



UNIVERSITE BLAISE PASCAL- CLERMONT II - UFR SCIENCES ET TECHNOLOGIES

MASTER 1 BIOLOGIE ET ENVIRONNEMENT

Spécialité Génomique, Ecophysiologie et Productions Végétales

REPONSES MORPHOLOGIQUES ET PHYSIOLOGIQUES DE *Quercus robur* ET DE *Quercus petraea* A LA SECHERESSE PRECEDEE OU NON D'UNE PERIODE D'ENNOYAGE

Noyer Estelle

Soutenue le 30 août 2012

Membres du jury :

Leblanc-Fournier Nathalie

Malagoli Philippe

Mouzeyar Saïd

Maître de stage :

Améglio Thierry

Chevallier Fanette



UNIVERSITE BLAISE PASCAL- CLERMONT II - UFR SCIENCES ET TECHNOLOGIES

MASTER 1 BIOLOGIE ET ENVIRONNEMENT

Spécialité Génomique, Ecophysiologie et Productions Végétales

REPONSES MORPHOLOGIQUES ET PHYSIOLOGIQUES DE
Quercus robur ET DE *Quercus petraea* A LA SECHERESSE
PRECEDEE OU NON D'UNE PERIODE D'ENNOYAGE

Maître de stage :

Améglio Thierry

Chevallier Fanette

Département d'accueil :

UMR PIAF Physique et Physiologie Intégratives de l'Arbre Fruitier et Forestier

Equipe MEA : Micro-Environnement et Arbre

Adresse :

INRA Site de Crouël

234, Avenue du Brézet

63100 Clermont- Ferrand – France

Tél : 04.73.62.43.73

Fax 04.73.62.44.54

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier Thierry Améglio et Fanette Chevallier de m'avoir accueilli au sein de leur projet. Merci à Thierry pour sa patience et qui n'a pas hésité à m'expliquer plusieurs fois certains calculs. A Fanette, pour les discussions autour des racines et ses conseils.

Je remercie aussi Jérôme Ngao pour son aide et de sa disponibilité tout au long de ce stage. Merci à Philippe Balandier pour ses conseils avisés lors de la relecture du rapport.

Un grand merci à Aline Faure, Christophe Serre et Patrice Chaleil pour toute leur aide (surtout lors du triage des racines).

Enfin, je remercie l'ensemble de l'UMR PIAF de Clermont-Ferrand. Merci pour leur accueil chaleureux, leur bonne humeur et les petits gâteaux de la pause café.

TABLE DES MATIERES

Liste des abréviations

Liste des figures et des tableaux

1.	Présentation du laboratoire.....	1
2.	Synthèse bibliographique	1
2.1.	Changement climatique	1
2.2.	Dépérissement.....	2
2.3.	Sécheresse précoce	2
2.4.	Ennuyage.....	3
2.5.	Objectifs	4
3.	Matériel et Méthodes	4
3.1.	Matériel végétal et dispositif expérimental	4
3.2.	Conditions expérimentales.....	5
3.2.1.	Ennuyages	5
3.2.2.	Sécheresse précoce.....	5
3.3.	Mesures.....	5
3.3.1.	Suivi de la phénologie et de la croissance primaire.....	6
3.3.2.	Suivi de la croissance en diamètre des troncs : le LVDT.....	6
3.3.3.	Potentiel hydrique foliaire : méthode de la chambre à pression	6
3.3.4.	Transpiration : méthode des pesées	7
3.3.5.	Biomasse aérienne et racinaire.....	8
3.3.6.	LMA : Masse foliaire par unité de surface	8
3.3.7.	Analyses Statistiques.....	8
4.	Résultats et Discussion	9
4.1.	Suivi de la phénologie et de la croissance primaire	9
4.2.	LVDT.....	9
4.3.	Potentiel hydrique foliaire	10
4.4.	Transpiration Relative.....	11
4.5.	Biomasses	11
4.6.	LMA.....	13
5.	Conclusions et Perspectives.....	14
6.	Réflexion personnelle.....	15

Bibliographie

Annexes

LISTE DES ABRÉVIATIONS

BBCH: Biologisch Bundesanstalt Bundessortenamt und Chemische industrie

DRAAF: Direction Régionale de l'Alimentation, de l'Agriculture et de la Forêt

FEADER: Fonds Européen Agricole pour le Développement Rural

GIEC: Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat

HYDRO : Hydraulique et Résistance à la sécheresse des arbres

IFN: Inventaire Forestier National

INRA: Institut National de la Recherche Agronomique

LMA: Leaf Mass Area

LVDT: Linear Variable Differential Transformer

MEA : Micro-Environnement et Arbre

MECA : Contraintes mécaniques et activité des zones en croissance

PA : Partie Aérienne

PAR : Rayonnement Photosynthétiquement Actif

PIAF: Physique et Physiologie Intégratives de l'Arbre Fruitier et Forestier

PR : Partie Racinaire

Q.p. : *Quercus petraea*

Q.r. : *Quercus robur*

SF : Surface Foliaire

TR : Transpiration Relative

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Schéma récapitulatif des manipulations

Figure 2 : Mesure de la croissance radiale via un capteur LVDT

Figure 3 : Principe de la chambre à pression

Figure 4 : Schéma du découpage des zones de prélèvements.

Figure 5 : Evolution de la croissance moyenne en diamètre des troncs de *Quercus robur* durant la phase d'ennoyage et de sécheresse soumis à quatre traitements.

Figure 6 : Evolution de la croissance moyenne en diamètre des troncs de *Quercus petraea* durant la phase d'ennoyage et de sécheresse soumis à quatre traitements.

Figure 7 : Evolution des potentiels de base moyens et des potentiels minima moyens de *Quercus robur* durant la phase d'ennoyage et de sécheresse soumis à quatre traitements.

Figure 8 : Evolution des potentiels de base moyens et des potentiels minima moyens de *Quercus petraea* durant la phase d'ennoyage et de sécheresse soumis à quatre traitements.

Figure 9 : Transpirations relatives moyennes de *Quercus robur* et de *Quercus petraea* durant la phase de sécheresse soumis à quatre traitements.

Figure 10 : Histogramme empilé des biomasses ligneuses et racinaires chez *Quercus robur* et *Quercus petraea* des différents compartiments résultants des différents traitements au cours du temps.

Figure 11 : Schéma récapitulatif des effets significatifs des facteurs espèce, traitement et de la covariable diamètre initial des troncs des différents compartiments au cours du temps : A : Prélèvement P2b B : Prélèvement P3 et C : Prélèvement P4 . Seuil de significativité $P < 0,05$.

Figure 12 : Histogramme des moyennes de LMA au cours du temps chez *Quercus robur* et *Quercus petraea* suivant différents traitements.

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Caractéristiques des deux essences de chênes : *Quercus robur* et *Quercus petraea*.

1. PRESENTATION DU LABORATOIRE

L'Unité Mixte de Recherche PIAF (Physique et physiologie Intégratives de l'Arbre fruitier et Forestier) de l'INRA de Crouël (Clermont-Ferrand) étudie les arbres et leurs réponses aux facteurs abiotiques et biotiques qui déterminent leur croissance, acclimatation ou survie dans un environnement changeant. Son objectif finalisé est d'identifier les écotypes ou génotypes d'arbres les plus résistants aux événements climatiques extrêmes. Cette unité est composée de 3 équipes : MECA, HYDRO et MEA.

L'équipe MEA (Micro-Environnement et Arbre) est animée par André Lacointe. Elle étudie les interactions entre l'arbre et son environnement thermique, lumineux ou minéral afin de déterminer et modéliser la vulnérabilité des arbres à 3 stress : i) les bio-agresseurs ; ii) le gel et ses conséquences sur la phénologie hiverno-printanière ; iii) les contraintes multiples et récurrentes. C'est dans cette dernière thématique que mon stage est réalisé. Il fait partie d'un projet sur contrat « Evaluation de la vulnérabilité des chênaies aux contraintes hydriques dans un contexte de changement climatique. Conséquences sur la gestion des peuplements en Sologne et Bocage Bourbonnais » entre le FEADER, la DRAAF, l'INRA et le Conseil Général de l'Allier, support de la thèse en cours sur ce sujet de Fanette Chevallier.

2. SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

2.1. CHANGEMENT CLIMATIQUE

Les différents rapports du GIEC sur les changements climatiques annoncent plusieurs scénarii possibles avec une évolution plus ou moins rapide du climat. Ces modèles climatiques prévoient un réchauffement global et un changement des régimes des précipitations, qui aboutissent à un éventail d'incidences sur les ressources en eau, parmi lesquels un nombre croissant d'événements climatiques extrêmes (les crues ou les canicules par exemple en Europe) (Fiel et *al.*, 2012). Il s'en suivrait une augmentation des précipitations en hiver et au printemps et de fortes diminutions en période estivale conduisant ainsi à des épisodes de sécheresse plus ou moins intenses succédant à des périodes d'engorgements en eau des sols. Les climatologues rapportent aussi les rôles non négligeables des écosystèmes forestiers vis-à-vis de l'eau. En effet, les forêts occupent une superficie comparable à celle occupée par les cultures et les pâturages combinés. En France métropolitaine cette superficie est égale à 25% du territoire (source IFN) et en plus des enjeux commerciaux, les forêts jouent un rôle déterminant dans l'approvisionnement, la quantité et la qualité de l'eau. Selon le

Tableau 1 : Caractéristiques des deux essences de chênes : *Quercus robur* et *Quercus petraea*.

Espèce	<i>Quercus robur</i> L.	<i>Quercus petraea</i>
Nom commun	Chêne pédonculé	Chêne sessile ou rouvre
Profil	triangulaire, couvert aéré, branches coudées	rectangulaire, ramifications régulières en éventail
Pétiole	très court	feuilles pétiolées
Gourmands	s'en couvre facilement	peu de gourmands
Gland	sur le long pédoncule	non pédonculé
Fissures	longitudinales raccordées par des fissures transversales	longitudinales et transversales
Tolérance	à l'ennoyage	à la sécheresse
Réaction face à l'ennoyage	développement plus important des racines (principalement sur horizons secs)	développement freiné moins spécifiquement par horizons de surface
Réaction face à la sécheresse	développement plus ralenti au niveau cambial et des pousses foliaires	développement moins ralenti au niveau cambial et des pousses foliaires

GIEC, la protection des forêts pourrait avoir des effets bénéfiques sur l'atténuation des sécheresses et des crues. Dans cette perspective, il faut que les écosystèmes forestiers soient capables de s'adapter et de développer une certaine tolérance à des conditions stressantes comme l'hypoxie racinaire due à l'engorgement ou la succession d'épisodes de sécheresse.

2.2.DEPERISSEMENT

Au cours des dernières années, des dépérissements ont été observés dans les forêts en Europe. Parmi les espèces prioritairement touchées se trouve le chêne pédonculé (Delatour, 1990). Les forêts tempérées sont, en grande partie, constituées de l'association à base de chênes sessiles, *Quercus petraea*, et pédonculés, *Quercus robur* (Tableau 1) (Dickson et al., 1996). En Europe, 30 à 40% de la superficie est occupée par ces deux essences.

Cet état de dépérissement est une détérioration prolongée de l'apparence et de la croissance des arbres. En général, la cause d'un tel phénomène est non immédiatement identifiable avec certitude. Plusieurs facteurs, abiotiques (environnement) ou biotiques (insectes, champignons parasites), peuvent se combiner et accélérer le processus entraînant dans un certain cas une issue fatale pour l'arbre. L'origine de ces dépérissements peut être de plusieurs ordres et passe souvent par un affaiblissement de l'arbre, le rendant plus vulnérable à une seconde contrainte de même ordre ou au contraire d'origine tout autre (Delatour, 1990). Etudier les réponses de ces deux essences aux futures contraintes environnementales est donc un élément essentiel, aussi bien pour l'écologie que pour le domaine économique.

2.3.SECHERESSE PRECOCE

La quantité d'eau dans un sol est principalement la résultante, entre autres, de l'apport d'eau par les précipitations et de l'évapotranspiration des végétaux et du sol. Au fur et à mesure de l'avancée dans la saison de végétation, la transpiration des végétaux augmentant et les apports diminuant, la disponibilité en eau du sol diminue fortement. Passé un certain seuil, cette diminution peut entraîner un déficit hydrique chez l'arbre. Ce déficit va engendrer une perte en eau de tous les organes de la plante, jusqu'au sol, perte en eau mesurable dans le continuum sol-plante-atmosphère par le potentiel hydrique, Ψ_w qui détermine les échanges au sein de ce continuum. Par définition, le potentiel hydrique maximal est égal à zéro, c'est le potentiel hydrique de l'eau pure (eau libre). L'eau circule toujours dans le sens des potentiels hydriques les plus élevés (proche de zéro) vers les potentiels hydriques les plus négatifs (dans l'atmosphère). Ainsi, un gradient négatif de potentiel hydrique du sol aux feuilles de la plante s'installe au travers de la plante et déshydrate à chaque niveau les cellules de la plante, d'autant plus que la disponibilité en eau dans le sol devient limitant. Le facteur hydrique est

donc un élément important de la productivité des chênes (Aussenac et *al.*, 1983). Plusieurs stratégies peuvent être mises en place telle l'évitement ou la tolérance. Certaines des espèces les plus tolérantes à la sécheresse ferment leurs stomates pour éviter une trop importante transpiration et une forte baisse du potentiel hydrique foliaire afin de limiter en particulier la progression de l'embolie gazeuse dans les vaisseaux conducteurs xylémiens (Cochard & Tyree, 1990). D'autres possèdent la capacité de changer anatomiquement en réponse au stress environnemental en adoptant un système racinaire profond, ce qui leur permet d'assurer une alimentation en eau plus continue (Acherar et *al.*, 1991 ; Bréda et *al.*, 1993 ; Dickson et *al.*, 1996) D'après Dickson (1996) il n'y a pas de stratégies communes en réponse au stress hydrique chez le chêne. Néanmoins, il existe des adaptations morphologiques (feuilles, tiges, racines) et physiologiques (conductance stomatique, potentiel hydrique, fixation photosynthétique...). Chez *Q. petraea*, la sécheresse induit une baisse des sources de carbone à court terme. Sur le long terme, un manque de carbone diminue la croissance de l'arbre (Leushner et *al.*, 2000). Il a aussi été remarqué que *Q. petraea* possède un système racinaire s'enfonçant profondément dans le sol (Bréda et *al.*, 1993). Cette morphologie lui permet une meilleure tolérance à la sécheresse que *Q. robur*. De plus, *Q. petraea* diminue sa transpiration dès que le sol se dessèche légèrement. Cette capacité lui permet de ralentir l'assèchement du sol en consommant moins d'eau que les autres espèces (Aussenac et *al.*, 1983).

2.4.ENNOYAGE

La période hiverno-printanière est marquée par l'augmentation d'ennoyage conduisant à une forte réduction de l'air présente dans le sol. De cette augmentation résulte un engorgement du sol et des conditions d'hypoxie des racines, voire d'anoxie des végétaux se trouvant dans cette zone saturée. L'hypoxie influence l'alimentation hydrique et minérale de la flore qui se répercute sur le développement et la survie de celle-ci. En effet, l'engorgement d'un sol par de l'eau induit des réactions d'oxydo-réduction et de dénitrification entraînant une modification des minéraux composant l'environnement direct des racines.

D'après l'étude réalisée par l'équipe de Folzer et *al.* (2006), les chênes présentent deux types de réponses à l'ennoyage : i) une première réponse à court terme (dans les premiers jours), appelée réponse initiale, comprend une baisse temporaire de potentiel hydrique racinaire et une baisse d'absorption en eau. ii) une réponse à plus long terme (trois à quatorze jours) durant laquelle se développent des caractères d'adaptations tels qu'un arrêt de croissance aérienne et racinaire, le développement de structures spécifiques (lenticelles hypertrophiées, aérénchymes...), l'accumulation de racines adventives, l'augmentation de la mortalité

racinaire et la réallocation de la biomasse vers les racines (Parelle et *al.*, 2006 ; Folzer et *al.*, 2006).

Certaines de ces réponses sont plus spécifiques d'une espèce que d'une autre. En effet, une quantité plus importante de lenticelles a été retrouvée chez *Q. robur* ainsi que la présence de racines adventives et d'aérenchymes (inexistants chez *Q. petraea*). Une diversité intra-spécifique des réponses plus importante chez *Q. robur* est observée. Ces caractéristiques font que *Q. robur* est plus tolérant à l'ennoyage que *Q. petraea*. La résistance ou la tolérance de *Q. robur* et de *Q. petraea* à l'ennoyage ou à la sécheresse ont donc été largement étudiées, mais chaque contrainte séparément. Peu d'études ont été menées sur l'impact de la succession de ces deux contraintes hydriques (ennoyage suivi de sécheresse) sur le développement de *Q. robur* et de *Q. petraea*. En particulier dans le cadre du dépérissement du chêne, nous faisons l'hypothèse que c'est la succession de ces contraintes qui favorise ce phénomène.

2.5.OBJECTIFS

Notre objectif principal a donc été de caractériser les réponses morphologiques et physiologiques des systèmes racinaires et aériens de *Q. robur* et *Q. petraea* dans le cadre spécifique de la succession ennoyage – sécheresse.

3. MATERIEL ET METHODES

3.1.MATERIEL VEGETAL ET DISPOSITIF EXPERIMENTAL

Des plants âgés de 2 ans de *Q. robur* et *Q. petraea* issus de pépinière ont été rempotés au mois de mars 2011 dans des pots de 30 l avec un sol riche à pH 6. Durant l'année 2011 ils ont été élevés dans des conditions optimales de croissance sur le site du Brézet de l'INRA de Clermont-Ferrand. Les chênes ont été irrigués automatiquement une fois par jour à 00h30 avec environ 1.5 l d'eau sauf en condition de sécheresse. Au total 100 plants de chacune des espèces ont été étudiés.

Une station météorologique enregistre les données de rayonnement global, rayonnement photosynthétiquement actif (PAR), précipitations, température et de l'humidité, l'air, vitesse et direction du vent. Une partie des plants a été placée en 2012 sur un ensemble de 80 balances permettant de suivre le poids de chaque pot au pas de temps semi-horaire (voir plus bas).

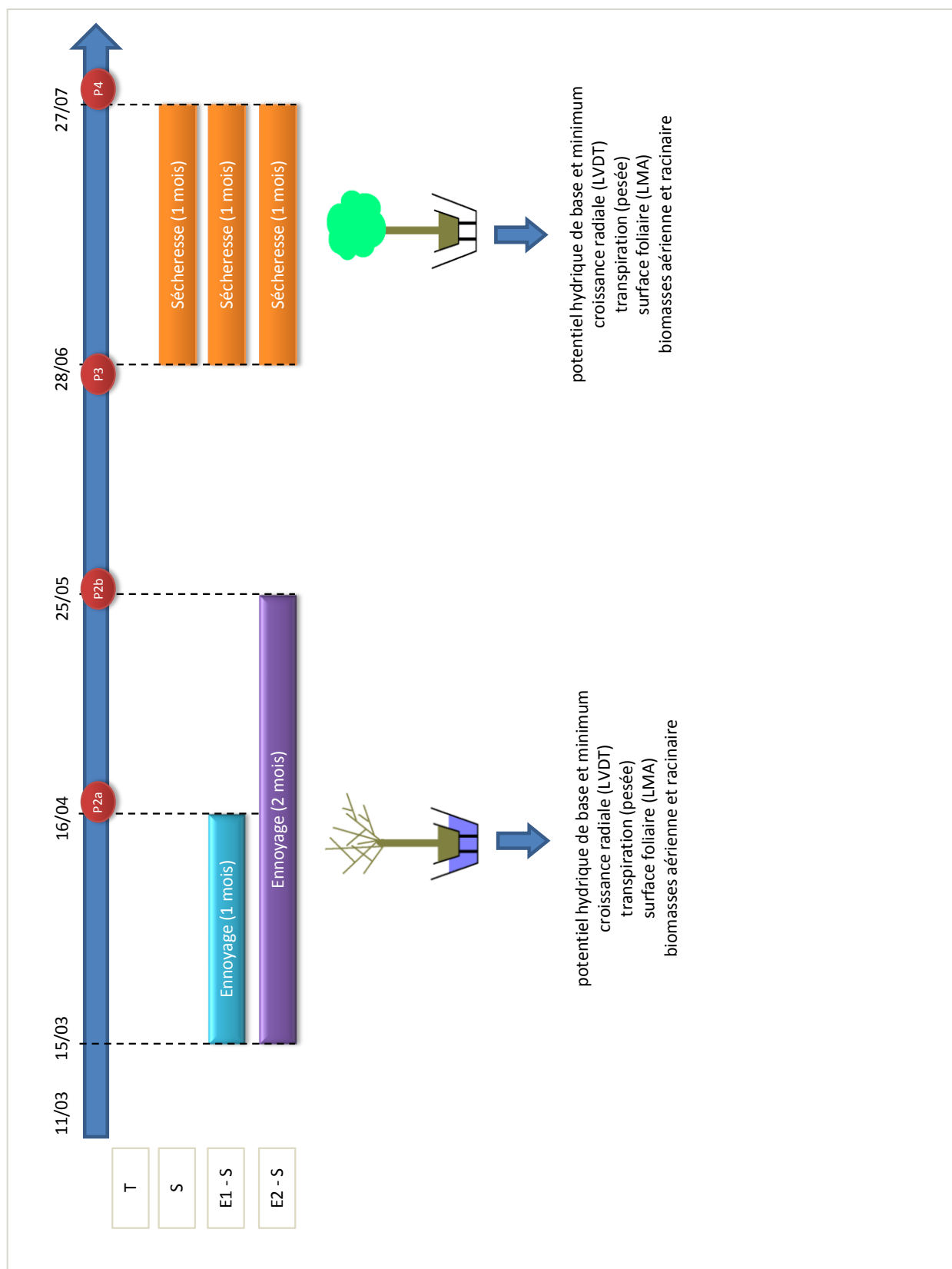


Figure 1 : Schéma récapitulatif des manipulations

T : Témoin ; S : Sécheresse ; E1-S : Ennoyage et Sécheresse ; E2-S : Ennoyage et Sécheresse ; P : Prélèvement

3.2.CONDITIONS EXPERIMENTALES

En 2012, deux contraintes environnementales ont été appliquées de façon séparées ou combinées (Figure 1) sur l'ensemble des plants.

3.2.1. ENNOYAGES

Pour reconstituer une situation d'hypoxie racinaire, 60 pots ont été plongés dans des containers de 50 l remplis d'eau de manière à avoir les $\frac{3}{4}$ du volume de terre continuellement ennoyées (soit sur une hauteur de sol de 22 cm de terre sur 30 cm au total) à partir du 15 mars 2012. Pour la moitié des pots ennoyés, l'ennoyage a été stoppé au 16 avril 2012, au moment du débourrement, soit après un mois de traitement. Pour la seconde moitié, l'ennoyage a été stoppé le 25 mai 2012, soit après plus de deux mois de traitement.

3.2.2. SECHERESSE PRECOCE

A partir du 28 juin 2012, tous les pots ont été bâchés afin d'empêcher tout apport d'eau via les précipitations et de limiter l'évaporation de la surface du sol. Les gouttes-à-gouttes servants à l'irrigation ont été retirés sauf pour les plants témoin dont l'irrigation reste supérieure à la transpiration journalière (drainage quotidien). Deux irrigations manuelles de 500 ml ont été administrées à l'ensemble des arbres les 13 et 20 juillet 2012. La sécheresse a été stoppée le 27 juillet 2012.

Ainsi, quatre lots d'arbres ont été définis : témoin (T), 1 mois de sécheresse uniquement (S), 1 mois d'ennoyage et un mois de sécheresse (E1-S) et 2 mois d'ennoyage et un mois de sécheresse (E2-S).

3.3.MESURES

Différentes mesures ont été réalisées lors de ce stage dans le but de suivre l'évolution de la croissance des jeunes chênes et leurs réponses spécifiques aux stress appliqués. Certaines de ces mesures sont destructives (biomasse en particulier) et ont nécessité de multiplier le nombre d'arbre par traitement pour tenir compte des prélèvements (5 arbres/espèce à chaque prélèvement) tout au long de l'expérimentation. Ces prélèvements sont réalisés au début et à la fin de chaque traitement (Figure 1). D'autres mesures sont réalisées en continu pendant toute l'expérimentation (croissance en diamètre) ou pour caractériser un traitement (détermination de la transpiration pendant la sécheresse). Enfin des mesures complémentaires et ponctuelles permettent également de caractériser l'impact des traitements en terme d'état hydrique (potentiel de base, potentiel foliaire minimale), d'échanges gazeux (conductance

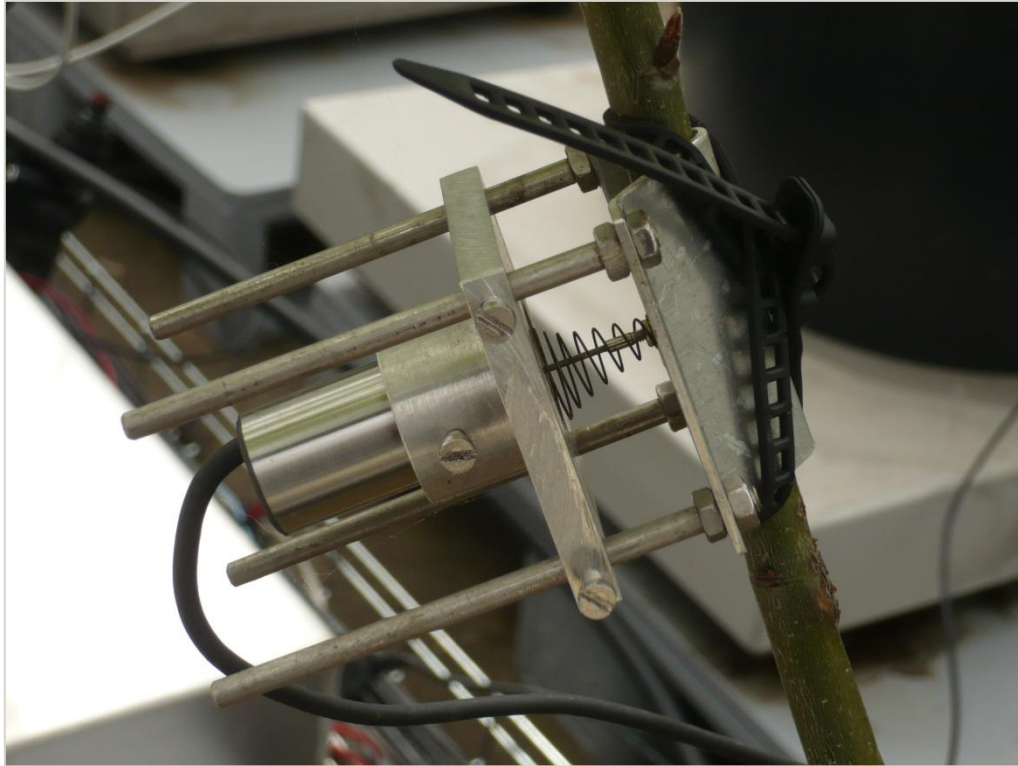


Figure 2 : Mesure de la croissance radiale via un capteur LVDT (source INRA, 2012)

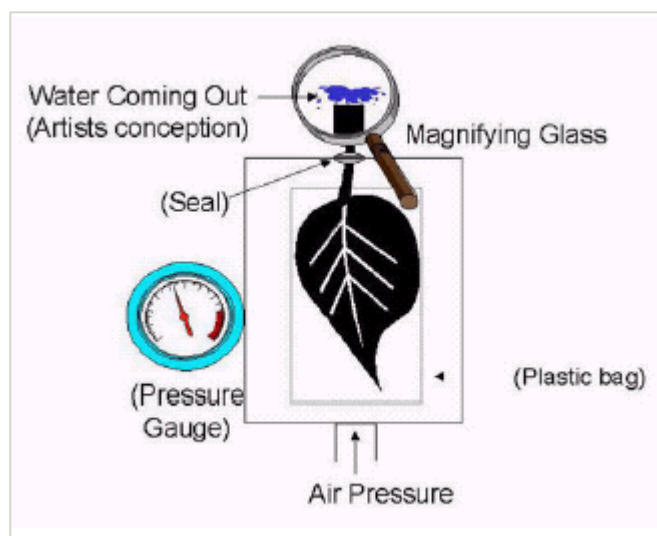


Figure 3: Principe de la chambre à pression

stomatique et photosynthèse foliaire (non présentées)), de flux hydrique (embolie (non présentée), transpiration) ou de croissance (surface foliaire, LMA, croissance en hauteur).

3.3.1. SUIVI DE LA PHENOLOGIE ET DE LA CROISSANCE PRIMAIRE

Les dates de débourrement sont déterminées grâce à la fiche fournie par le site www.obs-saisons.fr (cf. Annexe 1). Les chênes qui ont atteint le stade n°9 suivant les normes BBCH sont considérés comme débourrés.

3.3.2. SUIVI DE LA CROISSANCE EN DIAMETRE DES TRONCS : LE LVDT

Les variations de diamètre sont quantifiées via un capteur « Linear Variable Differential Transformer » (LVDT) porté par un porte-capteur solidaire de l'organe à mesurer. Ce capteur électronique est composé d'une tige en fer circulant librement dans une bobine (champ magnétique) et collé au tronc de l'arbre par l'intermédiaire d'une goutte de silicone et un ressort souple pour assurer un meilleur contact lors de l'installation et limiter ainsi l'épaisseur de colle (Figure 2). Lors des déplacements de l'aiguille métallique dans la bobine, liés aux variations de dimension en diamètre du tronc, la tension de sortie du capteur varie proportionnellement au déplacement de l'aiguille. Cette tension en mV est converti en positionnement (P) tel que :

$$P (\mu\text{m}) = \text{Tension} / (\text{Alimentation} \times \text{Coefficient})$$

L'alimentation est fixée à 10V. Le coefficient est étalonné pour chaque capteur ($\text{mV.V}^{-1}.\text{mm}^{-1}$). Parmi les 200 plants, 24 ont été équipés de LVDT juste après le débourrement de ceux-ci. Chaque lot de plant des deux espèces est représenté de façon équitable (n=3 par traitement et par espèce).

3.3.3. POTENTIEL HYDRIQUE FOLIAIRE : METHODE DE LA CHAMBRE A PRESSION

La mesure du potentiel hydrique foliaire permet de caractériser l'état hydrique de l'organe dont le ψ est le plus négatif à l'échelle de la plante. Lorsque la feuille transpire, les cellules de la feuille cèdent de l'eau au flux de transpiration et diminuent son potentiel hydrique. La mesure de cet état hydrique foliaire s'effectue à l'aide d'une chambre à pression de Scholander (Scholander et al., 1965), dont le principe est illustré en Figure 3. Deux mesures sont effectuées : le potentiel de base, ψ_{base} , avant le lever du jour (à 3-5h) le flux transpiratoire étant nul, le potentiel hydrique s'équilibre sur le continuum sol – plante et ψ_{base} est proche du potentiel hydrique du sol et le potentiel minimal journalier, ψ_{min} (à 14h au midi solaire) qui correspond au stress hydrique maximal. Deux à trois feuilles par arbre sont prélevées et mesurées à la chambre à pression pour ces deux mesures. Cinq arbres par

traitement et par espèce sont mesurés une fois par semaine afin d'observer l'évolution de l'état hydrique.

3.3.4. *TRANSPIRATION : METHODE DES PESEES*

La transpiration est déterminée par pesée (Mingeau et *al.*, 2001). Quatre-vingts des 200 plants, soit quarante par espèce, sont positionnés sur des balances (Arpege Master K, précision 100g). Par espèce, nous suivons les poids de : 5 plants Témoin, 5 plants E1-S, 15 plants E2-S et 15 plants S. Les balances enregistrent le poids de chaque pot toutes les 10 minutes. Cette valeur est la moyenne des poids relevés chaque minute. Seules les transpirations de la période de sécheresse (du 20 juin 2012 au 3 août 2012) seront analysées dans cette étude. Pour obtenir la transpiration journalière (T), le calcul suivant est appliqué :

$$T \text{ (g. jour}^{-1}\text{)} = \text{Poids maximal}_j - \text{Poids minimal}_j$$

Pour les plants témoin, l'irrigation est prise en compte. La valeur maximale utilisée est celle après le drainage de l'eau du pot.

Un coefficient de normalisation (C_n°) est calculé pour chaque arbre par rapport à la transpiration moyenne des arbres témoins sur la période du 20 au 27 juin (période durant laquelle tous les arbres sont irrigués jusqu'à la capacité au champ):

$$C_n^\circ = \text{Moyenne } T_{n^\circ \text{ semaine}} / \text{Moyenne } T_{\text{témoins semaine}}$$

Ce coefficient traduit principalement les différences de surface foliaire entre arbre avant l'application de la sécheresse. Il permet ainsi de normaliser l'ensemble des données de transpiration des arbres selon :

$$T_{n^\circ_j} \text{ (g.jour}^{-1}\text{)} = T / C_{n^\circ}$$

Les transpirations relatives journalières sont aussi calculées :

$$TR (\%) = T_{n^\circ_j} / \text{moyenne } T_{\text{témoins}}$$

Chaque espèce est considérée indépendamment l'une de l'autre pour la normalisation et seules les transpirations relatives seront comparées dans les résultats. Les journées de pluie et d'irrigation manuelle, où la pesée est fortement perturbée et où le calcul de transpiration devient peu fiable, sont retirées des graphiques.

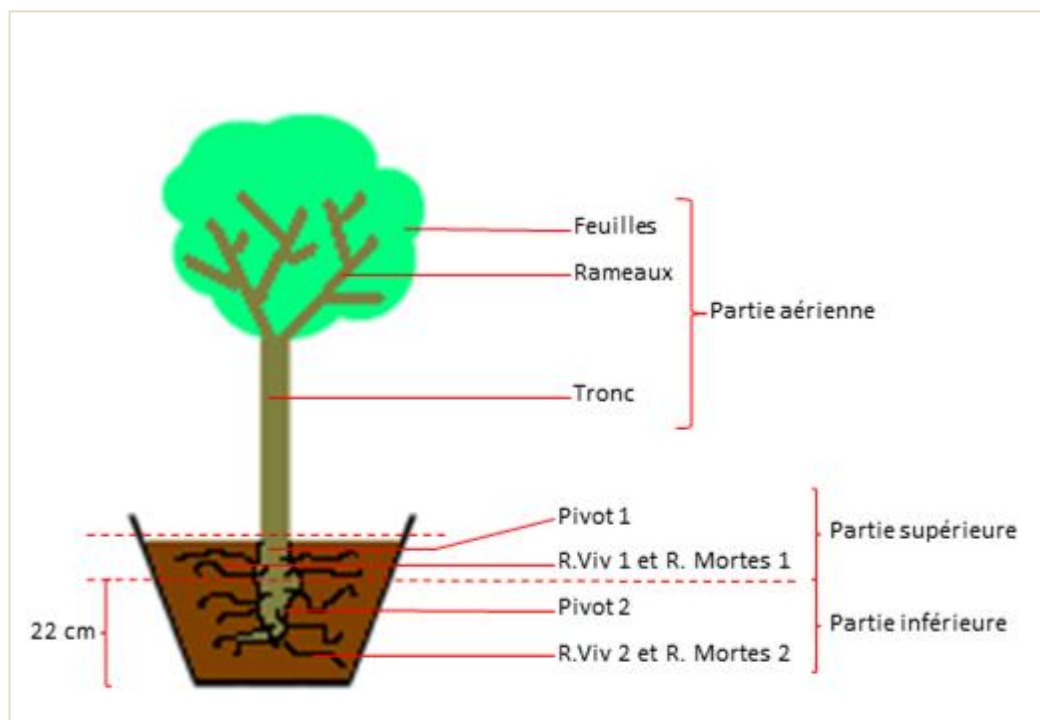


Figure 4 : Schéma du découpage des zones de prélèvements. R.Viv 1 : Racines vivantes de la partie supérieure de la motte. R. Mortes 1 : Racines Mortes de la partie supérieure de la motte. R. Viv 2 : Racines Vivantes de la partie inférieure de la motte. R. Mortes 2 : Racines Mortes de la partie inférieure de la motte.

3.3.5. BIOMASSE AERIENNE ET RACINAIRE

A chaque prélèvement (P2a, P2b, etc...), les différents compartiments des arbres sélectionnés sont isolés pour en déterminer leur biomasse. Les feuilles sont prélevées et gardées au frais à 4°C pour la détermination ultérieure de la surface foliaire (voir plus loin). La partie ligneuse aérienne est décomposée entre le tronc à partir du collet, des éventuels rejets et des rameaux. La partie souterraine est découpée en 2 sous-parties: du collet aux 8-10 premiers centimètres (partie souterraine supérieure), et les 22 derniers centimètres (partie souterraine inférieure, Figure 4). La partie supérieure est considérée comme une zone de sol aux conditions hydriques optimales (non ennoyée, identique au sol des témoins). La partie inférieure est celle ennoyée pour les traitements E1 et E2. Les compartiments souterrains sont décomposés entre le pivot et les racines, elles-mêmes triées visuellement entre racines vivantes (stèle blanche, certaine résistance et élasticité avant de se déchirer) et racines mortes (cortex et stèle noire, flétries et moins « élastiques »). Les racines et le pivot sont extraits manuellement en cassant la motte de terre, puis lavés à l'eau courante. Les compartiments prélevés sont mis à sécher à l'étuve à 60°C pendant 48h avant d'être pesés.

3.3.6. LMA : MASSE FOLIAIRE PAR UNITE DE SURFACE

A la suite des prélèvements, les feuilles conservées en chambre froide à 4°C sont tout d'abord dénombrées. La longueur de feuille d'un sous-échantillon de 50 feuilles par arbre est déterminée et leur surface mesurée individuellement par le planimètre LI-3000 A (LiCor, Lincoln, USA). Puis la surface foliaire totale (SF) par arbre est mesurée. Les feuilles sont ensuite placées à 60°C pendant 48h puis pesées. La masse surfacique (Leaf Mass Area : LMA) est ensuite calculée selon:

$$\text{LMA (g.m}^{-2}\text{)} = \text{Poids sec} / \text{SF}$$

Ce n'est qu'à partir des prélèvements P2b qu'il y a présence de feuilles. Le LMA ne peut donc pas être calculé pour les prélèvements P1 et P2a.

3.3.7. ANALYSES STATISTIQUES

Les résultats sur les biomasses et les LMA ont été analysés par analyse de covariance (ANCOVA) en prenant le diamètre du tronc des arbres mesuré en mars 2012 comme covariable. Elle permet de tenir compte de dimensions d'arbres différentes au départ de l'expérimentation (avant l'ennoyage). Les effets testés sont l'identité de l'espèce et le traitement et leurs interactions. Quand l'analyse de variance a donné des différences significatives, les moyennes des différents traitements ont été séparées par la méthode des

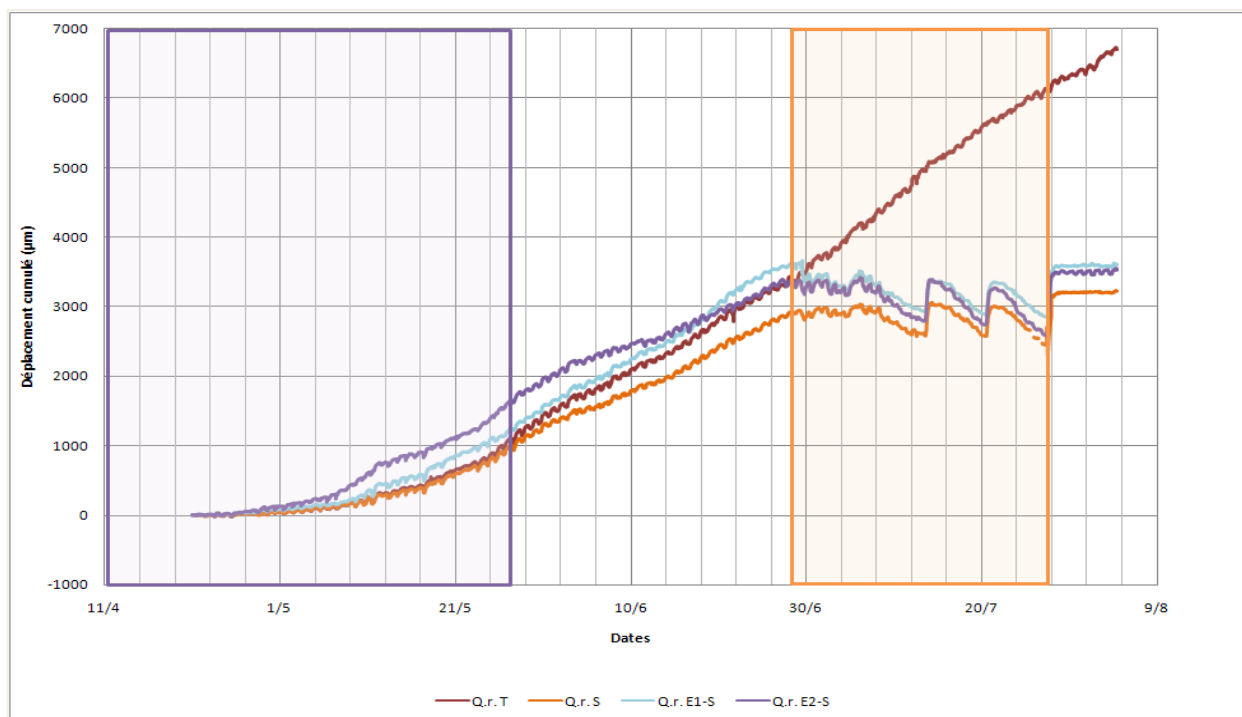


Figure 5: Evolution de la croissance moyenne en diamètre des troncs (courbes traits pleins) de *Quercus robur* (Q.r.) durant la phase d'ennoyage (rectangle violet) et de sécheresse (rectangle orange) soumis à quatre traitements (T : Témoin, S : Sécheresse, E1-S : un mois d'ennoyage et un mois de sécheresse, E2-S : deux mois d'ennoyage et un mois de sécheresse).

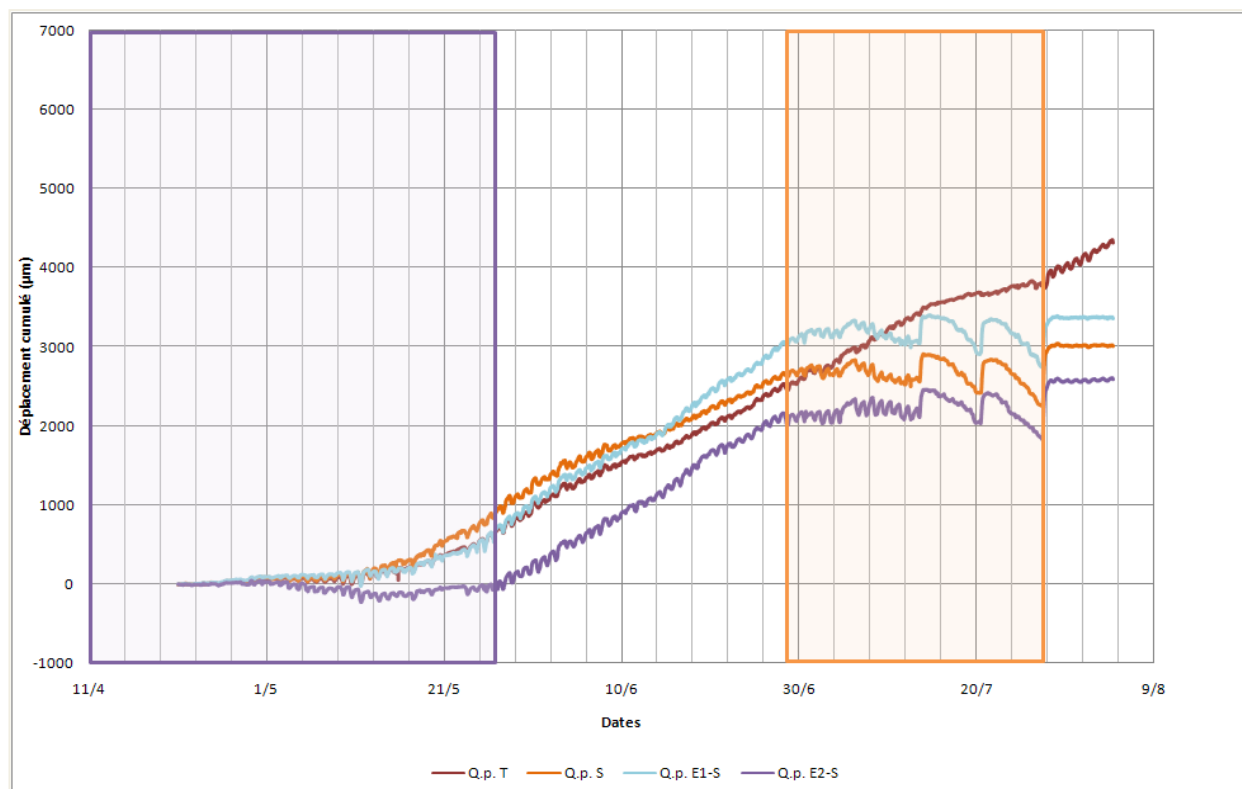


Figure 6 : Evolution de la croissance moyenne en diamètre des troncs (courbes traits pleins) de *Quercus petraea* (Q.p.) durant la phase d'ennoyage (rectangle violet) et de sécheresse (rectangle orange) soumis à quatre traitements (T : Témoin, S : Sécheresse, E1-S : un mois d'ennoyage et un mois de sécheresse, E2-S : deux mois d'ennoyage et un mois de sécheresse).

plus petites différences significatives (LSD) à $\alpha = 5\%$. Les analyses ont été réalisées avec le programme Statgraphics.

4. RESULTATS ET DISCUSSION

4.1. SUIVI DE LA PHENOLOGIE ET DE LA CROISSANCE PRIMAIRE

Q. robur a présenté un débourrement plus précoce que *Q. petraea*. En effet, les plants de *Q. robur* ont débourré aux alentours du 4 avril 2012. Tandis que les plants de *Q. petraea* ont débourré entre le 15 et le 16 avril 2012.

4.2. LVDT

Sur la figure 5, nous pouvons observer l'évolution de la croissance en diamètre des troncs de *Q. robur* durant les traitements d'ennoyage et de sécheresse. Nous remarquons que lors de l'ennoyage (encadré violet) les pentes de croissance sont faibles même pour les plants témoins (plants T et S à ces dates), elles présentent des pentes de croissance similaires. L'ennoyage (E1) ne semble pas affecter la croissance des arbres de *Q. robur*. Au contraire, l'ennoyage post-débourrement (E2) semble même favoriser la croissance des arbres par comparaison aux témoins (T et S). Conformément à la littérature, où *Q. robur* est réputé tolérant à l'hypoxie racinaire, nous retrouvons un résultat dans ce sens pour le traitement E2-S où la croissance cambiale semble favorisée dans ces conditions. Pendant la phase de ressuyage (entre l'encadré violet et l'encadré orange) les plants ne sont soumis à aucun stress. Les courbes observées montrent une croissance assez équivalente chez tous les arbres. A partir de l'arrêt de l'irrigation pour les plants traités (29 juin 2012, encadré orange), les plants témoins (T) se démarquent en poursuivant leur croissance. Nous observons un arrêt de croissance pour les arbres stressés à partir du 30 juin 2012 puis une contraction du tronc. Les valeurs diminuent de 3500 μm à 2500 μm soit une perte de 1000 μm correspondant à la perte en eau des cellules de l'écorce au profit de la transpiration. Les reprises de « croissance » (13 et 20 juillet 2012) sont dues aux irrigations de survie ($\frac{1}{2}$ l), elles ont permis la réhydratation des cellules de l'écorce, mais pas la reprise de croissance. A la fin de la sécheresse, nous remarquons une différence de plus de 4000 μm entre les arbres témoins et stressés : soit un pourcentage de perte de croissance compris entre 53 et 57% des arbres traités par rapport aux arbres témoins. La sécheresse a donc eu un fort impact sur la croissance en diamètre des troncs des plants de *Q. robur* et plus d'une semaine après le retour du régime normal d'irrigation, la croissance en diamètre reste toujours nulle.

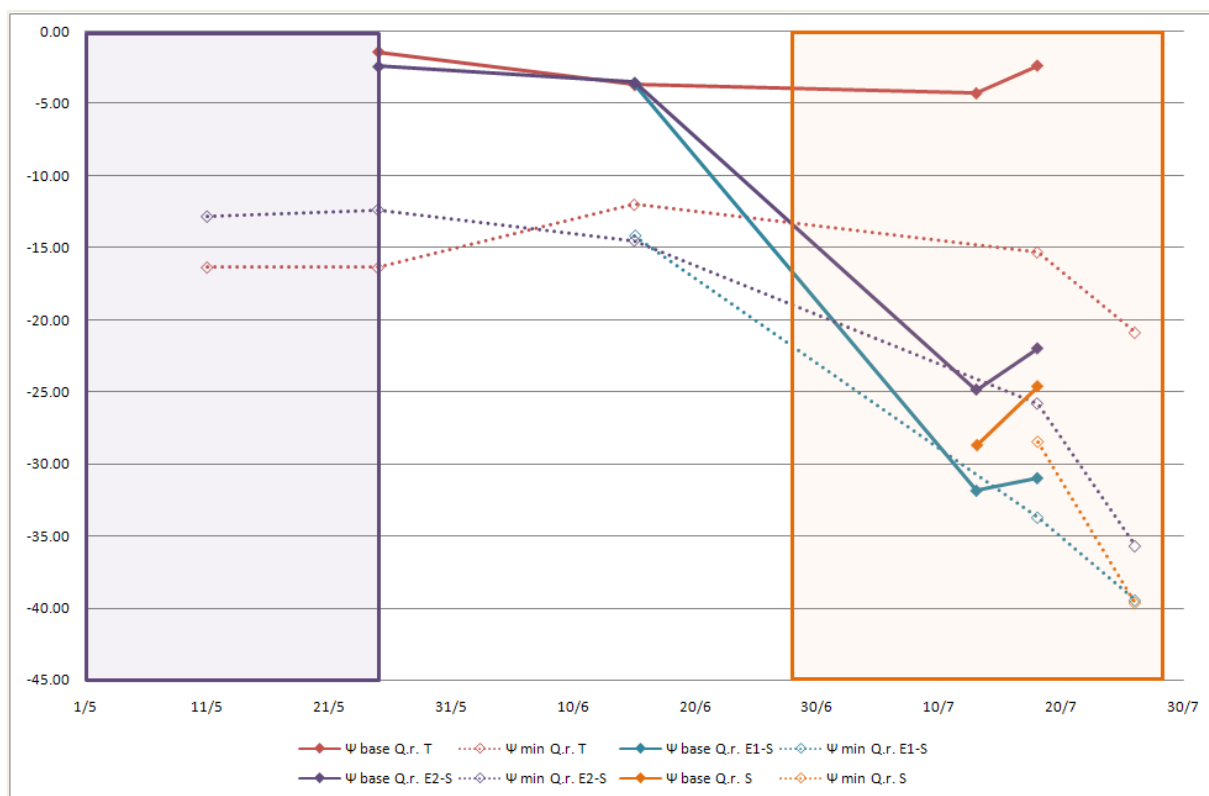


Figure 7: Evolution des potentiels de base moyens (courbes traits pleins) et des potentiels minima moyens (courbes pointillées) de *Quercus robur* (Q.r.) durant la phase d'ennoyage (rectangle violet) et de sécheresse (rectangle orange) soumis à quatre traitements (T : Témoin, S : Sécheresse, E1-S : un mois d'ennoyage et un mois de sécheresse, E2-S : deux mois d'ennoyage et un mois de sécheresse).

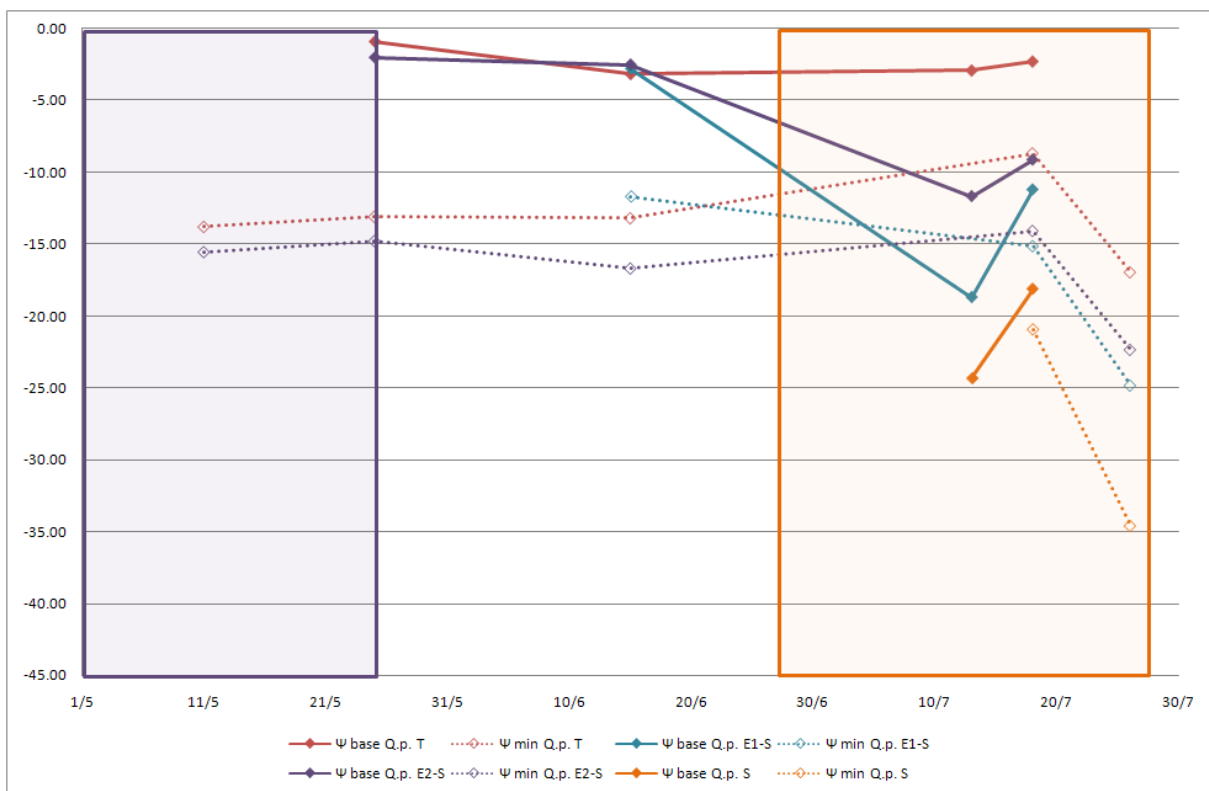


Figure 8: Evolution des potentiels de base moyens (courbes traits pleins) et des potentiels minima moyens (courbes pointillées) de *Quercus petraea* (Q.p.) durant la phase d'ennoyage (rectangle violet) et de sécheresse (rectangle orange) soumis à quatre traitements (T : Témoin, S : Sécheresse, E1-S : un mois d'ennoyage et un mois de sécheresse, E2-S : deux mois d'ennoyage et un mois de sécheresse).

Sur la figure 6, nous observons pour *Q. petraea* une légère croissance des plants non ennoyés (encadré violet) ou ennoyés avant le débourrement (E1-S). A la fin de l'ennoyage, le 25 mai 2012, les arbres ont acquis 500 μm , alors que les arbres E2-S ne présentent aucune croissance. L'ennoyage post-débourrement (E2-S) a donc cette fois eu un impact marqué sur la croissance des plants de *Q. petraea* en stoppant toute croissance contrairement à *Q. robur*. La période de ressuyage permet une reprise de la croissance des arbres E2-S très rapidement, croissance qui est à nouveau stoppée lors de la sécheresse. Le diamètre des troncs commence à se contracter à partir du 5 juillet 2012, soit 12 jours après le début du stress. Les arbres n'ayant pas subi l'ennoyage (S) montrent une perte de 600 μm . Tandis que les plants affectés par l'ennoyage (E1-S et E2-S) affiche une perte de 700 μm . A la fin de la sécheresse, nous notons une différence de 1200 μm entre les arbres stressés et témoins soit un pourcentage de perte compris entre 27 et 52%. La sécheresse a donc un impact sur la croissance des plants de *Q. petraea*.

En résumé, les plants témoins de *Q. robur* présentent en moyenne une croissance radiale plus importante de 62% par rapport aux plants témoins de *Q. petraea*. *Q. robur* a donc tendance à plus croître en diamètre que *Q. petraea*. Nous avons aussi remarqué une sensibilité à l'ennoyage de la part de *Q. petraea* alors que pour *Q. robur* l'engorgement en eau du sol semble stimuler la croissance. Néanmoins, les deux espèces de chênes arrêtent leur croissance lors d'une sécheresse. Elles ne présentent pas de reprise de croissance une semaine après l'arrêt de la sécheresse (précédée ou non d'une période d'ennoyage). Nous remarquons un plus grand impact de la sécheresse sur la croissance des troncs chez *Q. robur* même si nous observons en moyenne un diamètre des troncs 15% plus important des plants traités de *Q. robur* (S, E1-S et E2-S) par rapport aux plants traités de *Q. petraea*.

4.3.POTENTIEL HYDRIQUE FOLIAIRE

Sur la figure 7, nous pouvons aussi observer l'évolution des potentiels hydriques foliaires de *Q. robur*. Nous remarquons que les arbres témoins possèdent un potentiel hydrique de base stable, autour de -0.294 MPa. Le potentiel minimum reste également stable sauf pour la dernière mesure qui correspondait à une journée particulièrement ensoleillée et chaude. Les potentiels hydriques de base, et minimal des arbres traités chutent fortement pendant la sécheresse pour atteindre des valeurs de -4 MPa, qui correspondent à des tensions pouvant induire de l'embolie gazeuse pour cette espèce selon Cochard & Tyree (1990).

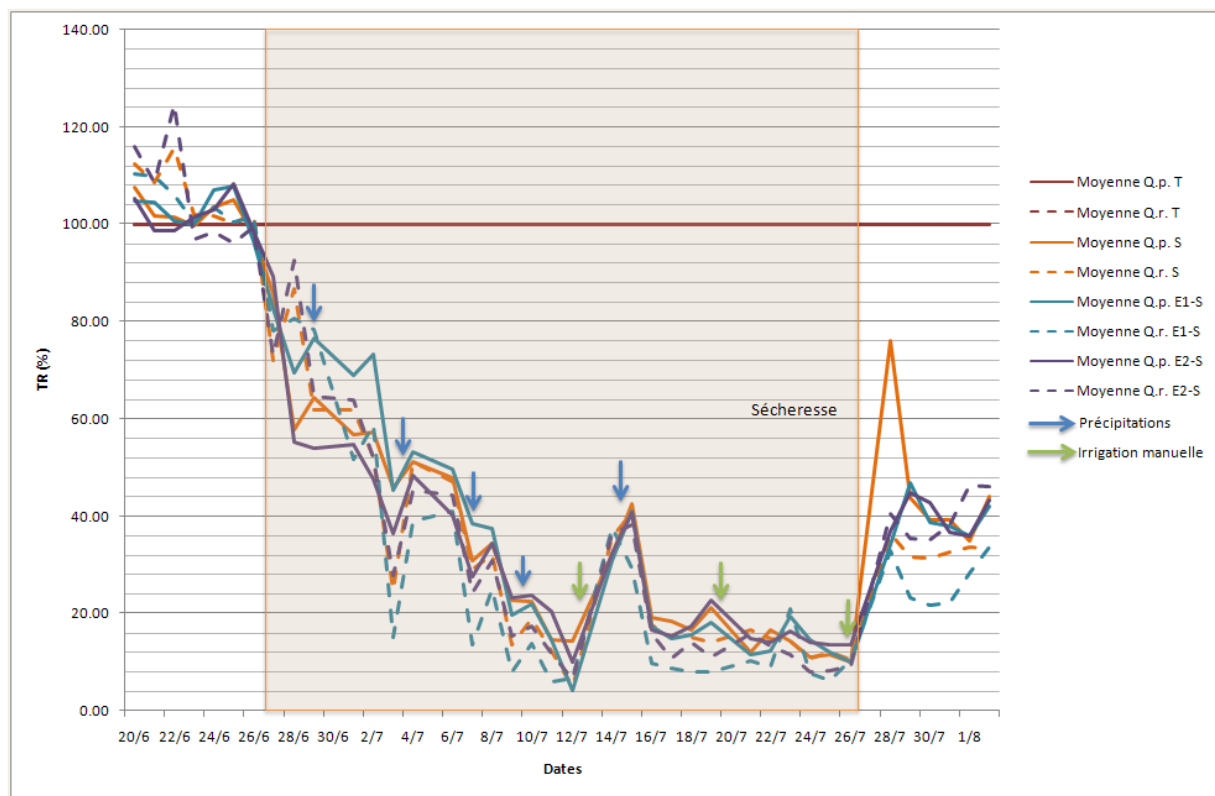


Figure 9 : Transpirations relatives moyennes de *Quercus robur* (Q.r., traits en pointillés) et de *Quercus petraea* (Q.p., traits pleins) durant la phase de sécheresse (encadré orange) soumis à quatre traitements (T : Témoin, S : Sécheresse, E1-S : un mois d'ennoyage et un mois de sécheresse, E2-S : deux mois d'ennoyage et un mois de sécheresse).

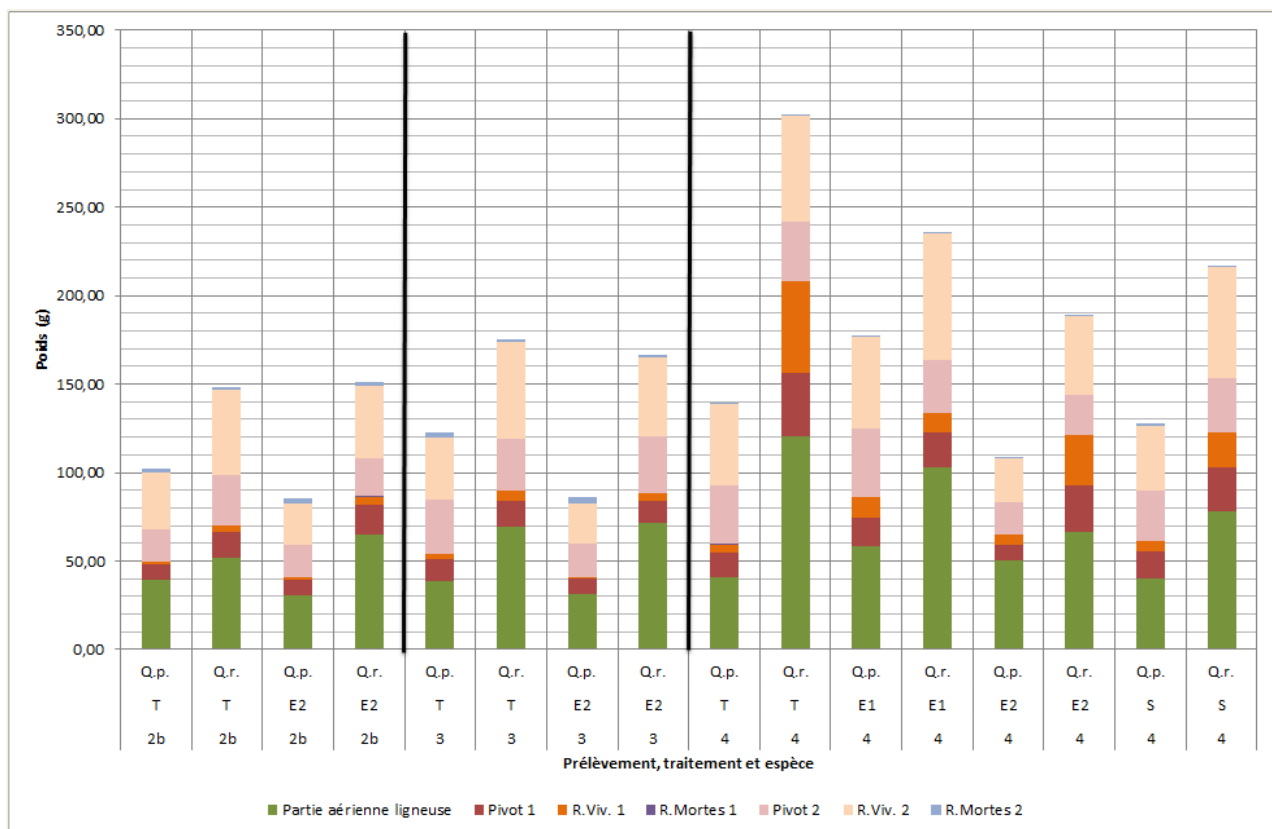


Figure 10: Histogramme empilé des biomasses ligneuses et racinaires chez *Quercus robur* (Q.r.) et *Quercus petraea* (Q.p.) des différents compartiments (Pivot 1 : Pivot de la partie supérieure de la motte, R.Viv. 1 : Racines vivantes hors pivot de la partie supérieure de la motte, R. Mortes 1 : Racines mortes de la partie supérieure de la motte, Pivot 2 : Pivot de la partie inférieure de la motte, R.Viv. 2 : Racines vivantes de la partie inférieure de la motte, R. mortes 2 : Racines mortes de la partie inférieure de la motte) résultants des différents traitements (T : Témoin, S : Sécheresse, E1-S : un mois d'ennoyage et un mois de sécheresse, E2-S : deux mois d'ennoyage et un mois de sécheresse) au cours du temps (Prélèvements : P2b, P3, P4).

La figure 8 montre les mêmes tendances pour le *Q.petraea*. Là également, les valeurs de potentiels de base et minimal sont stables pour les plants témoin. Les potentiels de base des arbres traités chutent fortement au cours de la sécheresse tout comme les potentiels minimaux. La valeur la plus faible avoisine -3.5 MPa contre - 4 MPa pour *Q. robur*.

Ainsi durant la sécheresse, le traitement et l'espèce influence de manière significative les valeurs de potentiels hydriques foliaires ($P < 0.0001$). En effet, suivant le test des étendues multiples, les plants témoins et les plants S forment deux groupes homogènes et distincts. Les plants E1-S et E2-S sont regroupés en un groupe intermédiaire en début de sécheresse. Avec le temps et un impact de la sécheresse de plus en plus fort, les arbres E1-S, E2-S et S forment un même groupe homogène et distinct des arbres témoins.

4.4. TRANSPIRATION RELATIVE

La figure 9 nous montre l'évolution des transpirations relatives en fonction du temps. Nous remarquons une baisse très rapide des transpirations relatives des plants mis en sécheresse. Nous observons également des valeurs de transpirations relatives plus basses chez *Q. robur* que chez *Q. petraea* à partir du 3 juillet 2012 jusqu'à la fin du traitement. En effet, les plants de *Q. robur* (moyenne T témoin = 1.22) ont tendance à plus transpirer que les plants de *Q. petraea* (moyenne T témoin = 1.01). Ils épuisent ainsi plus rapidement la réserve utile en eau des pots. Néanmoins le niveau de transpiration relative atteint en fin de sécheresse est peu différent entre ces 2 espèces (10.02 vs. 11.16 respectivement). Nous observons également une reprise plus rapide des transpirations relatives de *Q. petraea* (50%) à la fin de la sécheresse (29 juillet 2012). Par la suite, la transpiration des plants traités de cette espèce semble plus homogène que celles observées chez *Q. robur*.

4.5. BIOMASSES

L'histogramme présenté en figure 10 nous montre l'évolution des biomasses aériennes et racinaires des différents compartiments récoltés à chaque prélèvement. Ainsi, la biomasse des arbres témoins progresse continuellement. Elle est beaucoup plus importante pour *Q. robur* en comparaison avec *Q. petraea*. On retrouve ici la différence de comportement noté entre les 2 espèces sur le suivi continu de la croissance en diamètre des plants témoins. Néanmoins les évolutions de la biomasse présentées ici sont à nuancer. En effet nous ne disposons pas de clones et les hétérogénéités de dimension des arbres peuvent être fortes. Pour prendre en compte cette hétérogénéité, nos analyses seront d'une part étudiées en tenant compte du

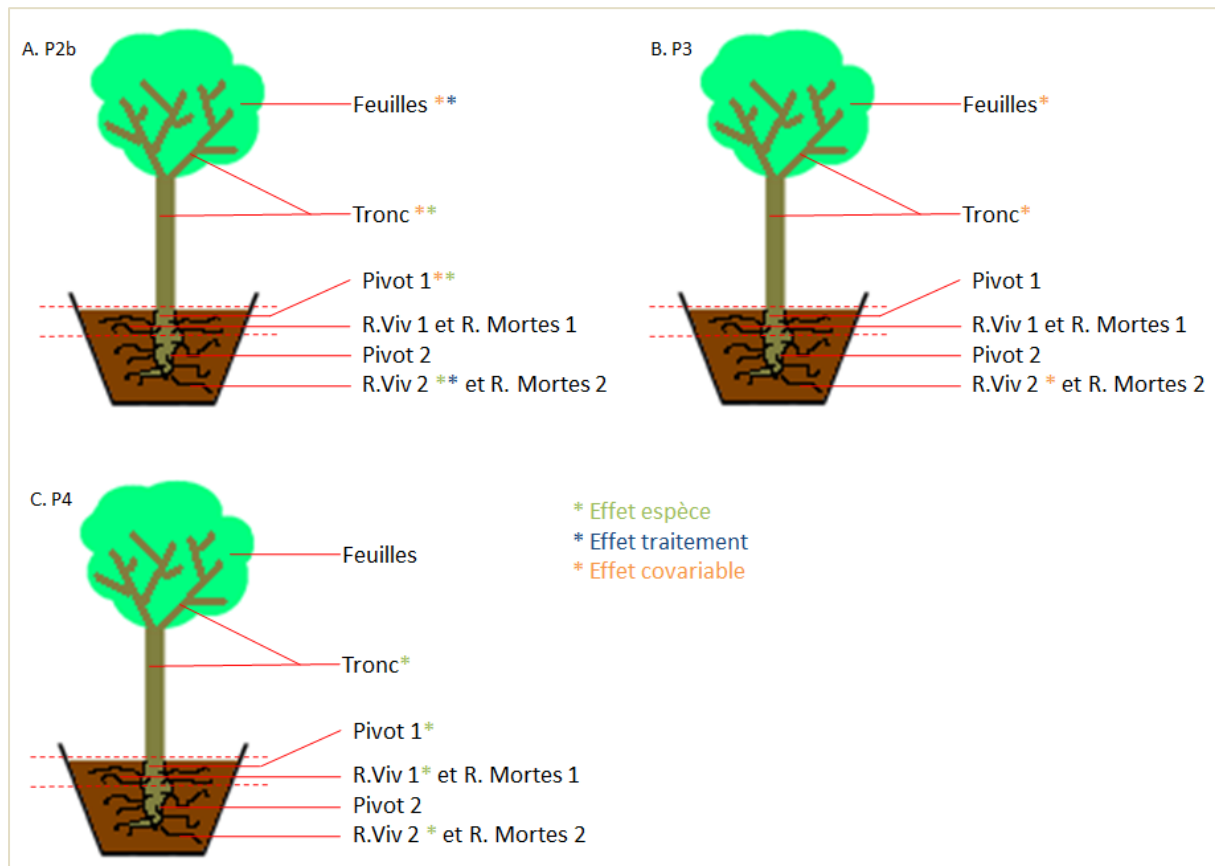


Figure 11 : Schéma récapitulatif des effets significatifs des facteurs espèce (vert), traitement (bleu) et de la covariable diamètre initial des troncs (orange) des différents compartiments (Pivot 1 : Pivot de la partie supérieure de la motte, R.Viv. 1 : Racines vivantes hors pivot de la partie supérieure de la motte, R. Mortes 1 : Racines mortes de la partie supérieure de la motte, Pivot 2 : Pivot de la partie inférieure de la motte, R.Viv. 2 : Racines vivantes de la partie inférieure de la motte, R. mortes 2 : Racines mortes de la partie inférieure de la motte) au cours du temps : **A** : Prélèvement P2b (fin ennoyage de deux mois). **B** : Prélèvement P3 (fin de période de ressuyage) et **C** : Prélèvement P4 (fin sécheresse d'un mois). Seuil de significativité $P < 0,05$.

diamètre initial des arbres (cf Analyses Statistiques et Figure 11). D'autre part, nous étudierons l'évolution du ratio entre la biomasse aérienne et la biomasse souterraine.

Pour le prélèvement P2b, nous observons un effet de la taille initiale des arbres et de l'espèce mais pas du traitement sur le poids sec du tronc et du pivot de la partie supérieure de la motte (Pivot 1 sur la figure 10) ($P < 0.0001$ et $P=0.0078$ et $P=0.001$ et $P=0.0027$, respectivement). *Q. robur* a produit une plus grande masse de tronc et de pivot non ennoyé que *Q. petraea*. Le poids sec des racines vivantes de la partie inférieure (ennoyée) de la motte (R. Viv. 2 sur la figure 10) serait influencé par le traitement ($P=0.0279$) et l'espèce ($P=0.0176$), et ce, indépendamment de la taille initiale des troncs. Les plants de *Q. robur* possèdent une masse racinaire vivante plus importante que les plants de *Q. petraea*. De plus, les plants témoins produisent une masse plus importante de racines vivantes que les plants traités (E2-S), et ce, pour les deux espèces. Pour le poids sec des feuilles, la taille initiale des arbres ($P=0.018$) et le traitement ($P=0.011$) ont un effet significatif. Les plants témoins (T) possèdent plus de feuilles que les plants stressés (E2-S). La tendance observée pour le compartiment R. Mortes 2 (figure 10) n'est pas significativement différent entre les plants témoins et ennoyés (E2-S) ($P=0.057$). Ni le traitement, ni l'espèce n'impacterait les poids sec des racines mortes de la partie inférieure de la motte. Au niveau du ratio Partie Racinaire/Partie aérienne, nous ne notons pas de différence pour le traitement ni pour l'espèce mais une forte interaction traitement-espèce. Lors de l'ennoyement, *Q. petraea* allouerait plus de biomasse dans les racines que dans la partie aérienne à l'inverse de *Q. robur*.

En résumé, le facteur espèce et la covariable diamètre initial des troncs jouent un rôle non négligeable dans la croissance des arbres (poids secs du tronc, du pivot 1 et des racines vivantes 2). Le traitement n'a eu un impact que sur la masse sèche des feuilles et des racines vivantes 2 des deux essences de chênes. La réaction principale à l'ennoyement a donc été un ajustement de la masse foliaire (réduction), en particulier chez *Q. petraea*, espèce connue pour sa sensibilité à l'ennoyage.

L'étude des biomasses du prélèvement P3 (période de ressuyage) a mis en évidence que l'effet de la taille initiale des troncs d'où une grande variabilité des résultats.

Après la sécheresse (prélèvement P4) nous ne notons plus l'influence de la taille initiale des troncs sur tous les compartiments récoltés. La période de sécheresse a pu abolir l'impact de la covariable sur la croissance des arbres des deux essences. A l'inverse, l'effet espèce est présent sur plusieurs compartiments : tronc ($P=0.0002$), pivot 1 ($P=0.0003$), racines vivantes 1

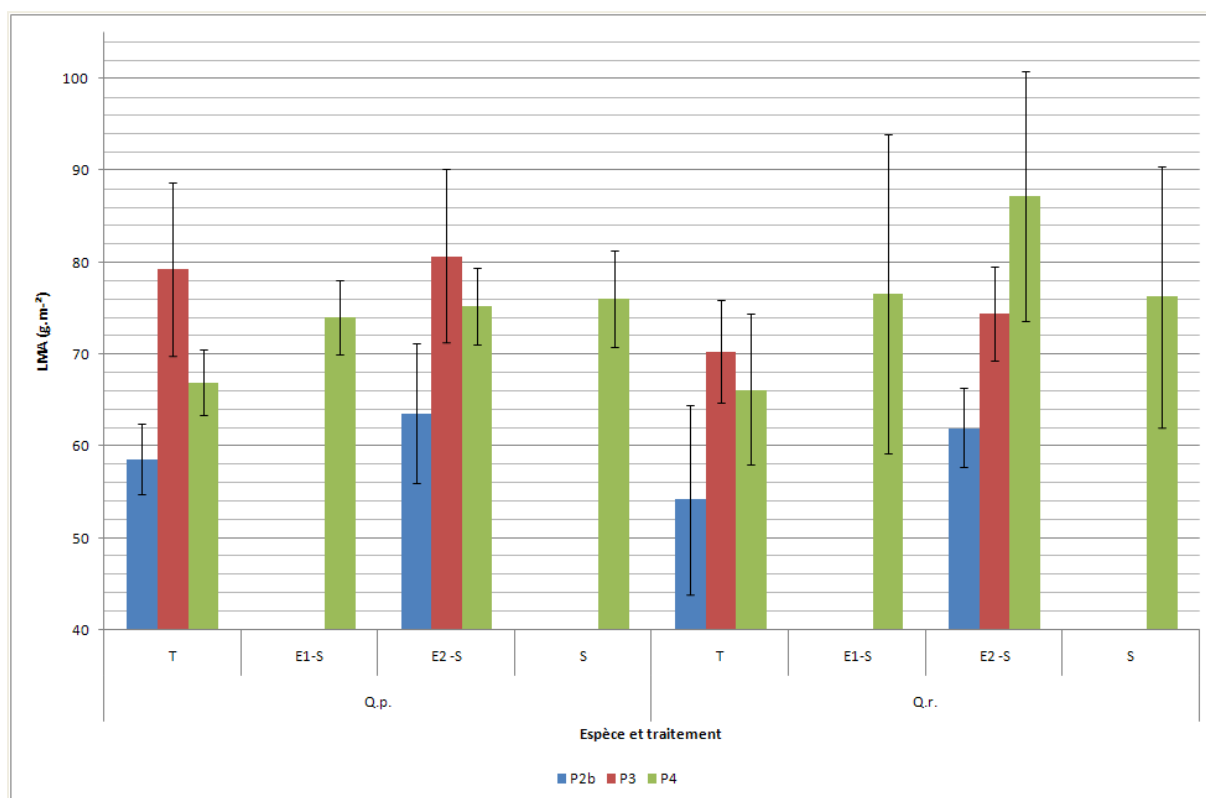


Figure 12: Histogramme des moyennes de LMA au cours du temps (Prélèvements : P2b, P3, P4) chez *Quercus robur* (Q.r.) et *Quercus petraea* (Q.p.) suivant différents traitements (T : Témoin, S : Sécheresse, E1-S : un mois d'ennoyage et un mois de sécheresse, E2-S : deux mois d'ennoyage et un mois de sécheresse).

et 2 ($P=0.0154$ et $P=0.0171$ respectivement). Nous remarquons aussi que le traitement n'intervient pas sur les valeurs des biomasses de ce prélèvement. Ce dernier résultat peut être expliqué par une grande variabilité des réponses au stress de la part de *Q. robur*.

De manière générale, et ce, quelque soit le traitement des arbres, *Q. robur* produit plus de biomasse racinaire et aérienne que *Q. petraea*. Ces résultats convergent avec les résultats de croissance radiale où *Q. robur* présente une croissance radiale supérieure à celle de *Q. petraea*.

4.6.LMA

L'histogramme de la figure 12 présente l'évolution des LMA de chaque prélèvement d'arbres en fonction du traitement et de l'espèce. Pour les deux espèces le LMA des plants témoins augmente en P3 (fin juin 2012) puis diminue en P4 (fin juillet 2012). Chez les plants E2-S de *Q. petraea*, nous observons la même dynamique du LMA que chez les arbres témoins. La présence d'oïdium sur une partie des plants pourrait expliquer cette tendance. D'autre part, le LMA des plants E2-S de *Q. robur* ne cesse d'augmenter même après une sécheresse d'un mois.

Suivant les analyses de variances, il s'avère que lors du prélèvement P2b (fin ennoyage), aucune différence significative n'a été trouvée mais seulement une forte tendance d'un LMA plus élevé chez les arbres E2-S que chez les plants témoins. Le LMA est une variable composite, cette tendance est due à une forte diminution de la surface foliaire chez les plants E2-S par rapport aux témoins ($P=0.0071$) pour un poids sec indifférent du traitement. Pour le prélèvement P3, seul un effet espèce est observé ($P=0.0419$). Aucun stress abiotique n'avait été appliqué durant cette période, les résultats paraissent logiques. Cette durée entre les prélèvements P2b et P3 a permis aux plants E2-S (en particulier) de développer un LMA équivalent aux témoins. Les prélèvements P4 reflètent une différence entre les traitements ($P=0.0316$) mais aucun effet lié à l'espèce. Le test des étendues multiples nous a permis de rassembler les différents traitements en trois groupes homogènes. Les arbres témoins se démarquent des arbres S et E2-S qui s'assemblent pour former un groupe. Le troisième groupe est celui comportant les plants E1-S. Il se situe entre le groupe des plants témoins et celui des plants S et E2-S. Les arbres témoins présentent donc les valeurs de LMA les plus basses. Les arbres E2-S et S sont ceux qui possèdent les valeurs de LMA les plus élevées et les arbres E1-S des valeurs intermédiaires.

La sécheresse a donc contribué à une modification significative des LMA des arbres en influençant la surface foliaire des arbres.

5. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Les résultats obtenus nous ont permis de comparer les réponses morphologiques et physiologiques de *Q. petraea* et *Q. robur* à la succession de deux contraintes hydriques, l'ennoyage et la sécheresse. Les deux espèces étudiées répondent de manière différente aux stress appliqués. Par rapport à l'ennoyage, *Q. robur* présente une croissance continue des troncs en diamètre, croissance même supérieure aux témoins, montrant que la photosynthèse n'est absolument pas pénalisée par cette situation, au contraire de *Q. petraea*. Cela est confirmé par une biomasse plus importante pour les plants ennoyés de *Q. robur* par rapport aux plants ennoyés de *Q. petraea*. Notre étude confirme donc que *Q. robur* est une espèce tolérante à l'ennoyage. Au contraire, *Q. petraea* montre une sensibilité à l'ennoyage post-débourrement par un arrêt de la croissance en diamètre du tronc, une plus faible biomasse et une plus grande quantité de racines mortes. De manière partagée par les deux espèces, l'ennoyage semble induire une modification du rapport masse sèche aérienne/masse sèche souterraine, ainsi qu'une augmentation du LMA via une diminution de la surface foliaire sans pour autant générer un état hydrique très déficitaire. Si les potentiels hydriques des arbres ennoyés sont significativement différents des potentiels hydriques foliaires des témoins (en potentiel de base : -0.24 MPa vs. -0.18 MPa et en potentiel minimal -1.36 MPa vs. -1.474 MPa respectivement), la contrainte hydrique mesurée reste faible et sans commune mesure avec les niveaux de contrainte obtenus durant la sécheresse.

En ce qui concerne la sécheresse, nous notons un fort impact du traitement chez *Q. robur* par rapport à *Q. petraea* sur la différence entre les plants les témoins et les plants ayant subi la sécheresse (S mais également les arbres E1-S et E2-S) en terme de croissance des troncs (39% pour *Q. petraea*, 56% pour *Q. robur*). Chez ce dernier, il semblerait que les transpirations relatives restent plus fortes que celles de *Q. robur*, durant plus longtemps et que la reprise après sécheresse soit plus rapide (mais cela reste à confirmer par un suivi post sécheresse plus long). De façon plus générale, notre expérimentation de sécheresse a influencé très fortement les potentiels hydriques foliaires (plus que pour l'ennoyage), et le LMA de la même façon que l'ennoyage, soit une diminution de la surface foliaire pour les arbres stressés. Ces résultats confirmeraient donc la plus forte sensibilité de *Q. robur* à la sécheresse que *Q. petraea*.

La succession des deux contraintes n'a semble-t-il pas affecté, aux stades de notre analyse, de manière significative les plants par rapport à l'application d'une seule contrainte hydrique (S), contrairement à notre hypothèse de départ. En effet la mesure de la croissance cambiale en continue ne semble pas présenter de différences significatives entre S, E1-S et E2-S. Au contraire, la différence de croissance (3000 μm pour E1-S et E2-S) par rapport aux témoins pourrait laisser croire à un impact plus faible à court terme, mais ces différences peuvent s'expliquer par le delta de croissance foliaire entre les plants, delta lié à l'ennoyage. Il en est de même pour la biomasse des plants ainsi que les valeurs de potentiel hydrique et de LMA, pour lesquels pas il n'y a pas de différences entre les plants S, E1-S et E2-S. Il faudra donc analyser plus profondément les données en ce sens et suivre ces arbres plus longtemps (ce qui est fait en dehors de ce stage) pour voir les conséquences sur la croissance et la vulnérabilité à plus long terme globale des arbres, en particulier leurs capacités de résister à d'autres stress climatiques (réserves carbonées pour la résistance au gel) à l'échelle pluriannuelle.

6. REFLEXION PERSONNELLE

Ce stage a été axé sur le domaine de l'écophysiologie, sujet peu abordé lors de la première année de master. En travaillant dans ce domaine, j'ai pu porter un regard sur la plante entière et faire preuve de recul lors de la compréhension des phénomènes étudiés. Intégrer et évoluer au sein d'une équipe réunie pour un projet de cette ampleur fût très enrichissant, l'organisation et la communication se révèlent alors importantes. J'ai pu réaliser à quel point l'analyse de grand jeu de données pouvait être délicate : la tentation de sur-interpréter est très présente. A l'issue de ce stage, je pense avoir acquis une certaine autonomie et organisation dans la conduite de projet.

Mon projet d'entreprendre une thèse après le Master GEPV est toujours d'actualité même si mon regard a évolué. Assister une doctorante dans ses expériences permet de réaliser les enjeux d'un tel projet et l'importance de l'investissement personnel.

BIBLIOGRAPHIE

- Acherar M., Rambal S. Lepart J.** (1991) Evolution du potentiel hydrique et de la conductance stomatique de quatre chênes. *Ann. Sci. For.* **48** : 561-573
- Aussenac G., Lévy G.,** (1983) Influence du dessèchement du sol sur le comportement hydrique et la croissance du chêne pédonculé et du frêne cultivés en cases de végétation. *Ann. Sci. For.* **40(3)** : 251-264
- Bréda N., Cochard H., Dreyer E., Granier A.** (1993) Field comparaison of transpiration, stomatal conductance and vulnerability to cavitation of *Quercus petraea* and *Quercus robur* under water stress. *Ann. Sci. For.* **50** : 571-582
- Cochard H., Tyree MT.** (1990) Xylem dysfunction in *Quercus* : vessel sizes, tyloses, cavitation and seasonal changes in embolism. *Tree Physiology.* **6**: 393-407
- Delatour C.** (1990) Dépérissement des chênes et pathogènes. *Revue Forestière Française.* **XLH(2)**
- Dickson RE., Tomlinson PT.** (1996) Oak growth, development and carbon metabolism in response to water stress. *Ann. Sci. For.* **53** : 181-196
- Document technique VI du GIEC: Le changement climatique et l'eau (2008)
- Field C.B., Barros V., Stocker T.F., Qin D., Dokken D.J., Ebi K.L., Mastrandrea M.D., Mach K.J., Plattner G.-K., Allen S.K., Tignor M., Midgley P.M.** (2012) Managing the Risks of Extreme Events and Disasters to Advance Climate Change Adaptation, *IPCC* : 582
- Folzer H., James F.Dat, Capelli N., Rieffel D., Badot P-M** (2006) Response of sessile oak seedling to flooding-an integrated study. *Tree Physiology.* **26** : 759-766
- Leuschner Ch. Backes K., Hertel D., Schipka F., Schmitt U., Terborg O., Runge M.** (2001) Drought responses at leaf, stem and fine root level of competitive *Fagus sylvatica* and *Qercus petraea* trees in dry and wet years. *Forest Ecology and Management.* **149**: 33-46
- Mingeau M., Perrier C., Améglio T.** (2001) Evidence of drought-sensitive periods from flowering to maturity on highbush blueberry. *Scientia Horticulurae.* **89** : 23-40
- Parelle J., Brendel O., Bodénès C., Berveiller D., Dizengremel P., Jolivet Y., Dreyer E.** (2006) Differences in morphological and physiological responses to water-logging between two sympatric oak species. *Ann. For. Sci.* **63** : 849-859
- Scholander P.F., Hammel H.T., Bradstreet E.D., Hemmingsen E.A.** (1965) Sap pressure in vascular plants. *Science.* **148** : 339-345.

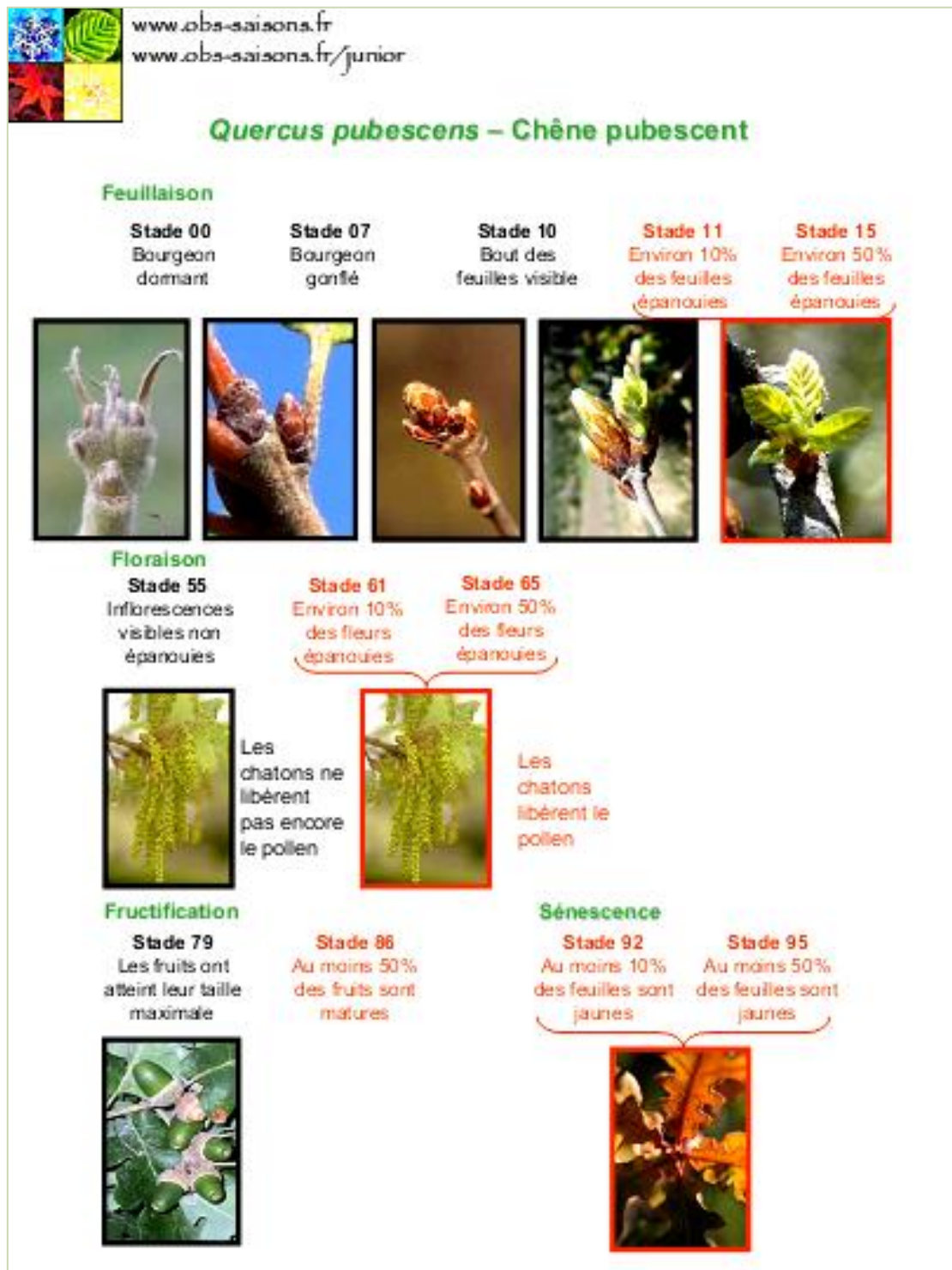
ANNEXES

Annexe 1 : Fiche de débourrement du chêne pubescent (source Observatoire Des Saisons)

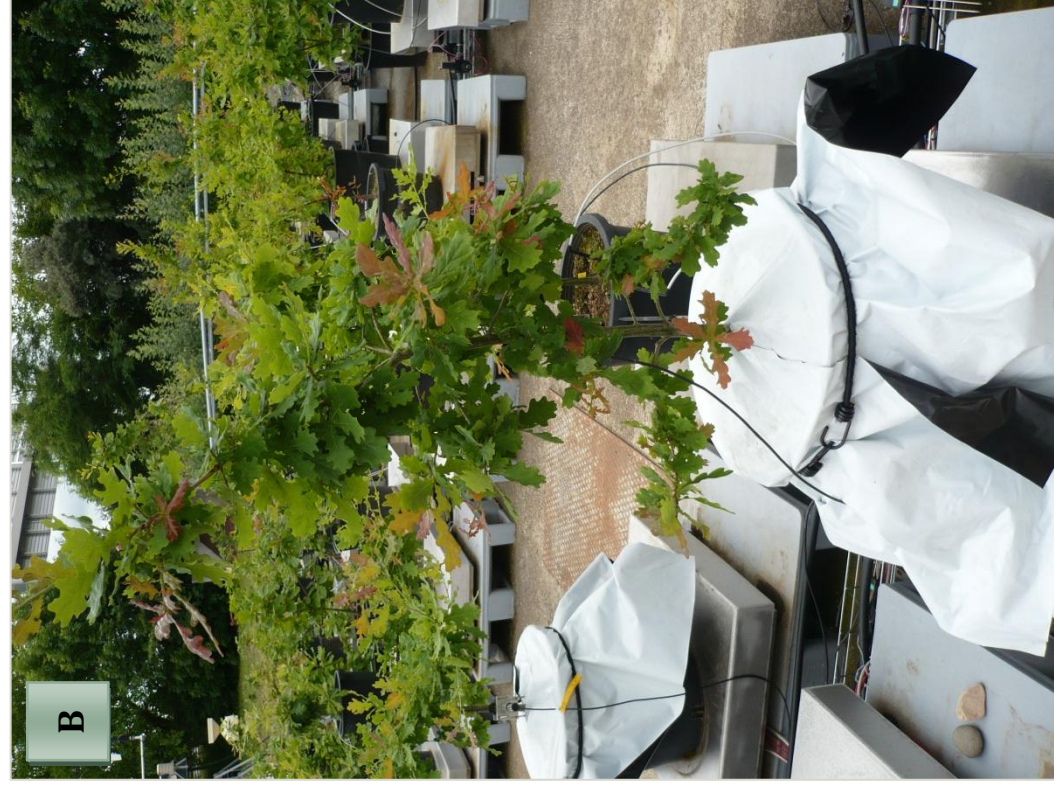
Annexe 2: Dispositif expérimental A : de l'ennoyage. B : de la sécheresse (source INRA)

Annexe 3: Plateforme de pesée des chênes (source INRA)

Annexe 1 : Fiche de débourrement du chêne pubescent (source Observatoire Des Saisons)



Annexe 2: Dispositif expérimental **A** : de l'ennoyage. **B** : de la sécheresse (source INRA)



Annexe 3: Plateforme de pesée des chênes (source INRA)



RESUME

Les forêts tempérées sont de plus en plus sujets aux événements climatiques extrêmes. Les prévisions annoncent une augmentation de situations d'engorgement des sols par les précipitations printanières et une augmentation des épisodes de sécheresse pendant la saison estivale. *Quercus robur* est réputé pour sa tolérance à l'engorgement du sol et *Quercus petraea* pour sa tolérance à la sécheresse. Nous avons reproduit des conditions de sécheresse précédée ou non par un épisode d'engorgement sur de jeunes plants de *Q. robur* et de *Q. petraea* cultivés en pots de 30 l. Nos résultats ont montré la sensibilité de *Q. petraea* à l'engorgement post-débourrement par un arrêt de la croissance en diamètre du tronc, une plus faible biomasse racinaire et aérienne et une plus grande quantité de racines mortes. La sécheresse a fortement marqué les transpirations relatives, les croissances radiales des troncs et potentiels hydriques foliaires en particulier de *Q. robur*. En outre, la succession des deux stress ne semble pas affecter significativement leur croissance cambiale, biomasses, potentiels hydriques ou LMA en comparaison avec les arbres n'ayant subi que la sécheresse, contrairement à nos hypothèses de départ.

Mots clés : engorgement, sécheresse, *Q. robur*, *Q. petraea*, croissance cambiale, LMA, transpiration relative, biomasse

ABSTRACT

The temperate forests are more and more subject to extreme climate-related events. The forecasts announce an increase of situations of soil water-logging by the spring rainfall and an increase of drought episodes during the summer season. *Quercus robur* is considered as water-logging-tolerance of the ground and *Quercus petraea* as drought-tolerance. We reproduced conditions of drought preceded or not by water-logging episode on young *Q. robur* and *Q. petraea* cultivated in 30 l pots. Our results showed the sensitivity of *Q. petraea* to post-budburst water-logging with a diameter growth cessation of the trunk, a lower root and shoot biomass and a bigger quantity of dead roots. The drought strongly reduced the relative transpirations, the trunk radial growth and leaf water potential in particular of *Q. robur*. Besides, the succession of both stresses did not seem to affect significantly their cambial growth, biomasses, leaf water potential or LMA in comparison with trees having undergone only the drought, contrary to our hypotheses.

Key words: water logging, drought, *Q. robur*, *Q. petraea*, cambial growth, LMA, relative transpiration, biomass.