



Photos du marquage foliaire à l'urée  $^{15}\text{N}$  de branches de hêtres (à gauche et au centre) et des prélèvements d'échantillons à différents temps après le marquage pour le suivi du transfert d'azote dans les branches (à droite)

## How do severe drought and defoliation alter nitrogen cycle in beech trees?

Responsable scientifique : Catherine MASSONNET, UMR– Ecologie et Ecophysiologie Forestières, (EEF),

Partenaires Labex : UR Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers (BEF)

Collaborations : Pierre-Antoine Chuste (Doctorant EEF), Pascale Maillard (EEF) et Bernd Zeller (BEF):

---

### Contexte —

Une meilleure connaissance de la vulnérabilité des forêts face aux événements extrêmes de type sécheresse est essentielle afin de mieux anticiper les changements climatiques et adapter la sylviculture. La sécheresse affecte non seulement le bilan hydrique et carboné des arbres mais aussi le bilan azoté en raison d'une diminution de la disponibilité en nutriment dans les sols (Rennenberg *et al.* 2009, Kreuzwieser and Gessler 2010), mais aussi des capacités d'absorption racinaire (Rennenberg *et al.* 2006). Mais comment le cycle interne de l'azote dans l'arbre est modifié par des contraintes hydriques ou nutritionnelles au cours des saisons est mal connu.

### Objectifs —

Des sécheresses ou des défoliations récurrentes sont des contraintes susceptibles d'affecter le bilan azoté des arbres en diminuant l'accès à l'eau et aux nutriments dans le sol ou par une perte de l'azote foliaire, respectivement. Nous faisons l'hypothèse que de telles contraintes engendrent une limitation de la disponibilité en azote (N) pour les arbres. Par des expériences de marquage  $^{15}\text{N}$ , l'objectif de cette étude était de suivre le pool d'azote depuis les feuilles vers les autres compartiments de l'arbre pour voir si les contraintes induisaient une perturbation du cycle interne de l'azote avec modifications en cascade de l'assimilation d'azote, de sa translocation, de son stockage et de sa remobilisation. Nous nous sommes plus particulièrement intéressés à deux questions :

- 1) Est-ce que les traitements ont eu un impact sur les capacités foliaires d'absorption de l'urée marquée au  $^{15}\text{N}$  et sur son assimilation ?
- 2) Sous contraintes hydrique ou nutritionnelle, où le hêtre alloue-t'il préférentiellement le  $^{15}\text{N}$  : dans les feuilles et les parties caulinaires supportant les feuilles marquées ou dans des zones plus éloignées comme la cime, le tronc ou les racines ?

### Démarche —

Des hêtres de 10 ans ont été soumis à des sécheresses et des défoliations récurrentes pendant deux ans. Au cours de la deuxième année de stress, deux expériences à court-terme de marquage au  $^{15}\text{N}$  ont été mises en place.

- A l'échelle branche

Sur 12 arbres par traitement, les feuilles d'une branche par arbre ont été marquées au  $^{15}\text{N}$ -urée au printemps (avant la défoliation) et en juillet (après la défoliation). La teneur en  $^{15}\text{N}$  a été suivie dans des échantillons de feuilles à court terme (0,5, 1; 2; 4; 7 et 14 jours après le marquage). Après 14 jours, les feuilles et le bois de la branche marquée ont été récoltés pour suivre la répartition de  $^{15}\text{N}$  entre les feuilles source de  $^{15}\text{N}$  et le bois. Le transport longue distance a également été évalué par le prélèvement d'une feuille à l'apex de l'arbre.

- A l'échelle arbre entier,

Le feuillage d'arbres entiers a été marqué avec de du  $^{15}\text{N}$ -urée en septembre, juste avant la chute des feuilles, soit avant la remobilisation d'azote des feuilles en vue de son stockage dans les organes pérennes (branches, tronc, racines). Le devenir du  $^{15}\text{N}$  a ensuite été suivi dans tous les compartiments (feuilles, branches, tronc et racines) à différents moments après le marquage :

- en automne, un mois après le marquage, à la sénescence foliaire qui correspond au début de la remobilisation de l'azote foliaire.

- à la fin de l'hiver, quand l'azote d'origine foliaire est totalement réparti entre les organes pérennes et que le stockage en azote est maximal.

- au printemps, après le débourrement et l'expansion foliaire, afin d'évaluer sa redistribution entre les organes pérennes source d'azote et les organes puits d'azote (nouvelles pousses).

### **Résultats marquants —**

- A l'échelle branche

- Au printemps, le  $^{15}\text{N}$  est principalement resté dans les feuilles marquées nouvellement formées qui sont métaboliquement actives et ont des besoins importants en N pour la synthèse d'enzymes carboxyliques (comme par exemple la synthèse de la Rubisco) intervenant dans le cycle de Calvin. Les besoins en squelettes carbonés (photoassimilats) sont en effet importants en période de croissance (primaire et secondaire).

- En été, le  $^{15}\text{N}$  dans les feuilles est en concentration plus faible qu'au printemps dans le traitement défeuillé. Cette diminution de la concentration en  $^{15}\text{N}$  pourrait être due à une augmentation de l'exportation de  $^{15}\text{N}$  (et donc d'azote foliaire) des feuilles marquées vers les parties caulinaires de la branche porteuse et au-delà. Dans les arbres soumis à la sécheresse, l'exportation de  $^{15}\text{N}$  en été serait plus limitée du fait de limitations hydrauliques internes générées par le manque d'eau. A cette période de l'année le stockage commence la majeure partie des besoins en croissance étant satisfaits.

- A l'échelle arbre entier

- En octobre 2015, avant la chute des feuilles, le  $^{15}\text{N}$  a davantage été retenu dans les feuilles des arbres témoins que dans les arbres stressés. Dans les arbres soumis à la sécheresse, plus de  $^{15}\text{N}$  a été retrouvé dans les compartiments de bois proches des feuilles marquées comparativement aux arbres témoins et défoliés. Ces différences pourraient provenir de la sénescence précoce sur les arbres soumis à la sécheresse induisant la remobilisation de l'azote foliaire en vue de son stockage vers les organes pérennes.

- En février 2016, au moment où le stockage d'azote est maximal, aucune différence n'a été observée entre les arbres témoins et les arbres stressés. Dans tous les arbres, le tronc a été le principal compartiment de stockage de l'azote. Le  $^{15}\text{N}$  s'est accumulé majoritairement dans les compartiments aériens des arbres quel que soient les traitements.

- En mai 2016, après la période d'expansion foliaire, le  $^{15}\text{N}$  s'est concentré dans les nouvelles feuilles et les compartiments de bois proche des feuilles dans les arbres témoins alors que le  $^{15}\text{N}$  est resté encore fortement présent dans les compartiments pérennes dans les arbres stressés.

### **Principales conclusions incluant des points-clés de discussion —**

Les résultats à l'échelle branche ont mis en évidence une stratégie de conservation très forte vis-à-vis de l'azote de la part du hêtre en réponse à de fortes contraintes environnementales comme des sécheresses ou des défoliations. Puisque le hêtre a présenté également très peu de mortalité face à ces contraintes on peut se demander si cette stratégie de conservation ne serait pas une clé de leur résistance. La dynamique saisonnière a révélé d'intéressantes différences entre les traitements en automne. L'exportation de  $^{15}\text{N}$  des feuilles vers le bois a été observée plus tôt dans les arbres soumis à la sécheresse que dans les arbres témoins et défoliés ce qui est dû à une sénescence précoce des feuilles des arbres soumis au stress hydrique. Mais à la fin de l'hiver la répartition du  $^{15}\text{N}$  stocké entre les différents compartiments de l'arbre a été la même quel que soit le traitement. Au printemps, le  $^{15}\text{N}$  a été observé préférentiellement dans les feuilles et le jeune bois, en particulier dans les arbres témoins, là où les besoins métaboliques sont les plus importants.

### **Perspectives —**

Il serait intéressant de quantifier aussi l'impact des stress sur la dynamique des réserves azotées à la fois dans des arbres survivants et des arbres morts au cours des expérimentations. Pour cela, des arbres entiers récoltés au cours de ces expérimentations seront utilisés pour quantifier les composés azotés non structuraux (acides aminés et protéines solubles) dans les différents compartiments des arbres vivants. Ceci sera également fait pour des arbres morts récoltés au même moment.

### **Valorisation —**

- *Posters présentés dans des colloques internationaux :*

- Chuste, PA, Massonnet, C, Zeller, B, Maillard, P (2016) Drought and defoliation impacts on nitrogen dynamics in branches of 10 year old beech trees investigated through several short <sup>15</sup>N urea pulses. JESIUM, 4-9 September 2016, Ghent, Belgique.
- Chuste, PA, Massonnet, C, Zeller, B, Breda, N, Tillard, P, Wortemann, R, Thirion, E, Maillard, P, (2017) Whole-tree nitrogen dynamics across seasons in response to defoliation and drought in 10 year-old beech trees. IPNC, 21-24 August 2017, Copenague, Danemark.

- *Publications en préparation*

- CHUSTE P.A., MASSONNET C., ZELLER B., GERANT D. , LEVILLAIN J. , HOSSANN C., ANGELI N., WORTEMANN R., BREDA N. and MAILLARD P. Short-term nitrogen dynamics in branches of 10-years-old beech trees submitted to repeated drought and defoliation. In preparation for Annals of Botany
- CHUSTE P.A, MASSONNET C., ZELLER B., LEVILLAIN J., TILLARD P., THIRION E. WORTEMANN R.<sup>1</sup>, BREDA N. and MAILLARD P. Whole-tree nitrogen dynamics across seasons in response to drought and defoliation in 10 years-old beech trees. In preparation for Tree physiology.

- *Rapport de stage*

- Rachel RANAIVOMIARANA Impact d'une sécheresse ou d'une défoliation sur la dynamique de l'azote foliaire. Projet Tuteuré de M1 FAGE, 17pp.

### **Effet levier du projet —**

Ce projet a permis de s'intéresser au rôle que pourraient jouer des dysfonctionnements azotés dans des dépérissements du hêtre en réponse à des sécheresses. Cette hypothèse avait été très peu explorée auparavant. Nous avons progressé dans la connaissance du fonctionnement du cycle azoté des arbres soumis à de fortes contraintes hydrique ou nutritionnelle suggérant un rôle potentiel dans la résistance des arbres aux stress. Ce type d'approche avait été aussi proposé dans un projet ANR pour étudier la résilience des arbres après stress et les dépérissements d'arbres adultes mais il n'a pas été financé.