

Effet d'un assèchement édaphique sur la croissance, l'allocation de biomasse et les relations hydriques chez *Casuarina glauca*

Zoubeir Béjaoui, Ali Albouchi, Mohammed S. Lamhamedi et Mohamed Hédi El Aouni

Résumé : La Tunisie a de vastes étendues marginales, arides, semi-arides et désertiques (environ trois quarts de la superficie du pays). Le reboisement figure parmi les moyens de reconstitution de ces zones dégradées. *Casuarina glauca* Sieber, largement utilisée en dehors de son aire de distribution d'origine, a été testée dans la présente étude quant à son degré d'acclimatation et d'endurcissement à la sécheresse. Trois régimes hydriques, simulant les conditions des sites de reboisement, ont été appliqués à des plants de *C. glauca*. Ces régimes englobent un traitement témoin (T : potentiel hydrique de base $\Psi_b = -0,2$ MPa), un stress modéré (M : $\Psi_b = -0,5$ MPa) et un stress sévère (S : $\Psi_b = -1,0$ MPa). Les paramètres hydriques générés à partir des courbes pression-volume ainsi que la masse sèche accumulée ont été mesurés au démarrage de l'application des traitements et après deux, quatre et six mois. La masse sèche totale des plants soumis aux régimes hydriques (M et S) a été significativement affectée par la restriction hydrique. Cependant, l'allocation de masse sèche a été nettement orientée en faveur des racines. Les régimes hydriques appliqués ont eu un effet significatif sur le rapport masse aérienne à saturation / masse sèche correspondante (TM/DM). L'évolution des paramètres hydriques sous les régimes M ou S révèle une capacité adaptative de *C. glauca*, caractérisée par une baisse significative des potentiels osmotiques à pleine turgescence (Ψ_{π}^{100}) et à turgescence nulle (Ψ_{π}^0), un ajustement osmotique (AO) accru atteignant 0,31 et 0,56 MPa, et une augmentation significative du module d'élasticité volumique (ε_{\max}) atteignant 26 % et 68 % du témoin, respectivement, à la fin des traitements. La diminution du rapport TM/DM combinée à un accroissement de ε_{\max} au cours des traitements indique la présence d'un ajustement de l'élasticité de la paroi cellulaire. Ces traits ont été d'autant plus marqués en présence du stress sévère. Les résultats obtenus suggèrent que l'application d'un préconditionnement à la sécheresse en pépinière pendant quatre mois avant la mise en terre en site de plantation, d'intensité M ou S selon le site hôte, pourrait conférer aux plants des adaptations morphologiques et physiologiques permettant d'améliorer leur taux de survie et leur croissance dans les reboisements effectués dans les zones arides et semi-arides.

Mots-clés : reboisement, *Casuarina glauca*, sécheresse, allocation de biomasse, relations hydriques.

Abstract: Tunisia has vast land tracts that are marginal, arid, semiarid, or desert (about three quarters of the surface of the country). Reforestation of these regions is one of the methods being used to rehabilitate degraded areas. *Casuarina glauca* Sieber, a fast-growing tree species that is widely used outside of its native range, was tested in the present study with respect to its degree of acclimatization and hardening in response to drought. Three water regimes, simulating the conditions of the reforestation sites, were applied to *C. glauca* seedlings. These regimes included a control treatment (T : predawn water potential $\Psi_b = -0.2$ MPa), a moderate stress treatment (M : $\Psi_b = -0.5$ MPa), and a severe stress treatment (S : $\Psi_b = -1.0$ MPa). Water relations parameters, estimated by pressure-volume curves through a repeat pressurization method, as well as accumulated dry mass were measured at the beginning of the experiment and 2, 4, and 6 months following treatment imposition. The total dry mass of M and S plants was significantly affected by the treatments. However, water stress favoured dry mass allocation to roots and decreased the shoot turgid mass / dry mass ratio (TM/DM). The evolution of water relations parameters under M or S regimes revealed an adaptive capacity of *C. glauca* seedlings, as expressed by a significant decrease of the osmotic potentials at full turgor (Ψ_{π}^{100}) and at the turgor loss point (Ψ_{π}^0), an osmotic adjustment in water-stressed plants reaching 0.31 and 0.56 MPa, and a significant increase in ε_{\max} reaching 26 % and 68 % of that of the control plants, respectively, at the end of the drought period. A reduction in shoot TM/DM combined with increases in ε_{\max} during water stress suggests the presence of a cell wall adjustment. These effects were more pronounced under the severe stress. Our results suggest that preconditioning seedlings to drought under nursery conditions by applying a moderate or severe stress, depending on the conditions of the planting site, for 4 months prior to outplanting, possibly will allow the seedlings to adapt morphologically and

Reçu le 13 février 2008. Publié sur le site Web des Presses scientifiques du CNRC, à botanique.cnrc.ca le 9 octobre 2008.

Z. Béjaoui et A. Albouchi.¹ Institut national de recherches en génie rural, eaux et forêts, Rue Hédi Elkarray, Elmenzah IV, BP 10, Ariana 2080, Tunisie.

M.S. Lamhamedi. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune (MRNF), Direction de la recherche forestière. 2700, rue Einstein, QC G1P 3W8, Canada.

M.H. El Aouni. Faculté des Sciences de Bizerte, Jarzouna 7021, Tunisie.

1. Auteur correspondant (courriel : Albouchi.ali@iresa.agrinet.tn).

physiologically and improve their chance of survival in arid and semiarid zones.

Key words: reforestation, *Casuarina glauca*, drought, biomass allocation, water relations.

Introduction

D'une superficie limitée (1226×10^3 ha), les formations forestières naturelles et artificielles tunisiennes constituent 7,5 % de la superficie du pays (FAO FRA 2005) et assurent une production ligneuse de $200\,000 \text{ m}^3 \cdot \text{an}^{-1}$ (Jalleli et al. 2002). Les besoins du pays en bois d'œuvre, d'emballage, de construction et de tuteurage ne cessent d'augmenter et dépassent largement les potentialités des forêts naturelles. Pour faire face à cette situation, le gouvernement tunisien a déployé des efforts considérables de reboisements pour améliorer le taux de couverture forestière. Le reboisement des zones marginales arides et semi-arides (environ 75 % de la superficie du pays), à l'aide d'essences forestières appropriées telle que *Casuarina glauca* Sieber, ne peut que contribuer de façon significative à l'augmentation du taux de couverture en essences forestières et à la reconstitution des zones dégradées.

Originaire des régions côtières du sud-est de l'Australie (Laplaze et al. 2000), *C. glauca* est très utilisée en dehors de son aire géographique, compte tenu de son potentiel d'acclimatation dans différents continents (Diem et Dommergues 1990; Dowaki et al. 2003; Goel et Behl 2005). Ces arbres sont employés pour réhabiliter les sols dégradés carencés en eau et en éléments nutritifs (Pryor 1988). En effet, leurs racines sont pourvues de nodules colonisés par un Actinomycète du genre *Frankia*, symbiose qui leur permet de fixer biologiquement l'azote atmosphérique et leur confère une bonne croissance (Sanginga et al. 1990; Sellstedt et al. 1991; Rajendran et Devaraj 2004) et une capacité de tolérance accrue aux différents stress environnementaux, notamment en phase d'installation (Brunel et al. 2007). Cette essence possède des rameaux chlorophylliens à feuilles écailleuses dont l'épiderme est recouvert d'une épaisse cuticule de cire (Pryor 1988) et un système racinaire de type pivotant et profond. Ces traits morphologiques caractérisent les sclérophytes et démontrent la présence d'une prédisposition génotypique chez *C. glauca* à coloniser les terrains où les ressources en eau sont limitées.

Cependant, cette espèce demeure peu répandue dans le bassin méditerranéen à cause du manque de connaissances quant à sa capacité d'acclimatation à des régions où les stress environnementaux sont très sévères. Des essais d'introduction ont été réalisés en Tunisie depuis les années 1960, particulièrement pour la fixation des dunes côtières et le reboisement des zones marginales des étages humide et subhumide (Albouchi et al. 1989). Cette espèce fut ensuite étendue aux étages semi-aride et aride à des fins multiples (réduire le déficit en bois, enrichir les sols, fixer les terrains érodés et les dunes mobiles, ...). Cependant, des échecs ont été observés pour plusieurs plantations. Ces échecs sont le résultat d'une interaction qui regroupe plusieurs facteurs, notamment la qualité des plants, le choc de transplantation et la sévérité du stress hydrique. Pour améliorer la qualité morpho-physiologique des plants forestiers, nos récents travaux, effectués dans le cadre de modernisation des pépinières fo-

restières tunisiennes, ont permis d'ajuster les régies de culture de production de plants à l'échelle opérationnelle (Lamhamedi et al. 2000, 2006). Ainsi, en complémentarité à ces travaux et pour augmenter davantage le taux de survie et de croissance en site de plantation, des efforts de recherche devraient être consentis pour comprendre certaines réponses physiologiques des plants de *C. glauca* à l'intensité et à la durée d'un stress hydrique. Ceci permettrait de mieux cerner la capacité d'endurcissement et d'améliorer la phase d'installation des plants de cette essence en vue de réduire les effets négatifs du choc de transplantation après la mise en terre. En Afrique du Nord, les plants mis en terre dans le cadre des programmes de reboisement seront soumis à des stress hydriques et thermiques de plus en plus sévères. En effet, avec les changements climatiques qui sont devenus une réalité, les tendances récentes spécifiques à l'Afrique du Nord prévoient des augmentations de température et des diminutions de précipitations qui pourraient atteindre respectivement $4 \text{ }^\circ\text{C}$ et 10 mm (Boko et al. 2007). Ainsi, avant la mise en terre, les plants devraient être préconditionnés à la sécheresse en pépinière afin d'améliorer leur installation, leur taux de survie et leur croissance, surtout dans les zones semi-arides et arides.

Ainsi, les objectifs assignés à ce travail consistent à : (i) Déterminer l'influence de deux niveaux d'assèchement édaphique sur la croissance et les relations hydriques des plants de *C. glauca*; (ii) Comparer les niveaux d'assèchement, tout au long de la saison de croissance, quant à leurs effets sur l'allocation de la matière sèche entre les parties aériennes et les racines à l'aide de modèles allométriques; et (iii) Caractériser les mécanismes adaptatifs en réponse au stress hydrique.

Matériel et méthodes

Culture des plants

Les plants de *C. glauca* ont été obtenus à partir de graines récoltées sur des individus adultes introduits en 1960 dans l'arboletum de Zérniza ($37^\circ 9' \text{N}$, $9^\circ 7' \text{E}$; altitude, 60 m) situé au nord-ouest de la Tunisie, sous bioclimat humide inférieur à hivers chauds (pluviométrie moyenne annuelle : 920 mm; température moyenne annuelle : $17,9 \text{ }^\circ\text{C}$). Ces graines ont été désinfectées par trempage pendant 5 min dans une solution contenant $0,1 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1} \text{ HgCl}_2$ et $5 \text{ mL} \cdot \text{L}^{-1} \text{ HCl}$ $0,1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ (Nasr et al. 2005). L'essai s'est déroulé au siège de l'Institut national de recherches en génie rural, eaux et forêts de Tunis (bioclimat semi-aride supérieur variant à hiver doux, latitude, $36^\circ 50' \text{N}$; longitude, $10^\circ 14' \text{E}$; et altitude, 3 m) sous une serre vitrée, aérée naturellement à l'aide de fenêtres gardées toujours ouvertes sur les quatre côtés. Durant l'année de conduite de l'expérimentation, la moyenne annuelle des précipitations a été de 525 mm, la durée d'insolation a été de $2948 \text{ h} \cdot \text{an}^{-1}$, et les moyennes mensuelles des températures maximales des mois les plus chauds (juin, juillet et août) de $32,7 \text{ }^\circ\text{C}$ et minimales des mois les

Tableau 1. Composition physico-chimique et caractéristiques hydriques du mélange de culture.

Variabes	Quantité	Variabes	Quantité
Argile (%)	13	P ₂ O ₅ assim (OLSEN) (ppm)	185
Limons fins (%)	6	K ₂ O (ppm)	70
Limons grossiers (%)	5	Azote total (ppm)	595
Sables fins (%)	18	Matière organique (%)	1,4
Sables grossiers (%)	58		
Calcaire total (%)	5	Humidité pondérale (%)	
Calcaire actif (%)	1	pF 2,8	8
pH 1/2,5	7,0	pF 4,2	4

plus froids (janvier, février et mars) de 8 °C. L'ensemencement a été effectué dans des sachets en polyéthylène (12 cm de diamètre et 18 cm de profondeur) remplis par un substrat, stérilisé par tyndallisation, constitué d'un mélange de sable (deux tiers) et de terreau forestier (un tiers) dont certaines propriétés physico-chimiques sont consignées dans le tableau 1. Après quatre mois de croissance, 420 plants de taille homogène ont été transplantés dans des pots en plastique (25 cm de diamètre et 23 cm de profondeur) troués par le bas pour faciliter le drainage. Chaque pot contenait au fond 0,5 kg de gravier stérilisé surmonté par 5 kg du même substrat de culture. Les pots ont été installés en surélévation sur des briques pour éviter l'infiltration de l'eau du sol. Pour simuler les conditions naturelles et éviter la surchauffe des plants en été, l'aération de la serre a été amplifiée en enlevant toutes les vitres des quatre côtés de la serre; celles du toit ont été gardées afin d'éviter les apports d'eaux indésirables des précipitations. Les plants ont été irrigués régulièrement pendant trois mois et répartis par la suite en trois lots. Un lot témoin (T) a été maintenu en permanence proche de la capacité au champ, à un potentiel hydrique de base $\Psi_b = -0,2 \pm 0,1$ MPa. Les deuxième et troisième lots ont été soumis à des stress hydriques modéré (M) ou sévère (S) caractérisés par des Ψ_b de $-0,5 \pm 0,1$ MPa et $-1 \pm 0,1$ MPa, respectivement. Une analyse prospective de l'état hydrique des sols des sites de plantation de cette essence, réalisée pour le besoin de la présente étude, révèle qu'il y a deux niveaux de stress hydrique : (i) modéré correspondant à une humidité de 50 % de la capacité au champ et caractérisé par un potentiel hydrique de base avoisinant $-0,4$ à $-0,6$ MPa; et (ii) sévère correspondant à une humidité de 12 % de la capacité au champ avec un potentiel de base compris entre $-0,9$ et $-1,1$ MPa. Au début de l'expérience, le substrat de tous les pots a été saturé en eau. Après ressuyage de 48 h, des mesures de Ψ_b , réalisées à un intervalle régulier de 2 jours à l'aide d'une chambre à pression (type Corvallis, PMS 1000, Modèle 1000, PMS Instrument Company, Corvallis, Ore.), ont porté sur 6 plants à chaque fois. En même temps, la quantité d'eau évapotranspirée par pot a été évaluée sur 6 autres plants par pesée au 0,1 g; elle constitue la quantité d'eau à restituer pour maintenir le niveau de stress souhaité. À chaque intervalle de Ψ_b , ($-0,1$ à $-0,3$ MPa), ($-0,4$ à $-0,6$ MPa) et ($-0,9$ à $-1,1$ MPa) correspondant respectivement aux traitements T, M et S, 108 plants ont été retirés pour constituer les trois lots de traitement. En raison de l'évolution au cours du temps de la biomasse des plants, la quantité d'eau restituée à chaque pot et la fréquence d'irrigation ont été réajustées tous les 15 jours par mesure de

Ψ_b sur 6 plants et simultanément par suivi des masses de 6 autres plants et ce pour chaque lot. La durée des traitements a été de six mois (de mars à août), en pleine période de croissance végétative.

Le dispositif expérimental adopté est du type plan en tiroir composé de six blocs. Chaque bloc comporte trois parcelles élémentaires (de 18 plants chacune), correspondant aux trois régimes hydriques appliqués (T, M et S), réparties aléatoirement. Les différentes variables ont été évaluées sur un plant par parcelle élémentaire. Le gabarit des plants était généralement homogène entre les blocs et les traitements afin d'éviter l'effet de leur dimension initiale sur la croissance et la physiologie (Lamhamedi et al. 1998).

Croissance et relations hydriques

Au cours de la période des traitements, le taux de survie a été estimé pour l'ensemble des plants. La masse sèche totale des plants et les paramètres hydriques, déterminés à partir des courbes pression-volume (CPV), ont été mesurés au début de l'expérimentation, puis après deux, quatre et six mois en utilisant 6 plants par traitement. La masse sèche totale, exprimée par la somme de masse sèche des racines et des parties aériennes de chaque plant, a été obtenue par pesée, après étuvage à 70 °C jusqu'à l'obtention d'une masse constante. L'allocation de la masse sèche entre les parties aériennes et les racines des plants soumis aux régimes hydriques (M et S) a été quantifiée à l'aide du modèle allométrique suivant (Lamhamedi et al. 2001) :

$$[1] \quad \ln(\text{MSA}) = a + b \ln(\text{MSR})$$

lorsque MSA = masses sèches des parties aériennes et MSR = masses sèches des racines.

Le paramètre a représente la masse de la partie aérienne lorsque la masse des racines est égale à l'unité. La pente (coefficient b) de ce modèle exprime l'estimation de cette allocation. Des valeurs inférieures à un ($b < 1$) indiquent une allocation de la matière sèche vers les racines. Par ailleurs, le rapport masse de la partie aérienne à saturation (TM) / masse sèche correspondante (DM) a été calculé. La masse aérienne à saturation a été déterminée après section de la tige en morceaux de 20 cm et suite à leur immersion dans de l'eau distillée à l'obscurité pendant 24 h à 25 °C.

L'utilisation simultanée d'une chambre à pression et d'une balance de précision (au 1/10 000) a permis de générer les données pour l'établissement des CPV. Chaque CPV permet l'estimation d'un ensemble de paramètres décrivant les relations hydriques d'une plante (Tyree et Jarvis 1982; Zine El Abidine et al. 1994). En utilisant la procédure de

Tableau 2. Analyse de variance (p) à deux critères (régime d'irrigation et date d'échantillonnage).

Variables	Régime d'irrigation	Date d'échantillonnage	Régime \times date
Masse sèche totale	<0,0001	<0,0001	<0,0001
Rapport (masse à saturation/masse sèche), TM/DM	<0,0001	<0,0001	0,0010
Contenu relatif en eau à la turgescence nulle, RWC_0	<0,0001	<0,0001	0,0052
Potentiel osmotique à la perte de turgescence, Ψ_{π}^0	<0,0001	<0,0001	<0,0001
Potentiel osmotique à la pleine turgescence, Ψ_{π}^{100}	<0,0001	<0,0001	<0,0001
Contenu en eau de l'apoplasme, AWC	<0,0001	<0,0001	0,0014
Module d'élasticité volumique, ε_{max}	<0,0001	<0,0001	0,0023

Richard, décrite par Ritchie (1984), qui consiste à maintenir chaque niveau de pression (P) durant 10 min, temps jugé suffisant pour atteindre un équilibre thermodynamique entre le symplasma et l'apoplasme, la réalisation d'une courbe nécessite 2 h environ pour chaque rameau de *C. glauca* dans les conditions du présent travail, en appliquant 11 niveaux de pression (commençant à 0,2 MPa et par incrément de 0,5 jusqu'à 5,2 MPa). Les rameaux, de 10 cm de longueur, ont été prélevés à une même hauteur sur des plants échantillons, puis placés à l'obscurité en atmosphère saturée à 25 °C pendant 20 h. Cette réhydratation est indispensable pour standardiser la teneur relative en eau de l'échantillon (Ritchie 1984). Chaque CPV a permis de déterminer les paramètres des relations hydriques, notamment le potentiel osmotique à saturation (Ψ_{π}^{100}) et à perte de turgescence (Ψ_{π}^0), le contenu relatif en eau à la perte de turgescence (RWC_0), ainsi que le contenu en eau de l'apoplasme (AWC). Le module d'élasticité volumique (ε_{max}), défini par la variation de la pression de turgescence des tissus par rapport à la variation de volume intracellulaire (Nabil et Coudret 1995), est calculé par la formule :

$$[2] \quad \varepsilon_{max} = -\Psi_{\pi}^{100} (1 - AWC) / (1 - RWC_0)$$

Enfin, l'ajustement osmotique (AO) est calculé selon les formules :

$$[3] \quad AO_M = \Psi_{\pi}^{100} T - \Psi_{\pi}^{100} M$$

ou

$$[4] \quad AO_S = \Psi_{\pi}^{100} T - \Psi_{\pi}^{100} S$$

pour les plants soumis au stress M ou S, respectivement.

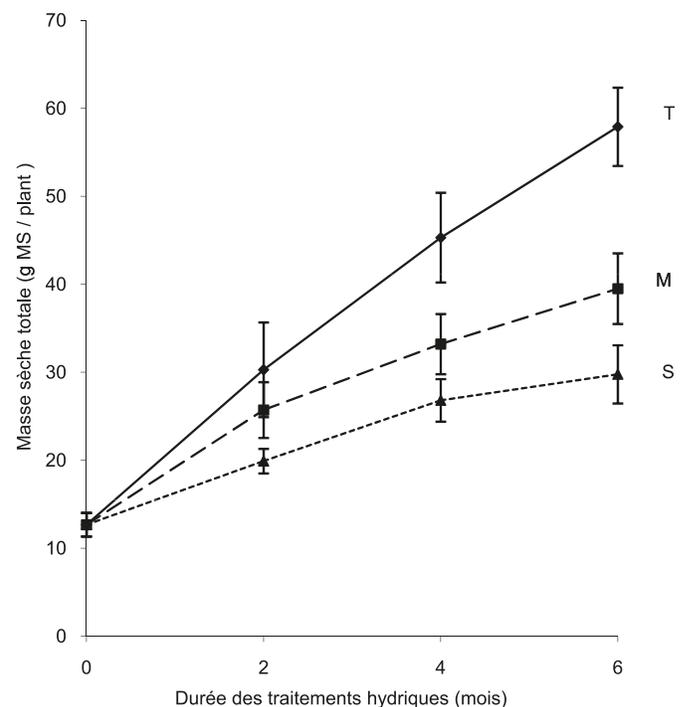
Analyse statistique

L'analyse statistique des résultats a été effectuée à l'aide du logiciel SPSS conçu pour Windows version 10.0 (SPSS Institute Inc., Chicago, Illinois). Nous avons réalisé l'analyse de la variance pour deux critères (date d'échantillonnage, régime d'irrigation). 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).

Résultats

Les effets du manque d'eau ont été multiples et ils sont dépendants du régime hydrique et de la durée du stress appliqué. Ils se sont manifestés au niveau des plants de *C. glauca* par un retard de croissance, une augmentation si-

Fig. 1. Évolution au cours des traitements hydriques de la masse sèche totale de plants de *Casuarina glauca* en réponse à des conditions hydriques non limitantes (T) ou à un stress hydrique modéré (M) ou sévère (S), $n = 6$ (moyenne \pm SD).

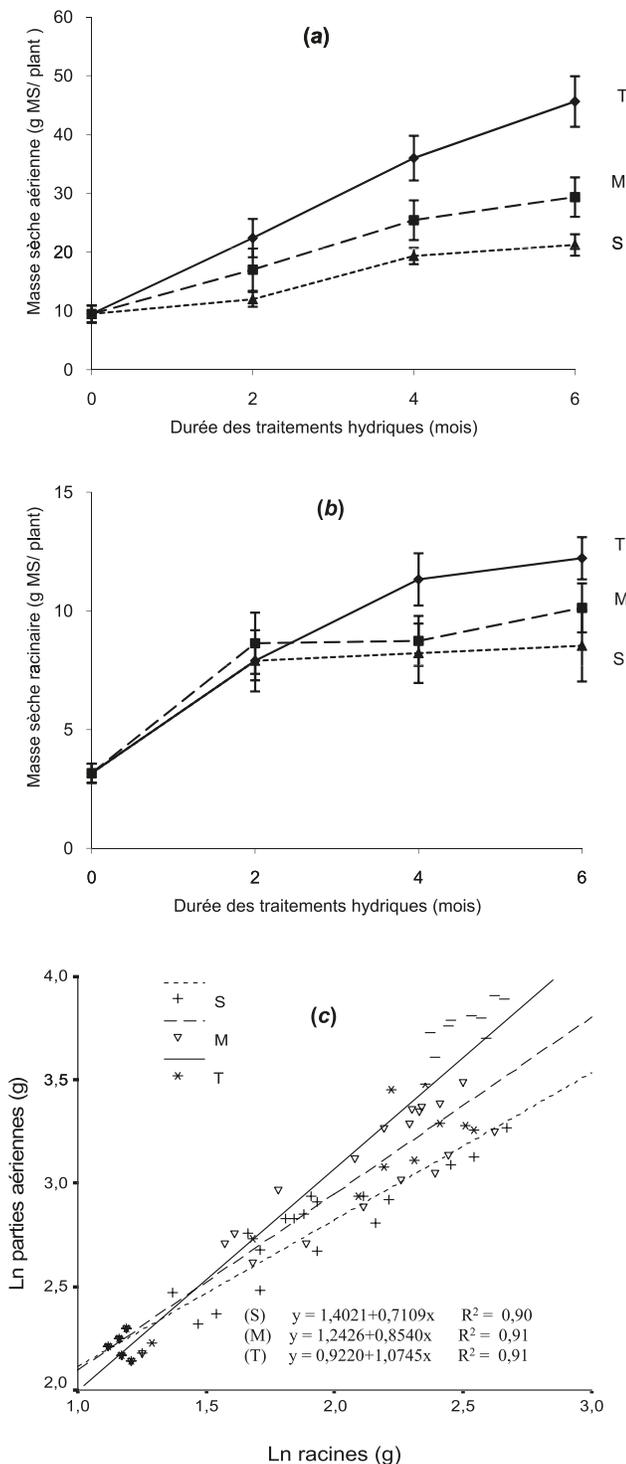


gnificative de RWC_0 , AWC, AO et ε_{max} , une diminution significative de Ψ_{π}^{100} et Ψ_{π}^0 , et la présence d'interaction régime d'irrigation \times date d'échantillonnage pour toutes les variables étudiées (tableau 2). Nos observations n'ont pas révélé la présence de nodosités ou de colonisations des racines courtes par des champignons ectomycorhiziens.

Survie et croissance des plants

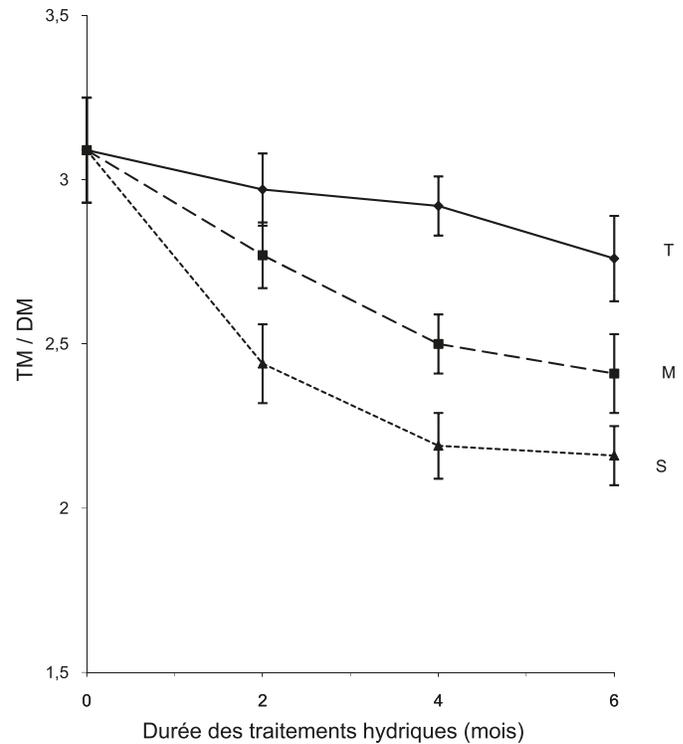
Sous les régimes M et S, la mortalité des plants a été faible. Après six mois de restriction hydrique, le taux de survie a été de 94 % et 89 % chez les plants M et S, respectivement. La masse sèche totale a été nettement affectée par l'assèchement prolongé du sol ($p < 0,0001$) (tableau 2; fig. 1). Cependant, le retard de croissance accusé par les plants S a été significativement plus élevé que celui des plants M, quelle que soit la durée des traitements. Ainsi, à six mois, l'accroissement de la masse sèche des plants T, M et S a atteint respectivement 356 %, 211 % et 135 % par

Fig. 2. Évolution au cours des traitements hydriques de la masse sèche (a) des parties aériennes et (b) des racines, $n = 6$ (moyenne \pm SD). (c) Relations allométriques entre la masse sèche des parties aériennes et des racines de plants de *Casuarina glauca* en réponse à des conditions hydriques non limitantes (T) ou à un stress hydrique modéré (M) ou sévère (S).



rapport à celles enregistrées au début des traitements. Les rapports de masse sèche totale produite par les plants stressés à celle des témoins, M/T et S/T, calculés à la fin des traitements ont été de l'ordre de 2/3 et 1/2, respectivement.

Fig. 3. Évolution au cours des traitements hydriques du rapport masse aérienne à saturation / masse sèche correspondante (TM/DM) de plants de *Casuarina glauca* en réponse à des conditions hydriques non limitantes (T) ou à un stress hydrique modéré (M) ou sévère (S), $n = 6$ (moyenne \pm SD).

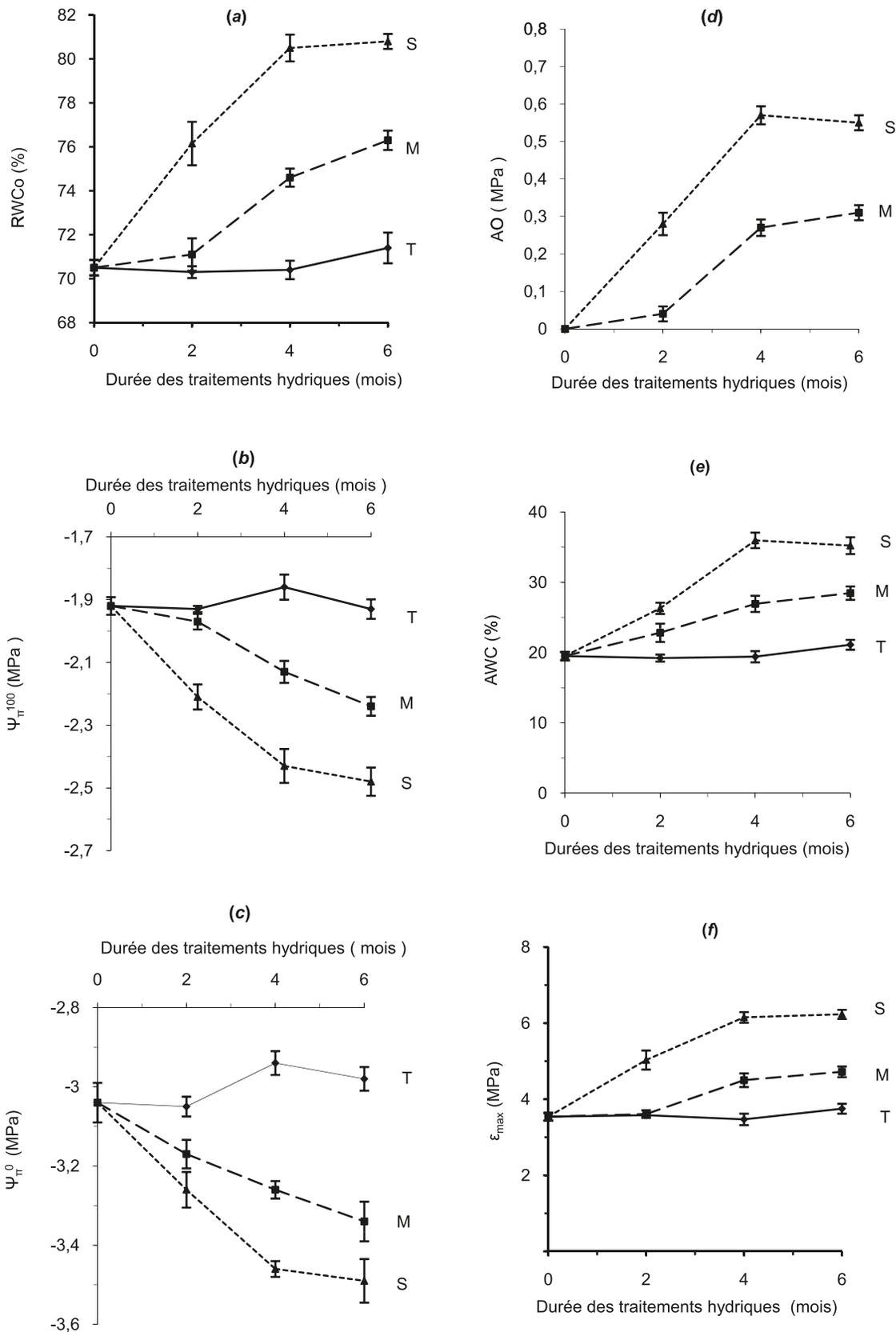


Le taux de réduction en masse sèche totale des plants M et S, par rapport aux témoins, a augmenté progressivement et significativement jusqu'au quatrième mois, atteignant 27 % et 41 %, respectivement. Son augmentation, par la suite, a été légère et non significative (de 27 % à 32 % chez M et de 41 % à 49 % chez S).

La diminution de l'apport hydrique a occasionné chez les plants M et S une baisse significative ($p < 0,0001$) et croissante par rapport aux témoins de la masse sèche aérienne, notamment au-delà de deux mois (fig. 2a). Après six mois, cette baisse a été de 36 % et 54 % chez les plants M et S, respectivement. Par ailleurs, la croissance racinaire a été nettement moins affectée par le manque d'eau (fig. 2b). En effet, on a enregistré durant les deux premiers mois un accroissement significatif et similaire de la masse sèche racinaire chez les plants T, M et S. Au-delà de cette période, celle-ci a baissé significativement ($p < 0,01$) chez M et S atteignant respectivement 17 % et 30 % de celle de T. Ainsi, les réactions des racines et des parties aériennes ont été dépendantes du traitement appliqué (fig. 2c). En effet, l'imposition des régimes hydriques a affecté de façon différente l'allocation de la matière sèche entre les parties aériennes et les racines (fig. 2c). Les pentes (b) obtenues à partir des modèles allométriques ont montré que ces coefficients sont $< 1,0$ chez les plants soumis aux régimes M ou S, alors que dans le cas des plants témoins ce coefficient est > 1 .

Les régimes hydriques appliqués ont eu un effet significatif ($p < 0,0001$) sur le rapport TM/DM (fig. 3). Ce rapport

Fig. 4. Évolution des paramètres hydriques au cours de l'expérience : (a) de la teneur relative en eau à la turgescence nulle (RWC_0), (b) du potentiel osmotique à la pleine turgescence (Ψ_{π}^{100}), (c) du potentiel osmotique à la turgescence nulle (Ψ_{π}^0), (d) de l'ajustement osmotique (AO), (e) du contenu en eau de l'apoplasme (AWC) et (f) du module d'élasticité (ϵ_{max}) de plants de *Casuarina glauca* conduits en réponse à des conditions hydriques non limitantes (T) ou à un stress hydrique modéré (M) ou sévère (S), $n = 6$ (moyenne \pm SD).



n'a pas varié de manière significative (en moyenne $2,93 \pm 0,14$) chez les plants T, alors que dans le cas des traitements M et S, il a montré une décroissance continue entre le début de l'expérience et le quatrième mois (fig. 3). Au-delà de cette période, la diminution a été légère, mais non significative pour M (de 2,50 à 2,41), et a été relativement stable au voisinage de 2,17 sous le régime S. La diminution de l'apport hydrique a entraîné, après six mois, une baisse du rapport TM/DM de 13 % à 21 % dans les traitements M et S, respectivement, par comparaison aux plants T.

Relations hydriques

L'analyse des résultats des mesures des paramètres hydriques montre une variabilité des réponses selon l'intensité et la durée du stress appliqué (fig. 4). Chez les plants T, RWC_0 , AWC et ε_{max} n'ont pas varié de manière significative ($p > 0,05$) au cours du traitement (fig. 4a, 4e et 4f). Les valeurs moyennes ont été de 71 % pour RWC_0 , 19,8 % pour AWC et 3,56 MPa pour ε_{max} . Par contre, celles des plants stressés ont été d'autant plus élevées que le stress hydrique a été plus sévère. Leurs accroissements ont été significatifs ($p < 0,0001$) (tableau 2) et progressifs jusqu'à quatre mois, puis se sont relativement stabilisés par la suite (fig. 4). Le manque d'eau a entraîné à la fin des traitements un taux d'accroissement de 6 % et 11 % pour RWC_0 , de 35 % et 67 % pour AWC, et de 26 % et 68 % pour ε_{max} chez les plants soumis aux traitements M et S, respectivement, par comparaison aux plants T. Signalons toutefois que l'accroissement de AWC sous les régimes M et S s'est atténué à partir du quatrième mois de 39 % à 35 % et de 85 % à 67 %, respectivement, et celui de ε_{max} des plants S de 76 % à 68 %.

Les résultats de l'analyse de variance de Ψ_{π}^{100} ou de Ψ_{π}^0 montrent un effet d'irrigation significatif ($p < 0,0001$) (tableau 2). Chez les plants T, Ψ_{π}^{100} et Ψ_{π}^0 n'ont pas subi de variations significatives ($p > 0,05$) tout au long des traitements (-1,9 et -3,0 MPa en moyenne, respectivement) (fig. 4b et 4c). Chez les plants M et S, on a noté une baisse significative de ces valeurs d'autant plus accentuée que l'intensité du stress appliqué a été plus sévère. L'évolution de Ψ_{π}^{100} et Ψ_{π}^0 chez les plants M et S est passée par deux phases. Au cours des 4 premiers mois, un abaissement significatif a été observé atteignant 14 % et 31 % de celui des plants T pour Ψ_{π}^{100} et 11 % et 18 % pour Ψ_{π}^0 sous les régimes M et S, respectivement. Par la suite, l'abaissement a été moins accentué pour se stabiliser au voisinage de 15 % et 28 % pour Ψ_{π}^{100} et 12 % et 17 % pour Ψ_{π}^0 chez M et S, respectivement. Par ailleurs, aucune variation significative de l'amplitude osmotique ($\Delta\Psi_{\pi} = \Psi_{\pi}^{100} - \Psi_{\pi}^0$) entre les différents traitements n'a été observée au cours de l'expérimentation. Le manque d'eau s'est traduit aussi par un abaissement de Ψ_{π}^{100} des plants M et S par rapport aux témoins (ajustement osmotique) atteignant, respectivement, à la fin des traitements 0,31 et 0,56 MPa (fig. 4d). D'autre part, l'ajustement osmotique des plants M a été faible après un séjour de deux mois en conditions de déficit hydrique (0,04 MPa) puis s'est accru de manière progressive et significative jusqu'au quatrième mois pour se stabiliser à 0,31 MPa à la fin du traitement. En condition hydrique sévère (S), les valeurs de l'ajustement osmotique ont subi des variations si-

gnificatives plus fortes que celles enregistrées chez les plants M au cours du traitement (de 0,28 à 0,56 MPa).

Discussion

Les résultats spécifiques aux différentes variables morpho-physiologiques des plants de *C. glauca* ont été obtenus en conditions semi-contrôlées d'une serre complètement aérée dont les variables environnementales se rapprochent des conditions naturelles. Pour la confirmation de ces résultats en site de reboisement, une étude est en cours. Elle devrait durer cinq années et permettrait de mieux cerner les effets réels de l'acclimatation en pépinière sur l'établissement, la survie, la croissance et les relations hydriques de cette essence en zones arides. Dans la présente étude, l'effet d'un assèchement édaphique prolongé sur la croissance et les relations hydriques de *C. glauca* a été tributaire de l'intensité et de la durée du stress hydrique appliqué. Le manque d'eau qui constitue un facteur limitant pour le reboisement en zones arides où les ressources hydriques sont modestes a induit un déficit de masse sèche totale d'autant plus important que le stress subi a été plus sévère. Cette baisse de productivité est attribuée à une diminution de la capacité de fixation du CO_2 (Martinez et al. 2003) et (ou) à une perte de turgescence des cellules en expansion (Charzoulakis et al. 1993). Par ailleurs, la sévérité du stress impose aux plants M et S de modifier leur stratégie d'allocation de matière sèche ou de carbone vers les racines. En effet, les coefficients d'allocation (*b*) démontrent clairement une telle allocation préférentielle croissante de biomasse. Celle-ci permet une augmentation de l'exploration de la rhizosphère par les racines et une meilleure efficacité de l'utilisation de l'eau disponible comme en témoignent les valeurs plus élevées des rapports de masse sèche totale produite M/T et S/T que celles des quantités d'eau fournies aux plants M et S. Ce patron de répartition des assimilats a été considéré comme un mécanisme de régulation servant à l'adaptation des plantes au manque d'eau par réduction de la surface transpirante (Sharp 1996).

Pour survivre et croître, les plants stressés ont besoin d'une turgescence positive, compatible avec les activités physiologiques. Ainsi, l'invariabilité de l'amplitude osmotique entre plants témoins et stressés indique que les plants de *C. glauca* soumis aux traitements M ou S sont capables de développer une turgescence du même ordre de grandeur que celle des plants bien hydratés. L'assèchement prolongé du sol a été marqué par une baisse prononcée de Ψ_{π}^0 indiquant une capacité accrue des plants M et S à maintenir un niveau de turgescence positive; ceci leur permet de poursuivre leur croissance en cas de stress hydrique sévère. Nos résultats concordent avec ceux rapportés chez *Picea glauca* (Moench) Voss et *Pinus banksiana* Lamb. (Koppelaar et al. 1991), chez *Populus* sp. (Gebre et al. 1994) et chez *Acacia cyanophylla* Lindl. (Albouchi et al. 2000). Cette accommodation survient suite au développement de l'un et (ou) de l'autre des mécanismes suivants : un ajustement osmotique par accumulation active de solutés (Chimenti et al. 2002; Wang et al. 2003), un accroissement de l'élasticité des parois cellulaires (Fan et al. 1994) ou celui du contenu en eau de l'apoplasme (Torrecillas et al. 1996; Ngugi et al. 2003). L'ajustement osmotique observé chez les plants M et S

s'est accru avec l'intensité du stress hydrique traduisant un durcissement aux conditions de sécheresse (Lemcoff et al. 2002; Graciano et al. 2005). Plusieurs avantages lui sont conférés, parmi lesquels le maintien de la pression cellulaire, de la conductance stomatique et de l'assimilation nette de CO_2 (Graciano et al. 2005), ainsi que la croissance cellulaire (Barary et al. 2003). Il est attribué à une accumulation active de solutés et non à un départ d'eau pure lors de la déshydratation des tissus, car, d'une part, les valeurs considérées de Ψ_π ont été obtenues à la turgescence maximale et, d'autre part, la baisse de Ψ_π^0 a été accompagnée d'un accroissement de RWC_0 . L'accroissement de ε_{max} des plants M et S par comparaison à ceux bien hydratés résulterait d'une lignification des parois des tissus soumis au manque d'eau qui les rend de moins en moins élastiques selon l'intensité du stress appliqué (Roy 1980). Ainsi, l'hypothèse d'augmentation de l'élasticité des parois cellulaires ne peut être retenue pour expliquer le maintien de turgescence chez les plants M et S. Par ailleurs, la diminution du rapport TM/DM combinée à l'accroissement de ε_{max} au cours des traitements serait à l'origine d'une réduction du volume vacuolaire par resserrement de la paroi cellulaire contre le protoplasme (Correia et al. 1989). Combinée à l'accroissement de AWC, elle traduit aussi un épaississement des parois cellulaires des plants stressés. Le maintien de l'intégrité cellulaire et de la croissance sous déficit hydrique exige un épaississement des parois cellulaires et un accroissement du contenu en eau de l'apoplasme (Fan et al. 1994; Ngugi et al. 2003) afin de préserver l'eau du symplasme (Tyree et Jarvis 1982; Lemcoff et al. 2002) en jouant un rôle tampon (Roy 1980). Ceci a été observé chez les plants M et S comme chez *Amygdalus communis* L. (Torrecillas et al. 1996). De même, l'accroissement de RWC_0 des plants stressés tend à corroborer la présence d'une bonne hydratation de leurs tissus. Des résultats analogues ont été rapportés par Flower et al. (1990), Kozłowski et al. (1991) et Girma et Krieg (1992).

Les écarts observés entre les effets des deux intensités M et S ne semblent pas s'estomper au cours des traitements, alors que, pour une même intensité, l'effet du manque d'eau s'amplifie au début du traitement, puis ralentit à partir du 4^e mois. L'évolution des variables hydriques étudiées reflète la présence d'une acclimatation progressive vis-à-vis du manque d'eau suivie d'un durcissement à partir de cette durée. Ceci s'est traduit par une allocation préférentielle de masse sèche en faveur du système racinaire, une meilleure efficacité d'utilisation de l'eau et un maintien d'un niveau de turgescence compatible avec la poursuite des activités physiologiques grâce à un ajustement osmotique accru et à un accroissement du contenu en eau de l'apoplasme. Ces résultats suggèrent que l'application d'un préconditionnement à l'assèchement édaphique, en pépinière pendant quatre mois avant transplantation sur terrain, pourrait conférer aux plants ainsi acclimatés des accommodations qui leur permettraient de mieux supporter les conditions hydriques difficiles des zones arides et semi-arides (Stowe et al. 2001; Lamhamedi et al. 2003). En tenant compte des diminutions anticipées des précipitations et des augmentations de la température à cause des changements climatiques, ce traitement ne pourrait que contribuer à la réussite des reboisements dans ces zones.

Remerciements

Nous tenons à remercier vivement les deux réviseurs ainsi que l'éditeur associé pour leurs précieux commentaires et suggestions qui ont amélioré le contenu de cet article. Nous tenons également à remercier Messieurs Ahmed Ferjani, Mohamed Dhahri et Abdessattar Salah pour leur aide technique, ainsi que le Chargé de recherche Hassan Nahdi pour son appui lors des traitements statistiques. Le financement de ce projet a été assuré par l'Institut national de recherches en génie rural, eaux et forêts (INRGRF, Tunis, Tunisie).

Bibliographie

- Albouchi, A., Chatty, Y., et Benzarti, J. 1989. Des arbres et des arbustes à usages multiples pour réaliser des brise-vent en Tunisie. Min. Agric. IRESA-INRF, Tunis.
- Albouchi, A., Sebei, H., Mezni, M.Y., et El Aouni, M.H. 2000. Influence de la durée d'une alimentation hydrique déficiente sur la production de biomasse, la surface transpirante et la densité stomatique d'*Acacia cyanophylla* Lindl. Ann. Institut National de Recherches en Génie rural, Eaux et Forêts (INRGRF, Tunis), 4 : 138–161.
- Barary, M., Warwick, N.M., Jessop, R.S., et Taji, A.M. 2003. Variation for osmotic adjustment in Australian triticale cultivars. Proceedings of the 11th Australian Agronomy Conference. 2–6 février 2003. The Australian Society of Agronomy, Inc. A0032209S, Geelong, Victoria, Australie. Victorian Institute for Dryland Agriculture, Horsham, Sussex, R-U.
- Boko, M., Niang, I., Nyong, A., Vogel, C., Githeko, A., Medany, M., Osman-Elasha, B., Tabo, R., et Yanda, P. 2007. Africa. Climate change 2007: impacts, adaptation and vulnerability. Contribution of Working Group II to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. *Sous la direction de* : M.L. Parry, O.F. Canziani, J.P. Palutikof, P.J. van der Linden, et C.E. Hanson. Cambridge University Press, Cambridge, R-U. p. 433–467.
- Brunel, B., Domergue, O., Maure, L., Brahic, P., Galiana, A., Josa, R., De Lajudie, P., El-Hajj, S., et Cleyet-Marel, J.C. 2007. Potentialité des associations symbiotiques plantes-micro-organismes pour réhabiliter des sites fortement dégradés en milieu méditerranéen. *Agricultures*, 16 : 324–329. doi:10.1684/agr.2007.0116.
- Chartzoulakis, K., Noitsakis, B., et Therios, I. 1993. Photosynthesis, plant growth and dry matter distribution in kiwifruit as influenced by water deficits. *Irrig. Sci.* 14 : 1–5. doi:10.1007/BF00194999.
- Chimenti, C.A., Pearson, J., et Hall, A.J. 2002. Osmotic adjustment and yield maintenance under drought in sunflower. *Field Crops Res.* 75 : 235–246. doi:10.1016/S0378-4290(02)00029-1.
- Correia, M.J., Torres, F., et Pereira, S. 1989. Water and nutrient supply regimes and the water relations of juvenile leaves of *Eucalyptus globulus*. *Tree Physiol.* 5 : 459–471. PMID:14972969.
- Diem, H.G., et Dommergues, Y.R. 1990. Current and potential uses and management of Casuarinaceae in the tropics and subtropics. The biology of Frankia and actinorhizal plants. *Sous la direction de* : C.R. Schwintzer et J.D. Tjepkema. Academic Press, New York, N.Y.
- Dowaki, K., Mori, S., Abe, H., Grierson, P.F., Adams, M.A., Sam, N., et Nimiago, P. 2003. A life cycle analysis of biomass energy system taking sustainable forest management into consideration. *Dans* : Proceeding of the 6th International Conference on Greenhouse Gas Control Technologies, 1–4 octobre 2002, Kyoto, Japan. *Sous la direction de* : J. Gale et Y. Kaya. Elsevier Science Ltd, Oxford, R-U. p. 1383–1388.
- Fan, S., Blake, T.J., et Blumwald, E. 1994. The relative contribu-

- tion of elastic and osmotic adjustments to turgor maintenance of woody species. *Physiol. Plant.* **90** : 408–413. doi:10.1111/j.1399-3054.1994.tb00406.x.
- FAO FRA. 2005. Evaluation des ressources forestières mondiales 2005. Rapport National de la Tunisie.
- Flower, D.J., Usha Rani, A., et Peacock, J.M. 1990. Influence of osmotic adjustment on the growth, stomatal conductance and light interception of contrasting sorghum lines in a harsh environment. *Aust. J. Plant Physiol.* **17** : 91–105.
- Gebre, G.M., Kuhns, M.R., et Brandle, J.R. 1994. Organic solute accumulation and dehydration tolerance in three water-stressed *Populus deltoides* clones. *Tree Physiol.* **14** : 575–587. PMID:14967675.
- Girma, F.S., et Krieg, D.R. 1992. Osmotic adjustment in Sorghum. I. Mechanisms of diurnal osmotic potential changes. *Plant Physiol.* **99** : 577–582. PMID:16668925.
- Goel, V.L., et Behl, H.M. 2005. Growth and productivity assessment of *Casuarina glauca* Sieb. ex. Spreng on sodic soil sites. *Bioresour. Technol.* **96** : 1399–1404. doi:10.1016/j.biortech.2004.10.019. PMID:15792588.
- Graciano, C., Guimét, J.J., et Goya, J.F. 2005. Impact of nitrogen and phosphorus fertilization on drought responses in *Eucalyptus grandis* seedlings. *For. Ecol. Manage.* **212** : 40–49. doi:10.1016/j.foreco.2005.02.057.
- Jalleli, M., Khattabi, A., et Ben Chakroun, F. 2002. Perspectives de la consommation des panneaux de particules en Tunisie. *Ann. Institut national de recherche en génie rural, eaux et forêts (IN-RGREF, Tunis)*, **5** : 21–32.
- Koppelaar, R.S., Tschaplinski, T.J., et Colombo, S.J. 1991. Carbohydrate accumulation and turgor maintenance in seedling shoots and roots of two boreal conifers subjected to water stress. *Can. J. Bot.* **69** : 2522–2528. doi:10.1139/b91-314.
- Kozłowski, T.T., Kramer, P.J., et Pallardy, S.G. 1991. The physiological ecology of woody plants. Academic Press, New York, N.Y.
- Lamhamedi, M.S., Bernier, P.Y., Hébert, C., et Jobidon, R. 1998. Physiological and growth responses of three types of containerized *Picea mariana* seedlings outplanted with and without vegetation control. *For. Ecol. Manage.* **110** : 13–23. doi:10.1016/S0378-1127(98)00267-9.
- Lamhamedi, M.S., Ammari, Y., Fecteau, B., Fortin, J.A., et Margolis, H. 2000. Problématique des pépinières forestières en Afrique du nord et stratégies d'orientation. *Cahiers Agricultures*, **9** : 369–380.
- Lamhamedi, M.S., Lambany, G., Margolis, H.A., Renaud, M., Veilleux, L., et Bernier, P.Y. 2001. Growth, physiology and leaf-chate losses in *Picea glauca* seedlings (1 + 0) grown in air-slit containers under different irrigation regimes. *Can. J. For. Res.* **31** : 1968–1980. doi:10.1139/cjfr-31-11-1968.
- Lamhamedi, M.S., Chamberland, H., et Tremblay, F.M. 2003. Epidermal transpiration, ultrastructural characteristics and net photosynthesis of white spruce somatic seedlings in response to *in vitro* acclimatization. *Physiol. Plant.* **18** : 544–561.
- Lamhamedi, M.S., Fecteau, B., Godin, L., et Gingras, C. 2006. Guide pratique de production en hors sol de plants forestiers, pastoraux et ornementaux en Tunisie. Pampev Internationale, Québec, Qué.
- Laplaze, L., Bon, M.C., Oureye, M., Smouni, A., Alloneau, C., Rio, M., Guermache, F., Auguy, F., Duhoux, E., Franche, C., et Bogusz, D. 2000. Molecular biology of tropical nitrogen-fixing trees in the *Casuarinaceae* family. *Dans* Molecular biology of woody plants. Vol. I. *Sous la direction de* : S.M. Jain et S.C. Minocha. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Hollande. p. 269–285.
- Lemcoff, J.H., Guarnaschelli, A.B., Garau, A.M., et Prystupa, P. 2002. Elastic and osmotic adjustments in rooted cuttings of several clones of *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. from southeastern Australia after a drought. *Flora*, **197** : 134–142.
- Martinez, J.P., Ledent, J.F., Bajji, M., Kinet, J.M., et Lutts, S. 2003. Effect of water stress on growth, Na and Cl accumulation and water use efficiency in relation to osmotic adjustment in two populations of *Atriplex halimus*. *Plant Growth Regul.* **41** : 63–73. doi:10.1023/A:1027359613325.
- Nabil, M., et Coudret, A. 1995. Effects of sodium chloride on growth, tissue elasticity and solute adjustment in two *Acacia nilotica* subspecies. *Physiol. Plant.* **93** : 217–224. doi:10.1111/j.1399-3054.1995.tb02220.x.
- Nasr, H., Ghorbel, M.H., Wallander, H., et Dommergues, Y.R. 2005. Selecting matched root architecture in tree pairs to be used for assessing N₂ fixation based on soil-¹⁵N-labelling. *Acta Oecol.* **27** : 75–79. doi:10.1016/j.actao.2004.09.005.
- Ngugi, M.R., Doley, D., Hunt, M.A., Dart, P., et Ryan, P. 2003. Leaf water relations of *Eucalyptus cloeziana* and *Eucalyptus argophloia* in response to water deficit. *Tree Physiol.* **23** : 335–343. PMID:12615548.
- Pryor, L.D. 1988. A review of the native species of Australia in world forestry. *Dans* : Proceedings of The International Forestry Conference for the Australian Bicentenary. 25 avril – 1 mai 1988, Albury, Wodonga, Australia. Vol. 3. Forestry Development Institute, Albury, Wodonga, Australie.
- Rajendran, K., et Devaraj, P. 2004. Biomass and nutrient distribution and their return of *Casuarina equisetifolia* inoculated with biofertilizers in farm land. *Biomass Bioenergy*, **26** : 235–249. doi:10.1016/j.biombioe.2003.07.001.
- Ritchie, G.A. 1984. Assessing seedling quality. *Dans* Forest nursery manual : production of bare root seedlings. *Sous la direction de* : M.L. Duryea et T.D. Landis. Marthinus Nijhoff / Junck Publishers, Dordrecht, Hollande. p. 243–259.
- Roy, J. 1980. Comportement photosynthétique et hydrique de la feuille chez *Dactylis glomera* L. Adaptation phénotypique et génotypique à la sécheresse. Thèse de 3^e cycle, Académie de Montpellier, Université des sciences et techniques du Languedoc, Montpellier, France.
- Sanginga, N., Bowen, G.D., et Danso, S.K.A. 1990. Genetic variability in symbiotic nitrogen fixation within and between provenances of two *Casuarina* species using the ¹⁵N-labeling methods. *Soil Biol. Biochem.* **22** : 539–547. doi:10.1016/0038-0717(90)90191-2.
- Sellstedt, A., Reddell, P., et Rosbrook, P.A. 1991. The occurrence of haemoglobin and hydrogenase in nodules of twelve *Casuarina*-*Frankia* symbiotic associations. *Physiol. Plant.* **82** : 458–464. doi:10.1111/j.1399-3054.1991.tb02932.x.
- Sharp, R.E. 1996. Regulation of plant growth responses to low water potential. *Hortscience*, **31** : 36–38.
- Stowe, D.C., Lamhamedi, M.S., et Margolis, H. 2001. Water relations, cuticular transpiration, and bud characteristics of air-slit containerized *Picea glauca* seedlings in response to controlled irrigation regime. *Can. J. For. Res.* **31** : 2200–2212. doi:10.1139/cjfr-31-12-2200.
- Torreillas, A., Alarcon, J.J., Domingo, R., Planes, J., et Sanchez-Blanco, M.J. 1996. Strategies for drought resistance in leaves of two almond cultivars. *Plant Sci.* **118** : 135–143. doi:10.1016/0168-9452(96)04434-2.
- Tyree, M.T., et Jarvis, P.G. 1982. Water in tissue and cells. *Dans* Encyclopedia of plants physiology. New Series. Vol. 12b. *Physiologica plant ecology II. Sous la direction de* : O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond, et H. Ziegler. Springer-Verlag, Berlin, Allemagne. p. 36–77.
- Wang, Z.L., Huang, B.R., et Xu, Q.Z. 2003. Effects of abscisic

acid on drought responses of Kentucky bluegrass. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* **128** : 36–41.
Zine El Abidine, A., Bernier, P.Y., et Plamondon, A.P. 1994.

Water relations parameters of lowland and upland black spruce: seasonal variations and ecotypic differences. *Can. J. For. Res.* **26** : 175–185.