tolérance moyenne) et I-488 (tolérant). Ces trois clones ont été choisis de façon aléatoire parmi les 28 clones qui se différencient de façon significative quant à leur tolérance à l'hydromorphie (Béjaoui *et al.*, 2002). Des boutures récoltées sur des individus adultes, ont été mises en croissance pendant un an, dans des pots en plastique (27 cm de diamètre et 24 cm de profondeur) remplis par un mélange de sable et de terreau (2/1 ; v/v). Ensuite, trois cents plants / clone ont été rabattus au collet et cultivés pendant trois mois sous conditions hydriques optimales afin de favoriser la croissance et le développement de leur système racinaire. Pour chaque clone, 180 plants, de taille homogène, ont été répartis en trois lots et soumis à trois régimes

hydriques: un traitement témoin (T : irrigué avec un bon drainage), une hydromorphie modérée (Hr : concentration en oxygène au niveau de la rhizosphère avoisinant  $6 \text{ mg.l}^{-1}$ ) et une hydromorphie sévère (Hs : concentration en oxygène avoisinant  $2 \text{ mg.l}^{-1}$ ). Pour ces deux traitements d'hydromorphie (Hr et Hs), les plants ont été submergés en permanence à 5 cm au dessus du collet. Sous le régime Hr, les plants ont été soumis quotidiennement à un drainage lent de l'eau en excès, suivi d'une restitution rapide de l'eau ainsi perdue, de telle manière à avoir un niveau d'oxygène de  $6,3 \pm 0,7 \text{ mg/l}$ . Pour ce faire, les plants Hr, placés au préalable dans des pots troués à la base, ont été inclus dans d'autres dépourvus de trous. Les plants Hs, placés dans des pots dépourvus de trous d'évacuation, ont été soumis à une hydromorphie stagnante caractérisée par un niveau d'oxygène de  $2,2 \pm 0,9 \text{ mg/l}$ . L'eau évapotranspirée est restituée chaque fois que le niveau d'eau au dessus du collet atteint 4 cm. Le taux d'oxygène rhizosphérique a été mesuré quotidiennement à l'aide d'un Oxymètre-conductimètre (modèle 82362 Weilheim, Germany). Le dispositif expérimental adopté est du type plan en tiroir, avec cinq blocs. Chaque bloc comporte trois parcelles principales contenant chacune 36 plants du même clone répartis aléatoirement en trois lots de 12 plants soumis respectivement aux traitements T, Hr ou Hs.

## **2.2. Croissance, échanges gazeux et relations hydriques**

Le taux de survie et les variables morphologiques ont été suivis sur l'ensemble des plants au cours des traitements. La masse sèche totale (somme de masses sèches racinaire et aérienne de chaque plant) a été obtenue par pesée, après étuvage à  $70^\circ$  pendant 48 h, au bout de 30 et 60 jours, en utilisant 5 plants / traitement / clone. La croissance caulinaire en hauteur et en diamètre au collet a été suivie sur (10 plants / traitement / clone) au cours des traitements. La surface foliaire a été suivie sur les mêmes plants qui ont servi aux mesures de biomasse, à l'aide d'un planimètre (Modèle Paton electronic Pty Ltd, Adelaide, SA). L'extraction des pigments chlorophylliens a porté sur 3 g de feuilles fraîches de rang 4 à 6 en utilisant 5 plants / traitement / clone. Les dosages ont eu lieu au bout de 30 et 60 jours des traitements. Le taux de photosynthèse nette (A) et la conductance stomatique ( $g_s$ ) ont été déterminés automatiquement à l'aide d'un analyseur portable à infrarouge (IRGA, LCA model 4). Toutes les mesures ont été suivies sur des feuilles entières de rang 7 à 10, les plus exposées au soleil (5 plants / traitement / clone), tous les 10 jours, entre 9h30 et 11h30. Le contenu relatif en eau (RWC) a été suivi sur 5 plants / traitement / clones au début puis tous les 15 jours à l'aide de la formule suivante :

$$RWC = (P_f - P_s) / (P_{sat} - P_s) \times 100$$

où  $P_f$  : masse de matière fraîche, déterminée immédiatement après excision de feuille;  $P_{sat}$  : masse à saturation déterminée après immersion du pétiole sectionné dans l'eau distillée et passage à l'obscurité durant 24 heures à 25°C et  $P_s$  : masse de matière sèche déterminée après séchage à l'étuve à 70°C pendant 48 heures. L'utilisation simultanée d'une chambre à pression et d'une balance de précision (au 1/10000) a permis de générer les données pour l'établissement des CPV. En utilisant la procédure de Richard, décrite par Ritchie (1984), chaque CPV a permis de déterminer les variables des relations hydriques, notamment le potentiel osmotique à saturation ( $\Psi_{\pi}^{100}$ ). L'ajustement osmotique (AO) est calculé selon les formules :

$$AO_{Hr} = \Psi_{\pi}^{100}_T - \Psi_{\pi}^{100}_{Hr}$$

ou

$$AO_S = \Psi_{\pi}^{100}_T - \Psi_{\pi}^{100}_S$$

pour les plants soumis au régime Hr ou Hs, respectivement. Ces mesures ont été réalisées chaque 15 jours en utilisant 5 plants / traitement / clone, choisis aléatoirement.

L'analyse statistique des résultats a été effectuée à l'aide du logiciel SPSS conçu pour Windows version 10.0. Nous avons réalisé l'analyse de la variance pour deux critères (clone, traitement). Pour toutes différences significatives, les moyennes ont été séparées au moyen de la méthode de Newman et Keuls au seuil de 5 %. Les résultats sont représentés par les moyennes  $\pm$  SD (déviation standard).

### 3. RESULTATS

#### 3.1. Adaptations morphologiques et survie

Après 15 jours d'hydromorphie, il y a eu apparition de lenticelles hypertrophiées au niveau de la partie submergée du collet sur 83, 67 et 52 % des plants Hr et 58, 42 et 27 % des plants Hs, respectivement, chez I-488, Rimini et D-64. Cependant, ces lenticelles sont plus abondantes chez I-488 (photo 1). Après 30 jours d'hydromorphie Hr, le nombre de lenticelles saillantes a été de  $54 \pm 12$ ,  $39 \pm 7$  et  $26 \pm 11$  respectivement, chez I-488, Rimini et D-64. Sous Hs, leur nombre a été significativement plus réduit. En outre, après le 20<sup>ème</sup> jour, l'hydromorphie a induit la mise en place de racines

néoformées dites adventives. Ces formations ont été observées sur 67, 58 et 49 % des plants Hr et 58, 45 et 41 % des plants Hs, respectivement, chez I-488, Rimini et D-64. Au cours des traitements, la masse des racines adventives néoformées, a été nettement plus importante sous le régime Hr notamment au-delà de 30 jours (figure 1). Par ailleurs, chez les plants du clone I-488, la quantité des racines adventives a été significativement ( $p < 0,05$ ) plus élevée par comparaison à celles des plants Rimini et D-64, et ce quel que soit le régime d'hydromorphie appliqué (photo 2).

Après 60 jours d'hydromorphie, le taux de survie a été de 100, 95 et 92 % chez les plants Hr et de 41, 23 et 11 % chez les plants Hs, respectivement pour les clones I-488, Rimini et D-64.

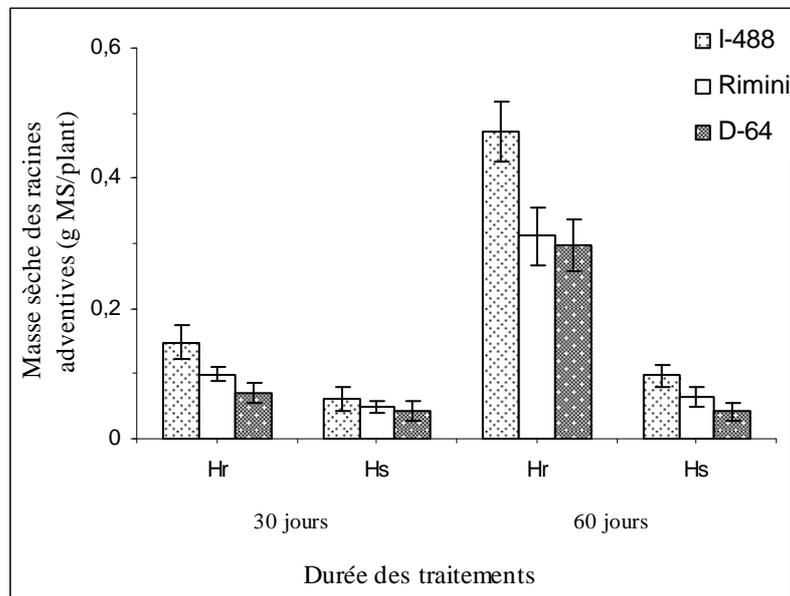
### **3.2. Croissance des plants**

Les effets de l'hydromorphie se sont manifestés au niveau des plants des trois clones par une réduction significative de la croissance en hauteur, de la surface foliaire totale et des teneurs foliaires en chlorophylles par comparaison aux témoins (tableau 1). Ce retard de croissance a été plus accentué sous Hs que sous Hr. Toutefois, seule l'hydromorphie prononcée Hs a réduit significativement la croissance des tiges en diamètre au collet. Les plants I-488 ont présenté toujours un meilleur comportement par comparaison aux deux autres clones.

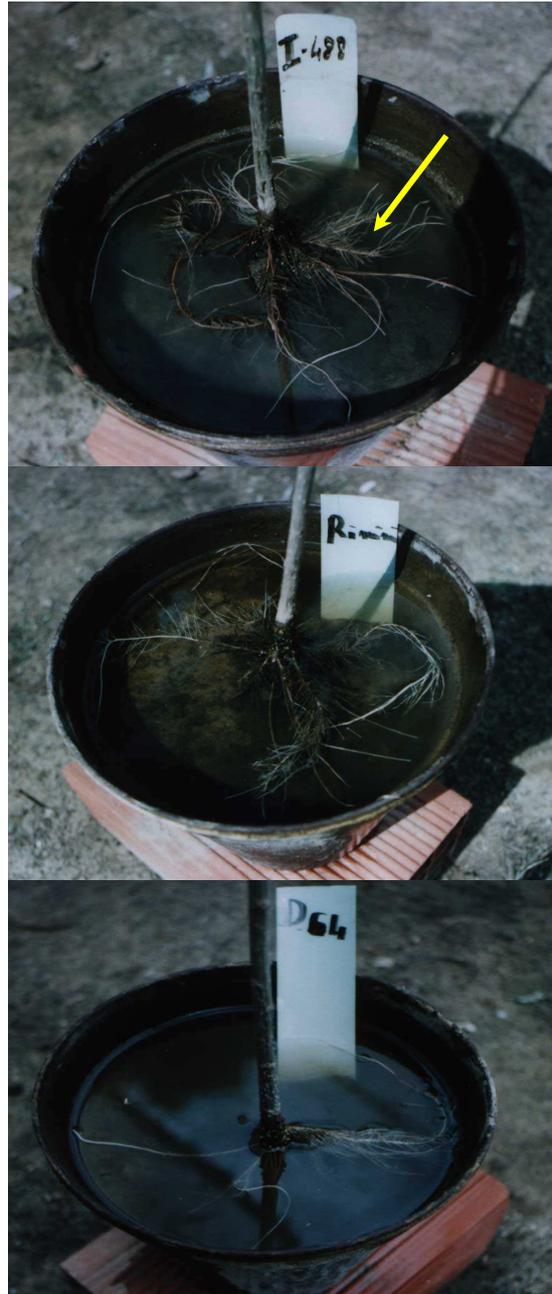
La masse sèche totale a été nettement affectée par l'hydromorphie prolongée ( $p < 0,0001$ ) (figure 2). Cependant, au cours des traitements, le retard de biomasse accusé par les plants Hs a été significativement plus marqué que celui des plants Hr. Sous Hr, la masse sèche totale s'est accrue après 30 jours, chez I-488 et Rimini de 15 et 8 % respectivement par comparaison avec celles enregistrées au début des traitements. Par contre, chez D-64, Hr a engendré une décroissance de 17 %. A la fin des traitements, l'accroissement de la masse sèche totale a atteint respectivement 96, 55 et 51 % chez I-488, Rimini et D-64. Par ailleurs, sous Hs et après 60 jours, la perte de masse sèche totale a été de 41, 58 et 60 % par rapport au début du traitement, respectivement chez I-488, Rimini et D-64. A la fin des traitements Hr ou Hs, la différence entre I-488 et les deux autres clones a été sensiblement marquée alors que celle entre Rimini et D-64 a été non significative. L'imposition de l'hydromorphie a affectée de façon différente l'allocation de la matière sèche entre les compartiments racinaire et aérien (tableau 1). Ainsi, chez les plants Hr, la croissance racinaire a été plus affectée par l'excès d'eau; le rapport R / PA a été en moyenne de 62 % du témoin. Par contre, chez les plants Hs, ce rapport n'a pas varié significativement comparé à celui des plants T.



**Photo 1 :** Apparition des lenticelles hypertrophiées au niveau de la partie submergée du collet et du pivot racinaire chez I-488, Rimini et D-64, soumis à une hydromorphie modérée (Hr).



**Figure 1** : Evolution de la masse sèche des racines adventives, au bout de 30 et de 60 jours de traitements, chez I-488, Rimini et D-64, soumis à des conditions d'hydromorphie modérée (Hr) ou sévère (Hs), n=5 (moyenne  $\pm$  SD).

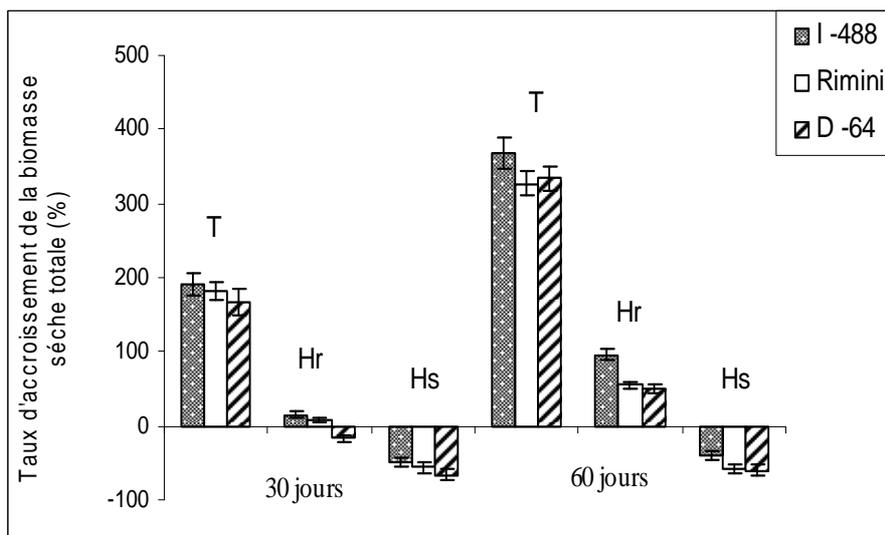


**Photo 2 :** Apparition des racines adventives au niveau de la partie submergée du collet chez I-488, Rimini et D-64, soumis à une hydromorphie modérée (Hr).

**Tableau 1 :** Evolution de la hauteur des parties aériennes (cm), du diamètre au collet (mm), de la surface foliaire totale (cm<sup>2</sup>), du rapport de masse sèche Racinaire / Partie aérienne (R/PA) et de la teneur foliaire en chlorophylles (µg.cm<sup>2</sup>) chez I-488, Rimini et D-64, irrigués à la capacité au champ (T) ou soumis durant 60 jours à une hydromorphie modérée (Hr) ou sévère (Hs).

Clones	Traitement	Hauteur (cm)	Diamètre au collet (mm)	Surface foliaire (cm <sup>2</sup> /plant)	R /PA	Teneur en chlorophylles (µg.cm <sup>-2</sup> )
<b>I-488</b>	<b>T</b>	154,6 a*	10,9 a	2941 a	0,46 a	32,4 a
	<b>Hr</b>	109,4 c	9,9 a	1684 b	0,22 b	17,1 b
	<b>Hs</b>	81,9 e	7,9 b	93 d	0,43 a	7,4 d
<b>Rimini</b>	<b>T</b>	142,2 b	10,5 a	2902 a	0,48 a	33,9 a
	<b>Hr</b>	97,5 d	9,8 a	1124 c	0,17 b	15,7 b
	<b>Hs</b>	78,6 e	7,6 b	38 e	0,41 a	4,9 e
<b>D-64</b>	<b>T</b>	133,4 b	10,1 a	2739 a	0,49 a	31,5 a
	<b>Hr</b>	91,2 d	9,1 a	1025 c	0,18 b	13,8 c
	<b>Hs</b>	79,4 e	7,5 b	32 e	0,45 a	4,8 e

**Nota:** \*Dans la même colonne, les chiffres suivis de la même lettre indiquent l'absence de différences significatives au seuil de 5%.

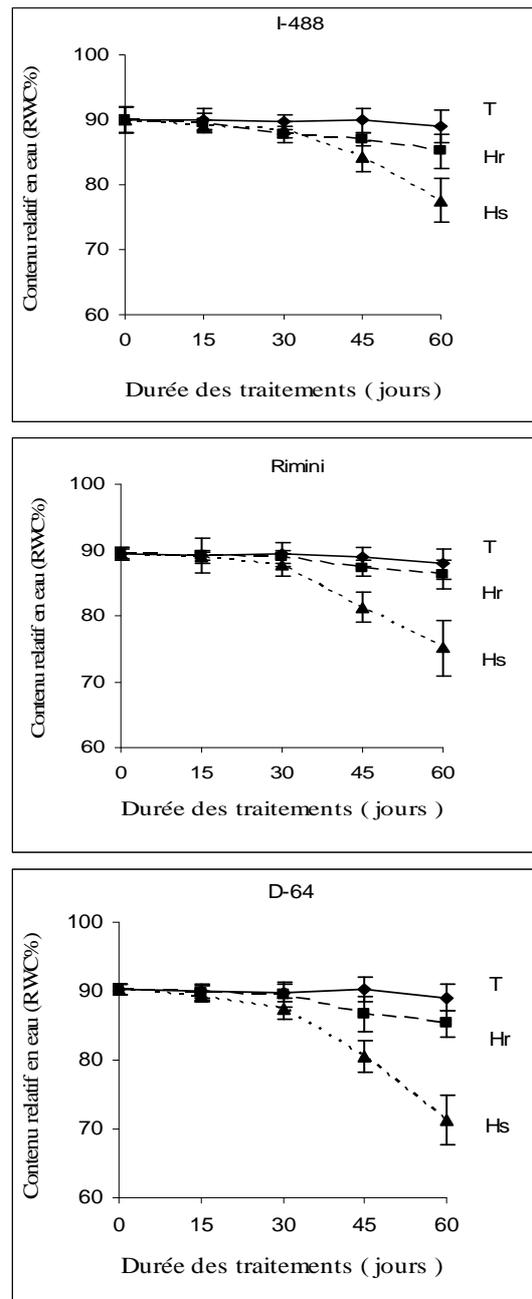


**Figure 2 :** Evolution des taux d'accroissement (%) de la biomasse sèche totale, au bout de 30 et de 60 jours de traitements, chez I-488, Rimini et D-64, soumis à des conditions hydriques non limitantes (T) ou à une hydromorphie modérée (Hr) ou sévère (Hs), n=5 (moyenne ± SD).

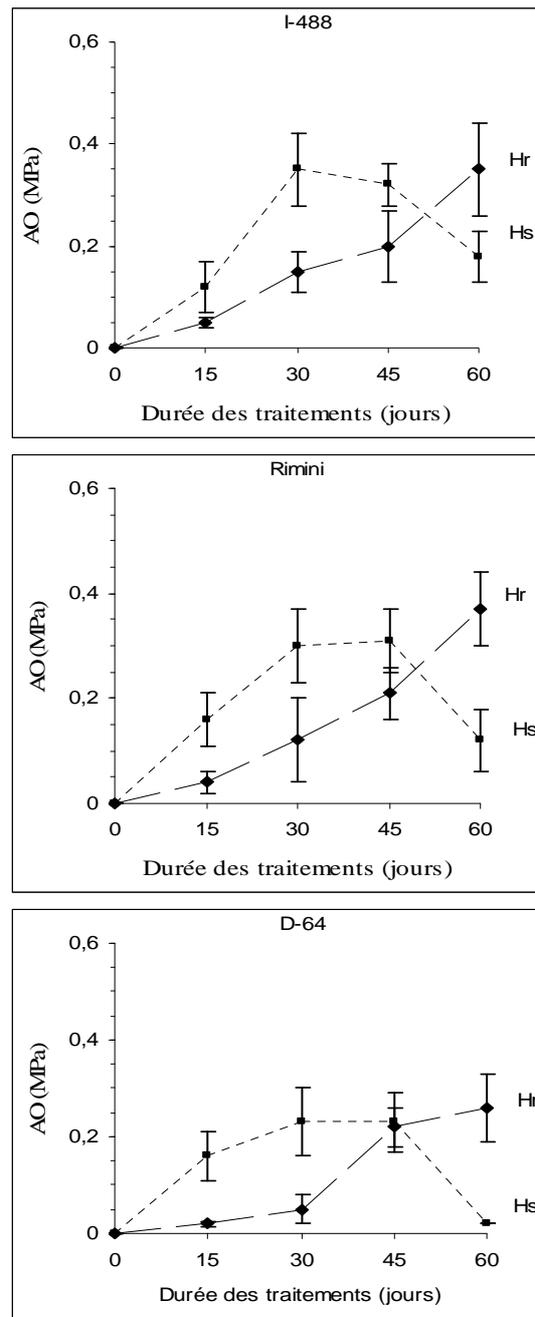
### 3.3. Relations hydriques

L'analyse des résultats des mesures du contenu relatif en eau RWC ne montre pas de différences significatives entre les plants Hr, contrairement à ce qui a été observé chez Hs (figure 3). Sous ce dernier traitement, RWC a subi une diminution significative après 30 jours chez Rimini et D-64 et après 45 jours chez I-488. Après 60 jours, le déficit hydrique a été de 11, 13 et 18 % respectivement, chez I-488, Rimini et D-64, par comparaison aux plants T.

Chez les trois clones, l'hydromorphie prolongée a occasionné un abaissement significatif ( $p < 0,0001$ ) du potentiel osmotique à la pleine turgescence ( $\Psi_{\pi}^{100}$ ) indiquant la présence d'un ajustement osmotique (AO). Celui-ci a été plus accentué sous Hs, durant les 30 premiers jours. Néanmoins, la situation s'est inversée au-delà de cette période (figure 4). Ainsi, chez les plants Hr, l'AO a été faible durant les 15 premiers jours (0,02 à 0,06 MPa) et s'est manifesté plus tard de façon progressive jusqu'à la fin du traitement, atteignant 0,35 ; 0,37 et 0,27 MPa respectivement, chez I-488, Rimini et D-64. Par contre, chez les plants Hs, une augmentation plus rapide de l'AO a été observée durant les 30 premiers jours (0,22 à 0,35 MPa selon le clone) suivie d'une stabilisation puis d'une forte baisse à la fin du traitement (0,02 à 0,18 MPa selon le clone), avec des valeurs sensiblement plus réduites chez D-64.



**Figure 3 :** Evolution du contenu relatif en eau (RWC), au cours des traitements, chez I-488, Rimini et D-64, soumis à des conditions hydriques non limitantes (T) ou à une hydromorphie modérée (Hr) ou sévère (Hs), n=5 (moyenne ± SD).



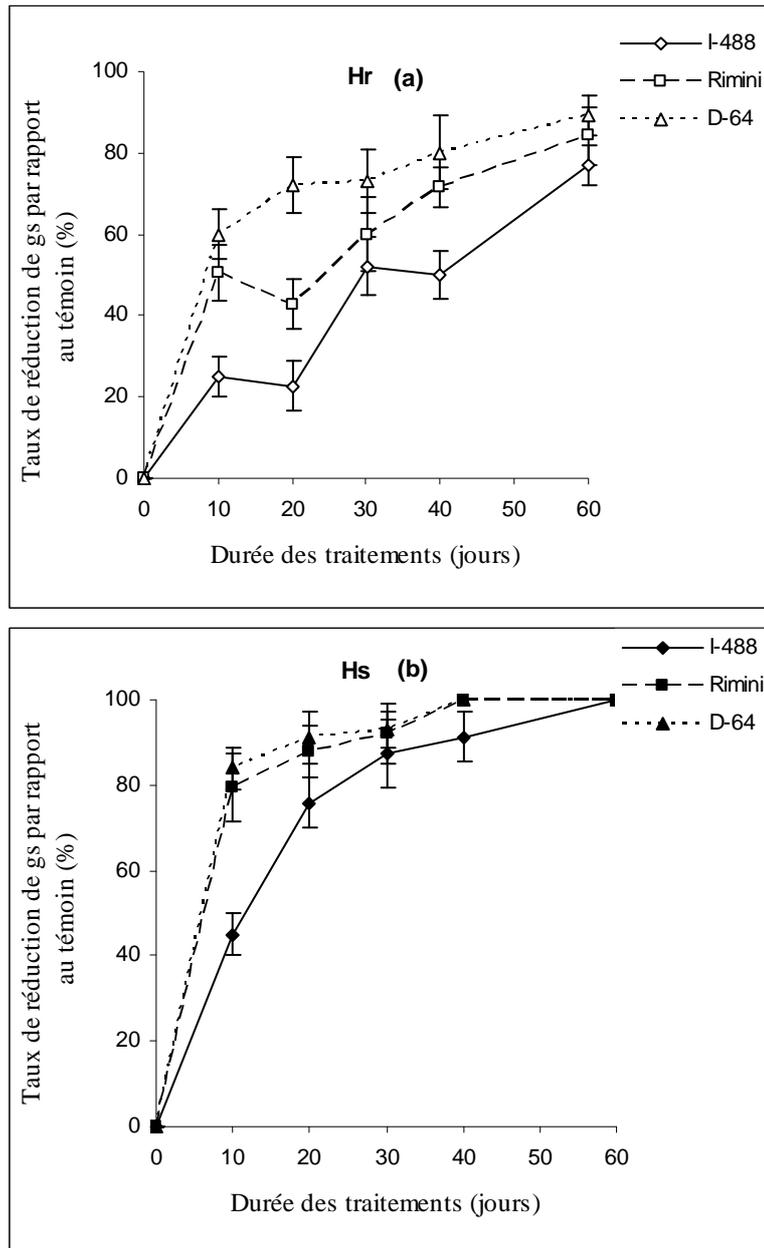
**Figure 4 :** Evolution de l'ajustement osmotique (AO), au cours des traitements, chez I-488, Rimini et D-64, soumis à des conditions d'hydromorphie modérée (Hr) ou sévère (Hs), n=5 (moyenne  $\pm$  SD).

### 3.4. Photosynthèse et conductance stomatique

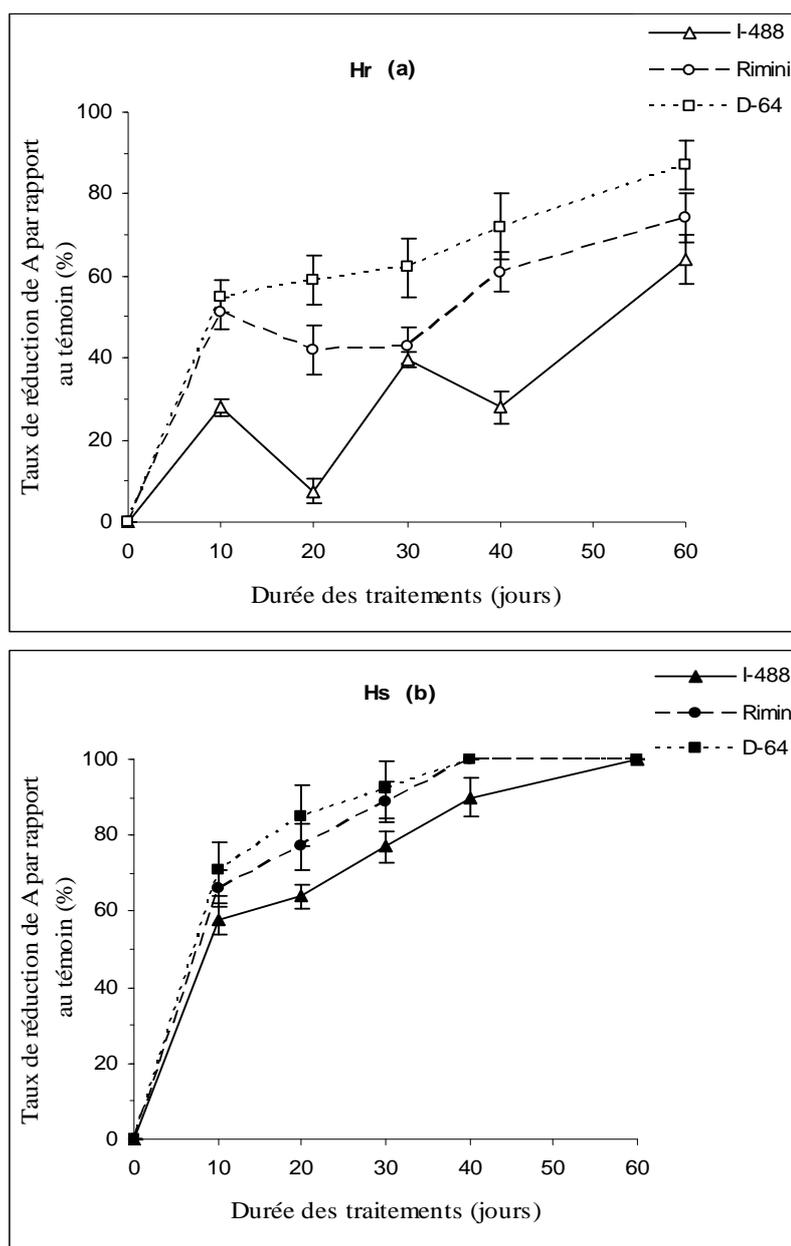
L'hydromorphie prolongée a réduit significativement ( $p < 0,0001$ ) la conductance des stomates  $g_s$  et la photosynthèse nette  $A$  chez les trois clones (figure 5 et 6). Sous Hr ou Hs,  $g_s$  et  $A$  ont subi une chute brutale et significative par rapport à son état initial surtout après les 10 premiers jours. Par la suite, les taux de baisse ont été moins accentués, avec toujours un meilleur comportement du clone I-488 suivi de Rimini. En effet, sous Hr, une réouverture des stomates et une récupération de  $A$  ont été enregistrées durant la seconde (20 % des témoins) et la quatrième décade (12 %) chez I-488 et durant la seconde décade chez Rimini. Celles-ci ont été absentes chez D-64. En outre, après 60 jours, le taux d'assimilation nette a été de 32% de celle du témoin chez I-488 contre 25% chez Rimini et 14% seulement chez D-64. L'effet de l'excès d'eau sur  $g_s$  et  $A$  a été plus prononcé sous Hs, sans aucune réouverture des stomates. Leurs valeurs se sont annulées vers le 40<sup>ème</sup> jour chez Rimini et D-64 et vers le 60<sup>ème</sup> jour chez I-488.

## 4. DISCUSSION

L'excès d'eau, qui constitue un problème réel pour le reboisement des zones hydromorphes a induit chez I-488, Rimini et D-64 un taux de mortalité et une baisse de biomasse considérablement plus marqués que le stress subi a été plus sévère. Cette dernière a résulté d'une réduction significative de l'accroissement en hauteur et de la surface foliaire totale et d'une détérioration racinaire accentuée. Ces manifestations ont été moins perceptibles chez I-488 que chez les deux autres clones ( $I-488 > Rimini \geq D-64$ ). Un tel retard de croissance observé chez les plants Hr ou Hs, est considéré comme réponse commune chez les espèces forestières implantées en zones hydromorphes (Pezeshki et Anderson, 1997 ; Cao et Conner, 1999). Signalons, toutefois, qu'au-delà du 30<sup>ème</sup> jour, la masse sèche totale des plants Hr a présenté un accroissement significatif par comparaison à celle signalée au début de l'expérience, particulièrement chez I-488. Cette réponse a été concomitante avec la mise en place de nouvelles formations morphologiques: les lenticelles hypertrophiées et les racines adventives, nettement plus développées sous Hr. Ces formations ont réduit l'effet néfaste de l'hydromorphie témoignant d'une aptitude à l'accommodation chez le peuplier. L'allocation de biomasse observée en faveur des parties aériennes des plants Hr est considérée comme un critère d'adaptation à l'excès d'eau (Dreyer, 1994; Anderson et Pezeshki, 2001). Ce patron de répartition des assimilats est une stratégie métabolique efficace qui réduit les activités respiratoires des tissus racinaires (Joly, 1994). Par ailleurs, l'invariabilité du rapport R/PA, sous hydromorphie Hs, est due à une détérioration accentuée du système racinaire conjointement à une défoliation prononcée.



**Figure 5 :** Evolution du taux de réduction de la conductance stomatique ( $g_s$ ) par rapport au témoin T, au cours des traitements, chez I-488, Rimini et D-64, soumis à une hydromorphie modérée (Hr,a) ou sévère (Hs,b),  $n=5$  (moyenne  $\pm$  SD).



**Figure 6 :** Evolution du taux de réduction de la photosynthèse nette (A) par rapport au témoin T, au cours des traitements, chez I-488, Rimini et D-64, soumis à une hydromorphie modérée (Hr,a) ou sévère (Hs,b), n=5 (moyenne  $\pm$  SD).

En outre, la diminution de la masse sèche produite sous hydromorphie a été attribuée à une baisse significative de la photosynthèse nette. En effet, l'excès d'eau a provoqué, chez les trois clones, une baisse simultanée de A et  $g_s$ , d'autant plus accentuée que l'hydromorphie a été plus sévère. Un comportement similaire a été rapporté chez de nombreuses espèces (Cao and Conner, 1999 ; Carvalho et Amancio, 2002 ; Naumann *et al.*, 2008). La baisse de A est causée par des facteurs stomatique (baisse de  $g_s$ ) et non-stomatique (baisse des teneurs foliaires en chlorophylles). Par ailleurs, la chute rapide de A et de  $g_s$  durant les 10 premiers jours, plus forte chez D-64 et Rimini que chez I-488 a résulté du choc initial de la carence en oxygène au niveau de la rhizosphère et est considérée comme une réponse typique à l'excès d'eau (Bradford, 1983). Sous le régime Hs, la diminution continue de A et  $g_s$ , témoigne d'une sensibilité accrue à l'hydromorphie stagnante en raison du déficit sévère en oxygène. Par contre, Hr a eu des effets plus limités sur A et  $g_s$  avec des différences interclonales notables. Le clone D-64 a été le plus sensible car il n'a montré aucune récupération de A ou de  $g_s$  durant l'expérience, contrairement à Rimini et particulièrement à I-488 pour lesquels cette récupération a coïncidé avec le développement des lenticelles hypertrophiées et des racines adventives. Ces formations adaptatives ont permis d'atténuer les effets néfastes de l'hydromorphie et constituent un indicateur d'accommodation à ce type de stress (Dreyer *et al.*, 1991 ; Pezeshki, 1993). En effet, les racines adventives servent comme lieu de synthèse de régulateurs de croissance, notamment les cytokinines (Bradford et Hsiao, 1982) agréant, ainsi, la réouverture des stomates (Heller *et al.*, 1993). Par ailleurs, la masse de racines adventives néoformées, plus importante chez I-488 que chez Rimini et D-64, indique une meilleure tolérance à l'hydromorphie chez le premier clone. De même, ces racines ont généralement une porosité élevée (Vartapetian et Jackson, 1997) et ont la capacité de réajuster l'absorption hydrique et nutritive chez les plantes inondées grâce à l'ajustement osmotique (Jackson et Drew, 1984 ; Smit et Stachowiak, 1988). De ce fait, l'accroissement continu de l'AO chez les plants Hr traduit une accommodation progressive à l'hydromorphie. Il a permis le maintien d'un RWC, comparable à celui des témoins durant 60 jours, garantissant une hydratation cellulaire compatible avec l'ouverture des stomates et la poursuite des processus physiologiques. Au contraire, sous le régime Hs, la déshydratation des tissus foliaires au-delà du 30<sup>ème</sup> jour survient suite à une perte de la capacité d'ajustement osmotique acquise préalablement à cause d'une détérioration accentuée des racines initiales et de la faible production de racines adventives. Ces traits soulignent la moindre tolérance des trois clones de peuplier à une hydromorphie stagnante de longue durée.

## 5. CONCLUSION

Les variables étudiées révèlent la mise en place d'un ajustement morphologique face à l'hydromorphie, durant les 30 premiers jours, suivie d'une accommodation physiologique à partir de cette durée, notamment sous Hr. Ceci s'est traduit par une allocation préférentielle de masse sèche en faveur des parties aériennes, une activité photosynthétique adéquate combinée à une réouverture des stomates et un maintien d'un niveau de turgescence compatible avec la poursuite des activités physiologiques grâce à un ajustement osmotique accru. Ces réponses ont été plus marquées chez I-488 qui a bénéficié de la plus grande masse de racines adventives et du grand nombre de lenticelles hypertrophiées. Par ailleurs, les clones Rimini et D-64 ont été plus sévèrement touchés par le régime Hs que ceux de I-488 ; ce qui témoigne d'une meilleure prédisposition génotypique à l'excès d'eau chez ce dernier. Les résultats obtenus suggèrent que l'application d'un préconditionnement à l'hydromorphie prononcée, en pépinière avant la mise en terre, pourrait conférer aux plants ainsi acclimatés un durcissement qui leur permettrait de mieux supporter les conditions difficiles des zones hydromorphes.

## REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier vivement Mrs. Ahmed Ferjani, Mohamed Dhahri et Abdessattar Salah pour leur aide technique, Mrs. Mondher Kachouri et Mohamed Ali Zarrouk (Arrondissement forestier de Jendouba) pour leur aide logistique dans la récolte et la conservation du matériel végétal.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Anderson P.H., Pezeshki R.S., 2001- Effects of flood pre-conditioning on responses of three bottomland tree species to soil water logging. *J. Plant. Physiol.*, **158**, 227-233.
- Armstrong W., 1994 - Polarographie oxygen electrodes and their use in plant aeration studies. *Proc. Roy. Soc. Edinb.*, 102 B, 511-528.
- Armstrong W., Wright E.J., 1975 - Radical oxygen loss from roots: the theoretical basis for manipulation of flux data obtained by the cylindrical platinum electrode technique. *Physiol. Plant.*, **35**, 21-26.

Béjaoui Z., Albouchi A., Abassi M., El Aouni M.H., 2002 - Tolérance de divers clones de peuplier existants en Tunisie à la submersion prolongée. *Annales de l'INRGREF.*, **5**, 177-194.

Blom C., W.P.M., Voesenek L.A.C.J., Banga M., Engelaar W.M.H.G., Rijinders J.H.G.M., Van de steeg H.M., Visser E.J.W., 1994 - Physiological ecology of riverside species: Adaptive responses of plants to submergence. *Ann. Bot.*, **74**, 253-263.

Bradford K.J., Hsiao T.C., 1982 - Stomatal behavior and water relations of waterlogged tomato plants. *Plant. Physiol.*, **70**, 1508-1513.

Bradford K.J., 1983 - Involvement of plant growth substances in the alteration of leaf gas exchange of flooded plants. *Plant. Physiol.*, **73**, 480-483.

Cao F.L., Conner W.H., 1999 - Selection of flood – tolerant *Populus deltoides* clones for reforestation projects in China. *Forest Ecology and Management.*, **117**, 211-220.

Carvalho L.C., Amancio S., 2002 - Antioxidant defense system in lantlets transferred from in vitro to ex vitro: effects of increasing light intensity and CO<sub>2</sub> concentration. *Plant. Sci.*, **162**, 33-40.

Dreyer E., Colin-Belgrand M., Biron P., 1991 - Photosynthesis and shoot water status of seedling from different Oak species submitted to waterlogging. *Ann. Sci. For.*, **48**, 205-214.

Dreyer E., 1994 - Compared sensitivity of seedling from 3 woody species (*Quercus robur* L., *Quercus rubra* L. and *Fagus sylvatica* L.) to waterlogging and associated root hypoxia: effects water relations and photosynthesis. *Ann. Sci. For.*, **51**, 417-429.

Gambrell R.P., Patrick W.H.Jr., 1978 - Chemical and microbiological properties of anaerobic soils and sediments. In: *Plant Life in Anaerobic Environments* (Hook D.D. and Crawford R.M.M., eds.). Ann Arbor Science., Michigan, 13-88.

Glenz C., Schlaepfer R., I. Iorgulescu I., Kienast F., 2006 - Flooding tolerance of Central European tree and shrub species, *For. Ecol. Manag.*, **235**, 1-13

Harrington C.A., 1987 - Responses of red alder and black cotton wood seedlings to flooding. *Physiol. Plant.*, **69**, 35-48.

Heller R., Esnault R. et Lance C., 1993 - Physiologie Végétale, nutrition, Ed. Masson, 294p.

- Huang S., Greenway H., Colmer T.D., 2003 - Response of coleoptiles of intact rice seedlings to anoxia: K<sup>+</sup> net uptake from the external solution and translocation from the caryopses. *Ann. Bot.*, **91**, 271-278.
- Islam M.A., Mac Donald S. E., Zwiazek J.J., 2003 - Responses of black spruce (*Picea mariana*) and tamarack (*Larix laricina*) to flooding and ethylene. *Tree. Physi.*, **23**, 545-552.
- Jackson M.B., Drew M.C., 1984 - Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. In: *Flooding and Plant Growth* (Kozlowski T.T., eds.). Academic Press., London, 47-128.
- Javier R.R., 1985 - Effects of adventitious root removal on the growth of flooded tropical pasture legumes *macroptilium lathyroides* and *Vigna luteola*. *Ann. Trop. Res.*, **7**, 12-20.
- Joly C.A., 1994 - Flooding tolerance: a reinterpretation of Crawford's metabolic theory. *Proc. R. Soc. Edinburgh.*, **102**, 343-354.
- Kozlowski T.T., 1997 - Responses of woody to flooding and salinity. *Tree Physiology monograph N°1*. Heron Publishing, Victoria, Canada, 17 p.
- Liu Z., Dickmann D.I., 1993 - Responses of two hybrid *Populus* clones to flooding, drought, and nitrogen availability. II. Gas exchange and water relations. *Can. J. Bot.*, **71**, 927-938.
- Naumann J.C., Young D.R., Anderson J.E., 2008 - Leaf chlorophyll fluorescence, reflectance, and physiological response to freshwater and saltwater flooding in the evergreen shrub, *Myrica cerifera*. *Env. Exp. Bot.*, **63**, 402-409.
- Pezeshki S.R., Anderson P.H., 1997 - Responses of three bottomland species with flood-tolerance capabilities to various flooding regimes. *Wetland. Ecol. Managem.*, **24**, 245-256.
- Pezeshki S.R., 1993 - Differences in patterns of photosynthetic responses to hypoxia in flood-tolerant and flood-sensitive tree species. *Photosynthetica.*, **28**, 223-430.
- Polomski J., Kuhn N., 1998 - Biodiversity, River Ecology and Management. In: *Lessons from the Pacific Coastal Ecoregion* (Naiman R.J., Bilby R.E., eds.). Springer, New-York.
- Ricard B., Couée I., Raymond P., Saglio P.H., Saint G.V., Pradet A., 1994 - matabolisme under hypoxia and anoxia. *Plant. Physiol. Biochem.*, **21**, 1-10.
- Sharkey T.D., 1985 - Photosynthesis in intact leaves of C<sub>3</sub> plants: physics, physiology and rate limitations. *Bot. Rev.*, **51**, 53-105.

Smit B., Stachowiak M., 1988 - Effects of hypoxia and elevated carbon dioxide concentration on water flux through *Populus* roots. *Tree Physiol.*, **4**, 153-165.

Topa A., Cheeseman J.M., 1992 - Effects of root hypoxia and a low P supply on relative growth, carbon dioxide exchange rates and carbon partitioning in *Pinus serotina* seedlings., *Physiol. Plant.*, **86**, 136-144.

Vantoal T.T., Saglio P., Ricard B., Pradet A., 1995 - Developmental regulation of anoxic stress tolerance in maize. *Plant. Cell. Env.*, **18**, 937-942.

Vartapetian, B.B., Jackson, M.B., 1997 - Plant adaptations to anaerobic stress. *Ann. Bot.*, **79**, 3-20.

Vartapetian B.B., Andreeva I.N., Generozova I.P., Polyakova L.I., Maslova I.P., Dolgikh Y.I., Stepanova A.Y.U., 2003 - Functional electron microscopy in studies of plant response and adaptation to anaerobic stress. *Ann. Bot.*, **91**, 155-172.

Vu J.C.V., Yelenosky G., 1991 - Photosynthetic responses of citrus trees to soil flooding. *Physiol. Plant.*, **81**, 7-14.