



HAL
open science

ANALYSE COMPARÉE DE LA RÉPONSE À UN DÉFICIT HYDRIQUE DU SOL DE CINQ ESPÈCES NOVATRICES D'ARBRES FORESTIERS

Ari Rabarijaona

► **To cite this version:**

Ari Rabarijaona. ANALYSE COMPARÉE DE LA RÉPONSE À UN DÉFICIT HYDRIQUE DU SOL DE CINQ ESPÈCES NOVATRICES D'ARBRES FORESTIERS. Sciences du Vivant [q-bio]. 2019. hal-02950790

HAL Id: hal-02950790

<https://hal.inrae.fr/hal-02950790>

Submitted on 28 Sep 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

2018-2019

MASTER AETPF

Agrosciences, Environnement, Territoire, Paysage, Forêt

Parcours

Bois, Forêt et Développement durable

ANALYSE COMPARÉE DE LA RÉPONSE À UN DÉFICIT HYDRIQUE DU SOL DE CINQ ESPÈCES NOVATRICES D'ARBRES FORESTIERS



Arivoara RABARIJAONA

Mémoire de stage, soutenu à Nancy le 03/09/2019

Oliver BRENDEL, Chargé de recherche, INRA

Didier LE THIEC, Directeur de recherche, INRA

Holger WERNSDÖRFER, Maître de conférences, AgroParisTech

UMR SILVA 1434 – Équipe PHARE, INRA Champenoux
Projet ministériel ESPERENSE

Remerciements

Au terme de ces six mois de stage, je tiens à exprimer mes sincères gratitude à toute l'équipe PHARE de l'UMR Silva au sein de laquelle ces travaux ont été réalisés.

En particulier, je tiens à adresser mille mercis à Oliver BRENDEL, mon maître de stage, pour son dévouement et ses conseils avisés. Grâce à lui, j'ai pu acquérir de nouvelles connaissances. Je le suis également très reconnaissant de me donner l'opportunité d'aller encore plus loin.

Je tiens également exprimer ma reconnaissance envers Didier LE THIEC, mon deuxième encadrant, qui n'a pas ménagé ses efforts dans l'accomplissement de ce stage et de ce rapport.

J'adresse aussi mes remerciements à David COMBEMALE et Cyril BURÉ, qui m'ont aidé dans les mesures durant toute l'expérimentation en serre. Merci à Lucie et à Flore pour leurs contributions dans les mesures de surfaces foliaires et de biomasses.

De même, j'exprime mes vifs remerciements à Holger WERNSDÖRFER, mon enseignant référent, qui se souciait toujours du bon déroulement de mon stage.

Finalement, un grand merci à toutes les personnes qui ont rendu ces six mois de stage à Champenoux très enrichissants, sans oublier Jean-Baptiste, Nathalie, Maxime, Rémi et Thibaut.

TABLE DES MATIÈRES

Liste des abréviations	iv
1 Introduction.....	1
1.1 Contexte de l'étude	1
1.2 État de l'art	1
1.3 Présentation du stage.....	2
1.4 Critères de choix des espèces étudiées.....	3
1.5 Objectifs du stage et hypothèses de travail	3
2 Matériels et méthodes.....	4
2.1 Dispositif expérimental	4
2.2 Application de la sécheresse.....	5
2.2.1 Calibration des sondes d'humidité du sol TDR.....	5
2.2.2 Détermination de la capacité du champ du sol.....	6
2.2.3 Application de la sécheresse	6
2.3 Collecte et analyse de données	7
2.3.1 Suivi de la croissance des plants	7
2.3.2 Mesure d'échanges gazeux foliaires et calcul de W_i	7
2.3.3 Détermination de la teneur relative en eau de la tige.....	9
2.3.4 Récolte finale et estimation de biomasse	9
2.3.5 Traitements statistiques.....	10
3 Résultats.....	10
3.1 Différences entre les cinq espèces sans effet de sécheresse.....	10
3.1.1 Différences de biomasses et de croissances entre les espèces	10
3.1.2 Différences d'échanges gazeux foliaires entre les espèces	11
3.1 Effets de la sécheresse sur les cinq espèces	11
3.1.1 Effets de la sécheresse sur la biomasse et la croissance	11
3.1.2 Effets de la sécheresse sur les échanges gazeux foliaires	12
4 Discussions	16
4.1 Différences entre espèces en conditions contrôles.....	16
4.1.1 Différences de biomasses et de croissances entre les espèces	16
4.1.2 Différences d'échanges gazeux foliaires entre les espèces	16
4.2 Réponse des espèces à la sécheresse.....	17
5 Conclusion et perspectives	21
Bibliographie	22
ANNEXES	25

TABLE DES ANNEXES

Annexe 1.	Compléments de résultats de l'ANOVA (Espèce x Traitement).....	26
Annexe 2.	Évolution des échanges gazeux dans le temps et début de réponse des espèces.....	27
Annexe 3.	Cinétique de croissance des espèces	28
Annexe 4.	Journal de bord	30

LISTE DES FIGURES

Figure 1 :	Disposition des plants dans la serre expérimentale.....	5
Figure 2 :	Évolution de HV_TDR et REW par espèce	7
Figure 3 :	Appareil Li-Cor 6200.....	8
Figure 4 :	Planimètre portable Li-3000 A	8
Figure 5 :	Cinétique de croissance et d'accroissement de chaque espèce'	14
Figure 6 :	Évolution dans le temps des échanges gazeux (A, gs et Wi) pour chaque espèce	15
Figure supplémentaire 1 :	Évolution dans le temps des diamètres et hauteurs de chaque espèce.....	29

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1:	Résultats de l'ANOVA et du test de Tukey pour les facteurs Espèce et Traitement	13
Tableau 2:	Suite du Tableau 1	13
Tableau supplémentaire 1 :	Effets Espèce et Traitement sur l'ensemble des espèces	26
Tableau supplémentaire 2 :	Effet de la sécheresse progressive sur gs, A et Wi pour chaque espèce.....	27
Tableau supplémentaire 3 :	Effets de la sécheresse progressive sur la croissance de chaque espèce	28
Tableau supplémentaire 4 :	Calendrier des mesures effectuées pour la sécheresse progressive.....	30

LISTE DES ABRÉVIATIONS

Institutions :

- EFI : European Forest Institute ou Institut Européen des Forêts
FAO : Food and Agriculture Organization of the United Nations (Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture)
FCBA : Institut technologique Forêt Cellulose Bois Ameublement
GIEC : Groupe des experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat
IGN : Institut national de l'information géographique et forestière
INRA : Institut National de la Recherche Agronomique
IRSTEA : Institut national de Recherche en Sciences et Technologies pour l'Environnement et l'Agriculture
ONF : Office Nationale des Forêts

Paramètres :

- $\Delta^{13}\text{C}$: Discrimination isotopique du carbone ^{13}C entre l'air et la feuille
A : Assimilation nette de CO_2 (en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
Bt : Biomasse totale sèche de la plante entière (en g)
CC : Capacité au champ du sol (en %)
D : Diamètre (en mm)
DGR : Accroissement en diamètre (en mm j^{-1})
DoY : Day of Year ou Jour de l'an
DR : Croissance en diamètre (en mm)
F : Biomasse foliaire sèche (en g)
F : Bt : Proportion de biomasse sèche des feuilles
 g_{bw} : Conductance de couche limite des feuilles (en $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
 g_{s} : Conductance stomatique à la vapeur d'eau (en $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
 g_{tc} : Conductance totale de la feuille au CO_2 (en $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
H : Hauteur (en cm)
HGR : Accroissement en hauteur (en cm j^{-1})
HR : Croissance en hauteur (en cm)
HV : Humidité volumétrique du sol (en %)
HV_TDR : Humidité perçue par les sondes TDR (en %)
LA : Leaf Area ou surface foliaire de la plante (en cm^2)
LMA : Leaf Mass per Area ou masse par surface foliaire (en g cm^{-2})
pF : Point de flétrissement (= 3% d'humidité volumétrique du sol)
PFF : Poids frais des fragments de tige à la récolte (en mg)
PFSC : Poids des fragments de tige à saturation complète en eau (en mg)

- PSF : Poids secs des fragments de tige (en mg)
- R : Biomasse racinaire sèche (en g)
- R : Bt : Proportion de biomasse sèche des racines
- REW : Relative Extractable water ou teneur relative en eau extractible du sol (en %)
- RWC : Relative Water Content ou teneur relative en eau des tiges (en %)
- T : Biomasse sèche de la tige (en g)
- T : Bt : Proportion de biomasse sèche de la tige
- TE : Transpiration Efficiency ou Efficience de transpiration
- VPD : Vapour Pressure Deficit ou déficit de pression de vapeur entre la feuille et l'atmosphère
- Wi : Efficience intrinsèque d'utilisation de l'eau (en $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$)
- Winst : Efficience d'utilisation de l'eau instantanée
- WUE : Water Use Efficiency ou Efficience d'utilisation de l'eau

Modalités de traitement des espèces :

- C : Contrôles ou traitement humide
- D : Drought ou traitement sec

Espèces étudiées :

- DG : *Pseudotsuga menziesii*
- PL : *Pinus laricio*
- PR : *Pinus rigida*
- QC : *Quercus cerris*
- QP : *Quercus pubescens*

Autres abréviations :

- ANOVA : ANalysis Of Variance ou analyse de variance
- CO₂ : Dioxyde de carbone
- H₂O : Eau
- HSD test : Honestly Significant Difference test ou test de difference significative honnête
- RCP : Representative Concentration Pathway ou référence de l'évolution du forçage radiatif
- TDR : Time Domain Reflectometry
- TU : Temps universel
- UV : Ultra-Violets

1 INTRODUCTION

1.1 Contexte de l'étude

Une recrudescence de la demande en bois est attendue dans les années à venir, notamment dans les domaines de la construction et de l'énergie (FAO, 2018). Pourtant, la structure, la distribution et la composition spécifique des forêts seront probablement modifiées à cause du changement climatique (Buras et Menzel, 2019). La production forestière serait ainsi susceptible de ne plus pouvoir satisfaire les besoins en bois. La sécheresse, étant une des manifestations du changement climatique (GIEC, 2014), fait partie des menaces qui pèsent directement sur les arbres, les forêts et l'avenir de la filière bois. Certaines espèces sont très connues par rapport à leurs comportements face à la sécheresse. *Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., et *Fagus sylvatica* L. sont par exemple qualifiées être capable de résister à la sécheresse (Perkins et al., 2018; Walentowski et al., 2017). D'autres espèces telles que de *Pinus sylvestris* L. et *Picea abies* L. seraient moins résistantes (Buras et al., 2018). Toutefois, les études sur les impacts du stress hydrique sur la physiologie de la plante ont été conduites sur un nombre limité d'espèces. Il existe sûrement des espèces à haut potentiel d'acclimatation et d'adaptation, qui sont moins connues, mais qui peuvent remplacer les espèces aujourd'hui vulnérables à la sécheresse. Ce qui est sûr, c'est que le futur de la forêt sera de plus en plus menacé si des espèces non résistantes continuent à renouveler les peuplements. Mais vers quelles espèces doivent se tourner la plantation forestière pour faire face aux risques de sécheresse ?

1.2 État de l'art

L'état hydrique d'un arbre est une fonction combinée de l'offre en eau du sol et de la demande en eau de l'air (Restaino et al., 2016). L'offre en eau du sol est définie par la disponibilité d'eau dans le sol pour l'arbre. La sécheresse édaphique est une période durant laquelle cette offre en eau du sol est restreinte pour la plante (Parker, 1956; Verslues et al., 2006). Quant à la demande en eau de l'air, elle est reflétée par la perte d'eau des feuilles par transpiration. La transpiration est le moteur principal du mouvement d'eau de la plante (Durand, 2007). Elle est conditionnée par la conductance stomatique à la vapeur d'eau (gs) et le déficit de pression de vapeur d'eau entre la feuille et l'air (VPD, de l'anglais « Vapour Pressure Deficit »). La conductance stomatique est influencée par la densité et la taille des stomates ainsi que du degré d'ouverture de l'ostiole (Nobel, 1999). Mais c'est uniquement de l'ouverture de l'ostiole que dépendent les variations dans le temps de la conductance stomatique d'une même feuille. Par ailleurs, le VPD est influencé par les températures de l'air et de la feuille. La différence de pression de vapeur est la force qui aspire les molécules d'eau de la feuille vers l'atmosphère.

De manière générale, une sécheresse édaphique implique pour l'arbre une diminution de croissance en diamètre et en hauteur ainsi qu'une baisse de conductance stomatique et d'assimilation de carbone (Bogeat-Triboulot et al., 2007). Deux types de stratégies de réponses à la sécheresse du sol ont été identifiés pour les arbres forestiers : « l'évitement » et « la résistance » à la sécheresse (Jones et al., 1981; Limpus, 2009). L'évitement à la sécheresse est un mécanisme adopté par les plantes dites « isohydriques ». Sous stress hydrique, une plante isohydrique essaie de maintenir hautement son potentiel hydrique en fermant d'abord ses stomates (Limpus, 2009). Le potentiel hydrique est une grandeur thermodynamique qui correspond à l'énergie qu'il faut apporter à une masse d'eau pour qu'elle passe à l'état d'eau libre. Avec la teneur relative en eau, le potentiel hydrique reflète l'état hydrique de la plante. Sous stress hydrique du sol, elles réduisent leur perte en eau. L'évitement à la sécheresse se manifeste par une modification de la croissance de la partie aérienne et souterraine de la plante, une diminution de la surface foliaire et une fermeture précoce des stomates par rapport aux plantes dites « anisohydriques » (Cregg, 2004; Jones et al., 1981). Les plantes anisohydriques sont celles qui adoptent le mécanisme de « résistance » à la sécheresse. Pour elles, le potentiel hydrique baisse avant que les stomates se ferment (Limpus, 2009). Sous sécheresse, ces plantes diminuent leurs potentiels hydriques

en augmentant leurs pressions osmotiques grâce à l'accumulation de solutés et de protéines et/ou à un maintien d'une pression de turgescence positive lors de leur déshydratation (Jones et al., 1981). Les arbres qui ont recours à ce mécanisme sont les plus sensibles à un dysfonctionnement hydraulique à cause des phénomènes de cavitations et d'embolie (Cregg, 2004).

Ainsi, la croissance de la plante (hauteur et diamètre), sa teneur en eau (potentiel hydrique et teneur relative en eau), l'allocation de la biomasse (racine, tige et feuille) et les paramètres d'échanges gazeux foliaires (la conductance stomatique, la transpiration et l'assimilation photosynthétique) peuvent être utilisés pour caractériser les réponses d'un arbre forestier à la sécheresse.

En outre, pour une plante, les entrées de CO₂ par photosynthèse et les sorties de H₂O par transpiration se font sur les mêmes portes : les stomates. Durant la sécheresse du sol, si la plante ferme ses stomates pour réduire la transpiration, elle diminue en même temps l'entrée de CO₂ dans la feuille, et par conséquent, son assimilation de carbone. L'efficacité d'utilisation de l'eau (WUE, de l'anglais Water Use Efficiency) est un indice de performance de la plante en matière de compromis entre maximisation des gains de carbone associés à la photosynthèse et minimisation des pertes d'eau par transpiration. WUE est le rapport entre la quantité de carbone fixée dans la biomasse et la quantité d'eau transpirée par la plante pour une période de temps donnée. Dans des situations de sécheresse, WUE ferait partie des traits de mesure de performances de production d'un arbre (Roussel, 2008). Ainsi, afin de répondre à la demande croissante en bois dans le contexte de changement climatique (FAO, 2018), il est intéressant que WUE soit étudiée. Elle est mesurable à différentes échelles spatiales (à l'échelle de la feuille, la plante entière, du bois, des graines, etc.) et temporelles (à court, moyen ou long terme) selon les objectifs d'étude fixés. Les méthodes de détermination de WUE dépendent des échelles considérées.

À l'échelle de la plante entière, WUE est assimilée à l'efficacité de transpiration (TE, de l'anglais Transpiration Efficiency). TE est un paramètre intégré dans le temps. C'est le rapport entre la biomasse sèche cumulée et les pertes en eau cumulées durant une expérimentation.

À l'échelle de la feuille, WUE peut être intrinsèque (W_i) et/ou instantanée (W_{inst}). L'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau (W_i) est le rapport entre l'assimilation nette de CO₂ de la feuille (A) et sa conductance stomatique à la vapeur d'eau (g_s), tandis que l'efficacité d'utilisation de l'eau instantanée (W_{inst}) est le rapport entre l'assimilation nette de CO₂ de la feuille (A) et sa transpiration (dépend positivement de g_s et de VPD). Ainsi, par rapport à W_i , W_{inst} dépend également de VPD. Autrement dit, W_{inst} intègre des composantes environnementales en plus des composantes biologiques (génétiques et physiologiques). W_{inst} est ainsi moins utilisée en physiologie. Toutefois, l'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau reste soumise à une grande variabilité temporelle (Flexas et al., 2007).

WUE peut également être estimée à partir de la discrimination isotopique du carbone ¹³C ($\Delta^{13}C$) pour les plantes en C3 grâce au modèle de Farquhar (Farquhar et al., 1982). La relation WUE – $\Delta^{13}C$ a été démontrée maintes fois pour des plantes de strates herbacées (ex. Zhu *et al.*, 2019) autant que pour des arbres forestiers (ex. Ponton *et al.*, 2002; Roussel *et al.*, 2009; Chamaillard, 2011). $\Delta^{13}C$ est utilisée comme indicateur des processus physiologiques (Farquhar et al., 1989) et des conditions environnementales prévalant lors de la photosynthèse (Bowling et al., 2002).

1.3 Présentation du stage

Cette étude s'inscrit dans le cadre du projet ministériel ESPERENSE, un projet mené en partenariat par différents acteurs de la recherche et de la filière forêt – bois, notamment l'INRA, l'ONF, le FCBA, l'IRSTEA et l'EFI. Le projet s'intéresse particulièrement à l'identification des essences potentielles de substitution aux essences vulnérables face à un contexte environnemental changeant. De cela provient le qualificatif « espèces novatrices ». Le stage s'est déroulé pendant six mois, de février en juillet 2019, au sein de l'équipe PHARE de l'unité SILVA à l'INRA – Centre de Champenoux. La part de l'équipe dans le projet était d'étudier les réponses à la sécheresse de cinq espèces « novatrices » d'arbres forestiers. Pour ce faire, deux expérimentations ont été menées sur de jeunes semis plantés en pots et en

conditions contrôlées. La première expérimentation concerne une sécheresse progressive de deux mois. Elle consiste à diminuer petit à petit l'humidité du sol afin de (1) déterminer à quel degré de sécheresse les espèces commencent à répondre à la sécheresse, ce qui est utile à la seconde expérimentation, et (2) d'établir et d'expliquer pour les cinq espèces la relation de Farquhar entre l'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau et la discrimination isotopique du carbone. Pour la seconde expérimentation, la sécheresse a pour objectif la détermination de l'efficacité de transpiration pour chaque espèce à deux niveaux de sécheresse différentes. La présente étude ne concernait que l'analyse des réponses à une sécheresse progressive des cinq essences forestières dans l'expérimentation de sécheresse progressive.

1.4 Critères de choix des espèces étudiées

Le premier critère de choix des espèces était la réputation à s'adapter à la sécheresse. Il fallait également que les espèces aient été disponibles dans les pépinières publiques françaises gérées par l'ONF. Puis, nous avons voulu étudier à la fois des résineux et des feuillus. Par rapport aux autres résineux, les pins se démarqueraient particulièrement en matière d'adaptation à la sécheresse (Becker, 1970). Ils sont d'ailleurs très prisés en plantation forestière en zone méditerranéenne (Zlatanov et al., 2010). Pour les feuillus, la plupart des espèces de chênes seraient réputés de pouvoir s'adapter à des conditions xéritiques (Abrams, 1990). Ainsi, il était intéressant d'explorer des espèces de chêne et de pin en matière de réponses à la sécheresse : deux espèces de pins et deux espèces de chênes ont été choisies pour faire partie des cinq espèces étudiées. La dernière espèce, *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (ou le douglas), a été choisi pour sa capacité d'acclimatation et son importance économique (Bansal et al., 2015; Ferron, 2015). Parmi les deux espèces de chênes, *Quercus pubescens* Willd. a été particulièrement choisi pour faire le pont avec d'autres travaux du projet ESPERENSE. Les espèces retenues furent : *Pinus nigra* subsp. *Laricio* var. *corsicana* (Loudon) Hyl. (ou pin laricio), *Pinus rigida* Mill. (ou pin rigide), *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (ou douglas), *Quercus cerris* L. (ou chêne chevelu) et *Quercus pubescens* Willd (ou chêne pubescent). Le douglas et le chêne pubescent font partie des treize essences majeures inventoriées dans la forêt française mais ils ne constituent respectivement que 5% et 4% du volume total de bois vivant sur pied en France (IGN, 2018). Le chêne chevelu, le pin rigide et le pin laricio ne font pas partie des essences majeures françaises (IGN, 2018). Ce sont surtout ces trois dernières espèces qui seraient « novatrices ». Par ailleurs, des simulations faites selon les scénarios RCP de changement climatique ont montré que le pin laricio, le chêne pubescent et le chêne chevelu seraient capables d'étendre leurs aires de distribution dans le futur (Thurm et al., 2018).

1.5 Objectifs du stage et hypothèses de travail

L'effet de la sécheresse sur la croissance, la biomasse et les échanges gazeux des cinq espèces ont fait l'objet de plusieurs études. Il a été démontré que la sécheresse entraînerait une baisse de croissance en diamètre du douglas et des deux chênes (Deligöz et Bayar, 2018; Manes et al., 2006; Restaino et al., 2016; Tognetti et al., 2007). Par contre, la croissance en hauteur du chêne chevelu ne serait pas impactée par la sécheresse (Deligöz et Bayar, 2018). La sécheresse entraînerait également une réduction de biomasse racinaire pour le chêne chevelu (Deligöz et Bayar, 2018; Manes et al., 2006). En outre, aucun effet de la sécheresse sur la biomasse aérienne n'a été trouvé pour le pin laricio et le chêne chevelu (Becker, 1970; Deligöz et Bayar, 2018). Des diminutions de l'assimilation de carbone sous effet de la sécheresse ont été constatées chez le douglas, le chêne pubescent et le chêne chevelu (Čermák et al., 2008; Warren et al., 2004). Il a également été démontré que les cinq espèces, à un certain degré de sécheresse fermaient toutes les stomates (Aussenac, 1980; Bunce et al., 1977; Deligöz et Bayar, 2018; Manes et al., 2006; Tognetti et al., 2007; Warren et al., 2004). Toutefois, ces études ne permettent pas de comparer cinq espèces entre elles, selon les mêmes paramètres et dans les mêmes conditions. D'abord, certaines études ont été menées sur des jeunes plants en pots, d'autres ont été faites sur des arbres matures poussant en forêt. Ensuite, les degrés de sécheresse n'étaient pas les mêmes dans toutes les études. De

plus, la plupart des études en forêts utilisaient le potentiel hydrique de base comme référence pour le niveau de sécheresse (ex. Aussenac, 1980; Damesin et Rambal, 1995; Tognetti et al., 2007) tandis que la majorité des études sur des semis plantés en pots se référaient à la teneur relative en eau du sol (REW, de l'anglais Relative Extractable Water) (ex. Becker, 1970; Deligöz et Bayar, 2018; Manes et al., 2006). Le lien entre REW et le potentiel hydrique de base n'est pas souvent clair, surtout pour des expérimentations en pots. Enfin, il est également difficile de comparer entre elles les cinq espèces quand des informations sur les effets de la sécheresse sur la croissance, la biomasse et les échanges gazeux des espèces manquent pour certaines.

Le but de cette étude était de comparer dans les mêmes conditions expérimentales les effets de la sécheresse, d'un côté, sur la croissance et la biomasse de la plante, et d'un autre côté, sur les échanges gazeux notamment la conductance stomatique, la photosynthèse et l'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau (W_i). Ce travail se tourne ainsi sur la question : De quelle manière chaque espèce répond-elle à la sécheresse ?

Hypothèse 1. Des différences de caractéristiques écophysologiques font que les cinq espèces se comportent déjà différemment hors sécheresse.

Hypothèse 2. Quelle que soit l'espèce, la sécheresse entraîne une limitation des échanges gazeux et de la croissance ainsi qu'un changement d'allocation de biomasse pour la plante.

Hypothèse 3. La sensibilité de chaque espèce à la sécheresse est différente :

- les stomates commencent à se fermer à des degrés de sécheresse différents dépendants de l'espèce ;
- l'effet de la sécheresse sur la croissance n'apparaît pas à un même niveau de sécheresse pour les cinq espèces.

2 MATÉRIELS ET MÉTHODES

2.1 Dispositif expérimental

L'étude est menée sur des semis âgés d'un à deux ans. Les plants sont issus des pépinières publiques françaises gérées par l'ONF à Cadarache (Aix en Provence) et à Guémené-Penfao (Loire Atlantique). Les semences de pin laricio Corse viennent du verger à graines de Haute Serre (Corse) ; ceux du pin rigide sont issus du peuplement de Vouzeron (Centre-Val de Loire) ; les graines de chêne chevelu ont été récoltées dans la Valle del Sillaro (SC 162) à Castel S. Pietro Terme, en région Émilie – Romagne en Italie ; et les semences de chêne pubescent proviennent de Languedoc (provenance 741).

Dans certains graphiques et tableaux de ce rapport, les cinq espèces ont été citées comme suit :

QP : *Quercus pubescens*

PR : *Pinus rigida*

DG : *Pseudotsuga menziesii*

QC : *Quercus cerris*

PL : *Pinus laricio*

Les pots ont été remplis par le même type et la même quantité de sol. Le sol utilisé était un mélange homogène de 50% de sable de rivière (de 4 mm de diamètre) et 50% de tourbe tamisée. Ce mélange est assez acide, c'est pourquoi il a fallu corriger son pH avec du carbonate de magnésium (0,7g par litre de sol). Pour limiter la perte d'eau du sol par évaporation, le sol a été recouvert d'une couche de graviers de marbre blanc (de 650g environ par pot).

Le 21 et 22 mars 2019 (80^e et 81^e jour de l'an ou DoY), douze plants par espèce ont été empotés dans des pots cylindriques de 10 litres de capacité pour servir à l'expérience de sécheresse progressive. Chaque pot a été rempli de manière à ce que le poids de l'ensemble pot – sol soit de 6500g. Le sol est ensuite mené à la même densité. Les soixante plants ont été arrosés à la main à la capacité au champ du sol deux à trois fois par semaine jusqu'au 26 avril (116^e DoY). À cette date, les plants ont bien débouffé. Ils ont été transportés dans la chapelle d'expérimentation (chapelle 1) de la serre pour que l'arrosage se fasse automatiquement à l'aide d'un système robotique.

En serre, les plants sont soumis aux mêmes conditions météorologiques et environnementales. Il est aussi possible de contrôler une partie des facteurs abiotiques. La serre utilisée conserve presque la

lumière naturelle, quoiqu'une partie des rayons UV ne peut y pénétrer. Ses conditions environnementales suivent les conditions météorologiques de l'extérieur, à l'exception de la température qui est maintenue entre 15°C et 25°C tout au long de l'expérimentation. La serre est équipée d'un système d'arrosage robotisé avec une balance intégrée (Bogeat-Triboulot et al., 2019; Durand et al., 2019). Le robot peut être programmé à transporter une à une chaque palette pour être pesée et/ou arrosée à un poids consigné.

Afin d'éviter un effet de la disposition des plants dans la serre sur les résultats, les plants ont été disposés en système de blocs de plants (voir Figure 1). La chapelle de la serre comportait six rangées. Chaque rangée contenait deux blocs de plants. Chaque bloc contenait un plant par espèce selon la séquence suivante : pin laricio, douglas, chêne pubescent, pin rigide et chêne chevelu. Pour les deux blocs d'une même rangée, l'ordre de la séquence est gardé pour l'un des blocs (notée « ordre A »), il est inversé pour l'autre (notée « ordre B »). Si la séquence d'espèces du premier bloc d'une rangée était dans l'ordre A, la séquence d'espèces du premier bloc de la rangée qui suivait (dans le sens du numéro de palette) était inversé, selon l'ordre B.

L'expérience de sécheresse progressive a intégré deux modalités de traitement : la moitié des plants était soumise à un traitement sec et l'autre moitié à un traitement humide. Cette seconde moitié servait de contrôle. Il était ainsi possible de comparer les comportements des individus soumis à la sécheresse à ceux d'autres individus du même âge mais dont l'alimentation hydrique n'était pas limitée. C'était les blocs d'ordre A qui ont été soumis au traitement humide. Les blocs d'ordre B ont été soumis à la sécheresse progressive. Ainsi, douze individus par espèce ont servi pour l'expérience de sécheresse progressive, six d'entre eux en tant que témoins et les six autres sous sécheresse. Dans certains graphiques et tableaux du rapport, le traitement humide est cité en « C » (pour contrôle) et le traitement sec en « D » (de l'anglais « drought »).



Figure 1 : Disposition des plants dans la serre expérimentale

2.2 Application de la sécheresse

2.2.1 Calibration des sondes d'humidité du sol TDR

Durant toute l'expérimentation, l'humidité volumétrique du sol était l'indicateur utilisé pour définir l'état de sécheresse édaphique. Cette valeur était mesurée à l'aide de sondes TDR (ou Time Domain Reflectometry). Ces sondes mesurent l'humidité du sol par réflectométrie temporelle : une fois enfoncée en terre, les deux broches de la sonde émettent des micro-ondes qui vont lui revenir après un intervalle de temps. C'est cet intervalle de temps qui permet de mesurer l'humidité du sol. Cependant, l'intervalle de temps dépend du milieu dans lequel l'onde est émise, il est donc nécessaire d'étalonner la sonde dans

les milieux respectifs avant de l'utiliser. Un capteur thermique présent dans les broches permet également d'identifier et corriger les mesures pour les variations de la température du sol.

Deux sondes TDR ont été utilisées pour la détermination de l'humidité volumétrique du sol. L'utilisation de ces sondes durant des expériences antécédentes similaires (même type et densité de sol) a permis de choisir une calibration déjà enregistrée dans l'appareil. Néanmoins, les sondes ont été étalonnées pour apporter un facteur de correction à la calibration déjà existante. Pour ce faire, deux pots ont été remplis de sol de la même manière que durant l'empotement des plants. Ensuite, le sol a été séché dans une étuve à une température de 65°C jusqu'à poids constant. Le sol a été remis dans les pots et toujours tassé de la même manière que lors de l'empotement. Trois valeurs d'humidité par sonde ont été mesurées par pot. Chaque pot a été progressivement humidifié de manière à ce que la quantité d'eau présent dans le sol ait été de 0 ml, 600 ml, 900 ml, 1200 ml, 1500 ml, 1800 ml, 2100 ml, 2280 ml, et 2400 ml. Chaque quantité d'eau du sol convenait ainsi à un degré d'humidité volumétrique (HV) théorique (rapport volume d'eau / volume apparent du sol) mais aussi à une valeur moyenne des sondes TDR par pot (H_TDR). Une relation linéaire entre HV et H_TDR a été ainsi obtenue pour les deux sondes :

Sonde TDR 1 : $HV \text{ (en \%)} = 0,97247 \times H_TDR \text{ (en \%)} \quad (R^2 = 0,9982, N= 9) \quad (\text{Équation 1})$

Sonde TDR 2 : $HV \text{ (en \%)} = 0,95160 \times H_TDR \text{ (en \%)} \quad (R^2 = 0,9986, N= 9) \quad (\text{Équation 2})$

2.2.2 Détermination de la capacité du champ du sol

Le sol ne peut retenir qu'une certaine quantité d'eau. La capacité de rétention maximale en eau du sol est sa capacité au champ. Elle a été déterminée pour chaque pot. Jusqu'à la mise en place des pots dans la chapelle d'expérimentation, les pots ont été arrosés plusieurs fois à la main jusqu'à ce que le sol ressuie. Une fois qu'ils ont été mis dans la chapelle d'expérimentation, leurs poids ont été mesurés par le système robotique. Les valeurs de poids prises en ce moment ont été utilisées comme consignes d'arrosage. Tant que de l'eau ressuyait encore des pots, la consigne était diminuée. Quand l'eau ne ressuyait plus, le sol était à sa capacité au champ. Deux mesures d'humidité par les sondes TDR sur trois points par pot ont été effectuées le 17 et le 21 mai (137° et 141° DoY) quand l'eau ne ressuyait plus. Pour chaque pot, la moyenne des valeurs d'humidité volumétrique mesurées sur ces deux dates était prise comme valeur de la capacité au champ (en %).

2.2.3 Application de la sécheresse

Le rapport entre l'eau extractible dans le sol et l'eau extractible à la capacité au champ, relative à l'eau minimum, constitue la réserve hydrique du sol (REW, de l'anglais « Relative Extractable Water »). L'eau extractible du sol est la différence entre la quantité d'eau du pot (HV) et la quantité d'eau dans le pot au point de flétrissement de la plante (pF). L'eau extractible du sol à la capacité au champ, par contre, est la différence entre la quantité d'eau du pot à la capacité au champ (CC) et la quantité d'eau dans le pot au point de flétrissement de la plante (pF). Mais étant donné que pF est variable selon les espèces et qu'ici, il n'a pu être déterminé au préalable, il était fixé à 3% d'humidité volumétrique du sol. Ainsi :

$$REW \text{ (\%)} = [(HV - 3\%) / (CC - 3\%)] \times 100 \quad (\text{Équation 3})$$

Durant toute l'expérimentation, après la détermination de la capacité au champ et l'atteinte des 90% de REW (22 mai ou 142° DoY), les témoins étaient laissés à une REW de 80% (à partir du 24 mai ou 144° DoY). Pour les plants soumis au traitement sec, la quantité d'eau du sol était diminuée progressivement, palier par palier : c'est la sécheresse progressive. Après la capacité au champ, les 90% et 80% de REW (22 mai et 24 mai), la sécheresse était appliquée pour les individus soumis au traitement sec. Des études antérieures ont démontré que les arbres commencent à répondre à la sécheresse autour de 40% de REW (Granier et al., 1999). Ainsi, il était intéressant de voir les comportements des individus autour de ce seuil. Les niveaux d'application de la sécheresse choisis pour l'expérimentation étaient ainsi

de 60%, 50%, 45%, 40%, 30% et 20% de REW. Ils ont été respectivement appliqués le 29 mai, le 11 juin, le 16 juin, le 21 juin, le 26 juin et le 02 juillet (en DoY : 149 – 162 – 167 – 172 – 176 – 183). Mais étant donné que les sondes TDR ont une erreur de $\pm 2\%$, les valeurs de REW n'étaient pas atteintes avec précision (voir Figure 2).

En appliquant les facteurs de correction des sondes TDR (voir les équations 1 et 2 dans 2.2.1) avec l'équation 3, REW pouvait tout de suite être calculée à partir de la valeur moyenne d'humidité du sol mesuré par

les sondes TDR (H_TDR). La relation entre le poids de chaque système (palette + pot + sol + plant + eau) et l'humidité volumétrique du sol a permis d'estimer combien de grammes d'eau équivalaient à 1% d'humidité volumétrique du sol, en supposant que seul le poids de l'eau de chaque système pouvait varier sur le court terme (de quelques heures à quelques jours). Cela a permis de déterminer par palier de sécheresse les consignes de poids. Au fur et à mesure que la sécheresse progressait, l'estimation du gramme d'eau par pourcentage de HV était devenue plus précise. Une fois que les pots atteignaient leurs consignes, des mesures d'humidité par sonde TDR ont été effectuées pour confirmer s'ils étaient bien aux taux d'humidité voulus. Si ce n'était pas le cas, les consignes étaient corrigées, et quand les consignes étaient atteintes, l'humidité du sol était ré-évaluée.

2.3 Collecte et analyse de données

2.3.1 Suivi de la croissance des plants

La hauteur (H) et le diamètre (D) des soixante individus étaient mesurés une à deux fois par semaine entre le 13 mai et le 8 juillet 2019 (135° – 189° DoY). La hauteur (H) était mesurée à l'aide d'une règle graduée. Elle était prise à partir de la hauteur du bord de pot. Deux diamètres perpendiculaires étaient mesurés par plant à l'aide d'un pied à coulisses, et toujours à la hauteur du bord de pot. La moyenne des deux diamètres était considérée comme diamètre (H) de l'individu. La connaissance de H et de D à chaque date a permis de calculer :

- a. La croissance en hauteur (HR) et en diamètre (DR) entre le début de l'expérience et une date t :

$$HR = (H_i - H_0) \quad \text{et} \quad DR = (D_i - D_0)$$

Avec : H_i ou D_i : Hauteur ou diamètre à une date donnée t_i

H_0 ou D_0 : Hauteur ou diamètre à la première mesure effectuée (135° DoY)

- b. L'accroissement en hauteur (HGR) et en diamètre (DGR) : ce sont les vitesses de croissance en hauteur et en diamètre des plants entre deux dates t_i et t_{i-1} .

$$HGR = (H_i - H_{i-1}) / (t_i - t_{i-1}) \quad \text{et} \quad DGR = (D_i - D_{i-1}) / (t_i - t_{i-1})$$

Avec : H_i ou D_i : Hauteur ou diamètre à une date donnée t_i

H_{i-1} ou D_{i-1} : Hauteur ou diamètre à la date antécédente t_{i-1}

2.3.2 Mesure d'échanges gazeux foliaires et calcul de W_i

À chaque palier de sécheresse, une journée ensoleillée était choisie pour effectuer des mesures d'échange gazeux. En général, quatre mesures étaient effectuées lors d'une journée de mesures à l'exception de la première journée de mesure (le 17 mai) où une seule mesure a été faite ainsi que la

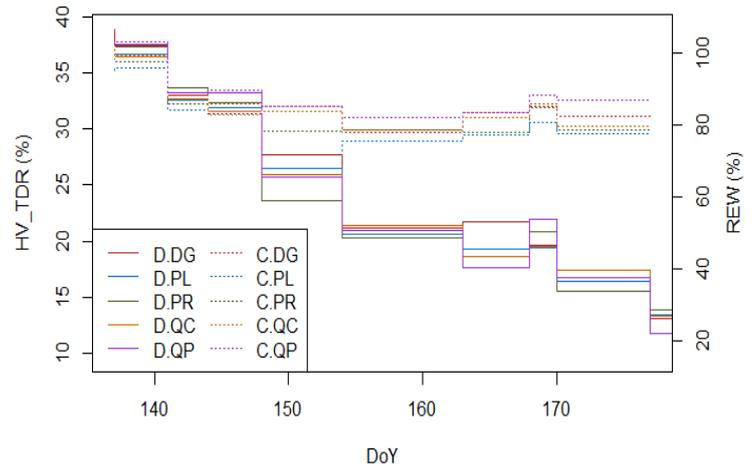


Figure 2 : Évolution de HV_TDR et REW par espèce

journée du 07 juin (158^e DoY) où trois mesures ont été faites à cause d'apparition de nuages dans l'après-midi. Les quatre mesures étaient respectivement effectuées à 7h, 9h, 11h et 13h (heures TU). Les moyennes des A, gs et Wi sur les valeurs obtenues durant la journée de mesure étaient considérées comme valeurs journalières de A, gs et Wi pour les analyses statistiques. À la fin de chaque journée de mesure, la feuille utilisée était récoltée pour des analyses isotopiques futures.

L'appareil utilisé pour les mesures d'échange gazeux est un système portable Li 6200 (Li-Cor, USA). Une feuille entière (pour les feuillus) ou une portion de branche (pour les résineux) était enfermée pendant 30 secondes dans la chambre de mesure de l'appareil. Cette chambre est reliée par un circuit fermé à un analyseur de gaz à infra-rouge (IRGA ou Infrared gas analyzer), qui mesure la baisse de CO₂ dans l'air de la chambre. La température et l'humidité relative de l'air sont mesurées respectivement par un thermocouple et une sonde capacitive. Un thermocouple appliqué sous la feuille mesure la température foliaire. À partir de ces variables, l'appareil calcule, pour une surface foliaire donnée (voir ci-après), l'assimilation nette de CO₂ (A), la conductance au CO₂ de la feuille (g_{tc}) et sa transpiration (E). En connaissant la conductance de la couche limite de la feuille (g_{bw}, voir ci-après), la conductance stomatique à la vapeur d'eau (g_{sw}) pouvait être calculée par unité de surface foliaire grâce à la relation : $1/g_{tc} = 1,6/g_{sw} + 1,37/g_{bw}$. 1,37 est le rapport des coefficients de diffusion du CO₂ et de la vapeur d'eau au niveau de la couche limite alors que 1,6 est le rapport des coefficients de diffusion du CO₂ et de la vapeur d'eau au niveau de l'air.

Ainsi, les mesures d'échanges gazeux ont nécessité une détermination des surfaces et des conductances de couche limite de chaque feuille ou de chaque ensemble d'aiguilles. Pour les chênes, les surfaces foliaires ont été mesurées directement à l'aide d'un planimètre Li-3000 A (voir Figure 4). Cet appareil a été utilisé pour toutes les mesures de surfaces foliaires de l'expérimentation. Pour les résineux, des relations entre le poids frais et la surface foliaire ont été préalablement établies pour les trois espèces à partir de lots d'aiguilles. Ces relations ont permis d'estimer la surface foliaire du rameau mesuré à partir du poids frais des feuilles (surface foliaire en cm² et poids frais en g) :

$$Pseudotsuga menziesii : \text{ surface foliaire} = 35,537 \times \text{ poids frais} + 0,9596 \quad (R^2 = 0,995 ; N=5)$$

$$Pinus rigida : \text{ surface foliaire} = 16,527 \times \text{ poids frais} + 0,4413 \quad (R^2 = 0,9979 ; N=5)$$

$$Pinus nigra Laricio : \text{ surface foliaire} = 12,287 \times \text{ poids frais} - 0,5440 \quad (R^2 = 0,9994 ; N=5)$$

Par ailleurs, pour les aiguilles de résineux, la conductance de couche limite (g_{bw}) était considérée comme infinie (100 000 mol m⁻²s⁻¹) car la résistance de la couche limite est négligeable vu la géométrie et la morphologie d'un rameau. Pour les chênes, g_{bw} a été déterminée en mesurant, à l'appareil Li-Cor 6200, la conductance totale de plusieurs papiers buvards de surfaces différentes découpés en forme de feuilles de chênes. La conductance de couche limite est la moitié de la conductance totale de la feuille en papier puisque, pour les chênes, les stomates ne se trouvent que sur la face inférieure de la feuille. Pour chacun des deux appareils Li-Cor 6200 utilisés, une relation entre la surface des feuilles et la conductance de couche limite a été établie. Si la relation était différente par appareil, elle était la même pour les deux espèces de chênes (surface foliaire en cm² et g_{bw} en mol m⁻² s⁻¹) :



Figure 3 : Appareil Li-Cor 6200



Figure 4 : Planimètre portable Li-3000 A

$$\text{Li-cor 1 : } g_{bw} = -0,891 \times \ln(\text{surface foliaire}) + 4,3664 \quad (R^2 = 0,9605 ; N = 16)$$

$$\text{Li-cor 2 : } g_{bw} = -0,399 \times \ln(\text{surface foliaire}) + 2,7472 \quad (R^2 = 0,9542 ; N = 16)$$

Par la suite, l'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau ou W_i ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$) est déterminée par le rapport entre l'assimilation nette de CO_2 (A) et la conductance stomatique pour la vapeur d'eau (g_s) obtenues lors des mesures d'échange gazeux.

2.3.3 Détermination de la teneur relative en eau de la tige

La teneur relative en eau de la plante (RWC, de l'anglais « Relative Water Content ») est un indicateur qui reflète l'état hydrique de la plante. RWC est également un estimateur de la cavitation du xylème de la plante car elle donne une idée du remplissage d'eau et d'air des vaisseaux conducteurs de sève brute. Pour cette étude, RWC a été déterminé pour la tige. Un fragment de tige de 30 mm de long a été prélevé de chaque individu à la récolte finale. Ces fragments ont été écorcés puis mis dans des tubes de poids connus. Les écorces enlevées ont été pesées puis séchées à l'étuve sous 65°C jusqu'à poids constant. Les tubes contenant les fragments de bois ont été pesés : le poids frais de chaque fragment (PFF) était ainsi connu. Les tubes contenant les fragments ont été perforés puis submergés dans une boîte remplie d'eau. Le tout était placé durant une semaine dans un dessiccateur muni d'une pompe à vide qui aspire l'air dans les vaisseaux conducteurs de la tige pour donner place à l'eau ; les fragments devenaient alors saturés en eau. Le poids de chaque fragment à saturation complète en eau (PFSC) était ensuite mesuré. Ensuite, les fragments de tiges ont été séchés à l'étuve jusqu'à poids constant avant d'être pesés : leurs poids secs (PSF) étaient ainsi obtenus. Finalement, RWC a été calculée comme suit :

$$\text{RWC} = (\text{PFF} - \text{PSF}) / (\text{PFSC} - \text{PSF}) * 100 [\%] \quad (\text{Rosner et Kikuta, 2002})$$

2.3.4 Récolte finale et estimation de biomasse

La récolte finale de l'expérimentation « sécheresse progressive » a été effectuée le 09 juillet 2019 (180° DoY). Tous les individus soumis à la sécheresse ont été récoltés alors que la moitié des témoins seulement l'ont été ; l'autre moitié des contrôles servaient également à l'expérimentation de sécheresse longue qui ne se termine que fin août. À la récolte, les feuilles, les tiges et les racines de chaque individu étaient séparés. Pour les chênes, une feuille par individu était mise à part pour être photographiée pour des études ultérieures. Seule la surface foliaire de chaque feuille était connue. Pour les feuilles prélevées pour les futures analyses isotopiques, leurs poids frais et leurs surfaces foliaires étaient connus. Or, la biomasse foliaire chaque individu de chêne intègre les feuilles restantes à la récolte finale, les feuilles récoltées pour la photographie, et les feuilles utilisées pour l'isotopie. Il a donc été nécessaire d'établir des relations entre le poids sec, le poids frais et la surface des feuilles pour les chênes. Pour les feuilles restantes à la récolte, le poids frais, la surface et le poids sec ont été mesurés. Cela a permis d'obtenir pour les feuilles de chêne les relations (surface foliaire en cm^2 , poids frais en g et poids sec en g) :

$$\text{Chênes : } \text{poids sec} = 0,4775 \times \text{poids frais} + 0,4462 \quad (R^2 = 0,9967 ; N = 18)$$

$$\text{Poids sec} = 0,0080 \times \text{surface foliaire} + 1,8781 \quad (R^2 = 0,9103 ; N = 18)$$

Pour les résineux, seuls les poids frais des aiguilles prélevées pour l'analyse isotopique étaient connus. La relation utilisée pour les appareils Li-Cor 6200 a permis d'estimer la surface foliaire de chaque échantillon. Pour la détermination de leurs poids secs, une même relation a été établie puis utilisée pour les trois espèces : $\text{poids sec} = 1.8978 \times \text{poids frais} - 0,0374$ ($R^2 = 0,9966 ; N=15$)

À la récolte finale, pour les résineux, la plupart des individus présentaient des jeunes aiguilles en plus des vieilles aiguilles. Les jeunes aiguilles étaient séparées des vieilles aiguilles. Pour les vieilles aiguilles, nous avons utilisé les mêmes relations que celles utilisés pour les appareils Li-Cor 6200 a été utilisée. Pour les jeunes aiguilles, des lots d'échantillons ont été utilisés pour établir des relations poids secs – surface foliaire (surface foliaire en cm^2 , et poids sec en g) :

Douglas :	surface foliaire = 57,831 x poids sec – 2,2799	(R ² = 0,8229 ; N=9)
Pin rigide :	surface foliaire = 45,473 x poids sec + 9,5816	(R ² = 0,8282 ; N=8)
Pin laricio :	surface foliaire = 14,3 x poids sec / 0,27	(Interpolation ; N=1)

Le poids sec total de la tige de chaque plant comprenait les poids secs de la partie entre le collet et la hauteur du pot, du fragment utilisé pour la détermination de REW, et de la partie de la tige entre la surface où le fragment a été coupé et le bourgeon terminal. Les racines et les toutes les parties des tiges ont été séchées à l'étuve jusqu'à poids constant puis pesées. Leurs poids secs ont été obtenus ainsi.

La connaissance de la biomasse sèche de la racine (R), de la tige (T) et des feuilles (F) ont permis de calculer la biomasse sèche totale de chaque individu (Bt). Pour analyser les investissements en matière sèche des individus, les proportions des racines (R : Bt), des tiges (T : Bt) et des feuilles (F : Bt) par rapport à la biomasse totale ont été calculées. Puis, en connaissant la surface (LA, de l'anglais « Leaf Area ») et la biomasse sèche des feuilles (F) foliaire de chaque individu, la masse foliaire par surface a pu être calculée (LMA, de l'anglais « Leaf Mass per Area »).

2.3.5 Traitements statistiques

Les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel R – 3.6.1. Dans l'objectif de connaître l'effet espèce et l'effet traitement, nous avons effectué une analyse de variance (ANOVA) à deux facteurs : Traitement et Espèce [selon le modèle lm (paramètre ~ traitement + espèce + traitement : espèce)] sur les croissances en diamètre et en hauteur des individus durant toute la durée d'expérimentation (DR₂₀ et HR₂₀), ainsi que sur les données de biomasse (R, T, F, Bt, R : Bt, T : Bt et F : Bt), de surface foliaire (LA et LMA) et sur la teneur relative en eau de la tige (RWC). L'ANOVA utilisait la somme des carrés de type III (fonction « Anova » de la librairie « car »). Mais avant d'effectuer l'ANOVA, la normalité des résidus du modèle utilisé était d'abord testée pour chacun des paramètres en utilisant un test de Shapiro-Wilk (fonction « shapiro.test »). Quand l'hypothèse gaussienne n'était pas vérifiée, une transformation Box-Cox (de la librairie « car ») a été appliqué sur les données avant d'effectuer l'ANOVA. Les différences significatives entre espèces et entre traitements étaient par la suite déterminées à l'aide d'un test de comparaison multiple : le test de haute différence significative de Tukey (fonction « HSD.test »).

Par ailleurs, un test de Student (fonction « t.test ») a été appliqué date par date pour les données d'échanges gazeux (A, gs et Wi) et les données de croissances (DR, DGR, HR et HGR) de chaque espèce. Cela a permis de déterminer pour chaque paramètre à partir de quelle date (et de quel degré de sécheresse) la différence entre les moyennes des individus soumis au traitement sec et des témoins devenait significative. Avant l'application du test, la normalité des résidus sur le modèle utilisant l'effet traitement comme facteur (paramètre ~ traitement) a été vérifié date par date. Quand l'hypothèse de normalité n'était pas vérifiée, une transformation Box-Cox était aussi appliquée sur les données avant l'application du test t.

3 RÉSULTATS

3.1 Différences entre les cinq espèces sans effet de sécheresse

3.1.1 Différences de biomasses et de croissances entre les espèces

En comparant les témoins entre eux (Tableau 1 et Tableau 2), nous avons constaté que, même sans effet de sécheresse, les cinq espèces présentaient déjà des différences entre elles. Le chêne pubescent avait une plus grande biomasse sèche totale que les autres espèces. Il présentait également de plus grandes biomasses de tige et de racines que les quatre autres espèces. Les biomasses foliaires des cinq espèces n'étaient significativement pas différentes. Les proportions de biomasse sèche des feuilles et de la tige des feuillus était plus petites que chez les résineux. Comparé aux résineux, les feuillus investissaient plus de carbone dans les racines que dans les autres compartiments de la plante.

Par ailleurs, la surface foliaire (LA) n'était significativement différente ni entre les trois espèces résineuses ni entre les deux espèces feuillues. Toutefois, LA était plus grande pour le chêne pubescent comparé au pin laricio. Par rapport à la masse foliaire par surface (LMA), aucune différence significative n'a été constatée entre les deux chênes. Par ordre décroissant de LMA, les espèces peuvent être classées comme suit : le pin laricio – le pin rigide – le douglas – les deux chênes. Aucune différence significative de la teneur relative en eau des tiges (RWC) non plus n'a été mise en évidence.

Des différences de croissance entre espèces ont été aussi constatées pour les témoins (voir Tableau 1, Tableau 2 et Figure 5). La croissance en diamètre des témoins durant toute l'expérimentation (DR_{20}) n'était significativement pas différente entre les cinq espèces. Par contre, le chêne pubescent avait une croissance en hauteur (HR_{20}) plus forte que les autres espèces. Le pin laricio avait moins poussé en hauteur que les autres espèces.

3.1.2 Différences d'échanges gazeux foliaires entre les espèces

Les cinq espèces présentaient des potentiels différents en termes d'échanges gazeux (voir Figure 6). Nous avons pu observer qu'en moyenne, le douglas avait une faible g_s et une faible A comparé aux deux pins. Le chêne chevelu présentait aussi une faible g_s et A par rapport au chêne pubescent. Pour toutes les espèces, une augmentation de g_s a été observée pour les trois premières dates de mesures. À partir de cette date, W_i reste plus ou moins constante pour les témoins. Nous pouvons aussi voir que le douglas avait une W_i plus forte que les deux pins. W_i était le plus élevé chez le chêne chevelu que chez le chêne pubescent.

3.1 Effets de la sécheresse sur les cinq espèces

3.1.1 Effets de la sécheresse sur la biomasse et la croissance

En comparant espèce par espèce les individus soumis à la sécheresse aux témoins (Tableau 1 et Tableau 2), nous avons constaté que la sécheresse n'avait pas d'effet significatif sur les allocations de matière sèche dans les différents compartiments de la plante ($R : Bt ; F : Bt ; T : Bt$). La sécheresse n'avait pas d'effet significatif sur Bt , F et R pour chacune des espèces. Par ailleurs, la sécheresse a entraîné une baisse significative de T chez le chêne pubescent. Pour chaque espèce, la sécheresse n'avait pas d'effet significatif sur LA et LMA . RWC baissait significativement sous effet de la sécheresse pour les deux espèces de chênes. La sécheresse n'avait non plus d'effet sur HR_{20} pour chaque espèce. Par contre, la diminution de DR_{20} était significative chez le pin rigide par rapport aux autres espèces.

En comparant les cinq espèces entre elles sous sécheresse (Tableau 1 et Tableau 2), nous avons trouvé que le chêne pubescent avait de plus grandes Bt et R que les autres espèces. Il avait une $R : Bt$ plus grande que les résineux. Le chêne pubescent avait aussi une plus grande T , surtout par rapport au pin laricio. Néanmoins, aucune différence n'a été constatée entre les espèces pour $T : Bt$. F n'était pas significativement différente entre les espèces. Mais les chênes, surtout le chêne pubescent, semblaient présenter une faible $F : Bt$ par rapport aux résineux. Par ailleurs, sous effet de la sécheresse, le douglas avait une LA plus grande que le pin laricio. Par rapport au LMA , aucune différence significative n'a été constatée entre les deux chênes. Le classement selon l'ordre décroissant de LMA fait précédemment (voir 3.1.1) restait maintenu sous effet de la sécheresse. Sous sécheresse, RWC était plus bas chez le chêne pubescent par rapport au pin laricio. DR_{20} n'était significativement pas différente entre les cinq espèces. En outre, le chêne pubescent avait toujours une plus forte HR_{20} que le pin laricio et le douglas.

La comparaison date par date de DR , HR , DGR et HGR entre les individus soumis à la sécheresse et les témoins à l'aide du test de Student a permis de ressortir à quel moment la sécheresse commence à affecter de manière significative la croissance des espèces (voir Figure 5). Pour chacune des espèces, nous avons observé :

Pseudotsuga menziesii : Le douglas ralentissait sa croissance en hauteur bien avant sa croissance radiale. Autour de 50% de REW , une baisse de croissance en hauteur a été constatée pour le douglas.

Durant l'expérience, les douglas soumis au traitement sec n'ont fait qu'une seule pousse durant la période de suivi des croissances tandis que ceux au traitement humide en ont fait deux. La diminution significative de la croissance en diamètre n'arrivait qu'à 20% de REW.

Pinus nigra var. corsicana laricio : Le ralentissement de croissance en diamètre du pin laricio commençait à être significative à 30% de REW. Néanmoins, les pics de croissance radiale étaient plus fréquents chez les individus à traitement humide que chez les secs. Par ailleurs, la hauteur semblait ne pas être impactée par la sécheresse.

Pinus rigida : Si la croissance radiale était impactée par la sécheresse à partir de 30% de REW, aucun impact significatif n'a été constaté sur la croissance en hauteur.

Quercus cerris : Aucun effet significatif de la sécheresse sur la croissance en diamètre et en hauteur n'a été mis en évidence pour le chêne chevelu. Néanmoins, des ralentissements de la vitesse de croissance en hauteur et en diamètre par rapport aux contrôles ont été constatés à 45% de REW.

Quercus pubescens : La croissance radiale du chêne pubescent était significativement impactée par la sécheresse à 30% de REW. Aucun effet significatif de la sécheresse n'a été perçu sur la hauteur. Mais un ralentissement de la croissance en hauteur était visible à 20% de REW.

3.1.2 Effets de la sécheresse sur les échanges gazeux foliaires

Pour l'ensemble des espèces, la diminution progressive de l'humidité du sol entraîne une diminution progressive de A et de gs et une augmentation de Wi. La comparaison date par date entre les moyennes journalières de A, gs et A/gs des individus soumis à la sécheresse et des témoins à l'aide du test de Student a permis de ressortir à quel moment, les réponses à la sécheresse via ces trois paramètres deviennent significatives (voir Figure 6). Pour chaque espèce, nous avons constaté :

Pseudotsuga menziesii : Les stomates commençaient significativement à se fermer autour de 40% de REW. Par rapport aux témoins, gs a diminuée de 40%. La fermeture stomatique était accompagnée d'une diminution de A. Cependant, une augmentation significative de Wi (à 45% de REW) précédait la baisse de gs et de A. Des diminutions de 40 à 65% de gs et de 20 à 65% de A ont été constatées pour une baisse de REW de 40 à 20%.

Pinus nigra var. corsicana laricio : La diminution de gs sous effet de la sécheresse devenait significative à partir de 45% de REW. À ce taux d'humidité du sol, le Wi des plants sous sécheresse augmentait de 60% par rapport aux témoins. Par rapport aux témoins, A diminuait significativement à partir de 40% de REW. Entre 40 et 20% de REW, des baisses de 55 à 75% de gs et de 35 à 55% de A étaient constatées.

Pinus rigida : Un effet significatif de diminution de gs sous effet de la sécheresse a été constaté à partir de 45% de REW. Pourtant, A n'était nettement affectée par la sécheresse qu'à 20% de REW. Par contre, une augmentation significative de Wi des plants sous sécheresse par rapport aux témoins apparaissait en même temps que la diminution de gs. Une diminution de REW de 40 à 20% a entraîné des baisses de 45 à 70% pour gs et de 2 à 40% pour A.

Quercus cerris : Cette espèce commençait à fermer ses stomates autour de 40% de REW. La baisse de A accompagnait celle de gs. Pourtant, aucune augmentation significative du Wi des plants sous sécheresse par rapport aux témoins n'a été constatée. Entre 40 et 20% de REW, gs et A ont baissées respectivement de 40 à 70% et de 30 à 60%.

Quercus pubescens : Autour de 60% de REW, le chêne pubescent commençait à fermer ses stomates. Ensuite, A diminuait à partir de 50% de REW, et surtout à partir de 40% de REW. Les augmentations significatives du Wi par rapport aux témoins n'ont été enregistrées qu'à 45% et à 30% de REW. Une baisse de REW de 40 à 20% a entraîné des diminutions de 45 à 55% de gs et de 30 à 60% de A.

Tableau 1: Résultats de l'ANOVA et du test de Tukey pour les facteurs Espèce et Traitement¹

Par.	Modèle		Facteurs			P. rigida Humide		P. rigida Sec		P. laricio Humide		P. laricio Sec		P. menziesii Humide		P. menziesii Sec	
	Mod.	R2	E	T	ExT												
LA ^(T)	***	0,60	***	*	n.s	880 ± 113	ab	653 ± 191	bc	529 ± 137	bc	334 ± 153	c	1411 ± 330	ab	776 ± 238	b
LMA	***	0,99	***	n.s	n.s	0,027 ± 0,002	b	0,028 ± 0,002	b	0,044 ± 0,001	a	0,044 ± 0	a	0,019 ± 0	c	0,02 ± 0,001	c
F	**	0,30	*	**	n.s	24 ± 1,9	a	18,4 ± 4,3	a	23,1 ± 6,3	a	14,7 ± 6,7	a	26,9 ± 5,8	a	15,6 ± 4,5	a
T	***	0,64	***	***	n.s	20,1 ± 2	ab	14,3 ± 3,6	bc	12,2 ± 2,1	bc	7,2 ± 3,6	c	15,7 ± 2,2	bc	10,7 ± 1,7	bc
R	***	0,75	***	n.s	n.s	25 ± 5,7	b	24,9 ± 6,8	b	20,6 ± 2,8	b	16,2 ± 5,1	b	17,2 ± 12	b	20,1 ± 3,9	b
RWC	***	0,59	***	***	n.s	97,78 ± 1,13	abc	92,42 ± 2,66	cd	100,02 ± 4,14	ab	95,32 ± 1,67	abc	98,71 ± 1,47	abc	91,88 ± 6,12	cd
Bt	***	0,70	***	*	n.s	69 ± 3	b	58 ± 13	b	56 ± 8	b	38 ± 15	b	60 ± 12	b	46 ± 8	b
F : Bt	***	0,59	***	*	n.s	0,348 ± 0,037	abc	0,32 ± 0,018	bcd	0,409 ± 0,061	ab	0,378 ± 0,027	ab	0,456 ± 0,106	a	0,333 ± 0,054	abc
R : Bt	***	0,53	***	**	n.s	0,36 ± 0,064	cd	0,429 ± 0,045	bcd	0,374 ± 0,07	bcd	0,438 ± 0,05	bcd	0,274 ± 0,17	d	0,436 ± 0,06	bcd
T : Bt	**	0,33	**	**	n.s	0,292 ± 0,041	a	0,251 ± 0,049	ab	0,218 ± 0,011	ab	0,184 ± 0,025	b	0,27 ± 0,068	ab	0,231 ± 0,019	ab
DR ₂₀	***	0,37	n.s	***	n.s	5,8 ± 0,45	a	3,52 ± 1,06	b	4,64 ± 0,39	ab	3,33 ± 0,77	b	4,75 ± 0,7	ab	3,48 ± 0,24	b
HR ₂₀ ^(T)	***	0,49	***	**	n.s	15,67 ± 8,59	abcd	9,42 ± 5,54	abcd	2,83 ± 1,86	bcd	1,17 ± 0,75	d	18,83 ± 6,19	abc	4,67 ± 4,72	cd

Tableau 2: Suite du Tableau 1

Par.	Q. pubescens Humide		Q. pubescens Sec		Q. cerris Humide		Q. cerris Sec		Humide		Sec	
LA ^(T)	2827 ± 1051	a	2332 ± 887	a	1388 ± 762	ab	1409 ± 851	ab	1407 ± 958	a	1101 ± 894	b
LMA	0,01 ± 0,002	d	0,01 ± 0,001	d	0,012 ± 0,002	d	0,011 ± 0,002	d	0,022 ± 0,013	a	0,023 ± 0,013	a
F	27,6 ± 5,7	a	23 ± 6,7	a	15,9 ± 7,6	a	14,1 ± 7	a	23,5 ± 6,5	a	17,2 ± 6,4	b
T	31 ± 10,5	a	19,9 ± 5,8	b	11,5 ± 5,7	bc	10,5 ± 2,7	bc	18,1 ± 8,8	a	12,5 ± 5,6	b
R	60 ± 9,8	a	66,5 ± 20	a	28,4 ± 8,4	b	30 ± 6,1	b	30,2 ± 17,4	a	31,5 ± 20,7	a
RWC	95,2 ± 1,89	abc	87,44 ± 2,49	d	101,31 ± 0,56	a	92,84 ± 2	bcd	98,6 ± 2,85	a	91,98 ± 4,09	b
Bt	119 ± 18	a	109 ± 29	a	56 ± 4	b	55 ± 15	b	72 ± 26	a	61 ± 30	b
F : Bt	0,236 ± 0,056	cd	0,21 ± 0,02	d	0,28 ± 0,121	bcd	0,247 ± 0,068	cd	0,346 ± 0,109	a	0,298 ± 0,073	b
R : Bt	0,505 ± 0,012	abc	0,605 ± 0,048	a	0,518 ± 0,187	abc	0,56 ± 0,072	ab	0,406 ± 0,14	b	0,494 ± 0,091	a
T : Bt	0,259 ± 0,063	ab	0,184 ± 0,032	b	0,203 ± 0,088	ab	0,193 ± 0,024	ab	0,248 ± 0,062	a	0,209 ± 0,041	b
DR ₂₀	4,58 ± 1,68	ab	3,03 ± 1,11	b	4 ± 1,04	b	3,78 ± 0,97	b	4,75 ± 1,08	a	3,43 ± 0,86	b
HR ₂₀ ^(T)	58,25 ± 35,55	a	28,33 ± 7,19	ab	21,08 ± 22,22	abcd	13 ± 18,83	bcd	23,33 ± 26,07	a	11,32 ± 13,08	b

¹ LA = surface foliaire (cm²) ; LMA = masse foliaire par surface (g cm⁻²) ; F = biomasse sèche foliaire (g) ; T = biomasse sèche de la tige (g) ; R = biomasse sèche racinaire (g) ; RWC = teneur relative en eau de la tige (%) ; Bt = biomasse totale (g) ; F : Bt = proportion de matière sèche des feuilles ; R : Bt = proportion de matière sèche des racines ; T : Bt = proportion de matière sèche de la tige ; DR₂₀ = croissance en diamètre durant toute l'expérimentation ; HR₂₀ = croissance en hauteur durant toute l'expérimentation ; p = p-value du modèle ; R2 = coefficient de détermination du modèle ; E = effet espèce ; T = effet traitement ; ExT = effet de l'interaction espèce et traitement. « (T) » signifient que la normalité des résidus n'était pas vérifiée pour le paramètre en question et que les données ont été transformées avant l'ANOVA. Les degrés de significativité des modèles et des facteurs sont représentés en n.s, *, ** ou *** : cela représente respectivement des p-value supérieur à 0.05, entre 0.05 et 0.01, entre 0.01 et 0.001, et inférieur à 0.001 (plus il y a d'étoiles, plus c'est significatif).

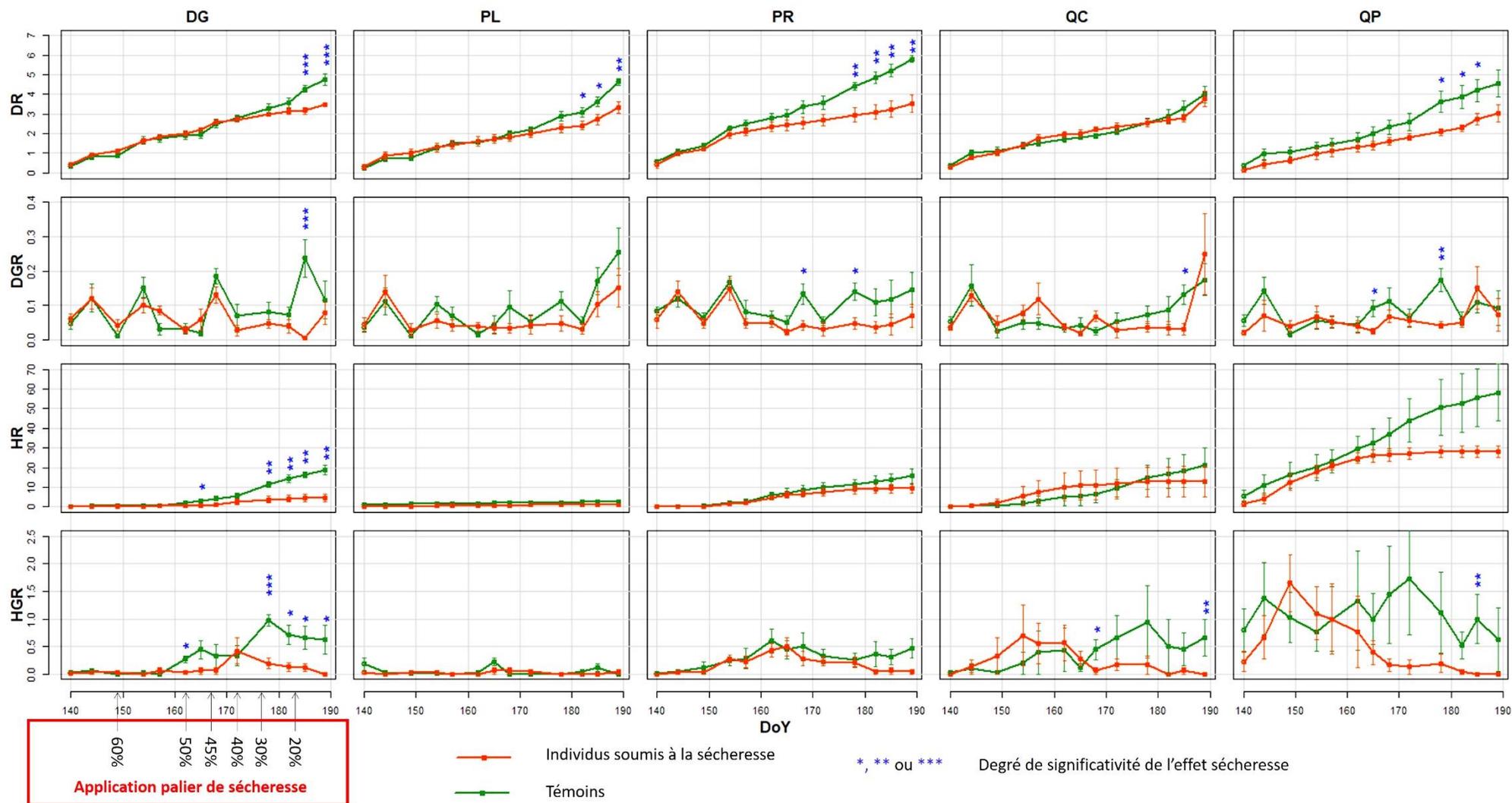


Figure 5 : Cinétique de croissance et d'accroissement de chaque espèce^{2,3}

² DG : douglas ; PL : pin laricio ; PR : pin rigide ; QC : chêne chevelu ; QP : chêne pubescent ; DR : croissance en diamètre (en cm) ; DGR : accroissement en diamètre (en mm j⁻¹) ; HR : croissance en hauteur (en mm) ; HGR : accroissement en hauteur (en cm j⁻¹) ; DoY = Jour de l'an. En bas, à gauche, nous avons à quelle date chaque palier de sécheresse a été appliquée. Les degrés de significativité des modèles et des facteurs sont représentés en *, ** ou *** : cela représente respectivement des p-value entre 0.05 et 0.01, entre 0.01 et 0.001, et inférieur à 0.001 (quand il n'y a pas d'étoile, la différence entre les deux traitements n'est pas significative).

³ Les détails sont présentés dans le Tableau supplémentaire 3 (Annexe 3). Pour l'évolution de la hauteur et du diamètre par espèce, voir Figure supplémentaire 1 (Annexe 3).

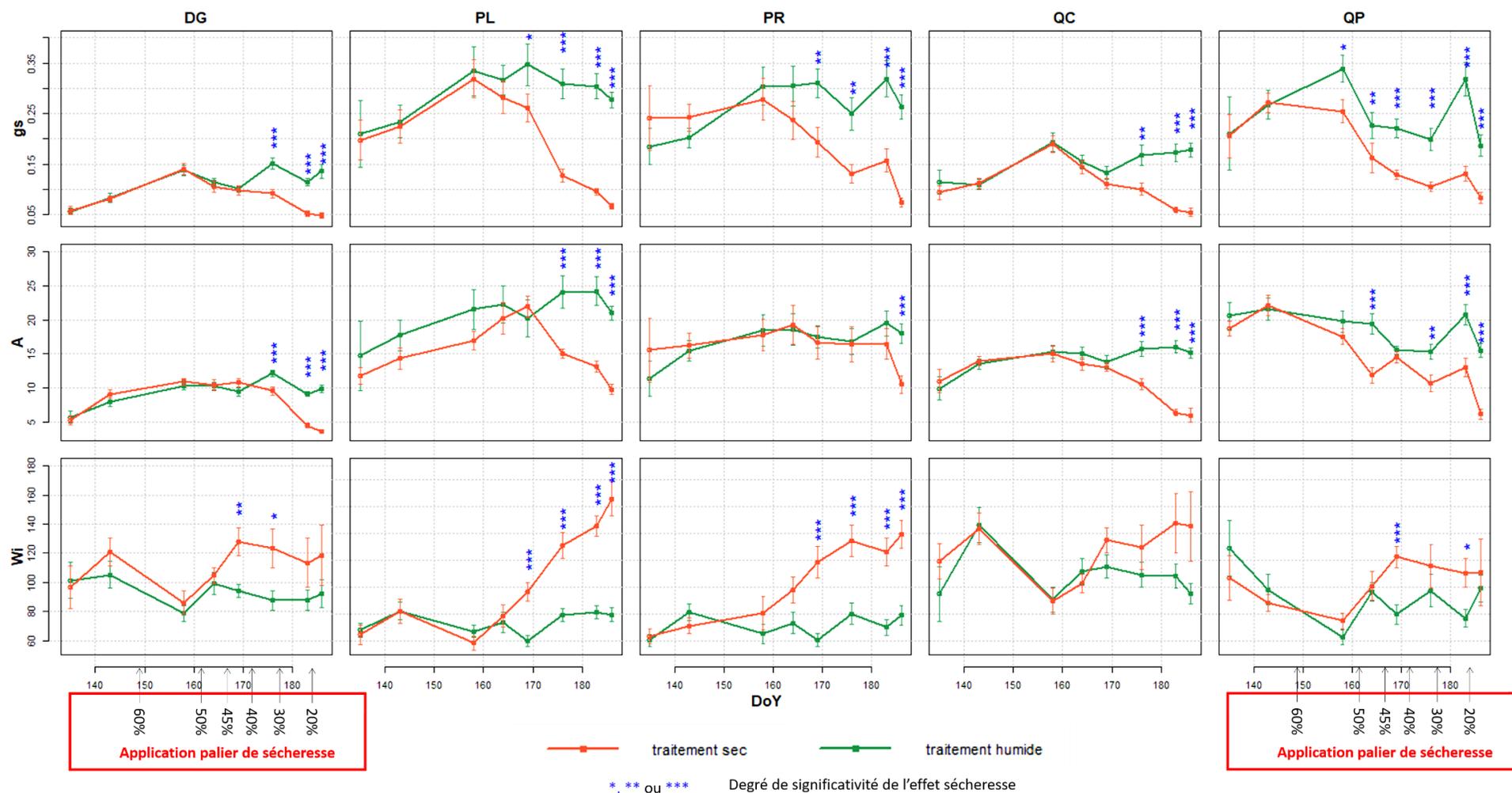


Figure 6 : Évolution dans le temps des échanges gazeux (A, gs et Wi) pour chaque espèce⁴⁵

⁴ DG : douglas ; PL : pin laricio ; PR : pin rigide ; QC : chêne chevelu ; QP : chêne pubescent ; A : assimilation nette de CO₂ (en μmol m⁻² s⁻¹) ; gs : conductance stomatique à la vapeur d'eau (en mol m⁻² s⁻¹) ; Wi : efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau (Wi=A/gs – en μmol CO₂ mol⁻¹ H₂O) ; DoY = jour de l'an. Les degrés de significativité des modèles et des facteurs sont représentés en *, ** ou *** : cela représente respectivement des p-value entre 0.05 et 0.01, entre 0.01 et 0.001, et inférieur à 0.001 (quand il n'y a pas d'étoile, la différence entre les deux traitements n'est pas significative).

⁵ Les détails sont présentés dans le Tableau supplémentaire 2 (Annexe 2).

4 DISCUSSIONS

4.1 Différences entre espèces en conditions contrôles

4.1.1 Différences de biomasses et de croissances entre les espèces

La plante fabrique sa biomasse à partir du carbone qu'elle a fixé. Le carbone peut aller dans les racines, les tiges, les feuilles ou aussi dans les organes de reproduction de la plante. Des différences intraspécifiques ont été constatées en termes d'investissement de matière sèche dans les compartiments de la plante. La biomasse racinaire (R) était plus grande pour *Q. pubescens* comparé à *Q. cerris*. Tognetti et al. (2007) ont aussi trouvé que *Q. pubescens* disposait d'un système racinaire beaucoup plus développé que *Q. cerris*. Cela suggère que *Q. pubescens* aurait plus d'accès à l'eau dans le sol mais transpirerait également plus que *Q. cerris*. Mais cela ne reste pas évident puisque le ratio R : Bt n'était pas significativement différent entre les deux chênes. Le ratio R : Bt était plus grand pour les chênes comparés aux résineux. Par contre, le ratio F : Bt était plus grand pour les résineux que pour les chênes. Les chênes investissent plus dans les racines que dans les feuilles. Comparés aux résineux, les chênes auraient ainsi une meilleure absorption d'eau par les racines et une meilleure réduction de transpiration des feuilles. Sans effet de sécheresse, les cinq espèces démontreraient déjà des « stratégies écologiques » (Westoby et al., 2002) différentes par rapport à la répartition de carbone dans les différents organes.

La fixation de carbone de la plante dépend généralement de l'assimilation de carbone (A) par unité de surface et de la surface foliaire de la plante (LA). Pour les résineux, *Pseudotsuga menziesii* présentait une plus grande LA que *Pinus laricio* ; cela pourrait être un avantage pour *P. menziesii* par rapport à *P. laricio* en termes de fixation de carbone. Aucune différence significative de LA n'a été constatée entre *Pinus rigida* et *Pseudotsuga menziesii* ; les deux espèces auraient ainsi de mêmes surfaces de fixation de carbone. Par ailleurs, les deux chênes n'avaient pas de LA significativement différente ; les deux espèces auraient la même surface pour capter le CO₂. Ainsi, la surface foliaire était plus différente entre résineux qu'entre chênes. Ces différences permettaient déjà de situer les espèces par rapport à la captation de carbone. Cependant, il ne faut pas oublier que la quantité de carbone fixée par la plante dépend également de la photosynthèse (A).

La fixation de carbone est également un des promoteurs de la croissance de la plante. Sous conditions contrôles, la croissance en diamètre (DR) des espèces n'était pas différente entre elles. Par ailleurs, *P. laricio* avait une faible croissance en hauteur (HR) que les autres espèces. La faible LA de cette espèce pourrait expliquer partiellement ce fait. Néanmoins, il faut remarquer que la fixation de carbone par la plante ne peut pas expliquer totalement sa croissance puisque la plante perd également du CO₂ par respiration ; et cette respiration dépend de la biomasse totale de la plante ainsi que de sa LA. En outre, nous avons constaté que *Q. pubescens* avait une HR forte par rapport à *Pinus laricio*. Pourtant, sa LA n'était différente de celle de *Q. cerris*. D'un côté, étant donné que la croissance provienne de la fixation de carbone par la plante, elle ne dépend uniquement pas de LA mais également de A. Puis, le carbone capté par la plante peut être alloué vers ses différents compartiments : racines, tiges ou feuilles. Et cette allocation peut être différente selon les stratégies écologiques des espèces. Ainsi, les différences de croissance entre espèces serait également lié à leurs stratégies écologiques.

4.1.2 Différences d'échanges gazeux foliaires entre les espèces

La fabrication de biomasse et la croissance de la plante sont liées à son assimilation de carbone (A). L'entrée de CO₂ dans la plante se fait par l'intermédiaire des stomates et est conditionnée par la conductance stomatique. En conditions contrôles, *Pseudotsuga menziesii* avait de faibles A et gs faibles et de forte Wi par rapport aux deux pins. Mais pour cette espèce, les faibles valeurs de A et de gs seraient compensées par sa forte LA en matière de fixation de carbone. En outre, *Quercus pubescens* présentait de fortes A et gs et de faible Wi par rapport à *Quercus cerris*. Cela expliquerait en partie pourquoi *Q. pubescens* aurait une plus grande biomasse que *Quercus cerris*. Il existerait ainsi pour chaque espèce un (des) lien(s) entre la fabrication de biomasse, l'allocation de biomasse, la croissance en diamètre et en

hauteur, l'assimilation de carbone et la conductance stomatique. Mais ce(s) liens(s) reste(nt) complexes. Ils dépendraient de la stratégie écologique de chaque espèce (Westoby et al., 2002). Les différences de stratégies écologiques entre espèces expliqueraient par conséquent les différences perçues entre les caractéristiques de chaque espèce.

4.2 Réponse des espèces à la sécheresse

La sécheresse édaphique avait des impacts sur le comportement des cinq espèces. D'une manière générale, la limitation de la quantité d'eau extractible dans le sol a engendré une limitation de la transpiration d'eau par les feuilles par la fermeture stomatique. Quand les stomates se ferment, l'assimilation de carbone diminue également. Pour les cinq espèces, la sécheresse a entraîné une augmentation de W_i due à une baisse plus importante de g_s par rapport à celle de *A. Pinus rigida* et *Pinus laricio*, comme Lebourgeois *et al.* (1998) l'avait suggéré pour l'ensemble des pins, contrôlent leur transpiration par la fermeture de stomates. D'après nos résultats, *Pseudotsuga menziesii* avait une faible diminution de g_s sous effet de la sécheresse. En fait, cette espèce avait déjà une faible g_s par rapport aux autres espèces sous conditions humides. Par contre, *Quercus pubescens* avait une forte réponse de g_s . Hors sécheresse, cette espèce avait ses stomates pleinement ouverts, et cela engendrait une assimilation de carbone ainsi qu'une croissance plus forte. Sous sécheresse, *Q. pubescens* régulait fortement ses stomates pour éviter une baisse trop forte du potentiel hydrique. Nos résultats ont montré que la teneur relative en eau de la tige de *Q. pubescens* avait connu une baisse significative. Cela pourrait être une indication de cavitation de xylème pour cette espèce. Par ailleurs, sous effets de la sécheresse, les cinq espèces étaient toutes devenues fortement efficaces par rapport à l'utilisation de l'eau. Les espèces fortement efficaces hors sécheresse augmentaient faiblement W_i par rapport aux espèces faiblement efficaces hors sécheresse. Aucune différence d'efficacité d'utilisation de l'eau n'a été ainsi constatée entre *Q. pubescens* et *Q. cerris*, contrairement à ce que Tognetti et al. (2007) avaient observé dans une étude comparative entre les deux espèces menées sur des arbres matures en peuplements forestiers. Dans notre étude, autour de 20% de REW, les deux chênes ne présentaient pas de différence d'assimilation photosynthétique ; et au-dessus 20% de REW, *Q. pubescens* avait une forte assimilation nette de CO_2 que *Q. cerris*. Pourtant, Tognetti et al. (2007) avait que le taux de photosynthèse était plus faible chez *Q. pubescens* que chez *Q. cerris* sous sécheresse. Les deux espèces de chênes se comporteraient peut-être ainsi différemment en forêt et en âge mature. Toutefois, il était difficile de comparer les niveaux de sécheresse dans les deux études.

La diminution de la quantité de carbone fixée par la plante en période de sécheresse impacte l'accumulation de biomasse et, par conséquent, la croissance des individus. Dans nos résultats, la croissance en hauteur était fortement impactée à la fois par l'effet espèce et l'effet traitement tandis que la croissance radiale n'était influencée que par l'effet sécheresse. La réduction de croissance en diamètre moyen de *Q. cerris* sous effet de sécheresse n'était pas significative, contrairement à ce que Manes et al. (2006) avaient conclu lors d'une expérience menée sur des semis de trois ans en conditions contrôlées. Cette différence de résultat peut être due à une manière différente de l'application de la sécheresse. Dans leurs études, la sécheresse n'était pas progressive : les plants étaient tout de suite soumis à trois modalités différentes d'alimentation en eau. L'effet de la sécheresse sur la croissance serait ainsi moindre dans une expérience de sécheresse progressive que dans une sécheresse constante. En outre, la croissance en hauteur de *Quercus cerris* semblait ne pas être impactée par la sécheresse. Deligöz et Bayar (2018) l'avaient également constaté dans leurs études. Nous avons également constaté que la baisse de croissance en diamètre de *Pseudotsuga menziesii* n'a été significative qu'à 20% de REW. Restaino, Peterson et Littell (2016) avaient remarqué sur des études en forêt que la sécheresse entraînait une baisse de croissance radiale de *Pseudotsuga menziesii*. Ainsi, même si de manière générale, la sécheresse a engendré un ralentissement de croissance de la plante, le fait qu'elle fut appliquée progressivement, et que les niveaux de sécheresse intense ne s'évaluaient que sur de courtes périodes, aurait limité les effets sur la croissance des semis.

La fermeture stomatique limite l'entrée de CO₂ dans les feuilles ; cela pourrait expliquer en partie le ralentissement de croissance des individus sous sécheresse. Mais d'un côté, les arbres possèdent des réserves, et ils s'en servent également pour leur croissance (Bogeat-Triboulot et al., 2007). Selon Waring (1992), les potentiels de croissance et de survie des arbres aux futurs stress dépendraient de la quantité de réserves qu'ils stockent. Pour le chêne, le bois initial ou le bois de printemps de chêne est d'abord synthétisé à partir des réserves, et c'est plutôt le bois final ou le bois d'été qui est plus conditionné par les conditions environnementales de l'année en cours. Les résineux se comportent différemment car ils peuvent photosynthétiser en hiver. Pour notre cas, puisque l'étude n'était couplée ni à une étude anatomique ni à une analyse des réserves de sucre dans la plante, il est difficile de conclure à quel moment les individus soumis à la sécheresse stockaient ou ne stockaient plus de réserve, utilisaient ou n'utilisaient plus leurs réserves. D'autre part, chaque espèce peut réguler sa croissance de manière différente. Les divisions cellulaires à l'origine de la croissance des arbres peuvent être régulés indépendamment de la production de sucres par assimilation, soit par voie hormonale, soit par la turgescence cellulaire (Bogeat-Triboulot et al., 2007). Par conséquent, la croissance de la plante ne dépend pas uniquement de la production de sucres par assimilation de CO₂.

Avec le stress hydrique, les arbres limitent ou arrêtent complètement le développement de nouvelles feuilles, et le carbone qui devait être investi dans les feuilles va vers la tige et les racines pour la croissance ou le stockage de réserves (Dickson et Tomlinson, 1996). Dans une expérience sur des jeunes semis de *Pin laricio* plantés en pot, Becker (1970) avait démontré que la biomasse aérienne de cette espèce ne serait pas affectée par la sécheresse d'été. Pareillement, nous n'avons pas trouvé d'effet significatif de la sécheresse sur la biomasse aérienne du pin laricio. Puis, contrairement à ce que Deligöz et Bayar (2018) l'avaient suggéré dans leurs travaux, la sécheresse n'avait pas engendré une diminution significative de la biomasse racinaire de *Quercus cerris*. Dans notre étude, *Quercus pubescens* avait augmenté la proportion de matière sèche allouée aux racines. Nardini et Pitt (1999) argumentaient, dans une étude sur des semis plantés en terrain et en pots, *Q. pubescens* investissait plus dans les racines que dans les autres compartiments de la plante sous sécheresse afin que l'eau perdue par transpiration soit compensée par une absorption d'eau de même quantité. Dans notre étude, les cinq espèces fixaient leur priorité dans l'augmentation de biomasse racinaire que sur l'augmentation de biomasse aérienne. Cela permettrait aux plants d'avoir beaucoup plus accès à l'eau dans le sol au lieu de multiplier les portes de sortie d'eau par transpiration. Tant que l'assimilation de carbone le permettrait encore, les plantes investiraient plus dans les racines : ce serait une question de survie. Mais puisque durant notre expérimentation, les plants étaient empotés, les développements racinaires étaient quand même limités.

Lors d'une sécheresse, les colonnes d'eau dans les xylèmes d'une plante peuvent se rompre : c'est la cavitation du xylème : le xylème se remplit d'air et devient embolisés et non fonctionnels. La détermination de RWC (des tiges) à la récolte finale a permis de situer les cinq espèces par rapport à la vulnérabilité du xylème sous effet de la sécheresse. De manière générale, il a été démontré que la teneur relative en eau des tiges diminue face à la sécheresse pour les cinq espèces. La diminution de RWC est très nette chez les deux espèces de chênes par rapport aux résineux. C'est peut-être dû aux différences de dimensions des vaisseaux conducteurs de sève entre les chênes et les résineux. D'ailleurs, les chênes ont un bois à zone initiale poreuse. Leur bois initial présente de gros vaisseaux visibles macroscopiquement, efficaces en terme de conduction d'eau, mais vulnérables à l'embolie et à la cavitation (Granier et al., 1994). Ainsi, les chênes seraient plus sensibles à la cavitation que les résineux. Nous avons trouvé une plus forte diminution de RWC chez *Q. pubescens* par rapport à *Q. cerris*. Selon (Olson et al., 2018), les hauts arbres ont des vaisseaux plus larges, et leurs vaisseaux sont vulnérables à la cavitation. La différence de hauteur entre les deux espèces de chêne expliquerait pourquoi RWC a beaucoup plus diminué chez *Q. pubescens* par rapport à *Q. cerris*. D'ailleurs, Nardini et Pitt (1999) ainsi que Tognetti et al. (2007) ont constaté que *Q. pubescens* avait une conductance hydraulique plus élevée que *Q. cerris*. En somme, l'intensité du phénomène de cavitation sous sécheresse dépendrait du diamètre des vaisseaux conducteurs et des trachéides. Ce diamètre des vaisseaux serait aussi lié à la hauteur de l'arbre. Hors sécheresse, le fait d'avoir de vaisseaux plus grands serait un atout en matière de

conductance hydraulique. Sous sécheresse, plus les vaisseaux ont un gros diamètre, plus le risque de cavitation est élevé.

La fermeture des stomates est une des réponses des plantes à la sécheresse. Ce qui est très original dans ce travail, c'était d'avoir pu observer à quel degré de sécheresse les cinq espèces commençaient à manifester leurs réponses à la sécheresse via la fermeture stomatique. Le début de réponse des stomates à la sécheresse de chaque espèce n'était forcément pas uniforme. Résineux ou feuillus, cela ne semblait avoir aucun effet sur la classification des espèces par rapport à la fermeture stomatique. *Quercus pubescens* est la première à commencer la fermeture des stomates (à 60% de REW). *Pinus nigra* et *Pinus rigida* diminuent significativement gs à 45% de REW. *Pseudotsuga menziesii* et *Quercus cerris* sont les dernières à commencer à fermer les stomates (à 40% de REW). Ainsi, l'hypothèse de Granier et al. (1999) et de Bréda et al. (2004) selon laquelle les arbres forestiers commençaient à fermer leurs stomates à 40% de REW n'a pas été vérifiée pour les cinq espèces étudiées. Cela peut s'expliquer par des différences de comportement, d'un côté, entre les arbres adultes et les jeunes semis cultivés en pot, et d'un autre côté, entre des mesures en forêt et en serre. Dans notre étude, la fermeture des stomates était bien déclenchée à 40% de REW pour les deux espèces qui avaient une forte Wi hors sécheresse. Les espèces à faible Wi hors sécheresse avaient une fermeture des stomates avant les 40% de REW. N'ayant pas des données de potentiels hydriques, nous ne pouvons conclure quelles espèces auraient des comportements isohydriques ou anisohydriques. Mais puisque toutes les espèces ont connues une baisse continue de la conductance stomatique sous effet de la sécheresse, nous pouvons dire tout simplement qu'elles ont toutes évité la sécheresse. Néanmoins, nous avons pu observer que les baisses significatives de gs n'ont pas commencé au même palier de sécheresse. En se basant sur les baisses significatives de gs, les cinq espèces pouvaient être classées par ordre de début de fermeture de stomates : *Q. pubescens* – *P. rigida* et *P. laricio* – *P. menziesii* et *Q. cerris*. Selon Manes et al. (2006), la fermeture des stomates de *Quercus cerris* se produirait plus tôt que celle de *Quercus frainetto* Ten. et de *Quercus ilex* L. Ces deux autres espèces de chêne ne répondraient ainsi à la sécheresse qu'à une REW inférieure ou égale à 40%. Sur des espèces plantées à l'arboretum de Nancy, il a été démontré que *Pin laricio* fermait tôt ses stomates par rapport à *Pinus nigra* Cazorla et *Pinus nigra* St-Guilhem ainsi que *Abies cephalonica* (Aussenac, 1980). Bunce et al. (1977) avaient constaté que *Pinus rigida* fermait les stomates avant *Quercus rubra* L. Par conséquent, *Q. pubescens* serait plus réactif à la sécheresse en termes de fermeture stomatique, comparé à toutes les espèces de chênes, de pin, de sapin et de douglas citées dans ce paragraphe.

Les fermetures stomatiques s'accompagnent d'une baisse d'assimilation nette de carbone, ce qui peut impacter la croissance de la plante. Durant cette étude, nous avons essayé de connaître quel paramètre parmi gs, A, HR et DR la sécheresse affectait en premier pour chaque espèce en se basant sur le niveau de sécheresse où les différences entre les individus sous stress hydrique et les témoins commençaient à être significatives. Chronologiquement, nous avons les séquences de réponses suivantes⁶ :

<i>Pseudotsuga menziesii</i> :	HR (à 50%)	–	gs (à 40%)	et	A (40%)	–	DR (à 20%)
<i>Pinus laricio</i> :	gs (à 45%)	–	A (à 45%)	–	DR (à 30%)	–	HR ⁷
<i>Pinus rigida</i> :	gs (à 45%)	–	DR (à 30%)	–	A (à 20%)	–	HR
<i>Quercus cerris</i> :	gs (à 40%)	et	A (à 40%)	–	DR	et	HR
<i>Quercus pubescens</i> :	gs (à 60%)	–	A (à 50%)	–	DR (à 30%)	–	HR

Ces séquences sont différentes de celles trouvées par Bogeat-Triboulot et al. (2007) pour le peuplier, selon quoi les croissances en diamètre et en hauteur seraient affectées par la sécheresse bien avant gs et

⁶ Le niveau de REW où les paramètres ont commencé à être affectés par la sécheresse est mis entre parenthèses à côté. Exemple : « *Pseudotsuga menziesii* : HR (50%) » signifie que pour le douglas, la sécheresse a eu un effet significatif sur HR à partir de 50% de REW.

⁷ Si le pourcentage de REW n'est pas indiqué à côté d'un paramètre, cela signifie que nous n'avons pas trouvé d'effet significatif de la sécheresse sur ce paramètre durant l'expérimentation.

A. Il y aurait ainsi une différence entre le peuplier et les cinq espèces étudiées dans ce stage. Le peuplier est en effet une essence adaptée au climat tempéré alors que les cinq espèces étudiées ici seraient plutôt habituées à un climat plus sec. Les deux espèces de chênes sont méditerranéennes (Nardini et Tyree, 1999). Mais si *Q. pubescens* est une espèce semi-décidue, *Q. cerris* serait plutôt une espèce qui vit dans des zones où l'eau est fortement disponible (Nardini et Tyree, 1999). *P. laricio* est une espèce dominante en Corse d'où il est aussi originaire (Gamisans et Marzocchi, 1996). Depuis son introduction en France en 1850, *P. menziesii* fait partie des essences principales utilisées en plantation forestière et est largement distribué dans tout le pays (Ranger et al., 1995). *P. rigida* ne se trouve pas dans les bases de données d'inventaire forestiers de l'IGN (2018). Cela n'a pas permis de mieux connaître les milieux d'adaptations de cette espèce en France. En Amérique du Nord, *P. rigida* est capable de vivre sur des sols rocheux (Abrams et Orwig, 1995) ; ce qui démontrerait sa capacité à vivre sur des milieux où l'eau est restreinte. Dans notre étude, les cinq espèces auraient tendance à diminuer gs avant DR. À l'exception de *P. rigida*, une baisse de A précède une diminution de DR. Ainsi, ce serait la diminution de gs qui entraînerait une diminution de A. Les baisses de A et de DR de la plante seraient cooccurrentes. Pour les cinq espèces, excepté *P. menziesii*, la sécheresse n'impacte HR qu'en dernier. La croissance en hauteur est ainsi moins sensible à la sécheresse que la croissance radiale pour les deux pins et les deux chênes. Les essences étudiées ici ont une croissance en hauteur par plusieurs pousses par an et non continuellement comme le peuplier, d'où les différences de résultats avec les travaux de Bogeat-Triboulot et al. (2007). Les diminutions de A et de gs pour *P. menziesii* que nous avons trouvées dans notre étude étaient semblables à celles trouvées par Warren et al. (2004) lors d'une étude de l'effet de la sécheresse (simulée par l'ajout de 25% de polyéthylène glycol dans le sol) sur des semis de deux ans plantés en pot. Pour *Q. cerris* par contre, la diminution de gs à 40 % de REW dans nos résultats était plus grande que la diminution de gs constatée par Manes et al. (2006) à 35% de REW dans une étude de réponse à la sécheresse sur les semis de chêne chevelu. Cela ferait allusion à la variabilité temporelle des paramètres mesurés : A et gs sont soumis à de forte variabilité temporelles.

5 CONCLUSION ET PERSPECTIVES

L'effet espèce était très significatif pour la majorité des paramètres étudiés et en particulier sur la croissance en hauteur des plants. Des différences morphologiques, physiologiques et biologiques font que les cinq espèces se comportaient déjà différemment hors sécheresse. Les cinq espèces auraient des stratégies écologiques différentes. Des différences de surface foliaire et d'assimilation de CO₂ hors sécheresse faisaient que le chêne pubescent grandissait plus vite que les autres espèces et que le pin laricio poussait le moins. Hors sécheresse, le chêne chevelu était plus efficient vis-à-vis de l'utilisation de l'eau que le chêne pubescent tel que le douglas l'était également plus que le pin rigide et le pin laricio. À la fin de l'expérimentation, les différences d'efficience intrinsèque d'utilisation de l'eau entre espèces ont disparu : elles devenaient toutes fortement efficientes. En fait, sous sécheresse intense, les plantes fermaient les stomates pour minimiser les pertes d'eau par transpiration en essayant de maintenir un niveau maximum d'assimilation nette de carbone. La diminution de l'assimilation de carbone s'accompagnait d'un ralentissement de croissance. Sous sécheresse, les cinq espèces avaient également tendance à allouer plus de matière sèche dans les racines afin de pouvoir compenser leur transpiration. Cette tendance était beaucoup plus observée chez les chênes que chez les résineux. La sécheresse avait également entraîné une diminution de la teneur relative en eau des tiges. Cette diminution était plus marquée chez les deux chênes, qui auraient de plus gros vaisseaux conducteurs que les résineux, et surtout chez le chêne pubescent, qui était plus long (haut) que le chêne chevelu. Le plus intéressant dans l'application d'une sécheresse progressive était de pouvoir connaître la diversité de sensibilité des cinq espèces. D'un côté, les stomates commençaient à fermer à des degrés de sécheresse différents, selon les espèces. De même, l'effet de la sécheresse sur la croissance n'apparaissait non plus en même temps. D'un autre côté, les séquences de réponses même de chaque espèce, spécialement pour le douglas et le pin rigide, pouvait être différentes. Le chêne pubescent était le premier à fermer les stomates sous sécheresse : il aurait été le premier à éviter la sécheresse. Le chêne chevelu aurait évité beaucoup plus tard la sécheresse que le chêne pubescent. La croissance était également ralentie beaucoup plutôt chez le chêne pubescent par rapport au chêne chevelu. Le douglas a commencé à éviter à la sécheresse beaucoup plus tard que le pin laricio et le pin rigide. Sa croissance en hauteur était plus impactée par la sécheresse que celle des deux pins. Quoique le douglas et le chêne chevelu ont fermé les stomates à un même niveau de sécheresse, la croissance du chêne chevelu serait moins impactée par la sécheresse que celle du douglas.

Durant ce stage, l'efficience d'utilisation de l'eau a été abordée par W_i . Or, W_i a une variabilité très forte (Flexas et al., 2007). Le fait que W_i soit instantanée ne permet pas totalement de le lier à la croissance des individus. Il serait mieux de travailler également avec l'efficience de transpiration (TE) qui est un paramètre intégré dans le temps et qui se rapprocherait le plus de la croissance. C'est d'ailleurs l'objectif de la seconde expérimentation du projet ESPERENSE à Champenoux. Il serait également intéressant d'aller creuser au fond des différences de W_i entre espèces, par exemple via les processus biologiques ou génétiques via la fixation de carbone dans les feuilles et les aiguilles. La discrimination isotopique est par exemple utilisée comme indicateur des processus physiologiques et des conditions environnementales prévalant lors de l'assimilation de CO₂ (Bowling et al., 2002; Farquhar et al., 1989, 1982). $\Delta^{13}\text{C}$ est un paramètre intégré dans le temps. Elle permet également de comparer de l'efficience d'utilisation de l'eau entre génotypes ou populations sous des conditions environnementales similaires (Beyer et al., 2018; Roussel et al., 2009). L'analyse de la discrimination isotopique des feuilles des cinq espèces fait partie du second objectif de cette expérimentation de sécheresse progressive. Pour des travaux de sécheresse progressive dans le futur, les études d'allocation de biomasse et de teneur relative en eau devraient aussi être faites pour chaque palier de sécheresse. Cela requerrait un grand nombre d'individus et de plants sacrifiés. Si la teneur relative en eau des tiges était mesurée palier par palier, nous aurions mis en évidence à quel niveau de sécheresse elle a commencé à baisser. Enfin, quoique des résultats d'études menées en forêt étaient similaires aux nôtres pour certaines espèces, il serait également mieux d'étudier les cinq espèces dans des conditions d'expérimentations différentes.

BIBLIOGRAPHIE

- Abrams, M. D. (1990). Adaptations and responses to drought in *Quercus* species of North America. *Tree Physiology*, 7(1-2-3-4), 227-238. doi:10.1093/treephys/7.1-2-3-4.227
- Abrams, M. D. et Orwig, D. A. (1995). Structure, radial growth dynamics and recent climatic variations of a 320-year-old *Pinus rigida* rock outcrop community. *Oecologia*, 101(3), 353–360.
- Aussenac, G. (1980). Comportement hydrique de rameaux excisés de quelques espèces de sapins et de pins noirs en phase de dessiccation. *Annales des Sciences Forestières*, 37(3), 201-215. doi:10.1051/forest:19800303
- Bansal, S., Harrington, C. A., Gould, P. J. et St.Clair, J. B. (2015). Climate-related genetic variation in drought-resistance of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*). *Global Change Biology*, 21(2), 947-958. doi:10.1111/gcb.12719
- Becker, M. (1970). Transpiration et comportement vis a vis de la sécheresse de jeunes plants forestiers (*Abies alba* Mill., *Picea abies* (L.) Karsten, *Pinus nigra* Arn. spp. *laricio* Poir., *Pinus strobus* L.). *Annales des Sciences Forestières*, 27(4), 401-420.
- Beyer, F., Jäck, O., Manzoni, S. et Weih, M. (2018). Relationship between foliar $\delta^{13}\text{C}$ and sapwood area indicates different water use patterns across 236 *Salix* genotypes. *Trees - Structure and Function*, 32(6), 1737-1750. doi:10.1007/s00468-018-1747-3
- Bogeat-Triboulot, M. B., Brosche, M., Renaut, J., Jouve, L., Le Thiec, D., Fayyaz, P., Vinocur, B., Witters, E., Laukens, K., Teichmann, T., Altman, A., Hausman, J.-F., Polle, A., Kangasjarvi, J. et Dreyer, E. (2007). Gradual Soil Water Depletion Results in Reversible Changes of Gene Expression, Protein Profiles, Ecophysiology, and Growth Performance in *Populus euphratica*, a Poplar Growing in Arid Regions. *Plant Physiology*, 143(2), 876-892. doi:10.1104/pp.106.088708
- Bogeat-Triboulot, M. B., Buré, C., Gerardin, T., Chuste, P. A., Le Thiec, D., Hummel, I., Durand, M., Wildhagen, H., Douthe, C., Molins, A., Galmés, J., Smith, H.K., Flexas, J., Polle, A., Taylor, G. et Brendel, O. (2019). Additive effects of high growth rate and low transpiration rate drive differences in whole plant transpiration efficiency among black poplar genotypes. *Environmental and Experimental Botany*, 166(Mai). doi:10.1016/j.envexpbot.2019.05.021
- Bowling, D. R., McDowell, N. G., Bond, B. J., Law, B. E. et Ehleringer, J. R. (2002). ^{13}C content of ecosystem respiration is linked to precipitation and vapor pressure deficit. *Oecologia*, 131(1), 113-124. doi:10.1007/s00442-001-0851-y
- Bréda, N., Granier, A. et Aussenac, G. (2004). La Sécheresse de 2003 dans le contexte climatique des 54 dernières années : analyse écophysiological et influence sur les arbres forestiers. *Revue Forestière Française*, 56(2), 109. doi:10.4267/2042/5081
- Bunce, J., Miller, L. et Chabot, B. (1977). Competitive Exploitation of Soil Water by Five Eastern North American Tree Species. *Botanical Gazette*, 138(2), 168-173. doi:https://doi.org/10.1086/336912
- Buras, A. et Menzel, A. (2019). Projecting Tree Species Composition Changes of European Forests for 2061–2090 Under RCP 4.5 and RCP 8.5 Scenarios. *Frontiers in Plant Science*, 9(Janvier), 1-13. doi:10.3389/fpls.2018.01986
- Buras, A., Schunk, C., Zeitrg, C., Herrmann, C., Kaiser, L., Lemme, H., Straub, C., Taeger, S., Gößwein, S., Klemmt, H. J. et Menzel, A. (2018). Are Scots pine forest edges particularly prone to drought-induced mortality? *Environmental Research Letters*, 13(2). doi:10.1088/1748-9326/aaa0b4
- Čermák, J., Tognetti, R., Nadezhdina, N. et Raschi, A. (2008). Stand structure and foliage distribution in *Quercus pubescens* and *Quercus cerris* forests in Tuscany (central Italy). *Forest Ecology and Management*, 255(5-6), 1810-1819. doi:10.1016/j.foreco.2007.12.003
- Chamaillard, S. (2011). Efficience d'utilisation de l'eau chez le peuplier noir (*Populus nigra* L.) : variabilité et plasticité en réponse aux variations de l'environnement, Université d'Orléans. Repéré à <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00713525>
- Cregg, B. M. (2004). Improving Drought Tolerance of Trees: Theoretical and practical considerations. *Acta Horticulturae*, 630, 147-158. doi:10.17660/ActaHortic.2004.630.18
- Damesin, C. et Rambal, S. (1995). Field study of leaf photosynthetic performance by a Mediterranean deciduous oak tree (*Quercus pubescens*) during a severe summer drought. *New Phytologist*, 131, 159-167. doi:10.1111/j.1444-0938.1970.tb00933.x
- Deligöz, A. et Bayar, E. (2018). Drought stress responses of seedlings of two oak species (*Quercus cerris* and *Quercus robur*). *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 42(2), 114-123.

doi:10.3906/tar-1709-29

- Dickson, R. E. et Tomlinson, P. T. (1996). Oak carbon metabolism in response to water stress. *Annal Forest Science*, 53, 181-196.
- Durand, J.-L. (2007). Les effets du déficit hydrique sur la plante : aspects physiologiques. *Fourrages*, 190, 181-195.
- Durand, M., Brendel, O., Buré, C. et Le Thiec, D. (2019). Altered stomatal dynamics induced by changes in irradiance and vapour-pressure deficit under drought: impacts on the whole plant transpiration efficiency of poplar genotypes. *New Phytologist*. doi:10.1111/nph.15710
- FAO, Food and Agricultural Organization of the United Nations (2018). *The state of the world's forests*.
- Farquhar, G. D., Ehleringer, J. R. et Hubick, K. T. (1989). Discrimination and Photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 40, 503-537. doi:10.1040-2519/89/0601-503
- Farquhar, G. D., O'Leary, M. H. et Berry, J. A. (1982). Discrimination and the Intercellular carbon dioxide Concentration in Leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, 9, 121-37. doi:10.1071/PP9820121
- Ferron, J.-L. (2015). Le Douglas, nouvelle ressource nationale. *Revue Forestière Française*, 66(3), 289-300. doi:10.4267/2042/56059
- Flexas, J., Diaz-Espejo, A., Berry, J., Cifre, J., Galmés, J., Kaldenhoff, R., Diaz-Espejo, A., Medrano, H., Ribas-Carbo, M. (2007). Analysis of leakage in IRGA's leaf chambers of open gas exchange systems: quantification and its effects in photosynthesis parameterization. *Journal of Experimental Botany*, 58(6), 1533-1543. doi:10.1093/jxb/erm027
- Gamisans, J. et Marzocchi, J. (1996). *La Flore Endémique de la Corse* (Edisus Ed.). Aix-en-Provence, France.
- GIEC, Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (2014). *Climate Change 2014: Synthesis Report*. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. doi:10.1017/CBO9781107415324
- Granier, A., Anfodillo, T., Sabatti, M., Cochard, H., Dreyer, E., Tomasi, M., Valentini, R. et Bréda, N. (1994). Axial and radial water flow in the trunks of oak trees: A quantitative and qualitative analysis. *Tree Physiology*, 14(12), 1383-1396. doi:10.1093/treephys/14.12.1383
- Granier, A., Bréda, N., Biron, P. et Villette, S. (1999). A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecological Modelling*, 116(2-3), 269-283. doi:10.1016/S0304-3800(98)00205-1
- IGN, Institut national de l'information géographique et forestière (2018). *Le mémento de l'inventaire forestier*.
- Jones, M. M., Turner, N. C. et Osmond, C. B. (1981). Mechanisms of Drought Resistance. *The Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in plants* (February), 15-37. doi:10.1007/978-3-319-25442-5_3
- Lebourgeois, F., Lévy, G., Aussenac, G., Clerc, B. et Willm, F. (1998). Influence of soil drying on leaf water potential, photosynthesis, stomatal conductance and growth in two black pine varieties. *Annales des Sciences Forestières*, 55(3), 287-299. doi:10.1051/forest:19980302
- Limpus, S. (2009). *Isohydric and anisohydric characterisation of vegetable crops: The classification of vegetables by their physiological responses to water stress*.
- Manes, F., Vitale, M., Donato, E., Giannini, M. et Puppi, G. (2006). Different ability of three Mediterranean oak species to tolerate progressive water stress. *Photosynthetica*, 44(3), 387-393. doi:10.1007/s11099-006-0040-7
- Nardini, A. et Pitt, F. (1999). Drought resistance of *Quercus pubescens* as a function of root hydraulic conductance, xylem embolism and hydraulic architecture. *New Forests*, 143, 485-493.
- Nardini, A. et Tyree, M. T. (1999). Root and shoot hydraulic conductance of seven *Quercus* species. *Annals of Forest Science*, 56(5), 371-377. doi:10.1051/forest:19990502
- Nobel, P. (1999). *Physicochemical and Environmental Plant Physiology* (Ed.2, Acad). San Diego.
- Olson, M. E., Soriano, D., Rosell, J. A., Anfodillo, T., Donoghue, M. J., Edwards, E. J., ... Méndez-Alonzo, R. (2018). Plant height and hydraulic vulnerability to drought and cold. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(29), 7551-7556. doi:10.1073/pnas.1721728115
- Parker, J. (1956). Drought resistance in woody plants. *The botanical review*, 22(4), 241-289.
- Perkins, D., Uhl, E., Biber, P., du Toit, B., Carraro, V., Rötzer, T. et Pretzsch, H. (2018). Impact of

- climate trends and drought events on the growth of oaks (*Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) within and beyond their natural range. *Forests*, 9(3). doi:10.3390/f9030108
- Ponton, S., Dupouey, J. L., Bréda, N. et Dreyer, E. (2002). Comparison of water-use efficiency of seedlings from two sympatric oak species: Genotype x environment interactions. *Tree Physiology*, 22(6), 413-422. doi:10.1093/treephys/22.6.413
- Ranger, J., Marques, R., Colin-Belgrand, M., Flammang, N. et Gelhaye, D. (1995). The dynamics of biomass and nutrient accumulation in a Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* Franco) stand studied using a chronosequence approach. *Forest Ecology and Management*, 72(2-3), 167-183. doi:10.1016/0378-1127(94)03469-D
- Restaino, C. M., Peterson, D. L. et Littell, J. (2016). Increased water deficit decreases Douglas fir growth throughout western US forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(34), 9557-9562. doi:10.1073/pnas.1602384113
- Rosner, S. et Kikuta, S. B. (2002). Determination of the osmotic potential in secondary phloem of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) Using tissue discs - A technical report. *Phyton - Annales Rei Botanicae*, 42(1), 79-97.
- Roussel, M. (2008). Variabilité intraspécifique de l'efficacité d'utilisation de l'eau dans une famille de chêne pédonculé (*Quercus robur* L.): causes physiologiques et/ou anatomiques, Université Henri Poincaré, Nancy I.
- Roussel, M., Dreyer, E., Montpied, P., Le-Provost, G., Guehl, J. M. et Brendel, O. (2009). The diversity of ¹³C isotope discrimination in a *Quercus robur* full-sib family is associated with differences in intrinsic water use efficiency, transpiration efficiency, and stomatal conductance. *Journal of Experimental Botany*, 60(8), 2419-2431. doi:10.1093/jxb/erp100
- Thurm, E. A., Hernandez, L., Baltensweiler, A., Ayan, S., Rasztovits, E., Bielak, K., ... Falk, W. (2018). Alternative tree species under climate warming in managed European forests. *Forest Ecology and Management*, 430(April), 485-497. doi:10.1016/j.foreco.2018.08.028
- Tognetti, R., Cherubini, P. et Marchi, S. (2007). Leaf traits and tree rings suggest different water-use and carbon assimilation strategies by two co-occurring. *Tree Physiology*, 1741-1751.
- Verslues, P. E., Agarwal, M., Katiyar-Agarwal, S., Zhu, J. et Zhu, J. K. (2006). Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. *Plant Journal*, 45(4), 523-539. doi:10.1111/j.1365-3113X.2005.02593.x
- Walentowski, H., Falk, W., Mette, T., Kunz, J., Bräuning, A., Meinardus, C., ... Leuschner, C. (2017). Assessing future suitability of tree species under climate change by multiple methods: A case study in southern Germany. *Annals of Forest Research*, 60(1), 101-126. doi:10.15287/afr.2016.789
- Waring, R. H. (1992). Characteristics of trees predisposed to die. *Bioscience*, 37, 569-574. doi:10.1016/S0166-1116(08)70878-1
- Warren, C. R., Livingston, N. J. et Turpin, D. H. (2004). Water stress decreases the transfer conductance of Douglas-fir_2004. *Tree Physiology*, 24, 971-979.
- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A. et Wright, I. J. (2002). Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125-159. doi:10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452
- Zhu, L., Gao, X., Su, Y. et Xu, X. (2019). Relationship of carbon isotope discrimination with biomass and water use efficiency for alfalfa in northwestern China. *Crop Science*, 59(1), 400-412. doi:10.2135/cropsci2017.08.0475
- Zlatanov, T., Velichkov, I. et Lexer, M. J. (2010). Regeneration dynamics in aging black pine (*Pinus nigra* Arn.) plantations on the south slopes of the Middle Balkan Range in Bulgaria. *New Forests*, 4(3), 289-303. doi:10.1007/s11056-010-9200-5

ANNEXES

Annexe 1. Compléments de résultats de l'ANOVA (Espèce x Traitement)

Tableau supplémentaire 1 : Effets Espèce et Traitement sur l'ensemble des espèces

Param.	Modèle		Facteurs			<i>Quercus pubescens</i>	<i>Quercus cerris</i>	<i>Pinus rigida</i>	<i>Pinus laricio</i>	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	Humide (C)	Sec (D)
	p	R2	E	T	ExT							
LA ^(T)	***	0,60	***	*	n.s	2497 ± 911 a	1402 ± 773 b	728 ± 197 b	399 ± 170 c	987 ± 405 b	1407 ± 958 a	1101 ± 894 b
LMA	***	0,99	***	n.s	n.s	0,01 ± 0,001 d	0,011 ± 0,002 d	0,028 ± 0,002 b	0,044 ± 0 a	0,02 ± 0,001 c	0,022 ± 0,013 a	0,023 ± 0,013 a
F	**	0,30	*	**	n.s	24,5 ± 6,4 a	14,7 ± 6,7 b	20,2 ± 4,5 ab	17,5 ± 7,5 ab	19,4 ± 7,3 ab	23,5 ± 6,5 a	17,2 ± 6,4 b
T	***	0,64	***	***	n.s	23,6 ± 8,9 a	10,8 ± 3,6 bc	16,2 ± 4,2 b	8,9 ± 3,9 c	12,4 ± 3 bc	18,1 ± 8,8 a	12,5 ± 5,6 b
R	***	0,75	***	n.s	n.s	64,3 ± 16,9 a	29,4 ± 6,4 b	24,9 ± 6,1 b	17,7 ± 4,8 b	19,2 ± 6,9 b	30,2 ± 17,4 a	31,5 ± 20,7 a
RWC	***	0,59	***	***	n.s	90,03 ± 4,46 b	95,66 ± 4,53 a	94,2 ± 3,45 ab	96,89 ± 3,4 a	94,15 ± 5,97 ab	98,6 ± 2,85 a	91,98 ± 4,09 b
Bt	***	0,70	***	*	n.s	112 ± 25 a	55 ± 12 b	61 ± 12 b	44 ± 15 b	51 ± 11 b	72 ± 26 a	61 ± 30 b
F : Bt	***	0,59	***	*	n.s	0,219 ± 0,035 c	0,258 ± 0,083 bc	0,329 ± 0,028 ab	0,388 ± 0,04 a	0,374 ± 0,092 a	0,346 ± 0,109 a	0,298 ± 0,073 b
R : Bt	***	0,53	***	**	n.s	0,572 ± 0,063 a	0,546 ± 0,111 a	0,406 ± 0,059 b	0,417 ± 0,062 b	0,382 ± 0,126 b	0,406 ± 0,14 b	0,494 ± 0,091 a
T : Bt	**	0,33	**	**	n.s	0,209 ± 0,055 ab	0,196 ± 0,048 b	0,265 ± 0,049 a	0,195 ± 0,027 b	0,244 ± 0,042 ab	0,248 ± 0,062 a	0,209 ± 0,041 b
DR ₂₀	***	0,37	n.s	***	n.s	3,8 ± 1,58 a	3,89 ± 0,97 a	4,66 ± 1,42 a	3,98 ± 0,9 a	4,11 ± 0,83 a	4,75 ± 1,08 a	3,43 ± 0,86 b
HR ₂₀ ^(T)	***	0,49	***	**	n.s	43,29 ± 29,02 a	17,04 ± 20,08 bc	12,54 ± 7,62 ab	2 ± 1,61 c	11,75 ± 9,07 bc	23,33 ± 26,07 a	11,32 ± 13,08 b

Annexe 2. Évolution des échanges gazeux dans le temps et début de réponse des espèces.

Tableau supplémentaire 2 : Effet de la sécheresse progressive sur gs, A et Wi pour chaque espèce

date	species	REW (%)	gs secs				A secs				A/gs secs			
			Moy.	Dim (%)	p.value		Moy.	Dim. (%)	p.value		Moy.	Augm. (%)	p.value	
135	DG	100%	0,058	-4	0,836		5,24	7	0,721		96,55	-5	0,803	
143	DG	80%	0,082	2	0,739		9,09	-15	0,197		120,71	15	0,250	
158	DG	60%	0,141	-2	0,834		10,92	-6	0,419		86,17	10	0,620	
164	DG	50%	0,105	8	0,474		10,40	-1	0,930		104,93	6	0,557	
169	DG	45%	0,097	4	0,683		10,79	-15	0,100		127,90	36	0,002	**
176	DG	40%	0,092	39	0,000	***	9,52	21	0,001	***	123,36	41	0,023	*
183	DG	30%	0,052	55	0,000	***	4,46	51	0,000	***	113,47	29	0,520	
186	DG	20%	0,048	65	0,000	***	3,65	63	0,000	***	118,62	28	0,714	
135	PL	100%	0,198	6	0,658		11,75	20	0,671		64,67	-5	0,710	
143	PL	80%	0,224	4	0,687		14,31	19	0,384		82,04	-1	0,969	
158	PL	60%	0,318	5	0,642		17,00	21	0,173		58,56	-13	0,230	
164	PL	50%	0,282	11	0,224		20,22	9	0,676		78,90	7	0,638	
169	PL	45%	0,262	25	0,031	*	21,94	-9	0,182		96,67	60	0,000	***
176	PL	40%	0,128	59	0,000	***	15,05	38	0,000	***	130,99	65	0,000	***
183	PL	30%	0,095	69	0,000	***	13,14	46	0,000	***	145,56	78	0,000	***
186	PL	20%	0,067	76	0,000	***	9,76	54	0,000	***	165,69	108	0,000	***
135	PR	100%	0,241	-31	0,402		15,56	-36	0,430		63,39	5	0,692	
143	PR	80%	0,242	-20	0,147		16,23	-5	0,652		71,44	-12	0,237	
158	PR	60%	0,278	8	0,645		17,75	4	0,833		80,84	24	0,399	
164	PR	50%	0,237	22	0,142		19,30	-4	0,853		97,96	33	0,056	.
169	PR	45%	0,193	38	0,003	**	16,67	5	0,244		118,75	95	0,000	***
176	PR	40%	0,131	48	0,003	**	16,36	3	0,886		134,53	67	0,000	***
183	PR	30%	0,157	51	0,000	***	16,44	16	0,264		126,42	80	0,000	***
186	PR	20%	0,075	72	0,000	***	10,51	42	0,000	***	139,36	76	0,000	***
135	QC	100%	0,093	18	0,493		10,98	-11	0,669		119,30	26	0,357	
143	QC	80%	0,112	-2	0,804		13,95	-4	0,642		143,57	-2	0,878	
158	QC	60%	0,190	2	0,897		15,01	2	0,858		89,86	-1	0,944	
164	QC	50%	0,143	7	0,532		13,54	10	0,247		103,01	-8	0,465	
169	QC	45%	0,111	16	0,203		13,06	5	0,545		134,84	17	0,155	
176	QC	40%	0,100	40	0,004	**	10,55	33	0,001	***	129,78	19	0,341	
183	QC	30%	0,059	66	0,000	***	6,38	60	0,000	***	147,40	36	0,241	
186	QC	20%	0,054	69	0,000	***	5,95	61	0,000	***	145,23	52	0,248	
135	QP	100%	0,205	2	0,599		18,71	9	0,448		106,94	-17	0,420	
143	QP	80%	0,272	-1	0,711		22,15	-3	0,798		88,33	-10	0,818	
158	QP	60%	0,254	25	0,023	*	17,52	11	0,258		75,08	19	0,154	
164	QP	50%	0,162	28	0,007	**	11,87	39	0,000	***	101,08	5	0,735	
169	QP	45%	0,129	41	0,000	***	14,49	7	0,337		122,46	53	0,000	***
176	QP	40%	0,104	47	0,001	***	10,72	30	0,007	**	115,76	19	0,517	
183	QP	30%	0,131	59	0,000	***	12,97	37	0,000	***	110,59	44	0,010	*
186	QP	20%	0,083	55	0,000	***	6,14	60	0,000	***	111,04	12	0,595	

Annexe 3. Cinétique de croissance des espèces

Tableau supplémentaire 3 : Effets de la sécheresse progressive sur la croissance de chaque espèce

date	REW	species	DR		DGR			HR		HGR	
			\bar{x}	p.value	\bar{x}	p.value		\bar{x}	p.value	\bar{x}	p.value
140	80%	DG	0,43	0,395	0,061	0,395		0,1	0,549	0,012	0,549
144	80%	DG	0,91	0,585	0,120	0,975		0,2	0,263	0,021	0,547
149	80%	DG	1,12	0,108	0,042	0,137		0,3	0,608	0,033	0,363
154	80%	DG	1,62	0,926	0,100	0,181		0,3	0,395	0,000	0,363
157	60%	DG	1,88	0,542	0,085	0,019	*	0,5	0,671	0,056	0,363
162	50%	DG	2,02	0,613	0,030	0,895		0,7	0,055	0,033	0,015
165	50%	DG	2,20	0,330	0,059	0,228		0,8	0,041	0,056	0,066
168	45%	DG	2,60	0,746	0,131	0,137		1,0	0,053	0,056	0,258
172	45%	DG	2,71	0,643	0,028	0,300		2,7	0,172	0,417	0,985
178	30%	DG	2,99	0,309	0,047	0,407		3,8	0,008	0,194	0,000
182	30%	DG	3,15	0,218	0,040	0,327		4,3	0,004	0,125	0,020
185	20%	DG	3,17	0,001	0,007	0,000	***	4,7	0,001	0,111	0,046
189	20%	DG	3,48	0,005	0,078	0,563	**	4,7	0,001	0,000	0,025
140	80%	PL	0,32	0,727	0,045	0,727		0,2	0,093	0,024	0,092
144	80%	PL	0,88	0,470	0,141	0,639		0,2	0,091	0,000	0,363
149	80%	PL	1,03	0,261	0,030	0,330		0,3	0,089	0,033	0,999
154	80%	PL	1,31	0,933	0,055	0,141		0,5	0,223	0,033	0,999
157	60%	PL	1,43	0,000	0,042	0,000		0,5	0,000	0,000	0,000
162	50%	PL	1,62	0,883	0,038	0,178		0,5	0,204	0,000	0,363
165	50%	PL	1,72	0,980	0,033	0,586		0,7	0,095	0,056	0,094
168	45%	PL	1,82	0,509	0,034	0,253		0,8	0,092	0,056	0,363
172	45%	PL	2,00	0,377	0,043	0,700		1,0	0,134	0,042	0,363
178	30%	PL	2,29	0,000	0,048	0,000		1,0	0,000	0,000	0,000
182	30%	PL	2,42	0,040	0,032	0,447	*	1,0	0,123	0,000	0,363
185	20%	PL	2,73	0,040	0,103	0,239	*	1,0	0,061	0,000	0,175
189	20%	PL	3,33	0,007	0,151	0,261	**	1,2	0,084	0,042	0,363
140	80%	PR	0,42	0,421	0,060	0,421		0,0	0,363	0,000	0,363
144	80%	PR	0,98	0,659	0,141	0,605		0,1	0,549	0,021	0,999
149	80%	PR	1,22	0,278	0,047	0,416		0,3	0,283	0,033	0,549
154	80%	PR	1,96	0,329	0,148	0,567		1,6	0,582	0,267	0,552
157	60%	PR	2,10	0,272	0,049	0,411		2,3	0,625	0,222	0,631
162	50%	PR	2,36	0,220	0,051	0,527		4,4	0,525	0,433	0,524
165	50%	PR	2,42	0,203	0,022	0,222		5,9	0,659	0,500	0,817
168	45%	PR	2,55	0,093	0,043	0,025	*	6,8	0,549	0,278	0,463
172	45%	PR	2,67	0,070	0,030	0,082	.	7,7	0,473	0,229	0,501
178	30%	PR	2,96	0,007	0,048	0,012	**	8,9	0,470	0,208	0,990
182	30%	PR	3,11	0,004	0,037	0,139	**	9,1	0,319	0,042	0,542
185	20%	PR	3,24	0,004	0,045	0,168	**	9,3	0,264	0,056	0,141
189	20%	PR	3,52	0,002	0,070	0,248	**	9,4	0,170	0,042	0,064
140	80%	QP	0,27	0,096	0,038	0,096	.	0,0	0,472	0,000	0,449
144	80%	QP	0,78	0,127	0,128	0,259		0,5	0,283	0,125	0,383
149	80%	QP	1,01	0,180	0,047	0,268		2,2	0,646	0,333	0,392
154	80%	QP	1,41	0,359	0,079	0,611		5,7	0,778	0,700	0,523
157	60%	QP	1,77	0,365	0,119	0,964		7,3	0,745	0,556	0,633
162	50%	QP	1,96	0,366	0,039	0,724		10,2	0,953	0,567	0,315
165	50%	QP	2,01	0,215	0,019	0,040	*	11,0	0,424	0,278	0,278
168	45%	QP	2,22	0,129	0,068	0,354		11,2	0,275	0,056	0,257
172	45%	QP	2,33	0,155	0,027	0,801		11,8	0,192	0,167	0,091
178	30%	QP	2,55	0,034	0,038	0,009	**	12,8	0,180	0,167	0,555
182	30%	QP	2,69	0,036	0,034	0,650	*	12,8	0,168	0,000	0,106
185	20%	QP	2,78	0,033	0,031	0,582	*	13,0	0,124	0,056	0,004
189	20%	QP	3,78	0,093	0,249	0,719	.	13,0	0,095	0,000	0,175
140	80%	QC	0,15	0,415	0,021	0,415		1,6	0,175	0,226	0,175
144	80%	QC	0,43	0,319	0,071	0,651		4,3	0,267	0,667	0,556
149	80%	QC	0,63	0,615	0,040	0,218		12,5	0,271	1,650	0,999
154	80%	QC	0,96	0,911	0,067	0,336		18,0	0,649	1,100	0,549
157	60%	QC	1,12	0,279	0,053	0,205		21,0	0,656	1,000	0,551
162	50%	QC	1,32	0,253	0,039	0,740		24,8	0,750	0,767	0,593
165	50%	QC	1,39	0,397	0,025	0,326		26,0	0,892	0,389	0,304
168	45%	QC	1,60	0,101	0,068	0,054	.	26,5	0,392	0,167	0,017
172	45%	QC	1,82	0,379	0,056	0,651		27,0	0,313	0,125	0,271
178	30%	QC	2,08	0,989	0,043	0,251		28,2	0,265	0,194	0,099
182	30%	QC	2,28	0,608	0,051	0,288		28,3	0,254	0,042	0,363
185	20%	QC	2,74	0,252	0,152	0,013	*	28,3	0,250	0,000	0,543
189	20%	QC	3,03	0,714	0,072	0,576		28,3	0,212	0,000	0,004

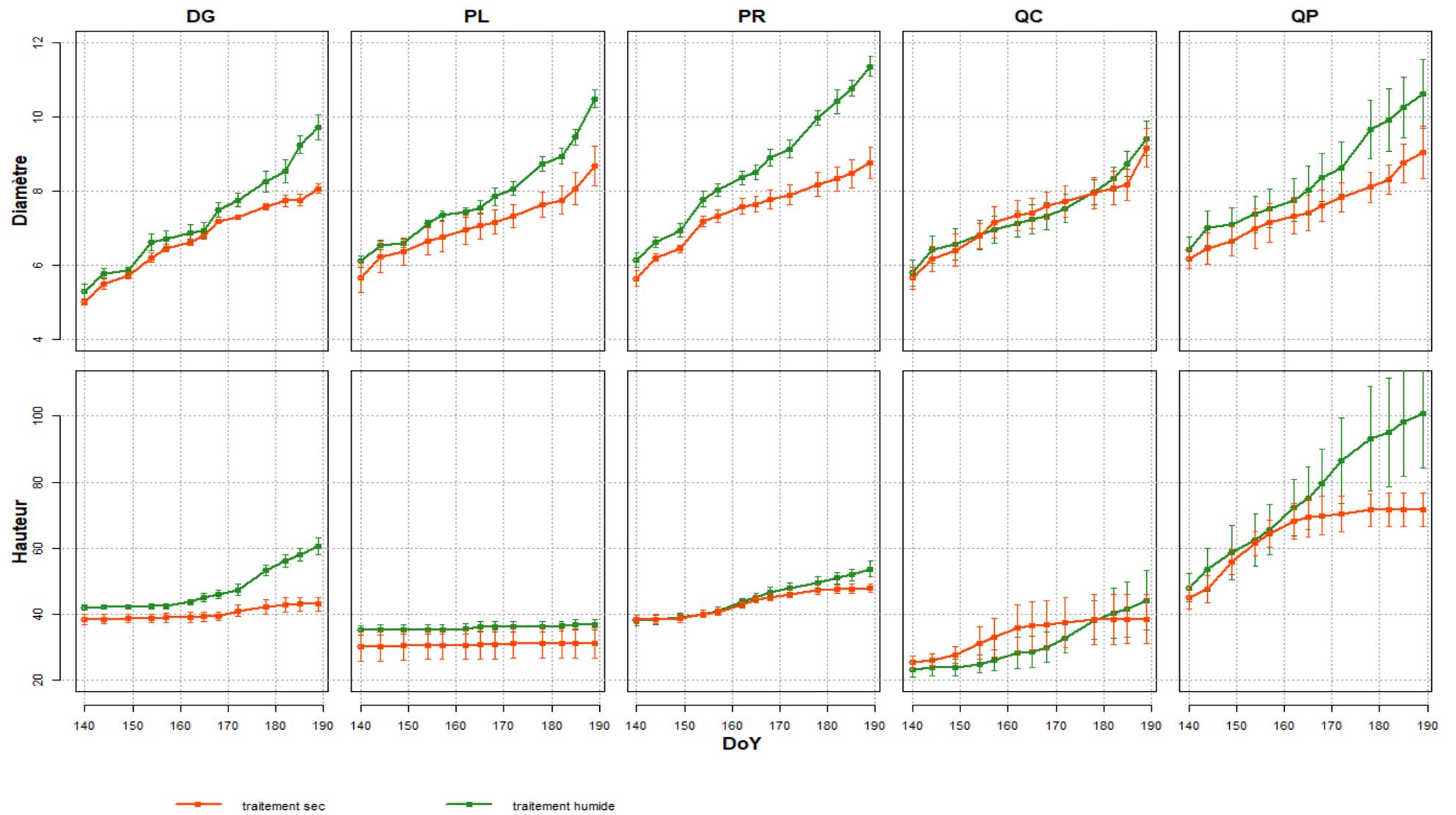


Figure supplémentaire 1 : Évolution dans le temps des diamètres et hauteurs de chaque espèce

Annexe 4. Journal de bord*Tableau supplémentaire 4 : Calendrier des mesures effectuées pour la sécheresse progressive*

Date	DoY	Mesure	Date	DoY	Mesure
02/05/2019	122	TDR	13/06/2019	164	Licor
06/05/2019	126	TDR	14/06/2019	165	Croissance
13/05/2019	133	Croissance	17/06/2019	168	Croissance
14/05/2019	134	TDR	17/06/2019	168	TDR
15/05/2019	135	Licor (Essai)	18/06/2019	169	Licor
17/05/2019	137	TDR	19/06/2019	170	TDR
20/05/2019	140	Croissance	21/06/2019	172	Croissance
21/05/2019	141	TDR	25/06/2019	176	Licor
23/05/2019	143	Licor	26/06/2019	177	TDR
24/05/2019	144	Croissance	27/06/2019	178	Croissance
24/05/2019	144	TDR	28/06/2019	179	TDR
28/05/2019	148	TDR	01/07/2019	182	Croissance
29/05/2019	149	Croissance	01/07/2019	182	TDR
03/06/2019	154	Croissance	02/07/2019	183	Licor
03/06/2019	154	TDR	04/07/2019	185	Croissance
06/06/2019	157	Croissance	05/07/2019	186	Licor
07/06/2019	158	Licor	05/07/2019	186	TDR
11/06/2019	162	Croissance	08/07/2019	189	Croissance
12/06/2019	163	TDR	08/07/2019	189	Récolte finale

RÉSUMÉ

Cette étude avait pour objectif d'analyser les réponses physiologiques à une sécheresse progressive de cinq espèces d'arbres forestiers : *Pinus nigra* var. *laricio corsicana*, *Pinus rigida*, *Pseudotsuga menziesii*, *Quercus pubescens*, et *Quercus cerris*. L'expérimentation a été menée en serre et sur 60 semis : 12 par espèce (6 sous sécheresse et 6 témoins). Les mesures d'échanges gazeux et de croissance ont été effectuées à de différents niveaux de sécheresse. Nous avons aussi déterminé l'allocation de biomasse et la teneur relative en eau dans les tiges à la récolte finale. Trois de ces espèces étaient peu connues dans la filière forêt-bois française. Des différences de surface foliaire et d'assimilation de CO₂ hors sécheresse faisaient que *Q. pubescens* grandissait plus vite ; *P. laricio* poussait moins. Pour les cinq espèces, la sécheresse a engendré une fermeture des stomates, une diminution de l'assimilation de CO₂ et de croissance. Sous sécheresse, les plants, en particulier les chênes, avaient tendance à allouer plus de matière sèche dans les racines pour compenser leurs transpirations. Chaque espèce était particulière en termes de réponse à la sécheresse : certaines réagissaient plutôt que d'autres. *Q. pubescens* avait évité la sécheresse bien avant les autres. Les croissances radiales de *Q. pubescens* et des deux pinas ont été les premières à être impactées par la sécheresse. La sécheresse n'avait d'impact sur la croissance en hauteur que pour le douglas. La croissance de *Q. cerris* n'était significativement pas impactée par la sécheresse.

Mots clés : sécheresse édaphique, efficacité d'utilisation de l'eau, conductance stomatique, assimilation de CO₂, croissance.

ABSTRACT

We analyzed the physiological responses to a progressive drought of five forest tree species: *Pinus nigra* var. *laricio corsicana*, *Pinus rigida*, *Pseudotsuga menziesii*, *Quercus pubescens* and *Quercus cerris*. The experiment was conducted in the greenhouse with sixty seedlings: 12 plants for each species of which 6 were under drought and 6 were used as control. We were monitoring leaf gas exchange and plant growth at different drought levels. We also determined biomass allocation and relative water content in the stems in the final harvest. So, we were able to compare responses to drought of novel species in the French forest-wood sector. Without drought effect, the differences in leaf area and carbon assimilation between the species were detected, such that *Q. pubescens* was growing faster than other species, *P. laricio* was growing the least. For both species, drought had resulted in stomatal closure, decreased carbon assimilation and growth. Under drought, both species, especially oaks, tended to allocate more in dry root biomass to compensate their transpiration. Each species was unique in terms of response to drought: some reacted earlier than others. *Q. pubescens* adopted a drought avoidance strategy. Diameter growth of pubescent oak and both pines were the first to be impacted by drought. Drought had only an impact on height growth for Douglas-fir. The growth of *Q. cerris* was not significantly affected by the drought.

Key words: soil water deficit, water use efficiency (WUE), stomatal conductance, carbon assimilation, growth.