

PERDRE OU NE PAS PERDRE SES FEUILLES

L'automne marque le retour d'un cycle annuel très familier pour les Québécois : l'apparition de la coloration automnale chez les feuillus puis la chute de leurs feuilles. Les conifères, quant à eux, sont réputés pour leurs feuilles en forme d'aiguilles qui persistent durant toute la saison froide et enjolivent les paysages hivernaux. Cette opposition entre les feuillus et les conifères est bien ancrée dans notre culture. Pourtant, lorsqu'on s'y attarde, la distinction entre les deux groupes n'est plus aussi claire.

PAR ÉLISE BOUCHARD, ING.F., M.SC, ET ORANE MORDACQ, ÉTUDIANTE À LA MAÎTRISE

Déjà, les termes utilisés sont confondants. Par exemple, le mot « conifère » désigne principalement les structures reproductives de l'arbre (les cônes) et non les stratégies des feuilles. Pour désigner les arbres qui conservent leur feuillage à l'année longue, on utilise plutôt le terme « sempervirent ». Quant aux espèces qui perdent leurs feuilles chaque année, ce sont des espèces « caducifoliées », dont les feuilles sont « caduques ». Par exemple, le mélèze laricin est un conifère à feuilles caduques, c'est-à-dire qu'il produit des cônes, mais dont les feuilles tombent massivement à une période précise de l'année.

De plus, l'automne n'est pas toujours le déclencheur du phénomène de la chute des feuilles. En forêt tropicale, où les grands froids sont absents, de nombreuses espèces d'arbres perdent leurs feuilles à l'approche de la saison sèche, une période durant laquelle la disponibilité en eau est très limitée. Il en va de même pour des espèces de la forêt méditerranéenne qui subissent les cycles prolongés de sécheresse caractéristiques de ces écosystèmes. Enfin, les litières d'aiguilles en forêt boréale nous rappellent que les arbres sempervirents perdent aussi leurs feuilles, bien que ce soit moins apparent que chez les espèces caducifoliées.

Toutes ses variations dans le cycle de perte et de renouvellement des feuilles s'expliquent par une multitude de stratégies utilisées par les arbres pour survivre, se reproduire et acquérir des ressources.

LES STRATÉGIES DES FEUILLES

Une des théories les plus connues en écologie¹ trie les espèces entre deux extrêmes de stratégies : la première étant les espèces « opportunistes ou stratégie d'acquisition » et la deuxième les espèces « conservatrices ou stratégie de protection ». Ces stratégies décrivent les compromis entre l'efficacité énergétique et la protection des différents organes de l'arbre.

Les espèces dites « opportunistes » ont un taux de croissance élevé. Leurs feuilles sont très efficaces pour la photosynthèse et sont produites rapidement lorsque l'environnement le permet. Toutefois, leur système de défense face au climat, aux insectes et aux herbivores est généralement peu développé. Leurs feuilles ont donc une durée de vie plus courte. À l'inverse, les espèces dites « conservatrices » ont un taux de croissance plus faible. Leur feuillage est souvent moins efficace pour la photosynthèse, mais plus résistant aux différentes menaces et intempéries. Toutefois, ces mécanismes de défense supplémentaires (voir encadré 1) sont coûteux à produire pour l'arbre. Par conséquent, ces espèces priorisent la survie et la sécurité de leurs organes à long terme plutôt que la production rapide de biomasse.

Bien sûr, ces catégories sont des extrêmes théoriques avec une infinité d'intermédiaires entre les deux! Mais ces stratégies générales peuvent être adaptées pour mieux comprendre les arbres à l'automne. En effet, la perte des feuilles à l'automne peut être vue comme une stratégie opportuniste, puisqu'il s'agit de maximiser la production durant la saison favorable avec des feuilles efficaces,

¹ Ces stratégies proviennent d'une adaptation de la stratégie évolutive r/K proposée par McArthur et Wilson en 1967

mais fragiles, qui ne seront pas soumises aux conditions défavorables du froid. À l’opposé, garder ses feuilles est plutôt une stratégie conservatrice, puisque les feuilles nécessitent des adaptations particulières pour survivre aux rigueurs de l’hiver qui sont coûteuses à produire et qui diminuent l’efficacité de la photosynthèse. Par exemple, les espèces sempervirentes sous nos latitudes ont des feuilles dont la surface est moins grande (aiguilles et écailles) et elles sont recouvertes d’une couche de cire appelée cutine, limitant les pertes d’eau. Cette faible surface reçoit moins de lumière, ce qui diminue la production de sucres via la photosynthèse.

DIFFÉRENTES ÉCHELLES POUR COMPRENDRE LES FEUILLES

Est-ce que nos arbres sempervirents perdent aussi leurs feuilles? Ces feuilles changent-elles de couleur? La réponse est deux fois oui! Les feuilles des arbres sempervirents ne sont pas éternelles. Par exemple, la durée de vie des feuilles du pin sylvestre est entre trois et neuf ans, tandis qu’elle est d’environ de quatre à cinq ans pour les aiguilles du pin gris. Donc, ces espèces doivent également renouveler leur feuillage au cours de leur vie. Une cohorte de feuilles anciennes tombe à l’automne, mais celle-ci est située derrière une ou plusieurs années de nouvelles feuilles, ce qui cache le processus et le rend bien moins spectaculaire que chez les espèces caducifoliées. Les feuilles restantes qui passent l’hiver accrochées à l’arbre subissent aussi un changement de couleur à l’automne, même s’il est moins visible que chez les espèces caducifoliées aux couleurs flamboyantes. En effet, elles perdent environ 40 % de chlorophylle à cette période, ce qui se traduit par une couleur verte plus pâle.

1 UN COMBAT CHIMIQUE

En forêt tropicale, les espèces sempervirentes sont souvent des angiospermes (communément appelés feuillus au Québec) qui peuvent garder leur feuillage jusqu’à sept années consécutives. Or, la forêt tropicale abrite une diversité ahurissante de prédateurs des feuilles (insectes, champignons, etc.). Les arbres aux stratégies « conservatrices » de ces écosystèmes ont donc développé des mécanismes de défense très élaborés pour protéger leurs feuilles. En effet, une étude a démontré que les feuilles des espèces tropicales contiennent un éventail de substances chimiques beaucoup plus développé et diversifié que celui des espèces de nos forêts tempérées. Songez que nos espèces d’ici perdent l’intégralité de leur feuillage chaque automne, donc elles peuvent se permettre d’avoir des défenses moins développées, puisque de toute façon, tout sera à renouveler au printemps. Il en est tout autrement pour certains de leurs congénères tropicaux. D’ailleurs, ces composés chimiques secondaires des feuilles sont responsables de la découverte d’une multitude de molécules utilisées en pharmacologie et en alimentation. Peut-être que certains noms vous diront quelque chose : morphine, cocaïne, caféine, nicotine, huiles essentielles... Difficile de croire que votre réconfortant café du matin provient d’une molécule dont le rôle en nature est d’être toxique et létale pour les parasites et les champignons des feuilles!



Votre forêt : notre expertise

Un aménagement de **qualité** pour une
meilleure productivité



**Aménagement
forestier coopératif
de Wolfe
Ham-Nord**
Tél. : 819 344-2232
www.afcw.ca



**Groupement forestier
du Haut-Yamaska
Cowansville**
Tél. : 450 263-7120
www.gfhy.ca



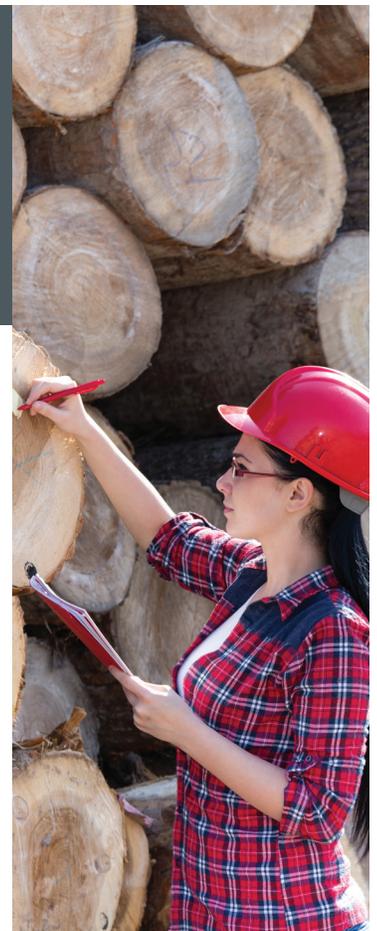
**Groupement
forestier coopératif
St-François
Windsor**
Tél. : 819 845-3266
www.gfsf.ca



**Aménagement
forestier coopératif
des Appalaches
La Patrie**
Tél. : 819 888-2790
www.afca.coop



**Aménagement
forestier et agricole
des Sommets inc.
Coaticook**
Tél. : 819 849-7048
www.afasommets.qc.ca



Jusqu'ici c'est assez simple, nous restons dans la dichotomie « espèces caducifoliées versus sempervirentes », mais les choses se compliquent.

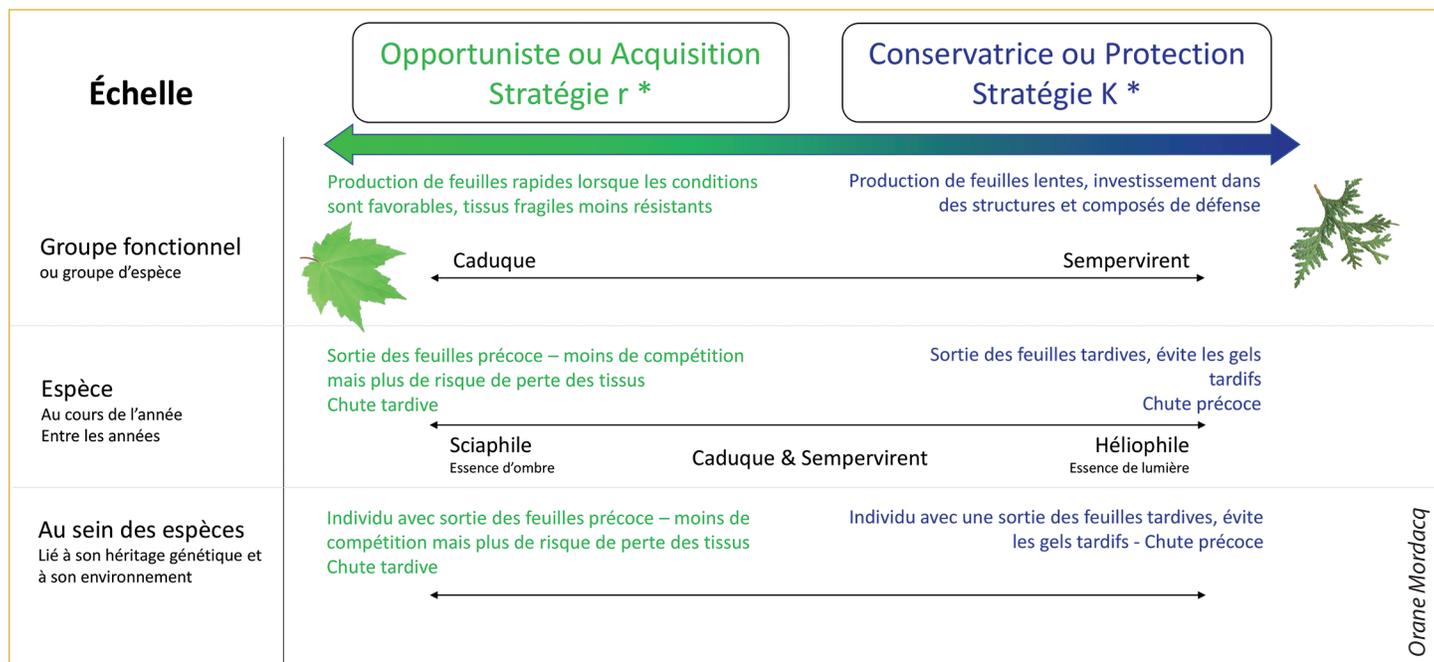
En effet, les espèces caducifoliées ne perdent pas toutes leurs feuilles au même moment à l'automne. Selon une étude nord-américaine portant sur 18 espèces, ces délais peuvent varier de quelques jours jusqu'à 3,5 semaines. De plus, au sein d'une espèce, les individus d'un même site peuvent perdre leur feuillage à des moments différents (± 2 à 7 jours dans le cadre de cette étude). Finalement, chez un seul individu, il peut y avoir des différences dans la coloration (moment d'apparition et teinte) et dans la chute des feuilles selon la position des branches dans l'arbre (voir encadré 2).

Autrement dit, le gradient de stratégies associé à la gestion du risque ne s'applique pas qu'entre les espèces sempervirentes et les espèces caducifoliées. Il affecte les arbres à l'automne à plusieurs échelles, ce qui est illustré à la figure 1.

À l'échelle des groupes d'espèces, ces stratégies peuvent subdiviser les espèces en deux types : celles qui perdent annuellement leurs feuilles et les autres. Dans un même groupe, certaines espèces perdent leurs feuilles plus tôt. Chez les espèces caducifoliées, c'est le cas des frênes, des érables et des bouleaux, alors que le hêtre à grandes feuilles les perd plus tard dans la saison. Garder ses feuilles plus longtemps que son voisin permet de profiter d'une période où la compétition pour la lumière est réduite et d'allonger sa saison de croissance, mais c'est associé à un plus grand risque de perte dû à un gel hâtif. Chez les espèces sempervirentes, la différence provient principalement de la durée de vie de leurs feuilles. Certains individus les conservent peu d'années et d'autres beaucoup plus longtemps. Par exemple, les aiguilles du pin Bristlecone, connu pour être l'un des organismes vivants les plus longévifs, peuvent avoir une durée de vie de plus de 15 ans.

Au sein des espèces, chaque individu est unique et il est légèrement différent de ses congénères. C'est ce qu'on appelle la variabilité intraspécifique.

Figure 1 : Illustration des stratégies de gestion du risque associées aux feuilles



2 L'INDÉPENDANCE DES BRANCHES

Avez-vous déjà remarqué que chez les érables à l'automne, certaines branches d'un côté de l'arbre changent de couleur alors que d'autres de l'autre côté sont encore bien vertes? Des études chez l'érable à sucre ont montré que cette espèce est relativement « sectorisée ». Autrement dit, les échanges transversaux (de gauche à droite) dans l'arbre ne se font pas très bien, donc il n'est pas rare que différents secteurs de l'arbre répondent différemment. Chez le chêne rouge, où cette caractéristique est encore plus développée, il est possible d'observer une variation du contenu en minéraux des feuilles sur un même individu allant jusqu'à 30%, et une variation de couleurs automnales du même ordre. À l'opposé, les bouleaux sont des espèces dites « intégrées » dans lesquelles les échanges d'eau et de nutriments s'effectuent bien dans toutes les directions à l'intérieur de l'arbre. Ils sont donc plus propices à afficher leur coloration automnale uniformément de gauche à droite. De plus, si on regarde de haut en bas, les feuilles exposées à plus de lumière, généralement dans le haut de la cime, changent de couleur avant celles qui croissent dans l'ombre, souvent au bas ou à l'intérieur de la cime. Ce phénomène s'explique par une concentration plus élevée de chloroplastes dans les feuilles d'ombre, qui mettent plus de temps à se dégrader et à révéler la couleur automnale, ainsi que par une vitesse de dégradation plus élevée en présence de lumière de forte intensité.



Érable argenté à l'automne: remarquez la coloration inégale d'un côté à l'autre de l'arbre

À l'automne, chaque arbre perd ses feuilles plus ou moins tôt dans la saison. Cela dépend notamment de son héritage génétique, de son microhabitat, des contraintes qu'il subit (par exemple une attaque d'insecte), puis il y a aussi un effet stochastique, c'est-à-dire de la variation aléatoire qu'on ne parvient pas à expliquer.

Pour chaque individu, il y a des variations entre les années, mais aussi au sein de chaque année avec des feuilles qui tombent et changent de couleur à des temps différents sur un même arbre (voir encadré 2). Donc, la question n'est plus « perdre ou ne pas perdre ses feuilles », mais bien « quand perdre ses feuilles »! Elle se pose à l'échelle de plusieurs années pour les espèces sempervirentes ou à l'échelle d'une même saison pour les espèces caducifoliées, et même entre les différentes branches d'un arbre.

ET LA RECHERCHE?

Finalment, on peut se demander pourquoi, lorsqu'on se renseigne sur les feuilles à l'automne, on dirait qu'on en sait peu (même si on en sait déjà beaucoup!). Ce qui rend l'étude de l'automne compliquée, c'est que deux types de phénomènes s'y mélangent. La sénescence naturelle, qui provient de la stratégie de protection des arbres, et la mortalité liée à d'autres événements se déroulant au cours de la même période (été, automne). Par exemple, une sécheresse ou un manque de nutriment à la fin de l'été peut entraîner un jaunissement des feuilles et pourtant il ne s'agit pas de la sénescence liée à l'automne. Les signaux sont donc brouillés, car les phénomènes sont différents, mais le résultat et la période sont similaires.

Mais la recherche pour mieux comprendre l'automne se poursuit, comme sur la photo suivante où nous réalisons le suivi des arbres à l'automne à l'aide d'un drone dans une forêt expérimentale.



Gauthier Lapa

Pilotage d'un drone au-dessus de la forêt expérimentale de IDENT par votre co-auteur Orane Mordacq. Pour ce projet de l'Université de Québec à Montréal réalisé dans le laboratoire d'Alain Paquette, on suit les changements des couleurs des arbres dans le temps grâce à un drone et une caméra spécialisée.

LE RISQUE DU CHANGEMENT

Les arbres et la sénescence de leurs feuilles sont impactés par les changements climatiques. Certaines espèces ne parviennent pas à atteindre la dormance nécessaire à leur cycle biologique lors des hivers doux et cela a de graves impacts pour la production de leurs feuilles au printemps suivant. Les printemps précoces et doux peuvent entraîner une sortie trop précoce des feuilles avec des risques de pertes et de mortalité. Les variations plus importantes

de température dans tous les écosystèmes perturbent les systèmes biologiques, notamment les systèmes hormonaux liés à des facteurs environnementaux. Le suivi du cycle des feuilles des arbres est donc un point de vue privilégié pour comprendre l'impact des changements climatiques sur les plantes.

3 À QUOI ÇA SERT, CHANGER DE COULEUR?

Perdre ses feuilles, c'est un processus complexe. Il faut d'abord faire du recyclage, soit rapatrier un maximum de composés qui sont limitants dans l'environnement (azote, phosphore, potassium, magnésium et soufre) des feuilles vers les organes de réserve de l'arbre. En même temps, de nombreux autres processus chimiques ont lieu. Parmi eux, la dégradation des pigments verts de chlorophylle révèle la présence des caroténoïdes, des composés qui sont présents dans la feuille durant l'été, mais dont la couleur jaune orangé se dévoile seulement à ce moment-là. La couleur rouge, quant à elle, provient d'un pigment nommé anthocyanes que certaines espèces (mais pas toutes!) produisent au courant de l'automne. De nombreuses hypothèses permettent d'expliquer l'avantage écologique de maintenir et de produire ces composés responsables de la coloration automnale. L'hypothèse la plus acceptée serait qu'ils protègent les feuilles contre la lumière. En effet, alors que l'arbre dégrade les composantes de ses feuilles, celles-ci deviennent vulnérables aux excès de radiation. La présence de ces pigments permettrait de protéger la feuille pendant le processus essentiel de rapatriement des nutriments. Il existe aussi d'autres hypothèses qui sont plus ou moins validées par la littérature scientifique. Entre autres, les pigments de couleur pourraient avoir une fonction pour les animaux proches de ces arbres : un signal de maturité pour les frugivores pour favoriser la dispersion des graines, une coévolution avec certains insectes qui pondent leurs œufs durant cette saison ou encore un signal honnête de présence de défense. Par exemple, une étude de 2008 a montré que les feuilles rouges attirent moins les pucerons que les feuilles vertes et que les feuilles jaunes sont les plus attirantes. Le rouge pourrait donc servir à masquer le jaune trop attrayant pendant la sénescence, en attendant que les composés soient tous réabsorbés.



4 UNE CHUTE QUI LAISSE DES CICATRICES

L'arbre provoque la chute de ses feuilles en modifiant les concentrations de deux hormones; l'éthylène et l'auxine. Le déséquilibre entre ces hormones provoque l'abscission foliaire : une partie des cellules se détériorent à la base du pétiole de la feuille, tandis que l'autre partie cicatrise et crée une zone imperméable nommée cicatrice foliaire. Comme la forme et la taille des cicatrices foliaires dépendent de l'espèce, apprendre à les reconnaître facilite l'identification des arbres en hiver. Voici quelques exemples notables de cicatrices foliaires d'espèces retrouvées au Québec.



Pierre Bédard

À gauche, la cicatrice foliaire du noyer cendré qui fait penser à une tête de mouton! Puis à droite, la cicatrice foliaire du Robinier faux-acacia, qui ressemble à une tête de diable.