



HAL
open science

La grande révolution. Intégration des cycles de contraintes saisonnières dans la physiologie des plantes

Guillaume Charrier

► **To cite this version:**

Guillaume Charrier. La grande révolution. Intégration des cycles de contraintes saisonnières dans la physiologie des plantes. Biologie végétale. Université Clermont-Auvergne, 2021. tel-03282028

HAL Id: tel-03282028

<https://hal.inrae.fr/tel-03282028>

Submitted on 8 Jul 2021

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.

Ecole doctorale Sciences de la Vie et de la Santé Agronomie et Environnement

Habilitation à Diriger des Recherches

Soutenance le 28 Juin 2021

Guillaume CHARRIER

La grande révolution

***Intégration des cycles de contraintes
saisonniers dans la physiologie des plantes.***

Devant un jury composé de :

Rapporteurs :

Xavier MORIN, Chargé de Recherche CNRS, UMR 5175 CEFE, Montpellier.

Cindy MORRIS, Directrice de Recherche INRAE, UR 8079 Pathologie végétale, Montfavet.

Thierry SIMONNEAU, Directeur de Recherche INRAE, UMR LEPSE, Montpellier

Examineur :

Bruno DELBREIL, Maître de Conférence, Université de Lille, Lille.

Responsable tutélaire :

Jean-Louis JULIEN, Professeur d'Université UCA, UMR 547 PIAF, Clermont-Ferrand.



Avant-Propos

Afin de replacer les trajectoires de vie de la plante dans une succession de saisons, chacune ayant des caractéristiques différentes et apportant son lot de contraintes, j'ai choisi ce titre. Il s'agit aussi d'un hommage à Piotr Kropotkine, pour avoir restauré le rôle de l'entraide dans les processus évolutifs développés par Darwin et, malheureusement souvent réinterprété *a posteriori* dans une vision réductrice de la compétition comme moteur unique de sélection alors que les carences cycliques générées par une nature inclémente, et notamment les terribles froids hivernaux de Sibérie, furent pour Kropotkine un révélateur de l'importance de l'entraide dans la lutte pour la survie des sociétés animales. Ce thème est, plus que jamais, d'actualité dans la société en général mais aussi au sein de la communauté scientifique. Celle-ci, piégée par quelques indices d'évaluation, s'est trouvée enfermée dans une logique de compétition. Ceci a un coût humain important. Au cours de mon parcours, j'ai côtoyé de nombreux scientifiques de qualité et qui ont dû se reconvertir faute d'opportunité. Au-delà des trajectoires personnelles pour lesquelles je ne doute pas qu'ils ont pu mettre en valeur leurs qualités dans d'autres contextes, je ne peux que m'interroger sur la perte immense pour la société de former des gens pendant de nombreuses années à un niveau d'excellence scientifique pour finalement les jeter sur le bord de la route. Personnellement, je suis aussi passé proche du découragement, et j'espère pouvoir vous convaincre au fil des pages suivantes que cela eut été dommage.

Remerciements

L'écriture de mémoire est un peu le moment de faire un bilan d'étape et de repenser à une double décennie de fréquentation du milieu de l'enseignement supérieur et de la recherche. Un grand merci aux copains rencontrés au cours de mes études à La Rochelle, Lille, Rennes, Clermont.

Merci aux collègues du PIAF, à l'équipe MEA et à Thierry. A tous ceux que je côtoie depuis mes premiers LT₅₀, aux Tiroliens de sang ou de cœur, aux bordelais (d'adoption pour la plupart). A ceux qui sont devenus, immédiatement ou au fil des ans, des amis, et à tous ceux qui par leur énergie permettent à la science d'avancer même quand je prends du recul pour écrire ce document.

Aux étudiants dont une partie du travail est reflété dans ce manuscrit.

Et puis à ma famille, mes parents, à Katline et mes enfants qui ont du, quelques fois, me partager avec la science. C'est aussi, et surtout, grâce à vous que j'ai pu apporter ma contribution à la connaissance scientifique.

Un grand merci à mes rapporteurs pour avoir accepté d'évaluer ce travail et d'avoir bloqué une belle journée de Juin pour en discuter, sans 'probablement' avoir l'opportunité de manger une truffade. A charge de revanche quand le contexte s'y prêtera.

Enfin une dernière pensée pour Pierre Cruiziat (mon directeur de thèse au 2^{ème} degré), tu nous as quitté il y a six mois, on s'est peu vu mais j'ai toujours apprécié ces moments quand tu passais faire une visite au PIAF.

Mais peut-être direz-vous: « Au diable la pratique ! Comme l'astronome, le physicien, le chimiste, consacrons-nous à la science pure ! Celle-là portera toujours ses fruits, ne fût-ce que pour les générations futures ! »

Tâchons d'abord de nous entendre sur ce que vous chercherez dans la science. Sera-ce simplement la jouissance – certainement immense – que nous donnent l'étude des mystères de la nature et l'exercice de nos facultés intellectuelles ? Dans ce cas-là, je vous demanderai, en quoi le savant qui cultive la science pour passer agréablement sa vie diffère-t-il de cet ivrogne qui, lui aussi, ne cherche dans la vie que la jouissance immédiate et qui la trouve dans le vin ? Le savant a, certes, mieux choisi la source de ses jouissances, puisque la sienne lui en procure de plus intenses et de plus durables, mais c'est tout ! L'un et l'autre, l'ivrogne et le savant, ont le même but égoïste, la jouissance personnelle.

Mais non, vous ne voudrez pas de cette vie d'égoïste. En travaillant pour la science, vous entendez travailler pour l'humanité, et c'est par cette idée que vous vous guiderez dans le choix de vos recherches

(...)

Il ne s'agit plus en ce moment d'accumuler les vérités et les découvertes scientifiques. Il importe avant tout de répandre les vérités acquises par la science, de les faire entrer dans la vie, d'en faire un domaine commun. Il importe de faire en sorte que tous, l'humanité entière, deviennent capables de se les assimiler, de les appliquer : que la science cesse d'être un luxe, qu'elle soit la base de la vie de tous. La justice le veut ainsi.

Aux jeunes gens – Piotr Kropotkine, 1880

Table des matières

Introduction	2
1. Contrainte abiotique et distribution en altitude	8
2. Fonctionnement hydraulique du xylème	12
i. Contrainte gélive et sécheresse hivernale.....	12
ii. Contrainte de sécheresse estivale	17
3. Tolérance au gel	24
i. Adaptation phénologique à la contrainte gélive	25
ii. Approche physiologique déterminisme et simulation de la résistance au gel.....	32
4. Perspectives de recherche.....	42
5. <i>Curriculum Vitæ</i>	48
Conclusion.....	62
Références	63
Résumé	68
Abstract	68

...and Winter gave Spring and Summer a miss and went straight on into Autumn.
Monty Python and the Holy Grail – Monty Python, 1975

Introduction

Les facteurs abiotiques (température, eau, lumière, nutriments, *et caetera*) et biotiques (compétition intra- et interspécifique, prédation, parasitisme, facilitation, *et caetera*) sont des facteurs déterminants de la distribution des plantes et, par conséquent, de leur productivité (Lobell & Gourdj, 2012) et de leur évolution (Erwin 2009 ; Klanderud *et al.*, 2015). Bien que les facteurs biotiques déterminent la dynamique des populations au cœur de leur aire de répartition, les facteurs abiotiques peuvent avoir une importance majeure en limite de distribution (Kropotkine 1902 ; Hampe & Petit, 2005). Dans les zones boréales, alpines, tempérées et méditerranéennes, les plantes sont susceptibles d'être exposées à des sécheresses et des gelées de manière récurrente. En marge arrière (ou marge 'chaude'), les sécheresses constituent un facteur abiotique critique (par exemple à basse latitude et à basse altitude en Europe ; Loehle, 1998 ; Lines *et al.*, 2010 ; Ruiz-Benito *et al.*, 2013). En marge avant (ou marge 'froide'), le froid et les gelées limitent généralement la distribution des plantes à haute latitude et altitude (Gusta *et al.*, 1983 ; Körner, 1998 ; Larcher, 2005 ; **Charrier *et al.*, 2013a**). L'étude des réponses écophysiologicals développées par les plantes vis-à-vis de ces contraintes est donc une des clés qui permettra de mieux anticiper l'évolution des aires potentielles de distribution des espèces naturelles et donc de leurs homologues cultivées. Notamment, ces espèces cultivées, qu'elles soient agronomiques ou forestières, peuvent être particulièrement vulnérables du fait de leur introduction dans des conditions environnementales qui peuvent parfois représenter un espace marginal voire même externe à leur niche climatique d'origine, et maintenues par l'intermédiaire de l'activité humaine (*e.g.* irrigation, semis). De plus, la sélection variétale orientée sur des traits quantitatifs de productivité (*e.g.* biomasse ligneuse ou fruitière) a pu réduire la diversité génétique de ces espèces, se traduisant notamment par une plasticité phénotypique plus faible vis-à-vis de leur réponse aux contraintes abiotiques.

Les études le long de gradients permettent de mettre en évidence la gamme de variation des réponses écophysiologicals des plantes à des contraintes progressives. Dans le cas de gradients

latitudinaux, les contraintes de sécheresse et de gel sont globalement séparées spatialement et temporellement : sécheresse en marge chaude durant l'été et gel en marge froide durant l'hiver. Ces observations ont conduit à définir l'autoécologie des espèces comme étant la gamme de chaque facteur du milieu au sein de laquelle on observe une espèce végétale à une abondance significative *e.g.* température minimale annuelle ou déficit hydrique estival (Guisan & Thuillier, 2005 ; Cheaib *et al.*, 2012). Toutefois, dans des espaces à fortes contraintes telles que les hautes altitudes, sécheresse et gel peuvent être également concomitants, comme par exemple dans le cas de sécheresses hivernales (air sec et relativement chaud alors que le sol est gelé ; Tranquillini, 1979 ; Mayr & Charra-Vaskou, 2007 ; **Charrier *et al.*, 2017**). L'approche auto-écologique, ou basée sur les niches a donc des limites et, afin de rendre compte des distributions potentielles des espèces végétales, il devient nécessaire de prendre en compte les processus impliqués dans leur tolérance aux contraintes du milieu ainsi qu'à leurs interactions. Une démarche expérimentale permet ainsi de mieux manipuler des contraintes croissantes isolément et en interaction.

Ceci est d'autant plus crucial que les changements climatiques observés et attendus sont susceptibles d'accroître l'exposition aux contraintes abiotiques dans tous les biomes (IPCC, 2012). La température moyenne à la surface a augmenté de 0,2 °C par décennie au cours des dernières décennies, ce qui a entraîné la migration des espèces à des latitudes et à des altitudes plus élevées (Parmesan & Yohe, 2003 ; Lenoir *et al.*, 2008), sans toutefois modifier la part du signal lumineux dans les processus en jeu (*e.g.* la réponse à la photopériode en lien avec le cycle annuel) en un lieu donné (Körner & Basler 2010).

Le fonctionnement des plantes est susceptible d'être affecté par ces changements par le biais d'effets contradictoires. D'une part, on s'attend à une augmentation de la productivité en relation avec l'allongement de la saison de croissance (dates de levée ou de débournement et floraison plus précoces et sénescence retardée ; Schaber & Badeck, 2005 ; Menzel *et al.*, 2006 ; Fu *et al.*, 2014 ; Keenan & Richardson, 2015). Toutefois, une altération substantielle de divers processus physiologiques pourrait être induite par exemple par un cumul de froid hivernal insuffisant

affectant le cycle annuel de développement des plantes (**Chuine *et al.*, 2016** ; Delpierre *et al.*, 2016) ou par des aléas climatiques accrus tels que sécheresse (Porporato *et al.*, 2004 ; Allen *et al.*, 2010 ; Carnicer *et al.*, 2012) ou gelées tardives (Leinonen & Hänninen, 2002 ; Augspurger, 2013). Ces processus ayant été l'objet de mes études plus approfondies, je les détaillerais ci-après dans le texte.

Les événements climatiques extrêmes (sécheresse, gel, canicule ou tempête) jouent ainsi un rôle majeur dans la distribution, la survie et, par conséquent, l'adaptation des plantes (Chapin *et al.*, 1993 ; van Peer *et al.*, 2004), ainsi que dans la productivité et la composition des communautés (Knapp *et al.*, 2002). L'augmentation prévue de la variabilité climatique entraînera inévitablement une augmentation de la fréquence, de l'intensité et de la durée des événements extrêmes (IPCC, 2012 ; Rummukainen, 2012 ; Seneviratne *et al.*, 2012). Si la période de retour de deux événements extrêmes est divisée par deux (par exemple, un épisode centennal se produisant deux fois dans le siècle), la période de retour de l'interaction entre ces deux contraintes se produirait quatre fois plus souvent qu'à l'heure actuelle. La manière dont ces événements extrêmes affecteront le fonctionnement des plantes et, plus largement, des agro-écosystèmes est une question clé pour les agronomes, les écologues, les climatologues et les modélisateurs. À cet égard, les plantes pérennes, et en particulier les arbres, qui sont des éléments clés de la structuration de nombreux agro-écosystèmes, des niches de biodiversité, des facteurs d'atténuation de la variabilité microclimatique même en environnement artificialisé (*e.g.* arbres urbains) et, de plus, constituant un stock de carbone important, sont les plus susceptibles d'être affectées par une exposition accrue aux contraintes abiotiques, même si elles n'atteignent pas immédiatement le seuil létal (Chuste *et al.*, 2019). Une évaluation précise des risques émergents et de leurs impacts sur la physiologie des arbres est donc nécessaire de toute urgence pour prévoir la dynamique des agro-écosystèmes et, en fin de compte, leur influence sur les cycles de l'eau et du carbone à l'échelle mondiale.

La survenue d'un risque climatique nécessite la concomitance d'un aléa climatique (par exemple, un déficit de précipitation combiné à un excès d'évapotranspiration ou un excès de rayonnement dissipé vers l'atmosphère 'gelée radiative'), l'exposition au stress (par exemple, un

faible potentiel hydrique ou température d'organe) et une forte vulnérabilité (par exemple, une faible résistance à l'embolisation ou au gel ; Bréda & Pfeiffer, 2014). La prévision des risques émergents nécessite donc une évaluation précise (i) de l'exposition à une contrainte abiotique donnée (type, intensité, durée et fréquence) et (ii) des modèles spatio-temporels de vulnérabilité et des dommages qui en découlent (**Charrier *et al.*, 2015a**). La manière dont l'exposition à une contrainte abiotique donnée à un instant donné influencerait la vulnérabilité à une contrainte identique ou différente dans le futur est une question critique qui n'a été que rarement étudiée (Miao *et al.*, 2009, Anderegg *et al.*, 2013 ; Batlori *et al.*, 2017 ; Hossain *et al.*, 2019).

La vulnérabilité aux contraintes abiotiques (*i.e.* la susceptibilité à développer des dommages face à une intensité de stress donnée) a principalement été étudiée via trois axes, à savoir la phénologie (Hänninen & Tanino, 2011), la sûreté hydraulique (Choat *et al.*, 2012 ; Anderegg *et al.*, 2015) et le bilan carboné (Sala *et al.*, 2012 ; Hartmann & Trumbore, 2016). Les réponses de ces processus éco-physiologique des arbres ont été intégrées dans des modèles mécanistes tels que PHENOFIT pour la phénologie et les dommages gélifs (Morin & Chuine, 2005), SUREAU pour l'utilisation de l'eau et la réponse au stress hydrique (Martin-StPaul *et al.*, 2017) ou CASTANEA pour la phénologie et le bilan de carbone (Dufrene *et al.*, 2005). Face aux contraintes, la réponse de chaque processus peut ne pas être linéaire. Par conséquent, la réponse à des contraintes simultanées ou successives peut générer un comportement complexe. L'intégration de la réponse physiologique aux contraintes abiotiques est donc nécessaire pour prévoir les différentes formes de comportement émergent dans les nouvelles conditions imposées par le changement climatique (Bartholomeus *et al.*, 2011).

Ces éléments résument le contexte dans lequel j'ai inscrit mes recherches depuis un peu plus d'une décennie. Au cours d'un master et d'une thèse à l'UMR PIAF, j'ai pu étudier les dommages générés par les événements gélifs et les mécanismes de résistance développés par différentes espèces d'arbres. Puis, au cours d'un contrat post doctoral à l'institut de botanique de l'université d'Innsbruck, j'ai pu développer des outils pour mieux comprendre la formation de la glace dans les

tissus végétaux et mesurer de manière non-destructive les dommages induits. Ces compétences ont ensuite été d'appliquées à l'étude de la tolérance à la sécheresse de la vigne (INRA de Bordeaux Aquitaine, EGFV / Biogeco / ISPA). Depuis mon recrutement en tant que chargé de recherche en 2017, je cherche à construire un cadre prédictif des risques de gel qui soit générique à de multiples espèces végétales et puisse rendre compte de l'interaction entre contraintes simultanées et successives. En effet, de nombreux points communs existent entre les réponses des plantes aux contraintes de sécheresse et de gel, de l'échelle cellulaire à l'échelle individuelle alors que ces réponses et les dommages qui en découlent sont souvent étudiés sous un angle unique que ce soit en se focalisant sur un seul processus (ou ensemble de processus) ou une seule contrainte. L'effet d'un stress sur la vulnérabilité ultérieure des plantes est une question particulièrement pertinente pour les plantes ligneuses, mais mobilisant des processus physiologiques communs au règne végétal. Trois questions principales sont donc au cœur de mes recherches :

- i) Comment une contrainte module-t-elle les stades phénologiques ultérieurs ?
- ii) Comment une contrainte module-t-elle la vulnérabilité à une contrainte ultérieure ?
- iii) Comment prédire la variabilité spatiale et temporelle des dommages gélifs ?

La réponse à ces questions fournira des informations nouvelles et plus robustes vis-à-vis de l'interaction entre plante et climat dans un contexte climatique changeant.

Le plus bel hiver du monde ne peut donner que le froid qu'il a !

Pierre Dac

1. Contrainte abiotique et distribution en altitude

J'ai abordé cette thématique dans le cadre d'un travail de master à l'UMR PIAF (2006-2007) ainsi que d'un Partenariat Hubert Curien Amadeus (France-Autriche) au cours de ma thèse (2008-2009).

Contexte

Le contrôle de la distribution des espèces végétales par les facteurs du milieu a, depuis longtemps, été une question clé en écologie et en écophysiologie végétale. Bien qu'ayant été l'objet de plusieurs décennies de recherche, le(s) processus limitant la distribution des arbres en altitude n'a toujours pas été clairement mis en évidence. Trois processus semblent particulièrement pertinents : la limitation de la capacité du xylème à conduire l'eau du fait de la formation de bulles d'air (hypothèse hydraulique), l'insuffisante résistance des cellules à des gels intenses (hypothèse de tolérance au gel) ou la capacité à accomplir un cycle annuel complet de la reprise de croissance au printemps à la formation d'organes de dispersion (hypothèse ontogénique). L'hypothèse ontogénique semble plus pertinente chez les espèces à cycle de vie court, *i.e.* espèces annuelles, de la germination à la maturation des graines au cours d'une année (Körner, 2003). Chez les végétaux pérennes, les autres hypothèses semblent plus plausibles : embolie hivernale (Tranquillini, 1979) ou résistance maximale des cellules (Sakai, 1979). J'ai donc cherché à estimer les dommages engendrés par le gel en conditions naturelles afin d'évaluer les contributions respectives de la résistance à l'embolie hivernale, de la résistance aux températures minimales hivernales et de l'exposition des jeunes organes en développement aux gelées printanières.

Résultats

Chez 4 espèces forestières (*Fagus sylvatica*, *Sorbus aucuparia*, *Picea abies* et *Larix decidua*) en bas de vallée et en limite altitudinale, aucune différence significative n'a été observée en terme de résistance à la sécheresse (estimée par la pression induisant 50% de perte de conductivité

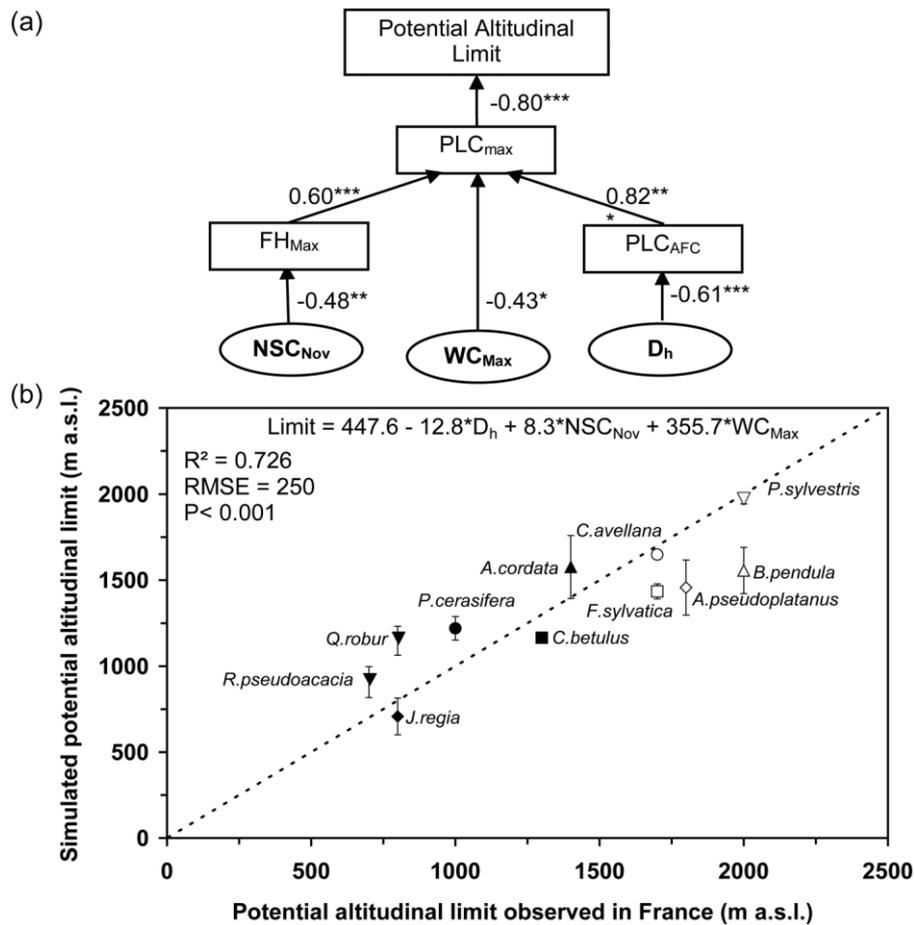


Figure 1. A. Représentation schématique des corrélations entre paramètres écophysiological et la limite altitudinale potentielle : PLC_{Max} , perte maximale de conductivité de conductivité hydraulique en hiver ; FH_{Max} , résistance maximale au gel ; PLC_{AFC} , perte de conductivité hydraulique après un cycle de gel-dégel ; NSC_{Nov} , glucides non structuraux en novembre ; D_h , diamètre hydraulique des vaisseaux ; $W_{C_{Max}}$, humidité pondérale minimale B. Relation entre limite altitudinale potentielle et la valeur prédite par un modèle linéaire utilisant NSC_{Nov} , D_h et $W_{C_{Max}}$ comme variables d'entrée (b). (Charrier *et al.*, 2013a).

hydraulique Ψ_{50} ; Charra-Vaskou *et al.*, 2012*). L'impact des contraintes hivernales sur la distribution en altitude a donc été testé sur 11 espèces communes dans des conditions similaires. La limite altitudinale potentielle de ces espèces est plus fortement corrélée avec le niveau maximal d'embolie observé au cours de l'hiver (PLC_{Max}) qu'avec la résistance au gel maximale des cellules vivantes (FH_{Max} ; Fig. 1). A l'échelle inter-spécifique, ce trait permet de rendre compte de la capacité d'une espèce à maintenir un flux hydrique en conditions de fortes contraintes gélives. Toutefois, ce trait est lui-même corrélé à la FH_{Max} et à la vulnérabilité du compartiment hydraulique après un premier cycle gel/dégel (PLC_{AFC}). Afin de mieux cerner les mécanismes en jeu, j'ai cherché à mettre trois traits en relation avec d'autres variables plus physiologiques. Le diamètre moyen des éléments conducteurs du xylème, le contenu en glucides non structuraux et l'état

d'hydratation des tissus permettent de prédire ces deux vulnérabilités (FH_{Max} et PLC_{AFC}) et *in fine* la résistance à l'embolie hivernale (PLC_{Max}). Ces corrélations suggèrent que la résistance au développement de l'embolie hivernale serait un compromis entre la vulnérabilité (embolisation après un seul cycle gel-dégel) et la résilience (capacité de pressurisation des *lumina* par l'intermédiaire des cellules vivantes) des éléments conducteurs du xylème. Ces six traits écophysologiques sont donc pertinents pour permettre de mieux prédire les limites de distribution en marge froide des espèces ligneuses exposées aux aléas gélifs (Fig. 2 ; Charrier *et al.*, 2013a).

Perspectives

La formation d'embolie dans les éléments conducteurs du xylème suite à des cycles gel-dégel est donc un des facteurs majeurs limitant la distribution des arbres en altitude. Bien que la sécheresse et le gel soient les 2 principaux facteurs pouvant induire l'embolie, les mécanismes responsables de ce phénomène semblent différents (Hacke & Sperry, 2001). L'embolie induite par le gel est générée par la formation de bulles d'air emprisonnées dans la glace et se dilatant au dégel (Sucoff, 1969 ; Cruiziat *et al.*, 2001). Toutefois, la détection d'émissions acoustiques ultrasoniques pendant la phase de gel uniquement a suggéré que la formation et la dilatation de bulles d'air au sein des *lumina* des vaisseaux étaient provoquées par le potentiel hydrique très négatif de la glace (Mayr *et al.*, 2007). En effet, à l'interface entre eau solide (glace) et liquide, l'expulsion des solutés de la sève forme une couche liquide sur-concentrée dont le potentiel chimique augmente d'environ $1,1 \text{ MPa.K}^{-1}$ (Hansen & Beck, 1988). Une meilleure compréhension du mécanisme de formation de l'embolie induite par des cycles gel-dégel est donc une étape nécessaire pour expliquer la répartition des espèces ligneuses à haute latitude et altitude.

En hiver, ils ne boivent pas en mangeant, non qu'ils n'aient pas soif, mais l'eau est trop froide.

Le journal de Jules Renard 1887-1910 – Jules Renard, 1926

2. Fonctionnement hydraulique du xylème

i. Contrainte gélive et sécheresse hivernale

J'ai abordé cette thématique dans le cadre d'un ATER à l'UMR PIAF (2011-2012) et d'un projet ANR International Acoufreeze (2012-2015).

Contexte

Lorsque j'ai abordé cette thématique, le mécanisme de formation de l'embolie n'était pas encore clarifié : soit lors du gel, sous le contrôle du potentiel hydrique de la glace déplaçant les germes d'air, soit au dégel par dilatation des bulles d'air dans la sève redevenue liquide (Cruziat *et al.*, 2001). Cette incertitude trouve notamment son origine dans l'impossibilité d'effectuer des mesures de flux hydrique dans un xylème à l'état gelé. Le développement de méthodes non-destructive de suivi de la formation de glace et des effets induits sur la physiologie des plantes a donc été nécessaire afin de répondre à ces questions.

La formation de glace dans les tissus végétaux est habituellement détectée par la mesure du dégagement de chaleur provoqué par la réaction exothermique de solidification de l'eau (thermographie infra-rouge ; Hacker & Neuner, 2007). L'embolie induite par les cycles gel-dégels est mesurée par la perte de conductivité hydraulique dans une branche dégelée. L'utilisation de méthodes non-destructives est donc nécessaire pour dénouer la dynamique des différents processus en jeu (exotherme, augmentation de volume de la glace, concentration de solutés en phase liquide, déshydratation cellulaire, formation de bulles de gaz). L'analyse des émissions acoustiques a apporté de nombreux éléments de compréhension de la formation d'embolie induite par la sécheresse et constituait une piste prometteuse dans le contexte gélif. D'autres techniques, telles que la microtomographie à rayons X et l'imagerie par résonance magnétique, peuvent permettre de visualiser la présence et l'état de l'eau de manière dynamique au cours des processus de prise en glace et de dégel.

Résultats

En contrôlant la température et le point à partir duquel la glace se propage dans le bois, nous avons pu montrer que des émissions acoustiques sont générées au point de nucléation de la glace et tout au long de sa propagation (**Charrier *et al.*, 2015b**). L'activité acoustique mesurée étant proportionnelle au degré de surfusion (c'est-à-dire la température en dessous du point de congélation) et s'atténuant progressivement à distance du point de nucléation, cela suggère que le passage de la sève d'un état liquide métastable à un état solide et l'expulsion concomitante de bulles d'air génère ces émissions. Par ailleurs, la vitesse de propagation de la glace estimée par la détection d'émissions acoustiques à différentes distances du point de nucléation est similaire à la vitesse de propagation dans un capillaire d'eau.

Tant que le bois reste à une température quelques degrés plus chaude que l'air ambiant, aucune émission acoustique n'est mesurée. Puis une seconde phase d'émissions est enregistrée lorsque l'exotherme est dissipé et que la température du xylème diminue à nouveau. L'activité acoustique a cessé avant la deuxième phase, probablement parce que l'exotherme combiné à une augmentation de volume de la glace provoque une diminution de la tension. En effet, une tension préalable dans la sève est un facteur déterminant. Dans les organes très hydratés, tels qu'on les trouve à l'automne, la formation de glace n'induit généralement pas d'émissions acoustiques, ni d'embolie (Mayr *et al.*, 2007 ; **Charrier *et al.*, 2014a**).

Les émissions acoustiques enregistrés dans la deuxième phase sont similaires tout le long de la branche. En comparant différentes espèces, nous avons mis en évidence que l'activité acoustique enregistrée lors de la seconde phase est corrélée avec la perte de conductivité hydraulique générée par un cycle de gel-dégel, mais aussi avec la Ψ_{50} (**Charrier *et al.*, 2014a**). Les seuils de cavitation des différentes espèces sont donc probablement atteints lors de cette seconde phase, déplaçant les ménisques air-eau au sein des ponctuations alors que l'expansion des bulles de gaz et l'embolie résultante ne sont observées que lors du dégel (Figure 2 ; **Charra-Vaskou *et al.*, 2016**). Ces

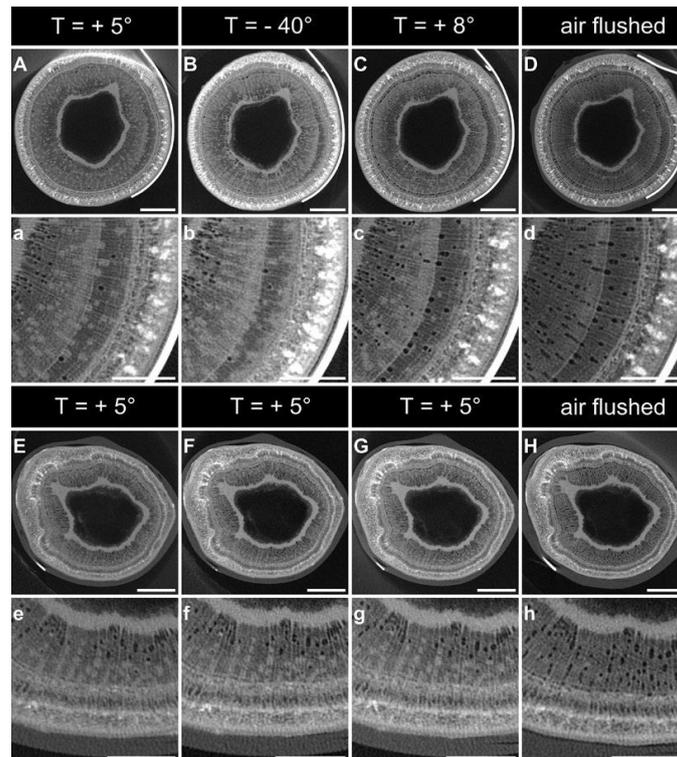


Figure 2. Coupes transversales de rameaux de noyer observés par microtomographie à rayons X pendant un cycle de gel-dégel (coupe complète et détails des mêmes images). Les scans ont été effectués aux températures indiquées pendant un cycle de congélation-décongélation pour chaque échantillon (n=5 ; A-C). Des témoins (n=3 ; E-G, e-g) ont été scannés aux mêmes moments (t=0, 18, et 36 h) mais ont été maintenus à une température constante (+5 °C). D et H représentent respectivement les scans coupés permettant de visualiser l'ensemble des vaisseaux. Les barres blanches représentent une distance de 1 mm (Charra-Vaskou *et al.*, 2016).

résultats suggèrent donc que les mécanismes contrôlant la formation d'embolie estivale et hivernale seraient similaires (Figure 3). Les émissions acoustiques cumulées pendant un cycle gel-dégel sont en beaucoup plus grand nombre que le nombre de vaisseaux dans des branches de noyer (*Juglans regia* cv. Franquette). Toutefois, le nombre cumulé d'émissions acoustiques de plus forte énergie (>10,0 fJ) est fortement corrélé avec la perte de conductivité hydraulique (Kasuga *et al.*, 2016). Les émissions acoustiques de forte énergie pourraient refléter la formation de bulles dans de plus grand compartiments tels que les *lumina* des vaisseaux. Lorsque les cellules vivantes du parenchyme xylémien prennent en glace (détecté par la formation d'un deuxième exotherme à plus basse température), l'activité acoustique reprend. Les émissions acoustiques pourraient donc permettre de détecter l'embolie induite par le gel-dégel ainsi que les dommages engendrés par le gel sur les cellules du parenchyme xylémien.

L'analyse des émissions acoustiques ouvre de nouvelles perspectives pour le suivi des dommages

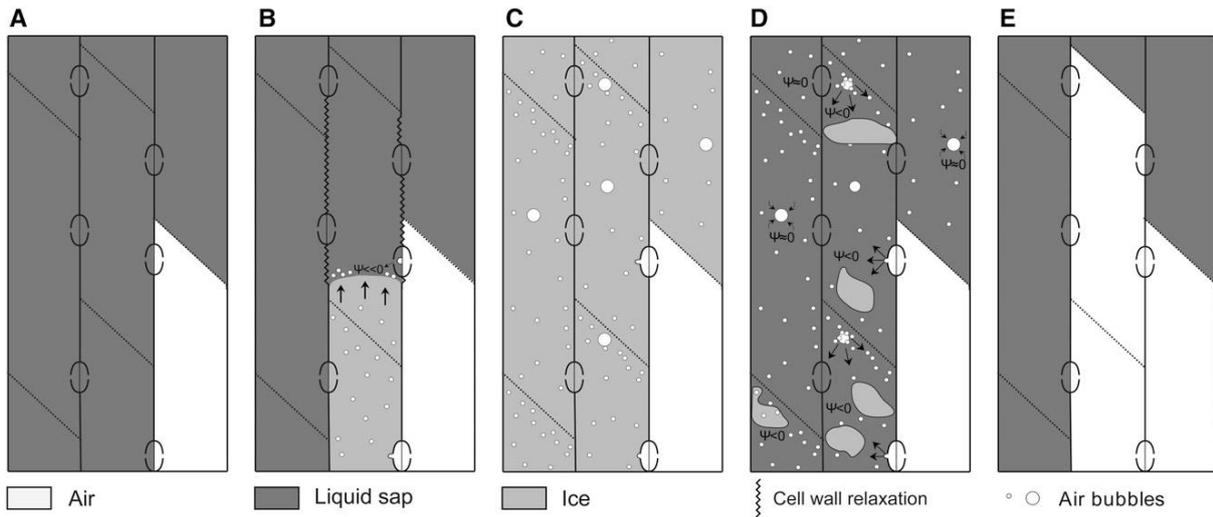


Figure 3. Mécanisme de formation de l'embolie induite par un cycle gel-dégel. Dans un xylème modérément déshydraté, certains vaisseaux sont remplis d'air (blanc) avant la congélation (A). La glace (gris clair) se propage à travers les vaisseaux, expulsant les gaz solubilisés sous forme de bulle à l'interface glace-eau. A ce niveau, un faible potentiel hydrique local ($\Psi \ll 0$) induit un déplacement des ménisques air-eau à partir des vaisseaux remplis d'air. Ceci conduit à la relaxation de la tension dans les parois cellulaires et l'émission d'ondes ultrasoniques (B). Les bulles de différentes tailles (cercles blancs) sont piégées par l'arrivée du front de glace (C) mais peuvent coalescer et se dilater pendant la décongélation lorsque la tension est suffisamment faible ($\Psi < 0$; D), induisant une embolie (E). (Charrier *et al.*, 2014a).

in natura. A la fin de la période hivernale, notamment, les cycles gel-dégel journalier induisent une synergie entre contrainte gélive et hydrique chez les arbres à feuillage persistant. L'absorption d'eau du sol, et donc l'approvisionnement des parties distales, est fortement limité alors que la demande évaporatoire est élevée (Charrier *et al.*, 2017). Cette déconnection du *continuum* hydraulique à l'intérieur de la plante crée des gradients de potentiel hydrique important à l'intérieur de la plante (Figure 4 ; Mayr & Charra-Vaskou 2007). Cette complexité est encore accrue par la redistribution radiale de l'eau vers les sites de nucléation (*i.e.* formation de la glace vers la zone cambiale ; Charra-Vaskou *et al.*, 2016) et par la nucléation préférentielle de la glace à la base de la branche (Charrier *et al.*, 2017). Cette distribution hétérogène du potentiel hydrique le long des branches génère une activité acoustique importante lors de journées ensoleillées, bien que le déficit de pression de vapeur saturante ne soit pas aussi intense qu'en période estivale.

Perspectives

L'embolisation hivernale est un phénomène d'origine physique (rupture de la métastabilité de la sève) à l'interface entre un aléa (amplitude journalières de température d'air et, donc, nombre de

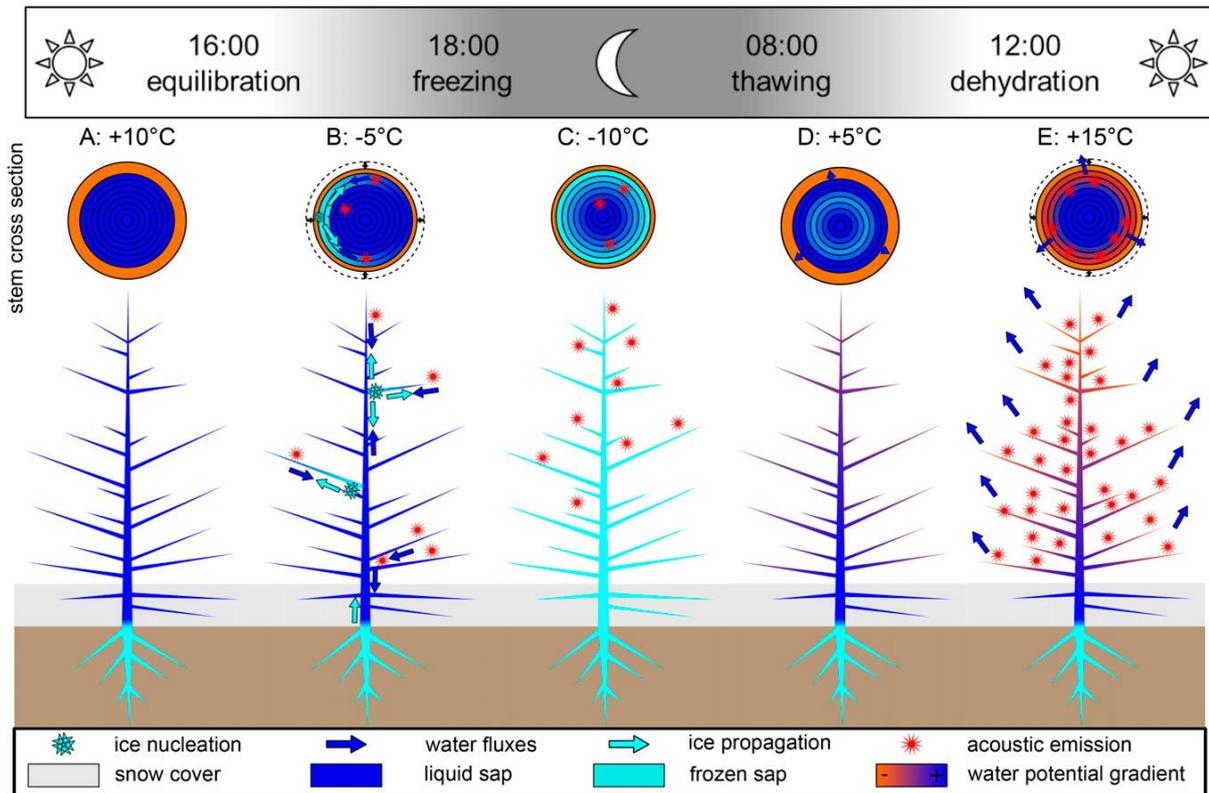


Figure 4. Représentation des processus observés et des flux d'eau sous-jacents dans un *P. abies* pendant un cycle de gel-dégel à la fin de l'hiver. Sont représentés l'état d'équilibre initial (A), la nucléation et la propagation de la glace avec les flux d'eau associés, la contraction de la tige et les émissions acoustiques (B), l'activité ultrasonique après la dissipation de l'exotherme de formation de la glace (C), la restauration du diamètre de la tige et la formation d'un gradient de potentiel hydrique pendant le dégel (D), et la contraction de la tige et la forte activité ultrasonique pendant la transpiration diurne avec un sol gelé (E). (Charrier *et al.*, 2017).

cycles gel-dégel), une exposition (position des parties aériennes vis-à-vis du manteau neigeux) et une vulnérabilité (notamment, le diamètre des conduits du xylème). L'intégration de ces variables est donc nécessaire pour pouvoir prédire les dysfonctionnements hydrauliques hivernaux, et notamment l'évolution future du couvert neigeux est susceptible d'augmenter fortement l'exposition des jeunes arbres et des buissons (Francon *et al.*, 2020). Une autre variable importante est le potentiel hydrique de la sève, avec une vulnérabilité maximale vis-à-vis de l'embolie hivernale pour des potentiels hydriques aux alentours de Ψ_{12} (Mayr *et al.*, 2007). Dans un contexte d'augmentation de la variabilité climatique et donc de sécheresses plus intenses et récurrentes, on peut penser que les sécheresses estivales peuvent rendre une plante plus vulnérable à l'embolie hivernale (Charrier *et al.*, 2021).

ii. Contrainte de sécheresse estivale

J'ai abordé cette thématique dans le cadre d'un projet LabEx et d'une bourse de mobilité internationale Agreenskills (2015-2017) ainsi que dans l'encadrement d'un stage de master 2 (Florian Sabin en 2018) en collaboration avec Lia Lamacque lors de son doctorat.

Contexte

Afin de pouvoir intégrer l'effet de contraintes estivales dans l'histoire de vie de la plante, j'ai cherché à mieux comprendre la réponse d'une plante à une sécheresse pendant sa saison de croissance. L'eau s'écoule passivement selon le gradient de potentiel hydrique : de légèrement négatif au niveau du sol et des racines à fortement négatif au niveau des feuilles. Le déficit hydrique de l'atmosphère est donc la force motrice du flux d'eau induite par le changement d'état physique au niveau des feuilles (transpiration). Le mouvement ascendant de l'eau est contrôlé par deux phénomènes complémentaires : la cohésion et la tension (Dixon & Joly, 1894). La vaporisation de l'eau dans les stomates crée une pression hydrostatique négative (ou tension) qui se propage le long de la colonne d'eau en raison de la cohésion entre les molécules d'eau (principalement due aux liaisons hydrogène). Comme la quantité d'eau fournie par le système racinaire et transportée à travers le xylème ne peut pas compenser l'eau transpirée, des variations quotidiennes de potentiel hydrique sont observées, avec des valeurs minimales lorsque la transpiration est à son niveau maximum, à midi solaire, c'est le potentiel minimum. La nuit, la transpiration cesse, l'eau se diffuse passivement le long de la colonne d'eau, et le gradient de potentiel hydrique disparaît, c'est le potentiel de base. Le potentiel de base représente donc le potentiel hydrique du sol prospecté par le système racinaire (Améglio *et al.*, 1999).

La différence entre potentiel de base et potentiel minimum est intrinsèquement liée à la régulation de l'état hydrique par les plantes en fonction de la teneur en eau du sol et, donc au potentiel de base. La corrélation entre potentiel de base et potentiel minimum permet donc de décrire la stratégie de régulation hydrique de la plante, notamment à travers l'ouverture stomatique,

les conductances hydrauliques des racines, des tiges et des feuilles, et la capacitance des tiges (Martinez-Vilalta *et al.*, 2014). La pente de la régression linéaire entre potentiel de base et potentiel minimum σ décrit la sensibilité relative du taux de transpiration et de la conductance hydraulique des plantes à la diminution de la disponibilité en eau. Deux comportements typiques, à savoir l'isohydricité et l'anisohydricité, ont été décrits en fonction de la valeur de ce paramètre σ (Martinez-Vilalta *et al.*, 2014). Une pente égale à 1 indique que la transpiration des plantes est proportionnelle à la conductance hydraulique ; la chute de pression quotidienne $\Delta\Psi$ étant similaire quel que soit le niveau de sécheresse, la régulation hydrique est faible ou nulle (anisohydricité). Au contraire, une pente inférieure à 1 est observée chez les espèces régulant plus fortement, c'est-à-dire isohydrique. En d'autres termes, les espèces isohydriques devraient maintenir un potentiel minimum à un niveau plus élevé que les espèces anisohydriques dans une intensité de sécheresse similaire (contenu en eau du sol, et/ou de demande évaporatoire).

La sève brute circulant sous tension (état métastable), des mesures hydrauliques directes sont potentiellement sujettes à des artefacts par formation de bulles d'air dans les vaisseaux excisés (Wheeler *et al.*, 2013). Plusieurs coupes successives sont donc nécessaires sous eau pour diminuer progressivement la différence de tension et donc la formation de bulle à l'extrémité de l'échantillon. Ceci est particulièrement critique chez les espèces à longs vaisseaux et ont abouti à une surestimation de leurs vulnérabilités à l'embolie estivale. En considérant, une plante à stratégie anisohydrique, maintenant ses stomates ouverts sous des potentiels hydriques faibles, la forte perte de conductivité hydraulique des tiges nécessiterait donc des cycles quotidiens de réparation de l'embolie pour restaurer la fonction hydraulique.

Résultats

Tout comme pour la compréhension des mécanismes de formation et de réparation de l'embolie induite par le gel, j'ai cherché à développer une approche intégrative de l'architecture hydraulique : sûreté et résilience hydrauliques, de l'appareil racinaire jusqu'aux stomates en

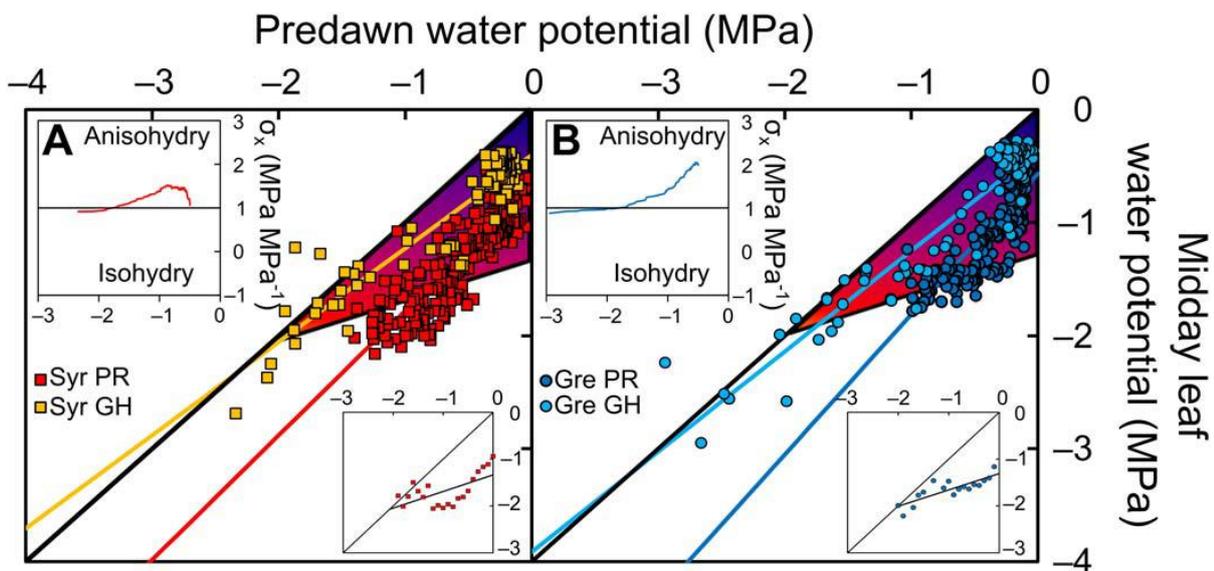


Figure 5. Potentiel hydrique minimum Ψ_{mdl} en fonction du potentiel de base Ψ_{pd} chez différentes variétés de *V. vinifera* Syrah (A) et Grenache (B) en plein champs [domaine "Pech Rouge" (PR) ; couleurs foncées] et lors d'une expérience de stress hydrique en serre (GH ; couleurs claires). La pente σ des régressions linéaires n'est pas significativement différente entre variétés en plein champs ($P = 0,074$) ni en serre ($P = 0,225$). Les encarts en haut à gauche représentent la pente σ (sensibilité à la baisse de la disponibilité en eau) en fonction de la plage de Ψ_{pd} considérée (de 0 à x ; x représentant la limite inférieure de la gamme de Ψ_{pd}) combinant les données de plein champs et de serre. Les encarts en bas à droite représentent la corrélation entre Ψ_{pd} et Ψ_{mdl} minimum (c'est-à-dire la valeur moyenne des trois Ψ_{mdl} les plus bas par classe de 0,1 MPa de Ψ_{pd}) combinant les données de plein champs et de serre. Cette régression linéaire est utilisée pour définir la gamme inférieure de l'hydroscape (paysage hydrique ou gamme de potentiels hydrique communément exploré par une espèce ou un cépage et représenté par un gradient de stress hydrique croissant (de bleu à rouge) sur la figure principale ; Charrier *et al.*, 2018a)

mettant l'accent sur le développement et l'utilisation de technologies non-invasives sur plantes intactes. Je me suis focalisé sur une plante modèle, la vigne *Vitis vinifera*, car, malgré le fait qu'elle soit adaptée à des environnements subissant des sécheresses saisonnières, les études divergent quant à sa réponse à la sécheresse (régulation stomatique, vulnérabilité et résorption de l'embolie).

En réponse à un stress hydrique croissant, les différents génotypes (*Vitis vinifera* cv Syrah et Grenache, *Vitis riparia* 'Gloire de Montpellier' et *Vitis rupestris* x *berlandierii* '110R') montrent une sensibilité similaire du taux de transpiration et de la conductivité hydraulique à la baisse de la disponibilité en eau ($\sigma < 1$), ce qui indique un comportement isohydrique partiel. Cette pente σ est dynamique, indiquant le passage d'un comportement anisohydrique à partiellement isohydrique en fonction de l'intensité du stress hydrique (Figure 5 ; Charrier *et al.*, 2018a). Cette dynamique est confirmée à l'échelle de la plante entière, par la relation entre sensibilité de la conductance

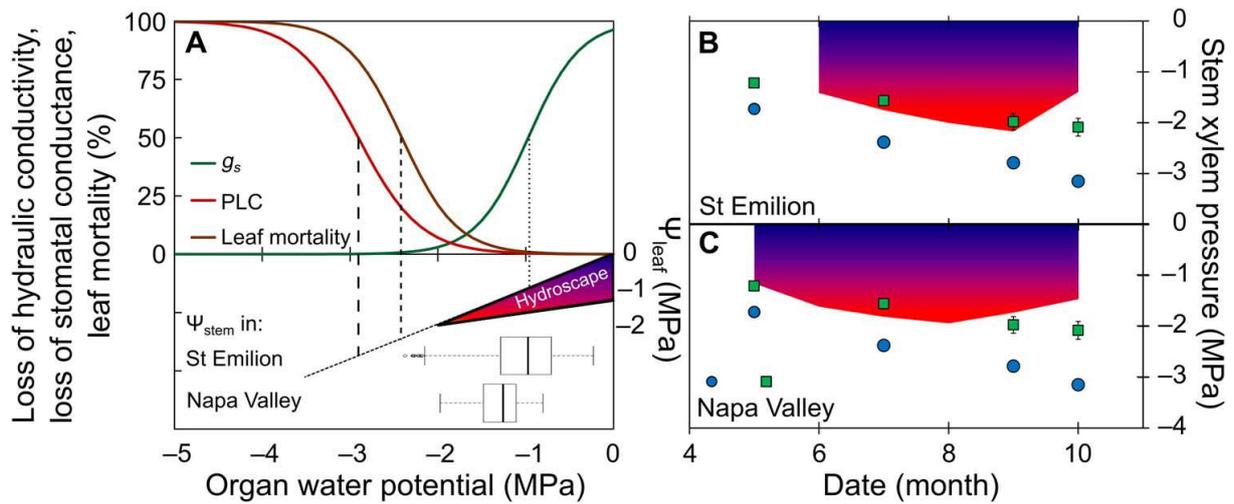


Figure 6. Seuils physiologiques de dommages induits par la sécheresse chez *V. vinifera* et potentiels hydriques mesurés dans la vallée de Napa et à Saint-Emilion. (A) La partie supérieure représente la conductance stomatique (g_s ; vert), la mortalité des feuilles (brun) et la perte de conductivité hydraulique des tiges (rouge) en fonction du potentiel hydrique de l'organe. Les trois courbes décrivent une variété moyenne de *V. vinifera* car aucune différence significative n'a été observée entre variétés dans les réponses de ces paramètres physiologiques au potentiel hydrique. Les lignes représentent les potentiels induisant une diminution de 50 % de la conductance stomatique (ligne pointillée), de la survie des feuilles (ligne en pointillés courts) et de la conductivité hydraulique de la tige (ligne en pointillés longs). Le panneau inférieur montre le paysage hydrique standardisé pour *V. vinifera* (cf. figure 5) et les boîtes à moustache représentent la distribution des potentiels hydriques minimum observés en septembre pendant une décennie à Saint-Emilion et la vallée de Napa (B et C) Gamme de potentiel hydrique minimum à Saint-Emilion (B ; sur la période 2003-2016 pour le cabernet franc et le merlot) et dans la vallée de Napa (C ; sur la période 2010-2016 pour le cabernet sauvignon, le cabernet franc, la syrah et le merlot). En parallèle, les mesures de potentiel hydrique induisant 12 (Ψ_{12} ; carrés verts ; moyenne \pm SE) et 50% de perte de conductivité hydraulique (Ψ_{50} ; cercles bleus ; moyenne \pm SE) au cours de la saison de croissance (Charrier *et al.*, 2018a).

stomatique au déficit de pression de vapeur saturante de l'air VPD et de la disponibilité en eau du sol (RWC). Des plantes bien irriguées ont une conductance stomatique proportionnelle au déficit de pression de vapeur saturante, reflétant un comportement anisohydrique. Sous une contrainte hydrique plus importante, la coordination entre la conductance stomatique de référence (normalisée à un VPD de 1 kPa) et la sensibilité au VPD évoluent de manière concomitante, reflétant un comportement isohydrique (Charrier *et al.*, 2018a).

Les techniques de visualisation par microtomographie aux rayons X et de centrifugation en utilisant un prototype à large rotor (1000 mm – Cavi-1000) m'ont permis de mieux caractériser les variations spatiales et temporelles de la vulnérabilité à l'embolie. En cas de sécheresse extrême, une segmentation de la vulnérabilité hydraulique entre la tige et le pétiole ($\Psi_{50} = -1,7$ et $-1,0$ MPa pour la tige et le pétiole, respectivement) permet d'isoler la plante, l'embolisation précoce du pétiole

jouant le rôle d'un « fusible » hydraulique (**Charrier et al., 2016**). La vulnérabilité hydraulique de la vigne est similaire entre cépages mais, dans une tige de l'année, évolue au cours de la saison de croissance : $\Psi_{50} = -1.7$ à -2.9 MPa entre mai et septembre (**Charrier et al., 2018a**). Cette variation de la Ψ_{50} est remarquablement coordonnée avec les valeurs extrêmes de potentiel hydrique observées depuis 10 ans dans les vignobles de Saint-Emilion et de la vallée de Napa en Californie. La marge de sécurité hydraulique de cette espèce est donc dynamique mais néanmoins positive au cours de la saison de végétation (**Charrier et al., 2018a**). Les sécheresses les plus extrêmes observées ces dernières années n'induiraient donc qu'une embolie des pétioles et donc une perte des feuilles, mais peu d'embolie dans les parties ligneuses (Figure 6). Une fois la plante réhydratée, des capteurs locaux de mesure de la pression de sève, montrent que la vigne est capable de résorber l'embolie dans ses vaisseaux en générant une pression positive à partir du système racinaire (**Charrier et al., 2016**).

Au-delà de la Ψ_{50} , la vigne n'est pas capable de récupérer un niveau de transpiration normale la même année (**Charrier et al., 2018a**). Les mesures effectuées à des potentiels extrêmement bas sont imprécises, du fait de l'embolisation des pétioles. D'autres méthodes sont donc nécessaires pour affiner les mesures en cas de sécheresse extrêmes : directes telles que les psychromètres, ou indirectes telles que les variations de diamètre. Chez deux espèces de lavande, nous avons mesuré la variation du diamètre des branches pour identifier les seuils de dysfonctionnement hydraulique et de récupération après une sécheresse sévère en utilisant des LVDT (*Low Variation Diameter Transducers*). Les deux espèces n'étaient pas capables de récupérer au-delà d'une perte relative de diamètre de 21% (**Lamacque et al., 2020**). Cette perte relative constitue un point de non-retour, alors que le xylème est entièrement embolisé à des potentiels hydriques supérieurs. La mortalité induite par la sécheresse ne semble donc pas directement liée à une défaillance hydraulique du xylème car survenant au-delà de la valeur théorique induisant la mortalité Ψ_{88} , mais plutôt à des niveaux élevés de dommages cellulaires, estimés par fuite d'électrolyte à 75% de cellules endommagées.

Perspectives

En intégrant les dynamiques des différents processus impactés par le stress hydrique, ces résultats ont permis de clarifier une partie des incertitudes liées à la réponse de la vigne à la sécheresse et d'identifier des seuils physiologiques pour réduire la consommation d'eau sans risquer de compromettre l'intégrité hydraulique de la vigne en culture irriguée (*e.g* Californie). Finalement, en montrant les dynamiques synchronisées de la vulnérabilité et de l'exposition à la contrainte hydrique, ces résultats interrogent sur la généralité et les mécanismes physiologique de l'acclimatation aux contraintes saisonnières chez les plantes pérennes.

*Ce doux hiver qui égale ses jours
À un printemps, tant il est aimable,
Bien qu'il soit beau, ne m'est pas agréable,
J'en crains la queue, et le succès toujours.*

*J'ai bien appris que les chaudes amours,
Qui au premier vous servent une table
Pleine de sucre et de mets délectable,
Gardent au fruit leur amer et leurs tours.*

*Je vois déjà les arbres qui boutonnent
En mille nœuds, et ses beautés m'étonnent,
En une nuit ce printemps est glacé,*

*Ainsi l'amour qui trop serein s'avance,
Nous rit, nous ouvre une belle apparence,
Est né bien tôt bien tôt effacé.*

Théodore Agrippa d'Aubigné

3. Tolérance au gel

Parmi les accidents climatiques saisonniers survenant sur les plantes, les événements gélifs sont ceux qui peuvent induire les dommages les plus importants pour les cultures. Les gelées tardives peuvent ainsi provoquer la perte de la quasi-totalité d'une récolte en un seul épisode car, chez les espèces pérennes, si les boutons floraux sont gelés il n'y aura pas de nouvelle floraison, et donc de fructification avant l'année suivante. D'autres arrières-effets importants sont également observés tel qu'un décalage phénologique, un abaissement du niveau de réserves si des bourgeons végétatifs latents prennent le relai ainsi qu'une architecture bouleversée. Malgré un contexte de réchauffement global, ces événements semblent devenir récurrents ces dernières années en environnement cultivé (*e.g.* 2016 en vallée du Rhône, 2017 et 2019 dans les vignobles de l'ouest de la France et 2021 sur l'ensemble de la France) et naturel (notamment en altitude du fait de la diminution de la durée d'enneigement).

Pour évaluer le risque de gelée tardive, de nombreuses études se basent uniquement sur l'occurrence d'une température d'air négative. Or, les dommages liés au gel des plantes se produisent lors de la concomitance d'un aléa (gelées radiatives ou convectives), d'une exposition (faible température d'organe et points de nucléation provoquant un changement de phase de l'eau soit en surface ou dans les tissus) et d'une forte vulnérabilité (température de résistance). Afin de comprendre et de prédire les risques de gelée en fonction du climat, de la plante et des facteurs du milieu (microclimat, pratiques, composition et structure du couvert), il est nécessaire de prendre en compte ces trois aspects. En effet, comme pour d'autres stress, la vulnérabilité au gel peut être réduite par des stratégies d'évitement de la contrainte (maintien d'une température d'organe plus chaude), d'évitement du stress (surfusion et inhibition de la prise en glace dans les tissus) et de tolérance au stress (tolérance à la formation de glace extracellulaire et à la déshydratation induite).

Afin de traverser l'hiver sans dommages, les plantes doivent de manière simultanée suspendre leur croissance et augmenter leur tolérance au gel. La vulnérabilité au gel peut donc se caractériser par deux approches distinctes : i) une approche phénologique (simulation de l'état de développement pour prédire la concomitance de stades vulnérables avec une probabilité de gelée) et ii) une approche physiologique (caractérisation du déterminisme de l'acclimatation – désacclimatation au gel pour prédire la vulnérabilité). Ces deux approches complémentaires peuvent fournir des indicateurs clés de définition d'idéotypes pertinents vis-à-vis d'une contrainte gélive.

i. Adaptation phénologique à la contrainte gélive

J'ai abordé cette thématique dans le cadre d'une thèse financée par une allocation de recherche ministérielle (2007-2011) puis lors de ma prise de poste au PIAF et, notamment dans le cadre de la thèse de Romain Baffoin (2017-2021).

Contexte

Les organes en croissance, extrêmement hydratés, sont généralement endommagés dès qu'il y a formation de glace (Rodrigo, 2000). L'inhibition de la croissance permet donc aux plantes de minimiser le risque en retardant l'exposition des jeunes organes en croissance. Les plantes doivent toutefois faire le compromis entre une croissance tardive pour éviter les gelées et une croissance précoce pour éviter les sécheresses. L'inhibition de croissance s'établit bien avant les premières gelées, à partir de la fin de l'été, et dure jusqu'à ce que les conditions redeviennent favorables au printemps. Elle est déclinée en plusieurs phases, distinctes selon l'origine de l'inhibition de croissance : paradormance, endodormance et écodormance (Lang *et al.*, 1987). Lors de la phase de paradormance, les organes périphériques, tels que les feuilles à l'aisselle des bourgeons, exercent un effet inhibiteur. Lorsque ces organes sont excisés, par exemple après une défoliation, une reprise de croissance est possible. En phase d'endodormance, l'origine de l'inhibition est interne au bourgeon, impliquant notamment un dépôt de polysaccharides au niveau des plasmodesmes à

l'interface entre cellules du méristème apical caulinaire, perturbant les flux et la communication intercellulaire au sein du bourgeon (Rinne *et al.*, 2001). En phase d'écodormance, il n'y a plus d'inhibition à proprement parler mais une limitation par les conditions environnementales (essentiellement les températures froides, mais aussi la durée de la photopériode chez certaines espèces et écotypes). Le cycle phénologique annuel est donc subdivisé en étapes successives dont l'achèvement conduira directement à l'apparition de la suivante (Hänninen & Tanino, 2011).

La phase d'entrée en endodormance, à la fin de l'été-début de l'automne, est une période critique définissant la transition entre croissance végétative, apparente, et dormance, cryptique. Il s'agit d'un paramètre crucial pour l'approche phénologique de prédiction des dommages gélifs car c'est lors de cette phase que les plantes débutent leur acclimatation au gel. Elle est toutefois mal connue et souvent simulée par cumul de température froide, à partir d'une date de début de cumul de froid fixée de manière arbitraire (date calendaire, date de première gelée ou date de chute des feuilles). Cette méconnaissance quant au déterminisme environnemental de l'entrée en dormance (prédite entre la fin de l'été et la fin de l'automne dans les conditions actuelles) est une source d'incertitude importante pour les modèles de prédiction phénologiques.

La levée d'endodormance se déroule en fin d'automne - début d'hiver et est pilotée par une exposition à des températures froides. Historiquement, l'étude de la dormance s'est focalisée sur les zones où l'insuffisance chronique d'exposition au froid lors de l'hiver engendrait des problèmes d'erratisme de débourrement et de floraison : tentatives d'implantation d'espèces fruitières tempérées dans les régions à hiver doux (Afrique du Nord, Amérique du Sud et Moyen Orient). Toutefois, dans un contexte de réchauffement climatique, cette zone climatique est en voie de s'étendre considérablement, rendant nécessaire de sélectionner des génotypes à faibles besoins de froid (Chuine *et al.*, 2016).

L'écodormance, tout comme la désacclimatation au gel, se déroule en fin d'hiver – début du printemps, et est pilotée par une exposition à des températures douces. L'avancée du débourrement

des arbres de 2,3 jours par décennie observée depuis un demi-siècle est, pour l'instant expliquée par des températures printanières plus douces, rendant les plantes plus vulnérables aux gelées tardives. Cette tendance risque de perdurer tant que les besoins de froid sont satisfait, et c'est pourquoi, la levée d'endodormance étant un stade phénologique difficile et chronophage à mesurer, un grand nombre de modèles phénologiques négligeaient encore jusqu'à récemment cette phase. Les modèles séquentiels, intégrant les phases d'endo-et d'écodormance, prédisent un ralentissement de l'avancée phénologique par un retard la levée d'endodormance en marge chaude de l'aire de répartition des espèces (Fu *et al.*, 2015).

Malgré leurs concomitances et la similitude des stimuli environnementaux impliqués, les dynamiques de levée de dormance (endo- et éco-) et d'acclimatation au gel sont peu étudiées de manière simultanée. Certains modèles intégrant les processus phénologiques et d'acclimatation au gel ont été développés chez le cornouiller (*Cornus sericea* Fuchigami *et al.*, 1982), le pin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii* ; Timmis *et al.*, 1994) ou la vigne (*Vitis vinifera* ; Ferguson *et al.*, 2011). L'un des modèles les plus complet considère une modulation de la capacité d'acclimatation selon l'état d'avancement dans les différents processus phénologiques (endodormance, écodormance, croissance, aoûtement ; Leinonen, 1996). Cette approche simule donc une influence complexe de la température sur la résistance au gel : une influence directe sur la variation de la vulnérabilité et une influence indirecte par le pilotage de la phénologie (*e.g.* température froide pendant l'endodormance puis douce pendant l'écodormance) sur la capacité d'acclimatation. Cette double influence permet de simuler une désacclimatation même en période d'endodormance et une réacclimatation même en période d'écodormance. Ce modèle originalement développé chez le pin sylvestre a été utilisé pour prédire les dommages de gel chez de multiples espèces (Phénofit Morin & Chuine 2014).

Résultats

Différents génotypes de noyers (*Juglans regia* cv Franquette, Lara, Serr, Chandler et *J. regia* x *nigra*) à dates de débourrement étalées sur 2 mois ont des besoins de froid similaires pour lever

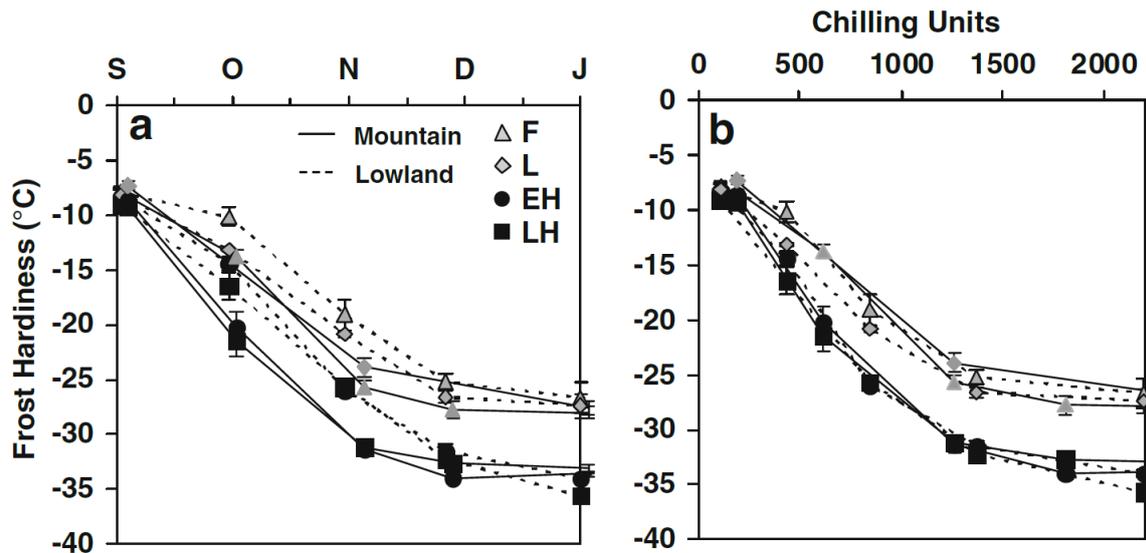


Figure 7. Dynamique de la résistance au gel de différents géotypes de noyer (Franquette : F, Lara : L, hybride précoce : EH et hybride tardif : LH) dans deux endroits du centre de la France : Crouël (alt : 340 m a.s.l., ligne pointillée) et Theix (alt : 870 m a.s.l., ligne continue) en fonction de (a) la date calendaire ou (b) des unités de cumul de froid (selon Landsberg). Les symboles et les barres représentent respectivement la moyenne et l'erreur standard calculées sur n=5 répétitions. (Charrier *et al.*, 2011).

l'endodormance. Chez ces géotypes, la levée d'endodormance est uniquement sous le contrôle de facteurs environnementaux. De plus, l'effet des températures froides cumulées par un modèle de levée d'endodormance (Landsberg, 1974) permet de rendre compte de la variabilité environnementale entre plaine et moyenne montagne sur l'acclimatation au gel (Fig. 7). En revanche, à la fin de l'hiver et au début du printemps, la croissance des bourgeons suit une fonction non linéaire en fonction de la température avec une forte variabilité entre géotypes permettant d'expliquer la divergence de phénologie pour le débourrement (Charrier *et al.*, 2011).

La levée de dormance est donc un processus important pour simuler l'acclimatation au gel. Chez plusieurs espèces (abricotier, noyer et pêcher), différents formalismes de modèles de prédiction de la phénologie ont été calibrés : modèle à une ou deux phases (intégrant ou non la phase d'endodormance) et utilisant ou non la date de levée de d'endodormance dans leur calibration. Les modèles à deux phases calibrés sans utiliser la date de levée d'endodormance ne la prédisent pas de manière réaliste. L'intégration de la date de levée d'endodormance dans la calibration des modèles permet de la prédire beaucoup plus précisément, avec toutefois une erreur

plus importante que celle des dates de débourrement, du fait de la propagation d'erreur (**Chuine et al., 2016**).

Pour tester l'effet de la date de cumul de froid pour lever l'endodormance et ainsi évaluer la pertinence de différents formalismes mathématiques, j'ai utilisé un jeu de données combinant 34 observations de dates de levées de dormance, 77 observations de débourrement et 111 mesures de vulnérabilité au gel au sein d'une large étendue géographique et climatique Massif central, Périgord, Isère et Catalogne pour *J. regia* cv Franquette. La plupart des formalismes testés a fourni des résultats relativement précis et très peu variables pour la levée de dormance et le débourrement (RMSEP < 10 et 8 jours, respectivement). Cependant, seule la date calculée à partir du modèle DORMPHOT a fourni des résultats précis pour prédire la vulnérabilité au gel (RMSEP < 3°C). (**Charrier, en évaluation**).

Ce modèle DORMPHOT prédit l'entrée en endodormance à travers l'interaction entre raccourcissement de la photopériode et diminution de la température en début d'automne. Dans un contexte d'augmentation des températures, la date de début de cumul de froid serait retardé, et donc l'endodormance levée encore plus tardivement par un cumul de froid plus faible. Des prédictions phénologiques à l'horizon 2051-2100 suggèrent que les dates de débourrement du noyer Franquette pourraient être plus tardives qu'actuellement sur 25 % du territoire français dans le cadre du scénario RCP 8.5 (Figure 8 ; **Charrier en évaluation**).

Chez différents géotypes de noyers (*Juglans regia* cv Franquette, Serr, Chandler et *J. regia* x *nigra* précoces et tardifs), les données relatives aux processus phénologiques (besoin de froid, loi d'action de la température sur le développement du bourgeon en phase d'écodormance) ont été combinées à des mesures de vulnérabilité au gel des rameaux et des bourgeons pour calibrer le modèle intégré de Leinonen (1996) avec une précision de $\pm 2^\circ\text{C}$ (**Charrier et al., 2018b**). Sur une longue série temporelle (1970-2015), le risque, tel que prédit par ce modèle, est plus étroitement corrélé à la composante d'aléa (température de l'évènement ; $\rho = 0,983$) qu'à la composante de vulnérabilité ($\rho = 0,515$) ou à l'exposition de stades phénologiques vulnérables ($\rho = 0,336$). Ceci

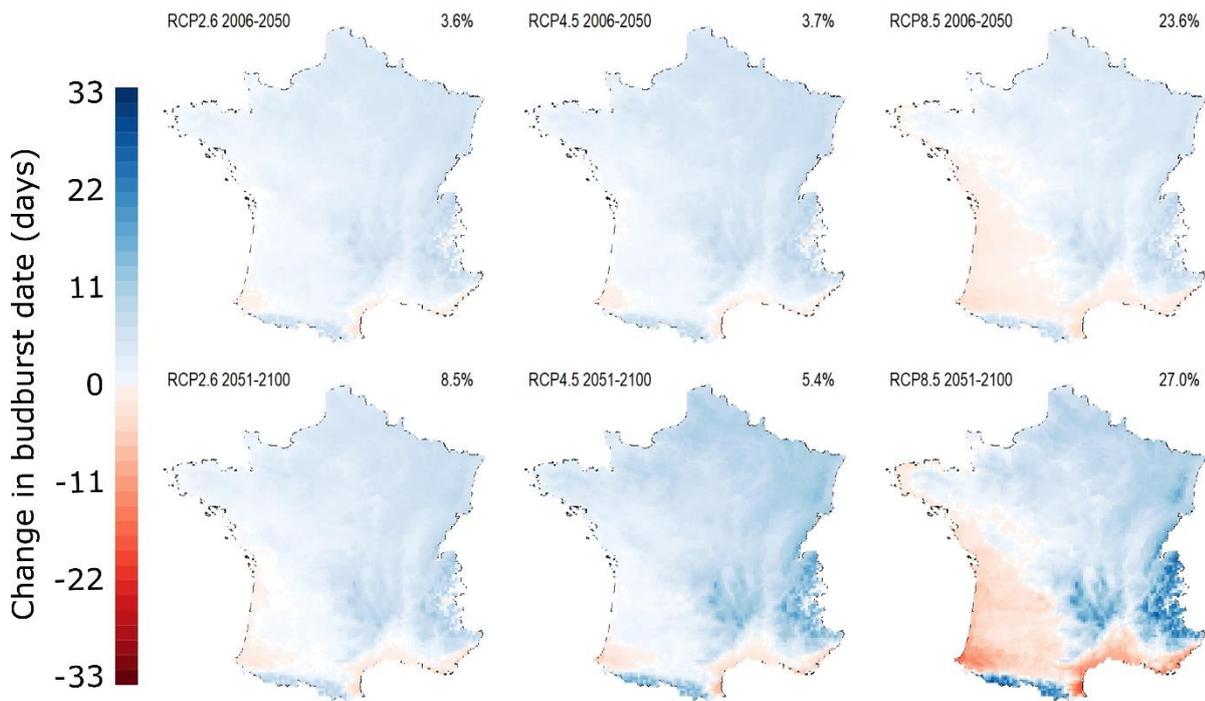


Figure 8. Changement relatif de la date moyenne de débourrement prévue en France chez le noyer Franquette en fonction de différents scénarii climatiques et horizon temporels (les dates de débourrement plus précoces et plus tardives que la moyenne sont représentées en bleu et rouge, respectivement ; **Charrier en évaluation**).

suggère qu'une diminution des dommages moyens dus au gel surviendrait, bien que le risque décennal (c'est-à-dire le niveau de dommages observées sur une période de dix ans) soit susceptible d'augmenter à l'automne sur 15 % du territoire français (nord-est et Massif central) en raison d'une acclimatation tardive au gel (**Charrier en évaluation**). De plus, les dommages causés par les gelées précoces, bien que plus faibles qu'en plein hiver ou au printemps, sont corrélées avec le rendement observé l'été suivant ($R^2 = 0,381$, $P = 0,057$; **Charrier et al., 2018b**).

Perspectives

Ces travaux ont mis en évidence la nécessité d'intégrer le processus d'endodormance (entrée et levée) dans les modèles de simulation phénologique et de dommages gélifs. Les valeurs des paramètres optimisés pour différents géotypes de noyer sont différentes de celles définies pour le pin sylvestre (Leinonen, 1996) mais aussi entre géotypes chez *J. regia*. Des expérimentations en conditions contrôlées sont donc nécessaires pour caractériser la réponse du processus à l'environnement chez l'espèce ou le géotype étudié (Hänninen et al., 2019).

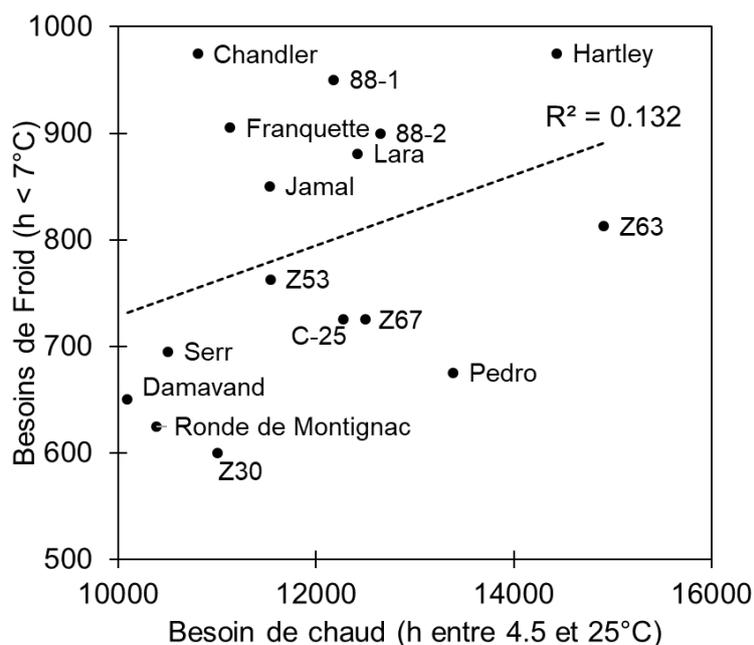


Figure 9. Besoin de froid nécessaire pour lever l'endodormance en fonction des besoins de chaud pour mener au débourrement une fois l'endodormance levée chez différentes variétés de noyer. Les valeurs rapportées proviennent de différentes études sur la dormance et la phénologie du noyer.

Une détermination spatiale plus fine des dégâts engendrés par le gel sera nécessaire afin de mieux comprendre comment les gelées précoces peuvent influencer l'histoire de vie et le potentiel de production de l'arbre. Notamment, la corrélation observée entre dommages automnaux et rendement l'année suivante est-elle liée à une vulnérabilité plus forte des *primordia* floraux déjà formés dans le bourgeon ? Les paramètres de ce type de modèle peuvent s'avérer de bons estimateurs afin de sélectionner les espèces et génotypes adaptés à des conditions climatiques futures et à des aires potentielles de production *e.g.* divergence entre les aires de production AOC de la noix du Périgord (froid insuffisant pour lever la dormance) par rapport à la noix de Grenoble (gelées tardives). La faible variabilité mesurée pour les besoins de froid pourraient mettre en péril une partie de la production nucicole dans un futur proche. Toutefois, la variabilité sur ce trait existe dans d'autres variétés, et l'absence de corrélation forte entre besoin de froid pour lever l'endodormance et besoin de chaud pour le débourrement chez le noyer suggère que ces deux traits peuvent être sélectionnés indépendamment afin de s'adapter au contexte climatique local (Aslamarz, 2009 ; Vahdati *et al.*, 2012 ; Hassankhah, 2017 ; Figure 9). Une sélection de variétés en découplant besoin de froid et besoin de chaud est donc possible pour éviter une insuffisance de levée d'endodormance en zone à hiver doux (climat océanique et méditerranéen) et des gelées

tardives en zone plus froide (montagnarde et continentale). Pour éviter les dommages induits par les gelées tardives, des variétés à besoin de chaud relativement important pourraient être plus adaptées. Mais, au-delà des simples cumuls de température, la réponse de ces processus phénologiques à des gammes de température peut être critique pour expliquer un comportement différent, comme observé chez des géotypes de noyer hybrides dont la seule différence réside dans leur vitesse de croissance en écodormance à basse température ($<10^{\circ}\text{C}$), résultant *in fine* à un mois d'écart de débourrement (**Charrier *et al.*, 2011**).

ii. Approche physiologique déterminisme et simulation de la résistance au gel

J'ai abordé cette thématique dans le cadre d'une allocation de recherche ministérielle (2007-2011), du Master d'Anne-Emilie Bouchardon (2010) et de Léa Garcia (2019 Université du Québec) et du doctorat de Romain Baffoin (2017-2021).

Contexte

L'approche 'phénologique' montre des limites car, bien que se basant sur la réponse de processus biologiques à l'environnement, elle postule que l'état initial de la plante est invariable. Or l'effet et la temporalité d'un stress sur les processus phénologiques ou sur la capacité d'acclimatation peut être critique (**Charrier *et al.*, 2021**). Une sécheresse automnale peut induire une endodormance plus précoce, probablement sous le contrôle de l'acide abscissique (ABA ; Maurya & Bhalerao, 2017; Tylewicz *et al.*, 2018) alors que des températures plus élevées, associées à ces événements de sécheresse, pourraient induire une endodormance plus profonde (Heide, 2003; Tanino *et al.*, 2010; Rohde *et al.*, 2011). Une défoliation (qu'elle soit induite par la sécheresse ou par des ravageurs) pendant la phase de paradormance pourrait permettre une reprise de croissance alors que la période d'assimilation photosynthétique est restreinte, ce qui, en diminuant le niveau de réserves carbonées, aurait une répercussion importante sur la résistance au gel l'hiver suivant (Thomas et Blank, 1996 ; Wargo, 1996).

Pour survivre au gel, les cellules vivantes doivent éviter la congélation intracellulaire et résister à la déshydratation induite par la congélation extracellulaire. Ainsi, la glace du compartiment apoplasmique tend à déshydrater le contenu cellulaire, abaissant son point de congélation. L'acclimatation au gel consiste donc notamment à favoriser la prise en glace dans le compartiment apoplasmique en limitant la formation de glace dans le compartiment cytoplasmique. Un bon indicateur de la température de résistance des cellules est donc la concentration du cytosol, par augmentation du contenu en solutés et diminution de la quantité d'eau libre.

En automne, l'absorption de l'eau du sol diminue avec la température du fait d'une fluidité de la membrane des cellules racinaires abaissée entraînant une déshydratation des arbres (Ewers *et al.*, 2001 ; Sparks *et al.*, 2001). De plus, l'amidon accumulé au cours de l'été précédent est hydrolysé en sucres solubles sous l'effet du froid (Sauter, 1988 ; Witt et Sauter, 1994 ; Morin *et al.*, 2007). Le métabolisme carboné et le statut hydrique sont donc deux éléments-clés permettant le contrôle osmotique de la formation de glace extracellulaire (Poirier *et al.*, 2010).

L'approche phénologique, se basant sur des corrélations entre la variation d'une variable d'état (vulnérabilité au gel) et deux variables environnementales pilotes (température et photopériode) fait l'hypothèse d'un lien de causalité entre ces facteurs. Cette hypothèse a toutefois été invalidée par des expérimentations dédiées, montrant notamment que la résistance au gel maximale ne se décomposait pas en deux portions additives sous les contrôles respectifs de la température et de la photopériode (Zhang *et al.*, 2003). Afin d'intégrer des variables physiologiques reflétant l'histoire de vie de l'arbre, telles que le statut hydrique et le métabolisme carboné, une démarche combinant expérimentation, observation et modélisation a été nécessaire. Cette démarche de modélisation intégrée des mécanismes physiologiques de la vulnérabilité au gel s'est déclinée à travers les étapes suivantes :

i) Identification des facteurs physiologiques influençant la vulnérabilité au gel.

- ii) Description de la relation entre facteurs physiologiques et variables climatiques pour garantir un comportement réaliste dans une large gamme de climat.
- iii) Description de la relation entre facteurs physiologiques et vulnérabilité au gel
- iv) Couplage des relations entre physiologie et climat pour prédire la vulnérabilité au gel à partir de variables climatiques dynamiques, de variables d'état (espèce ou variété dépendantes) et de valeurs initiales de variables physiologiques intermédiaires (histoire dépendantes).
- v) Simuler la vulnérabilité de la plante et la comparer avec les variables liées à l'exposition au stress pour prédire des risques de dommages.

Résultats

Afin de construire un modèle qui rende compte des effets cumulés de contraintes sub-létales sur la vulnérabilité au gel, j'ai combiné des observations en conditions naturelles (différentes conditions climatiques), des expérimentations en conditions contrôlées sur des arbres (privation de froid, chute artificielle des feuilles) ou des rameaux excisés (conditionnements à températures constantes).

Identification des facteurs physiologiques influençant la vulnérabilité au gel.

Pour tester les liens de causalité entre levée de dormance, acclimatation au gel, statut hydrique et métabolisme carboné, de jeunes noyers ont été soumis à des conditionnements artificiels portant sur la date de chute des feuilles (chute artificielle vs. naturelle) et la température de conditionnement (privation de froid ou non). La chute précoce des feuilles, en stoppant la transpiration, a considérablement augmenté l'humidité pondérale de l'arbre et, le sol chaud maintenant l'absorption racinaire, cette teneur est restée plus élevée pendant tout l'hiver. La teneur en amidon a diminué dans tous les traitements, mais la teneur en sucres solubles n'a augmenté que lorsque l'humidité pondérale a diminué. Ainsi, les sucres solubles se sont accumulés indépendamment des conditions thermiques et ont permis aux arbres privés de froid et à chute naturelle de feuille d'atteindre une résistance au gel maximale comparable aux témoins (**Charrier & Améglio, 2011**). En privation de

froid, les arbres ont été maintenus en endormance s'acclimatant à l'automne et se désacclimatant au printemps (Baffoin *et al.*, en préparation). L'acclimatation au gel est donc un processus découplé de la dormance, et sous contrôle indirect de la température par l'intermédiaires de paramètres physiologiques (eau et sucre soluble).

La comparaison entre différents organes et espèces est une autre manière de caractériser la généralité de la relation entre résistance au gel, contenu en sucres solubles et humidité pondérale. En comparant l'ensemble des organes du noyer, dont les parties racinaires, à différentes périodes de l'année, nous avons montré que l'augmentation des sucres solubles et la diminution de l'humidité pondérale avaient un effet synergique (Charrier *et al.*, 2013b). En effet, la pente de la relation entre sucres solubles et résistance au gel dépend de la covariable d'humidité pondérale (Figure 10). Le modèle osmo-hydrique, par l'intermédiaire d'une fonction non linéaire du rapport entre sucres solubles et humidité pondérale, prédit la résistance au gel avec une erreur quadratique moyenne de 5,07°C sur l'ensemble des tissus et organes et de 2,59°C pour les stades les plus

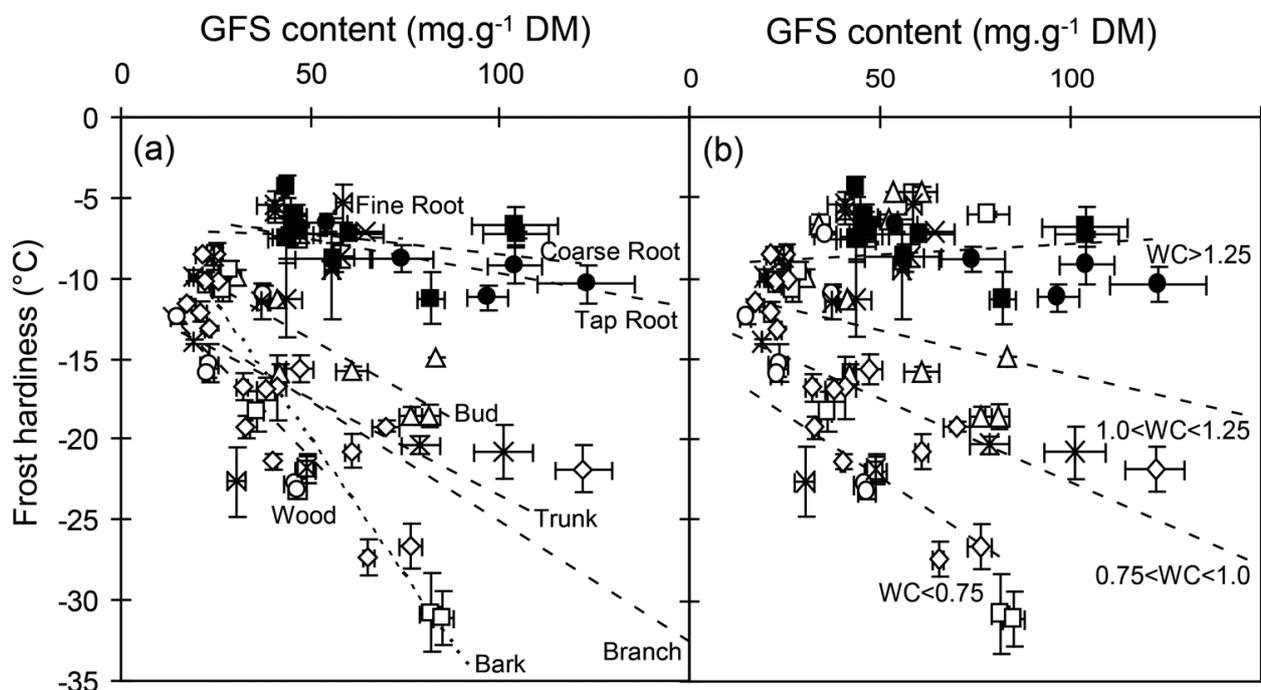


Figure 10. Résistance au gel en fonction de la teneur en sucres solubles dans différents organes et tissus du noyer. Les régressions linéaires sont représentées pour (a) différentes classes d'organes excluant les échantillons d'été ou (b) différentes classes d'humidité pondérale et incluant les échantillons d'été. Triangles : bourgeons ; carrés : écorce ; cercles vides : bois ; losanges vides : branche ; étoiles : tronc ; cercles pleins : pivot ; carrés pleins : grosses racines et losanges pleins : racines fines. (Charrier *et al.*, 2013b)

sensibles.

Chez neuf espèces d'arbres différentes, différents formalismes, adaptés du modèle osmo-hydrique, sont efficaces selon le niveau d'organisation focalisé (angiospermes, famille, genre ou espèce ; **Baffoin et al., 2021**). Le modèle TOT, prenant en compte l'ensemble des sucres solubles et des polyols, est le plus efficace à large échelle et permet d'explorer la vulnérabilité au gel d'un large éventail d'espèces. Le modèle ISC, qui prend en compte la contribution individuelle de chaque molécule de sucre soluble, est plus efficace à une échelle fine telle que la famille ou l'espèce. Les performances de ce modèle ISC suggèrent également que le rôle des solutés ne peut être réduit à un effet osmotique "global", comme cela pourrait être calculé si tous les solutés étaient situés dans un seul compartiment commun. Le modèle osmo-hydrique est donc générique et sa calibration fournit des indices pour cibler des sucres spécifiques (raffinose et glucose essentiellement) afin d'améliorer la résistance au gel chez les arbres (**Baffoin et al., 2021**) mais aussi chez les buissons (Myrtilles ; **Deslauriers et al., 2021**).

Description de la relation entre climat et physiologie du carbone et de l'eau

Pour transformer le modèle osmo-hydrique d'un modèle statique en un modèle dynamique, les lois d'action de la température sur le métabolisme carboné ont été caractérisées. Pour cela, des branches de noyer d'un an ont été conditionnées à température constante pendant plusieurs semaines à trois périodes clés (pleine endodormance à l'automne, transition endo- / écodormance en hiver et levée d'écodormance au printemps). Les trois facteurs, température, humidité pondérale et la période d'échantillonnage, ont eu un effet significatif sur l'interconversion entre amidon et sucres solubles (Figure 11). L'amidon est hydrolysé à basse température ($<5^{\circ}\text{C}$) quel que soit la période mais également à température plus haute ($>15^{\circ}\text{C}$) mais uniquement en automne. On observe une diminution progressive de la quantité totale de glucides non structuraux en lien avec la température et l'humidité pondérale. Ces résultats confirment les observations tirées des expérimentations de privation de froid, suggérant une activité respiratoire de maintenance en relation avec l'humidité des tissus.

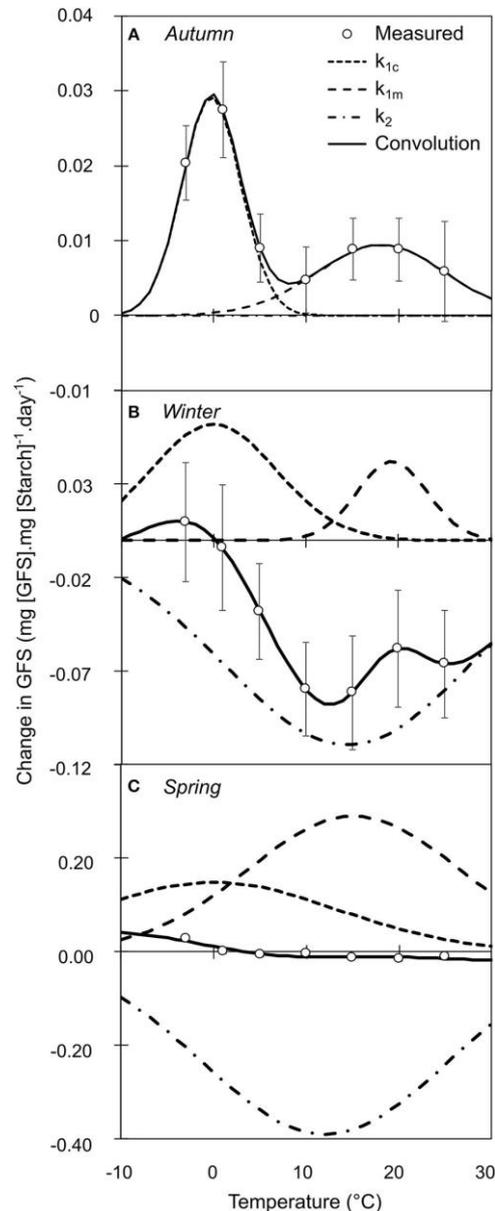


Figure 11. Variation relative de la GFS normalisée par la teneur initiale en amidon après un traitement à température constante en automne (A), en hiver (B) et au printemps (C). Chaque point représente la moyenne et l'erreur standard de $n = 26$ répétitions, à travers les 2 années d'expérience. La ligne noire représente la convolution de trois fonctions sigmoïdes distinctes (k_{1c} : tiret court ; k_{1w} : tiret long et k_2 : tiret et point). Les fonctions sigmoïdes élémentaires sont relativement constantes pour la température optimale, bien que leur valeur maximale ait varié au cours de l'hiver.

L'ensemble de ces données a permis de construire un modèle simulant les changements de composition en glucides en considérant trois compartiments (Amidon, Glucose + Fructose + Saccharose et pertes respiratoires sous forme de CO_2) et quatre réactions (hydrolyse de l'amidon au froid, hydrolyse de l'amidon au chaud, resynthèse de l'amidon et respiration). Ce modèle est une étape importante dans la construction d'un outil opérationnel permettant de simuler la dynamique de la résistance au gel à partir de la température, de la teneur en eau et des mesures

initiales en amidon et sucres solubles (**Charrier *et al.*, 2018c**). Des mesures complémentaires de respiration pour mieux simuler le bilan de carbone hivernal à l'échelle de l'arbre et vérifier la corrélation observée entre perte respiratoire et teneur en eau ont été effectuées dans le cadre de la thèse de Romain Baffoin (2021).

En période non feuillée, l'humidité pondérale de l'appareil aérien peut être simulée comme un système en déséquilibre entre absorption racinaire et pertes évaporatoires. A cette période, le sol est en général relativement bien hydraté, et donc l'absorption racinaire est considérée uniquement limitée par la température du sol. Sans feuilles, aucune régulation de la transpiration n'est possible et donc les pertes sont uniquement passives (évaporatoires) en fonction de la demande climatique. Ces deux flux ont été caractérisés expérimentalement, en contrôlant la température du sol d'une part et en mesurant les pertes évaporatoires de rameaux excisés d'autre part. L'humidité pondérale, faible pour une température du sol de 5°C, a augmenté de 0,85 à 1,0 lorsque la température du sol a été portée à +15°C, indépendamment de la date du réchauffement du sol. En conditions constantes, les rameaux se sont progressivement déshydratés. Cette déshydratation était fortement corrélée avec le temps passé mais aussi avec la teneur en eau et la demande évaporatoire. Ces données m'ont permis de construire un modèle de prédiction de l'humidité pondérale, validé pour le noyer (Charrier & Améglie en préparation).

Perspectives

L'essentiel des résultats acquis sur le noyer et notamment le cultivar Franquette ont permis de construire une articulation cohérente des processus en jeu lors de la phase non feuillée. Certains résultats montrent que ces processus sont génériques chez les ligneux angiospermes et la phase de calibration à d'autres cultivars et espèces devrait être simplifiée. La caractérisation d'isoenzymes dans le métabolisme carboné pourrait, notamment, permettre de mieux caractériser et, le cas échéant, sélectionner des génotypes sur des traits relatifs à la vulnérabilité au gel. Toutefois, chez les espèces conifères et les herbacées, le type de composés impliqués dans la vulnérabilité au gel semble différent (*e.g.* autres sucres, acides organiques, acides aminés, déhydrines) et peuvent aussi

impliquer des stratégies d'évitement de formation de la glace plus prononcées telles que la synthèse de protéines inhibant la formation de glace. Finalement, pour consolider le cadre de processus générique ainsi construit, une intégration des différents compartiments de l'arbre et de leurs conditions environnementales locales semble un développement nécessaire pour prédire une distribution spatiale des dommages à l'échelle du houppier et d'autres processus, telles que les sécheresses hivernales et le bilan de carbone à l'échelle de l'arbre. Enfin, pour évaluer les risques de gel à moyen et long terme, il reste nécessaire d'estimer l'effet de conditions de stress récurrents cumulés sur les processus impliqués dans la vulnérabilité au gel : niveaux de réserve, état d'hydratation, sans oublier les processus phénologiques dont la réponse à un stress reste peu intégrée dans les simulations actuelles.

Les prévisions sont difficiles surtout lorsqu'elles concernent l'avenir.
L'os à moëlle - Pierre Dac

4. Perspectives de recherche

Afin d'intégrer l'enchaînement de cycles de contraintes saisonnières dans la physiologie des plantes, je souhaite focaliser mes recherches sur trois questions :

- i) Comment une contrainte module-t-elle les processus phénologiques ?
- ii) Comment une contrainte module-t-elle la vulnérabilité à une contrainte ultérieure ?
- iii) Comment prédire la variabilité spatiale et temporelle des dommages gélifs ?

L'effet de contraintes abiotiques sur les différents processus phénologiques et la façon dont des reports d'un stade à l'autre peuvent moduler la dynamique pluriannuelle sont mal connus (Eilmann et al. 2011). En fonction de la date d'apparition d'un stade et d'une contrainte saisonnière, l'apparition des stades suivants sera modulée ce qui peut aboutir à un comportement difficilement prévisible (Hänninen & Tanino, 2011). Par exemple, une augmentation de la température peut accélérer ou retarder l'arrêt de la croissance en fonction de la dynamique diurne de la température (Rohde et al., 2011 et Kalcsits et al., 2009, respectivement), ce qui est susceptible d'affecter les stades de débourrement et d'arrêt de croissance et d'entrée en endodormance ; Fig. 12).

La récolte de données de différents stades phénologiques observés (débourrement, floraison,

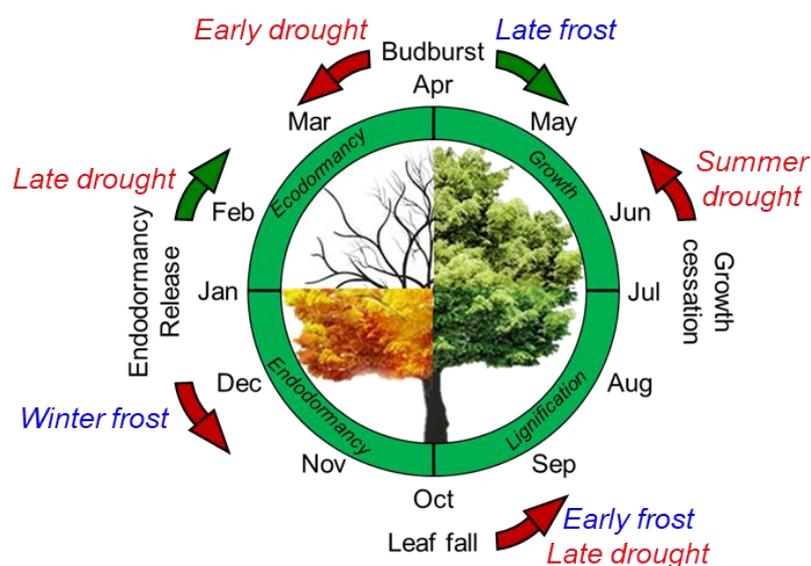


Figure 12. Accélération (flèche brune) ou retard (flèche verte) des stades phénologiques en réponse à des épisodes de sécheresse ou de gel. Les stress peuvent avoir un effet décalé sur la phénologie (par ex. sécheresse à la fin de l'été retardant la levée de la dormance hivernale). Ces effets ont été rapportés dans différentes espèces et études mais leur généralité est à vérifier (Charrier et al., 2021).

arrêt de croissance, aoûtement, formation du bourgeon, sénescence foliaire) et cryptiques (entrée en endodormance, levée d'endodormance) sur des séries pluriannuelles sera nécessaire afin de mettre en évidence l'effet de contraintes préalables sur la phénologie. Une question majeure est de savoir si les paramètres clés des processus phénologiques, tels que les besoins de froid ou de chaud, peuvent varier en fonction de l'exposition à un stress préalable. Le dispositif DIVAE (dispositif de verger INRAE) est une ressource biologique idéale pour une exploration de ces effets dans une large gamme de conditions environnementales. Des expérimentations dédiées devraient permettre, dans un second temps, de compléter ces observations.

En traitant de l'alternance saisonnière de la croissance et de la dormance, le cycle phénologique annuel reflète des changements importants dans la physiologie des arbres qui pourraient accroître ou atténuer la vulnérabilité aux contraintes abiotiques. Il faut considérer que la vulnérabilité est un paramètre fortement variable à l'échelle inter- et intra-spécifique mais aussi intra-individuelle avec des gradients spatiaux et temporels. L'étude de cette variabilité a été classiquement restreinte aux transitions entre phase de dormance et de croissance, et à travers les dynamiques saisonnières d'acclimatation et de désacclimatation au gel. Un arbre vivant est un système fonctionnellement holistique comprenant des unités de croissance en interaction constante. En conséquence, les différents processus physiologiques sont liés les uns aux autres. Deux variables physiologiques différentes telles que le potentiel hydrique et la résistance au gel représentent, au moins partiellement, des manifestations différentes du même phénomène physiologique.

Les processus influençant de manière directe ou indirecte la vulnérabilité au gel seront ciblés : statut carboné (utilisation des réserves, respiration et photosynthèse) et statut hydrique (absorption racinaire, évaporation, transpiration et pressurisation du xylème). Zwiniecki *et al.* (2015) ont suggéré que les glucides sont dirigés vers les organes plus chauds alimentant les processus physiologiques locaux (croissance, contrôle osmotique et respiration). L'absorption racinaire dépend elle aussi de la température et certaines espèces (*e.g.* vigne ou noyer) sont même capables de générer une pression positive de la sève du xylème en réponse au réchauffement du sol printanier

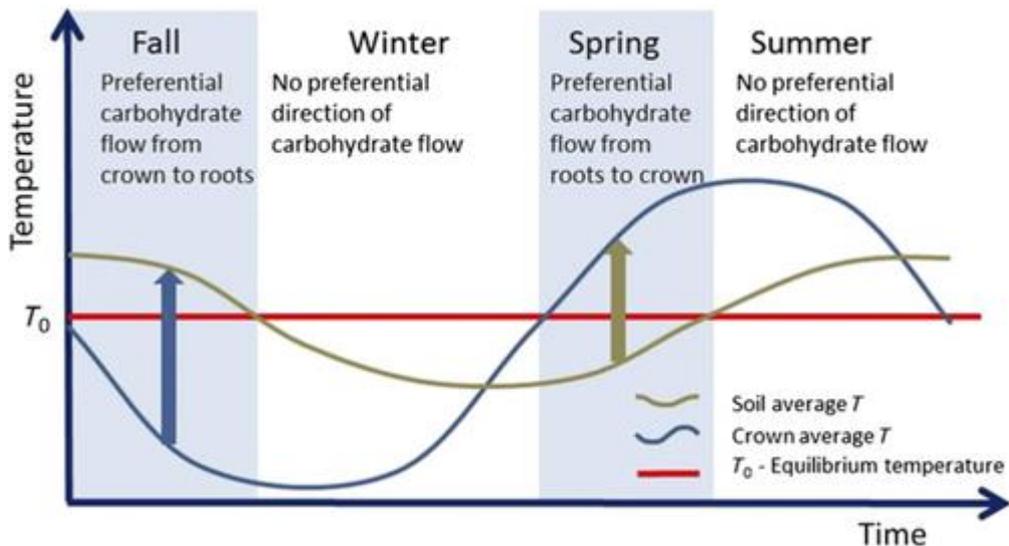


Figure 13. Dynamique de température du sol/racine et du houppier au cours de l'année. Comme le métabolisme de l'amidon est caractérisé par deux coefficients thermiques différents où la synthèse de Q10 > la dégradation de Q10, la direction du transport pourrait être facilitée par l'accumulation d'amidon dans le compartiment le plus chaud de l'arbre en raison des préférences thermiques (Zwieniecki et al., 2015).

(Améglio et al., 2001). Ces observations en conditions naturelles suggèrent que la différence entre température du sol et de l'air en affectant simultanément les flux d'eau et de carbone, devrait conduire à des effets antagonistes sur la vulnérabilité au gel. Grâce à un dispositif de conditionnement différentiel de la température du sol, nous pourrions tester expérimentalement ces observations.

Finalement, l'hypothèse de synergie ou d'antagonisme entre processus posent pleinement la question des compromis fonctionnels. A l'échelle d'une espèce notamment existe-t-il des relations entre vulnérabilité au gel et à la sécheresse d'un point de vue cellulaire (particulièrement les cellules méristématiques) et hydraulique ? Un compromis crucial à l'interface entre dommages dus au gel et à la sécheresse, définit la transition entre repos végétatif apparent et saison de croissance (débourrement, floraison, levée). Pousser suffisamment tôt pour ne pas subir les sécheresses estivales mais pas trop tôt pour ne pas subir les gelées tardives est un dilemme des plantes des milieux tempérés (Figure 13). L'étude conjointe des mécanismes pilotant les risques face au gel et à la sécheresse peut ainsi permettre de définir des idéotypes pertinents dans une large variété de contexte climatiques en respectant ces compromis.

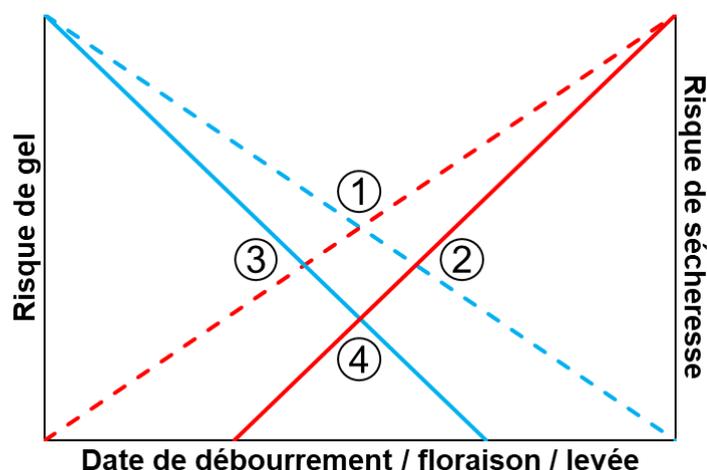


Figure 13. Relation conceptuelle entre vulnérabilité aux gels tardifs (bleu) et à la sécheresse (rouge). La date de débournement optimale associée à une combinaison de traits, se situe à l'intersection des deux risques (1). Une stratégie ne visant qu'à minimiser un seul des risques peut avoir un fort effet vis-à-vis de la temporalité, mais relativement faible vis-à-vis de diminution des risques (2 et 3 pour la sécheresse et el gel, respectivement) alors qu'une stratégie coordonnée peut permettre de réduire drastiquement le niveau de risque total (4). Les pistes à explorer vis-à-vis des gels tardives pourraient intervenir sur le contrôle osmotique (sucres), la formation de glace, la température (architecture et structure du couvert), une vitesse de croissance ralentie des stades initiaux et une hétérogénéité (spécifique, génotypique, fonctionnelle, morphologique et/ou structurelle). Des pistes vis-à-vis de la résistance à la sécheresse : une croissance accélérée des stades ultérieurs, une forte assimilation nette et une meilleure efficacité d'utilisation de l'eau.

Une fois mieux caractérisés les processus pilotant la vulnérabilité, il restera à prendre en compte la variabilité spatiale des dommages à l'interface entre vulnérabilité et exposition (Figure 14). Des mesures simultanées de vulnérabilité et de prise en glace sont nécessaires afin de pouvoir évaluer précisément la contribution relative des noyaux glaçogènes et de la vulnérabilité des tissus aux dommages lors de gelées précoces (automnale) et tardives (printanières). La variation spatio-temporelle des communautés microbiennes, et notamment des bactéries glaçogènes, sur les plantes est de mieux en mieux connue (Vacher et al., 2016 ; Elison et al., 2017). Toutefois, la relation entre activité glaçogène, vulnérabilité au gel et hétérogénéité spatiale devrait permettre de comprendre le rôle de l'environnement proche de la parcelle sur le risque de gel. Des mesures préliminaires sur les bourgeons de noyers en débournement ont montré qu'il existait une variabilité très importante de la quantité de noyaux glaçogènes au sein du houppier, sans lien direct avec la température de résistance au gel (stage marie Fontenelle). L'étude de ces facteurs le long de gradients micro-climatiques (au sein de la couronne), climatiques (gradients altitudinaux et / ou latitudinaux) et en fonction du contexte de végétation (structure et diversité spécifique du couvert et du paysage)

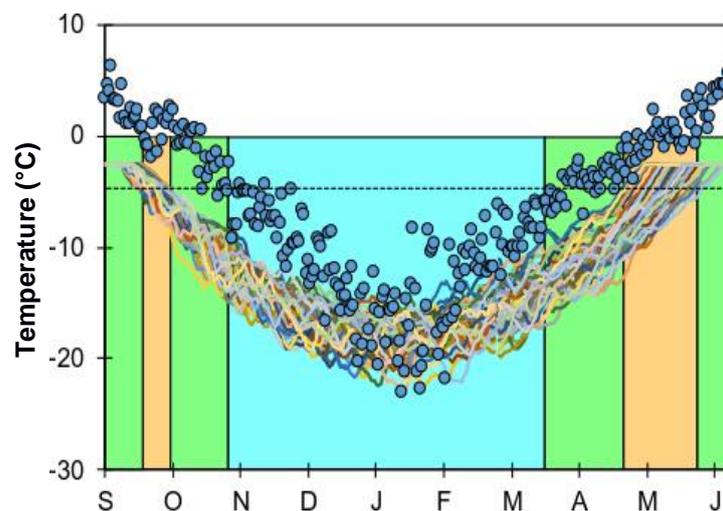


Figure 14. Périodes critiques chez le noyer à Clermont-Ferrand (France) au cours de la période 1960-2018. Vulnérabilité simulées au cours de cette périodes (différentes lignes de couleurs) et record de température minimale journalière observée sur la période (points bleus). Lorsque la température de résistance au gel est inférieure à la température intrinsèque de nucléation de la glace (environ $-4,5^{\circ}\text{C}$, ligne pointillée) mais que la température minimale peut être inférieure à 0°C , les bactéries glaçogènes peuvent devenir une composante majeure du risque de dommages gélifs au printemps ou en automne (zone jaune).

devrait permettre de séparer les contributions respectives de l'environnement et de la vulnérabilité (espèce et variété à phénologie contrastées). Une approche plus paysagère, intégrant une comparaison entre couvert homogène et couvert plus diversifié en espèces et en nombres de strates (tels qu'observés en agroforesterie, par exemple) devrait notamment permettre de prendre en compte la contribution du couvert à l'exposition à des températures extrêmes et au flux de noyaux glaçogènes. Ces résultats permettront d'envisager le développement d'outils de surveillance, de prévision et de mitigation du gel par l'intermédiaire de la surveillance d'indicateurs atmosphériques (concentration en aérosols et en noyaux glaçogènes), climatiques, microclimatiques et phénologiques pour inciter les gestionnaires à prendre des mesures d'atténuation des dommages tels que des traitements visant à diminuer la quantité de noyaux glaçogènes.

Une fois la plante endommagée par le gel, quelle devient sa trajectoire de vie pour reformer des nouveaux organes et quels sont les impacts sur sa croissance et son architecture ? La notion de résilience permet d'évaluer les effets de dommages gélifs suite à des cycles gel-dégel sur les tissus ligneux (embolie hivernale), le cambium (cernes de gel), les organes en développement (utilisation des réserves pour reformer de nouveaux organes végétatifs) et la phénologie.

Une pierre
 deux maisons
 trois ruines
 quatre fossoyeurs
 un jardin
 des fleurs
 un raton laveur
 une douzaine d'huîtres un citron un pain
 un rayon de soleil
 une lame de fond
 six musiciens
 une porte avec son paillason
 un monsieur décoré de la légion d'honneur
 un autre raton laveur
 un sculpteur qui sculpte des napoléon
 la fleur qu'on appelle souci
 deux amoureux sur un grand lit
 un receveur des contributions une chaise trois
 dindons
 un ecclésiastique un furoncle
 une guêpe
 un rein flottant
 une écurie de courses
 un fils indigne deux frères dominicains trois
 sauterelles
 un strapontin
 deux filles de joie un oncle Cyprien
 une Mater dolorosa trois papas gâteau deux
 chèvres de
 Monsieur Seguin
 un talon Louis XV
 un fauteuil Louis XVI
 un buffet Henri II deux buffets Henri III trois
 buffets
 Henri IV
 un tiroir dépareillé
 une pelote de ficelle deux épingles de sûreté un
 monsieur
 âgé
 une Victoire de Samothrace un comptable deux
 aides-
 comptables un homme du monde deux
 chirurgiens
 trois végétariens
 un cannibale
 une expédition coloniale un cheval entier une
 demi-

pinte de bon sang une mouche tsé-tsé
 un homard à l'américaine un jardin à la
 française
 deux pommes à l'anglaise
 un face-à-main un valet de pied un orphelin un
 poumon
 d'acier
 un jour de gloire
 une semaine de bonté
 un mois de marie
 une année terrible
 une minute de silence
 une seconde d'inattention
 et...
 cinq ou six ratons laveurs
 un petit garçon qui entre à l'école en pleurant
 un petit garçon qui sort de l'école en riant
 une fourmi
 deux pierres à briquet
 dix-sept éléphants un juge d'instruction en
 vacances
 assis sur un pliant
 un paysage avec beaucoup d'herbe verte dedans
 une vache
 un taureau
 deux belles amours trois grandes orgues un
 veau
 marengo
 un soleil d'Austerlitz
 un siphon d'eau de Seltz
 un vin blanc citron
 un Petit Poucet un grand pardon un calvaire de
 pierre
 une échelle de corde
 deux sœurs latines trois dimensions douze
 apôtres mille
 et une nuits trente-deux positions six parties du
 monde cinq points cardinaux dix ans de bons et
 loyaux services sept péchés capitaux deux
 doigts de
 la main dix gouttes avant chaque repas trente
 jours
 de prison dont quinze de cellule cinq minutes
 d'entracte
 et...
 plusieurs ratons laveurs.

Paroles – Jacques Prévert, 1946

5. Curriculum Vitæ

Guillaume Charrier

Né le 23/01/1981 à La Rochelle (17)

<http://orcid.org/0000-0001-8722-8822>

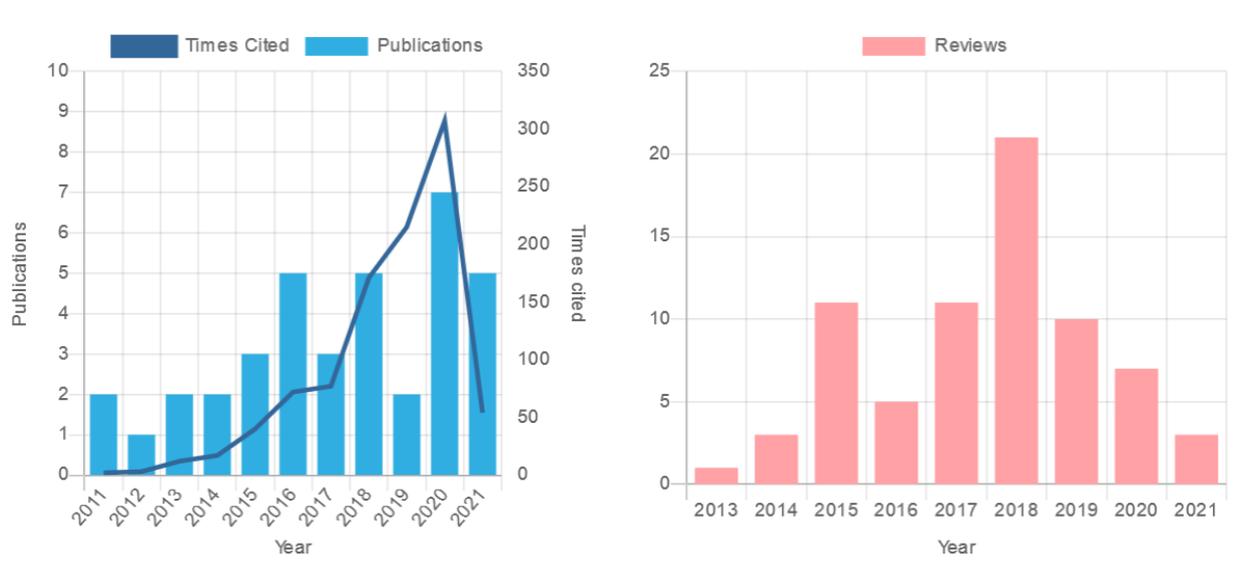


Figure 15. Résumé de mon activité de production et d'évaluation d'articles scientifiques (source : <https://publons.com/researcher/1523783/guillaume-charrier/metrics/>, consulté le 21/04/2021)

Postes et fonctions

2017-présent Chargé de Recherche Classe Normale UMR 0547 PIAF (Clermont-Ferrand).

2017 Chercheur contractuel, UMR 1391 Interactions Sol-Plante-Atmosphère (2 mois).

2015-2017 Chercheur contractuel AgreenSkills+ à l'Institut des Sciences de la Vigne et du Vin (Bordeaux), UMR 1587 Ecophysiologie et Génomique Fonctionnelle de la Vigne.

2012-2015 : Chercheur contractuel à l'Université d'Innsbruck (Autriche), dont 6 mois de congé paternité.

2011-2012 : Attaché Temporaire à l'Enseignement et à la Recherche à l'Université Blaise Pascal (Clermont-Ferrand).

2010 : Assistant Ingénieur à l'Université Blaise Pascal et à l'Institut National de la Recherche Agronomique (3 mois).

2007.2010 : Allocataire de Recherche - Moniteur du Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche.

Diplômes et études

2012-2020 : Qualifications MCF Sections CNU 66 – Physiologie, CNU 67 – Biologie des populations et écologie, CNU 68 – Biologie des organismes.

2011 : Doctorat Biologie, spécialité Ecophysiologie végétale de l'université Blaise Pascal, soutenu le 14 Mars 2011 à Clermont-Ferrand : Mécanismes et modélisation de l'acclimatation au gel des arbres. Application au noyer *Juglans regia* L. Félicitations orales du jury, **Médaille d'argent de l'Académie d'Agriculture de France.**

<http://tel.archives-ouvertes.fr/docs/00/66/24/61/PDF/2011CLF22111Charrier.pdf>

Jury : Jean-Louis Julien (président du jury), Erwin Dreyer (rapporteur), Eric Dufrêne (rapporteur), Isabelle Chuine (examinatrice), Jenny Renaut (examinatrice), Thierry Améglio (directeur de thèse)

2007 : Master 2 Recherche Biodiversité et Fonctionnement des Ecosystèmes, Bien, Université Blaise Pascal, Clermont- Ferrand.

2006 : Diplôme d'Université Environnement et aménagement durable des territoires et du patrimoine, Bien, Université de Nantes.

2005 : Master 1 Recherche Sciences du végétal, Assez Bien, Université Rennes 1 + Ecole Nationale Supérieure d'Agriculture de Rennes

2004 : DEA Biologie-Santé spécialité biomolécules fonctions normales et pathologiques, Assez Bien, Université des Sciences et Technologies de Lille

2003 : Maîtrise de Biochimie structurale mention Biochimie nutritionnelle, Assez Bien, Université de La Rochelle

2002 : Licence de Biochimie mention Biochimie structurale, Assez Bien, Université de La Rochelle.

1998-2001 : Diplôme d'Etudes Universitaires Générales Science de la Vie, Université de La Rochelle.

Activités de recherche

Participation à des programmes de recherche

Coordinateur :

2020 Détection de l'état de dormance des bourgeons par mesure de la propagation de la glace entre bois et bourgeons Pari Scientifique Département AGROENV INRAE

2020 Réseau Scientifique Bioacoustique Département AGROENV – NUMM INRAE, coll. F. Garcia, M. Lacoste, A. Barbacci.

2019 Doux Glace Rougissement physiologique : Interaction entre climat DOUX et formation de GLACE Pack Ambition Recherche Auvergne Rhône Alpes, coll. T. Améglio, H. Cochard, J. Torres PIAF

2017 Identification du déterminisme environnemental des agents nucléants et des dommages liés au gel sur les plantes. Fédération des Recherches en Environnement, coll. P. Amato CNRS France.

2015 Impacts du stress hydrique sur les forêts et les agro-écosystèmes: compréhension et modélisation des mécanismes clés de la tolérance à la sécheresse Bourse Agreenskills

Participant :

2021 Declic - réponse démographique des arbres aux stress climatiques et à la compétition pour une biogéographie basée sur les traits (coll G. Kunstler LESSEM, F.Jabot LISC, S. Delzon Biogeco).

2021 Vulcadys Pack Ambition Recherche Auvergne Rhône Alpes coll. T. Cordonnier (LESSEM)

2021. Acoufollow Recherche bilatérale franco-autrichienne - (Programme Blanc bilatéral ANR-FWF) Coll. Améglio T., Mayr S., Corona C., Rosner S.

2018 Comparaison interspécifique des résistances au gel dans les parcelles en régénération Zone Atelier Alpes, coll. G. Kunstler IRSTEA Grenoble.

2013 Observation de la formation de glace et de l'embolie induites par le gel au sein des arbres (LS-2243) à l'ESRF, Grenoble France. 4 jours d'accès en novembre 2014). Coll. Charra-Vaskou, K., Badel E.(PIAF).

2011 Suivi du stress dû au froid dans les arbres par la technique d'émission acoustique, grâce à l'analyse des caractéristiques de la forme d'onde. Recherche bilatérale franco-autrichienne

ACOUFREEZE - (Programme Blanc bilatéral ANR-FWF) Coll. Améglio T., Mayr S., Charra-Vaskou K.

2009 Financement d'un système d'acquisition des émissions acoustiques ultrasoniques. Rapport d'expérimentation annexe : Détection acoustique de l'embolie dans le xylème de l'angiosperme après des cycles répétés de gel-dégel. Auteurs : Améglio T. (texte principal), Marlot D. (annexe 1), Charrier G. (annexe 2). Organisme de financement : INRA.

2008 Résistance à la sécheresse et au gel : Variations intraspécifiques des conifères et des angiospermes. Partenariat Hubert Curien AMADEUS - EGIDE (ministère français des affaires étrangères).- Coll. : Améglio T., Mayr S., Cochard H.

Evaluation

- 70 Articles scientifiques dans des revues telles que Nature (2), Plant Physiology (3), New Phytologist (2), Tree Physiology (11), Oecologia (5), Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics (2), *etc.* (liste complète disponible : <https://publons.com/author/1523783/guillaume-charrier#stats>).
- 2 Projets de recherche : 1 discovery grant from Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, 1 proposal BARD - US-Israel Binational Agricultural Research and Development Fund.

Responsabilités éditoriales :

2020 Assistant Features Editor Plant Physiology

2020 Recommender Peer Community in Forest and Wood Science

2020 Review Board Tree Physiology

Publications scientifiques :37 Articles dans des revues à comité de lecture (dont 20 en tant que premier auteur), 43 Communications orales dans des congrès (dont 21 internationaux), 11 Poster. (<https://scholar.google.fr/citations?user=N3QLqj0AAAAJ&hl=fr&oi=ao>)

Activités d'enseignement

2015-2019 Ecophysiologie végétale à Bordeaux Science Agro (20h CM, 32h TD, 8h TP)

2011-2012 ATER à l'université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand (6h CM, 21h TD, 77h TP)

2007-2010 Moniteur à l'université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand (12h CM, 138h TD, 64h TP)

Participation à des jurys de doctorat :

Ovidiu Andrei Toca (Rapporteur, Université Alcalá de Henares, Madrid, Espagne)

Cathleen Petit (Examineur, Montpellier SupAgro, France)

Participation à des jurys de master

Léa Garcia (Rapporteur, Université du Québec à Chicoutimi, Canada)

Encadrement d'étudiants

Encadrant principal : 2 étudiants Master 2 (F. Sabin en 2018, M. Duvauchelle en 2020), 1 étudiante en M1 (Sarah Genter en 2020), 1 étudiante d'École d'ingénieur Bordeaux Science Agro (M. Harel en 2017), 1 étudiante DUT (M. Fontenelle en 2019), 1 étudiante BTS (E. Brochet en 2019).

Co-encadrant : 3 post doctorants (N. Dusart, M. Larter, I. Ashraf) 2 étudiants en thèse (R. Baffoin, Mahaut van Rooij, 2020-), 1 étudiante en Master 2 (A.E Bouchardon en 2010), 2 étudiants en L3 (W. Lakhal, M. Urtebise).

Co-encadrements ponctuels sur une expérimentation : 3 étudiants en thèse (M. Nolf en 2014, A. Losso en 2015, Lia Lamacque en 2018), 1 étudiante en Master 2 (D. Corso en 2016), 1 étudiante en DUT (A. Wielemans en 2019).

Niveau	Année	Durée du stage	Nom du stagiaire	Thématique	Type et taux d'encadrement
L3	2009	3 mois	Wassim Lakhhal	Expression et activité enzymatique impliquées dans l'inter-conversion amidon-sucres solubles chez le noyer.	Co-encadrement 50%
M2	2010	6 mois	Anne-Emilie Bouchardon	Effet des températures sur la levée d'endormance et d'écodormance en relation avec la variation de la résistance au gel chez différentes espèces	50% (1 article en évaluation)
Thèse	2012-2015	3 mois	Markus Nolf	Mesures non destructives de dommages gélifs en conditions extrêmes (limite altitudinale des arbres)	Co-encadrement (50%) ponctuel sur une expérimentation 1 article, 1 poster
Thèse	2015-	3 mois	Adriano Losso	Mesures non destructives de dommages gélifs en conditions contrôlées.	Co-encadrement (50%) ponctuel sur une expérimentation 1 article
M2	2016	6 mois	Déborah Corso	Formation et expérimentation de différentes mesures d'hydraulique	Co-encadrement (50%) ponctuel sur une expérimentation 1 article
1ère année ingénieur agro	2016	3 mois	Marie Harel	Mesure de poussée racinaire chez la vigne	Co-encadrement 50%
Thèse	2017-2021	4 ans	Roman Baffoin	Modélisation de la résistance au gel du noyer et du pommier	Co-encadrement 50% 2 articles
Thèse	2017-2020	3.5 ans	Lia Lamacque	Expérimentation de mesures non destructives de dommages liés à la sécheresse en conditions contrôlées.	Co-encadrement (50%) ponctuel sur une expérimentation 1 article + 1 en préparation, 1 poster
M2	2018	6 mois	Florian Sabin	Caractérisation des signaux acoustiques pour la mesure des dommages générés par différentes contraintes abiotiques	100% (1 article en préparation + 1 poster)
DUT	2019	2.5 mois	Marie Fontenelle	Identification des déterminants environnementaux de la distribution spatiale des bactéries glaçogènes et impacts sur les risques de dommages gélifs des plantes	75%
BTS	2019	2.5 mois	Emma Brochet	Caractérisation de la transition croissance – dormance	100%
DUT	2019	3 mois	Anna Wielemans	Mesure de la résistance au gel d'espèces d'arbre potentiellement fourragères	25% (1 article en préparation + 1 poster)

M2	2020	6 mois	Manon Duvauchelle	Identification des conditions climatiques et édaphiques favorisant le phénomène de rougissement physiologique chez le douglas	100%
M1	2020	2.5 mois	Sarah Genter	Stage transformé en étude bibliographique du rougissement physiologique chez le douglas	100%
Thèse	2020-	3 ans	Mahaut van Rooij	Rougissement physiologique du Douglas	Co-encadrement 50%
Post doctorat	2020-2022	2 ans	Nicolas Dusart	Hétérogénéité de température et faux printemps	Co-encadrement 50%
L3	2021	2 mois	Maylis Urtebise	Analyse d'images et phénologie de précision	Co-encadrement 50%
Post doctorat	2021-2023	2 ans	Cyril Bozonnet	Simulation de cycles gel dégel dans une branche	Co-encadrement 50%
Post doctorat	2021-2023	2 ans	Maximilien Larter	Analyse des compromis entre résistance au gel et à la sécheresse	Co-encadrement 50%
M1	2021	3 mois	Constance Bertrand	Constitution d'une base de données de résistance au gel	100%

Diffusion de la culture scientifique et technologique

Grand public :

Documents écrits suite à mes travaux : La sécheresse ne laissera pas votre verre de vin vide! (communiqué de presse INRA), A l'écoute des frondaisons qui frissonnent (La Montagne), Comment les arbres peuvent-ils résister au gel? (La Minute Recherche, UBP), Que font les arbres en hiver ? (Science et avenir 22/03/21), Comment les arbres survivent-ils à l'hiver ? (La croix 02/10/18), Face au gel, quelles armes pour toujours avoir des fruits français sur nos étals à l'avenir? (Huffpost 19/04/2021), Quand les arbres fruitiers perdent le nord mais en subissent le froid ! (Actualités INRAE 15/04/2021)

Vidéo diverses :

- [Explorer les capacités de résorption de l'embolie de la vigne soumise à une sécheresse](#) (Work In Progress INRA Bordeaux Aquitaine),
- [La sécheresse c'est le stress](#) (Soleil INRA),
- Un-verger-d-observation-du-changement-climatique-a-Clermont-Ferrand (INRAE Clermont-Ferrand)
- Quel Avenir Pour nos Forêts ? (Documentaire FRANE)

Public spécialisé :

Arboriculteurs & Viticulteurs : Vulnérabilité de la vigne à la sécheresse: le paradigme (an)-isohydrrique en question (Conférence du Millésime 2016), Rendement, qualité, pérennité, que savons-nous aujourd'hui de l'impact du gel sur nos vignobles? (Conférence du Millésime 2017).

Forestiers : Ecophysiologie de l'acclimatation au froid des arbres (DSF 2018), Doux Glace (CropSav 2020).

Responsabilités collectives

Responsable scientifique du verger d'observatoire de la phénologie de Clermont-Ferrand (INRAE Site de Crouel)

Animateur du Groupe Transversal sur le déterminisme de la phénologie et de la dormance au sein du SOERE Tempo

Comité d'organisation du Xylem International Meeting Bordeaux 2017

Comité de Pilotage de l'école technique InnObs - Phénologie : Innovation dans l'observation des évènements biologiques saisonniers et gestion des données associées »

Responsable scientifique du verger d'observatoire de la phénologie de Clermont-Ferrand (INRAE Site de Crouel) et membre du comité scientifique Divae.

LISTE DES TRAVAUX ET PUBLICATIONS

37 publications dont 20 en (co-)premier auteur, 43 communications orales, 15 Poster. Les noms des étudiants que j'ai co-encadrés sont soulignés dans la liste des auteurs.

Articles publiés dans des revues internationales à comité de lecture

1. **Charrier, G.**, Martin-StPaul, N., Damesin, C., Delpierre, N., Hänninen, H., Torres-Ruiz, J., Davi, H. (2021) Interaction of drought and frost in tree ecophysiology: rethinking the timing risk. *Peer Community In Forest and Wood Science*. [\(hal-02475505v2\)](#) *Annals of Forest Science*
2. **Charrier, G.** (2021) Suffer from drought to withstand the cold. *Plant Physiology*. doi: 10.1093/plphys/kiab094
3. **Charrier, G.** (2021) Spreading the (soil water) wealth: insight into the complexity of root system architecture. *Plant Physiology*. doi: 10.1093/plphys/kiab093
4. Baffoin, R., Charrier, G., Bouchardon, A. E., Bonhomme, M., Améglio, T., & Lacoite, A. (2021). Seasonal changes in carbohydrates and water content predict dynamics of frost hardiness in various temperate tree species. *Tree physiology*, tpab033.
5. Deslauriers, A., Garcia, L., **Charrier, G.**, Buttò, V., Pichette, A., & Paré, M. (2021). Cold acclimation and deacclimation in wild blueberry: Direct and indirect influence of environmental factors and non-structural carbohydrates. *Agricultural and Forest Meteorology*, 301, 108349. doi: [10.1016/J.AGRFORMET.2021.108349](#)
6. **Charrier G.** (2020). Extrapolating Physiological Response to Drought through Step-by-Step Analysis of Water Potential. *Plant Physiology*. doi: [10.1104/PP.20.01110](#)
7. Jean, F., Guilbaud, C., Chuine, I., **Charrier, G.**, Davi, H., Marloie, O., ... & Brunetto, W. (2020). Vers une standardisation des conditions lumineuses en chambre climatique et un échantillonnage adapté pour une meilleure compréhension des déterminants environnementaux impliqués dans le débourrement chez une espèce ligneuse. *Cahier des Techniques de l'INRA*, 102, 24-p.
8. **Charrier G.** (2020) Gaining sugars while sweating, how do leaves regulate their osmolarity? *Plant Physiology*. doi: 10.1104/PP.20.00813
9. Francon, L., Corona, C., Till-Bottraud, I., Choler, P., Carlson, B. Z., **Charrier, G.**, Améglio, T., Morin, S., Eckert, N., Roussel, E., Lopez-Saez, J., Stoffel M. (2020). Assessing the effects of earlier snow melt-out on alpine shrub growth: The sooner the better? *Ecological Indicators*, 115 doi: [10.1016/j.ecolind.2020.106455](#)
10. Lamacque, L., **Charrier, G.**, dos Santos Farnese, F., Lemaire, B., Améglio, T., & Herbette, S. (2019). Drought-induced mortality: branch diameter variation reveals a point of no recovery in lavender species. *Plant Physiology* 183(4), 1638-1649 doi: [10.1104/pp.20.00165](#)
11. Lamacque, L. J., Delzon, S., Troups, H., Gravel, A. I., Corso, D., Badel, E., ... & King, A. (2019). Over-accumulation of abscisic acid in transgenic tomato plants increases the risk of hydraulic failure. *Plant, Cell & Environment*. 43(3), 548-562 doi: [10.1111/pce.13703](#). [\(hal-02620981\)](#)

12. **Charrier, G.**, Lacoïnte, A., & Améglio, T. (2018). Dynamic modeling of carbon metabolism during the dormant period accurately predicts the changes in frost hardiness in walnut trees *Juglans regia* L.. *Frontiers in plant science*, 9, 1746. [doi: 10.3389/fpls.2018.01746](https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01746). [hal-01946281](https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01946281)
13. Ripple, W. J., Wolf, C., Newsome, T. M., Barnard, P., & Moomaw, W. R. *et al.* (2019). World scientists' warning of a climate emergency. *BioScience*. [doi: 10.1093/biosci/biz152](https://doi.org/10.1093/biosci/biz152)
14. Bortolami, G., Gambetta, G. A., Delzon, S., Lamarque, L. J., Pouzoulet, J., Badel, E., ... & Jansen, S. (2019). Exploring the Hydraulic Failure Hypothesis of Esca Leaf Symptom Formation. *Plant physiology*, 181(3), 1163-1174. [doi: 10.1111/j.1365-294X.2004.02333.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02333.x). [hal-02473675](https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-02473675)
15. **Baffoin, R.**, **Charrier, G.**, Serre, C., Lacoïnte, A., & Améglio, T. (2018). Autumn phenology integrated to frost hardness modelling of fruits trees. *Cryobiology*, 85, 152. [doi: 10.1016/j.cryobiol.2018.10.128](https://doi.org/10.1016/j.cryobiol.2018.10.128)
16. Emilio T., Lamarque L. J., Torres-Ruiz, J. M., King, A., **Charrier, G.**, Burlett, R., ... & Delzon, S. (2019). Embolism resistance in petioles and leaflets of palms. *Annals of botany*, 124(7), 1173-1183 [doi: 10.1093/aob/mcz104](https://doi.org/10.1093/aob/mcz104). [hal-02306103](https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-02306103)
17. Lamarque, L. J., Corso, D., Torres-Ruiz, J. M., Badel, E., Brodribb, T. J., Burlett, R., ... & Jansen, S. (2018). An inconvenient truth about xylem resistance to embolism in the model species for refilling *Laurus nobilis* L. *Annals of Forest Science*, 75(3), 1-15. [doi: 10.1007/s13595-018-0768-9](https://doi.org/10.1007/s13595-018-0768-9). [hal-02288736](https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-02288736)
18. **Charrier, G.**, Chuine, I., Bonhomme, M., Améglio, T. (2018). Assessing frost damages using dynamic models in walnut trees: exposure rather than vulnerability controls frost risks. *Plant, Cell and Environment*, 41 (5), 1008-1021. [doi: 10.1111/pce.12935](https://doi.org/10.1111/pce.12935). [hal-01608833](https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01608833)
19. **Charrier, G.**, Delzon, S., Domec, J.-C., Zhang, L., Delmas, C. E. L., Merlin, I., **Corso, D.**, King, A., Ojeda, H., Ollat, N., Prieto, J. A., Scholach, T., Skinner, P., Van Leeuwen, C., Gambetta, G. A. (2018). Drought will not leave your glass empty: Low risk of hydraulic failure revealed by long-term drought observations in world's top wine regions. *Science Advances*, 4 (1), 1-9. [doi: 10.1126/sciadv.aao6969](https://doi.org/10.1126/sciadv.aao6969)
20. Ripple, W. J., Wolf, C., Newsome, T. M., Galetti, M., Alamgir, M., Crist, E., ... & 15,364 scientist signatories from 184 countries. (2017). World scientists' warning to humanity: a second notice. *BioScience*, 67(12), 1026-1028. [doi: 10.1093/biosci/bix125](https://doi.org/10.1093/biosci/bix125)
21. **Charrier, G.***, **Nolf, M.***, Leitinger, G., Charra-Vaskou, K., **Losso, A.**, Tappeiner, U., Améglio, T., Mayr, S (2017). Monitoring of freezing dynamics in trees: a simple phase shift causes complexity. *Plant Physiology*, 173 (4), 2196-2207. [doi: 10.1104/pp.16.01815](https://doi.org/10.1104/pp.16.01815). [hal-01605135](https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01605135)
22. **Charrier, G.**, Burlett, R., Gambetta, G., Delzon, S., Domec, J.-C., Beaujard, F. (2017). Monitoring xylem hydraulic pressure in woody plants. *Bio-Protocol*, 7 (20), 1-9. [doi: 10.21769/BioProtoc.2580](https://doi.org/10.21769/BioProtoc.2580)
23. Charra-Vaskou, K., Badel, E., **Charrier, G.**, Ponomarenko, A., Bonhomme, M., Foucat, L., Mayr, S., Améglio, T. (2016). Cavitation and water fluxes driven by ice water potential in *Juglans regia* during freeze-thaw cycles. *Journal of Experimental Botany*, 67 (3), 739-750. [doi: 10.1093/jxb/erv486](https://doi.org/10.1093/jxb/erv486). [hal-01261003](https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01261003)
24. **Charrier, G.**, Torres-Ruiz, J. M., Badel, E., Burlett, R., Choat, B., Cochard, H., Delmas, C. E. L., Domec, J.-C., Jansen, S., King, A., Lenoir, N., Martin-StPaul, N., Gambetta, G. A., Delzon, S. (2016). Evidence for hydraulic vulnerability segmentation and lack of xylem refilling under tension. *Plant Physiology*, 172 (3), 1657-1668. [doi: 10.1104/pp.16.01079](https://doi.org/10.1104/pp.16.01079). [hal-01595398](https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01595398)
25. Chuine, I., Bonhomme, M., Legave, J.-M., Garcia De Cortazar Aauri, I., **Charrier, G.**, Lacoïnte, A., Améglio, T. (2016). Can phenological models predict tree phenology accurately in the future? The unrevealed hurdle of endodormancy break. *Global Change Biology*, 22 (10), 3444-3460 [doi: 10.1111/gcb.13383](https://doi.org/10.1111/gcb.13383). [hal-02637649](https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-02637649)

26. Guàrdia, M., **Charrier, G.**, Vilanova, A., Savé, R., Ameglio, T., Aletà, N. (2016). Genetics of frost hardiness in *Juglans regia* L. and relationship with growth and phenology. *Tree Genetics and Genomes*, 12 (5), 1-10. [doi: 10.1007/s11295-016-1038-3](https://doi.org/10.1007/s11295-016-1038-3). [hal-01353255](https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01353255)
27. Lens, F., Vos, R. A., **Charrier, G.**, van der Niet, T., Merckx, V., Baas, P., Aguirre Gutierrez, J., Jacobs, B., Chacon Dória, L., Smets, E., Delzon, S., Janssens, S. B. (2016). Scalariform-to-simple transition in vessel perforation plates triggered by differences in climate during the evolution of Adoxaceae. *Annals of Botany*, 118 (5), 1043-1056. , DOI: 10.1093/aob/mcw151.
28. **Charrier, G.**, Pramsöhler, M., Charra-Vaskou, K., Saudreau, M., Ameglio, T., Neuner, G., Mayr, S. (2015). Ultrasonic emissions during ice nucleation and propagation in plant xylem. *New Phytologist*, 207 (3), 570-578. [doi: 10.1111/nph.13361](https://doi.org/10.1111/nph.13361). [hal-01183016](https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01183016)
29. **Charrier, G.**, Ngao, J., Saudreau, M., Ameglio, T. (2015). Effects of environmental factors and management practices on microclimate, winter physiology and frost resistance in trees. *Frontiers in Plant Science*, 6. [doi: 10.3389/fpls.2015.00259](https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00259). [hal-01149371](https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01149371)
30. Kasuga, J., **Charrier, G.**, Uemura, M., Ameglio, T. (2015). Characteristics of ultrasonic acoustic emissions from walnut branches during freeze–thaw-induced embolism formation. *Journal of Experimental Botany*, 66 (7), 1965-1975. [doi: 10.1093/jxb/eru543](https://doi.org/10.1093/jxb/eru543). [hal-01149361](https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01149361)
31. **Charrier, G.***, Charra-Vaskou, K.*, Kasuga, J., Cochard, H., Mayr, S., Ameglio, T. (2014). Freeze-Thaw Stress: Effects of Temperature on Hydraulic Conductivity and Ultrasonic Activity in Ten Woody Angiosperms. *Plant Physiology*, 164 (2), 992-998. [doi: 10.1104/pp.113.228403](https://doi.org/10.1104/pp.113.228403). [hal-00964594](https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00964594)
32. **Charrier, G.**, Charra-Vaskou, K., Legros, B., Ameglio, T., Mayr, S. (2014). Changes in ultrasound velocity and attenuation indicate freezing of xylem sap. *Agricultural and Forest Meteorology*, 185 (0), 20-25. , [doi: 10.1016/j.agrformet.2013.10.009](https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2013.10.009)
33. **Charrier, G.**, Cochard, H., Ameglio, T. (2013). Evaluation of the impact of frost resistances on potential altitudinal limit of trees. *Tree Physiology (Oxford Academic)*, 33 (9), 891-902. [doi: 10.1093/treephys/tpt062](https://doi.org/10.1093/treephys/tpt062). [hal-01089605](https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01089605)
34. **Charrier, G.**, Poirier, M., Bonhomme, M., Lacoïnte, A., Ameglio, T. (2013). Frost hardiness in walnut trees (*Juglans regia* L.): How to link physiology and modelling?. *Tree Physiology (Oxford Academic)*, 33 (11), 1229-1241. [doi: 10.1093/treephys/tpt090](https://doi.org/10.1093/treephys/tpt090). [hal-00964601](https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00964601)
35. Charra-Vaskou, K.*, **Charrier, G.***, Wortemann, R., Beikircher, B., Cochard, H., Ameglio, T., Mayr, S. (2012). Drought and frost resistance of trees: a comparison of four species at different sites and altitudes. *Annals of Botany*, 69 (3), 325-333, DOI : 10.1007/s13595-011-0160-5
36. **Charrier, G.**, Bonhomme, M., Lacoïnte, A., Ameglio, T. (Auteur de correspondance) (2011). Are budburst dates, dormancy and cold acclimation in walnut trees (*Juglans regia* L.) under mainly genotypic or environmental control?. *International Journal of Biometeorology*, 55 (6), 763 - 774. [doi: 10.1007/s00484-011-0470-1](https://doi.org/10.1007/s00484-011-0470-1). [hal-00964851](https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00964851)
37. **Charrier, G.**, Ameglio, T. (2011). The timing of leaf fall affects cold acclimation by interactions with air temperature through water and carbohydrate contents. *Environmental and Experimental Botany*, 72 (3), 351-357. [doi: 10.1016/j.envexpbot.2010.12.019](https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.12.019). [hal-00964812](https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00964812)

Articles en évaluation ou en préparation

1. Charra-Vaskou, K.*, **Charrier, G.***, Badel, E., Bonhomme, M., Cochard, H., Mayr, S., Améglio, T. New insights into freeze-thaw induced embolism: are wider vessels really more vulnerable?. *En revision*
2. **Charrier G** [Starting the winter season: predicting endodormancy induction through multi-process modeling](#). *Agricultural and Forest Meteorology*
3. Volaire F., Grémillet D., **Charrier G.**, Chuine I., Dangles O., Lamarque L., Martin-StPaul N., Chevin, LM. Convergent strategies for stress survival across plants, animals and microorganisms *Biological reviews*.

Articles publiés dans des ouvrages

Charrier, G., Pallas, B., Ngao, J. Le fonctionnement écophysio­logique des espèces fruitières: une diversité de processus in Les productions fruitières à l'heure du changement climatique Quelles vulnérabilités et opportunités en régions tempérées ? Jean-Michel Legave, coord. QUAE editions 350pp.

Communications à des congrès et colloques

Président de la session "Plasticité phénotypique, adaptations génétiques et changements climatiques au congrès Phenology 2010 (Dublin, Irlande).

Communications invitées

- 1 **Charrier, G.** (2017). *Interactions entre contraintes thermiques et hydriques : sécheresse hivernale..* Presented at Journées d'échange Foradapt, La Grande Motte, FRA (2017-03-31 - 2017-03-31).
- 2 **Charrier, G.** (2017). *Rendement, qualité, pérennité, que savons-nous aujourd'hui de l'impact du gel sur nos vignobles ?.* Presented at Conférence du millésime Bordeaux 2017, Bordeaux, FRA (2017-12-13 - 2017-12-13).
- 3 **Charrier, G.** (2016). *Vulnérabilité de la vigne à la sécheresse: le paradigme (an)-isohydrique en question.* Presented at Conférence du millésime Bordeaux 2016, Bordeaux, FRA (2016-12-12 - 2016-12-12)..
- 4 **Charrier, G.,** Chuine, I., Bonhomme, M., Laco­inte, A., Ameglio, T. (2015). Phénologie et résistance au gel : que nous apporte l'étude de la biologie hivernale ?. In: *Colloque francophone Phénologie 2015* (p. 51-52). Presented at Colloque francophone PHENOLOGIE , Clermont-Ferrand, FRA (2015-11-17 - 2015-11-19). Clermont-Ferrand, FRA : Marc BONHOMME et Iñaki GARCIA de CORTAZAR ATAURI (Eds)..
- 5 **Charrier, G.,** Charra-Vaskou, K., Mayr, S., Cochard, H. (2012). *Ultrasonic acoustic emission within the angiosperms.* Presented at Colloque de la société autrichienne de biologie végétale, Lienz, AUT (2012-06-07 - 2012-06-10).

Communications orales

1. **Charrier, G.** (2020). *Doux Glace* Presented at Comité forestier du CROPSAV (2020-01-30 - 2020-01-30).
2. **Charrier, G.** (2019). *Un hurlement glacial: à l'écoute des plantes.* Presented at Séminaires Eco-Evo UCA, Clermont-Ferrand, FRA (2019-11-15 - 2019-11-15).
3. **Charrier, G.** (2019). *Températures négatives et changement de phase de l'eau* Presented at Ecole Technique Pluribois. Villa Clyntia, Fréjus, FRA (2019-06-03 - 2019-06-07).
4. **Charrier, G.,** Laco­inte, A., & Ameglio, (2019). *Modélisation dynamique du métabolisme carboné au cours de l'hiver et prédiction de la résistance au gel.* Groupe d'Etude de l'Arbre (GEA), Angers, France. (2019-10-23 - 2019-10-25).
5. **Baffoin, R., Charrier, G., Bouchardon, A.E.,** Bonhomme, M., Laco­inte, A., & Ameglio, T. (2019). *Utilisation des réserves et résistance au froid.* Séminaire GEA "Les réserves carbonées chez les ligneux", Groupe d'Etude de l'Arbre (GEA), Angers, France. (2019-10-23 - 2019-10-25).
6. **Charrier, G.** (2019). *Predicting frost risks in plants.* Presented at International Mountain Conference, Innsbruck, Austria (2019-09-09 - 2019-09-13).
7. **Charrier, G.,** Ameglio, T (2019) *Non-destructive measurements for destructive experiments: how to assess damages ?.* Journée thématique CEFÉ - Survie au stress, Montpellier, France (2019-09-09 - 2019-09-09).
8. **Baffoin, R., Charrier, G.,** Laco­inte, A., & Ameglio, T. (2019). *Modélisation de l'acclimatation au froid des arbres fruitiers : entre phénologie et mécanismes physiologiques.*

Presented at Journées des écoles doctorales UCA, Clermont-Ferrand FRA (2019-04-23 – 2019-04-24).

9. Lamarque, L. Burlett, R., **Charrier, G.** Gambetta, G.A., Delzon S. (2019) *The xylem embolism resistance spectrum of grapevine* Presented at Xylem International Meeting, Padova, Italy (2019-09-27 - 2019-09-29).
10. **Charrier, G.** (2019) *Grapevine facing drought stress: questioning paradigms* Presented at 6th Agreenskills Annual Meeting, Bruxelles Belgique (2019-04-09 - 2019-04-11).
11. Améglio, T., Lamacque, L., Baffoin, R., Herbette, S., Fernandez, M.E., Gyenge, J., Saudreau, M., Ngao, J., Lacoïnte, A., **Charrier, G.** (2019) *Continuous stem diameter variations as an innovative phenotyping tools for tree functioning under stress.* Presented at International Conference TOPWOOD + LIA Forestia Adapting forest ecosystems and wood products to biotic and abiotic stress, Bariloche, Argentine (2019-03-12 - 2019-03-15).
12. **Charrier, G.**, Charra-Vaskou, K., Mayr, S., Améglio, T. (2018) Ice scream: what do trees tell during freezing? In: 11th International Plant Cold Hardiness Seminar – IPCHS 2018 Importance of cold hardiness in a warming climate. Presented at 11th International Plant Cold Hardiness Seminar, Madison, USA (2018-08-05 – 2018-08-10).
13. **Charrier, G.** (2018). *Ecophysiologie de l'acclimatation au froid des arbres.* Presented at Journées de la Direction de la santé des forêts, Lempdes, FRA (2018-05-29 - 2018-05-29).
14. **Baffoin, R., Charrier, G.**, Serre, C., Lacoïnte, A., Améglio, T. (2018). Autumnal phenology integrated to frost hardiness modelling of walnut and apple trees. In: *55th annual meeting of the Society for Cryobiology - CRYO2018* (p. 50). Presented at 55th annual meeting of the Society for Cryobiology, Madrid, ESP (2018-07-10 - 2018-07-13). CRYO2018.
15. **Charrier, G.**, Charra-Vaskou, K., Améglio, T., Mayr, S. (2018). Freezing and thawing in woody species: ice formation in relation with cavitation and freeze-thaw induced embolism. In: *Journée Mechanobiology and Physics of Life* (p. 1 p.). Presented at Journée Mechanobiology and Physics of Life, Clermont-Fd, FRA (2018-01-30 - 2018-01-30). UCA et CLARA.
16. **Charrier, G.**, Delzon, S., Domec, J.-C., Zhang, L., Delmas, C., Van Leeuwen, C., Gambetta, G. (2017). *Leaf mortality and a dynamic hydraulic safety margin prevent significant stem embolism in the world's top wine regions during drought.*. Presented at 3rd Xylem International Meeting, Bordeaux, FRA (2017-09-27 - 2017-09-29). Bordeaux, FRA : INRA.
17. Delzon, S., Lenoir, N., Badel, E., Burlett, R., **Charrier, G.**, Choat, B., Cochard, H., Jansen, S., Martin-StPaul, N., King, A., Torres Ruiz, J. M. (2017). *Using x-ray microtomography to assess refilling after drought-induced embolism in plants.* Presented at 3rd International Conference on Tomography of Materials and Structures, Lund, SWE (2017-06-26 - 2017-06-30). Lund, SWE : ICTMS2017.
18. **Charrier, G.**, Delzon, S., Domec, J.-C., Gambetta, G. (2017). *Impacts of water stress on forest and agro-ecosystems: understanding and modeling key mechanisms of drought tolerance.* Presented at AgreenSkills Annual Meeting, Paris, FRA (2017-02-13 - 2017-02-16).
19. Gambetta, G., **Charrier, G.** (2016). Novel insights into drought resistance and recovery in grape. In: *X. International Symposium on Grapevine Physiology and Biotechnology*. Presented at X. International Symposium on Grapevine Physiology and Biotechnology (10GPB), Verone, ITA (2016-06-13 - 2016-06-17).
20. Mayr, S., **Charrier, G.**, Nolf, M., Leitinger, G. (2016). Freezing in timberline trees: a simple phase shift causes complexity. In: *EPSO-FESPB Conference 2016*. Presented at Joint EPSO-FESPB conference, Prague, CZE (2016-06-27 - 2016-07-01).
21. Charra-Vaskou, K., **Charrier, G.**, Badel, E., Ponomarenko, A., Bonhomme, M., Mayr, S., Améglio, T. (2015). Dynamic of cavitation, embolism and water fluxes in trees during freeze-thaw cycle analysed by in vivo visualization. In: *Xylem International Meeting* (p. T19). Presented at Xylem International Meeting, Bordeaux, FRA (2015-09-07 - 2015-09-09). Bordeaux, FRA : INRA - Université de Bordeaux..

22. **Charrier, G.**, Charra-Vaskou, K., Kasuga, J., Saudreau, M., Cochard, H., Proust, A., Ameglio, T., Mayr, S. (2015). Ultrasonic acoustic emissions: freezing pattern and relation with cavitation and freeze-thaw induced embolism in woody species. In: *Xylem International Meeting* (p. T21). Presented at Xylem International Meeting, Bordeaux, FRA (2015-09-07 - 2015-09-09). Bordeaux, FRA : INRA - Université de Bordeaux..
23. Chuine, I., Bonhomme, M., Legave, J.-M., Garcia De Cortazar Atauri, I., **Charrier, G.**, Lacoïnte, A., Ameglio, T. (2015). Les modèles phénologiques donnent-ils des prédictions fiables pour le futur? La face cachée de la dormance. In: *Colloque francophone Phénologie 2015* (p. 87-88). Presented at Colloque francophone PHENOLOGIE , Clermont-Ferrand, FRA (2015-11-17 - 2015-11-19). Clermont-Ferrand, FRA : INRA UMR PIAF.
24. Charra-Vaskou, K., Badel, E., **Charrier, G.**, Bonhomme, M., Cochard, H., Mayr, S., Ameglio, T. (2014). Water fluxes, cavitation and embolism formation during freeze-thaw cycle. In: *10th International Plant Cold Hardiness Seminar. Stress Recognition Triggers Plant Adaptation* (p. S4.26). Presented at 10th International Plant Cold Hardiness Seminar . POL : ED. P.M. PUKACKI & S. PUKACKA..
25. **Charrier, G.**, Charra-Vaskou, K., Kasuga, J., Cochard, H., Mayr, S. (2014). Détection acoustique de l'embolie induite par le gel chez différentes espèces ligneuses. In: *Colloque Xylème - eau - croissance*. Presented at Colloque Xylème - eau - croissance, Besse en Chandesse, FRA (2014-05-12 - 2014-05-14).
26. Chuine, I., Bonhomme, M., Legave, J.-M., Garcia De Cortazar Atauri, I., **Charrier, G.**, Lacoïnte, A., Ameglio, T. (2014). Can phenological models predict tree phenology accurately under climate change conditions?. *Geophysical Research Abstracts, 16*. Presented at Congress of the European Geosciences Union (EGU), Vienna, AUT (2014-04-27 - 2014-05-05). DEU : Copernicus Publications..
27. Charra-Vaskou, K., Badel, E., **Charrier, G.**, Bonhomme, M., Cochard, H., Mayr, S., Ameglio, T. (2014). *Water movement and embolism formation during freeze-thaw cycles: microdendrometer, NMR, X-ray microtopography and Ultrasonic Acoustic Emissions analyses on Juglans regia*. Presented at Le Studium Conference "Natural and human-assisted adaptation of forest to climatic constraints: the relevance of interdisciplinary approaches"., Orléans, FRA (2014-11-18 - 2014-11-19).
28. Charra-Vaskou, K., Badel, E., **Charrier, G.**, Bonhomme, M., Cochard, H., Mayr, S., Ameglio, T. (2013). *Water fluxes and embolism formation during freeze-thaw cycle*. Presented at GDR BOIS, Champ sur Marne, FRA (2013-11-19 - 2013-11-21).
29. **Charrier, G.**, Pramsohler, M., Charra-Vaskou, K., Ameglio, T., Neuner, G., Mayr, S. (2013). Détection acoustique de la prise en glace dans le xylème. In: *Colloque Xylème - eau - croissance*. Presented at Colloque Xylème - eau - croissance, Besse en Chandesse, FRA (2013-09-05 - 2013-09-06).
30. **Charrier, G.**, Bonhomme, M., Lacoïnte, A., Poirier, M., Guardia-Bel, M., Ameglio, T. (2011). *Frost acclimation of trees: Mechanisms and modeling. Application to walnut trees Juglans regia L.* Presented at 9th IPCHS, Luxembourg, LUX (2011-07-17 - 2011-07-22).
31. **Charrier, G.**, Bonhomme, M., Lacoïnte, A., Poirier, M., Guardia-Bel, M. (2011). Effect of climate on cold acclimation and consequences on modeling frost hardiness in walnut trees (*Juglans regia L.*). In: *9. Colloque de la Société Française de Biologie Végétale*. Presented at 9. Colloque de la Société Française de Biologie Végétale, Clermont-Ferrand, FRA (2011-12-12 - 2011-12-14).
32. Ameglio, T., **Charrier, G.**, Decourteix, M., Poirier, M., Kasuga, J., Bonhomme, M., Guilliot, A., Lacoïnte, A. (2010). *Mécanismes d'acclimatation des arbres aux basses températures et risques futurs vis à vis des changements climatiques*. Presented at Séminaire du GEA, Antibes, FRA (2010-04-28 - 2010-04-29).

33. **Charrier, G.**, Bonhomme, M., Lacoïnte, A., Ameglio, T. (2010). *Dormancy and frost resistance dynamics for contrasted budburst dates in walnut trees.*. Presented at Phenology 2010: Climate change impacts and adaptations, Dublin, IRL (2010-06-14 - 2010-06-16).
34. **Charrier, G.** (2009). How can cold hardening be possible for a cold-deprived tree? An experimental validation for a physiological model for frost hardiness. In: *Proceedings from Plant and Microbe Adaptations to Cold 2012* (p. 1 p.). Presented at Plant and microbe adaptation to the cold, As, NOR (2009). Imai, Ryozi, Yoshida, Midori, Matsumoto, Naoyuki (Eds.).
35. **Charrier, G.**, Ameglio, T., Lacoïnte, A., Bonhomme, M. (2009). *Étude de la dormance et de la résistance au froid chez des Noyers aux date de débournement contrastées.* Presented at La phénologie : un observatoire des changements climatiques. 1er colloque du GDR 2968 Systèmes d'information phénologique pour la gestion et l'étude des changements climatiques, Montpellier, FRA (2009).
36. **Charrier, G.**, Charra-Vaskou, K., Mayr, S., Cochard, H., Ameglio, T. (2009). *Émissions acoustiques ultrasoniques dans le xylème d'angiospermes soumis à des congélations répétées.* Presented at Colloque Xylème - eau - croissance, Bordeaux, FRA (2009).
37. **Charrier, G.**, Ameglio, T. (2008). *Évolution hivernale des résistances hydraulique et cellulaire des arbres vis-à-vis du gel.* Presented at Groupe Xylème, Eau et Croissance 2008, Clermont-Ferrand, FRA (2008).
38. **Charrier, G.** (2008). *Modélisation de la dynamique de résistance au gel du noyer et relation avec la phénologie.* Presented at Séminaire des doctorants du département EFPA, Dinard, FRA (2008).

Poster

1. Ngao, J., Bernard, M., Wielemans, A., Cartailier, J. Gaillard, L. *et al.*. (2020). *Les arbres comme fourrages alternatifs pour les ruminants.* Presented at Journée d'échanges du RMT AgroForesterieS, Paris, France. (2020-09-10 - 2020-09-10).
2. **Charrier, G.**, Charra-Vaskou, K., Nolf, M., Leitinger, G., Losso, A., Tappeiner, U., Ameglio, T., Mayr, S. (2019). *Monitoring of freezing dynamics in trees: an insight into complexity.* Presented at International Mountain Conference, Innsbruck, Austria (2019-09-09 - 2019-09-13).
3. Lamacque, L., Sabin, F., Ameglio, T., **Charrier, G.**, Herbette, S. (2019). *Variations of the stem diameter as an indicator of plant mortality under extreme drought in lavender.* Presented at Xylem International Meeting, Padova, Italy (2019-09-27 - 2019-09-29).
4. **Charrier, G.**, Delzon, S., Domec, J.-C., Gambetta, G. (2019). *Impacts of water stress on grapevine: understanding and modeling key mechanisms of drought tolerance.* Presented at 6th AgreenSkills Annual Meeting, Bruxelles Belgique (2019-04-09 - 2019-04-11).
5. Francon, L., Ameglio, T., Roussel, E., Till Bottraud, I., **Charrier, G.**, Corona, C. (2018). *Wood formation in rhododendrons at the stress line: take a shrub to the limit.* Presented at Colloque Wood formation and tree adaptation to climate, Orléans, FRA (2018-05-23 - 2018-05-25).
6. Charra-Vaskou, K., **Charrier, G.**, Nolf, M., Leitinger, G., Losso, A., Tappeiner, U., Ameglio, T., Mayr, S. (2017). *Monitoring freezing dynamics in timberline trees.* Presented at 3rd Xylem International Meeting, Bordeaux, FRA (2017-09-27 - 2017-09-29). Bordeaux, FRA : INRA. P3
7. **Charrier, G.**, Delzon, S., Domec, J.-C., Gambetta, G. (2017). *Impacts of water stress on forest and agro-ecosystems: understanding and modeling key mechanisms of drought tolerance.* Presented at AgreenSkills Annual Meeting, Paris, FRA (2017-02-13 - 2017-02-16).
8. Martin-StPaul, N. K., **Charrier, G.**, Choat, B., Torres Ruiz, J. M., Badel, E., Jansen, S., Cochard, H., Burrell, R., Lenoir, N., Delzon, S. (2015). Plant hydraulic: new insights brought by HRCT. In: *Xylem International Meeting* (p. P10). Presented at Xylem International Meeting, Bordeaux, FRA (2015-09-07 - 2015-09-09).
9. **Charrier, G.**, Ameglio, T. (2012). *Modelling frost acclimation in trees through the effect on climate on physiology.* Presented at 2nd ISHS Symposium Woody Ornamentals of the Temperate Zone, Ghent, BEL (2012-07-01 - 2012-07-04).

10. **Charrier, G.**, Ameglio, T. (2010). *How is cold acclimation possible with warmer autumns?*. Presented at ACCAE - Fédération environnement, Clermont-Ferrand, FRA (2010).
11. **Charrier, G.**, Poirier, M., Ameglio, T. (2009). *Adaptation au gel des ligneux*. Presented at Santé des forêts - 20 ans d'expérience, un défi pour l'avenir. Colloque DSF, Beaune, FRA (2009-03-10 - 2009-03-11).
12. **Charrier, G.** (2009). *Modelling frost resistance of trees in order to predict their sensitivity*. Presented at Colloque INRA EA/EFPA "Les réserves végétales et leur importance agronomique et sylvicole", Caen, FRA (2009).
13. **Charrier, G.**, Ameglio, T. (2008). *Modéliser la résistance au gel des arbres en vue d'évaluer leur comportement dans un contexte de changement climatique*. Presented at Journée de l'Ecole Doctoral 65, Clermont-Ferrand, FRA (2008).
14. **Charrier, G.**, Ameglio, T. (2008). *Modéliser la résistance au gel pour l'intégrer dans des modèles de prédiction des aires de répartition des arbres*. Presented at Groupe d'Etude de l'Arbre, Montpellier, FRA (2008).
15. **Charrier, G.**, Ameglio, T. (2008). *Intégrer la résistance au froid dans des modèles de prédiction des aires de répartition des arbres*. Presented at 10. Journées de l'Ecologie Fonctionnelle, La Grande Motte, FRA (2008). 1 p.

Rapports à destination des professionnels ou des pouvoirs publics

Asse D., Michelot-Antalik A., Landmann G. (2014). Projet SICFOR. Du suivi aux indicateurs de changement climatique en forêt. (*SICFOR Project – Monitoring and identifying indicators of climate change in FORest*) Paris : Ministry of agriculture, agroalimentaire and forest - GIP Ecofor. Final Report, 102 p. (Consultant).

Améglio T., Serre C., Charrier G. (2018). Evaluation des risques de gel en lien avec les anomalies de croissance. Compte rendu final du projet « Comprendre et agir contre le dépérissement du cèdre de l'Atlas en Ardèche verte », 22 pp.

Qui fait réellement de la science ? Si nous répondons « ceux qui sont à la paillasse, bien sûr », nous savons par les exemples de Lyell, de João et du patron que cette réponse est incomplète puisque sans les autres ils seraient incapables de gagner de l'argent et d'accumuler les ressources nécessaires à leurs laboratoires. Nous devons donc allonger la liste de ceux qui font de la science. Mais si nous incluons dans cette liste tous les gens nécessaires pour faire de quelques braves types isolés des Lyell, des West ou des Pasteur, nous en arrivons à une nouvelle absurdité : faut-il dire que les aristocrates de Londres, De Castro, le PDG de West, le ministre de la Santé, le président des Etats-Unis, font tous de la science ? Bien sûr que oui puisque c'est pour les convaincre et les attacher durablement que nos chercheurs se donnent tant de mal pour dessiner à la paillasse les objets qui les tiendront solidement attachés là-bas dans leurs bureaux. Bien sûr que non puisque pas une de ces autorités n'est capable de comprendre un traitre mot de ce qui se passe à la paillasse. Nous voilà à la croisée des chemins. »

La science en Action, Bruno Latour 1989

Conclusion

Pendant que je rédige ce document, l'arboriculture, la viticulture et la sylviculture subissent de plein fouet les gelées les plus dommageables depuis trente ans, plaçant la thématique du gel sur les plantes sous les feux des projecteurs. Que n'ai-je entendu depuis maintenant plus de dix ans, des réflexions sur l'intérêt d'évaluer la résistance au gel dans un contexte de réchauffement climatique ? Ayant commencé ma carrière de scientifique peu de temps après 'la canicule de 2003', j'ai vu tant de recherches positionnées dans ce contexte-là. Peut-être aurais-je plus d'interlocuteurs pour discuter de cette thématique dans les prochaines années ?

C'est probablement le bon moment pour passer ce diplôme, même si ses conséquences me laissent un peu perplexe. Vais-je pouvoir encore faire réellement de la science ? J'ai cherché à me rassurer en relisant Latour, moi '*qui cultive la science pour passer agréablement (m)a vie*' (Kropotkine). Au cours de ma carrière, j'ai pu voir la communauté scientifique reprendre en main ses moyens de production scientifique par l'intermédiaire de dépôts ouverts, de l'archivage de prépublications et de démarches de relectures ouvertes sortie de tout système d'accaparement des fonds publics par des acteurs privés (*Peer Communities In*). Ceci est de bon augure pour permettre le transfert des connaissances des savants vers le public et faire entrer ces connaissances dans le domaine commun. C'est aussi le moment de servir de relai pour participer à la formation d'une nouvelle génération de chercheurs qui reste attachée à ces principes. Un beau chantier en perspective.

Références

- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H. *et al.*, (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259: 660-684.
- Anderegg, W. R., Plavcová, L., Anderegg, L. D., Hacke, U. G., Berry, J. A., & Field, C. B. (2013). Drought's legacy: multiyear hydraulic deterioration underlies widespread aspen forest die-off and portends increased future risk. *Global change biology*, 19: 1188-1196.
- Anderegg, W. R., Flint, A., Huang, C. Y. *et al.*, (2015). Tree mortality predicted from drought-induced vascular damage. *Nature Geoscience*, 8: 367-371.
- Aslamarz, A. A., Vahdati, K., Rahemi, M., & Hassani, D. (2009). Estimation of chilling and heat requirements of some Persian walnut cultivars and genotypes. *HortScience*, 44(3), 697-701.
- Augspurger, C. K. (2013). Reconstructing patterns of temperature, phenology, and frost damage over 124 years: spring damage risk is increasing. *Ecology*, 94: 41-50.
- Baffoin, R., Charrier, G., Bouchardon, A. E., Bonhomme, M., Améglio, T., & Lacoïnte, A. (2021). Seasonal changes in carbohydrates and water content predict dynamics of frost hardiness in various temperate tree species. *Tree Physiology*.
- Bartholomeus, R. P., Witte, J. P. M., van Bodegom, P. M., van Dam, J. C., & Aerts, R. (2011). Climate change threatens endangered plant species by stronger and interacting water-related stresses. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 116(G4).
- Batlloï, E., De Cáceres, M., Brotons, L., Ackerly, D. D., Moritz, M. A., & Lloret, F. (2017). Cumulative effects of fire and drought in Mediterranean ecosystems. *Ecosphere*, 8: e01906.
- Bréda, N., & Peiffer, M. (2014). Vulnerability to forest decline in a context of climate changes: new prospects about an old question in forest ecology. *Annals of Forest Science*, 71: 627-631.
- Bruce, T. J., Matthes, M. C., Napier, J. A., & Pickett, J. A. (2007). Stressful "memories" of plants: evidence and possible mechanisms. *Plant Science*, 173: 603-608.
- Carnicer, J., Brotons, L., Stefanescu, C., & Penuelas, J. (2012). Biogeography of species richness gradients: linking adaptive traits, demography and diversification. *Biological Reviews*, 87: 457-479.
- Chapin III, F. S., Autumn, K., & Pugnaire, F. (1993). Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American Naturalist*, 142: S78-S92.
- Charra-Vaskou, K., Charrier, G., Wortemann, R., Beikircher, B., Cochard, H., Améglio, T., & Mayr, S. (2012). Drought and frost resistance of trees: a comparison of four species at different sites and altitudes. *Annals of Forest Science*, 69(3), 325-333.
- Charra-Vaskou, K., Badel, E., Charrier, G. *et al.*, (2016). Cavitation and water fluxes driven by ice water potential in *Juglans regia* during freeze-thaw cycles. *Journal of Experimental Botany*, 67: 739-750.
- Charrier, G., & Améglio, T. (2011). The timing of leaf fall affects cold acclimation by interactions with air temperature through water and carbohydrate contents. *Environmental and Experimental Botany*, 72(3), 351-357.
- Charrier, G., Bonhomme, M., Lacoïnte, A., & Améglio, T. (2011). Are budburst dates, dormancy and cold acclimation in walnut trees (*Juglans regia* L.) under mainly genotypic or environmental control?. *International Journal of Biometeorology*, 55: 763-774.
- Charrier, G., Cochard, H., & Améglio, T. (2013a). Evaluation of the impact of frost resistances on potential altitudinal limit of trees. *Tree Physiology*, 33: 891-902.
- Charrier G., Poirier M., Bonhomme M., Lacoïnte A., Améglio T. (2013b). Frost acclimation in different organs of walnut trees *Juglans regia* L.: How to link physiology and modelling? *Tree Physiology*, 33: 1229-1241.
- Charrier, G., Charra-Vaskou, K., Kasuga, J., Cochard, H., Mayr, S., & Améglio, T. (2014). Freeze-thaw stress: effects of temperature on hydraulic conductivity and ultrasonic activity in ten woody angiosperms. *Plant Physiology*, 164: 992-998.
- Charrier, G., Ngao, J., Saudreau M., & Améglio, T. (2015a) Effects of environmental factors and management practices on microclimate, winter physiology, and frost resistance in trees. *Frontiers in Plant Science*, 6: 259.
- Charrier, G., Pramsohler, M., Charra-Vaskou, K., Saudreau, M., Améglio, T., Neuner, G., & Mayr, S. (2015). Ultrasonic emissions during ice nucleation and propagation in plant xylem. *New Phytologist*, 207(3), 570-578.
- Charrier, G., Torres-Ruiz, J. M., Badel, E. *et al.*, (2016). Evidence for hydraulic vulnerability segmentation and lack of xylem refilling under tension. *Plant Physiology*, 172: 1657-1668.
- Charrier, G., Nolf, M., Leitinger, G. *et al.*, (2017). Monitoring of freezing dynamics in trees: a simple phase shift causes complexity. *Plant Physiology*, 173: 2196-2207.
- Charrier, G., Delzon, S., Domec, J. C. *et al.*, (2018a). Drought will not leave your glass empty: Low risk of hydraulic failure revealed by long-term drought observations in world's top wine regions. *Science Advances*, 4: eaao6969.

- Charrier, G., Chuine, I., Bonhomme, M., & Améglio, T. (2018b). Assessing frost damages using dynamic models in walnut trees: exposure rather than vulnerability controls frost risks. *Plant, Cell & Environment*, 41: 1008-1021.
- Charrier, G., Lacoïnte, A., & Améglio, T. (2018c). Dynamic modeling of carbon metabolism during the dormant period accurately predicts the changes in frost hardiness in walnut trees *Juglans regia* L.. *Frontiers in Plant Science*, 9: 1746.
- Charrier, G., Martin-Stpaul, N., Damesin, C., Delpierre, N., Hänninen, H., Torres-Ruiz, J. M., & Davi, H. (2021). Interaction of drought and frost in tree ecophysiology: rethinking the timing of risks. *Annals of Forest Science*, 78(2), 1-15.
- Chebib, A., Badeau, V., Boe, J. et al., (2012). Climate change impacts on tree ranges: model intercomparison facilitates understanding and quantification of uncertainty. *Ecology letters*, 15: 533-544.
- Choat B, Jansen S, Brodribb TJ et al., (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491: 752–5
- Chuine, I., Bonhomme, M., Legave, J. M., García de Cortázar_ Atauri, I., Charrier, G., Lacoïnte, A., & Améglio, T. (2016). Can phenological models predict tree phenology accurately in the future? The unrevealed hurdle of endodormancy break. *Global Change Biology*. 22: 3444-3460.
- Chuste, P. A., Maillard, P., Bréda, N., Levillain, J., Thirion, E., Wortemann, R., & Massonnet, C. (2019). Sacrificing growth and maintaining a dynamic carbohydrate storage are key processes for promoting beech survival under prolonged drought conditions. *Trees*, 1-14.
- Cruziat, P., Améglio, T., & Cochard, H. (2001). La cavitation: un mécanisme perturbant la circulation de l'eau chez les végétaux. *Mécanique & industries*, 2(4), 289-298.
- Delpierre, N., Vitasse, Y., Chuine, I., Guillemot, J., Bazot, S., & Rathgeber, C. B. (2016). Temperate and boreal forest tree phenology: from organ-scale processes to terrestrial ecosystem models. *Annals of Forest Science*, 73: 5-25.
- Deslauriers, A., Garcia, L., Charrier, G., Buttò, V., Pichette, A., & Paré, M. (2021). Cold acclimation and deacclimation in wild blueberry: Direct and indirect influence of environmental factors and non-structural carbohydrates. *Agricultural and Forest Meteorology*, 301, 108349.
- Dixon, H. H., & Joly, J. (1894). On the ascent of sap. *Proceedings of the Royal Society of London*, 57, 3-5.
- Dufrêne, E., Davi, H., François, C., Le Maire, G., Le Dantec, V., & Granier, A. (2005). Modelling carbon and water cycles in a beech forest: Part I: Model description and uncertainty analysis on modelled NEE. *Ecological Modelling*, 185: 407-436.
- Eilmann, B.; Zweifel, R.; Buchmann, N.; et al., 2011: Drought alters timing, quantity, and quality of wood formation in Scots pine. *Journal of Experimental Botany*, 62, 8: 2763-2771.
- Erwin, D. H. (2009). Climate as a driver of evolutionary change. *Current Biology*, 19: R575– R583.
- Ewers, F. W., Améglio, T., Cochard, H. et al., (2001). Seasonal variation in xylem pressure of walnut trees: root and stem pressures. *Tree Physiology*, 21: 1123-1132.
- Ferguson, J. C., Tarara, J. M., Mills, L. J., Grove, G. G., & Keller, M. (2011). Dynamic thermal time model of cold hardiness for dormant grapevine buds. *Annals of botany*, 107(3), 389-396.
- Francon, L., Corona, C., Till-Bottraud, I., Choler, P., Carlson, B. Z., Charrier, G., ... & Lopez-Saez, J. (2020). Assessing the effects of earlier snow melt-out on alpine shrub growth: The sooner the better?. *Ecological Indicators*, 115: 106455.
- Fu, Y. S., Campioli, M., Vitasse, Y. et al., (2014). Variation in leaf flushing date influences autumnal senescence and next year's flushing date in two temperate tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111: 7355-7360.
- Fu, Y. H., Zhao, H., Piao, S., Peaucelle, M., Peng, S., Zhou, G., ... & Janssens, I. A. (2015). Declining global warming effects on the phenology of spring leaf unfolding. *Nature*, 526(7571), 104-107.
- Fuchigami, L. H., Weiser, C. J., Kobayashi, K., Timmis, R., & Gusta, L. V. (1982). A degree growth stage (GS) model and cold acclimation in temperate woody plants. *Plant cold hardiness and freezing stress. Mechanisms and crop implications*, 2: 93-116.
- Guàrdia, M., Charrier, G., Vilanova, A., Savé, R., Ameglio, T., & Aletà, N. (2016). Genetics of frost hardiness in *Juglans regia* L. and relationship with growth and phenology. *Tree genetics & genomes*, 12(5), 1-10.
- Guisan, A., & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8: 993-1009.
- Gusta, L. V., Tyler, N. J., and Chen, T. H. H. (1983). Deep undercooling in woody taxa growing north of the 40°C isotherm. *Plant Physiology*, 72: 122–128.
- Hacke, U. G., & Sperry, J. S. (2001). Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics*, 4(2), 97-115.
- Hacker, J., & Neuner, G. (2007). Ice propagation in plants visualized at the tissue level by infrared differential thermal analysis (IDTA). *Tree physiology*, 27(12), 1661-1670.

- Hampe, A., & Petit, R. J. (2005). Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters*, 8: 461-467.
- Hänninen, H., & Tanino, K. (2011). Tree seasonality in a warming climate. *Trends in Plant Science*, 16: 412-416.
- Hänninen, H., Kramer, K., Tanino, K., Zhang, R., Wu, J., & Fu, Y. H. (2019). Experiments are necessary in process-based tree phenology modelling. *Trends in Plant Science*, 24(3), 199-209.
- Hansen, J., & Beck, E. (1988). Evidence for ideal and non-ideal equilibrium freezing of leaf water in frosthardy ivy (*Hedera helix*) and winter barley (*Hordeum vulgare*). *Botanica Acta*, 101: 76-82.
- Hartmann, H., & Trumbore, S. (2016). Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees—from what we can measure to what we want to know. *New Phytologist*, 211: 386-403.
- Hassankhah, A., Vahdati, K., Rahemi, M., Hassani, D., & Sarikhani Khorami, S. (2017). Persian walnut phenology: effect of chilling and heat requirements on budbreak and flowering date. *International Journal of Horticultural Science and Technology*, 4(2), 259-271.
- Heide, O. M. (2003). High autumn temperature delays spring bud burst in boreal trees, counterbalancing the effect of climatic warming. *Tree Physiology*, 23: 931-936.
- Hossain, M., Veneklaas, E. J., Hardy, G. E. S. J., & Poot, P. (2019). Tree host–pathogen interactions as influenced by drought timing: linking physiological performance, biochemical defence and disease severity. *Tree Physiology*, 39: 6-18.
- Intergovernmental Panel on Climate Change. (2012). Managing the Risks of Extreme Events and Disasters to Advance Climate Change Adaptation. A Special Report of Working Groups I and II of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Field, C.B., V. Barros, T.F. Stocker, D. Qin, D.J. Dokken, K.L. Ebi, M.D. Mastrandrea, K.J. Mach, G.K. Plattner, S.K. Allen, M. Tignor, and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, UK, and New York, NY, USA, 582 pp.
- Intergovernmental Panel on Climate Change. (2014). Climate Change 2014—Impacts, Adaptation and Vulnerability: Regional Aspects. Cambridge University Press.
- Kalcsits, L. A., Silim, S., & Tanino, K. (2009). Warm temperature accelerates short photoperiod-induced growth cessation and dormancy induction in hybrid poplar (*Populus* × spp.). *Trees*, 23: 971-979.
- Kasuga, J., Charrier, G., Uemura, M., & Améglio, T. (2015). Characteristics of ultrasonic acoustic emissions from walnut branches during freeze–thaw-induced embolism formation. *Journal of Experimental Botany*, 66: 1965-1975.
- Keenan, T. F., & Richardson, A. D. (2015). The timing of autumn senescence is affected by the timing of spring phenology: implications for predictive models. *Global Change Biology*, 21: 2634-2641.
- Klanderud, K., Vandvik, V., & Goldberg, D. (2015). The importance of biotic vs. abiotic drivers of local plant community composition along regional bioclimatic gradients. *PloS one*, 10: e0130205.
- Knapp, A. K., Fay, P. A., Blair, J. M. et al., (2002). Rainfall variability, carbon cycling, and plant species diversity in a mesic grassland. *Science*, 298: 2202-2205.
- Körner, C., & Basler, D. (2010). Phenology under global warming. *Science*, 327(5972), 1461-1462.
- Koerner, C. (1998). A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia* 115: 445–459.
- Körner, C. (2003). The alpine life zone. In *Alpine Plant Life* (pp. 9-20). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Kropotkine, A. (1902). Mutual Aid: A Factor in Evolution.
- Lamacque, L., Charrier, G., dos Santos Farnese, F., Lemaire, B., Ameglio, T., & Herbette, S. (2020). Drought-induced mortality: Branch diameter variation reveals a point of no recovery in lavender species. *Plant physiology*, 183(4), 1638-1649.
- Landsberg, J. J. (1974). Apple fruit bud development and growth; analysis and an empirical model. *Annals of Botany*, 38(5), 1013-1023.
- Lang, G.A., Early, J.D., Martin, G.C., Darnell, R.L. (1987). Endo-, para- and ecodormancy: physiological terminology and classification for dormancy research. *Hortscience* 22: 371–377
- Larcher, W. (2005). Climatic constraints drive the evolution of low temperature resistance in woody plants. *Journal of Agricultural Meteorology*, 61: 189–202.
- Leinonen, I. (1996). A simulation model for the annual frost hardiness and freeze damage of Scots pine. *Annals of Botany*, 78: 687-693.
- Leinonen, I., & Hänninen, H. (2002). Adaptation of the timing of bud burst of Norway spruce to temperate and boreal climates. *Silva Fennica*, 36: 695–701.
- Lenoir, J., Gégout, J. C., Marquet, P. A., De Ruffray, P., & Brisse, H. (2008). A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, 320: 1768-1771.
- Lines, E.R., Coomes, D.A., Purves, D.W. (2010) Influences of forest structure, climate and species composition on tree mortality across the eastern US. (ed Hector A). *PloS One*, 5, e13212
- Lobell, D. B., & Gourdji, S. M. (2012). The influence of climate change on global crop productivity. *Plant physiology*, 160(4), 1686-1697.

- Loehle, C. (1998). Height growth rate tradeoffs determine northern and southern range limits for trees. *Journal of Biogeography*, 25: 735-742.
- Martinez-Medina, A., Flors, V., Heil, M., Mauch-Mani, B., Pieterse, C. M., Pozo, M. J., ... & Conrath, U. (2016). Recognizing plant defense priming. *Trends in Plant Science*, 21: 818-822.
- Martínez-Vilalta, J., Poyatos, R., Aguadé, D., Retana, J., & Mencuccini, M. (2014). A new look at water transport regulation in plants. *New phytologist*, 204(1), 105-115.
- Martin-StPaul, N., Delzon, S., & Cochard, H. (2017). Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure. *Ecology Letters*, 20: 1437-1447.
- Maurya, J.P., & Bhalerao, R.P. (2017). Photoperiod-and temperature-mediated control of growth cessation and dormancy in trees: a molecular perspective. *Annals of Botany*, 120: 351-360.
- Mayr, S., & Charra-Vaskou, K. (2007). Winter at the alpine timberline causes complex within-tree patterns of water potential and embolism in *Picea abies*. *Physiologia plantarum*, 131: 131-139.
- Mayr, S., Cochard, H., Améglio, T., & Kikuta, S. B. (2007). Embolism formation during freezing in the wood of *Picea abies*. *Plant Physiology*, 143: 60-67.
- Menzel, A., Sparks, T. H., Estrella, N. et al. (2006). European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*, 12: 1969-1976.
- Miao, S., Zou, C. B., & Breshears, D. D. (2009). Vegetation responses to extreme hydrological events: sequence matters. *The American Naturalist*, 173: 113-118.
- Morin, X., & Chuine, I. (2005). Sensitivity analysis of the tree distribution model PHENOFIT to climatic input characteristics: implications for climate impact assessment. *Global Change Biology*, 11: 1493-1503.
- Morin, X., & Chuine, I. (2014). Will tree species experience increased frost damage due to climate change because of changes in leaf phenology?. *Canadian Journal of Forest Research*, 44(12), 1555-1565.
- Morin, X., Améglio, T., Ahas, R. et al., (2007). Variation in cold hardiness and carbohydrate concentration from dormancy induction to bud burst among provenances of three European oak species. *Tree Physiology*, 27: 817-825.
- Parmesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421: 37-42.
- Poirier, M., Lacoite, A., & Améglio, T. (2010). A semi-physiological model of cold hardening and dehardening in walnut stem. *Tree Physiology*, 30: 1555-1569.
- Porporato, A., Daly, E., & Rodriguez-Iturbe, I. (2004). Soil water balance and ecosystem response to climate change. *The American Naturalist*, 164: 625-632.
- Rinne, P. L., Kaikuranta, P. M., & Van Der Schoot, C. (2001). The shoot apical meristem restores its symplasmic organization during chilling-induced release from dormancy. *The Plant Journal*, 26(3), 24
- Rodrigo, J. (2000). Spring frosts in deciduous fruit trees—morphological damage and flower hardiness. *Scientia Horticulturae*, 85(3), 155-173.
- Rohde, A., Bastien, C., & Boerjan, W. (2011). Temperature signals contribute to the timing of photoperiodic growth cessation and bud set in poplar. *Tree Physiology*, 31: 472-482.
- Ruiz-Benito, P., Lines, E.R., Gómez-Aparicio, L., Zavala, M.A., Coomes, D.A. (2013). Patterns and drivers of tree mortality in Iberian forests: climatic effects are modified by competition. *PloS One*.
- Rummukainen, M. (2012). Changes in climate and weather extremes in the 21st century. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*, 3: 115-129.
- Sala, A., Woodruff, D. R., & Meinzer, F. C. (2012). Carbon dynamics in trees: feast or famine?. *Tree Physiology*, 32: 764-775.
- Sakai, A. (1979). Freezing tolerance of evergreen and deciduous broad-leaved trees in Japan with reference to tree regions. *Low temperature science. Ser. B, Biological sciences*, 36, 1-19.
- Sauter, J. J. (1988). Temperature-induced changes in starch and sugars in the stem of *Populus canadensis* «robusta». *Journal of plant physiology*, 132(5), 608-612.
- Savvides, A., Ali, S., Tester, M., & Fotopoulos, V. (2016). Chemical priming of plants against multiple abiotic stresses: mission possible?. *Trends in plant science*, 21: 329-340.
- Schaber, J., & Badeck, F. W. (2005). Plant phenology in Germany over the 20th century. *Regional Environmental Change*, 5: 37-46.
- Seneviratne, S.I., Nicholls, D., Easterling, C.M. Goodess, S. Kanae, J. Kossin, Y. Luo, J. Marengo, K. McInnes, M. Rahimi, M. Reichstein, A. Sorteberg, C. Vera, and X. Zhang, 2012: Changes in climate extremes and their impacts on the natural physical environment. In: *Managing the Risks of Extreme Events and Disasters to Advance Climate Change Adaptation* [Field, C.B., V. Barros, T.F. Stocker, D. Qin, D.J. Dokken, K.L. Ebi, M.D. Mastrandrea, K.J. Mach, G.-K. Plattner, S.K. Allen, M. Tignor, and P.M. Midgley (eds.)]. A Special Report of Working Groups I and II of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Cambridge University Press, Cambridge, UK, and New York, NY, USA, pp. 109-230.

- Sparks, J. P., Campbell, G. S., & Black, A. R. (2001). Water content, hydraulic conductivity, and ice formation in winter stems of *Pinus contorta*: a TDR case study. *Oecologia*, 127(4), 468-475.
- Sucoff, E. (1969). Freezing of conifer xylem and the cohesion-tension theory. *Physiologia plantarum*, 22(2), 424-431.
- Tanino, K. K., Kalcsits, L., Silim, S., Kendall, E., & Gray, G. R. (2010). Temperature-driven plasticity in growth cessation and dormancy development in deciduous woody plants: a working hypothesis suggesting how molecular and cellular function is affected by temperature during dormancy induction. *Plant Molecular Biology*, 73: 49-65.
- Thomas, F. M., & Blank, R. (1996). The effect of excess nitrogen and of insect defoliation on the frost hardiness of bark tissue of adult oaks. In *Annales des sciences forestières* (Vol. 53, No. 2-3, pp. 395-406). EDP Sciences.
- Timmis, R., & Tanaka Y. 1976. Effects of container density and plant water stress on growth and cold hardiness of Douglas-fir seedlings. *Forest Science*, 22: 167-172.
- Tranquillini W. 1979. Physiological ecology of the alpine timberline. - *Ecological Studies* 31, Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York.
- Tylewicz, S., Petterle, A., Marttila, S. et al., (2018). Photoperiodic control of seasonal growth is mediated by ABA acting on cell-cell communication. *Science*, ean8576.
- Vahdati, K., Aslamarz, A. A., Rahemi, M., Hassani, D., & Leslie, C. (2012). Mechanism of seed dormancy and its relationship to bud dormancy in Persian walnut. *Environmental and experimental botany*, 75, 74-82.
- Van Peer, L., Nijs, I., Reheul, D., & De Cauwer, B. (2004). Species richness and susceptibility to heat and drought extremes in synthesized grassland ecosystems: compositional vs physiological effects. *Functional Ecology*, 18: 769-778.
- Walter, J., Jentsch, A., Beierkuhnlein, C., & Kreyling, J. (2013). Ecological stress memory and cross stress tolerance in plants in the face of climate extremes. *Environmental and Experimental Botany*, 94, 3-8.
- Wargo, P. M. (1996). Consequences of environmental stress on oak: predisposition to pathogens. *Annales des Sciences Forestières*, 53: 359-368.
- Wheeler, J. K., Huggett, B. A., Tofte, A. N., Rockwell, F. E., & Holbrook, N. M. (2013). Cutting xylem under tension or supersaturated with gas can generate PLC and the appearance of rapid recovery from embolism. *Plant, Cell & Environment*, 36(11), 1938-1949.
- Witt, W., & Sauter, J. J. (1994). Enzymes of starch metabolism in poplar wood during fall and winter. *Journal of Plant Physiology*, 143(6), 625-631.
- Zhang, G., Ryyppö, A., Vapaavuori, E., & Repo, T. (2003). Quantification of additive response and stationarity of frost hardiness by photoperiod and temperature in Scots pine. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(9), 1772-1784.

Résumé

Les limites de la distribution des plantes sont fortement affectées par les contraintes abiotiques : vagues de chaleur et sécheresse à basse latitude et en altitude, froid et gel à haute latitude et en altitude. L'augmentation de la variabilité climatique va accroître la probabilité d'événements extrêmes et donc l'interaction potentielle des facteurs de stress. Dans ce document, je tire le bilan de ma contribution à la compréhension de la réponse physiologique des plantes aux stress gélif et hydrique, notamment sur la capacité du xylème à transporter l'eau (hydraulique), sur les dommages cellulaires et sur la transition entre dormance et capacité de croissance végétative. J'en tire des pistes de recherche afin de prédire les dommages gélifs dans un contexte où les contraintes abiotiques risquent de se succéder au cours de la vie de l'arbre. Afin d'intégrer l'enchaînement de cycles de contraintes saisonnières dans la physiologie des plantes, je souhaite focaliser mes recherches sur trois questions :

- i) Comment une contrainte module-t-elle les processus phénologiques ?
- ii) Comment une contrainte module-t-elle la vulnérabilité à une contrainte ultérieure ?
- iii) Comment prédire la variabilité spatiale et temporelle des dommages gélifs ?

Les réponses à ces questions devraient permettre de définir un cadre mécaniste pour aider à améliorer les modèles basés sur les processus tout en intégrant l'histoire de vie de la plante.

Abstract

The edges of plant distribution are strongly affected by abiotic constraints: heat waves and drought at low latitude and elevation, cold and frost at high latitude and elevation. The increase in climate variability will enhance the probability of extreme events and thus the potential interaction of stress factors. In this document, I review my contribution to the understanding of the plant's physiological response to frost and water stress, including the xylem hydraulic failure, cellular damages and the transition from dormancy to vegetative growth. Based on their main conclusions, I draw research avenues to predict frost damage as the occurrence of abiotic stresses are likely to increase during the plants' life. To integrate the sequence of seasonal stress cycles into plant physiology, I want to focus my research on three questions:

- (i) How does a stress modulate phenological processes?
- ii) How does a stress modulate vulnerability to a subsequent stress?
- iii) How to predict the spatial and temporal variability of frost damage?

The answers to these should help define a mechanistic framework to help improve process-based models while incorporating the life history of the plant.



Le journal de Jules Renard lu par Fred, Fred, 1988