



ECOLE DOCTORALE SCIENCES DE LA VIE ET DE LA SANTE

Dossier de demande N°285

## **d'Habilitation à Diriger des Recherches**

En Ecophysiologie végétale

Présenté le 9 mars 2010

par

**Philippe THALER**

Sur le thème

Dynamique des ressources carbonées  
de l'arbre à l'écosystème.  
Ecophysiologie de l'hévéa (*Hevea brasiliensis*)

Devant la commission d'examen :

MM.

H. CRESTIN, Rapporteur

D. EPRON, Rapporteur

J.L. JULIEN, Rapporteur

A. LACOINTE, Examineur

M. DINGKHUN, Examineur

M. BERNOUX, Examineur

**Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique  
pour le Développement (CIRAD)  
Unité Propre de Recherche 'Fonctionnement et pilotage des  
écosystèmes de plantations' (UPR 80)**





## **SOMMAIRE**

<b>Curriculum Vitae</b> .....	<b>4</b>
Diplômes et titres universitaires .....	4
Carrière.....	4
<i>Titres, travaux et liste des publications</i> .....	<b>6</b>
<b>Activités de recherche</b> .....	<b>6</b>
Thèse de Doctorat.....	6
Activités d'encadrement.....	6
Thèses de Doctorat d'Université. En tant que membre du comité de suivi de thèse .....	6
Master -DEA .....	7
Mémoires d'Ingénieur .....	7
Autres travaux encadrés .....	7
Participations à des contrats de recherche.....	7
Programmes Européens.....	7
Programmes de Coopération Internationale :.....	8
Programmes Nationaux :.....	8
Actions thématique programmée CIRAD (ATP).....	8
Publications .....	9
Revue à facteur d'impact.....	9
Chapitres d'ouvrage .....	11
Communications à séminaires, colloques .....	11
Rapports d'activité.....	13
<b>Activités d'enseignement</b> .....	<b>14</b>
<b>Activités administratives, responsabilités collectives et actions de coopération</b> .....	<b>14</b>
<b>Présentation synthétique des travaux de recherche et des activités de co-encadrement.</b> .....	<b>17</b>
<b>1 - Introduction. Une recherche écophysiological pour améliorer la productivité de l'hévéa</b> .....	<b>17</b>
<b>2 - Etude du système racinaire</b> .....	<b>17</b>
2.1 - Développement racinaire en relation avec le développement aérien.....	18
Périodicité de la croissance racinaire .....	19
Périodicité de la ramification racinaire .....	19
Périodicité du développement racinaire .....	19
Limitation de la disponibilité en photo-assimilats par ombrage. ....	19
2.2 - Manipulation de puits, suppression ou blocage de racines [A9].....	20
Conclusion sur les compétitions et corrélations dans le développement du système racinaire .....	20
2.3 - Modélisation [A8].....	20
Principes généraux .....	21
Détermination de la croissance potentielle des différentes racines [A10] .....	21
Aptitudes, limites et perspectives .....	24
<b>3 - Intégrer le métabolisme laticifère au fonctionnement de l'arbre entier</b> .....	<b>26</b>
3.1 - Le métabolisme laticifère à l'échelle du tronc .....	27
3.2 - Variations diurne et saisonnière de la croissance du tronc .....	29
3.3 - La respiration du tronc .....	30
3.4 - Dynamique des réserves du bois et de l'écorce .....	31
3.5 - Conclusion sur les effets de la saignée sur le fonctionnement du tronc .....	34
<b>4 - Adaptation aux zones marginales et aux changements climatiques</b> .....	<b>34</b>

4.1 - Paramétrage du modèle biochimique de photosynthèse de Farquhar et du modèle de conductance stomatique de Jarvis pour des feuilles d'hévéa .....	35
4.2 - Conductance hydraulique et sensibilité à l'embolie [A5, A6] .....	35
4.3 - Modélisation de l'acquisition de carbone sous stress hydrique .....	37
4.4 - Acclimatation aux températures limitantes [A2] .....	37
4.5 - Variations de l'assimilation, des capacités photosynthétiques et de la conductance stomatique avec l'âge des feuilles et leur position dans la canopée [A0]. .....	38
<b>5 - De la plante à l'écosystème : flux de CO<sub>2</sub> et séquestration de C dans les différents compartiments (plante et sol).....</b>	<b>39</b>
<b>6 - Perspectives .....</b>	<b>40</b>
6.1 - Le carbone dans le sol à l'échelle de l'écosystème.....	42
6.2 - Bouclage des bilans de carbone, décalage entre NEE et NPP. ....	43
<b>7 - Références.....</b>	<b>47</b>

## CURRICULUM VITAE

### **Etat civil**

Nom : THALER  
Prénom : Philippe  
Date et lieu de naissance : 8 octobre 1963 à Montpellier  
Nationalité : Française  
Situation familiale : Marié, 2 enfants.

Domicile : 3 Grand Rue, 34160 Saint Drézéry  
☎ : 04 67 86 40 65

Adresse professionnelle Cirad, UPR Ecosystèmes de plantations  
TA B-80/D, Campus de Baillarguet  
34398 Montpellier Cedex 5  
☎ : 04 67 59 38 66  
☏ : 04 67 59 37 33  
E-Mail : [thaler@cirad.fr](mailto:thaler@cirad.fr)

### **Diplômes et titres universitaires**

**1987** : Diplôme d'Ingénieur Agronome, ENSA Toulouse  
**1987** : D.E.A Production Végétale, Université Paris-Sud Orsay et INA-PG.  
**1996** : Doctorat, Université Montpellier II, Ecole doctorale : Biologie des Systèmes Intégrés, Agronomie et Environnement. (Félicitations écrites).  
**2001** : Professeur adjoint (Adjunct Professor), Kasetsart University, Bangkok, Thaïlande.

### **Carrière**

**1988-1989**. CTFT, aujourd'hui CIRAD-Forêt, Volontaire du Service National en poste sur le Projet de plantations pilotes irriguées de Ngaoulé (Podor, Région du Fleuve, Sénégal)  
- Responsable des expérimentations (plantations d'eucalyptus, d'acacias et cultures associées)  
- Caractérisation pédo-climatique du site  
- Chargé de l'évaluation technico-économique du projet

**1990-1993**. CIRAD, IRCA, devenu Programme Hévéa, Agronome en poste au Centre d'Appui Technique à l'Hévéaculture (CATH, Gabon) :  
- Responsable du Programme Phytotechnie-Hévéa.  
- Expérimentation en milieu réel sur les systèmes de plantation, les techniques culturales, la fertilisation.  
- Supervision de la cellule d'acclimatation de microboutures  
- Recherches sur le système racinaire en milieu réel.

**1993-1996**. CIRAD, Programme Hévéa. Chercheur affecté à l'INRA Avignon - Unité de Recherche en Ecophysiologie et Horticulture.  
- Recherches sur les relations entre développement racinaire et développement aérien de l'hévéa, dans le cadre d'un doctorat.

**1997-2000.** CIRAD, Programme Hévéa. Agronome en poste à Hévégo (Côte d'Ivoire). Coordinateur scientifique de la station de recherche-développement du Gô.

- Gestion de l'expérimentation agronomique mise en place (109 essais en sélection, phytotechnie, exploitation-physiologie, phytopathologie, technologie).
- Formation et assistance aux cadres nationaux (3 cadres scientifiques) pour l'analyse et l'interprétation des données.
- Valorisation des résultats en relation avec l'Institut De Recherche de la zone Forestière (IDEFOR).

**2000-2001.** CIRAD, Programme Hévéa. Chercheur au centre Cirad de Montpellier.

- Elaboration d'un projet de modélisation du fonctionnement de l'hévéa avec l'équipe Ecotrop du Cirad, en collaboration avec l'Unité Piaf de l'INRA Clermont-Ferrand.

**2001-2005.** CIRAD, Programme Hévéa. Chercheur au centre DORAS (Development Oriented Research in Agricultural Systems), Kasetsart University, Bangkok Thaïlande. Projet DORAS-Rubber.

- Recherches sur l'écophysiologie de l'hévéa,
- Encadrement de doctorants sur le fonctionnement hydrique et carboné en relation avec l'exploitation, en tant que Professeur adjoint (Adjunct Professor) de Kasetsart University.

**2005-2008.** CIRAD, Unité propre de recherche Fonctionnement et pilotage des écosystèmes de plantation (UPR 80). Coordinateur du projet DORAS-Rubber, DORAS Center, Kasetsart University, Bangkok Thaïlande.

- Mise en place du programme Rubber Flux. Mesure du bilan de carbone, d'eau et d'énergie des plantations d'hévéa.
- Poursuite des activités d'encadrement de doctorants.

**2008-.** CIRAD, Unité propre de recherche Fonctionnement et pilotage des écosystèmes. Chercheur au centre Cirad de Montpellier.

- Poursuite des activités de recherche et d'encadrement de doctorants du programme Rubber Flux.
- Capitalisation des résultats sous forme d'article et préparation du dossier d'HDR.
- Participation aux projets Acaciagum (Innovative management of Acacia senegal trees to improve resource productivity and gum-arabic production in sub-Saharan Africa) et Funcitree (Functional Diversity: An ecological framework for sustainable and adaptable agro-forestry systems in landscapes of semi-arid and arid ecoregions).

## Titres, travaux et liste des publications

### - Activités de recherche

#### **Thèse de Doctorat**

THALER P. 1996. Relations entre développement racinaire et développement aérien. Modélisation de l'influence de la disponibilité en assimilats carbonés sur l'architecture racinaire d'*Hevea brasiliensis*. Montpellier (FRA) : Université de Montpellier 2, 142 p. + annexes. Thèse (Dr Biologie des Organismes et des Populations).

#### **Activités d'encadrement**

##### **Thèses de Doctorat d'Université.** En tant que membre du comité de suivi de thèse

- SILPI Unakorn, 2004. Carbon partitioning in *Hevea brasiliensis* Muell. Arg.: Dynamics among functional sinks (latex regeneration, respiration, growth and reserves) at trunk scale. Kasetsart University, Bangkok, Thaïlande, 100 pages + biblio + annexes. *En co-encadrement avec T. Améglio (INRA), A. Lacoïnte (INRA) et E. Gohet (CIRAD)*, sous la direction du Pr. S. Thanisawanagkura. *Publications communes [A3, A4, B4, D18, D22, D23]*
- SANGSING Krissada, 2004. Carbon acquisition and plant water status in response to water stress of rubber (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.). Kasetsart University, Bangkok, Thaïlande, 109 pages + biblio. *En co-encadrement avec H. Sinoquet (INRA), H. Cochard (INRA) et E. Gohet (CIRAD)*, sous la direction du Pr. P. Kasemsap. *Publications communes [A5, A6, B5, B6, D19, D22]*
- CHANTUMA Pisamai, 2007. Dynamics of carbohydrate reserves as related to tapping in rubber tree. Kasetsart University, Bangkok, Thaïlande, 85 pages + biblio + annexes. *En co-encadrement avec E. Gohet (CIRAD)*, sous la direction du Pr. S. Thanisawanagkura. *Publications communes [A1, A3, B1, B3, B4, D3, D5, D12, D15, D18, D21, D22, D23]*
- KOSITSUP Boonthida, 2008. Seasonal changes and acclimation of photosynthesis in rubber (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg.). Kasetsart University, Bangkok, Thaïlande, xx pages + biblio + annexes. *En co-encadrement avec T. Améglio (INRA)*, sous la direction du Pr. P. Poonpipope. *Publications communes [A0, A2, D2, D4, D6, D9]*
- CHAIRUNGSEE Naruenat, Kasetsart University, Bangkok, Thaïlande : «*Above and belowground biomass and net primary productivity of a Rubber plantation*» (soutenance prévue en 2010). *Publications communes [D2, D3, D9]*
- KUNJET Sumit, Kasetsart University, Bangkok, Thaïlande : «*Statut hydrique et utilisation de l'eau par des hévéas en plantation*» (soutenance prévue en 2010). *Publications communes [D2, D7, D9]*

## Master -DEA

- PETIT RENAUD David, 1991. Contribution à l'étude du pourridié de l'hévéa (*Hevea brasiliensis*) causé par *Armillaria heimii* au Gabon. Mémoire de DEA en Sciences et Techniques des Productions Végétales, ENSAT Toulouse, - 45 p. *En co-encadrement avec J. Guyot (CIRAD)*.
- BERNARD VERDIER Maud, 2006. Écophysiologie d'une plantation d'hévéas en Thaïlande -Méthodologie des mesures de flux de sève brute selon la méthode de Granier. Master 1 Sciences du Végétal. Université d'Orsay-Paris XI, 18 p + annexes. *En co-encadrement avec O. Roupsard (CIRAD). Publications communes [D12]*
- SIRIPORNPAKDEEKUL Pongpan, 2009. Bark respiration in rubber tree, M.S. in Agriculture, Kasetsart University, Bangkok, Thaïlande, xx p. *Publications communes [en préparation]*

## Mémoires d'Ingénieur

- MANGUILA BOUSSAMBA Patricia, 1992. Etudes des pratiques culturelles traditionnelles et de leurs systèmes de production autour du périmètre hévéicole de Mitzic (Région de l'Okano). Mémoire d'ingénieur en Agronomie Tropicale. Agronomie et Développement, CNEARC-ESAT, Montpellier, 150 p.
- COULIBALY Samiga, 1998. Exploitation de l'hévéa. Organisation de la collecte de la production à Hévégo. Mémoire d'Ingénieur des Techniques Agricoles, ESA, Abidjan, Côte d'Ivoire.
- DOSSO Issoufou, 1998. Production du matériel végétal en hévéaculture. Gestion d'une pépinière et d'un jardin à bois de greffe. Mémoire d'Ingénieur des Techniques Agricoles, ESA, Abidjan, Côte d'Ivoire.

## Autres travaux encadrés

- ALOH Abito, 1997. Exploitation de l'hévéa. Contrôle de la production à Hévégo. Brevet d'Assistant de Production Végétale et Animale. ERA Bingerville, Côte d'Ivoire.
- BONNEFOND Bénédicte, 2007. Setting-up eddy-covariance measurement of CO<sub>2</sub> and water fluxes in a rubber tree plantation in Thailand, IUT Mesures Physiques 2<sup>ème</sup> année, Université de Bordeaux 1. 35 p + annexes.

## Participations à des contrats de recherche

### Programmes Européens

- Acaciagum. Innovative management of *Acacia senegal* trees to improve resource productivity and gum-arabic production in sub-Saharan Africa. INCO-DEV, STREP 032233. 2007-2011.

- Funtitree. Functional Diversity: An ecological framework for sustainable and adaptable agro-forestry systems in landscapes of semi-arid and arid ecoregions. FP7 Collaborative Projects, STREP 227265, 2008-2012.

### **Programmes de Coopération Internationale :**

- Ministère de la Protection de la Nature, Sénégal / Fonds d'Aide et de Coopération (FAC). Recherche d'accompagnement au « Projet pilote de plantations ligneuses irriguées de Ngaoulé », 1988-1989.
- Ministère de l'Agriculture, Gabon / Société Hévégab / CIRAD. Convention de gestion du Centre d'Appui Technique à l'Hévéaculture (CATH), 1990-1993.
- HEVEGO/CIRAD/IDEFOR (Côte d'Ivoire) Protocole d'accord pour la mise à disposition de la société hévéicole du Go d'un expert en Recherche-Développement, 1996-2000.
- Thailand Cooperation Agency (TICA). "DORAS Project: Towards the improvement of the rubber tree productivity", period 1 (2000-2004)
- Thailand Cooperation Agency (TICA). "DORAS Project: Towards the improvement of the rubber tree productivity", period 2 (2004-2010). Coordinateur français.
- Franco-Thai Cooperation Program in Higher Education and Research. COHERAA « HEVECOPHYSIO : Fonctionnement hydrique et carboné de l'hévéa », 2000-2004.
- Franco-Thai Cooperation Program in Higher Education and Research. "Improving the rubber tree Productivity", 2005-2008.
- Programme Hubert Curien PHC Thaïlande 'Soil and carbon balance of rubber plantations', 2009-2011. Coordinateur français.
- Programme Hubert Curien PHC Thaïlande 'Rubber tree water relations', 2009-2011.

### **Programmes Nationaux :**

- Fonds commun INRA-CIRAD, projet n°4 « Modélisation du fonctionnement écophysio-logique de l'hévéa en Thaïlande », 2000-2004.
- Convention de recherche sur l'écophysio-logie de la nécrose corticale de l'hévéa. CIRAD / MICHELIN / SIPH / IFC, 2005.
- Maîtrise de l'enracinement de l'hévéa en vue de l'amélioration des rendements et de l'ancrage des arbres dans le sol. IFC/ IRD / CIRAD, 2008-2011.

### **Actions thématique programmée CIRAD (ATP)**

- Les réserves carbonées chez le cocotier, le palmier à huile, l'hévéa et le manguier : origines, dynamiques et conséquences pour la gestion des plantations. ATP CIRAD 11/02 (2002-2004). Responsable scientifique avec I. Mialet (CIRAD).

## **Publications**

### **Revues à facteur d'impact**

- [A0] Kositsup B., Kasemsap P., Thanisawanyangkura S., Chairungsee N., Satakhun D., Teerawatanasuk K., Améglio T. and **Thaler P.**, 2009. Effect of leaf age and position on light-saturated CO<sub>2</sub> assimilation rate, photosynthetic capacity and stomatal conductance in rubber trees. *Photosynthetica*. (accepté).
- [A1]. Chantuma P, Lacoïnte A., Kasemsap P., Thanisawanyangkura S., Gohet E., Clément A., Guilliot A., Améglio T. and **Thaler P.** 2009. Carbohydrate storage in wood and bark of rubber trees submitted to different level of C demand induced by latex tapping. *Tree Physiology* **29**, 1021–1031.
- [A2]. Kositsup B., Montpied P., Kasemsap P., **Thaler P.**, Améglio T. and Dreyer E. 2009. Temperature response of photosynthesis and acclimation to growth temperature in rubber tree (*Hevea brasiliensis* Muell.Arg.). *Trees, Structure and Function* **23**, 357-365.
- [A3]. Silpi U., Lacoïnte A., Kasemsap P., Thanisawanyangkura S., Chantuma P., Gohet E., Musigamart N., Clément A., Améglio T. and **Thaler P.** 2007. Carbohydrate reserves as a competing sink: evidence from tapping rubber trees. *Tree Physiology* **27**, 881-889.
- [A4]. Silpi U., **Thaler P.**, Kasemsap P. Lacoïnte A., Chantuma A., Adam B., Gohet E., Thanisawanyangkura S., and Améglio T. 2006. Effect of tapping activity on the dynamics of radial growth of *Hevea brasiliensis* trees. *Tree Physiology* **26**, 1579-1587.
- [A5]. Sangsing K., Cochard H., Kasemsap P., Thanisawanyangkura S., Sangkhasila K., Gohet E., and **Thaler P.** 2004. Is growth performance in rubber (*Hevea brasiliensis*) clones related to xylem hydraulic efficiency? *Canadian Journal of Botany* **82**, 886-891.
- [A6]. Sangsing K., Kasemsap P., Thanisawanyangkura S., Sangkhasila K., Gohet E., **Thaler P.** and Cochard H. 2004. Xylem embolism and stomatal regulation in two rubber clones (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.). *Trees, Structure and Function* **18**, 109-114.
- [A7]. **Thaler P.** et Pagès L. 1999. Why are laterals less affected than main axes by homogeneous unfavourable physical conditions? A model-based hypothesis. *Plant and Soil* **217**,151-157.
- [A8]. **Thaler P** and Pagès L 1998. Modelling the influence of assimilate availability on root growth and architecture. *Plant and Soil* **201**, 307-320.
- [A9]. **Thaler P.** and Pagès L. 1997. Competition within the root system of rubber seedlings (*Hevea brasiliensis*) studied by root pruning and blockage. *Journal of experimental Botany* **48**, 1451-1459.
- [A10]. **Thaler P.** and Pagès L. 1996. Root apical diameter and root elongation rate of rubber seedlings (*Hevea brasiliensis*) show parallel responses to photoassimilate availability. *Physiologia Plantarum* **96**, 365-371.
- [A11]. **Thaler P.** and Pagès L. 1996. Periodicity in the development of the root system of young rubber trees (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg.). Relationship with shoot development. *Plant, Cell and Environment* **19**, 56-64.

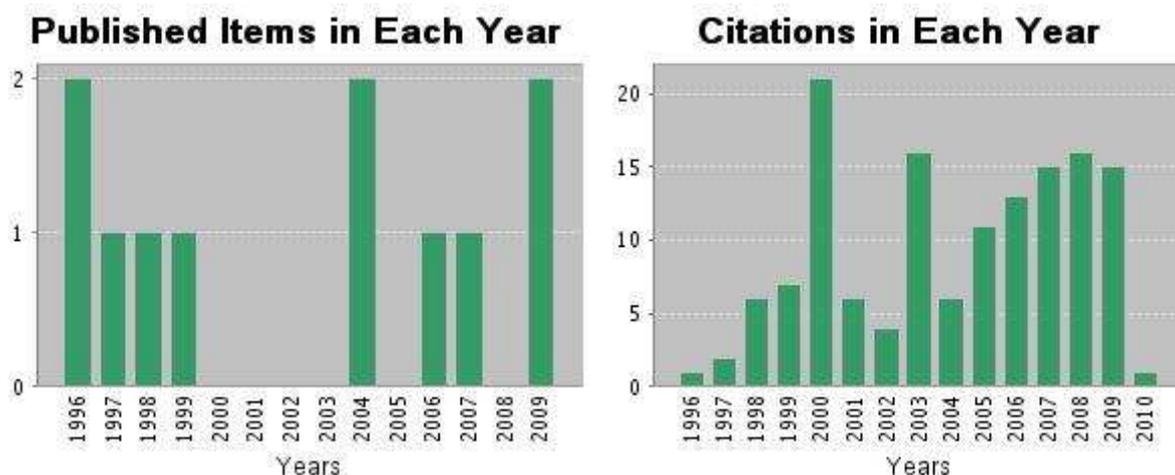
### Web of Science Citation Report

Timespan=All Years. Databases=SCI-EXPANDED, SSCI, A&HCI, CPCI-S, CPCI-SSH, IC.  
This report reflects citations to source items indexed within Web of Science. Perform a Cited Reference Search to include citations to items not indexed within Web of Science.

Results found: 11. Sum of the Times Cited: 140

Average Citations per Item: 12.73

h-index: 6



### Revues à comité de lecture sans facteur d'impact

[B1]. Chantuma, P., Thanisawanyangkura, S., Kasemsap, P., **Thaler, P.**, Gohet, E. **2007** Increase in carbohydrate status in the wood and bark tissues of *Hevea brasiliensis* by double-cut alternative tapping system. *Kasetsart Journal, Natural Sciences* ,**41** : 442-450

[B2]. **Thaler P.** and Kasemsap P. **2007**. Site Presentation: Rubber Flux, CO<sub>2</sub>, Water and Energy Budget of Rubber Plantations in Thailand. *AsiaFlux Newsletter*, **22**, 20-25.

[B3]. Chantuma P., Thanisawanyangkura S., Kasemsap P., Gohet E. and **Thaler P.** **2006**. Distribution patterns of latex sucrose content and concurrent metabolic activity at the trunk level with different tapping systems and in latex production bark of *Hevea brasiliensis*. *Kasetsart Journal, Natural Sciences* **40** (3), 634-642.

[B4]. Silpi U., Chantuma P., Kasemsap P., **Thaler P.** Thanisawanyangkura S., Lacoite A., Améglio T. and Gohet E. **2006**. Sucrose and Metabolism Distribution Patterns in the Latices of Three *Hevea brasiliensis* Clones: Effects of Tapping and Stimulation on the Tree Trunk. *Journal of Rubber Research* **9** (2) 115-131.

[B5]. Sangsing K., Kasemsap P., Thanisawanyangkura S., Gohet E., and **Thaler, P.** **2004**. Respiration rate and a two-component model of growth and maintenance respiration in leaves of rubber (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.). *Kasetsart Journal, Natural Sciences* **38**, 320-330.

[B6]. Sangsing K., Le Roux X., Kasemsap P., Thanisawanyangkura S., Sangkhasila K., Gohet E., and **Thaler, P.** **2004**. Photosynthetic capacity and effect of drought on leaf gas exchange in two rubber (*Hevea brasiliensis*) clones. *Kasetsart Journal, Natural Sciences* **38**, 111-122.

[B7]. Pagès L., Le Roux Y. et **Thaler P.** 1995. Modélisation de l'architecture racinaire. *Plantations, Recherche, Développement*, 2 (1) :19-34.

### Chapitres d'ouvrage

[C1]. Vaysse L., Bonfils F., **Thaler P.** and Sainte-Beuve J. 2009. Natural Rubber. In Rainer Höfer *Sustainable Solutions for Modern Economies*. London, UK : RSC ed., 300 p. ISBN 9781847559050.

### Communications à séminaires, colloques

[D1]. Rounsard O., Nouvellon Y., Laclau J-P., Epron D., Harmand J-M., Vaast P., Hergoualc'h K., Jourdan C., Saint-André L., **Thaler P.**, Lamade E., Gay F., Hamel O. and Bouillet J-P. 2008. Large variability in the partitioning of net primary productivity (NPP) between growth and litter production in major tropical plantations: consequences for ecosystem carbon pools, respiration partitioning and stakes for carbon sequestration methodologies -A review-. International Conference on Processes Controlling Productivity in Tropical Plantations. November 10-14, 2008. Porto Seguro, Bahia, Brazil.

[D2]. **Thaler P.**, Siripornpakdeekul P., Kasemsap P., Kunjet S., Chairungsee N., Kositsup B., Rounsard O., Gay F., Chantuma A., Thanisawanyangkura S., Sangkhasila K., Sathornkich J., Bonnefond J.M. 2008. Rubberflux. Progress in CO<sub>2</sub> and water budget evaluation of rubber plantations in Thailand. AsiaFlux Workshop 2008, 17-19 November 2008, Seoul, Rep of Korea.

[D3]. Chairungsee N., **Thaler P.**, Jourdan C., Chantuma A., Chantuma P., Gay F., Thanisawanyangkura S., Sangkhasila K., Kasemsap P. 2008. Above-and belowground biomass and net primary productivity of rubber plantation (*Hevea brasiliensis* Muell.Arg.). International Rubber Research and Development Board Conference 2008, October 13-15, 2008. Kuala Lumpur, Malaisie

[D4]. Kositsup B., Montpied P., Kasemsap P., **Thaler P.**, Ameglio T. and Dreyer E. 2008. Temperature acclimation of photosynthesis in rubber tree (*Hevea brasiliensis*). International Rubber Research and Development Board Conference 2008, October 13-15, 2008. Kuala Lumpur, Malaisie

[D5]. Chantuma P., **Thaler P.**, Clément-Demange A., Gohet E., Chantuma A. and Vichichonchai T. 2007. Non-structural carbohydrate variability in hevea clones. IRRDB International Natural Rubber Conference 2007. 12-13 November 2007, Siam Reap, Cambodia. 193-209 (pre-prints).

[D6]. Kositsup B., Kasemsap P., **Thaler P.** and Ameglio T., 2007. Effect of temperature constraints on photosynthesis of rubber (*Hevea brasiliensis*). IRRDB International Natural Rubber Conference 2007. 12-13 November 2007, Siam Reap, Cambodia. 161-166 (pre-prints).

[D7]. Kunjet S., **Thaler P.**, Rounsard O., Chantuma A., Siripornpakdeekul P., Kasemsap P., Sangkhasila K. 2007. Sap flow and water status in adult rubber trees. IRRDB International Natural Rubber Conference 2007, 12-13 November 2007, Siam Reap, Cambodia. 152-160 (pre-prints).

[D8]. **Thaler P.**, Siripornpakdeekul P., Kasemsap P., Rounsard O., Chantuma A., Thanisawanyangkura S., Sangkhasila K., Bonnefond J.M. 2007. Rubber flux. CO<sub>2</sub>, water and

energy budget of rubber plantations in Thailand. IRRDB International Natural Rubber Conference 2007, 12-13 November 2007, Siam Reap, Cambodia. 152-160 (pre-prints).

[D9]. **Thaler P.**, Siripornpakdeekul P., Kasemsap P., Kunjet S., Chairungsee N., Kositsup B., Rouspard O., Chantuma A., Bonnefond J.M. **2007**. CO<sub>2</sub> and water fluxes over a rubber tree ecosystem. AsiaFlux Workshop 2007, 19-22 October 2007, Taoyuan, Taiwan.

[D10]. Chantuma P., Gohet E., Kasemsap P. and **Thaler P.** **2007**. “Double Cut Alternative” Tapping System (DCA): Towards Improvement of Yield and Labour Productivity of Thailand Rubber Smallholdings. Results after 7 years of tapping and physiological basis of enhanced latex yield. . Rubber Conference 2007. « Towards the Improvement of the Rubber Tree Productivity ».Mid-Term Review Seminar, Bangkok, Thailand 26th-27th June 2007.

[D11]. **Thaler P.**, Verdier M., Rouspard O., Chantuma A., Siripornpakdeekul P., Kasemsap P., Sangkhasila K. **2006**. Partitioning of water flux in rubber plantations. Estimation of tree transpiration by sap flow measurement. International Workshop on Flux Estimation over Diverse Terrestrial Ecosystems in Asia - AsiaFlux Workshop 2006 -, Chiang Mai, Thailand, 29 November – 1 December 2006.

[D12]. Verdier M., Rouspard O., **Thaler P.**, Chantuma A., Siripornpakdeekul P., Kasemsap P., Sangkhasila K. **2006**. Sap flow measurements in an adult rubber tree plantation adjusting Granier’s heat dissipation method to the rubber tree. International Natural Rubber Conference, Ho Chi Minh City, Vietnam, 13-14 November 2006.

[D13]. Chantuma P., **Thaler P.**, Gohet E., Thanisawaniangkura S. and Kasemsap P. **2006**. Carbohydrate distribution at trunk level of *Hevea brasiliensis*. International Natural Rubber Conference, Ho Chi Minh City, Vietnam, 13-14 November 2006.

[D14]. **Thaler P.**, Patharalerpong J., Siripornpakdeekul P., Kasemsap P., Rouspard O., Chantuma A. and Bonnefond J.M. **2006**. Carbon, water and energy balance of rubber ecosystem. International Natural Rubber Conference, Ho Chi Minh City, Vietnam, 13-14 November 2006

[D15]. Mialet-Serra I. and **Thaler P.** **2006**. Carbon storage in coconut, oil palm, rubber and mango: origins, dynamics and consequences for plantation management. Final Meeting of ATP Reserves 11/2002 on Carbon Storage in Coconut, Oil Palm, Rubber and Mango. Montpellier, France. 11 November 2006. CD-ROM, CIRAD (Montpellier, France).

[D16]. Chantuma P., **Thaler P.**, Kasemsap P., Thanisawaniangkura S. and Lacoïnte A. **2006**. Dynamics of carbohydrate reserves in trunk of rubber trees as related to tapping. Thai-French Rubber seminar, Bangkok, Thailand, 1-2 June 2006.

[D17]. **Thaler P.**, Patharalerpong J., Siripornpakdeekul P., Kasemsap P., Rouspard O. and Bonnefond J.M. **2006**. Carbon, water and energy balance of Rubber ecosystems. Thai-French Rubber seminar, Bangkok, Thailand, 1-2 June 2006.

[D18]. Dombia A., Oulaye G., Saint-André L. , Leconte A., **Thaler P.**, Lacote R., Chapuset T., Gohet E., Eschbach J.M. and Clément-Demange A. **2005**. Evolution of biomass production as related to growth, rubber yield, and loss of trees in a density trial of Côte d’Ivoire (*Hevea brasiliensis*). Rubber Wood, Cropping and Research. Regional Workshop. Kasetsart University, Bangkok, Thailand. 25-27 May, 2005.

[D19]. Silpi U., Chantuma P., Kasemsap P, **Thaler P.**, Thanisawanyangkura S., Lacoïnte A., Améglio T and Gohet E. **2004**. Spatial distribution of sucrose and metabolic activity in the laticiferous tissue of three *Hevea brasiliensis* clones. In *Proceedings of IRRDB Conference*

2004 Kunming, China 7-8 September 2004, 305-316. Chen Qiubio, Zhou Jianman and Lin Weifu eds. China Agricultural Press

[D20]. Sangsing K., Kasemsap P., Thanisawanyangkura S., Sangkhasila K., Gohet E., **Thaler P.**, Cochard H, and Sinoquet H. **2004**. Carbon and plant water status in relation to water stress of rubber. In *Proceedings of IRRDB Conference 2004* Kunming, China 7-8 September 2004, 324-330. Chen Qiubio, Zhou Jianman and Lin Weifu eds. China Agricultural Press

[D21]. Clément-Demange A., **Thaler P.**, Gnage M., Doumbia A. and Gohet E. **2003**. Rubberwood production as part of rubber cropping (*Hevea brasiliensis*). How can research contribute to profitability? Rubber Wood, Cropping and Research. Regional Workshop. Kasetsart University, Bangkok, Thailand. 12-14 November 2003.

[D22]. Chantuma A, **Thaler P.**, Chantuma P. and Gohet E. **2003**. Estimation of the biomass of three rubber clones with different architectures. Rubber Wood, Cropping and Research. Regional Workshop. Kasetsart University, Bangkok, Thailand. 12-14 November 2003.

[D23]. **Thaler P.**, Chantuma A, Gohet E., Chantuma P., Silpi U., Sangsing K., Kasemsap P Thanisawanyangkura S. **2003**. Carbon Balance of Rubber Plantations. IRRDB Special Meeting of plant Physiologists on Carbon Sequestration. RRIT Bangkok, Thailand. 14-15 October 2003

[D24]. Gohet E., Chantuma P., Silpi U., Chantuma A., **Thaler P.**, Thanisawanyangkura S. and Kosaisawe J. **2001**. Competition between growth and rubber production of *Hevea brasiliensis*: harvest index and metabolic efficiency of three clones in a non-traditional area (Chachoengsao Province, Thailand). Rubber Seminar. KU-DORAS Center / DOA-RRIT / CIRAD-CP. Kasetsart University, Bangkok, Thailand, 6-7 July 2001.

[D25]. Lamade E., Mialet-Serra I., Rouspard O., **Thaler P.** et Dingkuhn M. **2001**. Modèles de fonctionnement et de prévision du rendement de cultures pérennes tropicales. Premières rencontres d'Ecophysiologie de l'Arbre. Ecole thématique INRA. Autrans 16-19 janvier 2001.

[D26]. **Thaler P.** et Pagès L. **1999**. Modelling the influence of assimilate availability on the development of the whole tree. Particular emphasis on root architecture. IRRDB Meeting in Haikou, Hainan, China 18-22 October 1999.

[D27]. **Thaler P.** et Pagès L. **1998**. Why are laterals less affected than main axes by homogeneous unfavourable physical conditions? A model-based hypothesis. *The supporting Roots. Structure and Function*. Colloque international. Bordeaux 20-24 juillet 1998. Publié dans *The Supporting Roots of Trees and Woody Plants: Form, Function and Physiology*. A. Stokes ed. Developments in Plant and Soil Sciences 87, 209-215. Kluwer Academic Publishers, 2000.

[D28]. **Thaler P.** et Pagès L. **1996**. Assimilats carbonés et architecture racinaire chez l'hévéa. (*Hevea brasiliensis* Müll.-Arg.). Dans *L'Arbre : Biologie et Développement*, Compte-rendu du 3<sup>ème</sup> colloque international. Montpellier 11-16 septembre 1995. (C. Edelin ed.), *Naturalia Monspeliensa* n° h.s.: 18-19.

[D29]. **Thaler P.** et Pagès L. **1995**. Périodicité du développement racinaire de jeunes semis d'hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll.-Arg.) en relation avec le développement aérien. Dans *La racine et le système racinaire*, Compte-rendu du séminaire du Groupe d'Etude de l'Arbre, INRA, Orléans. 6-7 avril 1995, p. 113-119.

## Rapports d'activité

- [E1]. **Thaler P.** 1994. Synthèse des expérimentations conduites pour le programme phytotechnie/hévéa du Centre d'Appui Technique à l'Hévéaculture (Gabon) de 1990 à 1993. 17 p. CIRAD-CP 151/94.
- [E2]. **Thaler P.** Programme Phytotechnie. Dans. *Expérimentations agronomique. Compte rendu annuel 1992.* Centre d'Appui Technique à l'Hévéaculture, Libreville (Gabon).
- [E3]. **Thaler P.** Programme Phytotechnie. Dans. *Expérimentations agronomique. Compte rendu annuel 1991.* Centre d'Appui Technique à l'Hévéaculture, Libreville (Gabon).
- [E4]. **Thaler P.** Programme Phytotechnie. Dans. *Rapport d'activité 1990. Compte rendu annuel de l'expérimentation agronomique.* Centre d'Appui Technique à l'Hévéaculture, Libreville (Gabon).
- [E5]. **Thaler P.** 1989. Projet pilote de plantations ligneuses irriguées de N'Gaoulé (Vallée du fleuve Sénégal). CIRAD-CTFT, Nogent-sur-Marne, 52 p.

## - **Activités d'enseignement**

- **Formation dans le cadre de la convention Hévégo-Cirad, San Pedro, Côte d'Ivoire (1997-2000).**
  - Méthodes expérimentales en agronomie (18 heures/an), public : cadres scientifiques et techniciens.
  - Statistiques et plans d'expérience (12 heures/an), public : cadres scientifiques.
  - Physiologie et exploitation de l'hévéa (8 heures/an), public : cadres scientifiques et techniciens.
  - Gestion du laboratoire de physiologie / Bases du diagnostic latex (8 heures/an), public : cadres scientifiques et techniciens.
  - Organisation de l'exploitation de l'hévéa en expérimentation (12 heures/an), public : cadres scientifiques, techniciens et opérateurs.
  - Formation techniques ou théoriques selon des besoins particuliers (remplacements, nouvelles embauches, nouveaux essais,...).
- **International Degree Programs. M.S., Ph.D. (Tropical Agriculture) Kasetsart University, Bangkok, Thailand. "Special Topics. Flux measurements by eddy-covariance methodology".** 4 heures par an en 2006 et 2007.

## - **Activités administratives, responsabilités collectives et actions de coopération.**

- Responsable du programme Phytotechnie-hévéa du Centre d'appui Technique à l'Hévéaculture (CATH) au Gabon. Mise en place et suivi d'un réseau national d'expérimentations agronomiques.
- Responsable de l'expérimentation agronomique de la station de recherche-développement en hévéaculture du Gô (Hévégo) de 1997 à 2000.
  - Gestion de l'expérimentation agronomique mise en place (109 essais en sélection, phytotechnie, exploitation-physiologie, phytopathologie, technologie).

- Formation et assistance aux cadres nationaux (3 cadres scientifiques) pour l'analyse et l'interprétation des données.
- Analyse et valorisation des résultats en relation avec l'Institut De Recherche de la zone Forestière (IDEFOR).

- Responsable scientifique avec I. Mialet (CIRAD) de l'ATP CIRAD 11/02 (2002-2004). « Les réserves carbonées chez le cocotier, le palmier à huile, l'hévéa et le manguier : origines, dynamiques et conséquences pour la gestion des plantations ».
- Coordinateur du projet DORAS Rubber en Thaïlande pour le Cirad de 2005 à 2008. Mon rôle a consisté à assurer la cohérence scientifique de ce projet de coopération en recherche et formation universitaire qui comprend, en plus du programme d'écophysiologie, 3 volets pris en charge par 3 UR différentes :
  - Agronomie, systèmes d'exploitation (A Leconte, UR 34)
  - Génétique, sélection assistée par marqueurs (A Clément-Demange, UMR DAP)
  - Qualité, post-récolte (L Vaysse, UMR IATE)

Au-delà des responsabilités administratives (gestion comptable...), une activité importante pour le projet était l'organisation et suivi des missions de chercheurs et des stages d'étudiants. Cette mission revêtait un caractère relationnel important, aussi bien avec les partenaires français (Cirad, INRA, IRD, universités, SCAC) que thaïlandais.

- Co-construction du Pôle de Compétence en Partenariat (PCP) « Hevea Research Platform in Partnership », inauguré en mai 2008.  
Afin de mieux mettre en valeur l'envergure de notre programme de recherche-formation et de favoriser la pérennité de notre partenariat, j'ai activement participé, de concert avec J. Sainte-Beuve (Cirad), à sa transformation en **une véritable plateforme** réunissant 4 universités et le ministère de l'agriculture côté Thaïlandais, l'INRA, l'IRD, M Supagro, l'UBP et l'U. Montpellier 2 côté français. J'ai notamment organisé en novembre 2007 l'atelier au cours duquel le programme scientifique a été rédigé.

### *Participation à des jurys*

#### **de thèse :**

- Université Kasetsart, Thaïlande, 2004 (U. Silpi)
- Université Kasetsart, Thaïlande, 2004 (K. Sangsing)
- Co-tutelle Université Kasetsart, Thaïlande / Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand. 2006 (J. Phattaralerphong)
- Université Kasetsart, Thaïlande, 2007 (P. Chantuma)
- Université Kasetsart, Thaïlande, 2008 (B. Kositsup)

#### **autres :**

- Jury de fin d'études d'ingénieur CNEARC-ESAT (Montpellier), 1992.

- Jury de Master ‘Tropical Agriculture’, Kasetsart University (Bangkok, Thaïlande), 2004.
- Jury de Master 2 BGAE, Ingénierie en Ecologie et en Gestion de la Biodiversité, Université Montpellier II, 2008.

## **Présentation synthétique des travaux de recherche et des activités de co-encadrement.**

*Les références à mes propres publications (listées dans le chapitre ‘Titres, travaux et publications’) sont indiquées entre crochets par leur numéro [Ax], alors que les références externes sont indiquée de façon standard et listées en fin de document.*

### **1 - Introduction. Une recherche écophysiological pour améliorer la productivité de l’hévéa**

Depuis 1990, mon activité de chercheur au Cirad (Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement), d’abord dans le Programme Hévéa, puis dans l’unité de recherche ‘Fonctionnement et pilotage des écosystèmes de plantations’ s’inscrit autour de deux axes :

- Le fonctionnement écophysiological de l’hévéa,
- La dynamique du carbone dans l’écosystème plantation.

L’hévéa, une des cultures pérennes majeures dans le monde, est exploité d’une façon particulière, par saignée, c’est-à-dire par incision répétée du tronc, et son produit est également particulier, puisqu’il ne s’agit ni de biomasse, ni de fruits ou graines, mais d’un métabolite secondaire, le caoutchouc naturel (Cis-polyisoprène). Cette double particularité en fait un modèle très intéressant pour étudier des fonctions d’intérêt générique en écophysiological des arbres, comme la répartition des assimilats entre puits. Parallèlement à cette activité d’établissement de connaissances génériques, je me suis toujours attaché aux aspects appliqué des mes travaux, cherchant à qu’ils débouchent autant que possible sur des connaissances pratiques utiles au développement de cette culture qui est la principale source de revenus de million de petits planteurs dans la zone tropicale humide.

Ces objectifs appliqués ont toujours été à la base des questions de recherche qui m’ont conduit à me spécialiser, petit à petit, dans l’étude du fonctionnement écophysiological de l’hévéa.

### **2 - Etude du système racinaire**

Ainsi, lors de ma première affectation, au Centre d’Appui technique à l’Hévéaculture (CATH) du Gabon, les questions de recherche dont j’avais la charge touchaient à l’adaptation des méthodes de plantation et de gestion des parcelles immatures d’hévéa aux conditions du Gabon, où cette culture était nouvelle. Il est rapidement apparu que de nombreuses questions (localisation et timing de la fertilisation, gestion de l’interligne, cultures intercalaires) dépendaient de la vitesse d’implantation du système racinaire et de ses réactions à des hétérogénéités du sol qu’elles soient consécutives à la préparation mécanique du sol en grande plantation ou au patchwork de cultures précédentes en systèmes villageois (Manguila Boussamba 1992). Ces préoccupations rejoignaient les questions de comparaison des

microboutures (une technique développée par le Cirad et des partenaires privés à cette époque) et des plants classiques, produits par greffage. La non-conformité des systèmes racinaires s'était avérée l'obstacle majeur à la multiplication par bouture et cette question était donc centrale pour la réussite du projet microboutures, dont l'acclimatation était mise au point au Gabon [E1]. De plus, la pression des maladies de racines (fomès et armillaire) était également une préoccupation majeure pour l'hévéaculture au Gabon, où les plantations étaient le plus souvent installées derrière forêt. La propagation de ces champignons et les méthodes de lutte envisageables dépendaient également largement du développement racinaire (vitesse d'extension latérale, répartition spatiale, architecture, Petit-Renaud 1991). Cet ensemble de raisons pratiques ont conduit le Cirad à lancer, à partir de 1991, un ambitieux programme d'étude du système racinaire de l'hévéa, dans lequel j'étais plus particulièrement chargé de caractériser la répartition des racines dans le profil de sol en milieu réel et d'étudier en rhizotrons l'effet d'hétérogénéité du sol sur le développement racinaire de microboutures et de différents types de plants greffés. Parallèlement une thèse était entreprise par Y. Le Roux (1994) sur la modélisation du développement et de l'architecture du système racinaire de l'hévéa, sous la conduite de L. Pagès à l'INRA d'Avignon. La typologie établie au cours de cette thèse (Le Roux, 1994) a montré que l'hévéa est un modèle très bien adapté aux études du système racinaire. Ses racines sont faciles à observer, la hiérarchisation est forte et la modélisation du développement architectural peut se fonder sur des critères objectifs de classification des racines (avant tout l'ordre de ramification). Un point particulièrement intéressant est que le potentiel de croissance des racines (vitesse et durée) est étroitement dépendant de l'ordre de ramification. Cette base est donc apparue particulièrement adaptée pour aborder une nouvelle étape dans la compréhension du développement racinaire : sa dépendance trophique vis-à-vis de la partie aérienne. En effet, le point faible des modèles architecturaux était leur manque de liaison avec le fonctionnement de l'arbre. Il s'agissait donc de donner un moteur aux modèles architecturaux développés par L. Pagès à l'INRA Avignon [B7]. Un accord a ainsi été établi entre le Cirad et l'INRA afin que je sois affecté de 1993 à 1996 à l'unité 'Ecophysiologie et Horticulture' et que je ré-orienterai mes recherches vers cette problématique : les relations entre développement racinaire et développement aérien, en particulier l'influence de la disponibilité en assimilats carbonés sur l'architecture racinaire. Ce travail a été le support d'une thèse de doctorat que j'ai soutenue en 1996 (Thaler, 1996).

## **2.1 - Développement racinaire en relation avec le développement aérien**

L'hévéa suit un schéma de développement aérien rythmique qui aboutit à la mise en place d'une architecture étagée caractéristique (Hallé & Martin 1968).

Les objectifs de notre travail étaient donc d'analyser les relations entre cette rythmicité et le développement racinaire de l'hévéa, avec une attention particulière sur les différences entre types de racines et de tester l'hypothèse que les comportements observés pouvaient s'expliquer essentiellement en fonction de la compétition pour les assimilats carbonés. Dans ce but, les variations spatiales et temporelles de l'élongation et de la ramification de jeunes semis ont été étudiées en continu au moyen de rhizotrons.

Nos résultats ont montré que le développement des racines de l'hévéa suit un schéma typiquement périodique en relation avec le développement aérien. La croissance racinaire varie globalement en opposition avec la croissance des parties aériennes, comme cela a été montré sur de nombreuses autres espèces. La ramification semble par contre promue par le développement des feuilles. De plus, cette périodicité induit une structuration spatiale du

système racinaire avec successions de zones fortement ramifiées avec des racines vigoureuses et de zones faiblement ramifiées à racines courtes.

### **Périodicité de la croissance racinaire [A11]**

Alors que la croissance du pivot n'est que faiblement affectée par la croissance des parties aériennes, la croissance des racines secondaires diminue fortement au cours de la croissance des feuilles et la croissance des racines tertiaires s'arrête quasiment dans le même temps. Ce schéma est conforme à l'hypothèse d'une croissance racinaire dépendante de la concurrence pour les assimilats carbonés. Les parties aériennes représentent les puits prioritaires et la force de puits des différents axes racinaires est déterminée par leur potentiel de croissance relatif. Ce potentiel de croissance serait relié à la taille du méristème (Pages, 1995). Chez l'hévéa, une relation a, en effet, été établie entre diamètre apical, vitesse et durée de croissance et taux de ramification (Le Roux, 1994). Il existe un gradient de potentiel de croissance décroissant du pivot aux racines quaternaires qui pourrait induire un gradient parallèle de force de puits. Parmi les racines secondaires, celles initiées au cours des phases de repos aériens posséderaient un potentiel de croissance élevé qui s'exprimerait par la suite en fonction de la concurrence exercée par la croissance des feuilles.

### **Périodicité de la ramification racinaire**

Nos données ont montré que le taux de ramification augmente pour des segments de pivots formés au cours du développement des feuilles. La forme des courbes suggère l'implication d'un facteur promoteur de la ramification, produit au cours de la croissance des feuilles et dilué par la suite, telles que les auxines dont l'action promotrice de la ramification racinaire a été montrée (Hinchee and Rost, 1992)

### **Périodicité du développement racinaire**

Le développement des racines résulte de processus périodiques d'élongation et de ramification. Comme l'élongation semble ralentie par la concurrence trophique exercée par la croissance des feuilles alors que la ramification semble promue par cette même croissance, le développement des racines montre une périodicité complexe, en relation avec le développement aérien. Le résultat est un système étagé, alternant des zones fortement ramifiées, où les racines secondaires ont une forte croissance et des zones moins ramifiées où les racines secondaires sont aussi plus courtes.

### **Limitation de la disponibilité en photo-assimilats par ombrage.**

Les effets d'une forte réduction de la photosynthèse par ombrage sont cohérents avec les effets du développement périodique de la partie aérienne.

Les périodes où l'offre est réduite et/ou la demande augmentée se traduisent par un ralentissement de la croissance des racines. Quelle que soit la cause de cette baisse de la disponibilité en assimilats, on observe le même gradient de sensibilité selon les différents types de racine, le pivot n'étant que peu affecté au contraire des secondaires et surtout des tertiaires. **Ces données confirment donc que la périodicité de la croissance des racines en relation avec le développement aérien résulte principalement de la compétition pour les assimilats.**

De plus, l'émergence des ramifications semble retardée voire empêchée par l'ombrage et la croissance des feuilles. Les dynamiques observées suggèrent que c'est le développement des ébauches de racines et non leur initiation qui est affectée par la disponibilité en assimilats.

## **2.2 - Manipulation de puits, suppression ou blocage de racines [A9]**

Au sein d'un système racinaire, la croissance des différentes racines est coordonnée. On sait, par exemple, que la suppression ou le blocage d'un axe principal entraîne un développement accru de certaines de ses ramifications. Dans l'hypothèse d'un développement racinaire principalement déterminé par la compétition pour les assimilats, ce développement accru des ramifications peut être interprété comme résultant de l'augmentation de la quantité de substrats disponible pour les ramifications suite à la suppression du puits racinaire principal que représente le pivot (Atzmon et al., 1994).

C'est l'hypothèse que nous avons voulu tester en nous intéressant particulièrement à l'allongement des racines secondaires précoces (RSP), qui apparaissent à la base du pivot dès les premiers stades de développement de la plantule. Nos données ont montré que le ralentissement de l'élongation des RSP au cours de la croissance du premier étage aérien est déterminé par le potentiel de croissance de ces racines et par le contexte de compétition au sein de la plante entière. Pour pouvoir exploiter un éventuel surplus d'assimilats libéré par le blocage du pivot, les RSP doivent d'abord acquérir un potentiel supérieur, ce qui implique des modifications de leur méristème apical. De telles modifications ne peuvent intervenir que lorsque les parties aériennes cessent de pousser. Les racines de régénération, qui se forment après la suppression du pivot, ont par contre d'entrée un diamètre apical élevé qui leur permet une élongation rapide ; leur croissance limite celle des RSP.

### **Conclusion sur les compétitions et corrélations dans le développement du système racinaire**

Nos expérimentations en conditions contrôlées ont permis de mettre en évidence la compétition qui s'exerce entre la croissance des parties aériennes et la croissance du système racinaire.

Les dynamiques de croissance établies pour chaque racine du système montrent que les différents types de racines n'ont pas la même sensibilité à la compétition exercée par les parties aériennes. Le gradient de sensibilité suit le gradient de potentiel de croissance, le pivot n'étant quasiment pas affecté par la concurrence, à l'inverse des racines secondaires et surtout tertiaires.

Les processus de ramification semblent par contre promus par la croissance des feuilles.

Les expérimentations d'ombrage confirment que le facteur qui détermine les variations de croissance des racines est bien la disponibilité en assimilats.

Les manipulations de puits indiquent de plus qu'à court terme, c'est le potentiel de croissance qui limite le développement de la plupart des racines. Par contre, lorsque la situation est favorable sur un temps suffisamment long, le potentiel lui-même peut augmenter.

## **2.3 - Modélisation [A8]**

La modélisation entreprise visait à comprendre les processus dynamiques de croissance et de morphogenèse du système racinaire. Notre point de départ était le modèle de Le Roux (Le Roux, 1994; Leroux and Pages, 1994; Pagès et al., 1995) qui décrit la mise en place de l'architecture racinaire de l'hévéa dans les trois dimensions de l'espace. Ce modèle était apte à simuler des observations et à prévoir le développement du système à partir de ces observations. Cependant, sans analyse des mécanismes physiologiques qui déterminent les lois de développement, il ne permettait pas de les extrapoler ou de relier le développement du système racinaire au fonctionnement des autres parties de la plante.

De plus, ce type de modèle est fondé sur l'établissement de types racinaires, pour lesquels on définit les lois de développement qui s'appliquent et les paramètres utilisés. Or cette typologie

impose de distinguer des limites précises entre les classes de racines alors que semble plutôt exister un continuum de potentiel de développement (Le Roux, 1994).

Ces considérations nous ont conduits à introduire de nouvelles hypothèses afin d'intégrer le développement de chaque racine au fonctionnement de la plante entière et de le réguler en fonction de la disponibilité des ressources nécessaires à ce développement, en limitant l'importance de la typologie racinaire.

## **Principes généraux**

Nous avons considéré que les différents éléments de la plante (puits) se développent en utilisant un réservoir commun de carbone, pour lequel ils entrent en compétition. L'alimentation de ce réservoir résultant de l'activité et du développement des organes sources.

L'allocation est gouvernée par l'offre et par la demande (force de puits, liée à la croissance potentielle) des différents compartiments. Les parties aériennes sont représentées sommairement, alors que la partie racinaire est plus détaillée. Selon la disponibilité en assimilats (rapport offre/demande), chaque organe réalise sa croissance potentielle ou seulement une part de ce potentiel. C'est l'évolution de cette part, ainsi que l'évolution du potentiel lui-même, qui déterminent le développement du système racinaire.

## **Détermination de la croissance potentielle des différentes racines [A10]**

La détermination du potentiel d'élongation de chaque racine constitue un point clef dans notre modèle.

Pour les racines, il est difficile d'estimer une croissance potentielle puisque la croissance des racines est a priori indéterminée, bien qu'une majorité d'entre elles cessent en fait rapidement de s'allonger. On peut définir des courbes de croissances moyennes par type racinaire, mais au sein d'un même type une large variabilité de durée et de vitesse de croissance persiste (Le Roux, 1994). C'est pourquoi nous avons recherché si le potentiel de croissance d'une racine pouvait être relié à un paramètre morphologique simple et directement mesurable. C'est dans cette optique que nous avons entrepris l'étude des variations de l'élongation et du diamètre apical des différentes racines en relation avec la croissance de la partie aérienne et en fonction d'ombrages [A10]. En effet, ce paramètre qui reflète le volume du méristème, est positivement corrélé avec la vitesse d'élongation des racines pour des espèces diverses.

Nos mesures ont montré que le diamètre apical moyen des racines secondaires d'un plant n'est pas constant, mais varie en fonction du contexte. Il est minimal pendant les phases de forte croissance aérienne et sous ombrage et augmente dans les situations inverses. Le diamètre apical du pivot est moins variable. Le diamètre apical et la vitesse d'élongation varient dans le même sens en fonction du contexte trophique. Le diamètre apical semble donc un indicateur à la fois de la vitesse et de la durée de croissance de chaque racine. La représentation de la relation entre diamètre apical et élongation pour l'ensemble des racines montre que la relation est lâche, mais que la valeur maximale atteinte pour un diamètre donné augmente avec ce diamètre (figure 1). Notre hypothèse est que cette valeur constitue la vitesse d'élongation potentielle de toute racine de ce diamètre quel que soit le type auquel elle appartient.

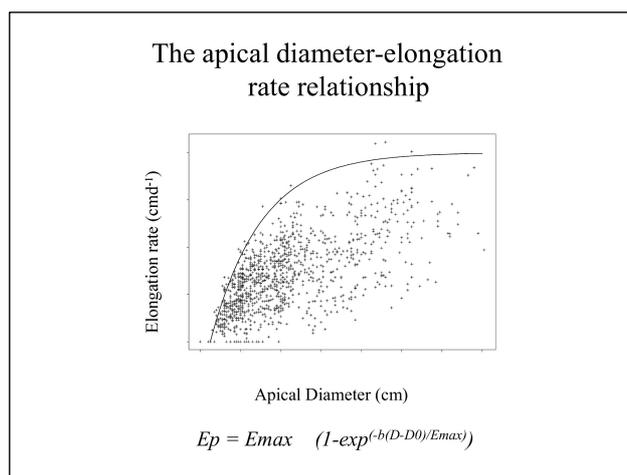


Figure 1 - Relation entre diamètre apical et vitesse d'élongation pour les pivots et les racines secondaires de jeunes hévéas en rhizotrons.

La figure 2 présente l'organisation globale de notre modèle, indiquant les flux de carbone entre les différents compartiments et les flux d'information (influence d'une variable sur une autre). Pour les racines, la structure de base du modèle précédent est conservée, le système racinaire est décrit comme un système d'axes ramifiés constitués de segments élémentaires auxquels s'appliquent les processus de développement. Les processus d'émission et de ramification sont inchangés, bien que la prise en compte des variations de ce dernier en fonction du développement aérien soit envisageable.

Les différentes croissances ne sont, par contre, plus décrites par des ajustements à des fonctions types, qui indiquent de façon déterministe l'évolution de la variable au cours du temps, mais sont définies à chaque pas de temps en fonction de la compétition que les différents puits exercent pour l'attribution de la ressource carbonée. Plus de détails sont disponibles dans Thaler et Pagès 1998 [A7].

Lorsque la somme des demandes est supérieure à l'offre (graine, photosynthèse et réserves), le carbone disponible pour la croissance est réparti entre les différentes demandes. Plusieurs règles d'allocation, faisant intervenir ou non des priorités entre puits ont été testées.

Chaque racine est considérée comme un puits individuel qui possède ses propres potentiels de croissance (axiale et radiale), mais le taux d'allocation est commun à l'ensemble des racines.

Nous avons défini la vitesse d'élongation de toute racine comme uniquement fonction de son diamètre apical. Elle est décrite par une loi monomoléculaire rendant compte de l'accroissement rapide de ce potentiel pour des diamètres compris entre 0.25 et 0.6 mm et de son amortissement au-delà. De plus un diamètre seuil en deçà duquel l'allongement est nul est déterminé.

Une des caractéristiques de ce modèle est que la relation diamètre - vitesse d'élongation potentielle est uniforme pour tous les types de racines. Cela permet de s'affranchir pour partie de l'arbitraire des délimitations entre classes de racines. Seules les valeurs initiales du potentiel de croissance dépendent du type racinaire. Le diamètre apical de chaque racine évolue au cours du temps en fonction du contexte de développement ce qui se traduit par une variation du potentiel de croissance correspondant. La dynamique de croissance d'une racine sera ainsi déterminée par deux pas de variations :

- variation du taux de réalisation de la croissance potentielle,

- variation de la croissance potentielle elle-même, indiquée par les variations du diamètre apical.

Les paramètres de base du modèle sont estimés d'après différentes données : nos expérimentations, les estimations du modèle architectural hévéa (Le Roux, 1994; Pagès et al., 1995) ou des données bibliographiques.

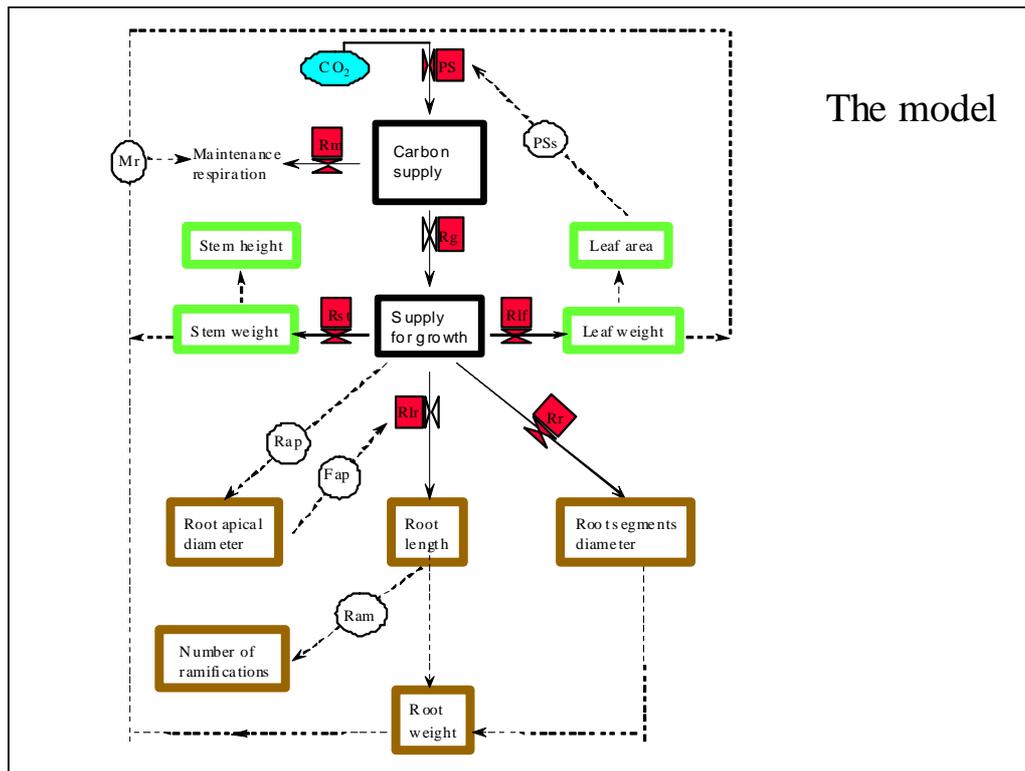


Figure 2 - Représentation schématique du modèle de développement racinaire en fonction de la disponibilité en assimilats. D'après Thaler et Pagès 1998.

### Aptitudes, limites et perspectives

Par rapport aux modèles d'allocation d'assimilats qui prennent en compte le développement du système racinaire, il était quasiment le seul à décrire le développement de chaque racine, considérée comme un puits individuel doté de propriétés particulières. Par rapport aux modèles architecturaux, la description de la croissance était fondamentalement différente, puisque celle-ci n'est plus simulée par des fonctions déterministes ou stochastique (Jourdan et al., 1995; Le Roux, 1994; Pages et al., 1992) définies a priori pour chaque type racinaire.

Notre modèle s'est avéré apte à simuler les variations, que nous avons observées, dans le développement du système racinaire en opposition avec le développement aérien. De ce fait, il valide l'hypothèse que ces variations sont dues à la compétition entre parties racinaires et partie aérienne pour une offre en assimilats dont le niveau dépend de la croissance des feuilles.

Au sein du système racinaire, la simulation de l'exercice de cette compétition entre les différents axes permet de reproduire des dynamiques de croissance très diversifiées en utilisant une définition identique de la force de puits pour toutes les racines. La conception de notre modèle permet également de simuler les conséquences spatiales de cette différenciation, notamment l'étagement des racines secondaires le long du pivot.

Ce modèle rend globalement bien compte des différences de sensibilité à la disponibilité en assimilats selon l'ordre des racines.

Cependant, des différences de plusieurs natures ont pu être relevées entre nos simulations et les observations. En particulier, tous les axes voisins se comportent à l'identique, dans le modèle. Si l'on cherche à rendre le modèle plus opérationnel, c'est à dire à améliorer ses capacités de prédiction, il est par exemple envisageable d'introduire une variabilité aléatoire

dans le diamètre initial potentiel des différentes racines ou dans les fonctions de ramification, ou d'intégrer des phénomènes de compétition locale.

Une application intéressante [A7] a été de proposer, sur la base de simulations du modèle, une hypothèse pour expliquer pourquoi les racines latérales semblent moins affectées que les axes principaux lorsque les racines poussent dans un milieu contraignant, mais homogène. Des hypothèses hormonales sont le plus souvent requises pour expliquer les systèmes apparemment plus ramifiés observés dans ces situations. Nous avons montré que cette contrainte peut être simulée très simplement, en abaissant le potentiel absolu de croissance des racines, commun à l'ensemble du système, c'est-à-dire l'asymptote de la relation diamètre apical / potentiel de croissance. La forme de cette relation et la répartition des classes de diamètre selon le type de racine font que ce changement affecte beaucoup plus les axes à gros diamètre, en particulier le pivot. Comme ce dernier pousse moins, il devient aussi un plus faible compétiteur au sein du système racinaire. De ce fait, la disponibilité en assimilats est accrue pour les ramifications dont un plus faible nombre avortent et qui poussent davantage. En fin de compte, le facteur limitant la croissance des ramifications serait davantage leur propre potentiel que le milieu externe. Notre modèle a été par la suite repris par d'autres auteurs, notamment pour simuler les effets à courts et à long terme d'une déficience en P (Mollier 1999).

Ces études du système racinaire constituent donc un bon exemple d'une recherche finalisée, orientée vers des questions appliquées d'une filière agricole particulière, mais débouchant également sur des résultats d'intérêt générique sur un ensemble de questions majeures en écophysiologie des arbres : le développement racinaire, ses relations avec le développement aérien et la modélisation de la compétition pour les assimilats à l'échelle de l'arbre. La principale originalité résidant dans la définition du potentiel de croissance des racines par la mesure de leur diamètre apical.

## **Des racines à l'arbre entier**

A partir de 2001 jusqu'à aujourd'hui, mon activité s'est élargie à l'étude du fonctionnement de l'arbre entier, après mon affectation au projet franco-thaïlandais DORAS Rubber.

### *Le contexte au démarrage du projet (1999)*

La Thaïlande, premier producteur mondial de caoutchouc naturel (environ 30 % de la production sur une surface de plus de 2 millions d'hectares) devait faire face à une baisse des cours, amplifiée par la crise asiatique de 1997, alors que l'essentiel de sa production était assurée par de très petites plantations paysannes (en moyenne 1,7 ha d'hévéa par ferme) localisées à 90 % dans la péninsule du sud. La politique du gouvernement thaïlandais visait au maintien des surfaces à l'échelle du pays, avec une certaine réduction accompagnée de diversification dans le Sud et une relocalisation partielle dans la région Nord-Est, aux conditions écologiques plus difficiles mais manquant de cultures pérennes de rente. L'accent était principalement mis sur l'augmentation de la productivité des parcelles et du travail de la saignée. Par ailleurs, une industrie et un marché du bois d'hévéa s'étaient développés, qui conjointement aux fonctions de reforestation assurées par les plantations d'hévéa rendaient plus important la gestion de la biomasse-bois.

Cet enjeu socio-économique a déterminé l'objectif scientifique du projet, pour la partie qui me concernait directement : l'étude bio-physique des plantations. Le projet impliquait dans un premier temps le Cirad et l'INRA (UMR PIAF) côté Français et l'université de Kasetsart (KU) à Bangkok et le Rubber Research Institute of Thailand (RRIT-DOA) côté Thai. Il était

clairement orienté vers le transfert de méthodes et d'outils de travail et la formation universitaire, afin de proposer à des étudiants et à de jeunes chercheurs thaïlandais des formations diplômantes dans le cadre d'une démarche scientifique finalisée portant sur le fonctionnement écophysiological de l'hévéa.

Le développement des connaissances dans ce domaine visait les objectifs appliqués suivants :

- adaptation des techniques d'exploitation en fonction des variétés, des contextes écologiques et des caractéristiques climatiques saisonnières
- mise au point d'outils diagnostiques de l'état physiologique de la plante entière et des parcelles en culture
- adaptation des critères de sélection des clones d'hévéa à de nouveaux objectifs (production conjointe de biomasse et de caoutchouc)
- prédiction des possibilités d'adaptation de l'hévéa à de nouveaux contextes écologiques et notamment à la situation pédo-climatique limitante du Nord-Est de la Thaïlande pour lequel existe un plan de relocalisation d'une partie de l'hévéaculture du pays.

Ces objectifs ont été poursuivis à travers 2 axes principaux :

- Intégration du métabolisme laticifère au fonctionnement de l'arbre entier
- Adaptations aux zones marginales et aux changements climatiques

### **3 - Intégrer le métabolisme laticifère au fonctionnement de l'arbre entier**

La démarche adoptée s'appuyait sur une connaissance approfondie du fonctionnement du système laticifère situé dans l'écorce de l'hévéa. Le rôle primordial de l'alimentation du laticifère en saccharose était déjà bien connue (D'Auzac et al., 1997). En revanche, la connaissance du fonctionnement de l'arbre entier était très limitée. La forte compétition entre la production de latex et l'accroissement de la biomasse avait été analysée - la mise en saignée des arbres provoque une réduction drastique de la croissance en épaisseur du tronc, (Gohet et al., 1996) - mais des éléments manquaient pour l'estimation de la part d'assimilats détournés pour la régénération du latex. Plus généralement, le bilan carboné de l'offre photosynthétique et de sa répartition entre les différents puits métaboliques de l'arbre restait à analyser.

Les compétences que j'avais acquises au cours de mon travail à l'INRA Avignon, en particulier sur la répartition des assimilats m'avaient fournies des bases solides pour prendre en charge cette opération. De plus, de 1997 à 2000, j'avais été coordinateur scientifique de la station de recherche-développement 'Hévégo' en Côte-d'Ivoire, où j'avais assumé la gestion d'une centaine d'essais agronomiques touchant tous les aspects de l'hévéaculture, depuis la génétique jusqu'aux procédés post-récolte. Au contact des spécialistes du Cirad pour ces différents domaines, j'avais donc acquis une vaste connaissance de l'hévéa, de sa culture et des enjeux majeurs de cette filière. L'aspect le plus original de l'hévéaculture est bien entendu son exploitation par la saignée, et c'est dans ce domaine que les résultats agronomiques sont le plus directement liés à la physiologie. La renommée du Cirad sur l'hévéa s'est d'ailleurs établie en grande partie sur ses travaux sur la physiologie du système laticifère (D'Auzac et al., 1997), l'établissement d'une typologie métabolique des clones d'hévéa et le développement d'une expertise des systèmes d'exploitation fondée sur le Diagnostic Latex (DL) (Jacob et al., 1995). C'est donc naturellement le domaine dans lequel j'ai choisi de me

spécialiser, en prenant directement en charge, en plus de la gestion de l'ensemble du dispositif et d'un important volet formation, le programme 'Exploitation-physiologie' de la station. En travaillant avec des experts comme JL Jacob et E. Gohet, j'ai acquis une connaissance approfondie des mécanismes physiologiques déterminants la régénération du latex et la réaction de l'arbre au stress de la saignée.

Malheureusement, les troubles politiques qui ont débutés en Côte d'Ivoire en 2000, n'ont pas permis d'exploiter correctement le dispositif Hévégo, qui a produit peu de résultats par rapport aux investissements et au temps consacré à sa mise en place. Mais c'est bien là que j'ai acquis cette double compétence en hévéaculture et en écophysiole qui m'a préparée à assurer l'interface entre les spécialistes Cirad et thaïlandais de l'hévéa et les écophysiole de l'INRA-PIAF.

Le cœur de ce projet et de ceux qui l'ont prolongé était la formation de thésards de Kasetsart University (KU), co-encadrés par des enseignants chercheurs de cette université (Pr Poonpipope, Pr Sornprach and Pr Kumut), des chercheurs de l'INRA-PIAF (Hervé Sinoquet, André Lacoïnte, Thierry Améglio et Hervé Cochard) et des chercheurs du CIRAD (Eric Gohet et moi-même pour cette partie du programme).

Deux thèses en particulier on couvert cette problématique :

***Partition des assimilats hydrocarbonés au niveau du tronc d'hévéas adultes, saignés ou non. Dynamique de fonctionnement des différents puits métaboliques : régénération du latex, croissance radiale du tronc, respiration du tronc, et mise en réserve dans le bois et l'écorce***, soutenue en 2004 par Unakorn Silpi

Et

***Dyanmique des réserves hydrocarbonées en relation avec les systèmes de saignée***, soutenue en 2007 par Pisamai Chantuma.

Ces thèses visaient à analyser à l'échelle du tronc l'influence de la saignée et de l'écoulement du latex sur la croissance, la respiration, le métabolisme du système laticifère et la dynamique de stockage-mobilisation des réserves du bois et de l'écorce.

### **3.1 - Le métabolisme laticifère à l'échelle du tronc**

Eric Gohet était le leader de cette opération, en partenariat avec le Rubber Research Institute of Thailand (RRIT-DOA) principalement.

L'emploi de la méthode du diagnostic latex (DL) a été étendu à l'échelle du tronc pour évaluer l'extension de l'aire influencée par la saignée, selon différents modes d'exploitation.

L'analyse repose principalement sur deux paramètres du DL. Le saccharose (Sac) dans le latex est à la fois une source chimique d'énergie mobilisable par l'intermédiaire de la glycolyse, du cycle de Krebs et de la phosphorylation oxydative (respiration), et l'élément de départ pour la synthèse du caoutchouc naturel ; le taux de phosphore inorganique (Pi) est un indicateur de l'intensité de l'activité métabolique au sein du latex qui se traduit notamment par une consommation de saccharose et par la régénération du caoutchouc naturel exporté par les saignées.

La première thèse s'est intéressée à 3 clones représentatifs de la typologie métabolique (GT1, RRIM600, PB235), saignés de façon classique, avec une saignée tous les 3 jours, avec ou sans stimulation éthylénique [B4]. La saignée se traduit par une très forte chute du taux de Sac, et par une augmentation du taux de Pi sur l'ensemble du tronc. L'échantillonnage de l'ensemble de la surface du tronc par le diagnostic latex permet de mettre en évidence une augmentation de la surface de l'aire drainée en cas d'intensification de l'exploitation. L'effet de la saignée

est particulièrement marqué sous l'encoche de saignée, mais il est observé aussi dans les zones non directement concernées par la régénération du latex écoulé, et notamment sur toute la surface du de la face (panneau) opposée du tronc, non saignée. L'effet de puits de la saignée, et le détournement des assimilats vers la zone d'utilisation nouvelle, est ainsi montré avec une extension qui dépasse les hypothèses antérieures à l'expérience. L'utilisation de valeurs-seuils de Sac et de Pi pour délimiter l'aire drainée permet de montrer la relation forte existant entre l'intensité d'exploitation, la surface de l'aire drainée, et la production de latex.

La seconde thèse, conduite par une chercheuse en charge du programme d'exploitation-physiologie au Rubber Research Institute of Thailand (RRIT-DOA) était focalisée sur la compréhension des performances agronomiques d'un nouveau système d'exploitation développé dans le cadre de notre plateforme : le système Double Cut Alternative (DCA).

En Thaïlande, la petite surface des plantations conduit les planteurs à saigner tous leurs arbres en un seul jour. Les systèmes de saignée pratiqués sont donc très intensifs avec des fréquences de saignée élevées (deux fois tous les 3 jours, ou trois fois tous les quatre jours, ou 5 jours sur 6, ou tous les jours), et avec des encoches de saignées souvent réduites à un tiers de spirale. De ces pratiques résultent une faible productivité du travail, des taux d'encoche sèche élevés et une faible durée de vie des plantations. D'un point de vue physiologique, ces saignées très fréquentes laissent un temps insuffisant pour la régénération du latex entre deux saignées, se traduisent par de faibles taux de sucre disponible dans le système laticifère qui ne permettent pas l'emploi de la stimulation éthylénique. Or, le concept de base de l'amélioration de la productivité du travail de la saignée consiste à réduire la fréquence de saignée (passer d'une saignée tous les 2 jours à une saignée tous les 3, 4 ou 5 jours voire une saignée hebdomadaire), moyennant l'application d'une certaine fréquence de stimulation éthylénique pour limiter la perte de production par arbre. En limitant cette perte de production à 15 % maximum, on obtient généralement, selon les coûts de main d'œuvre et le prix du caoutchouc, un bilan économique très positif. La réduction de fréquence de saignée a également pour avantage une réduction de la consommation d'écorce par la saignée, ce qui permet une augmentation de la durée possible de saignée sur écorce vierge et une plus longue durée de saignée inversée.

Cependant, cette approche est peu attractive pour le petit planteur thaïlandais dont l'objectif n'est pas d'améliorer la productivité de son travail mais d'obtenir le revenu le plus élevé possible de sa très petite plantation.

A l'initiative d'E. Gohet du Cirad, une stratégie adaptée a donc été envisagée, consistant à réaliser simultanément deux encoches de saignée à deux hauteurs du tronc, et à les saigner alternativement. Chaque encoche est ainsi saignée tous les 4 jours, mais l'arbre est saigné tous les 2 jours. Cette approche permet d'augmenter la durée de régénération du latex entre deux saignées pour chaque encoche (on sait en effet que la régénération complète du latex dans l'aire drainée d'une encoche de saignée nécessite entre 3 et 5 jours). Cela rend possible l'emploi de la stimulation éthylénique dans le cadre d'une saignée tous les 2 jours équivalente en terme de quantité de travail au standard pratiqué en Thaïlande. Ce système a été nommé « Double Cut Alternative (DCA) ». Les deux encoches sont initiées sur chacun des deux demi-panneaux opposés du tronc de l'hévéa, respectivement à 0.75 m et 1.50 m de hauteur sur le tronc.

Les trois premières années d'expérimentation du système DCA en Thaïlande ont montré une augmentation de la production par arbre d'environ 25 % par comparaison avec le témoin encoche simple demi-spirale saigné tous les 2 jours, ainsi qu'une augmentation de 25 % de la productivité du travail. Ces résultats sont obtenus sans emploi de la stimulation. Par la suite,

le gain relatif par rapport au système témoin diminue, mais cependant après 7 années de saignée il demeure de 18 % en production cumulée [D10], (Gohet and Chantuma, 2003).

Le travail entrepris dans la thèse visait à tester les hypothèses sous-tendant la durabilité des performances de ce système :

- l'éloignement et des deux encoches de saignée et la baisse de la fréquence de saignée de chacune d'elles permettent de maintenir un profil métabolique intra-laticifère favorable,
- l'aire du tronc impliquée dans la régénération du latex est élargie,
- la mobilisation des réserves hydrocarbonées est plus importante.

L'analyse de l'évolution des productions et des paramètres physiologiques du latex, à l'échelle du tronc [D10], (Gohet and Chantuma, 2003) a montré qu'au cours des 3 premières années, le profil métabolique du système laticifère était plus favorable dans le système DCA. La teneur en saccharose était plus élevée en moyenne, en particulier près de l'encoche haute, ce qui confirmait l'hypothèse d'une relative indépendance des aires de régénération du latex dans les deux panneaux. Mais surtout, l'analyse de la répartition spatiale des teneurs sur les deux faces du tronc confirmaient l'effet d'appel de la saignée tendant à une accumulation de saccharose au voisinage des encoches ainsi que la relation positive entre la production de latex et superficie de l'aire apparemment mobilisée pour sa régénération, cette dernière étant bien entendue plus étendue avec le système DCA. Les résultats similaires pour la teneur en Pi, montrant une activation métabolique légèrement plus élevée dans le système DCA ont été interprétées comme l'effet d'une interaction positive entre les 2 panneaux. Là aussi l'aire 'activée' était plus étendue dans le système DCA. Cependant, le bénéfice du système DCA s'estompait en années 4-5, vraisemblablement du fait d'un effet 'goulot', lié à la position défavorables des 2 encoches. Il est vraisemblable que pendant ces années, l'alimentation en saccharose du panneau bas en particulier était difficile. Cependant, en années 6-7, après que l'encoche du panneau bas ait été passée en position haute le système DCA était redevenu supérieur (+ 22% et +38%).

### **3.2 - Variations diurne et saisonnière de la croissance du tronc**

Sur le clone RRIM600, au moment de la mise en saignée, 3 motifs - non saigné, saigné non stimulé, et saigné stimulé - ont été comparés au moyen de capteurs RS (Resistance System) et LVDT (Linear Variable Displacement Transducer) et par un suivi de croissance [A4]. En l'absence de saignée, la mesure fine des variations de croissance radiale du tronc est apparue comme un bon indicateur de la disponibilité en eau pour les arbres, confirmant des résultats appliqués à l'irrigation des arbres fruitiers, mais cette relation est fortement perturbée par la saignée. La saignée se traduit très rapidement par une chute de la croissance en diamètre du tronc, observée en moins de deux semaines après la reprise de saignée (figure 3). Bien que tout le tronc soit fortement affecté par la réduction de croissance, le suivi fin permis par les équipements RS met en évidence une réduction de croissance plus forte dans la zone principale de régénération située sous l'encoche de saignée.

La croissance en période d'arrêt de saignée de fin de saison sèche est identique pour les motifs saignés et non saigné, ce qui indiquerait l'absence d'arrière-effet de la campagne de saignée précédente sur la croissance des arbres des motifs saignés ; cependant, ces mesures en saison sèche portent sur des croissances très faibles. De même, l'expérience n'a pas permis de mettre en évidence une différenciation de la croissance en relation avec la stimulation, par comparaison de croissances faibles sur les deux motifs saignés, stimulé et non stimulé.

Concernant les variations diurnes, le diamètre maximum est observé tôt le matin, alors que les tissus du tronc sont en pleine turgescence et avant la reprise de la transpiration. Les équipements RS se sont montrés adaptés pour suivre l'évolution de la croissance des troncs, mais inadéquats pour suivre les cycles diurnes de contraction-expansion des troncs en relation avec la transpiration (suivis efficaces seulement avec les équipements LVDT sur les arbres non saignés). Le suivi diurne permet de distinguer 3 périodes : i/ période défoliée (absence de transpiration, très faibles variations), ii/ après la refoliation, toujours en saison sèche, et avant la reprise de croissance (variations diurnes importantes mais irrégulières en raison des variations de la disponibilité en eau du sol), iii/ période de croissance après reprise des pluies (variations diurnes importantes superposées à la croissance).

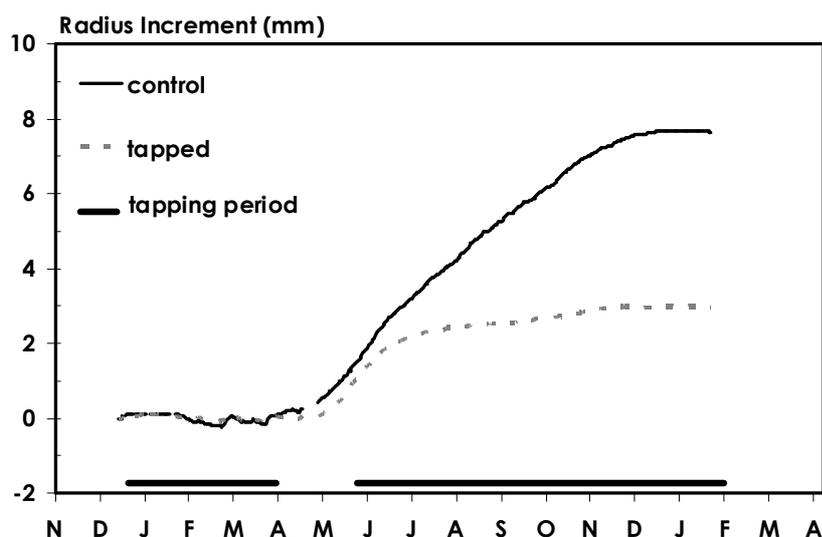


Figure 3 - Seasonal time course for radial growth of 10 years old rubber tree clone 'RRIM600' from December 2001 to January 2003, compared between untapped and tapped tree. Taping was resumed on 1st June. From Silpi et al 2006.

### 3.3 - La respiration du tronc

Nous avons adapté un dispositif INRA-PIAF constitué de chambres de respiration appliquées sur les troncs, dans lesquelles circule de l'air, avec dosage du taux de CO<sub>2</sub> à l'entrée et à la sortie de chaque chambre par un analyseur infra-rouge, de façon multiplexée (1 chambre par arbre non saigné, et 4 chambres par arbre saigné). Sur une campagne physiologique, on constate une activité respiratoire de l'écorce intense lors de la phase de reprise de végétation accompagnant la reprise des pluies après la refoliation, puis une tendance décroissante, avec des fluctuations à court terme, jusqu'au minimum d'activité respiratoire atteint lors de la défoliation-refoliation (peu ou pas de croissance). En fait, deux minimums respiratoires sont observés, le premier avant la fin de la défoliation, et le second après la refoliation ; entre les deux, une petite phase de respiration active semble correspondre à la mise en place de la refoliation. Le second minimum d'activité respiratoire après la refoliation pourrait correspondre à une période de stress hydrique précédant la reprise des pluies. Au moment du premier minimum respiratoire, il n'y a pas de croissance, et les arbres non saignés respirent moins que les saignés (- 40 %), la différence pouvant être imputée à la régénération du latex. L'activité respiratoire de l'écorce observée variait dans la gamme de 5-40 nmol de CO<sub>2</sub>/min/cm<sup>2</sup>. Chez l'arbre non saigné, on trouve une très forte relation entre l'activité respiratoire de l'écorce et la croissance en diamètre du tronc. Par comparaison avec l'arbre non saigné, la respiration de l'arbre saigné (mesure sous l'encoche) est fortement modifiée et

n'est plus en relation linéaire avec la croissance ; à l'échelle journalière, on observe une forte variabilité chez les arbres saignés, et particulièrement chez les arbres stimulés ; on constate un accroissement de respiration d'abord lors de la stimulation, puis lors de la saignée. Ces données pourront être publiées lorsque l'analyse de la variabilité intra-arbre et intra-traitement, entreprise a posteriori par un étudiant de Ms, sera terminée.

### **3.4 - Dynamique des réserves du bois et de l'écorce**

Le but était de quantifier et localiser les réserves hydrocarbonées chez l'hévéa saigné, de déterminer leur disponibilité pour les différents puits, de suivre leur évolution au cours de plusieurs années en relation avec des systèmes de saignée d'intensités différentes et en relation avec les variations climatiques et le cycle phénologique annuel des hévéas [A1, A3].

Les réserves observées sont principalement constituées d'amidon et de saccharose. On observe la présence de glucose et de fructose en très petites quantités seulement lors de la période de défoliation-refoliation, sans doute en relation avec le processus d'interconversion amidon/sucres solubles.

La mise en réserves se fait pendant toute la saison des pluies (en période d'abondance en assimilats) jusqu'à un maximum atteint lors de la défoliation ; puis, une mobilisation massive intervient lors de la refoliation, provoquant un déstockage : en mars, le taux d'amidon baisse fortement, en relation avec le débourrement des bourgeons (émission de jeunes unités de croissance) et la formation des nouvelles feuilles. Lors de la mobilisation des réserves, le taux de Sac reste inchangé ; le Sac joue donc un rôle tampon et il est produit par hydrolyse de l'amidon selon la demande. La comparaison des arbres non saignés et des arbres saignés montre que la saignée crée un appel d'assimilats qui se traduit au niveau du tronc par une mise en réserve plus importante que chez l'arbre non saigné (quand les conditions d'assimilation photosynthétique sont satisfaisantes). Les observations antérieures de baisse des réserves à proximité de l'aire drainée (Gohet 1996) ne concerneraient donc que les couches superficielles du bois. L'effet de puits créé au niveau du tronc par la saignée permet un afflux d'assimilats utilisés au détriment de la croissance de l'arbre principalement pour la régénération du latex, mais aussi avec une part récupérée pour une mise en réserves accrue. De plus, le système de saignée le plus performant (DCA) est également celui où les arbres accumulent le plus de réserves [A0]. Sur les motifs standards, saignés sur une seule face, il y a accumulation d'amidon dans la partie inférieure de la face opposée, montrant un l'effet d'appel de la saignée pour les assimilats. Comme cette zone du tronc n'est pas directement impliquée dans la régénération du latex car trop éloignée de l'encoche, l'amidon y est stocké, mais non utilisé. Ce stockage permet d'expliquer en partie pourquoi la production augmente lorsque la saignée passe sur le second panneau (balancement) (Lacote et al., 2004). Dans le motif DCA, les deux faces du tronc ont une teneur en amidon aussi élevée que celle de la face non saignée des systèmes standards. L'effet d'appel semble donc réciproque et cette synergie entre les deux panneaux, permettant une bonne alimentation en saccharose des vaisseaux laticifères est certainement une des raisons qui expliquent les performances du système DCA. Comme attendu, la croissance de ces arbres est la plus faible, mais la relation entre diminution de la croissance et augmentation de la production de latex n'est pas différente de celle des systèmes standards. Il n'y a donc pas d'effet négatif direct du à la présence des deux encoches. L'ensemble de ces données – meilleur profil métabolique, haute teneur en réserve, pas d'effet parasite sur la croissance – laisse supposer que les performances du système DCA

peuvent être durables. Le système est donc maintenant en phase de test en grandeur réelle en petites plantations villageoises.

La combinaison des deux thèses a également permis de montrer que l'étude de la dynamique des réserves hydrocarbonées représente un outil complémentaire apportant, par rapport au diagnostique latex, une vision à plus long terme de l'impact des systèmes de saignée sur l'état physiologique des arbres et permettant donc d'évaluer la durabilité des systèmes.

Au-delà de ces aspects, qui ressortent essentiellement de l'ingénierie, les questions plus fondamentales en jeu étaient :

- une augmentation du niveau de la demande métabolique créée par la saignée se traduit-elle par une diminution du niveau de réserves ?
- quelle est le rôle respectif dans la dynamique des réserves des différentes fractions (sucres solubles et amidon) selon le compartiment dans lequel ils sont localisés (écorce ou bois) ?

### Concept de réserves puits actifs [A3]

Le résultat le plus remarquable et inattendu est l'augmentation du stockage de réserves (amidon) dans l'environnement de l'encoche de saignée et de l'aire drainée du fait de l'appel d'assimilats provoqué vers cette zone par la saignée. Non seulement la saignée ne diminue pas la mise en réserve, mais elle l'intensifie (figure 4).

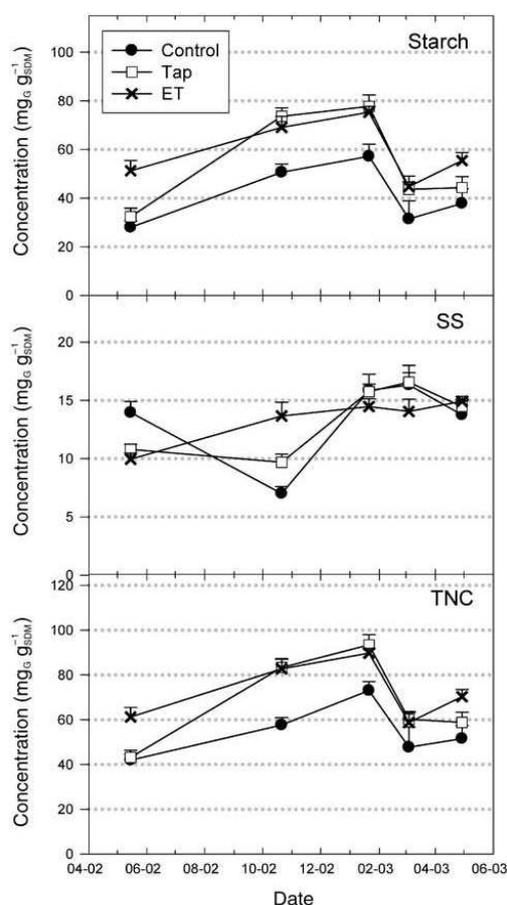


Figure 4. Mean carbohydrate concentration ( mgG gSDM ) in trunk wood, up to 200 cm, at five sampling dates. Each curve represents a treatment Abbreviations: SS, total soluble sugars; TNC, total non structural carbohydrates; Control, untapped; Tap, tapped without stimulation; and ET, tapped with ethylene stimulation. Silpi et al 2006.

Dans la vision communément acceptée des réserves des arbres, la croissance seule serait dotée d'une « force de puits » active, la mise en réserve n'étant qu'un « trop-plein » passif tamponnant les aléas de la disponibilité en assimilats. Mais il émerge depuis quelques années une vision plus active de leur fonctionnement, les dotant d'une 'force de puits' à part entière pouvant s'exercer au détriment des autres puits ; les arguments en faveur de ce nouveau concept demeuraient cependant assez indirects. Cette question est d'importance cruciale pour la compréhension de la pérennisation en conditions défavorables, où les réserves peuvent être un facteur critique de survie ; elle s'avère un des points-clés, bien que généralement ignorés, des modèles de croissance d'arbres à long terme (Le Roux et al., 2001).

D'après nos résultats, tout se passe comme si, soumise au stress répété des saignées, la plante « anticipait » une poursuite du prélèvement massif de ressources représenté par la saignée, et « investissait » dans l' « assurance réserves » au détriment de la croissance « pour » préserver sa pérennité (Chapin et al 1990). En termes plus prosaïques et scientifiques, la force du puits « réserves » est supérieure à celle représentée par la croissance, particulièrement en situation de risque. On a donc ici un argument direct en faveur d'un fonctionnement actif des zones de mise en réserve. Le fait que les arbres produisant le plus (sous DCA) sont également ceux qui accumulent le plus de réserves confirme l'hypothèse que les arbres tendent à ajuster leurs réserves à leur demande métabolique [A1]. Le mode d'exploitation de l'hévéa, qui permet de créer un puits artificiel, d'intensité variable, s'avère donc un modèle très intéressant pour l'étude des relations entre demande, stress et dynamique des réserves chez les arbres.

### **Rôle des différentes fractions glucidiques [A1]**

Du fait que l'amidon dans le bois s'est avéré de loin le glucide majeur à l'échelle du tronc et que sa gamme de variation est plus large que celle des autres composés, nous considérons qu'il constitue le réservoir à long terme, celui soutenant effectivement la demande en glucides, quand l'assimilation photosynthétique directe n'est pas suffisante. Inversement, dans le bois, les sucres solubles, se sont montrés moins variables ce qui confirme leur rôle de transport. En effet, par analogie, le niveau dans une conduite connectant des réservoirs a tendance à être plus stable que le niveau dans les réservoirs. Dans l'écorce, l'amidon a eu un comportement plus semblable à celui des sucres solubles du bois qu'à celui de l'amidon du bois. Non seulement les concentrations en amidon étaient beaucoup plus faibles et moins variables dans l'écorce que dans le bois, mais l'impact de la saignée y était très faible, voire inexistant, à l'échelle du tronc. De plus, il n'y avait quasiment pas de différences de teneur en amidon dans l'écorce entre le panneau saigné et celui non saigné, contrairement à ce qui était observé dans le bois. Ainsi, le rôle fonctionnel de l'amidon dans l'écorce semble proche de celui des sucres solubles du bois, c'est-à-dire un rôle de tampon intermédiaire.

Les concentrations en sucres solubles dans l'écorce étaient légèrement plus élevées que dans le bois, avec également une faible gamme de variation. Bien que nous n'ayons aucune information sur la proportion de sucres solubles localisée dans le phloème actif, les parenchymes et les vaisseaux laticifères, nous pouvons déduire que les sucres solubles de l'écorce représentent un compartiment de sucres « prêts-à-l'emploi », qui a tendance à être toujours plein, plutôt qu'un réservoir.

Pour conclure sur les rôles respectifs des différentes formes de glucides non-structuraux selon leur localisation dans le tronc, la dynamique observée et les réponses à la saignée ont montré que : l'amidon dans le bois est le compartiment de réserves à long terme, mobilisable sur

l'ensemble du tronc, même loin des puits principaux (y compris dans le panneau non-saigné) ; l'amidon dans l'écorce agit plus comme un tampon local, avec une concentration plus élevée aux alentours des puits (le panneau saigné) ; le saccharose dans le bois et dans l'écorce ne joue pas de rôle majeur dans des réserves mais sa dynamique est davantage liée au transport et à l'utilisation à court terme.

### **3.5 - Conclusion sur les effets de la saignée sur le fonctionnement du tronc**

La saignée, opération « locale » située au niveau du tronc, a un impact « global » sur de nombreux aspects du fonctionnement de l'arbre, et notamment sur la répartition des assimilats carbonés. Les effets s'étendent à des distances plus ou moins importantes de l'encoche de saignée, et dans le cas de la croissance à l'arbre entier.

L'évolution n'avait pas « prévu », chez l'hévéa, la saignée artificielle : l'existence de réserves ne suffit pas à compenser l'exploitation qui se traduit donc très rapidement par une réduction de la croissance de l'ensemble de l'arbre (détournement d'assimilats). En revanche, après la défoliation et en l'absence de croissance, la mobilisation massive des réserves permet une refoliation rapide. Alors que la respiration est en relation stable avec la croissance de l'arbre non saigné, la saignée représente logiquement une perturbation métabolique importante qui modifie fortement la respiration, selon un processus qui reste à interpréter. On attend en effet une respiration accrue par la saignée. Cependant, la respiration est délicate à interpréter car la mesure du CO<sub>2</sub> respiratoire est un facteur très sensible à la température instantanée, et dont l'observation peut de plus être biaisée par des remontées de CO<sub>2</sub> provenant du système racinaire. La saignée a, sur le moyen terme, un effet de dilution du Sac du latex sur une zone qui dépasse largement l'aire de drainage et de régénération (définie précisément par des seuils empiriques) : cette dilution s'installe sans doute progressivement au cours des saignées successives par des processus de ré-équilibre entre les différentes régions du tissu laticifère, qui l'emportent manifestement en rapidité sur les possibilités de rechargement du laticifère en Sac. En revanche, l'afflux d'assimilats vers la base du tronc, en période de photosynthèse active, induit par l'effet de puits de la saignée et véhiculé par la sève élaborée puis déchargé dans l'apoplaste de l'écorce du tronc, apparaît partiellement récupéré par le processus de mise en réserve sous forme d'amidon, peut-être du fait d'une adaptation visant à répondre à la nouvelle irrégularité de fonctionnement que fait apparaître la saignée.

## **4 - Adaptation aux zones marginales et aux changements climatiques**

*Les possibilités d'extension des plantations d'hévéa dans les zones marginales comme le Nord et le Nord-est de la Thaïlande dépendent en premier lieu de la résistance des arbres, leur capacité de survie en conditions adverses (saisons sèches pouvant atteindre 5 mois ou températures trop basses), puis de leur performance sous stress, leur capacité de croissance et de production de latex. S'il n'y a pas de relation directe entre accumulation de biomasse et production de latex chez l'hévéa (Gohet et al., 1996), la croissance détermine l'âge à partir duquel les hévéas atteignent une circonférence (50 cm) suffisante pour être saignés. Une croissance trop lente, entraînant une durée trop longue (plus de 7 ans) de la phase improductive peut être rédhibitoire.*

*Avant de s'attaquer au rôle de l'eau dans le fonctionnement laticifère lui-même, notre démarche a donc été d'étudier les relations entre la régulation stomatique et le fonctionnement hydraulique de jeunes hévéas afin de comprendre quel type de compromis*

entre perte d'eau et acquisition de carbone se met en place chez ces arbres sous stress hydrique. Ensuite, nous avons choisi de focaliser nos recherches sur les effets de la température sur la photosynthèse, parce que ce facteur semblait primordial pour l'acclimatation aux nouvelles zones d'extension et comme base nécessaire à la modélisation des variations saisonnières de l'acquisition de carbone par les plantations.

Deux thèses ont été conduites sur ce thème :

**Acquisition de carbone et statut hydrique en réponse au stress hydrique chez l'hévéa**, soutenue en 2004 par Krissada Sangsing.

Et

**Variations saisonnières de la photosynthèse et acclimatation à la température chez l'hévéa**, soutenue en 2008 par Boonthida Kositsup.

#### **4.1 - Paramétrage du modèle biochimique de photosynthèse de Farquhar et du modèle de conductance stomatique de Jarvis pour des feuilles d'hévéa**

Cette activité a été initiée sur 2 clones (RRIM600 et RRIT251) par K. Sangsing [B6] et poursuivie par B. Kositsup [A0, A2].

Les modèles de Farquhar (photosynthèse) et de Jarvis (conductance stomatique) ont été paramétrés pour l'hévéa. Le taux de carboxylation maximum ( $V_{c_{max}}$ ), la capacité de transport des électrons ( $J_{max}$ ), et le niveau de respiration en phase obscure ( $R_d$ ), ont été estimés à partir de relations établies entre les mesures des échanges gazeux et les paramètres climatiques au niveau de la feuille. Ces paramètres-clés se sont montrés corrélés avec la concentration d'azote dans les feuilles, cependant, lorsque les arbres sont jeunes, les conditions d'éclairement à l'intérieur de la canopée sont relativement homogènes et de ce fait les teneurs en azote varient peu.

Parmi les corrélations obtenues entre la conductance stomatique et les paramètres  $Q$ ,  $T_l$ ,  $D$ , et  $C_s$  (rayonnement, température de la feuille, déficit de pression de vapeur d'eau à la surface de la feuille, et concentration de l'air en  $CO_2$  à la surface de la feuille), l'influence de la température de la feuille sur la capacité photosynthétique, et surtout sur la conductance stomatique, est apparue particulièrement importante : une variation de 2 degrés autour de l'optimum de température réduirait la conductance stomatique de moitié.

Les différences observées entre clones concernant l'efficacité d'utilisation de l'azote des feuilles, ou la réponse de la conductance stomatique à la température sont des éléments qui peuvent contribuer à expliquer les différences de croissance observées au jeune âge entre les grands clones connus.

Ces modèles ont permis une bonne prédiction de l'assimilation photosynthétique et de la conductance stomatique à l'échelle d'une feuille.

#### **4.2 - Conductance hydraulique et sensibilité à l'embolie [A5, A6]**

Nous avons choisi d'étudier, chez deux clones (RRIM600 et RRIT251) ayant des potentialités de croissance contrastées pendant leur phase immature, dans quelle mesure le comportement des hévéas sous stress hydrique pouvait être relié aux propriétés hydrauliques du réseau conducteur, en particulier la conductivité hydraulique et la sensibilité à l'embolie (Cruziat et al., 2002).

Pour différentes positions du xylème (branche, pétiole, nervure médiane de foliole), l'embolie consécutive à un stress hydrique a été estimée par une technique hydraulique selon la méthode décrite par Sperry (Sperry et al., 1988) qui permet d'établir des courbes de vulnérabilité à l'embolie. L'équipement Xyl'Em (brevet Inra-Piaf) a été utilisé. Le xylème de l'hévéa apparaît relativement vulnérable à l'embolie, ce qui semble être le cas fréquent chez les arbres à feuilles caduques des tropiques humides. Des différences de sensibilité importantes ont été trouvées entre les organes (les branches sont les plus vulnérables ; les nervures centrales de feuilles sont moins vulnérables). Une différence importante a été trouvée entre les deux clones au niveau des pétioles des feuilles (RRIT251 est plus sensible à l'embolie que RRIM600). Les pétioles apparaissent comme l'organe le plus discriminant et le plus pratique pour comparer des clones dans une perspective de sélection pour la résistance au stress hydrique. Les observations conjointes de la perte de conductance hydraulique du xylème et de la conductance stomatique confirment l'idée que les stomates ne se ferment que peu avant le déclenchement possible d'embolies, permettant ainsi de maintenir la transpiration et l'assimilation le plus longtemps possible au cours d'une phase de stress hydrique [A6] (figure 5).

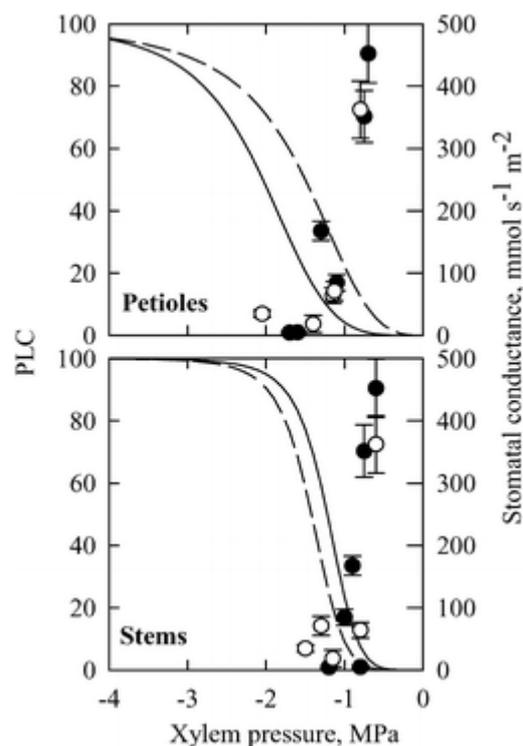


Figure 5. Leaf stomatal conductance versus xylem pressure in the petioles (upper panel) and the branches (lower panel) of RRIM600 (filled symbols, plain lines) and RRIT251 (open symbols, dotted lines) rubber clones. The lines are logistic fits of the vulnerability curves (PLC = percentage loss of conductivity). Sangsing et al 2004.

L'efficacité hydraulique, la pression hydrostatique du xylème et la conductance stomatique ont été mesurées (High Pressure Flow Meter). L'efficacité hydraulique a été estimée par la conductance hydraulique du xylème par unité de surface foliaire, pour les tiges, les pétioles et les branches entières. Les résultats montrent que le clone (RRIM600) ayant la plus forte croissance possède également la meilleure efficacité hydraulique, la conductance stomatique la plus élevée et des pressions de xylème moins négatives. Les différences de pressions entre les deux clones sont quantitativement cohérentes avec les différences de résistances hydrauliques et de transpiration foliaires. Nos résultats suggèrent que des variations

d'efficacité hydraulique pourraient expliquer des variations de conductance stomatique, de pressions de xylème, et, hypothétiquement, de potentialités de croissance entre clones de l'hévéa. [A5]

De plus, il ne semble pas y avoir de lien entre une efficacité hydraulique élevée et une forte sensibilité à l'embolie, puisque RRIM600 est plus efficace et moins sensible que RRIT251. Performance et résistance semble donc indépendants.

#### **4.3 - Modélisation de l'acquisition de carbone sous stress hydrique**

Sur la base de ces approches, la thèse de K. Sangsing a montré que l'utilisation du modèle RER (Regulation, Embolism, Resistance) (Cochard et al., 2002), qui simule la conductance stomatique en fonction de l'architecture hydraulique de l'arbre (répartition des résistances dans les différentes ramifications et organes) fournit une bonne prédiction de la transpiration d'arbres sous stress hydrique, alors que le modèle RATP (Radiation, Assimilation, Transpiration, and Photosynthesis) (Sinoquet et al., 2001), qui simule la distribution spatiale de la photosynthèse et de la transpiration dans une canopée complexe sur la base des modèles foliaires de Farquhar et de Jarvis et de l'architecture de la canopée, fournit une bonne prédiction de la photosynthèse et de la transpiration de jeunes hévéas non stressés. La combinaison des deux modèles permet donc de couvrir une large gamme de conditions climatiques.

Le stress hydrique imposé au cours d'une expérience en pots [B6] a provoqué la fermeture des stomates, une transpiration plus faible et une assimilation réduite, mais une plus grande efficacité d'utilisation de l'eau. Le stress hydrique a aussi réduit le potentiel hydrique foliaire qui était positivement corrélé à la conductance stomatique. La transpiration s'est arrêtée au potentiel minimum de  $-2$  MPa. Après 15 jours, RATP n'est plus capable de prédire correctement le taux de transpiration maximale chez le motif stressé (RATP ne rend pas compte de la baisse régulière de ce taux et le surestime de plus en plus) tandis que RER l'a simulée correctement sur le motif stressé à partir de 22 jours après l'arrêt de l'arrosage, c'est à dire à partir d'un certain niveau de stress et en dessous d'un certain seuil de transpiration. Une fonction globale de simulation de la transpiration maximale, conservant pour chaque simulation la valeur minimale obtenue (celle de RATP ou celle de RER), fournit une bonne simulation des mesures réalisées sans ou avec stress hydrique sur la durée complète de l'expérience (30 jours).

#### **4.4 - Acclimatation aux températures limitantes [A2]**

Le travail de thèse de B Kositsup a tout d'abord permis de déterminer la réponse de la photosynthèse maximale ( $A_{max}$ ) à une large gamme de température (10-40 °C), permettant de déterminer une température optimale d'environ 28°C (figure 6). L'étape suivante a donc été de comparer les paramètres photosynthétiques (la vitesse maximale de carboxylation,  $V_{c_{max}}$ , et la capacité de transport d'électrons,  $J_{max}$ ) de plants poussant à cette température optimale et de plants acclimatés pendant 3 semaines à une température relativement basse (18 °C), représentative des conditions de zones marginales, mais envisageables pour les plantations d'hévéa. Les hévéas ont montré une capacité d'acclimatation limitée. La température optimale a baissé (25 °C) pour les plants acclimatés à 18 °C, mais est restée cependant éloignée de la température d'acclimatation. Les capacités photosynthétiques (exprimées par  $V_{c_{max}}$  et  $J_{max}$  à la température de référence de 25°C) ont été réduites en relation avec une baisse de la

concentration en azote (et vraisemblablement en Rubisco). Il y a donc bien une acclimatation de l'appareil photosynthétique. De plus, les plants acclimatés à 18°C semblent moins capables de s'adapter à de rapides changements de température. Cependant, ces altérations ne sont pas suffisantes pour compromettre la survie et la croissance des hêvéas soumis à des températures voisines de 18 °C pendant quelques semaines.

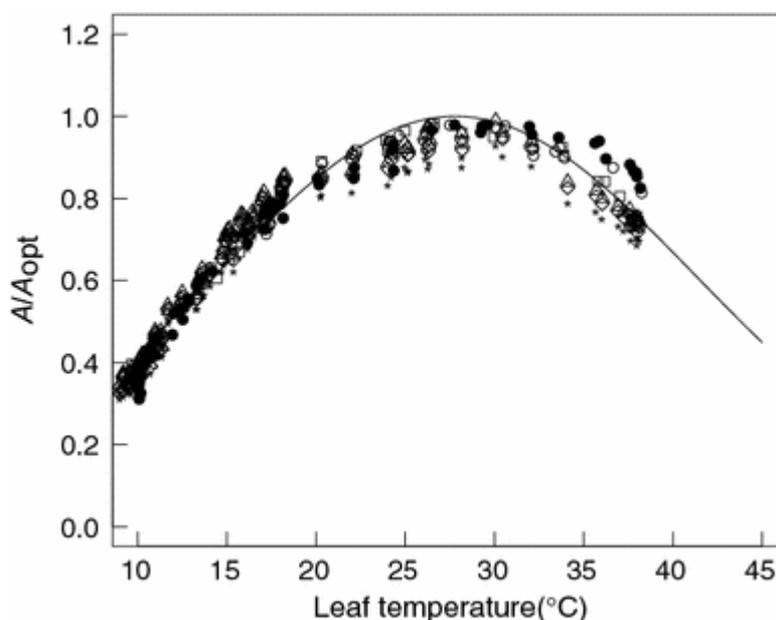


Figure 6. Example of temperature response of net CO<sub>2</sub> assimilation rate ( $A$ ) relative to values at optimal temperature ( $A_{opt}$ ) of six leaves grown in a growth chamber at 28°C. Leaf temperature ranged from 9 to 38°C.  $A$  was measured at an ambient CO<sub>2</sub> mole fraction of 350  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ . Different symbols represent different leaves. Kositsup et al 2009.

Cette étude a également permis d'affiner fortement l'estimation des paramètres  $J_{max}$  et  $V_{c_{max}}$ , nécessaires à la modélisation de l'assimilation en fonction du climat et de déterminer l'énergie d'activation de ces paramètres, nécessaire pour s'affranchir des effets de la température en vue d'étudier l'influence d'autres facteurs (âge, position, saison).

#### **4.5 - Variations de l'assimilation, des capacités photosynthétiques et de la conductance stomatique avec l'âge des feuilles et leur position dans la canopée [A0].**

Dans l'optique de modéliser l'assimilation de carbone à l'échelle de l'arbre et de la canopée en conditions réelles, nous avons tout d'abord paramétré  $J_{max}$  et  $V_{c_{max}}$  pour 3 clones (PB260, RRIM600, RRIT251) en champ sur des arbres de 2 ans. De plus, pour tenir compte de l'effet de l'âge des feuilles et de leur position dans la canopée, nous nous sommes servis de la rythmicité de la croissance des hêvéas qui se traduit par une architecture étagée, où les feuilles de chaque étage appartiennent à une même unité de croissance et sont donc du même âge. Il est facile de déterminer a posteriori à quelle unité de croissance appartient une feuille donnée et donc son âge approximatif.

Les résultats ont montré que la photosynthèse maximale ( $A_{max}$ ) décroît davantage avec l'âge des feuilles (estimé par le rang d'unité de croissance) que les capacités photosynthétiques ( $J_{max}$ ,  $V_{c_{max}}$ ). L'efficacité d'utilisation de l'azote (NUE) décroît également avec l'âge, alors que  $J_{max}$  et  $V_{c_{max}}$  ne sont pas corrélées avec la teneur en azote. Plutôt que les capacités

photosynthétiques, le paramètre qui semble déterminer la baisse d'assimilation avec l'âge est la conductance stomatique ( $g_s$ ), qui varie fortement entre unités de croissances et est très fortement corrélée avec  $A_{max}$ .

L'effet 'unité de croissance' est bien plus fort que l'effet clone sur la photosynthèse ( $A_{max}$ ), les capacités photosynthétiques ( $V_{cmax}$ ,  $J_{max}$ ) et la conductance stomatique ( $g_s$ ). L'unité de croissance est donc un paramètre bien adapté pour caractériser les feuilles de la canopée des hévées en vue de modéliser leur photosynthèse, même si des effets de position (les unités de croissance âgées sont situées à la base des branches) se superposent aux effets de l'âge.

Enfin, ces données ont montré qu'une attention particulière doit être portée à la régulation de la conductance stomatique, puisque ce paramètre semble plus déterminant que les capacités photosynthétiques des feuilles pour estimer les variations de l'assimilation au sein de la canopée.

L'étape suivant de ce travail (en cours d'analyse) a été le suivi des variations saisonnières sur ces arbres de 2 ans et le suivi des principaux paramètres ( $A_{max}$ ,  $J_{max}$ ,  $V_{cmax}$ ,  $g_s$ ,  $N$ ,...) dans la canopée d'arbres plus âgés, dans une parcelle où sont mesurés les échanges gazeux ( $CO_2$ , eau) à l'échelle de l'écosystème, par eddy-covariance.

## **5 - De la plante à l'écosystème : flux de $CO_2$ et séquestration de C dans les différents compartiments (plante et sol).**

A partir de 2006, mon champ de recherche a fortement évolué, s'inscrivant dans une des priorités stratégiques de mon institut, la prise en compte des impacts et services écologiques, compréhension des interactions entre pratiques agricoles et dynamiques écologiques.

L'objet de notre étude est maintenant l'écosystème plantation et une des sorties majeures recherchées est l'impact de ces plantations sur les bilans de carbone et les bilans hydriques.

La mise en place d'un site et d'un programme de mesure des flux de carbone, d'eau et d'énergie de l'écosystème hévée (Rubberflux) a donc constitué le pivot de mes activités scientifiques, afin d'évaluer les capacités de séquestration de carbone des plantations d'hévée et leur bilan hydrique.

Cette évolution n'est pas seulement un changement d'échelle (de la plante à la parcelle), elle met en jeu des concepts et des méthodologies différentes. J'ai donc du m'investir dans un travail d'appropriation de ces concepts et méthodes, relevant de la bioclimatologie physique davantage que de la physiologie ou de la biologie. Pour ce faire, j'ai bénéficié de l'appui de mes collègues de l'UR 80 (Olivier Roupsard, Yann Nouvellon) et j'ai effectué une formation à l'INRA Bordeaux (UR Ephyse).

Il a fallu tout d'abord monter le réseau de compétences nécessaire à la conduite de ce programme. Mon action a donc consisté à réunir autour de ce projet des spécialistes des mesures de flux (Jean-Marc Bonnefond, INRA Ephyse, Bordeaux), de l'écophysiologie des plantations tropicales (Olivier Roupsard, UR 80 qui a conduit un projet similaire sur cocotier au Vanuatu) et nos partenaires de KU et du DoA. Parmi ces derniers, je me suis attaché à identifier de jeunes scientifiques qui puissent porter le projet.

La seconde partie du programme a été la mise en place du site de mesures sur le terrain. Mesurer des flux à l'échelle de l'écosystème est une opération difficile qui réclame l'installation d'un équipement lourd. En particulier, les instruments principaux (analyseurs de gaz, anémomètre sonique et station météo) doivent être installés sur une tour, au-dessus de la

canopée (soit à 25 m dans notre cas) et l'acquisition des mesures doit être continue et automatisée. Mais il est également important d'acquérir dans le même temps des données de flux de sève, de respiration du sol de croissance racinaire, etc. Faire fonctionner l'ensemble d'un tel système en continu en conditions de plantation tropicale est un réel défi technique et de management.

Le principal résultat de mon action est donc la mise en place réussie d'un très rares sites de mesure de flux en plantation tropicale dans le Sud-Est Asiatique. A ce jour, 36 mois de données ont été acquis et sont en cours d'analyse. Notre site est intégré au réseau Asiaflux, qui réunit les projets de mesure de flux dans les écosystèmes terrestre en Asie (Japon, Chine, Corée, Taiwan, Malaisie, Inde, Bangladesh, Thaïlande,...). Nos activités sont présentées dans les manifestations de ce réseau (website [B2], congrès annuel [D2, D9]) et nos données seront partagées sur la base de données Asiaflux, après leur publication.

Au-delà des mesures de flux, notre travail vise à la compréhension des mécanismes qui les sous-tendent, afin de pouvoir proposer des modèles de prévision des bilans de CO<sub>2</sub> et bilan hydrique en fonction du climat et des modes d'exploitation des plantations. Cette analyse se décline en 3 opérations, chacune faisant l'objet d'une thèse de doctorat dont je suis le principal encadrant.

*Composante 1 : Effet du stress de température (froid et chaud) sur la photosynthèse, modélisation de l'acquisition de carbone à l'échelle de la canopée. Boonthida Kositsup, soutenance octobre 2008.*

Cette thèse a été présentée dans le chapitre précédent.

*Composante 2 : Production primaire nette, évolution de la biomasse aérienne et racinaire. Naruenat Chairungsee, 2007-2010. [D3]*

Nous attachons une importance particulière au suivi de LAI, en croisant plusieurs approches, et de la dynamique racinaire. En effet, les racines fines sont responsables d'une grande part de la respiration du sol, mais leur contribution est mal prise en compte lorsqu'on travaille en simples bilans de biomasse. Relier la croissance, la mortalité et le renouvellement des racines fines aux paramètres climatiques est essentiel pour établir un bilan de carbone fiable de l'écosystème.

*Composante 3 : Utilisation de l'eau et bilan hydrique de l'arbre à la parcelle, 2007-2010, collaboration avec IRD (F.Do). [D7, D11]*

Nous pouvons mesurer l'évapotranspiration de l'écosystème en continu, par eddy-covariance. En croisant ces données avec des mesures de teneur en eau du sol et de flux de sève, nous avons accès à la partition transpiration des arbres – évaporation du sol et pouvons calculer la conductance de la canopée. Là aussi, l'important est de relier ces données aux facteurs climatiques pour comprendre le fonctionnement hydrique de la plantation. En particulier, on cherche à déterminer où se situent les freins hydrauliques dans l'arbre et l'évolution saisonnière de cette composante.

## 6 - Perspectives

Les sites de mesure de flux sur plantations tropicales, comme le notre sur hévéa, se situent dans des conditions climatiques et de sol qui permettent une activité biologique élevée sur de longues périodes de l'année, par rapport aux sites tempérés ou de régions sèches. Les flux (photosynthèse, respiration, transpiration évapotranspiration) se situent donc à l'extrémité haute des gammes lorsqu'ils sont analysés dans des comparaisons inter-sites (Luyssaert et al., 2007). Les biomasses accumulés (NPP) sont également souvent très élevées, comparables à celles des forêts naturelles tropicales humides [D1]. Ces données extrêmes sont très utiles

pour les méta-analyses, les bilans à grande échelle (continentale ou mondiale), mais aussi pour toutes les approches de modélisation, en particulier pour le paramétrage. Or de tels sites, pour d'évidentes raisons de difficultés opérationnelles sont rares, ce qui confère donc à nos données une valeur certaine.

Mon unité de rattachement, l'UPR Cirad « Fonctionnement et pilotage des écosystèmes de plantations » rejoint l'UMR INRA/IRD/Montpellier Supagro « Eco&sols » pour fonder une nouvelle UMR : « **Ecologie fonctionnelle & Biogéochimie des Sols & des Agro-écosystèmes** », qui garde l'acronyme **Eco&sols**. Cette nouvelle UMR se fixe l'objectif ambitieux de répondre à la question générique de recherche : « Dans une démarche d'écologie fonctionnelle, quel est le rôle des organismes du sol et des plantes, ainsi que des interactions entre eux et avec leur milieu, dans les cycles biogéochimiques C, N et P au sein des agro-écosystèmes ? » Il s'agit de décrire, comprendre et prévoir les processus écologiques de régulation des flux de C et nutriments (N, P).

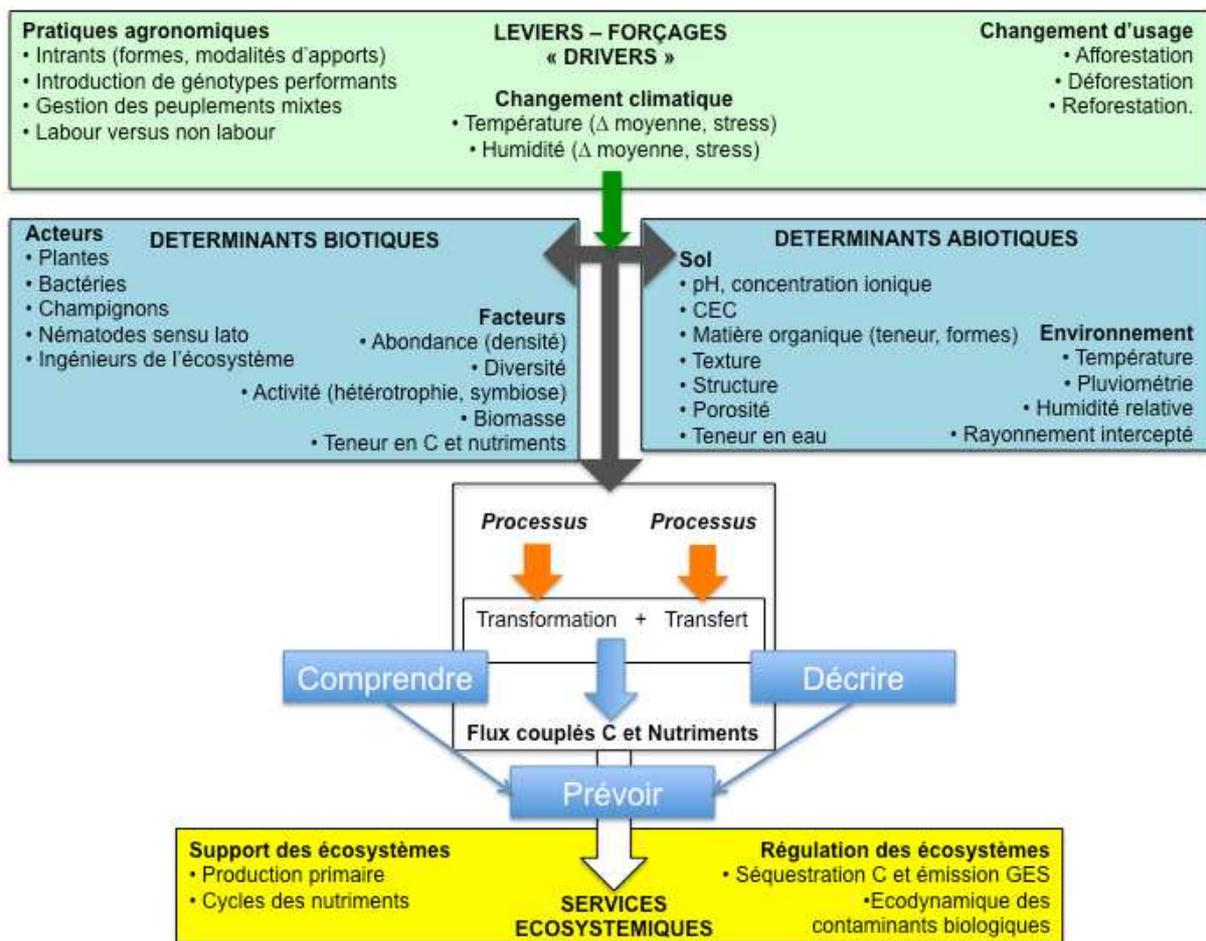


Figure 7. Représentation schématique du cadre général des activités de l'UMR Eco&Sols

J'interviendrai dans l'axe 3 de cette unité : « Carbone et changements globaux » dont la question scientifique spécifique est : « Quels sont les facteurs et processus majeurs qui déterminent la production et la séquestration du carbone au sein des agro-écosystèmes ? »

L'enjeu de ce thème est de coupler le fonctionnement de la plante et celui du sol. Les travaux seront en conséquence organisés autour de la fonction puits et de la fonction source des composantes sol et plante.

Deux hypothèses sont à l'amont de nos questions de recherche :

- Les types d'usages et les modes de gestion des terres influencent ces fonctions et par conséquent la productivité et la séquestration du C. L'évaluation et la modélisation du fonctionnement des systèmes fourniront des bases objectives pour orienter les choix en vue d'une intensification écologique des agro-écosystèmes.
- La variabilité des situations actuelles, dans l'espace et/ou dans le temps peut être exploitée ou manipulée expérimentalement pour estimer certaines conséquences des changements globaux sur les services écosystémiques et sur la vulnérabilité des agro-écosystèmes.

Notre objectif finalisé est dans un contexte d'intensification écologique et d'adaptation des agro-écosystèmes face aux changements globaux, d'identifier les usages et les modes de gestion des terres qui maximisent les services écosystémiques de production et de séquestration de C.

### **6.1 - Le carbone dans le sol à l'échelle de l'écosystème.**

Globalement, les stocks de C dans le sol (1500-2000 milliard de t, dont 800 dans les 30 premiers centimètres) dépassent ceux de l'atmosphère (760 milliard de t) et de la végétation réunis (600 milliard de t, réf). Le devenir du C dans le sol est donc un facteur prépondérant pour l'établissement des bilans (Guo and Gifford, 2002). Ceux-ci résultent de larges flux entrants (assimilation par les plantes, transferts via les racines et les litières) et sortant (minéralisation de la m.o., respiration par les organismes autotrophes et hétérotrophes). Les deux-tiers de la respiration des écosystèmes forestiers proviennent du sol ou de la litière (Janssens et al. 2001). Cependant, malgré son importance, le flux de C vers le sol, demeure certainement le flux le moins bien décrit dans les écosystèmes terrestres (Litton and Giardina, 2008). Cette question est au centre du thème de recherche 'Carbone et changements globaux' (M'Bou et al., 2008; Marsden et al., 2008; Nouvellon et al., 2008).

Un grand nombre d'organismes interviennent en plus des végétaux : symbiontes comme les mycorhizes et les bactéries fixatrices d'azote, micro-organismes de la rhizosphère qui se nourrissent des exsudats racinaire, saprophytes qui dégradent les résidus organiques (racines, litières aérienne), macrofaune (vers, insectes),... (Raich & Schlesinger 1992, Nadelhoffer & Raich 1992, Epron et al. 1999, 2001, Ngao et al. 2005, Högberg & Read 2006). Il est probable que les changements climatiques en cours perturbent largement ces fonctions et modifient la proportion de C alloué aux différents compartiments souterrains, mais selon les écosystèmes et le niveau de variation, les effets sur l'émission de GES pourront être positifs (amortissement) ou au contraire aggravant. A l'échelle de la parcelle ces variations sont dues à (i) des changements de la productivité primaire aérienne et souterraine, (ii) des changements de la partition de la productivité primaire entre structures persistantes des plantes, chutes de litière et exportations, (iii) des modifications du niveau et de la qualité des restitutions organiques (Jenkinson et al. 1991), (iv) des modifications des vitesses de minéralisation (CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub>) de la MO du sol (Schimel 1995), (v) des transferts (dépôt, érosion, ruissellement, lixiviation) de MO sous formes solide et soluble (Chan 2001). Ces perturbations du cycle du C vont de pair avec une perturbation des cycles des autres éléments, et en particulier ceux de N et P.

Un verrou scientifique porte sur le rôle des litières aériennes et souterraines (quantité, qualité, périodicité des apports) sur la partition de la production nette des écosystèmes entre la plante (ses différents organes) et le sol (ses différents compartiments de stockage), selon les conditions pédoclimatiques et les modes de gestion des sols susceptibles d'affecter ce rôle. En particulier, la dynamique des racines et la contribution des exsudats racinaires et des mycorhizes sont des éléments sur lesquels des efforts de recherches sont nécessaires (Baggs,

2006). Les méthodologies d'évaluation de la durée de vie des racines fines et de leur turn-over, qui ont une forte influence sur les flux de C depuis les plantes vers le sol, sont encore loin de faire l'unanimité (Pierret et al 2005).

## **6.2 - Bouclage des bilans de carbone, décalage entre NEE et NPP.**

On s'aperçoit qu'il est souvent difficile de boucler les bilans de carbone en comparant les entrées nettes de carbone par la photosynthèse (NEE) et les accroissements de biomasse (NPP) sur une année (Navarro et al., 2008), ce qui montre l'importance de la compréhension des transferts internes à l'écosystème. Les différents écosystèmes et types de production que nous étudions diffèrent en effet fortement dans la répartition de la biomasse assimilée entre les compartiments de l'arbre. Ainsi sur eucalyptus, l'essentiel de la NPP est alloué au bois, qui est le produit commercial exporté de la parcelle, au détriment de la litière, alors que sur cocotier, plus de 88% de la NPP est allouée à des organes à turn-over rapide, dont seule une petite partie (coprah) est exportée. Le reste de la NPP participe à la formation d'une importante litière qui influence fortement le fonctionnement des sols et la dynamique de la matière organique [D1].

A l'échelle de l'arbre, il y a un feed-back entre l'allocation du C assimilé entre les différents organes et la contribution de chaque organe à l'acquisition et à la consommation des ressources, ce qui détermine la croissance globale du système, mais aussi le transfert du C à la rhizosphère et finalement la séquestration de C dans l'écosystème. Ainsi, une fertilisation minérale conduit souvent à une augmentation du rapport aérien/souterrain, mais aussi à une augmentation de la respiration (Giardina et al., 2003). Si l'allocation de C vers les racines fines décroît (Jourdan et al., 2008), une fertilisation minérale peut avoir un impact négatif sur le transfert de C vers le sol et donc la séquestration (Giardina et al., 2003). Par contre, une augmentation de la teneur en CO<sub>2</sub> atmosphérique peut se traduire par une augmentation du C minéral du sol (Hoosbeek and Scarascia-Mugnozza, 2009).

### 1. Variation saisonnière de la demande et nécessité d'un tampon

De plus, la demande en C (sur laquelle agit le producteur via le mode de conduite et d'exploitation) régule souvent l'activité photosynthétique elle-même (Franck et al., 2006; Vaast et al., 2005) et la NPP peut dépendre avant tout de l'activité des puits (nombre de fruits par exemple, ou régénération du latex induite par la saignée chez l'hévéa). Par conséquent un découplage temporel survient fréquemment entre l'assimilation du C et l'accumulation de biomasse (Mialet-Serra et al., 2008; Navarro et al., 2008). Ce découplage met nécessairement en jeu la synthèse et la mobilisation de réserves. En particulier, les racines ont souvent des périodes de croissance décalées par rapport aux parties aériennes, par exemple un démarrage précoce, avant la croissance des feuilles au printemps chez certaines espèces tempérées (réf). Dans le même temps, les pivots racinaires et les grosses racines constituent des organes de réserves majeurs chez de nombreux ligneux (Lacointe et al 1993, Barbaroux et al 2003 Wurth et al 2005).

On voit donc bien que cette question des réserves est fondamentale pour la compréhension des bilans de carbone non seulement à l'échelle de l'arbre, mais à l'échelle de l'écosystème. Il nous paraît donc prioritaire de mieux comprendre la dynamique de ces réserves, notamment du fait que nous avons montré qu'elles peuvent entrer en compétition avec la croissance [A1, A3] et de les intégrer à l'échelle de l'écosystème, ce qui constitue un champ de recherche à peine défriché (Gaudinski et al., 2009).

À la conjonction de ces questions la contribution des réserves à la croissance des racines est une question-clé (Gaudinski et al 2009) pour comprendre la dynamique du carbone dans les écosystèmes. Cette question, sur laquelle je compte maintenant axer mon projet de recherche, est en fait un aspect particulier d'une question plus large qui est le temps de résidence du carbone dans les différents compartiments de l'écosystème et sa relation avec les flux (photosynthèse, respiration, NEE) entre l'écosystème et l'atmosphère. Pour l'étudier, en plus des méthodes déjà mises en œuvre (dynamique des racines, respiration du sol, dynamique des réserves,...), les approches isotopiques (abondance naturelle et marquage  $^{13}\text{C}$ ) s'avèrent indispensables à mettre en œuvre pour tracer les carbohydrates dans leur cycle atmosphère-plante-sol.

### **6.3 - Le C est-il limitant pour la croissance des arbres ?**

D'un point de vue plus fondamental, ces recherches devraient aussi contribuer au débat sur la limitation de la croissance des arbres par le C. Les premières études suivant la prise de conscience de l'accroissement de la teneur en  $\text{CO}_2$  de l'atmosphère faisaient l'hypothèse qu'il devait en résulter une augmentation de la croissance des arbres (« fertilisation  $\text{CO}_2$  »). Mais les résultats d'essais FACE, Free Air Carbon dioxide Enrichment, (Körner, 2006; Millard et al., 2007) et l'observation de situations où l'assimilation de C est limitée par les conditions climatiques (Hoch and Körner, 2003; Millard et al., 2007) n'ont pas confirmé cette hypothèse. Parallèlement, le fait que chez les arbres, aussi bien en conditions tempérées (Hoch et al 2003) que tropicales (Wurth et al 2005), le niveau de réserves hydrocarbonées se révèle relativement peu variable, a été interprété comme la démonstration que le carbone n'est pas limitant pour la croissance (Millard et al., 2007). Non seulement, on n'observe jamais de vidange totale similaire à ce qui se rencontre pour l'azote (Cooke and Weih 2005), mais la plupart des arbres conservent un niveau de réserves qui pourrait leur permettre de refaire 4 fois leur feuillage (Hoch et al 2003). De plus, certains arbres (Latt et al., 2001) Wurth et al 2005, (Sanz-Perez et al., 2009) et buissons (Palacio et al., 2007) accumulent du C en saison sèche, alors que la croissance est arrêtée, ce qui suggère que ce n'est alors pas le C qui limite cette dernière. Cependant, nos résultats montrant qu'en réponse à la saignée, les hétérophytes accumulent davantage de réserves, au détriment de la croissance, indiquent que le C peut bien s'avérer limitant pour le fonctionnement des arbres, mais que la croissance n'est pas forcément le puits le plus prioritaire. Le maintien d'un volant de réserves au plus fort de la période de croissance peut s'avérer nécessaire pour la survie des arbres sur le long terme. Un déficit de mise en réserve peut se traduire par une surface foliaire réduite l'année suivante, entraînant l'arbre dans un cercle vicieux qui peut s'avérer fatal en cas d'attaque parasitaire (Marçais and Bréda 2007). C'est pourquoi certains modèles ajustent maintenant la croissance foliaire (LAI) sur le niveau de réserve en début de saison végétative et spécifient que l'allocation vers les réserves devient prioritaire lorsque leur niveau baisse excessivement (Davi et al 2009). Les réserves interviennent également ponctuellement, lorsque les conditions ne permettent pas à l'offre photosynthétique de suffire aux besoins, par exemple au cours d'épisodes secs qui imposent une fermeture des stomates (Legros et al., 2009; Palacio et al., 2007). Une perspective importante des travaux que j'envisage de développer est donc d'alimenter ce débat et de mieux comprendre les stratégies mise en place par les arbres face au changement climatiques. Les interactions entre les différentes ressources (eau, minéraux, C) sont déterminantes dans cette perspective. Ainsi, sous climat froid, la température de l'air est vraisemblablement un facteur plus limitant que la disponibilité en eau ou en éléments minéraux, mais sous climat chaud, c'est vraisemblablement l'inverse. C'est pourquoi certains auteurs (Litton and Giardina, 2008) font l'hypothèse qu'une augmentation des températures se traduira par une

allocation préférentielle aux racines, pour améliorer l'accès aux ressources édaphiques, devenues limitantes.

## 6.4 - Grandes lignes de mise en œuvre

### Ecosystème modèle

L'hévéa demeure un modèle de choix car il offre de grandes possibilités de modulation de la demande en C par la saignée. De plus, l'étude de la dynamique des réserves est un outil qui pourra être utilisé dans l'évaluation des clones et des systèmes d'exploitation. Par ailleurs, notre site d'étude a vu sa pérennité renforcée par la mise en place d'une plateforme de recherche Franco-Thaï 'Hevea Research Platform in Partnership. L'écosystème « plantation d'hévéa en Thaïlande » demeurera donc le principal support de ce projet de recherche à court terme.

Cependant, des études complémentaires sont conduites au sein de l'UMR Eco&Sols sur d'autres systèmes pour lesquels on bénéficie déjà d'importants jeux de données sur les dynamiques de la NPP, des racines, des litières, ainsi que sur les flux de C plante-atmosphère et la respiration du sol, grâce à des sites ateliers bien équipés. Il s'agit des plantations d'eucalyptus (Congo et Brésil) et des systèmes agroforestiers-café au Costa-Rica. Dans ce dernier cas, l'étude des réserves a été initiée (en relation avec la production de grains), alors que sur eucalyptus, la dynamique de l'allocation de C au compartiment souterrain (TBCF) va faire l'objet d'une thèse. Ce sont donc deux écosystèmes pour lesquels cette question de la contribution des réserves aux cycles du C est appelée à être étudiée, en collaboration avec les équipes en place.

### Méthodes

Les mesures de flux par eddy-covariance et par suivi de la dynamique de biomasse ainsi que le suivi de la respiration du sol se poursuivront pour estimer la NEE et la NPP. L'accent sera mis sur la dynamique de dégradation des litières et la partition autotrophe/hétérotrophe de la respiration du sol.

Sur la base des dynamiques de biomasse et des données de teneur en carbohydrates de réserve (amidon et sucres solubles) des différents compartiments, une étape importante sera d'établir des modèles de dynamique des quantités (pools) de C, à l'échelle de l'arbre et de l'écosystème.

Du fait que notre équipe est maintenant intégrée à une unité possédant de fortes compétences sur le compartiment sol, les flux de C entre litières, matière organique, C minéral et respiration pourront être étudiés de façon beaucoup plus complète, afin de renseigner des modèles de flux à l'échelle de l'écosystème. Je serai donc appelé à travailler en interaction avec les spécialistes de ces questions.

Au-delà de la poursuite d'opérations en cours ou de l'exploitation de données, je souhaite développer une approche plus spécifique pour suivre le devenir du carbone depuis son assimilation par la photosynthèse jusqu'au sol et à sa ré-emission (respiration) : **le marquage isotopique au  $^{13}\text{C}$** . Le traçage du carbone peut être réalisé après marquage au  $^{13}\text{CO}_2$  de la couronne d'arbres en champ. Après un marquage de courte durée (quelques heures), les teneurs en  $^{13}\text{C}$  seront mesurées dans les différentes parties de l'arbre (feuilles, phloème, différents organes de la plante), avec une attention particulière sur les fractions non structurales (amidon et sucres solubles principalement). Les méthodes de suivi du dépôt du carbone marqué dans les structures restent à préciser, car les cernes de croissance ne sont pas

toujours nets sur les espèces tropicales. Le  $^{13}\text{C}$  sera également suivi dans les fractions respirées, dans les microorganismes du sol et dans le sol lui-même.

Les difficultés techniques de cette opération ne sont pas à négliger, mais nous inspirerons de l'expérience acquise dans le cadre du projet CATS (Integrated Monitoring Of Carbon Allocation In Tree And Soil, Epron 2007) qui réalise actuellement une telle étude en conditions réelles sur pins, hêtres et chênes de taille similaire (une vingtaine de m de hauteur) aux hévéas adultes. Nous chercherons bien entendu à associer certaines équipes de ce projet (UMR EEF Nancy, Daniel Epron en particulier) à notre démarche.

Dans un premier temps, nous n'envisageons pas de suivre le  $^{13}\text{C}$  à haute fréquence dans les flux respiratoires, ce qui nécessiterait de se doter de Tuneable Diode Laser Spectrophotometer (TDLS), mais de procéder de façon plus classique, par échantillonnage et dosage au laboratoire par spectroscopie de masse.

Un intérêt particulier de l'hévéa pour ce type d'étude est la possibilité de récupérer du latex par saignée quasiment à tout moment et à différentes hauteurs du tronc, ce qui permettra de suivre facilement la dynamique du carbone assimilé, des feuilles vers le phloème du tronc. De plus cette étude permettra de répondre à une question à la fois fondamentale et appliquée qui est la contribution relative des réserves et du C récemment assimilé dans la biosynthèse du poly-isoprène. En abondance isotopique naturelle, l'étude du latex sera également intéressante pour nous renseigner sur les voies métaboliques de sa synthèse.

## 7 - Références

- Atzmon N, Reuveni O and Riov J 1994 Lateral root-formation in pine-seedlings .2. the role of assimilates. *Trees-Structure and Function* 8, 273-277.
- Baggs E M 2006 Partitioning the components of soil respiration: a research challenge. *Plant and Soil* 284, 1-5.
- Barbaroux C, Bréda N and Dufrêne E 2003. Distribution of above-ground and below-ground carbohydrate reserves in adult trees of two contrasting broad-leaved species (*Quercus petraea* and *Fagus sylvatica*). *New Phytologist* 157, 605–615.
- Chan KY. 2001. Soil particulate organic carbon under different land use and management. *Soil Use and Management*, 17, 217-221.
- Chapin, F. S., Schulze, E. D. and Mooney, H.A. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 21, 423-447.
- Cochard H, Coll L, Le Roux X and Ameglio T 2002 Unraveling the effects of plant hydraulics on stomatal closure during water stress in walnut. *Plant Physiology* 128, 282-290.
- Cooke JEK, Weih M. 2005. Nitrogen storage and seasonal nitrogen cycling in *Populus*: bridging molecular physiology and ecophysiology. *New Phytologist* 167, 19–30.
- Cruziat P, Cochard H and Ameglio T 2002 Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Annals of Forest Science* 59, 723-752.
- D'Auzac J, Jacob J-L, Prévôt J-C, Clément A, Gallois R, Crestin H, Lacote R, Pujade-Renaud V and Gohet E 1997 The regulation of cis-polyisoprene production (natural rubber) from *Hevea brasiliensis*. In: *Recent research developments in plant physiology*. Vol. 1. - Trivandrum: Research Singpost, 273-332
- Davi H, Barbaroux C, Francois C, and Dufrêne E 2009. The fundamental role of reserves and hydraulic constraints in predicting LAI and carbon allocation in forests. *agricultural and forest meteorology* 149, 349–361.
- Epron D, Farque L, Lucot E et al. 1999 Soil CO<sub>2</sub> efflux in a beech forest: the contribution of root respiration. *Annals of Forest Sciences*, 56, 289–295.
- Epron D, Le Dantec V, Dufrêne E et al. 2001 Seasonal dynamics of soil carbon dioxide efflux and simulated rhizosphere respiration in a beech forest. *Tree Physiology*, 21, 145–152.
- Epron D 2008. Integrated Monitoring of carbon allocation in tree and soil (CATS). ANR-07-BLAN-0109.
- Franck N, Vaast P, Genard M and Dauzat J 2006 Soluble sugars mediate sink feedback down-regulation of leaf photosynthesis in field-grown *Coffea arabica*. *Tree Physiology* 26, 517-525.
- Gaudinski J B, Torn M S, Riley W J, Swanston C, Trumbore S E, Joslin J D, Majdi H, Dawson T E and Hanson P J 2009 Use of stored carbon reserves in growth of temperate tree roots and leaf buds: analyses using radiocarbon measurements and modeling. *Glob. Change Biol.* 15, 992-1014.
- Giardina CP, Ryan MG, Binkley D and Fownes JH (2003) Primary production and carbon allocation in relation to nutrient supply in a tropical experimental forest. *Glob Change Biol* 9:1438-1450.
- Gohet E and Chantuma P 2003 "Double cut alternative" tapping system (DCA): Towards improvement of yield and labour productivity of Thailand rubber smallholdings. In: *IRRDB Workshop on Exploitation Technology*, 15 -18 December 2003, Kottayam, India. - 22 p.

- Gohet E, Prévôt J-C, Eschbach J-M, Clément A and Jacob J-L 1996 Clone, croissance et stimulation, facteurs de la production de latex. *Plantations, Recherche, Développement* 3(1), 30-38.
- Guo L B and Gifford R M 2002 Soil carbon stocks and land use change: a meta analysis. *Glob. Change Biol.* 8, 345-360.
- Hallé, F., Martin, R.: Etude de la croissance rythmique chez l'Hevea (*Hevea brasiliensis* Mull. -Arg. Euphorbiacees - Crotonoidees).-Adansonia., 8: 475-503, 1968.
- Hinchee M A W and Rost T L 1992. The control of lateral root development in cultured pea-seedlings .2. root fasciation induced by auxin inhibitors. *Bot. Acta* 105, 121-126.
- Hoch G and Körner C (2003) The carbon charging of pines at the climatic treeline: a global comparison. *Oecologia* 135:10-21.
- Hoch G, Richter A. and Körner C. 2003. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. *Plant Cell Environ.* 26(7), 1067-1081
- Högberg P and Read DJ 2006. Towards a more plant physiological perspective on soil ecology. *Trends in Ecology & Evolution.* 21(10):548-554
- Hoosbeek M and Scarascia-Mugnozza G (2009) Increased Litter Build Up and Soil Organic Matter Stabilization in a Poplar Plantation After 6 Years of Atmospheric CO2 Enrichment (FACE): Final Results of POP-EuroFACE Compared to Other Forest FACE Experiments. *Ecosystems* 12:220-239.
- Janssens I.A., Lankreijer H., Metteucci G., Kowalski A.S., Buchmann N., Epron D., Pilegaard K., Kutsch W., Longdoz B., Grünwald T., Montagnani L., Dore S., Rebmann C., Moors E.J., Grelle A., Rannik Ü., Morgenstern K., Oltchev S., Clement R., Gudmundsson J., Minerbi S., Berbigier P., Ibrom A., Moncrieff J., Aubinet M., Bernhofer C., Jensen N.O., Vesala T., Granier A., Schulze E.-D., Lindroth A., Dolman A.J., Jarvis P.G., Ceulemans R. and Valentini R. 2001 Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests. *Global Change Biology*, 7, 269-278
- Jenkinson DS, Adams DE and Wild A 1991. Model estimates of CO2 emissions from soil in response to global warming. *Nature* 351: 304-306.
- Jacob J-L, Prévôt J-C, Lacrotte R and Eschbach J-M 1995 Le diagnostic latex. *Plantations, Recherche, Développement.* 2(2), 33-37.
- Jourdan C, Rey H and Guedon Y 1995 Architectural analysis and modelling of the branching process of the young oil-palm root system. *Plant and Soil* 177, 63-72.
- Jourdan C, Silva EV, Goncalves JLM, Ranger J, Moreira RM and Laclau JP (2008) Fine root production and turnover in Brazilian Eucalyptus plantations under contrasting nitrogen fertilization regimes. *Forest Ecology and Management* 256:396-404.
- Körner C (2006) Plant CO2 responses: an issue of definition, time and resource supply. *New Phytologist* 172:393-411.
- Lacote R, Obouayeba S, Clément-Demange A, Dian K, Gnagne M Y and Gohet E 2004 Panel management in rubber *Hevea brasiliensis* tapping and impact on yield, growth, and latex diagnosis. *Journal of Rubber Research.* 7(3), 199-217.
- Lacointe A, Kajii A, Daudet FA, Archer P and Frossard JS 1993. Mobilization of carbon reserves in young walnut trees. *Cambium, Production de Bois et Développement de l'Arbre.* Colloque, Société botanique de France. Paris, (FRA), 1992/04/02-03. *Acta Bot. Gall.* 140:435-441.
- Latt CR, Nair PKR and Kang BT (2001) Reserve carbohydrate levels in the boles and structural roots of five multipurpose tree species in a seasonally dry tropical climate. *Forest Ecology and Management* 146:145-158.
- Le Roux X, Lacointe A, Escobar-Gutierrez A and Le Dizes S 2001 Carbon-based models of individual tree growth: A critical appraisal. *Annals of Forest Science* 58, 469-506.

- Le Roux Y 1994 Mise en place de l'architecture racinaire d'*Hevea Brasiliensis* : étude comparée du semis et de la microbouture. 287 p. Université d'Aix-Marseille 3, Marseille.
- Le Roux Y and Pages L 1994 Development and polymorphism of roots in rubber tree seedlings (*Hevea-brasiliensis*). Canadian Journal of Botany. 72, 924-932.
- Legros S, Mialet-Serra I, Clement-Vidal A, Caliman J-P, Siregar FA, Fabre D and Dingkuhn M (2009) Role of transitory carbon reserves during adjustment to climate variability and source-sink imbalances in oil palm (*Elaeis guineensis*). *Tree Physiol* 29:1199-1211.
- Litton CM and Giardina CP (2008) Below-ground carbon flux and partitioning: global patterns and response to temperature. *Functional Ecology* 22:941-954.
- Luyssaert S, Inglima I, Jung M, Richardson A D, Reichsteins M, Papale D, Piao S L, Schulzes E D, Wingate L, Matteucci G, Aragao L, Aubinet M, Beers C, Bernhoffer C, Black K G, Bonal D, Bonnefond J M, Chambers J, Ciais P, Cook B, Davis K J, Dolman A J, Gielen B, Goulden M, Grace J, Granier A, Grelle A, Griffis T, Grunwald T, Guidolotti G, Hanson P J, Harding R, Hollinger D Y, Hutyrá L R, Kolar P, Kruijt B, Kutsch W, Lagergren F, Laurila T, Law B E, Le Maire G, Lindroth A, Loustau D, Malhi Y, Mateus J, Migliavacca M, Misson L, Montagnani L, Moncrieff J, Moors E, Munger J W, Nikinmaa E, Ollinger S V, Pita G, Rebmann C, Rouspard O, Saigusa N, Sanz M J, Seufert G, Sierra C, Smith M L, Tang J, Valentini R, Vesala T and Janssens I A 2007 CO<sub>2</sub> balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database. *Glob. Change Biol.* 13, 2509-2537.
- Manguila Boussamba P, 1992. Etudes des pratiques culturelles traditionnelles et de leurs systèmes de production autour du périmètre hévéicole de Mitzié (Région de l'Okano). Mémoire d'ingénieur en Agronomie Tropicale. Agronomie et Développement, CNEARC-ESAT, Montpellier, 150 p.
- Marçais B and Bréda N 2006. Role of opportunistic oomycete in the decline of stressed oak trees. *Journal of Ecology* 94, 1214-1223.
- Marsden C, Nouvellon Y and Epron D 2008 Relating coarse root respiration to root diameter in clonal Eucalyptus stands in the Republic of the Congo. *Tree Physiology* 28, 1245-1254.
- M'Bou A T, Jourdan C, Deleporte P, Nouvellon Y, St-Andre L, Bouillet J P, Mialoundama F, Mabilia A and Epron D 2008 Root elongation in tropical Eucalyptus plantations: effect of soil water content. *Annals of Forest Science* 65.
- Mialet-Serra I, Clement-Vidal A, Rouspard O, Jourdan C and Dingkuhn M 2008 Whole-plant adjustments in coconut (*Cocos nucifera*) in response to sink-source imbalance. *Tree Physiology* 28, 1199-1209.
- Millard P, Sommerkorn M, Grelet G-A and Iqbal (2007) Environmental change and carbon limitation in trees: a biochemical, ecophysiological and ecosystem appraisal. *New Phytologist* 175:11-28.
- Mollier A. Croissance racinaire du maïs (*Zea mays* L.) sous déficience en phosphore. Etude expérimentale et modélisation. Thèse de doctorat Université Paris XI, Orsay.
- Nadelhoffer KJ and Raich JW 1992 Fine root production estimates and belowground carbon allocation in forest ecosystems. *Ecology*, 73, 1139-1147
- Navarro M N V, Jourdan C, Sileye T, Braconnier S, Mialet-Serra I, Saint-Andre L, Dauzat J, Nouvellon Y, Epron D, Bonnefond J M, Berbigier P, Rouziere A, Bouillet J P and Rouspard O 2008 Fruit development, not GPP, drives seasonal variation in NPP in a tropical palm plantation. *Tree Physiology* 28, 1661-1674.

- Ngao J, Epron D, Brechet C and Granier A 2005 Estimating the contribution of leaf litter decomposition to soil CO<sub>2</sub> efflux in a beech forest using <sup>13</sup>C-depleted litter. *Global Change Biology*, 11, 1768-1776.
- Nouvellon Y, Epron D, Kinana A, Hamel O, Mabilia A, D'Annunzio R, Deleporte P, Saint-Andre L, Marsden C, Roupsard O, Bouillet J P and Laclau J P 2008 Soil CO<sub>2</sub> effluxes, soil carbon balance, and early tree growth following savannah afforestation in Congo: Comparison of two site preparation treatments. *Forest Ecology and Management* 255, 1926-1936.
- Pagès L 1995 Growth-patterns of the lateral roots of young oak (*Quercus-robur*) tree seedlings - relationship with apical diameter. *New Phytologist* 130, 503-509.
- Pagès L, Chadoeuf J and Kervella J 1992. Stochastic modeling of growth and development of the root-system of young peach-tree seedlings .1. estimation and validation of the model. *Agronomie* 12, 447-458.
- Pagès L, Le Roux Y and Thaler P 1995 Modélisation de l'architecture racinaire. *Plantations, Recherche, Développement* 2, 19-34.
- Palacio S, Maestro M and Montserrat-Martí G (2007) Seasonal dynamics of non-structural carbohydrates in two species of mediterranean sub-shrubs with different leaf phenology. *Environmental and Experimental Botany* 59:34-42.
- Petit Renaud D, 1991. Contribution à l'étude du pourridié de l'hévéa (*Hevea brasiliensis*) causé par *Armillaria heimii* au Gabon. Mémoire de DEA en Sciences et Techniques des Productions Végétales, ENSAT Toulouse, - 45 p.
- Pierret A, Moran CJ and Doussan C 2005. Conventional detection methodology is limiting our ability to understand the roles and functions of fine roots. *New Phytologist* 166, 967-980
- Raich JW and Schlesinger WH 1992. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus*, 44B, 81-99
- Sanz-Perez V, Castro-Diez P and Joffre R (2009) Seasonal carbon storage and growth in Mediterranean tree seedlings under different water conditions. *Tree Physiol* 29:1105-1116.
- Schimel DS 1995. Ecological controls over global soil carbon storage. *Bulletin of the Ecological Society of America* 76, 238.
- Sinoquet H, Le Roux X, Adam B, Ameglio T and Daudet F A 2001 RATP: a model for simulating the spatial distribution of radiation absorption, transpiration and photosynthesis within canopies: application to an isolated tree crown. *Plant Cell and Environment* 24, 395-406.
- Sperry J S, Donnelly J R and Tyree M T 1988 A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell and Environment* 11, 35-40.
- Thaler P 1996 Relations entre développement racinaire et développement aérien. Modélisation de l'influence de la disponibilité en assimilats carbonés sur l'architecture racinaire d'*Hevea brasiliensis*. 160 p. Université de Montpellier 2.
- Vaast P, Angrand J, Franck N, Dauzat J and Genard M 2005 Fruit load and branch ring-barking affect carbon allocation and photosynthesis of leaf and fruit of *Coffea arabica* in the field. *Tree Physiology* 25, 753-760.
- Würth KR, Pelaez-Riedl S, Wright SJ and Körner C 2005. Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest. *Oecologia*. 143, 11-24.