

Comparaison inter-spécifique de traits impliqués dans les réponses à la sécheresse d'arbres méditerranéens : une approche par méta-analyse.



Mémoire de dominante d'approfondissement

Gestion Forestière

Photo

Crédit Hendrik Davi

**Comparaison inter-spécifique de traits impliqués
dans les réponses à la sécheresse d'arbres
méditerranéens : une approche par méta-analyse.**

Résumé

Dans un contexte de changement climatique nous nous sommes intéressés à la détermination de stratégies adaptatives d'espèces forestières, mises en place pour faire face à des épisodes de sécheresse plus intenses et plus long et à une diminution des précipitations. Pour cela, nous nous sommes intéressés à quatre espèces méditerranéennes : *Quercus ilex* L., *Pinus halepensis* Mill, *Abies alba* Mill et *Fagus sylvatica* L.. Nous avons récolté un maximum de données à partir de la littérature et de bases de données diverses, sur des traits physiologiques concernant la croissance, les propriétés hydrauliques, la photosynthèse et les caractéristiques foliaires. Une analyse de variance sur ces variables, suivie d'une analyse en composante principale, nous ont permis de comprendre que nos quatre espèces réagissent différemment même lorsqu'elles partagent le même milieu. D'une manière générale, nous avons remarqué que le Pin d'Alep se caractérise par des variables photosynthétiques, il réalise donc fortement la photosynthèse même lorsque le potentiel hydrique est fortement négatif, il est donc également résistant à l'embolie. A l'inverse, le Sapin pectiné et le Hêtre sont beaucoup plus vulnérables à la cavitation et ferment donc rapidement leurs stomates. En revanche, ils maintiennent une croissance forte. Le Chêne vert est le plus résistant à la cavitation et il a un transport hydraulique efficace. Cependant, nous avons pu mettre en évidence uniquement des groupes de variables caractéristiques du fonctionnement des espèces et il reste tout de même difficile de les appeler « stratégies ». Nous avons ensuite confronté ces tendances aux stratégies évoquées dans la littérature. Cette analyse réalisée mériterait d'être approfondie en multipliant le nombre de données et en éclaircissant certains points protocolaires de mesures.

In context of climate change, we are interested in determining adaptative strategies, for forest species, to cope with severe drought and decreased rainfall. For this, we studied four Mediterranean species, *Quercus ilex* L., *Pinus halepensis* Mill, *Abies alba* Mill et *Fagus sylvatica* L.. We collected as much data from the literature and various databases, on physiological traits on growth, hydraulic properties, photosynthesis and leaf traits. An analysis of variance on these variables, followed by a principal component analysis, allowed us to understand that our four species respond differently even when they are in the same environment. In general, we noticed that the Aleppo pine is characterized by photosynthetic traits, so it performs strongly photosynthesis even when the water potential is strongly negative, it's also resistant to embolism. Conversely, silver fir and beech are much more vulnerable to cavitation and therefore their stomata close rapidly. In contrast, they maintain growth. Holm Oak is the most resistant to cavitation and effective hydraulic transport. However, we were able to identify only traits groups operating characteristics of species, but it still remains difficult to call « strategy ». Then, we compared these trends to the strategies discussed in the literature. This analysis performed will worth further by multiplying the number of data and clarifying some points of protocol measures.

Remerciements

Pour débiter la rédaction de ce mémoire, je tiens à remercier tout particulièrement mes maîtres de stage, Hendrik Davi et Guillaume Simioni, chercheurs à l'INRA d'Avignon pour m'avoir fait confiance en m'offrant l'opportunité de réaliser ce stage. Je les remercie pour le temps qu'ils m'ont accordé, pour leur gentillesse, leur disponibilité, leur aide et leur soutien mais également pour leurs grandes qualités humaines. Merci également d'avoir pris du temps pour m'accompagner tout au long de mon projet FCPR et de ce projet de stage mémoire.

De façon plus générale, je remercie tous les membres de l'URFM avec un remerciement particulier pour Roland Huc, qui a également toujours été là pour me venir en aide et répondre à mes questions. Merci aussi de m'avoir accompagné à Paris pour réaliser mon oral FCPR et d'avoir participé à cette aventure.

Merci à tous les membres de l'URFM qui m'ont accueillie de manière très chaleureuse et qui ont toujours montré de l'intérêt dans la mission de chacun. Merci également à Valérie pour sa joie de vivre, son aide en informatique et toutes ces petites discussions.

Je remercie Julie et François, mes deux colocataires de bureau pour leur gentillesse et les bons moments que l'on a pu passer ensemble.

Merci à Nicolas Martin et Jean Marc Limousin pour les données apportées et également à M. Bonal, chercheur à l'INRA de Nancy, d'avoir accepté de faire partie de mon jury de soutenance.

Je remercie François Lebourgeois d'avoir accepté d'être mon tuteur AgroParisTech ainsi que toute l'équipe d'AgroParisTech.

Pour finir, je remercie ma famille et mon conjoint pour la joie quotidienne qu'ils m'apportent.

Sommaire

Résumé	5
Remerciements	1
Sommaire	3
Liste des figures.....	5
Introduction	7
1. Contexte et enjeux de l'étude.	9
1.1. Contexte et enjeux de l'étude.	9
1.1.1. La contrainte du stress hydrique.....	9
1.1.2. La vulnérabilité de la forêt face aux changements climatiques.....	11
1.2. Eléments bibliographiques sur les mécanismes d'adaptation.....	13
1.2.1. Importance de l'architecture hydraulique des arbres dans la réponse au stress hydrique.	13
1.2.2. Stress hydrique : Apparition du phénomène de cavitation	15
1.2.3. Stress hydrique : le contrôle stomatique.....	19
1.2.4. Stress hydrique et la modification de l'allocation du carbone.....	25
1.3. Objectifs de l'étude	27
2. Matériel et méthode.....	27
2.1. Espèces étudiées et sites d'étude	27
2.1.1. Caractérisation des espèces	29
2.1.2. Caractérisation des sites d'étude	33
2.2. Détermination des variables et obtention des données	35
2.2.1. Déterminations des variables, caractéristiques et mesures	35
2.2.2. Obtention des données de l'analyse globale des traits.....	39
2.3. Analyses statistiques réalisées.....	41
3. Résultats	43
3.1. Analyses de variances	43
3.2. Analyse en composante principale	49
3.3. Résultats des marges de sécurité	49
4. Discussion	51
4.1. Discussion autour des variables.....	53
4.2. Discussion autour de l'ACP	57
4.3. Les stratégies présentes dans la littérature.....	61
4.4. Discussion autour des marges de sécurité	63
5. Conclusion et perspectives	67

Bibliographie	36
Liste des contacts.....	45
Table des annexes répétée	46
Annexe 1 : moyenne, médiane, minimum et maximum des variables	47
Annexe 2 : Significativité des tests et p-values	49
Annexe 3 : Tableaux de valeurs utilisés pour la représentation des marges de sécurité	50

Liste des figures

Figure 1: Prédiction sur l'évolution du climat d'ici 2100 (IPCC, 2014)	5
Figure 2: La circulation de l'eau dans la plante peut être représentée par une analogie avec la loi d'Ohm: l'eau suit les gradients de potentiel négatif depuis le sol jusqu'à l'atmosphère à travers la résistance imposée le long du continuum sol plante atmosphère (Tyree et Ewers, 1991)	7
Figure 3: Schématisation du mécanisme du germe d'air (Cruiziat et al, 2002)	8
Figure 4: Schématisation du mécanisme du germe d'air chez les conifères (Cruiziat et al., 2002).....	8
Figure 5: Courbe de vulnérabilité à la cavitation (rouge) (Huc, 2011).....	9
Figure 6: P50 de diverses espèces méditerranéennes (Breda et al, 2006)	9
Figure 7: Courbes de vulnérabilité des racines et des tiges du Douglas (Sperry et Ikeda, 1997).....	10
Figure 8: Courbe de vulnérabilité à la cavitation du Hêtre commun suivant son exposition (Cochard et al., 1999).....	10
Figure 9: illustration de la théorie hydraulique (McDowell et al, 2008)	11
Figure 10: Cycle "infernale" de l'embolie (Cruiziat et al., 2002)	12
Figure 11: Mécanisme de l'ABA dans la régulation du stress hydrique (Pantin et al., 2012)	12
Figure 12: Relations théoriques entre la durée et l'intensité de la sécheresse accompagnées des 3 mécanismes hypothétiques impliqués dans le processus de mortalité (McDowell et al., 2008).....	13
Figure 13: corrélations maximum, minimum et moyenne entre la présence d'une espèce et les paramètres climatiques mensuels par groupe de variables climatiques (Badeau).....	17
Figure 14: Schématisation du choix des tests effectués pour l'analyse de variance	21
Figure 15: Etude de la variance du diamètre moyen des vaisseaux du xylème	22
Figure 16: Etude de la variance de la conductivité des tiges	22
Figure 17: Etude de la variance du potentiel hydrique minimum	23
Figure 18: Etude de la variance du potentiel hydrique pour 50% de perte de conductivité	44
Figure 19: Etude de la variance de la vitesse maximale de carboxylation	44
Figure 20: Etude de la variance de la conductance stomatique maximale	44
Figure 21: Etude de la variance de la quantité d'azote.....	24

Figure 22: Etude de la variance de la LMA.....	24
Figure 23: Etude de la variance de l'accroissement annuel	24
Figure 24: Etude de la variance de la sensibilité au climat.....	24
Figure 25: Représentation graphique de l'ACP suivant l'axe 1-2	25
Figure 26: Représentation graphique de la relation entre le potentiel de base et le potentiel minimum des 4 espèces cibles	25
Figure 27: Représentation des marges de sécurité du Chêne vert, du Pin d'Alep et du Sapin.....	26
Figure 28: Représentation graphique de nos quatre espèces selon l'ACP	29
Figure 29 : Comparaison de l'évolution de la conductance stomatique lors d'une baisse de potentiel hydrique foliaire dans le cas de deux stratégies (isohydrique en cercle vide pour le Pin pinion et anisohydrique en cercle plein pour le Juniper (McDowell et al., 2008).....	31
Figure 30: Relation entre le potentiel de base et le potentiel minimum selon la théorie de Martinez-Vilalta et al., 2014	32
Figure 31 : Potentiel minimum en fonction de la résistance à l'embolie pour 191 angiospermes et 32 gymnospermes (Choat et al., 2012).....	33

Introduction

L'eau est l'un des principaux facteurs influençant la productivité d'une forêt. La disponibilité en eau conditionne plusieurs processus physiologiques comme l'évapotranspiration, la photosynthèse, la respiration, l'allocation de carbone ou le transport des éléments chimiques, etc. En réponse à la diminution de la disponibilité en eau causée par les changements climatiques, l'arbre qui est un organisme pérenne, va devoir mettre en place des stratégies d'adaptation. En effet, l'arbre étant une espèce longévive et statique, il va subir l'ensemble de ces changements. Or la forêt rend également de nombreux services écosystémiques comme la production de bois, mais c'est aussi un réservoir de biodiversité. Il est donc important de comprendre ces stratégies adaptatives afin de mieux en tirer profit. Cette étude va donc nous amener à nous poser plusieurs interrogations :

- Comment les espèces forestières font-elles face à la sécheresse ?
- Les mécanismes d'adaptation qu'elles développent sont-ils semblables selon les espèces ?

Au cours de cette étude, dans une première partie, nous introduirons quelques concepts généraux sur le contexte actuel de changement climatique et les répercussions que cela peut avoir sur les arbres, puis dans une seconde partie, nous ferons un état des lieux des principaux mécanismes de réponse des arbres à la sécheresse. Ensuite, nous nous concentrerons sur l'étude de quatre espèces présentes deux à deux sur le même milieu : *Quercus ilex* L. et *Pinus halepensis* Mill ainsi que *Abies alba* Mill et *Fagus sylvatica* L. Pour cela nous réaliserons une base de données sur quinze variables physiologiques de nos quatre espèces, puis des analyses de variances et une ACP seront effectuées sur ces données dans une troisième partie. Ensuite, nous analyserons sur ces quatre mêmes espèces plus précisément la dynamique de la réponse hydrique de la plante au cours du stress hydrique par le biais de mesures de potentiels hydriques. Ces différentes analyses nous permettront de mettre en lumière les principaux traits adaptatifs de ces espèces à la sécheresse.

(C)

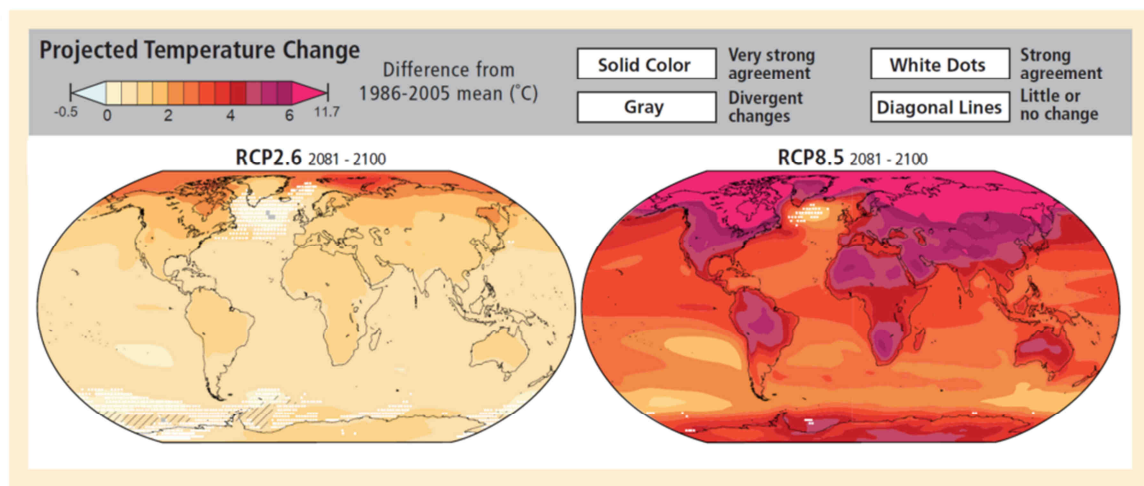


Figure 1: Prédiction sur l'évolution du climat d'ici 2100 (IPCC, 2014)

1. Contexte et enjeux de l'étude.

1.1. Contexte et enjeux de l'étude.

Parmi les changements globaux les plus importants de ce siècle, les changements climatiques inquiètent de plus en plus le monde scientifique. En effet, d'après le rapport de l'IPCC publié en 2013 (Figure 1), la température moyenne de l'air à la surface du globe a augmenté de 0.3°C à 0.6°C au cours de ces 100 dernières années, les cinq années les plus chaudes se situant après 1980. Ce changement s'est accompagné dans certaines régions de modifications des précipitations, notamment dans les zones bioclimatiques de types Méditerranéennes où les pluies diminuent, augmentant d'autant plus la fréquence et l'intensité des sécheresses. Des études ont ainsi montré des modifications du fonctionnement des écosystèmes en réponse à ces changements (Parmesan, 2006). Par exemple, Lenoir et al (2008) rend compte d'une tendance générale de migration des espèces forestières méditerranéennes vers le nord.

1.1.1. La contrainte du stress hydrique

En région méditerranéenne, actuellement la principale contrainte climatique sur les écosystèmes est la sécheresse estivale. Une sécheresse de forte intensité peut causer du stress hydrique aux arbres. Ceci se traduit par des diminutions de productivité et de capacité de survie des arbres, et peut ainsi avoir des conséquences délétères importantes sur les services écosystémiques. Un stress hydrique peut modifier le fonctionnement des arbres sur le long terme (Breda et al., 2006) en diminuant la production et la surface foliaire, entraînant alors une diminution de la photosynthèse et par conséquent de la croissance de l'arbre, une augmentation de l'allocation des ressources vers le compartiment racinaire et une mortalité importante des racines (Leuschner et al., 2003 ; Lebourgeois et al., 1998). Cependant certaines de ces modifications sont encore mal connues ou mal quantifiées car les réponses sont souvent spécifiques au site ou à l'espèce ou au type de sécheresse (selon l'intensité ou la durée). Certaines espèces vont être plus résistantes que d'autres à ce stress. Par exemple, si l'on considère ces cinquante dernières années, l'augmentation de la température de 1.4°C avec des précipitations annuelles stables ont eu pour conséquence en Espagne un remplacement du Hêtre par le Chêne vert, ce dernier étant plus résistant que le Hêtre à la sécheresse (Penuelas & Boada, 2003). Le changement climatique va donc impacter la répartition des espèces, la productivité et la santé des forêts ainsi que le risque incendie, mais ces changements vont dépendre de la façon dont chacune des espèces répondent à la sécheresse.

Pour le bassin méditerranéen, les simulations climatiques futures projettent une augmentation du déficit hydrique pour la fin du siècle, causé par une diminution de 30% des précipitations (notamment pendant la période estivale) et accompagné d'une augmentation des températures de 1.8 à 4°C d'ici 2100.

Cette région apparaît comme l'une des plus menacée par les changements climatiques (Giorgi, 2006) et mérite donc une attention particulière.

1.1.2. La vulnérabilité de la forêt face aux changements climatiques

Les arbres, ayant des cycles de vie très longs, apparaissent comme particulièrement vulnérables, que ce soit pour leur survie ou bien pour les services qu'ils fournissent, aux effets du changement climatique qui peuvent être rapides. Cette vulnérabilité risque notamment d'affecter les biens et les services que l'homme en retire (Lindner et al., 2010) : la production de bois, le stockage de carbone, le fonctionnement du cycle de l'eau. D'autre part, associés à ces changements climatiques, d'autres facteurs comme les changements d'usage des sols ou l'usage de la biomasse comme énergie renouvelable, peuvent affecter l'écosystème forestier. Ils peuvent agir indépendamment ou en combinaison avec la modification du climat. Ainsi le changement climatique pose d'énormes défis à la recherche scientifique : comprendre les mécanismes d'adaptation des espèces, quantifier les capacités de réponse en terme de biomasse et donc de production et identifier les interactions biotiques, notamment en terme de compétition, afin d'exercer une gestion durable la plus juste possible.

Pour faire face à ces risques les espèces disposent néanmoins de mécanismes d'adaptation. Ces mécanismes peuvent faire intervenir la plasticité phénotypique, l'adaptation génétique ou la migration des espèces. La plasticité phénotypique correspond à la capacité d'un génotype donné d'exprimer différents phénotypes selon les conditions environnementales. D'après la littérature, ces mécanismes phénotypiques sont d'au moins trois types. Les arbres régulent leur transpiration à court terme via une fermeture des stomates (Sala et al., 1994), ils sont plus ou moins résistants aux risques de cavitation des racines (Martinez-Vilalta et al., 2002) ou des branches, du fait de leur anatomie du xylème, et enfin, ils adaptent l'allocation du carbone de façon à réduire la croissance (Cailleret et al., 2013 ; Dittmar et al., 2003) et leur surface foliaire ou encore à augmenter leur enracinement. L'évolution génétique peut aussi jouer un rôle important en modifiant la fréquence des caractères au sein d'une population après sélection. Mais ce mécanisme se fait sur plusieurs générations et interviendra donc à plus long terme même si dans certains cas cela peut prendre moins de cinq générations (Oddou et Davi, 2014).

Les forêts méditerranéennes apparaissent donc comme un objet d'étude qui mérite une attention particulière car non seulement elles remplissent des fonctions non négligeables (production de bois,

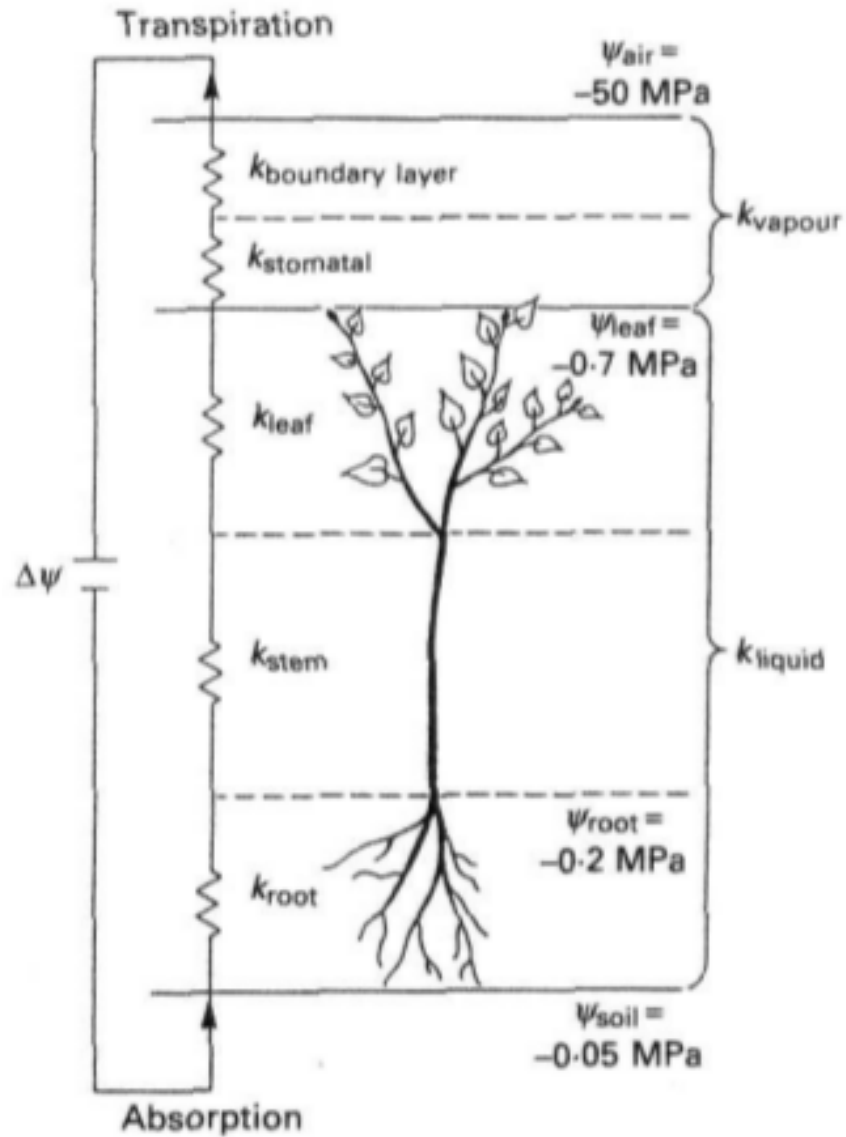


Figure 2: La circulation de l'eau dans la plante peut être représentée par une analogie avec la loi d'Ohm: l'eau suit les gradients de potentiel négatif depuis le sol jusqu'à l'atmosphère à travers la résistance imposée le long du continuum sol plante atmosphère (Tyree et Ewers, 1991)

stockage du carbone, qualité de l'eau, atout contre l'érosion, réservoir de biodiversité) mais aussi elles subissent déjà les conséquences du changement climatique et apparaissent comme un laboratoire naturel pour l'étude des mécanismes mis en place par les espèces pour se défendre contre le stress hydrique (Lavorel et al., 1998)

1.2. Éléments bibliographiques sur les mécanismes d'adaptation

1.2.1. Importance de l'architecture hydraulique des arbres dans la réponse au stress hydrique.

L'architecture hydraulique des arbres désigne la structure de leur système conducteur (Tyree et Ewers, 1991). Elle va déterminer les relations hydriques qui ont lieu à l'intérieur du végétal et au niveau des interfaces sol/racines et feuilles/atmosphère (Cruziat et al., 2002).

La majorité de l'eau absorbée par les racines du végétal, ne fait que le traverser. Elle parcourt de longues distances à l'intérieur du lumen d'éléments du xylème non vivants, selon un gradient de potentiel hydrique négatif (Figure 2). L'eau circule ainsi dans le Continuum Sol Plante Atmosphère (CSPA).

Les mouvements d'eau dans le végétal sont régis par des lois physiques. L'eau possède une propriété particulière, elle est bipolaire. Les molécules d'eau sont alors cohésives entre elles, ce qui permet l'obtention d'un flux (Cochard & Granier, 1999). L'eau est absorbée par les racines puis passe dans les tissus conducteurs. Chez les Conifères le xylème est principalement formé de trachéides. Elles peuvent varier de 2mm (*Juniperus virginiana*) à 6mm (*Séquoia sempervirens*) (Panshin & Zeeuw, 1980). Chez les angiospermes dicotylédones comme le Chêne ou l'Aulne, le système conducteur est principalement formé de vaisseaux (Morey, 1973). Il s'agit également de composés cylindriques de large diamètre (300 microns pour le Chêne) et pouvant atteindre une plus grande longueur. Cependant à certains endroits, la paroi possède des pores (ponctuation), ce qui permet le passage de la sève brute d'un élément conducteur à l'autre. L'eau passe ensuite dans les feuilles où elle s'évapore au niveau des stomates dans l'atmosphère (Wullschleger et al., 2002). En plus de ces deux éléments conducteurs, le bois de l'arbre comporte des fibres, dont la fonction est le support mécanique, et des cellules du parenchyme qui sont plus spécialisées dans le stockage d'eau et de carbohydrates ainsi que pour la défense contre diverses attaques.

Ainsi, l'architecture hydraulique conditionne, par sa plus ou moins grande résistance au transfert, les mouvements d'eau depuis les racines jusqu'aux feuilles. La structure du système de transport d'eau peut donc limiter ces échanges mais aussi les échanges de gaz au travers du houppier et parfois limiter la croissance maximale des arbres lors de période de sécheresse.

Équation 1: Loi de Jurin

$$\Delta P_{crit} = (4 \tau \cos \alpha) / d$$

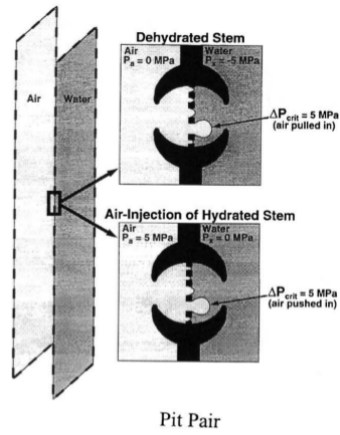


Figure 3: Schématisation du mécanisme du germe d'air (Cruiziat et al, 2002)

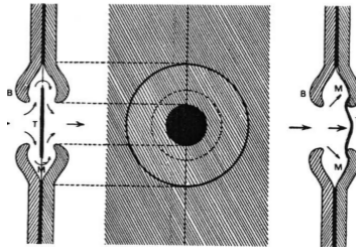


Figure 4: Schématisation du mécanisme du germe d'air chez les conifères (Cruiziat et al., 2002)

1.2.2. Stress hydrique : Apparition du phénomène de cavitation

Le fait que la sève brute, dans le xylème, soit sous pression négative (tension) peut entraîner des perturbations comme des phénomènes de cavitation (Cochard, H., 1995, Milburn J.A., 1991). La cavitation représente un changement brutal de la forme liquide de l'eau en vapeur d'eau lorsqu'elle est mise sous tension dans les éléments conducteurs. Dans les heures qui suivent, les trachéides se combleraient d'air et leur pression augmenterait jusqu'à atteindre celle de l'atmosphère. Le conduit est alors rempli d'air et embolisé, l'eau ne peut plus le traverser. Le remplacement de l'eau par l'air est le point central qui fait que l'embolie est un problème important car l'air ne peut pas se résorber spontanément dans l'eau quand la sève est sous tension. La cavitation peut être engendrée par un stress hydrique sévère. Ainsi la résistance à la cavitation apparaît comme l'un des paramètres importants pour caractériser la résistance à la sécheresse.

❖ Mécanisme du germe d'air

Selon ce mécanisme, la cavitation serait due à l'aspiration d'une bulle d'air à travers un pore de la membrane d'un élément conducteur. Un ménisque air-sève brute se forme au niveau des pores et demeure jusqu'à ce que la différence de pression entre les deux côtés du ménisque dépasse les forces capillaires qui le maintiennent. La loi de Jurin précise que ces forces de capillarités sont fonction du diamètre du pore (d (m)), de la surface de tension de l'eau (τ (N/m)) et de l'angle de contact entre l'eau et le conduit (α). La différence critique de pression (ΔP_{crit} (Pa)) pour faire entrer l'air dans le conduit va suivre l'équation 1. Ainsi plus le diamètre du pore va être important plus la ΔP_{crit} va être faible. La figure 3 illustre ce mécanisme. Elle représente deux vaisseaux adjacents, le premier est rempli d'air à la pression P_a et le second de sève brute à la pression P_x . Lors d'un stress hydrique, P_x va devenir plus négative, la différence de pression entre P_x et P_a va augmenter et éventuellement se rapprocher de la valeur critique. L'air du premier vaisseau va alors passer dans le second traversant un pore de la membrane du vaisseau et former un « grain » de cavitation (Cruiziat et al., 2002). La vulnérabilité à l'embolie est liée au diamètre du pore et non au diamètre du conduit. Chez les conifères, ce mécanisme va être légèrement différent. En effet, ces derniers possèdent des torus au niveau de leurs pores de trachéides comme l'on peut le voir sur la figure 4. Quand une trachéide est embolisée, la membrane du conduit est déviée et le torus couvre l'ouverture du pore. Cependant cette action du torus n'est pas parfaitement hermétique. Pour les conifères, le mécanisme de germe d'air ne serait pas directement fonction de la taille du pore mais plus de la flexibilité de la membrane. Le déplacement de la membrane va ainsi réduire le pore.

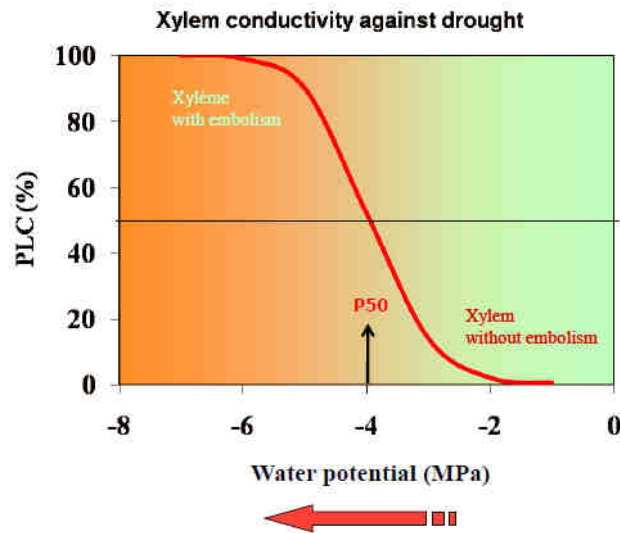


Figure 5: Courbe de vulnérabilité à la cavitation (rouge) (Huc, 2011)

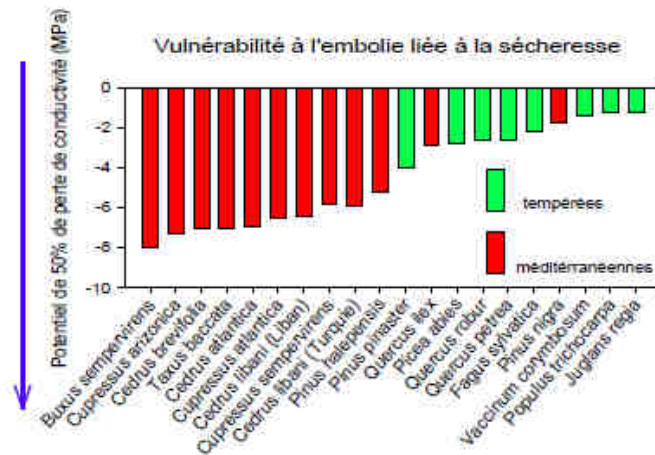


Figure 6: P50 de diverses espèces méditerranéennes (Breda et al, 2006)

❖ Les courbes de vulnérabilité à la cavitation

Les courbes de vulnérabilité mesurent la résistance de certaines espèces ou parties du végétal à la cavitation. Il s'agit d'une relation entre la tension de la sève brute dans le xylème ($\Delta\P$) et le degré d'embolie estimé par détection acoustique ou hydraulique. (Ritman, Milburn, 1988 ; Sperry et al, 1988). Les courbes de vulnérabilité sont généralement de forme sigmoïde avec les valeurs de potentiel hydrique du xylème en abscisse et les pertes de conductivité (PLC) d'un organe déterminé en ordonnée (Figure 5). La valeur de P_{50} , qui correspond à la pression du xylème à 50% de perte de conductance, a été retenue comme un critère important pour représenter un seuil de rupture dans le transport de l'eau de la plante (Choat, 2013 ; Urli et al, 2013 ; Meinzer et al, 2009). Mais d'autres seuils sont également utilisés. Ainsi, dans l'étude de Tyree et al (2003) et celle de Kursar et al (2009), des mesures d'embolie native ont été faites sur des angiospermes tropicaux. Les résultats obtenus montrent que le phénomène de mortalité survient lorsque le potentiel hydrique de ces plantes devient inférieur au potentiel hydrique causant 80% de perte de conductance au niveau foliaire (P_{80}). Brodribb et Cochard en 2009, ont quant à eux, fait également le lien entre (P_{50}) et mortalité des tiges (Figure 6). Le P_{50} demeure la valeur qui est majoritairement utilisé comme indice de résistance à la rupture hydraulique lors d'épisodes de sécheresses intenses.

Il y a une trentaine d'années, Tyree et Sperry (1988) se sont demandé si les arbres fonctionnaient à des potentiels hydriques proches du point de rupture hydraulique atteint au cours d'un stress hydrique. Cette question peut être abordée en mesurant les plus basses valeurs de potentiels atteints par les plantes au cours de fortes sécheresses (P_{min}). Ces seuils correspondent généralement à un arrêt des transferts d'eau et une pression de sève identique quel que soit le moment de la journée. Choat et al (2013) mettent en évidence une relation linéaire significative entre le potentiel hydrique minimum (P_{min}) mesuré sur les plantes en conditions naturelles et le P_{50} chez les angiospermes et les gymnospermes. Ceci confirme que la résistance à l'embolie est étroitement liée au niveau de stress subi par la plante dans son environnement. La différence de P_{min} et P_{50} correspond à une marge de sécurité (ou safety margin en anglais) qui quantifie l'écart entre la pression atteinte au cours du stress hydrique et la pression causant de l'embolie. Ainsi, une plante ayant une marge de sécurité faible, présente un plus grand risque d'embolie. Par conséquent, Choat et al. (2013) en déduisent que les modifications climatiques conduisant à une sécheresse accrue pourraient augmenter les événements de rupture hydraulique et par conséquent, de mortalité chez les arbres. Selon Delzon et Cochard (2014) le potentiel hydrique minimum rend l'estimation de la marge de sécurité robuste à travers les écosystèmes car il permet de prendre en compte la variabilité entre les sols et la demande évaporatoire de l'air (VPD).

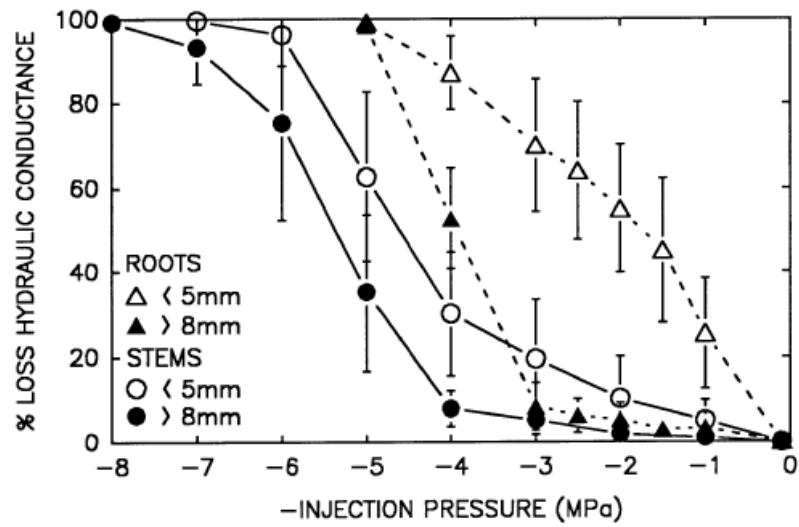


Figure 7: Courbes de vulnérabilité des racines et des tiges du Douglas (Sperry et Ikeda, 1997)

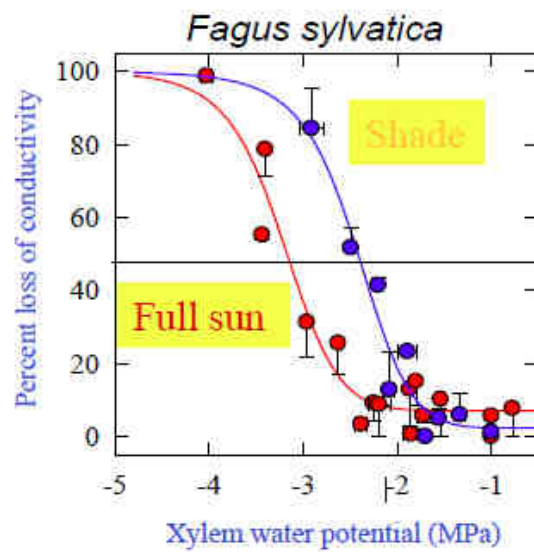


Figure 8: Courbe de vulnérabilité à la cavitation du Hêtre commun suivant son exposition (Cochard et al., 1999)

❖ Segmentation de la vulnérabilité du xylème à l'embolie

Par ailleurs, certains arbres qui présentent une moins grande capacité à reformer de nouveaux tissus conducteurs comme la plupart des conifères (absence de rejets) ou les palmiers (pas de croissance secondaire) sont potentiellement plus vulnérables aux phénomènes de cavitation. Mais d'autres adaptations sont possibles. Un mécanisme de réponse a ainsi été mis en évidence chez les palmiers, par exemple, où les vaisseaux embolisés sont confinés dans les feuilles durant les épisodes de stress hydrique (Zimmermann, 2002). Les feuilles sont plus facilement renouvelables que les tiges ou le tronc. Il y a donc une segmentation de la vulnérabilité (Tyree & Ewers, 1991). Des études ont montré que le xylème des racines des arbres étaient plus vulnérables que celui des pousses ou tiges du même individu (Sperry et Saliendra, 1994) (Figure 7). De plus, à cause de leur grande vulnérabilité à la cavitation, les petites racines ont été surnommées le « talon d'Achille », de l'arbre pour le transport de l'eau. Mais les déterminants de la vulnérabilité des racines à la cavitation sont mal connus. Par exemple, aucune relation entre la vulnérabilité et le diamètre des racines n'a été établie. La vulnérabilité peut également varier au sein d'un même type d'organes soumis à des conditions environnementales différentes. Par exemple, les branches poussant à l'ombre sont plus vulnérables que celles exposées au soleil chez le Hêtre (Cochard H et al, 1999) (Figure 8). Pour conclure, la vulnérabilité à la cavitation semble donc être un paramètre important à considérer pour comprendre la plasticité phénotypique des arbres.

1.2.3. Stress hydrique : le contrôle stomatique

Les stomates jouent un rôle important dans l'adaptation des plantes au changement climatique. Elles contrôlent les échanges d'eau au cours de la transpiration et lors de l'entrée du CO₂ nécessaire à la photosynthèse et à la croissance. Leur ouverture est contrôlée par la pression de turgescence régnant dans les cellules de garde et le mésophylle. Ce changement de pression de turgescence peut s'effectuer rapidement dans les cellules de garde afin de répondre rapidement aux conditions environnementales. Cette rapidité est essentielle pour optimiser les flux de CO₂ et limiter les fluctuations d'eau dans le végétal. Cette régulation, i) contrôle le flux d'eau donc l'épuisement du sol en eau et ii) protège les feuilles de trop fortes températures en contrôlant la transpiration qui refroidit celle-ci. Les stomates ont donc un rôle clé dans l'adaptation du végétal à l'environnement et au stress.

Les plantes répondent aux stimuli environnementaux par l'intermédiaire de signaux internes courts ou longs faisant intervenir des hormones (ex : acide abscissique ou ABA), des ROS (Reactive Oxygen Species) comme H₂O₂, en modulant la concentration en CO₂ dans les espaces intercellulaires de la feuille ainsi qu'à l'aide de signaux hydrauliques (Hetherington & Woodward, 2003). Dans les cellules épidermiques, l'accumulation de solutés et leur redistribution entre les différents types cellulaires, va

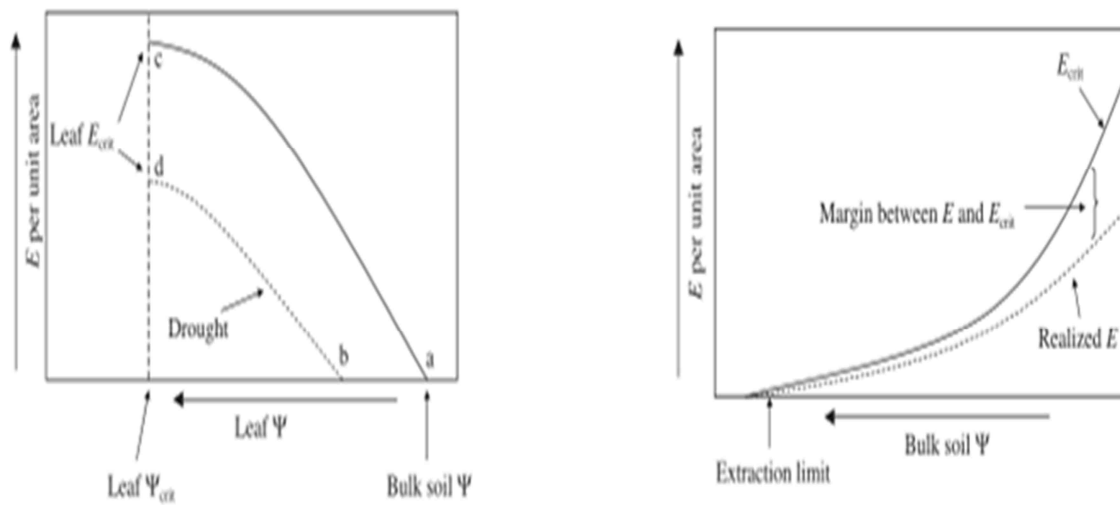


Figure 9: illustration de la théorie hydraulique (McDowell et al, 2008)

Légende :

La figure de gauche explique la relation qui lie la transpiration E au potentiel hydrique foliaire ψ_l .

- **a)** Lorsque $E=0$, ψ_l est à l'équilibre avec le potentiel hydrique du sol
- **a-c)** Lorsque E augmente, ψ_l diminue. Pour chaque augmentation de E , la chute de ψ_l est de plus en plus forte car les phénomènes de cavitation et l'assèchement au niveau racinaire réduisent la conductivité stomatique.
- **c)** Si $E > E_{crit}$, ψ_l devient supérieur à ψ_{crit} ce qui entraîne une rupture du flux hydrique.
- **b-d / a-c)** Etant donné qu'un stress hydrique provoque une diminution du potentiel hydrique du sol au sein de la rhizosphère, une rupture hydraulique provoque une diminution progressive de E . Si la rupture hydraulique est causée par l'apparition de cavitation dans le xylème des branches ou tronc, le ψ_{crit} correspond à la pression entraînant 100 % de cavitation

Équation 2: conductance spécifique foliaire

$$g_l = K_h \cdot L / LA$$

g_l représente la conductance hydrique spécifique des stomates, K_h la conductivité hydraulique, L la longueur du trajet hydraulique et LA la surface foliaire

jouer le rôle majeur dans la régulation de la pression de turgescence responsable des mouvements stomatiques (Pandey et al, 2007). Les signaux intégrés par les cellules de gardes ne sont que partiellement connus. Les approches portent sur le rôle de l'ABA, les échanges d'ions et la régulation osmotique des cellules de gardes (Li et al, 2006).

Une hypothèse est que la plante tend à optimiser l'assimilation du CO₂ en limitant les pertes en eau : il s'agit de la théorie de l'optimisation stomatique (Cowan et Farquhar, 1977)

La conductance stomatique est couplée avec le cycle de Calvin, car le CO₂ est utilisé dans le processus de carboxylation. S'il n'y a pas de lumière, les stomates n'ont pas de raison d'être ouverts car le CO₂ absorbé ne peut être utilisé dans la carboxylation faute d'énergie. La conductance stomatique est donc intimement liée à l'assimilation. Nous allons maintenant décrire ces différents mécanismes.

❖ La théorie hydraulique

Les stomates participent au fonctionnement hydraulique de la plante en maintenant le potentiel hydrique du xylème à un niveau inférieur à la valeur seuil engendrant la cavitation : il s'agit de la **théorie hydraulique** (figure 9). Cette valeur seuil est appelée **Ecrit**. L'évapotranspiration (**E**) va dépendre de la conductance hydrique des feuilles (**g**) du potentiel hydrique du sol (ψ_s) et du potentiel hydrique de la feuille (ψ_l). Quand il y a absence de phénomène de cavitation, la conductance hydraulique des feuilles est supposée constante. Ainsi, lorsque la différence de potentiels entre le sol et la feuille augmente, cela entraîne une augmentation de l'évapotranspiration. Cependant, il existe une valeur critique d'évapotranspiration (**Ecrit**) pour laquelle, la conductivité foliaire n'est plus constante. Survient alors de la cavitation. Lorsque **E > Ecrit**, la conductivité de la feuille approche de zéro et survient une rupture dans le flux d'eau traversant le végétal. Ψ_{crit} correspond quant à lui au potentiel hydrique du xylème causant 100 % de cavitation. **Ecrit** et Ψ_{crit} varient suivant les espèces et suivant les organes (Pockman et al, 1995, sperry et al, 2002).

Il serait ainsi possible de prévoir une rupture hydraulique en considérant la baisse de transpiration comme fonction du potentiel hydrique du sol. Comme le montre la figure de droite, lorsque le potentiel hydrique du sol atteint le ψ_{crit} , **Ecrit** = 0 et il devient impossible d'extraire d'avantage d'eau : il s'agit de l'extraction limite. La marge entre **E** et **Ecrit** est une seconde représentation de la **marge de sécurité**. Si **E** ne se trouve pas dans cette marge, une rupture hydraulique survient. La plante peut maintenir son évapotranspiration en dessous de cette valeur seuil sur de longues périodes grâce à un ajustement de ses caractéristiques structurales qui permettent une absorption relative en eau maximale par rapport à la demande. Par exemple, la plante peut modifier sa surface foliaire. En effet, une diminution de la surface foliaire permet de minimiser le risque d'embolie. L'équation 2 donne la relation entre la conductance hydraulique spécifique de la feuille et la surface foliaire. Une forte valeur de la conductance hydraulique spécifique foliaire peut être obtenue par une forte conductivité hydraulique ou une faible surface foliaire (Damour et al, 2010). La surface foliaire est principalement

Équation 3: LMA (Poorter et al, 2009)

$$\sum \frac{N_i \times S_i}{A \times L_{di}}$$

Ni le nombre de cellules du tissu, **Si** la surface des cellules, **Ldi** la densité des tissus

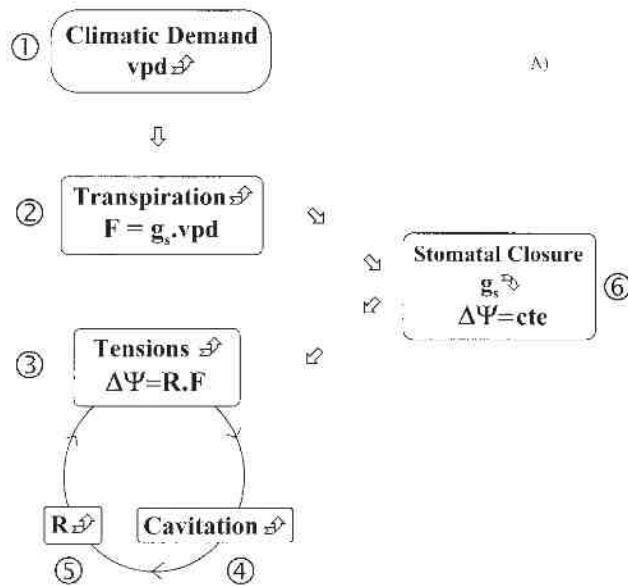


Figure 10: Cycle "infernical" de l'embolie (Cruiziat et al., 2002)

Légende :

- 1-2 Une forte demande climatique (augmentation de la VPD) entraîne une augmentation du taux de transpiration F ($F = g_s \cdot VPD$)
- 2-3 Cette augmentation de transpiration va induire une baisse du potentiel hydrique du xylème sous le potentiel critique de cavitation.
- 4- Les éléments conducteurs vont s'emboliser
- 4-5 Cette embolie va créer une augmentation de la résistance de la plante et donc une baisse de la conductivité hydraulique et du potentiel hydrique. Plus le potentiel hydrique diminue plus la cavitation va être importante et ainsi de suite.
- Cependant, le cycle peut être stoppé par la fermeture active des stomates (6) qui réduisent la transpiration et maintiennent un potentiel hydrique supérieur à la valeur critique. La fermeture des stomates apparaît donc comme le mécanisme clé dans la protection du xylème

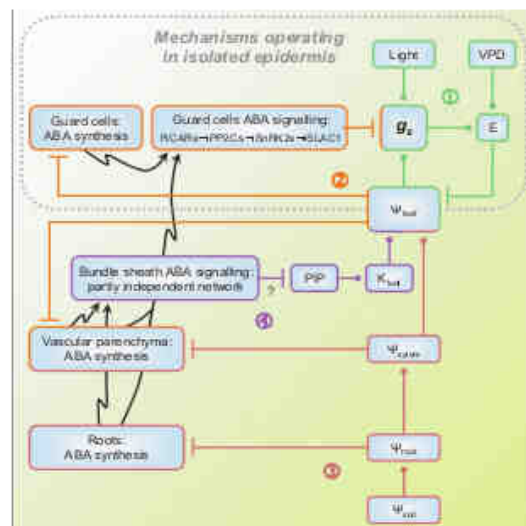


Figure 11: Mécanisme de l'ABA dans la régulation du stress hydrique (Pantin et al., 2012)

exprimée par le **LAI** (Leaf Area Index) défini comme la surface foliaire par unité de surface au sol. L'eau intervient dans l'induction des feuilles, dans leur développement et dans leur chute. La LMA fait référence au ratio masse foliaire sur surface foliaire (équation 3). La LMA des feuilles augmente avec la diminution de la disponibilité en eau. Les feuilles qui se développent lors d'un stress hydrique sont formées de petites cellules plus serrées les unes contre les autres, diminuant ainsi l'espace intercellulaire (Shields, 1950). Les feuilles sont alors plus rigides et se flétrissent moins facilement en période de stress hydrique. La transpiration est également plus faible au niveau de ces petites feuilles et leur durée de vie plus longue. La modification de la LMA peut donc être un processus d'adaptation des espèces à la sécheresse.

Lorsque les éléments du xylème sont embolisés, la conductance hydraulique diminue et la tension requise pour maintenir le même flux d'eau dans les feuilles augmente. Ce qui favorise encore plus la cavitation. Se forme ainsi un cycle « infernal » de l'embolie (figure 10). Ce cycle prend fin uniquement lorsque tout le xylème est embolisé à moins que les stomates se ferment et réduisent la transpiration et la baisse de potentiel hydrique du xylème.

❖ **L'ABA, une molécule signal pour la réponse au stress hydrique**

Certaines molécules peuvent accentuer le contrôle stomatique en favorisant la fermeture des stomates, c'est le cas de l'ABA (figure 11). Lors d'une journée d'été, une forte lumière incidente entraîne l'ouverture des stomates et donc une augmentation de la conductance stomatique. Cette augmentation entraîne une hausse de la transpiration, accrue également par l'élévation du VPD. Cette hausse de la transpiration provoque une diminution du potentiel hydrique foliaire qui agit comme un signal et déclenche la synthèse d'ABA dans les cellules de garde et dans les tissus vasculaires. ABA va se fixer sur les récepteurs PYR/PYL/RCAR pour stopper l'inhibition de PP2C sur SnRK2 (Pantin et al, 2012). Cet arrêt de l'inhibition permet à ABA de s'exprimer et d'entraîner une diminution de la conductance stomatique en activant l'efflux du canal SLAC1. Lors d'un stress hydrique, ψ_s diminue et induit la diminution en cascade du potentiel hydrique des racines, du xylème, des feuilles. Cet enchaînement de baisse de potentiel induit la synthèse d'ABA dans les racines. Il est ensuite transporté dans les cellules du parenchyme où il est également synthétisé. L'ABA va ensuite agir sur la conductance stomatique. Lors d'un stress d'une intensité plus importante ou d'une longue durée, une voix d'amplification vient s'ajouter à la précédente. L'ABA des cellules du parenchyme vient désactiver les aquaporines, qui sont des protéines formant des canaux à eau dans la membrane des cellules, des cellules de la gaine périvasculaire ce qui a pour conséquence, une diminution de la conductivité hydraulique spécifique de la feuille entraînant la diminution en cascade du potentiel hydrique foliaire et de la conductance hydraulique foliaire et donc de la transpiration.

❖ **Le mésophylle, une barrière importante contre les pertes en eau**

En plus de la limitation de la conductivité stomatique lors d'un stress hydrique, le mésophylle va également intervenir en réponse au stress hydrique. Le mésophylle est le tissu photosynthétiquement actif

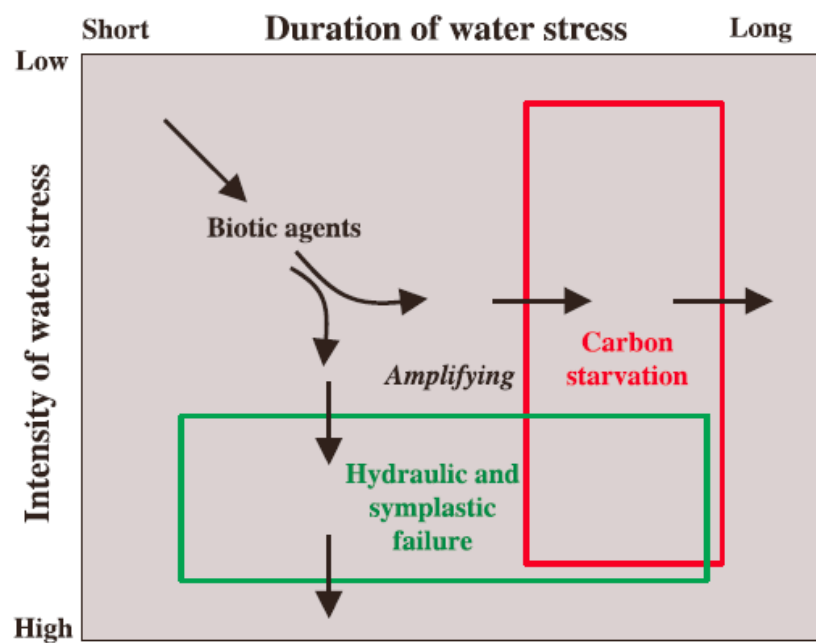


Figure 12: Relations théoriques entre la durée et l'intensité de la sécheresse accompagnées des 3 mécanismes hypothétiques impliqués dans le processus de mortalité (McDowell et al., 2008)

de la feuille. Il se compose de parenchyme palissadique, qui comporte de nombreux chloroplastes et où s'effectue la photosynthèse, et du parenchyme lacuneux situé en dessous du précédent, du côté des stomates. La résistance mésophyllienne, qui correspond à la résistance au transfert d'eau entre le parenchyme lacuneux et la chambre sous stomatique, peut être importante notamment pour les feuilles des espèces arborées (Epron et al., 1995). Comme elle ne limite le transfert que du CO₂ et pas celui de l'eau, elle peut ainsi modifier le couplage entre l'eau et le carbone (Davi, 2004). La résistance mésophyllienne varie en réponse aux facteurs environnementaux comme la température, le CO₂ mais aussi le stress hydrique (Flexas et al., 2008). Par exemple, Limousin (2009) a montré que la conductance mésophyllienne (i.e inverse de la résistance) du Chêne vert, peut diminuer de 80% en réponse aux forts épisodes de stress hydrique.

1.2.4. Stress hydrique et la modification de l'allocation du carbone

Avant même de fermer ses stomates, la plante diminue sa croissance radiale (Lempereur et al, in revision). Ensuite, comme nous l'avons déjà vu, afin de se prévenir contre la dessiccation, la plante ferme ses stomates ce qui induit une diminution de l'entrée du CO₂, une baisse de rendement de la photosynthèse et une baisse de la production primaire. Or la demande en carbohydrates, via la respiration, reste positive pour assurer le métabolisme de la plante même si le stress hydrique peut entraîner aussi une baisse de la respiration (Rodrigues-Calcerrasa et al, 2014). Un stress hydrique peut par conséquent occasionner la mort d'un individu du fait de la diminution de sa croissance, ou en la rendant plus sensible aux stress futurs. La sécheresse peut également entraîner une baisse du rendement photosynthétique en agissant sur la mortalité des organes notamment les feuilles ou bien en agissant sur les mécanismes de turgescence. Enfin, une pénurie de carbone peut modifier l'allocation et le stockage de carbone et donc la croissance. La pénurie de carbone peut également faciliter l'attaque des agents pathogènes car cela va affaiblir l'individu qui pourra moins résister aux différentes attaques. Pour comprendre les effets de la sécheresse sur la survie d'un individu, il est donc impératif de prendre en compte différentes composantes comme la durée de la sécheresse, son intensité mais aussi des éléments annexes comme la présence de pathogènes (Figure 12).

Pour faire face au stress hydrique, la plante peut adapter d'elle-même l'allocation du carbone grâce à des modifications morphologiques. Elle peut modifier sa surface foliaire, notamment en augmentant la chute des feuilles pour éviter de trop fortes pertes en eau, ou en modifiant l'anatomie de la feuille ou encore modifier son système racinaire ou sa production florale et fructifère. Par exemple, l'absence de précipitation diminue la quantité d'eau dans le sol et augmente la résistance hydrique au transfert de l'eau du sol aux racines. Pour contrer cela, la plante met en place différentes stratégies d'adaptation au niveau racinaire. Certains végétaux utilisent leurs réserves pour développer le système racinaire en profondeur ou bien sur le plan horizontal afin d'augmenter la surface d'absorption. Durant un stress hydrique, l'anatomie des tissus racinaires peut aussi changer. Le stress induit le

développement du cadre de Caspary et des épaissements de suber limitant le transport par voie apoplasmique (Stasovski & Peteron, 1991). La conductivité hydraulique des racines peut également être réduite par l'induction de la fermeture des canaux à eau ou aquaporines (Kjellbom et al, 1999). Les modifications de l'apoplasme, sont irréversibles mais celles sur les membranes cellulaires sont réversibles (Frensch et al, 1996), cependant, toutes deux diminuent l'absorption de l'eau par les racines. Notons que l'apoplasme correspond à l'ensemble des parois et des espaces vides entre les cellules. L'hormone ABA (Acide Abscisique) est un composant apoplasmique qui intervient comme signal de stress hydrique. L'ABA, produit dans les racines durant un stress hydrique, est délivré par l'apoplasme des racines et est transporté vers les feuilles grâce à la transpiration. C'est la quantité d'hormone présente dans le flux qui indiquera l'intensité du stress hydrique. L'ABA va également augmenter la perméabilité de l'eau dans les membranes cellulaires des racines pour favoriser l'absorption de l'eau (Freudl et al, 2000).

1.3. Objectifs de l'étude

A la suite de ces éléments bibliographiques, nous avons tenté de déterminer quelles pouvaient être les stratégies adaptatives de quatre espèces présentes dans la zone méditerranéenne. Les mécanismes que nous avons décrits plus haut nous ont permis de choisir une série de traits fonctionnels (i.e des caractéristiques mesurables des arbres jouant un rôle dans la réalisation de certaines de leur fonctions donc sur leur fitness) potentiellement relié à l'adaptation au stress hydrique. Nous avons, commencé par réaliser une base de données réunissant les valeurs de différentes variables qui peuvent être liées au stress hydrique. Il s'agit de variables hydriques, photosynthétiques et de croissance. Nous avons ensuite réalisé une analyse de ces données pour estimer quelques stratégies adaptatives de nos espèces. Une de nos hypothèses est qu'il existe plusieurs combinaisons de ces mêmes traits qui sont potentiellement adaptatifs pour répondre à la sécheresse. Enfin pour évaluer leur effet sur la dynamique du stress hydrique, nous nous sommes intéressés à l'évolution de la marge de sécurité de ces quatre espèces selon l'intensité du stress hydrique.

2. Matériel et méthode

2.1. Espèces étudiées et sites d'étude

Pour comprendre les différentes stratégies fonctionnelles permettant à des espèces de subsister dans un environnement donné, nous avons décidé de travailler sur deux couples d'espèces cooccurrentes : le Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) et le Sapin (*Abies alba* Mill.) au mont Ventoux et le Chêne vert (*Quercus ilex* L.) et le Pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) sur le site de Font-Blanche dans

les bouches du Rhône, ainsi que sur le site de Puéchabon pour le Chêne vert. De plus, ces deux couples définissent deux types de situations importantes en méditerranée : des essences adaptées à la sécheresse estivale en plaine qui subissent maintenant un rallongement des sécheresses avec des printemps plus secs et des essences moins adaptées à la sécheresse en limite sud de leur aire de répartition qui à basse altitude présentent des risques de dépérissement.

2.1.1. Caractérisation des espèces

❖ Le Sapin pectiné

Le sapin pectiné est un gymnosperme appartenant à la famille des Pinaceae et au sous genre Abies. Il est présent en Europe et en France. En France, on le retrouve dans les zones montagneuses, telles les Alpes, les Vosges, les Pyrénées. C'est une essence typique de l'étage montagnard et subalpin inférieur que l'on retrouve à des altitudes comprises en 400m et 1800m d'altitude (Rameau et al., 1989). Sa durée de vie est longue, elle peut atteindre 600 ans (Wolf, 2003) et sa hauteur peut s'élever jusqu'à 60-65m dans les conditions les plus favorables. En France, les peuplements de Sapin pectiné sont, pour 50%, monospécifiques, mais on le retrouve également souvent associé au Hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.), comme c'est le cas sur le Mont Ventoux en Provence, et/ou bien avec l'Epicéa (*Picea abies* L.). Le Sapin pectinée tolère l'ombre (Valladares et Niinemets, 2008) mais est sensible à la sécheresse (Macias et al, 2006). D'après Lebourgeois, 2007, sa sensibilité à la sécheresse dépend de l'altitude et de l'exposition du versant.

❖ Le Hêtre commun

Le Hêtre commun est un angiosperme appartenant à la famille des Fagaceae (Figure 13). Il est très étendu dans l'ensemble de l'Europe. Au nord de son air de répartition, il se trouve majoritairement à de faibles altitudes alors qu'au sud de son air, il est présent majoritairement des altitudes supérieures à 1000m. Sa durée de vie peut s'étendre jusqu'à 250 ans mais il est en général exploité entre 80 et 120 ans. Sa hauteur maximale s'échelonne entre 30 et 40m (von Wuehlisch G. 2012). C'est une espèce tolérante à l'ombrage mais qui nécessite une humidité atmosphérique importante et elle est peu tolérante à la sécheresse estivale (Cailleret et Davi, 2010). Il est relativement résistant à la plupart des maladies et attaques de parasites. Cependant, il craint les gelées tardives. La tendance de ces dernières années aux hivers plus doux, entraîne des débourrements un peu plus précoces qui peuvent provoquer des gelées tardives au printemps. D'un point de vue podologique, le Hêtre se trouve plutôt sur les sols dans lesquels les racines peuvent s'infiltrer facilement, notamment les sols humides sur une roche mère calcaire.

❖ Le Pin d'Alep

Le pin d'Alep est un gymnosperme de la famille des Pinaceae et du genre *Pinus*. Cette espèce est présente notamment dans l'Ouest du bassin Méditerranéen. De manière générale, la superficie occupée par du pin d'Alep est de 3.5 millions d'hectares. En France, le pin d'Alep est l'essence emblématique de la région méditerranéenne. On le retrouve dans les régions PACA, Languedoc-Roussillon et Corse. Dans certains départements de ces régions comme les Bouches-du-Rhône, la superficie de cette essence peut représenter 70% de la superficie boisée (IFN, 2008-2013). Il s'est beaucoup étendu en France depuis la fin du XIX^{ème} siècle grâce à son développement naturel dans les milieux de garrigues et dans les zones de déprises agricoles.

C'est une essence, également héliophile, qui supporte de forts éclaircissements et de longues périodes de sécheresse. Elle possède une très grande amplitude écologique (Nahal, 1962). En effet, le pin d'Alep pousse dans des milieux dont les précipitations annuelles sont comprises entre 200 et 1500mm avec un développement optimal entre 350 et 700mm (Quezel et al, 1992). Cependant, un des facteurs climatiques qui limitent son expansion est la température. Il se trouve dans des gammes de températures moyennes annuelles s'échelonnant de 11 à 19°C, soit un minimum compris entre -2 et +6°C. Il peut supporter des froids plus intenses à conditions qu'ils soient exceptionnels et de courte durée (Nahal, 1962).

❖ Le Chêne vert

Le chêne vert est un anigospérme de la famille des *Fagaceae* du genre *Quercus*. Son aire de répartition regroupe l'ensemble du bassin méditerranéen mais il est plus présent dans sa partie occidentale. Il est présent sur les îles méditerranéennes comme les Baléares, la Corse, la Sardaigne, la Sicile, mais aussi sur la bordure sud occidentale du massif central, sur le littoral de la Vendée et en Italie l'arrière des Alpes (Barbero et Loisel, 1980).

Concernant sa morphologie, sa taille s'échelonne de 5 à 20m de hauteur. Il s'agit d'une espèce au feuillage persistant dont la longévité est de 200 à 2000 ans. Ses feuilles sont vertes, petites (3 à 9cm) et de forme variable (entières, dentées ou épineuses). C'est une espèce monoïque dont l'écorce est grise et lisse pour les individus les plus jeunes mais qui se craquelle avec l'âge.

En ce qui concerne ses exigences écologiques, le chêne vert apprécie la lumière, il est thermophile mais reste résistant au froid tout en n'aimant pas le froid humide qui encourage l'infection de champignons. Il n'a pas de préférence pour le type de sol et peut coloniser les sols calcaires peu profonds. Il s'adapte, de plus, très bien à la sécheresse. La dispersion de ses graines se fait beaucoup grâce aux animaux et sa régénération peut également venir de rejets de la souche (fiche chêne vert, agriculture.gouv.fr)

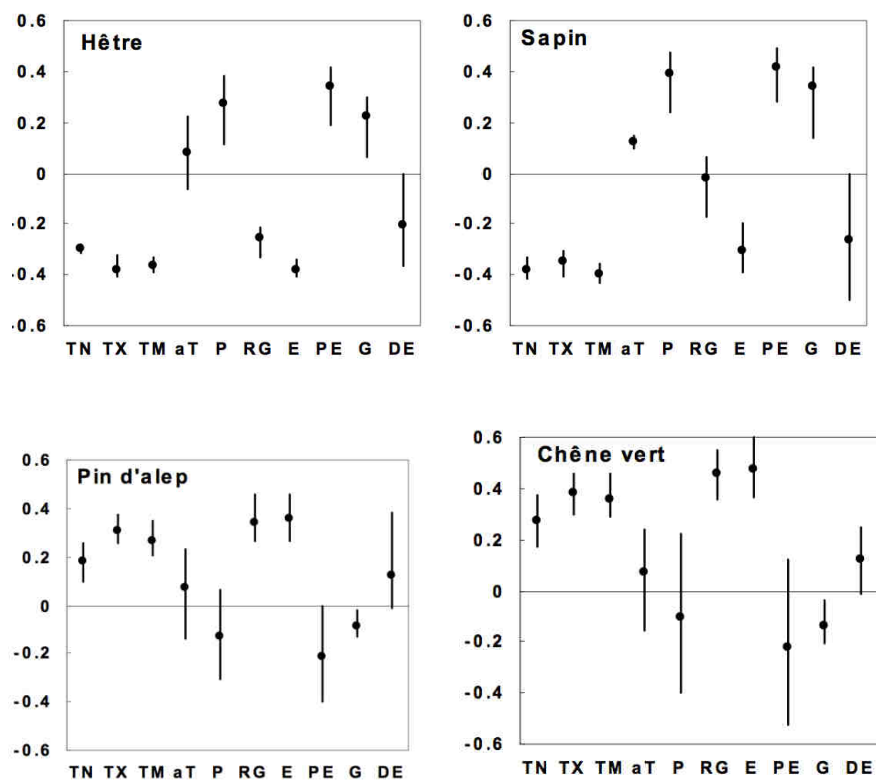


Figure 13: corrélations maximum, minimum et moyenne entre la présence d'une espèce et les paramètres climatiques mensuels par groupe de variables climatiques (Badeau)

TN : Températures minimales, TX : Températures maximales, TM : Températures moyennes, aT : Aptitude thermique, P : Précipitations, RG : Rayonnement, E : ETP, PE : déficit pluviométrique, G : nombre de jours de gel, DE : existence d'un déficit pluviométrique

2.1.2. Caractérisation des sites d'étude

Les valeurs de traits rassemblées ici proviennent principalement de l'échantillonnage réalisé sur trois sites tous situés en région méditerranéennes.

Le site du Mont Ventoux (44°11'N ; 5°17'E) est une montagne isolée dont le sommet s'élève à 1909m d'altitude. Le sol y est de faible épaisseur et principalement composé de calcaire à relief karstique et à forte proportion d'éléments grossiers, la réserve en eau est donc très faible. La sécheresse estivale y est marquée et les précipitations se situent principalement au printemps et en automne, ce qui est caractéristique du climat méditerranéen. On y trouve un gradient pluviométrique altitudinal avec une augmentation de 14mm tous les 100m (Cailleret, 2011), tout comme pour la température avec une diminution de 0.7°C/100m. La neige au sommet est présente en moyenne 140j par an. Le Mont Ventoux a subi une longue période de déforestation au *XII^{ème}* siècle suivie de travaux de reboisement au *XIX^{ème}* ayant pour but de lutter contre l'érosion. Des millions de plants de pins ont alors été introduits suivis par la recolonisation d'espèces comme le Sapin pectiné et le Hêtre (Cailleret & Davi, 2011). C'est sur le site du Mont Ventoux qu'ont été faites les mesures pour le sapin pectiné et le Hêtre.

La forêt de Font-Blanche (43°14'25"N ; 5°40'40"E) est localisée sur un plateau (pente < 5%) à une altitude de 425m. Son climat est caractéristique du milieu méditerranéen de basse altitude. La température moyenne annuelle (sur 1979-2008) est de 13.2°C et les précipitations de 690mm. Le gradient de température altitudinal est de 0.6°C/100m. Les limons superficiels (10-30cm) du sol se caractérisent par un pH proche de 7, une forte teneur en nutriments, un fort pourcentage d'éléments grossiers et une roche mère à l'affleurement. Les espèces dominantes y sont le Pin d'Alep (35 à 115 ans, 12-14m de hauteur) et le Chêne vert (environ 6m de hauteur). Le sous étage est principalement composé de Chêne kermès (*Quercus coccifera*) et de Filaire à larges feuilles (*Phyllirea latifolia*) (Girard et al, 2012). Le site de Font-Blanche a été mis en place en 2007. Il est principalement dédié à l'étude et au suivi des composantes des cycles du carbone et de l'eau. Sur ce site de Font-Blanche, les mesures de potentiels hydriques ont été relevées pour le Chêne vert et le Pin d'Alep.

Le dernier site, sur lequel ont été réalisées des mesures de potentiels hydriques du Chêne vert, est le site de Puéchabon. Il est localisé à 35km au nord-ouest de Montpellier (43°44'N, 3°35'E) sur un plateau à 270m d'altitude. Le peuplement est composé notamment de chêne vert managé en taillis. L'étage dominant est dense et la canopée s'élève à 5.5m. Le climat y est également de type méditerranéen avec 80% de précipitation entre Septembre et Avril. La moyenne annuelle des précipitations est de 907mm sur la période 1984-2007 et la température moyenne de 13.4°C. Le sol est dur et la fraction fine homogène (Limousin et al, 2009).

Sur les sites de Puéchabon et de Font-blanche, des dispositifs expérimentaux d'exclusion de pluie ont été mis en place. Pour chaque site, les parcelles d'exclusion de pluie sont composées de gouttières qui interceptent l'eau et diminuent de 30% les précipitations arrivant au sol. Dans les parcelles

Tableau 1: variables étudiées

Variables	Nom d'utilisation pour R
Potentiel hydrique où 50% du xylème est embolisé	P ₅₀
Potentiel minimum	P _{min}
Marge de sécurité	Marge_securite
Potentiel de fermeture des stomates	Potentiel_fermeture_stomates
Conductance mésophyllienne	Gm
Diamètre moyen des vaisseaux	Diametre_moy_vaisseaux
Epaisseur des parois	Epaisseur_parois
Densité du bois	Densite_bois
Conductivité des tiges	Conductivite_tiges
Ratio surface foliaire/surface aubier	Al_As
Huber value	HV
Potentiel osmotique	Potentiel_osmotique
Elasticité des parois	Elasticite_parois
Vitesse maximale de carboxylation	Vcmax
Vitesse maximale du transport des électrons	Vjmax
Assimilation maximale	Amax
Conductance maximale	Gmax
Accroissement radial	TWR
Sensibilité au climat	MS
LMA	LMA
Quantité d'azote foliaire	N
Produit de la LMA et de l'azote foliaire	NLMA

témoins, les gouttières sont également présentes mais retournées afin de ne pas exclure la pluie mais de conserver l'effet interception de la lumière qu'elles exercent.

2.2. Détermination des variables et obtention des données

2.2.1. Déterminations des variables, caractéristiques et mesures

Afin de caractériser le comportement de nos espèces étudiées vis-à-vis d'un stress hydrique, nous avons choisi de comparer, entre ces quatre espèces, un certain nombre de traits fonctionnels potentiellement impliqués dans la réponse à la sécheresse. Concernant le choix des variables, celui-ci s'est fait progressivement suivant le nombre de données que nous avons déjà au sein de l'unité, suivant les campagnes de mesures qui ont été réalisées pendant le stage et suivant l'analyse bibliographique que j'ai effectuée.

Nous avons ainsi déterminé dix-sept variables pertinentes par rapport à ces trois domaines (tableau 1).

❖ Mesures hydrauliques

Nous avons examiné la variation de **conductivité hydraulique** (K , $\text{kg.m}^{-1}.\text{s}^{-1}.\text{MPa}^{-1}$) entre nos quatre espèces. K correspond au rapport entre le flux d'eau qui passe à travers un segment et la différence de potentiel hydrique permettant ce flux. Elle caractérise l'efficacité du transport de l'eau. Plus la conductivité hydraulique est élevée, plus l'eau circule facilement à travers un segment donné (Cruizat et al, 2002). Pour mesurer la conductivité des branches, on prélève des échantillons que l'on met immédiatement dans un sac rempli d'eau pour stabiliser le potentiel puis en laboratoire, les échantillons sont positionnés dans un tube avec une partie sortante de l'échantillon. Les échantillons sont couverts d'eau pour éviter la dessiccation. Ils sont ensuite perfusés avec du KCl et du CaCl₂ puis on mesure la conductivité.

La **Huber Value** se mesure en faisant le ratio de la surface d'aubier sur la surface foliaire d'une branche. Il s'agit d'une seconde variable caractérisant le transport de l'eau.

L'anatomie du bois des échantillons est observée à l'aide de photographies qui permettent d'évaluer le diamètre moyen des vaisseaux conducteurs de sève ainsi que l'épaisseur de leur paroi et la densité du bois. Ces éléments vont influencer le transport de l'eau. Plus la paroi des éléments conducteurs est fine, plus les vaisseaux risquent d'imploser sous de trop fortes pressions négatives (De Micco et Aronne, 2008).

Nous avons aussi utilisé le **P₅₀** qui correspond au potentiel hydrique du xylème pour lequel 50% des vaisseaux sont embolisés. C'est une valeur seuil souvent utilisée pour caractériser la vulnérabilité

d'une espèce à la cavitation, elle est notamment corrélée à l'aridité de l'habitat des espèces (Maherali et al, 2004) et au potentiel hydrique minimum observé sur le terrain (Jacobsen et al, 2007). Nous avons également utilisé des mesures de potentiels foliaires notamment **le potentiel de base et le potentiel minimum**. Le potentiel de base est le potentiel foliaire mesuré avant le lever du soleil. Théoriquement, ce potentiel correspond au potentiel hydrique du sol. Le potentiel minimum correspond lui au potentiel foliaire le plus bas de la journée, c'est pourquoi, on le mesure au midi solaire. Ce potentiel minimum est utilisé pour mesurer la marge de sécurité qui correspond à la différence entre le potentiel minimum et le P_{50}

❖ Mesures photosynthétiques

Parmi les variables photosynthétiques, nous avons retenu **l'assimilation maximale du CO_2** par la plante, il s'agit du nombre de mole de CO_2 que fixe la plante pour réaliser la photosynthèse quand l'éclairement est saturant. L'assimilation maximale va être fonction de la conductance mésophyllienne (G_m) ainsi que de la pression partielle de CO_2 dans les espaces intercellulaires (C_i) et au niveau des sites de carboxylation de la RUBISCO (C_c) (Violet-chabrand, 2013). Mais elle dépend aussi de la température, de la conductance stomatique, de l'âge de la feuille et de la position dans le couvert.

Par la suite nous avons étudié la vitesse maximale de carboxylation (V_{cmax}) et le flux d'électrons maximal (V_{jmax}) qui sont les variables utilisées dans le modèle de Farquhar et al (1980) pour estimer l'activité photosynthétique des feuilles. Ces variables s'obtiennent à partir de courbes reliant l'assimilation nette de CO_2 et la pression partielle en CO_2 dans les espaces intercellulaires et au niveau des sites de carboxylation (Davi, 2004).

La conductance stomatique et l'assimilation se mesurent expérimentalement à l'aide de systèmes de mesures qui évaluent les échanges de gaz au niveau de la feuille lorsque l'on fait varier la concentration en CO_2 . Grâce à ces mesures, on peut en déduire les courbes A- C_i et déterminer les V_{cmax} et V_{jmax} ainsi que la conductance mésophyllienne (G_m) par différentes régressions non linéaires (Limousin et al, 2010).

❖ Traits foliaires

Le pourcentage d'azote foliaire est relié à la capacité photosynthétique des plantes car il constitue une part importante des protéines du cycle de Calvin et des thylakoïdes. Cette proportion d'azote se mesure par réflectance à l'aide d'un spectroradiomètre (St-Jacques et Bellefleur, 1990) ou par dosage. Nous avons également observé le **LMA** (Leaf Mass Area) qui est le ratio entre la masse et la surface foliaire. Il s'agit d'un trait fonctionnel des feuilles important pour estimer la productivité de la plante et du couvert dans son adaptation à la lumière (Niinemets, 1995) et à un stress hydrique (Rambal et al, 1996).

❖ Mesures de croissance

Pour évaluer les stratégies de nos espèces en termes de croissance, nous avons comparé l'accroissement radial annuel des arbres. Il s'agit d'une mesure qui illustre l'activité du cambium et ainsi la croissance en largeur de l'arbre. Or le cambium répond fortement aux perturbations extérieures, les cernes en sont donc les indices. La croissance radiale peut être évaluée en mesurant chaque année la circonférence de l'arbre ou en mesurant la largeur des cernes annuels sur une carotte prélevée dans l'arbre (Cailleret, 2011). L'accroissement radial se mesure en mm/an. Cependant l'accroissement varie suivant les années. Pour évaluer cette variabilité interannuelle, nous avons choisi d'étudier la variable de la sensibilité moyenne qui correspond au taux moyen de variation des largeurs de cernes au cours du temps.

❖ Données pour le calcul des marges de sécurité

Nous avons utilisé les données de potentiels de base et potentiels minimum qui ont été mesurées lors de différentes campagnes de mesures qui ont eu lieu de 2008 à 2013 pour le pin d'Alep et le Chêne vert, en 2008, 2009 et 2014 pour le Sapin pectiné et en 2012 et 2014 pour le Hêtre. Pour le calcul des marges de sécurité, nous avons utilisés les valeurs de P50 les plus utilisées dans la littérature.

2.2.2. Obtention des données de l'analyse globale des traits

Pour acquérir les données que nous avons utilisées ensuite pour l'analyse statistique, nous avons commencé par examiner l'ensemble des publications parues. Pour cela, je me suis servi de différents sites de recherche comme *Web of science* ou encore *google scholar* dans lesquels j'ai rentré différents mots clés. Par exemple comme mots clés j'ai utilisé des requêtes du type : « l'espèce recherchée » et « la variable » dont je voulais une valeur. En partant ainsi d'une recherche très générale, j'ai obtenu dans les articles ainsi sélectionnés un certain nombre de valeurs des variables choisies et j'ai sélectionné un certain nombre de références bibliographiques au sein de ces articles. En procédant ainsi, je me suis rendu compte qu'il y avait souvent une redondance des publications dans les bibliographies et je pouvais alors être certaine de ne pas omettre certains articles et donc certaines valeurs.

Je me suis également servi de données provenant de base de données, notamment, celle de l'URFM, du RENECOFOR, de TRY et la base données sur la vulnérabilité à la cavitation que Choat et al, ont utilisée pour écrire leur article dans Nature (2013). Le réseau RENECOFOR (REseau National

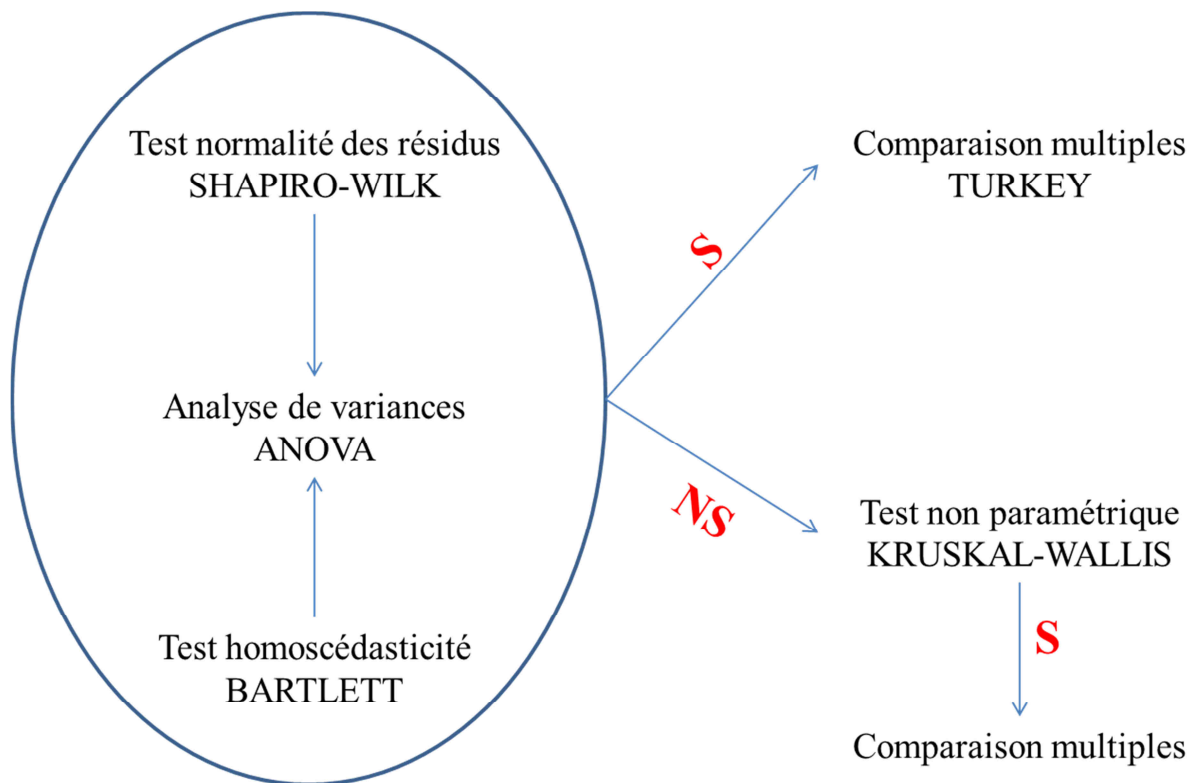


Figure 14: Schématisation du choix des tests effectués pour l'analyse de variance

de suivi à long terme des ECOSystèmes FORestiers) existe depuis 1992 et a pour principal objectif de détecter et de comprendre les possibles changements à long terme qui peuvent affecter le fonctionnement des écosystèmes forestiers (www.onf.fr). Il constitue la partie française d'un ensemble de placettes permanentes forestières installées dans trente-quatre pays européens. TRY est une base de données sur les caractéristiques individuelles des organes ou tissus des arbres (morphologie, anatomie, biochimie, physiologie, phénologie). Elle a pour but de comprendre et de prédire l'adaptation des écosystèmes dans un contexte de perte de biodiversité et de changements globaux. Cette base de données regroupe environ trois millions de caractéristiques pour plus de soixante-neuf mille espèces (www.try-db.org).

Toutes ces données ont été compilées dans un même tableau avec à chaque fois comme champs, l'espèce, la variable, son unité, la valeur, la localisation de l'expérimentation, et la référence. Dans ce tableau, chaque ligne représente une moyenne par parcelle et non par arbre

2.3. Analyses statistiques réalisées.

Afin de déterminer si nos variables d'intérêts étaient différentes suivant nos quatre espèces, nous avons commencé par effectuer des analyses de variance pour chacune des variables. Pour cela nous avons vérifié la normalité des résidus des variables à l'aide d'un test de Schapiro-Wilk puis par un test d'homoscédasticité des variances grâce au test de Bartlett. Ces deux tests permettent de confirmer la possibilité de faire une ANOVA sur la variable. Chaque seuil de probabilité a été fixé à 5%. Si l'ANOVA et les tests de validation étaient significatifs, nous avons réalisé une comparaison multiple pour la variable afin de déterminer pour entre quelles espèces cette variable était différente. Pour cela nous avons fait un test de Tukey. Lorsque l'ANOVA ou les tests de validation n'étaient pas significatifs, nous avons utilisé des tests non paramétriques. Nos espèces étant indépendantes et supérieures à deux, nous avons réalisé des tests de Kruskal-Wallis. Lorsque ce dernier était significatif nous avons également effectué des tests de comparaisons multiples (Figure 14).

Suite à l'ensemble de ces tests, étant donné que nos variables sont quantitatives, nous avons réalisé une analyse en composantes principales (ACP) qui nous a permis d'obtenir une description graphique de l'association entre les variables étudiées, illustrant le sens et l'amplitude de la corrélation entre les variables étudiées. L'ACP a été réalisée sur les moyennes des espèces pour chaque variable et non sur toutes les valeurs étant donné que nous n'avions pas un effectif homogène pour chaque variable et chaque espèce. L'ensemble de ces analyses ont été faites sur le logiciel R en utilisant l'interface Rstudio.

Concernant les calculs des marges de sécurité, nous avons représenté graphiquement le potentiel de base en fonction du potentiel minimal et calculé la marge de sécurité en faisant une différence entre le $P_{\min}$ et le P50. Pour le Chêne vert et le Pin d'Alep, deux traitements ont été appliqués. Pour les

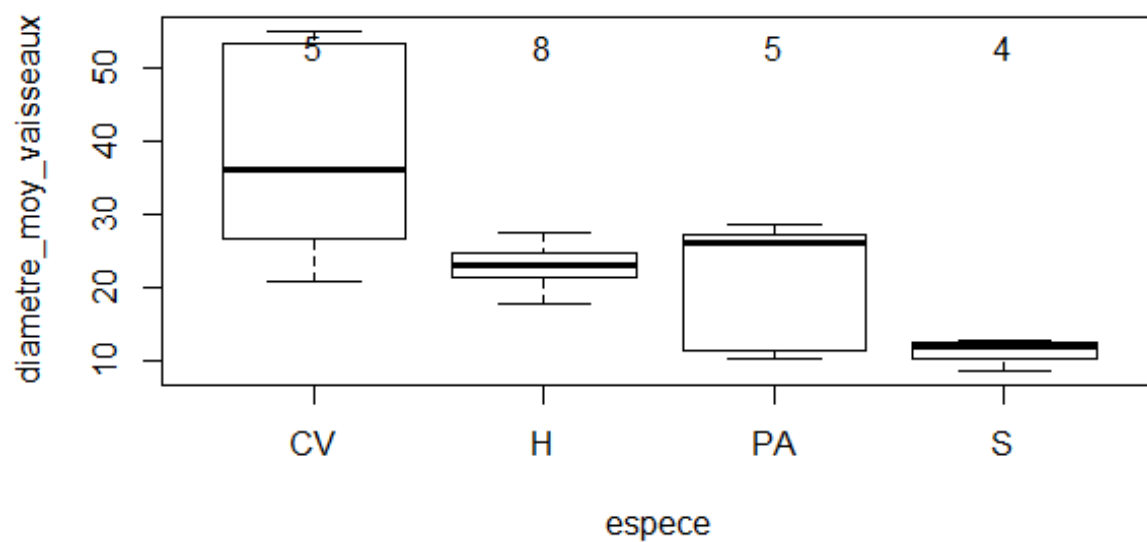


Figure 15: Etude de la variance du diamètre moyen des vaisseaux du xylème

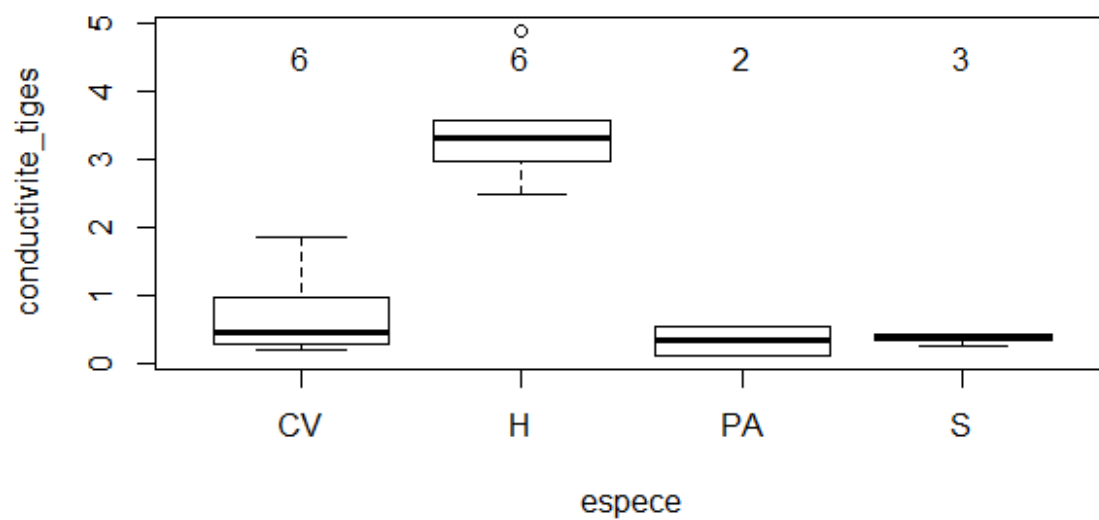


Figure 16: Etude de la variance de la conductivité des tiges

parcelles nommées M30, un dispositif expérimental d'exclusion de pluie a été mis en place et vise à réduire 30% des précipitations. Les marges de sécurité ont ensuite été représentées selon les années pour les deux traitements.

3. Résultats

Afin de détecter rapidement la présence ou non de valeurs aberrantes, nous avons réalisé un tableau indiquant la moyenne, la médiane, la valeur minimale et la valeur maximale de l'ensemble des variables d'intérêts selon l'espèce (Annexe 1).

3.1. Analyses de variances

Les résultats des tests effectués sont inscrits dans le tableau en Annexe 2 avec la p-value. Au vu de ces probabilités, cinq variables sur quatorze étudiées, ne montrent pas de différences significatives entre les espèces : i) Amax, ii) Vjmax, iii) le potentiel de fermeture des stomates, iv) la densité du bois et v) la conductance mésophyllienne. Pour ces variables, les effectifs entre les espèces varient beaucoup et sont parfois très faibles. Par exemple pour la variable Amax, les effectifs de chaque espèce sont 44 pour le Chêne vert, 41 pour le Hêtre, 4 pour le Pin d'Alep et 4 pour le Sapin. Pour la variable densité du bois, les effectifs sont de 2 pour le Chêne vert, 3 pour le Hêtre, 2 pour le Pin d'Alep et 5 pour le Sapin. Nous allons donc insister plus longuement sur le reste des variables pour lesquelles il existe au moins une espèce différente des autres pour une variable donnée. Pour cela, chaque variable est illustrée par une «boîte à moustache».

❖ Variables hydrauliques

La variable diamètre moyen des vaisseaux du xylème suit une loi normale (la p-value du test de Shapiro est de 0.4203) et il existe une différence significative entre les espèces car la p-value de l'analyse de variance (ANOVA) est de 0.0016. Le test de Tukey, montre une différence significative entre le Chêne vert et les trois autres espèces. Le chêne vert a des vaisseaux de xylème de plus large diamètre que les autres espèces (Figure 15), son diamètre moyen étant de 38.37 μ m. Le pin d'Alep, le Hêtre et le Sapin, ont en moyenne des vaisseaux de 11 à 20 μ m de diamètre.

Concernant la conductivité des tiges, l'effectif total est faible (17 valeurs) et leur distribution ne suit pas une loi normale (p-value = 0.006). Cependant le test de Kruskal-Wallis révèle une différence entre les espèces (p-value = 0.009) mais lorsque l'on fait une analyse comparative des espèces deux par deux, il ne semble pas y avoir de différence. Si l'on se concentre plus particulièrement sur une analyse graphique de la figure 16, on observe que le Hêtre présente une conductivité spécifique plus

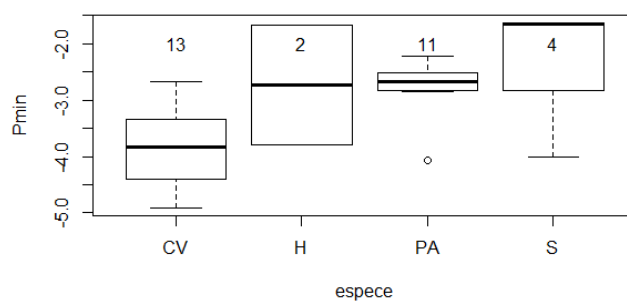


Figure 17: Etude de la variance du potentiel hydrique minimum

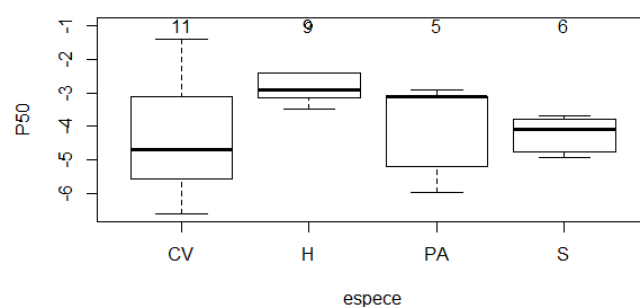


Figure 18: Etude de la variance du potentiel hydrique pour 50% de perte de conductivité

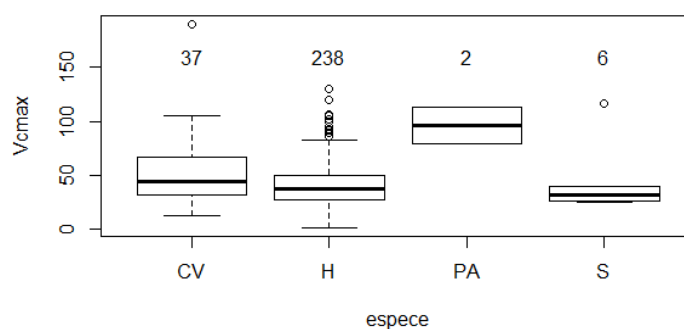


Figure 19: Etude de la variance de la vitesse maximale de carboxylation

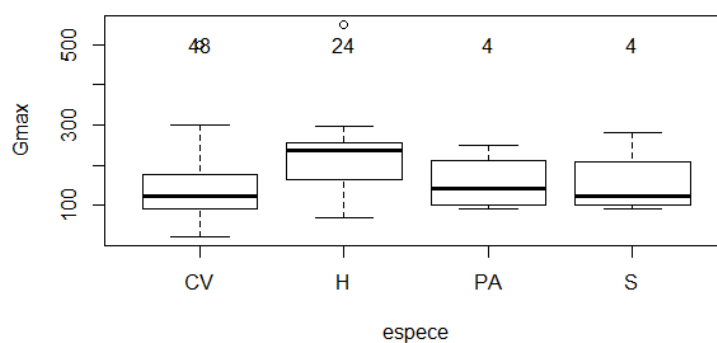


Figure 20: Etude de la variance de la conductance stomatique maximale

forte avec une moyenne de $3.44 \text{ kg.s}^{-1}.\text{m}^{-1}.\text{MPa}^{-1}$ alors que les trois autres espèces ont une conductivité spécifique plus de l'ordre de $0.50 \text{ kg.s}^{-1}.\text{m}^{-1}.\text{MPa}^{-1}$.

La distribution des potentiels hydriques minimaux suit une loi normale. L'effectif total est de 26 valeurs mais le Hêtre n'en possède qu'une et le sapin, trois. Cependant le test ANOVA nous indique une différence significative ($p\text{-value} = 4.23.10^{-6}$), le chêne vert est significativement différent des trois autres espèces et le sapin l'est du Pin d'Alep. Lorsque l'on regarde la figure 17, on s'aperçoit que le potentiel minimum est moins négatif pour le Hêtre et le Sapin, il est respectivement, en moyenne de -1.68MPa et -1.65MPa . L'espèce qui possède le potentiel minimal le plus négatif est le Chêne vert avec une valeur moyenne de -3.79MPa .

Pour la variable P_{50} , elle suit une loi normale ($p\text{-value} = 0.8289$) et il y a bien une différence significative entre les espèces étudiées ($p\text{-value} = 0.037$). Lorsque l'on effectue une comparaison multiple deux à deux des espèces, le Chêne vert apparaît différent du Hêtre. En effet, le Hêtre a un P_{50} moins négatif que le reste des espèces, avec une valeur moyenne de -2.69MPa . Les autres espèces ont une valeur moyenne proche de -4MPa (Figure 18).

❖ Variables photosynthétiques

Parmi les variables photosynthétiques, seuls le V_{cmax} et la conductance stomatique maximale, sont significativement différentes selon les espèces ($P\text{-value} = 0.001053$ et 0.000896 respectivement).

La variable V_{cmax} a un effectif de 283 valeurs. Cependant les effectifs sont très hétérogènes entre les espèces. Par ordre croissant, ils sont de 2 pour le Pin d'Alep, 6 pour le Sapin, 37 pour le Chêne vert et 238 pour le Hêtre. De ce fait, la variable V_{cmax} , ne suit pas une loi normale ($p\text{-value} = 2.986.10^{-13}$) mais lorsque l'on effectue un test de Kruskal-Wallis, on observe qu'il existe bien une différence entre les espèces ($p\text{-value} = 0.03$). Seulement, lorsque l'on effectue une comparaison multiple deux à deux, il n'y a pas de différence. En revanche, lorsque l'on effectue une analyse visuelle de la figure 19, on se rend compte que le Pin d'Alep est l'espèce qui présente un V_{cmax} le plus élevé. Il est en moyenne de $96.21 \mu\text{mol}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. On peut noter également que les valeurs de V_{cmax} sont assez dispersées pour le Chêne vert et le Hêtre avec des valeurs minimales et maximales de 12.62 et 190 et de 1.54 et 130, respectivement pour ces deux espèces.

La conductance stomatique maximale, quant à elle, a un effectif un peu moins important que le V_{cmax} , avec 80 valeurs dont seulement 4 pour le Pin d'Alep et pour le Sapin. Cette variable ne suit pas une loi normale mais un test de Kruskal-Wallis ($p\text{-value} = 0.0002$) suivi d'une comparaison multiple nous permet de voir que le Chêne vert est différent du Hêtre. En effet, la Figure 20, montre que le Hêtre présente une conductance stomatique maximale supérieure aux autres espèces. Sa valeur moyenne est de $223.73 \text{ mmol}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Le Chêne vert présente une plus faible conductance stomatique avec une valeur moyenne de $136.84 \text{ mmol}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

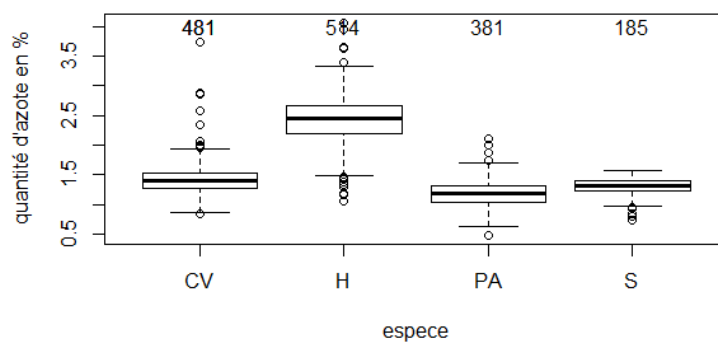


Figure 21: Etude de la variance de la quantité d'azote

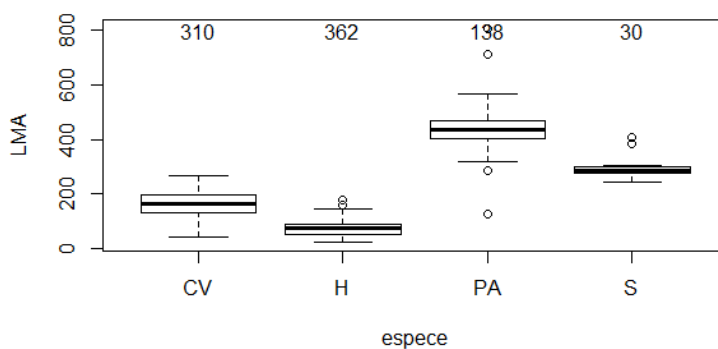


Figure 22: Etude de la variance de la LMA

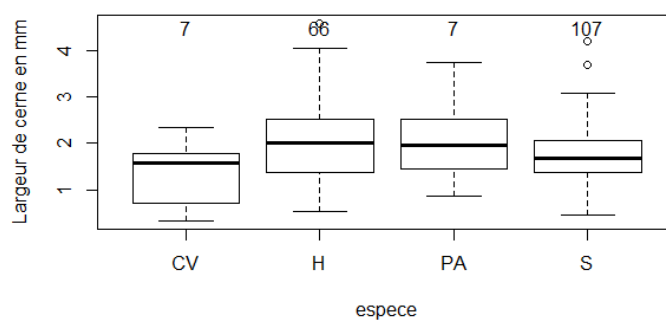


Figure 23: Etude de la variance de l'accroissement annuel

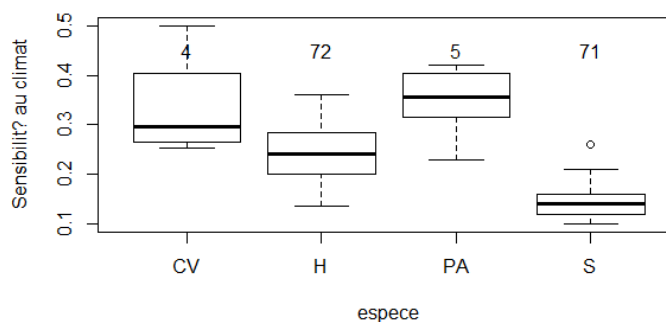


Figure 24: Etude de la variance de la sensibilité au climat

❖ Variables de croissance et traits foliaires

Concernant les variables de croissances et les traits foliaires, l'accroissement annuel, la sensibilité au climat, la LMA et la quantité d'azote des feuilles montrent des différences entre espèces.

Pour les traits foliaires, la quantité d'azote et la LMA sont les deux variables pour lesquelles nous avons plus de 800 données. Ces variables ne suivent pas une loi normale. En ce qui concerne la quantité d'azote, toutes les espèces sont différentes les unes des autres lors de comparaisons deux à deux. Graphiquement, on peut dire que le Hêtre a un pourcentage d'azote plus important que les autres espèces, puis le Chêne vert, le Sapin et enfin de le Pin d'Alep. Les moyennes sont respectivement, 2.42%, 1.42%, 1.3% et 1.19%(Figure 21). A l'inverse, toutes les espèces sont différentes significativement deux à deux pour la variable LMA, hormis la comparaison Sapin-Pin d'Alep. Seul le Sapin montre une distribution à deux pics au lieu d'avoir une forme normale, c'est aussi l'espèce dont l'effectif est le plus faible : 30 valeurs contre 138 pour le Pin d'Alep, 310 pour le Chêne vert et 362 pour le Hêtre. A partir de la figure 22, on remarque que le Pin d'Alep présente la LMA la plus élevée, elle est en moyenne de 438.16 g.m^{-2} . A l'inverse, le Hêtre a la LMA la plus faible avec une moyenne six fois plus petite que celle du Pin d'Alep, elle est de 70.96 g.m^{-2} .

Pour la croissance, les largeurs de cernes ne suivent pas une loi normale ($p\text{-value} = 0.0004$) mais toutefois un test de Kruskal-Wallis montre qu'il existe au moins un effet espèce ($p\text{-value} = 0.024$). Cependant, lorsque l'on effectue une comparaison multiple deux à deux, il n'y a pas de différence. En analysant la figure 23, on remarque que le Hêtre et le Pin d'Alep semblent avoir des accroissements légèrement plus élevés que les deux autres espèces, avec pour moyenne, un accroissement annuel de 2.07 mm par an alors que celui du Chêne vert est, en moyenne, de 1.32 mm par an. Néanmoins on observe des variations importantes pour le Hêtre avec des valeurs comprises entre 0.33 mm par an et 4.58 mm par an. Le Sapin présente, quant à lui, une distribution normale des valeurs de largeurs de cerne sûrement expliquée par un effectif élevé de 107 valeurs.

Pour la sensibilité au climat, l'effectif total est de 152 valeurs dont 72 pour le Hêtre et 71 pour le Sapin. Cette variable ne suit pas une loi normale mais après un test de Kruskal-Wallis, nous observons que le Sapin est différent des trois autres espèces. Il a une sensibilité plus faible au climat que le Chêne vert, le Pin d'Alep et le Hêtre. Sa moyenne est de 0.14 et la disparité entre ses valeurs n'est pas très grande (Figure 24). Le Pin d'Alep semble avoir la plus grande sensibilité au climat, selon le graphique mais ceci ne ressort pas dans les tests statistiques.

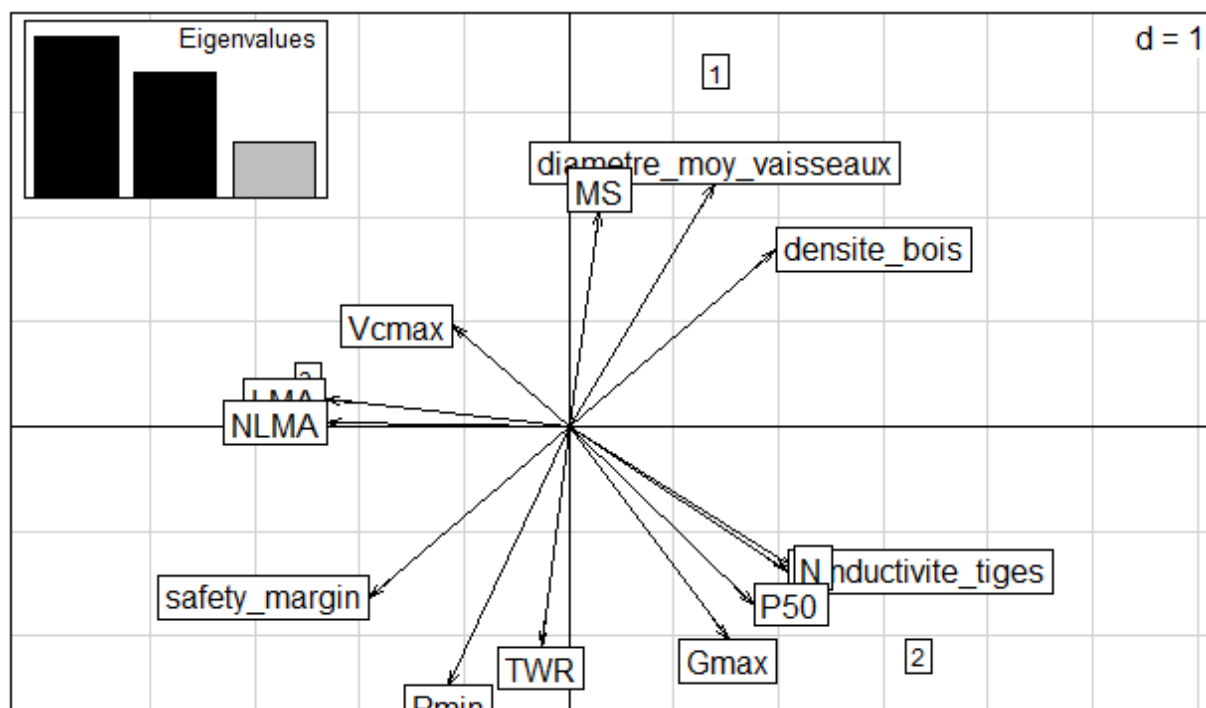


Figure 25: Représentation graphique de l'ACP suivant l'axe 1-2

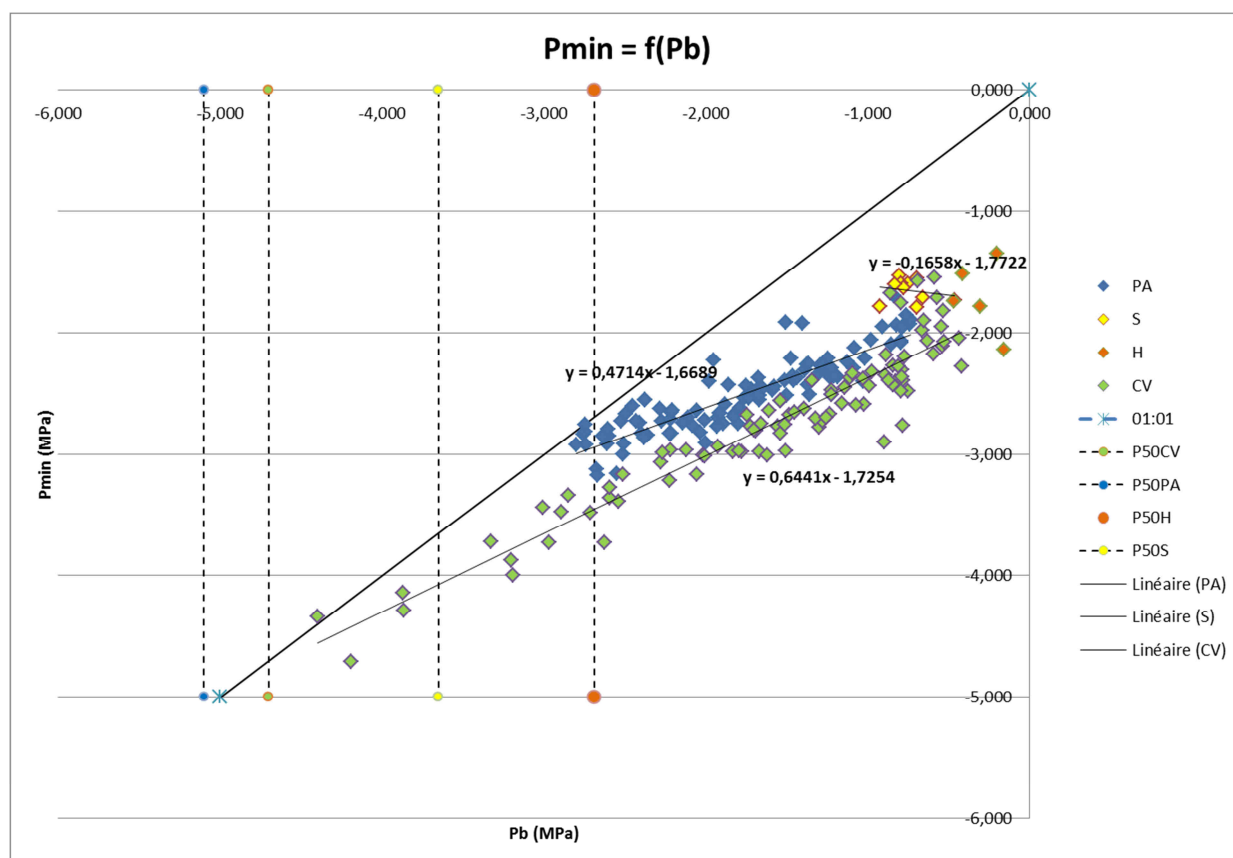


Figure 26: Représentation graphique de la relation entre le potentiel de base et le potentiel minimum des 4 espèces cibles

3.2. Analyse en composante principale

Après avoir regardé chaque variable indépendamment les unes des autres, nous avons réalisé une analyse en composante principale. Nous avons choisi une représentation en deux axes afin que le pourcentage cumulé de variance expliquée soit supérieur à 65%.

❖ Représentation des espèces

Chaque espèce est représentée sur le graphique par un numéro. Le 1 correspond au Chêne vert, le 2 au Hêtre, le 3 au Pin d'Alep et le 4 au Sapin. Sur l'axe 1-2, on remarque que chaque espèce est bien représentée. En effet, plus la flèche associée à une espèce est longue, mieux elle est représentée. Ainsi, le Hêtre et le Pin d'Alep sont corrélés négativement sur l'axe 1 et le Chêne vert et le sapin le sont également sur l'axe 2.

❖ Représentation des variables et des espèces

Graphiquement, on remarque que le Chêne vert est fortement corrélé aux variables i) sensibilité au climat, ii) diamètre moyen des vaisseaux, iii) densité du bois (Figure 25). Ainsi le Chêne vert semble être sensible au climat, sa densité d'éléments conducteurs est forte et leur diamètre est large. A l'inverse, sur l'axe 1-2, le sapin ne présente pas une densité de bois élevée ni même des vaisseaux larges et son potentiel minimal ne descend pas fortement dans les valeurs négatives, en effet, celui-ci est au plus bas en moyenne de -1.65MPa, En revanche, il est corrélé positivement à l'accroissement annuel, il a donc une croissance forte à l'inverse du Chêne Vert.

Le Pin d'Alep et le Hêtre sont opposés sur l'axe 2. Le Hêtre apparait comme une espèce dont la conductivité spécifique des tiges et la conductance stomatique sont fortes, il transpire également beaucoup mais son P_{50} n'est pas très négatif et son potentiel minimal ne descend pas bas. Sa proportion d'azote reste également élevée. A l'inverse, le Pin d'Alep a une grande capacité photosynthétique avec une vitesse de transport d'électron et de carboxylation élevée et un A_{max} également bien corrélé. On voit également que le Pin d'Alep a une surface foliaire bien développée avec une LMA forte.

3.3. Résultats des marges de sécurité

Afin d'étudier un aspect dynamique de la réponse des espèces au stress hydrique, nous avons analysé la différence entre le potentiel de base et le potentiel minimum. Pour cela nous avons exprimé graphiquement le potentiel minimum en fonction du potentiel de base ainsi que la droite $P_b = P_{min}$ (Figure 26). De ce graphique, on remarque que le Chêne vert est l'espèce qui a son P_{min} qui descend le

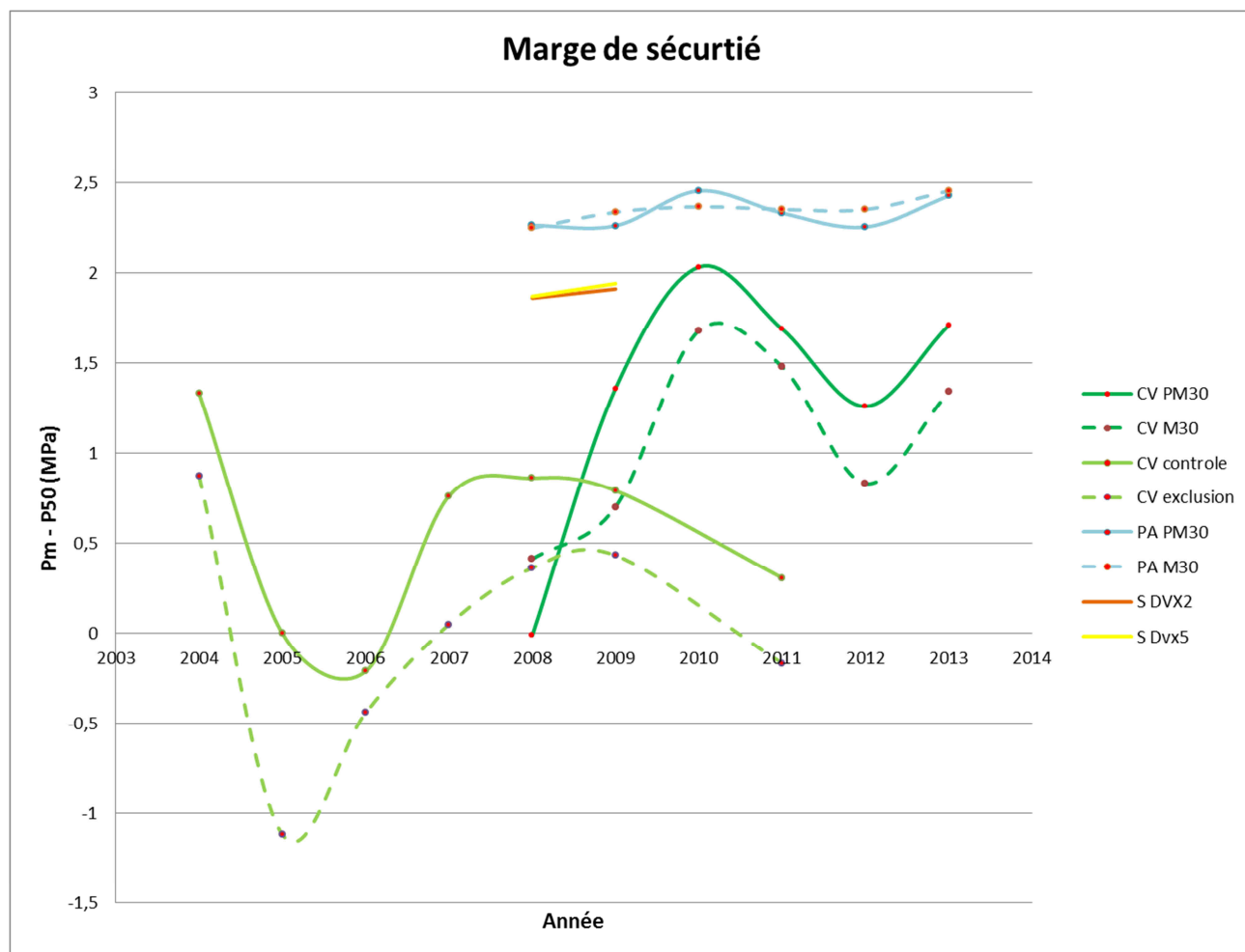


Figure 27: Représentation des marges de sécurité du Chêne vert, du Pin d'Alep et du Sapin

plus négativement, puis le Pin d'Alep. Ces deux espèces peuvent donc supporter un stress assez grand avant de fermer complètement leurs stomates. Par manque de valeurs, on ne peut pas décrire le comportement des potentiels du Hêtre et du Sapin en situation de stress hydrique important. Cependant, lorsque le stress est absent ou léger ($P_{\min}$ proche de -1MPa), on remarque que le potentiel de base de ces espèces est toujours plus élevé que celui du Pin d'Alep. Sur ce graphique, on peut noter également que les $P_{\min}$ de ces quatre espèces ne descendent pas en dessous du seuil de cavitation : la P_{50} . Seul le Chêne vert a des valeurs très proches de son P_{50} .

Dans un second temps, lorsque l'on regarde les marges de sécurité des espèces, on voit que ces dernières sont différentes selon les espèces et varient plus ou moins dans le temps. L'intervalle des marges de sécurité selon les espèces sont les suivantes (Figure 27). Les valeurs utilisées sont indiquées en annexe 3

- [2.25, 2.45] pour le pin d'Alep
- [1.86, 1.94] pour le sapin pectiné
- [-0.01, 2.03] pour le chêne vert sur le site de Font-Blanche
- [-1.12, 1.33] pour le chêne vert sur le site de Puéchabon

On peut ainsi considérer que les marges de sécurité sont relativement larges chez le pin d'Alep et le sapin pectiné (supérieures à 2MPa) alors que celles du chêne vert sont étroites (inférieures à 2 MPa).

Au niveau des variations interannuelles, on remarque que les marges de sécurité oscillent beaucoup chez le chêne vert et très peu à l'inverse chez le pin d'Alep. Il nous est difficile de nous prononcer sur le cas du sapin pectiné étant donné la faible quantité de mesures réalisées. On remarque plusieurs optimums sur la courbe du Chêne vert et même parfois des valeurs négatives (cas en 2005) qui sous entendent que le potentiel minimal de cette espèce est descendu en dessous du seuil de rupture hydraulique. On remarque également que pour le chêne vert, les courbes des deux traitements restent plus ou moins parallèles, ou suivent la même évolution. L'écart entre les deux courbes ne semble pas beaucoup varier, excepté pour l'année 2005 sur le site de Puéchabon. La diminution de précipitation engendrée par l'exclusion de pluie semble donc se répercuter sur le fonctionnement hydraulique du chêne vert. A l'inverse, pour le pin d'Alep, les courbes des deux traitements ne semblent pas vraiment différentes, l'exclusion de pluie ne semble donc pas influencer son potentiel minimum.

4. Discussion

Peu d'études sur les mécanismes adaptatifs des espèces à la sécheresse se sont attardées à la fois sur les traits « fixes » et leur composante dynamique comme les marge de sécurité ainsi que sur la comparaison simultanée de plusieurs espèces. Dans cette discussion nous allons aborder les variations

entre les différentes variables et espèces puis en déduire quelques points de stratégies adaptatifs que nous comparerons avec d'autres stratégies évoquées par d'autres chercheurs.

4.1. Discussion autour des variables

❖ Variables de croissance

Concernant l'accroissement annuel en largeur, nous avons vu précédemment qu'il existe une différence entre nos quatre espèces, cependant la comparaison deux à deux ne nous a rien apporté. Le Chêne vert est apparu comme l'espèce ayant l'accroissement le plus faible en moyenne. Cela peut s'expliquer par le fait que sur certains sites comme ceux de Font-Blanche, le Chêne vert est une espèce de sous étage, il a donc moins accès à la lumière. Le Hêtre semble être l'espèce la plus productive mais, on remarque que la variabilité des valeurs est importante. En effet, l'accroissement est une variable qui dépend énormément de la localisation de la parcelle, de ses propriétés et également de la gestion qui y est appliquée et de l'âge des individus. En effet, le Hêtre situé sous climat Méditerranéen a un accroissement plutôt faible, qui peut être d'environ 0.80 mm par an en Albanie (Tegel et al, 2014), alors que sur le plateau Lorrain, il est de plus de 2.3mm par an (Lebourgeois, 2005). De plus, l'effectif total de cette variable n'était pas très important car dans la littérature beaucoup de mesure d'accroissement sont exprimées en BAI (Basal Area Increment). Pour utiliser au mieux cette variable, il serait nécessaire de plus la normaliser en décrivant plus en détail la parcelle, la gestion qui y est faite et le peuplement pour ainsi réaliser par exemple l'ensemble des mesures sur les arbres d'un âge donné. Il serait également intéressant de garder plutôt les accroissements maximaux qui traduisent peut être plus le potentiel de croissance de l'espèce.

La sensibilité au climat évalue la variation de la croissance autour de la valeur moyenne. Il ressort de nos analyses que le Sapin aurait une sensibilité presque deux fois plus faible que les trois autres espèces. Ainsi la croissance du sapin serait peu sensible aux variations climatiques alors que l'environnement dans lequel évoluent le Chêne vert et le Pin d'Alep est plus contraignant. Le Hêtre étant une essence décidue, il est normal qu'il soit plus sensible à la sécheresse une année donnée (Cailleret et Davi, 2011). Par contre, il peut plus facilement récupérer d'une année sur l'autre. Cependant, il nous manque un grand nombre de données pour plus approfondir l'analyse des résultats concernant cette variable, notamment pour le Chêne vert et le Pin d'Alep pour lesquels nous avons moins de cinq valeurs.

❖ Traits foliaires

Concernant la quantité d'azote et la LMA, nous avons pour ces deux variables de grands échantillons (>100) excepté pour la LMA du Sapin. Les espèces sont toutes différentes pour la variable azote. L'on remarque que ce sont le Hêtre et le Chêne vert qui ont la quantité d'azote la plus importante. Ce résultat est en accord avec les études montrant que les angiospermes ont une teneur en azote foliaire plus importante que les gymnospermes. A l'inverse, pour le LMA, les deux gymnospermes de notre étude présentent des valeurs plus élevées que les deux angiospermes confirmant les résultats Wright et al. (2004) Toutefois, ces résultats doivent être regardé avec prudence, il est possible les méthodes utilisées pour le calcul de la LMA dans les divers articles ou dans les bases de données soient différentes. En effet, pour certaines mesures, il est possible qu'elles n'aient pas été toutes faites sur des feuilles de lumière. Suivant la méthode de mesure utilisée, il peut également y avoir certains biais. Si l'on regarde les résultats du Pin d'Alep, on observe certaines valeurs aberrantes, notamment les valeurs extrêmes (806.45g.m^{-2} et 125.3g.m^{-2}), elles peuvent provenir de méthodes différentes de calcul. Par exemple, si le LMA d'une aiguille est calculée sur la base de la surface projetée, il sera plus faible qu'en utilisant la surface totale développée. Il est également important que les mesures soient faites sur des aiguilles du même âge. Pour également mieux interpréter la variation de ce paramètre suivant nos espèces, il serait important de compléter les mesures du Sapin.

❖ Variables photosynthétiques

Nous n'avons pas obtenu de différences concernant la photosynthèse à lumière saturante pour nos quatre espèces. On peut expliquer ceci par le fait que les mesures n'ont pas toujours été prises en conditions non limitantes. Les valeurs faibles de Amax peuvent notamment provenir de mesures faites en conditions stressantes. Cependant, les résultats sur le Amax sont cohérents avec ceux obtenus pour le Vcmax et le Vjmax. Nous avons récolté beaucoup plus de valeurs de Vcmax sur le Hêtre et le Chêne vert, cela provient essentiellement du fait que de nombreuses mesures proviennent de plantations comparatives. Nous discernons donc une différence de Vcmax entre nos quatre espèces avec le Pin d'Alep qui aurait une vitesse de carboxylation supérieure. Cela pourrait provenir du fait qu'il s'agit d'une espèce pionnière et donc une espèce de lumière, elle a ainsi plus de facilité à capter la lumière et à assimiler le carbone. Nous avons beaucoup moins de valeurs de Vjmax, nous n'avons donc pas pu obtenir de différence entre nos espèces, mais lorsque l'on effectue le ration $Vjmax/Vcmax$, celui-ci n'est pas constant entre nos espèces. Il est relativement faible pour le Pin d'Alep (1.63 en moyenne).

La conductance foliaire maximale est plus importante chez le Hêtre. En effet, ceci est cohérent avec le fait qu'il s'agit d'une espèce décidue qui transpire beaucoup au printemps. En revanche il est difficile d'obtenir plus qu'une tendance générale car le résultat de la mesure diffère selon la méthode,

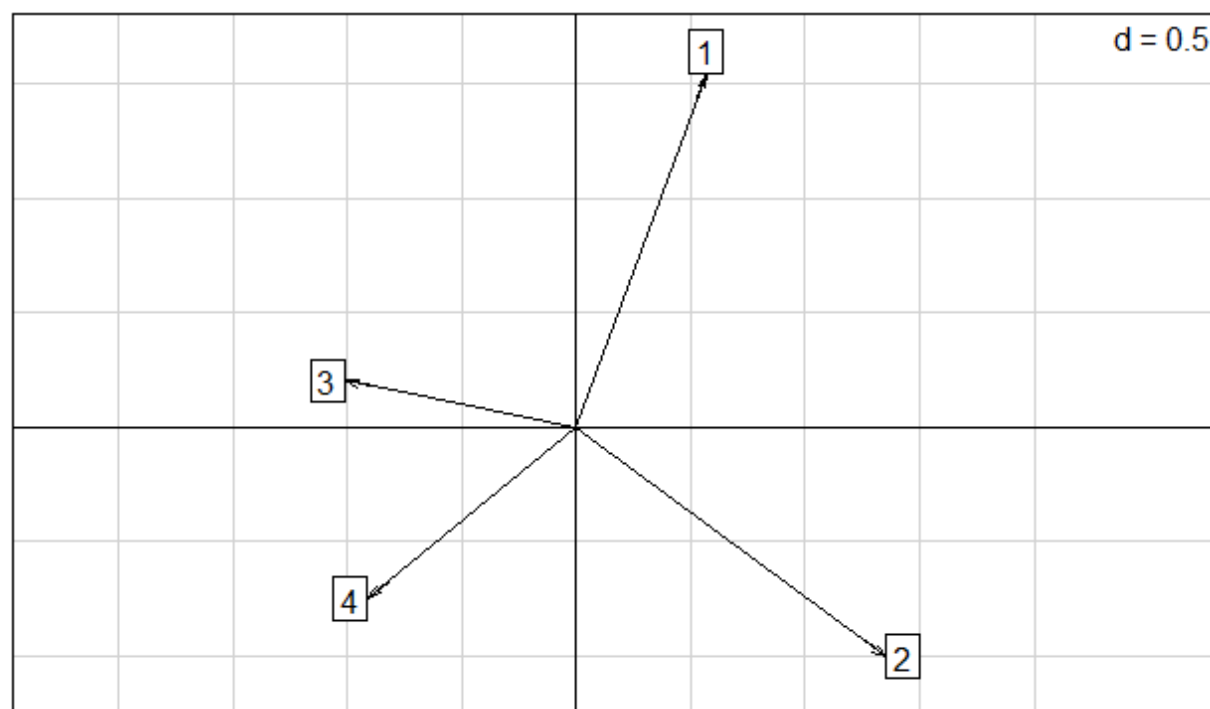


Figure 28: Représentation graphique de nos quatre espèces selon l'ACP

lorsque l'on utilise leaf Porometer ou Licor 6400 (Davi com pers) et également, il se peut que dans les articles ou dans les mesures, certaines soient mesurées en mole d'eau et d'autre de CO₂. Ceci pourrait expliquer les valeurs maximales aberrantes du Hêtre et du Chêne vert.

❖ Variables hydrauliques

Parmi les variables hydrauliques, la densité du bois, le potentiel de fermeture des stomates et la conductance mésophyllienne ne montraient pas de différences significatives entre les espèces. Ceci est peut être dû aux faibles effectifs pour ces mesures. Cependant, la densité du bois tend à être plus importante pour les feuillus que pour les conifères que nous avons étudiés et à l'intérieur de ce premier groupe, on remarque qu'elle est plus importante pour ceux que l'on présume les plus adaptés à la sécheresse, le Chêne vert pour les feuillus et le Pin d'Alep pour les conifères. La conductivité des tiges est plus importante pour le Hêtre, ce qui est cohérent avec son fort G_{max} et qui confirme le fait que le Hêtre est une espèce qui transpire beaucoup au printemps. En effet, il a besoin de mettre en place de large flux au printemps pour maximiser la photosynthèse et pouvoir ainsi renouveler son feuillage. Les trois autres espèces semblent avoir une conductivité spécifique semblable tout comme peut l'être leur conductance stomatique.

Le P₅₀ et le P_{min} sont les plus élevés chez le Hêtre puis le Sapin et les plus négatifs chez le Chêne vert. Le Hêtre est donc l'espèce la plus vulnérable à la cavitation (P₅₀ pas très négatif). On remarque que les valeurs de P₅₀ et P_{min} sont très variables chez le Chêne vert et le Pin d'Alep. Ceci peut provenir du fait que les mesures proviennent de différentes provenances. Les valeurs du P_{min} peuvent être délicates à mesurer car l'on n'est jamais bien sûr d'être au potentiel minimum. Nous notons une particularité pour le Sapin qui a certes un potentiel minimum qui ne descend pas dans des valeurs de potentiel très négative, il ferme donc ses stomates rapidement car il paraît vulnérable à la cavitation, cependant, son P₅₀ est relativement faible. Sa marge de sécurité est donc assez large ce qui est relativement surprenant pour une espèce supposée vulnérable. Cela est à mettre en lien avec le fait qu'il s'agit d'un conifère et qu'il peut se trouver à des altitudes où l'on peut avoir des périodes de gel et peut être d'embolie hivernale.

4.2. Discussion autour de l'ACP

L'ACP réalisée nous a permis de confirmer certaines tendances dégagées par l'analyse des figures précédentes et de déterminer des éventuelles stratégies d'adaptation. Comme nous avons pu voir sur la figure 28, nous avons une succession de nos espèces sur l'ensemble de nos axes 1 et 2 avec lorsque l'on tourne dans le sens des aiguilles d'une montre le Pin d'Alep, le Chêne vert, le Hêtre et Sapin.

Nous avons ici un gradient non continu de l'espèce qui nous semble la plus adaptée à la sécheresse, à la moins adaptée si on prend comme critère d'adaptation la répartition des espèces en fonction des précipitations estivales. Ce gradient n'est pas continu car les niches écologiques ne sont pas conjointes. Chaque espèce a des variables qui lui sont plus ou moins corrélées positivement ou négativement. C'est ce qui nous permet de déterminer les stratégies. Cependant nous verrons dans la suite du rapport que les résultats de l'ACP sont à prendre avec beaucoup de précaution et que nous les avons toujours interprétés en prenant en compte les limites discutées plus haut pour chaque variable.

❖ Stratégie des espèces

Le Pin d'Alep a une forte vitesse de carboxylation et un transport d'électrons rapide. Il photosynthétise donc beaucoup. Ceci est cohérent avec le fait que ce soit une espèce héliophile et surtout pionnière. Son fort ratio masse des feuilles sur surface foliaire est également en adéquation avec le fait qu'il s'agisse d'une espèce pionnière. En effet, les feuilles qui sont fortement exposées à la lumière ont souvent une cuticule plus épaisse ou bien la membrane de leurs cellules plus épaisse également afin de protéger les feuilles contre la dessiccation (Letts et al, 2011). Les aiguilles peuvent également avoir une plus forte fraction de tissus non photosynthétiques qui permettent d'augmenter la résistance aux potentiels hydriques foliaires fortement négatifs (Oertli et al, 1990). Pour cette espèce, la LMA est corrélée négativement à la proportion d'azote mais le produit azote x LMA est très fort. Le pin d'Alep apparaît aussi comme une espèce peu vulnérable à la cavitation. En effet, il s'agit de l'espèce qui possède la P₅₀ la plus basse et une conductivité des tiges peu élevée. Cependant, il ferme plus vite ses stomates que le Chêne vert et maintient donc un P_{min} assez éloigné de son P₅₀.

Le Chêne vert et le Sapin s'opposent sur l'axe 2. Le Chêne vert a une densité forte de vaisseaux du xylème qui ont un diamètre important, en effet, dans les figures, c'est cette espèce qui a sa valeur maximale la plus forte. La forte densité du bois peut être reliée à la vulnérabilité à la cavitation (Hacke et al, 2000). Plus la densité est forte, moins l'espèce est vulnérable. C'est ce que l'on retrouve pour le Chêne vert. En effet, il ferme ses stomates à des forts niveaux de stress donc quand le potentiel hydrique descend à de très faibles valeurs. C'est également une espèce qui est très sensible à son environnement et qui va donc réagir fortement mais dont l'accroissement radial est faible. Cependant nous ne pouvons pas déterminer une généralité car nous avons utilisé seulement les données d'accroissement du site de Font-Blanche.

A l'inverse du Pin d'Alep, le Hêtre est corrélé négativement aux variables photosynthétiques et à la LMA, mais positivement au G_{max} et à l'Azote. Le Hêtre est donc une espèce qui tend à maximiser son taux transpiratoire ce qui est cohérent avec la forte conductivité des tiges. D'autre part, cette espèce fortement vulnérable à la cavitation (son P₅₀ est faiblement négatif) ce qui est cohérent avec une forte régulation du P_{min} (P_{min} proche de zéro) probablement en lien avec un fort contrôle stomatique. Comme nous l'avons dit auparavant, le Hêtre est donc une espèce qui nécessite beaucoup d'énergie au printemps pour la reconstitution de son houppier, il a donc

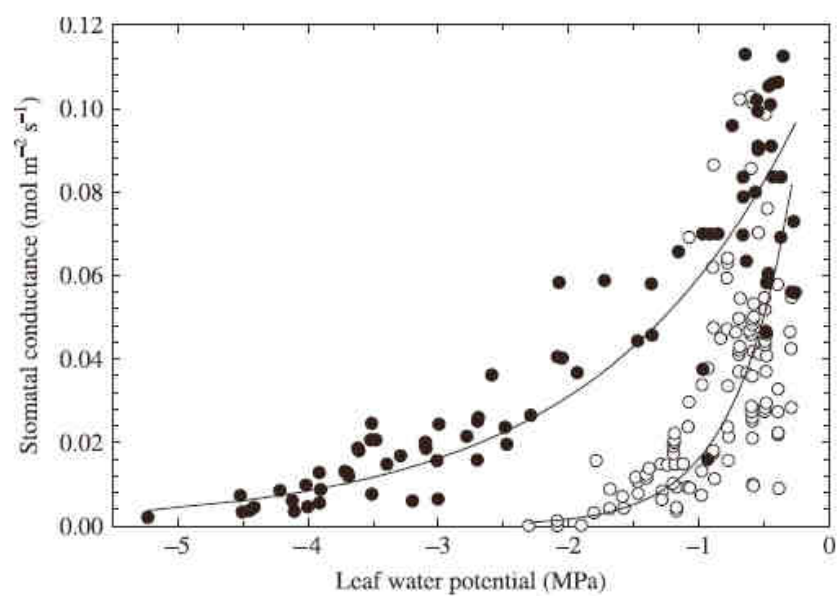


Figure 29 : Comparaison de l'évolution de la conductance stomatique lors d'une baisse de potentiel hydrique foliaire dans le cas de deux stratégies (isohydrique en cercle vide pour le Pin pinion et anisohydrique en cercle plein pour le Juniper (McDowell et al., 2008))

besoin de beaucoup transpirer, cependant il est très vulnérable à la cavitation et stoppe donc rapidement sa photosynthèse. Le fait qu'il transpire beaucoup sans pour autant faire beaucoup de photosynthèse peut correspondre à une adaptation aux conditions ombragées

Contrairement au Chêne vert, le Sapin est une espèce très peu sensible à son environnement, il ferme ainsi très tôt ses stomates. Mais il est capable de maintenir une croissance radiale forte mais probablement car la densité et le diamètre des vaisseaux est faible. Par contre, il n'est pas particulièrement vulnérable à la cavitation. L'allocation très favorable à la croissance provient aussi du fait que le sapin effectue sa photosynthèse l'hiver contrairement au Hêtre.

❖ Problèmes autour de l'ACP

Ces stratégies discutées grâce à l'ACP sont à prendre avec grandes précautions. En effet, le choix de l'ACP s'est imposé à nous car nous avons des variables quantitatives et que nous voulions avoir une vue d'ensemble de l'organisation des variables par rapport aux espèces et surtout une représentation graphique. Cependant, comme nous n'avons pas les mêmes effectifs pour toutes les variables, pour chaque espèce et que nos mesures étaient indépendantes, nous avons choisi de réaliser l'ACP sur les moyennes des espèces pour chaque variable. Il est vrai que nous n'avons pas forcément toutes les mesures réalisées sur toutes les parcelles utilisées dans la base de données réalisée. Ceci a donc enlevé de la force au test statistique d'autant plus que nous avons seulement quatre espèces. Le test serait beaucoup plus robuste si l'on considérait plus d'espèces et aussi si nous avions toutes les variables mesurées sur toutes les parcelles.

L'analyse la plus robuste est donc celle obtenue par les analyses de variances qui donnent une tendance générale.

4.3. Les stratégies présentes dans la littérature.

Les notions de stratégies adaptatives ont déjà été abordées dans certains articles. Tardieu et Simonneau (1998) et Bréda et al (2006) mettent déjà en évidence deux stratégies : i) la résistance par l'évitement : réponse isohydrique, ii) la résistance par la tolérance : réponse anisohydrique (Figure 29).

Les espèces isohydriques tendent à maintenir le plus stable possible leur potentiel hydrique foliaire et tendent à être plus vulnérables à la cavitation. En effet leur P_{50} étant faiblement négatif, ces espèces risquent d'atteindre rapidement des potentiels hydriques de rupture hydraulique ($P_{min} \ll P_{50}$) si la sécheresse est trop intense (McDowell et al, 2008). Ces espèces isohydriques ferment donc rapidement leurs stomates et ont donc un potentiel minimum qui descend faiblement. A l'inverse, les espèces anisohydriques, fermant tardivement leurs stomates, sont plus résistantes à la cavitation et ont donc un P_{50} plus négatif. Cependant chaque stratégie a des contraintes associées. En fermant rapidement leurs stomates, les espèces isohydriques seront certes moins sujettes

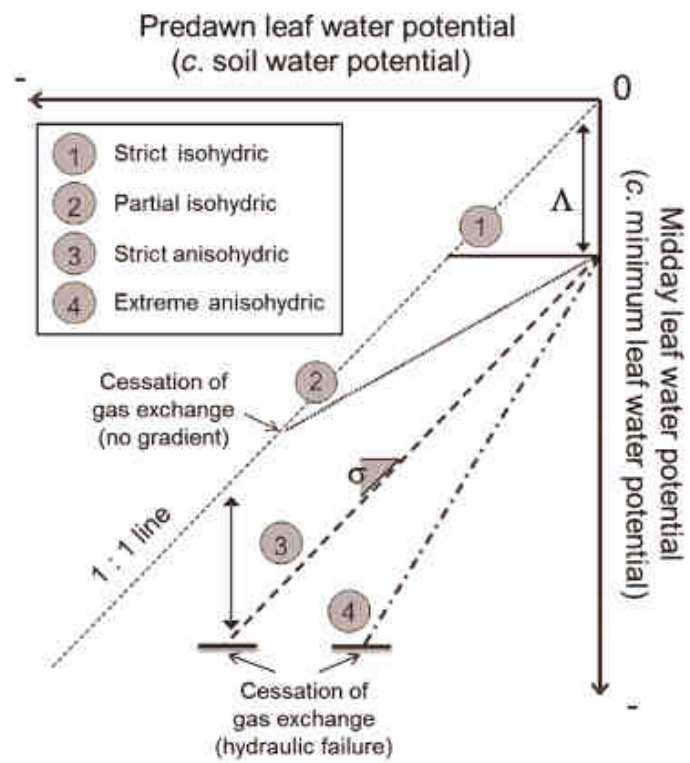


Figure 30: Relation entre le potentiel de base et le potentiel minimum selon la théorie de Martinez-Vilalta et al., 2014

aux risques de cavitation mais elles réduisent aussi fortement leur absorption de CO_2 entraînant une diminution du substrat nécessaire au métabolisme et à la croissance. A l'inverse, les espèces anisohydriques continuent de transpirer et de photosynthétiser même lors d'épisodes de sécheresse. Ces espèces diminuent leur potentiel hydrique foliaire en même temps que diminue celui du sol, elles maintiennent ainsi une conductance stomatique élevée et laissent ouvert leur stomates le plus longtemps possible. Ces mécanismes de tolérance reposent sur des processus d'ajustements osmotiques des cellules et des éléments conducteurs supportant des pressions plus élevées (Brendel et Cochard, 2011). En revanche, en laissant leurs stomates ouverts plus longtemps, elles augmentent leur risque de cavitation et diminuent donc leur marge de sécurité.

Ces deux réponses ne sont pas exhaustives. La distinction entre les deux stratégies reste encore difficile (Franks et al., 2007). En effet, ces stratégies peuvent différer suivant l'espèce mais aussi de manière intraspécifique et suivant la situation.

Un autre bon indicateur des stratégies des espèces vis-à-vis du stress hydrique est donc leur vulnérabilité à la cavitation (Choat et al., 2012). Nous avons ainsi décidé d'analyser un aspect plus dynamique de la résistance à la sécheresse en analysant l'évolution des potentiels de base, potentiels minimums et des marges de sécurité et de discuter de ces stratégies isohydriques et anisohydriques. C'est un thème qui interpelle de plus en plus le questionnement scientifique comme la parution de synthèses récentes (Klein, 2014) (Martinez-Vilalta et al., 2014)

4.4. Discussion autour des marges de sécurité

Nos quatre espèces n'ont pas la même dynamique de potentiel de base et potentiel minimum. Le potentiel de base du Chêne vert descend très proche de son point de rupture hydraulique (P_{50}), il ferme ses stomates ainsi tardivement et apparaît comme une espèce ayant plus un comportement anisohydrique. Le Pin d'Alep, quant à lui a un potentiel de base qui descend également beaucoup mais moins que le Chêne vert, son potentiel minimum est aussi moins élevé. Il ferme donc plus rapidement ses stomates et apparaît comme plus isohydrique que le Chêne vert. Nous avons peu de données pour le Sapin et le Hêtre mais nous remarquons que leur potentiel reste stable et que même lors d'un léger stress, ils ferment rapidement leurs stomates, ils sont donc relativement plus évitants à la sécheresse. Pour le Sapin, il est vrai que son P_{50} a tout de même une valeur assez basse. Cela vient peut-être du fait qu'il s'agit d'une espèce que l'on peut retrouver à des altitudes plutôt importantes, il est donc aussi résistant au froid, son P_{50} faible lui permettrait de résister à l'embolie hivernale.

Récemment, Martinez-Vilalta et al (2014) ont également travaillé sur la relation entre le potentiel de base et le potentiel minimum pour décrire la réponse des espèces forestières à la sécheresse. Il a déterminé deux paramètres sur le graphe $P_{\min} = f(P_B)$ (Figure 30), i) l'ordonnée à l'origine qui relie la transpiration maximale à la capacité du transport hydraulique et ii) la pente de la courbe qui mesure la sensibilité relative de la transpiration et de la conductance hydraulique à la diminution de la

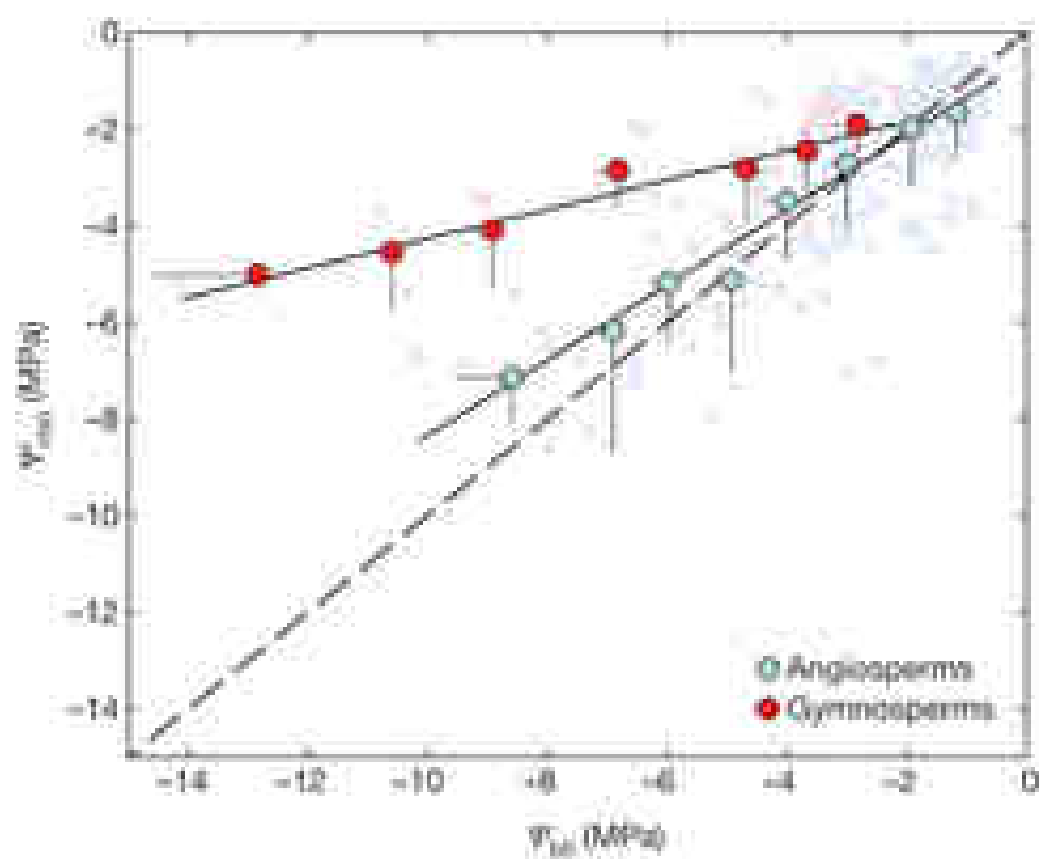


Figure 31 : Potentiel minimum en fonction de la résistance à l'embolie pour 191 angiospermes et 32 gymnospermes (Choat et al., 2012)

disponibilité en eau. D'après cette étude, 80% des espèces forestières ont cette sensibilité inférieure à 1 ce qui correspond à un comportement anisohydrique. Après avoir calculé ces deux paramètres sur nos courbes pour le Chêne vert, le Pin d'Alep et le Sapin, nos espèces seraient toutes partiellement isohydriques.

Nos calculs sur les marges de sécurité ont montré qu'elles étaient différentes selon les espèces mais aussi suivant la distinction feuillus/conifères. Choat et al ont mené une étude en 2012 sur la vulnérabilité à la sécheresse de 226 espèces forestières situées sur des sites différents dans le monde. De cette étude, il ressort que 70% des espèces forestières évaluées fonctionnent à des potentiels hydriques très proches de leur valeur seuil de rupture hydraulique, les rendant ainsi potentiellement exposé à une mort due à un stress hydrique. Ils considèrent qu'une marge de sécurité étroite est inférieure à 1MPa. Dans notre cas, nous pouvons considérer que le Chêne vert, quelque-soit son site, fait partie des espèces à marge de sécurité étroite. D'une manière générale, Choat et al. (2012) considèrent que les angiospermes ont une plus faible marge de sécurité que les gymnospermes (Figure 31). C'est également ce que l'on retrouve dans nos résultats. Ainsi les angiospermes comme le chêne vert auraient davantage tendance à subir des épisodes d'embolie plus importants que les gymnospermes. A l'inverse une marge de sécurité supérieure à 2MPa, comme nous l'avons ici pour le pin d'Alep, suggère que le potentiel hydrique de ces espèces atteindra le potentiel de rupture hydraulique uniquement à la suite d'épisodes exceptionnellement intenses de sécheresse (Delzon et Cochard, 2014).

Cependant, malgré une embolie importante du chêne vert en cas de stress hydrique, le pourcentage de mortalité n'est pas plus élevé que chez nos autres espèces. En effet, il est possible que les angiospermes aient une capacité plus importante à réparer le système conducteur soit en dissolvant les bulles de gaz issue de la cavitation, soit en mettant en place de nouveaux conduits par la croissance du xylème. Ainsi, cette faculté de résorption apparaît comme une stratégie de survie en cas de stress hydrique. Récemment, des cycles d'embolisme et de réabsorption ont été observés en laboratoire pour le peuplier (Secchi & Zwieniecki, 2011), mais ces expériences sont sujettes à controverses (Wheeler et al, 2013, PCE). Toutes les parties de l'arbre ne sont pas touchées avec la même gravité par l'embolie. En effet, les branches sont plus résistantes que les feuilles ou les racines, les organes distaux étant des organes demandant moins d'énergie à reconstruire. Ainsi les conifères, qui ont une marge de sécurité forte subissent principalement de l'embolie dans les organes distaux mais très peu dans les branches où cela serait plus contraignant pour leur survie alors que les angiospermes qui ont une marge de sécurité étroite, sont plus sensibles à l'embolie et en contractent même dans leurs branches. Les conifères peuvent donc plus facilement extraire l'embolie de leurs feuilles soit par excision, soit par mécanisme de résorption. Les mécanismes responsables de cette résorption impliqueraient l'action des sucres en relation avec les cellules du parenchyme et le phloème (Salleo et al, 2006). Lorsque le sucre est transporté dans les conduits embolisés par l'intermédiaire de cellules vivantes comme le phloème ou le parenchyme, il amène avec lui l'eau stocké dans le végétale (Brodersen et al, 2010). Cette eau

peut servir de tampon pour atténuer les fluctuations de potentiel hydrique dans la plante et peut permettre de dégazer les conduits embolisés (Meinzer et al, 2003 ; Brodersen et al, 2010). Ainsi, Johnson et al (2012) soutiennent le fait que la différence de marge de sécurité entre les conifères et les angiospermes peut provenir d'une différence de composition anatomique du xylème. Comparé aux angiospermes, les conifères semblent avoir peu de parenchyme et de carbohydrates dans leur bois alors que ce sont justement ces cellules qui favoriseraient la résorption de l'embolie. Les angiospermes ont aussi plus souvent la capacité à repartir après des descentes de cimes ou des mortalités de branches. Du point de vue architectural, ils seraient moins sensibles à de l'embolie dans certaines de leurs branches.

5. Conclusion et perspectives

Dans notre étude, nous avons pu déterminer que toutes les espèces ne réagissent pas de la même manière vis-à-vis du stress hydrique. Même lorsque les espèces partagent le même milieu, elles peuvent réagir de manière différente et mettre en place des stratégies d'adaptation. Pour cela, après avoir analysé différentes variables qui peuvent entrer dans ces stratégies pour nos quatre espèces cibles (Chêne vert, Pin d'Alep, Hêtre, Sapin pectiné), nous nous sommes aperçus que les stratégies sont plus représentées par des groupes de variables et qu'il est encore difficile de déterminer une stratégie stricte. En effet, celle-ci peut différer suivant le milieu, ou la gestion du peuplement. D'une manière générale, le Pin d'Alep est caractérisé par les variables photosynthétiques (V_{cmax} , V_{jmax}), LMA forte et une P_{50} faible. A l'inverse le Hêtre et le Sapin sont plus évitant. Ils ferment leurs stomates tôt et sont vulnérables à la cavitation mais ils sont moins sensibles aux variations environnementales notamment le Sapin et conservent une croissance forte car ils sont présents dans des milieux plus humides. Le Chêne vert est encore plus résistant à la cavitation que le Pin d'Alep et a un transport hydraulique efficace. Ainsi aucune variable ne discrimine totalement une espèce.

Pour approfondir ce travail, il faudrait plus de rigueur et de normalisation dans la prise des données. Il faudrait décrire chaque protocole mais aussi le peuplement, la station et avoir plus d'effectifs pour certains couples variables / espèces. Cela permettrait d'avoir des stratégies sans doutes plus explicites. Cependant les traits fonctionnels potentiellement reliés à l'adaptation au stress hydrique estival ne sont pas les seuls éléments à prendre en compte. Nous remarquons que les stratégies diffèrent selon les espèces pionnières et les espèces d'ombres mais également suivant leur résistance à la cavitation, ce dernier trait étant un élément crucial dans l'adaptation des espèces pour de nombreux chercheurs (Choat et al, 2012 ; Urli et al, 2013 ; Martinez-Vilalta et al, 2014), mais aussi suivant s'ils font partis des feuillus ou des conifères ou encore s'ils sont sempervirents ou décidus.

A la suite de cette étude, il serait intéressant de reprendre la base de données, de la normaliser et de la compléter, non pas seulement pour nos quatre espèces mais aussi sur un plus grand nombre d'espèces en ajoutant par exemple des espèces du niveau climatique supra-méditerranéen comme le Cèdre et le Chêne pubescent afin d'obtenir un gradient altitudinal et climatique. Il serait aussi intéressant de plus explorer les corrélations entre les variables afin d'en avoir moins à mesurer sur le terrain tout en ne perdant pas d'informations. Connaître les stratégies d'adaptation des arbres est essentiel pour la gestion forestière pour en tirer le maximum de bénéfice voulu dans un service écosystémique ciblé.

Bibliographie

Barbero, M., Loisel, R., (1980). Le chêne vert en région méditerranéenne. *Rev. For. Française* XXXII (6), 531–543.

Bréda N., Huc R., Granier A. and Dreyer E., (2006). Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann. For. Sci.* 63: pp. 625-644

Brendel, O., Cochard, H. (2011). How plant species cope with water stress. In: Birot Y, Gracia C, Palahi M. eds. *Water for forest and people in the Mediterranean: a challenging balance*. European Forest Institute, 76 – 80.

Brodersen, C.R., McElrone, A.J., Choat, B., Matthews, M.A., Shackel, K.A. (2010) The dynamics of embolism repair in xylem : in vivo visualizations using high-resolution computed tomography. *Plant Physiol*, 32 : 249-261

Brodrribb, T., Cochard, H. (2009) Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. *Plant Physiol*, 149 : 575-584

Cailleret, M. (2011) Causes fonctionnelles du dépérissement et de la mortalité du sapin pectiné en Provence. *PhD thesis*. University of Aix-Marseille III

Cailleret, M., Davi, H., 2011. Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. *Trees-Struct. Funct.* 25, 265–276.

Cailleret, M. & Davi, H. (2010) Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. *Trees*, **25**, 265-276.

Cailleret M, Nourtier M, Amm A, Durand-Gillmann M, Davi H.(2013) Drought-Induced Decline and Mortality of Silver Fir Differ among Three Sites in Southern France. *Annals of Forest Science* (s.d.), 1-15. doi : 10.1007/s13595-013-0265-0

Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T.J, Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R., Bucci, S.J, Feild, T.S, Gleason, S.M, Hacke, U.G et al. (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491: 752–755

Choat, B. (2013) Predicting thresholds of drought-induced mortality in woody plant species. *Tree. Physiology*, 33, 669-671

Cochard, H. (1995). L'embolie estivale et hivernale : données actuelles et mécanismes, in : Cruiziat P (Ed.), L'eau dans la vie de l'arbre, 14-15/04/94, Séminaire du Groupe d'Etude de l'Arbre, Inra-PIAF, Clermont-Ferrand Theix, pp. 67-97

Cochard, H., Granier, A. (1999). Fonctionnement hydraulique des arbres forestiers. *Revue Forestière Française*, 2, 121-133.

Cochard, H., Lemoine, D., Dreyer, E. (1999) The effects of acclimation to sunlight on the xylem vulnerability to embolism in *Fagus sylvatica* L. *Plant Cell Environ*, 22, 101-108

Cowan, I.R., Farquhar, G.D. (1977) Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. *In integration of Activity in the Higher Plant* Ed. D.H. Jennings. Univ. Press. Cambridge. 471-505

Cruiziat, P., Cochard, H., Améglio, T., (2002). Hydraulic architecture of trees : main concepts and results. *Annals of Forest Science*, 59, 723-752

Damour G., Simonneau T., Cochard H., Urban L. (2010) An overview of models of stomatal conductance at the leaf level. *Plant, Cell & Environment*, 33, 1419-1438

Davi, H. (2004) Développement d'un modèle forestier générique simulant les flux et les stocks de carbone et d'eau dans le cadre des changements climatiques. Laboratoire d'Ecologie Systématique et Evolution, Université de Paris XI, Orsay

Delzon, S., Cochard, S. (2014) Recent advances in tree hydraulics highlight the ecological significance of the hydraulic safety margin. *New Phytologist*

DeMicco, V., Aronne, E.G., Baas, E.P. (2008) Wood anatomy and hydraulic architecture of stems and twigs of some Mediterranean trees and shrubs along a mesic-xeric gradient. *Trees*, 22, 643-655

Dittmar C, Zech W, Elling W, (2003) Growth variations of Common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic environmental conditions in Europe – a dendroecological study. *Forest Ecology and Management* 173, doi : 10.1016/s0378-1127(01)00816-7, N°1-3, 63-78

Epron, D., Godard, D., Cornic G., Genty, B. (1995) Limitation of net CO₂ assimilation rate by internal resistances to CO₂ transfer in the leaves of two tree species (*Fagus sylvatica* L. and *Castanea sativa* Mill.). *Plant, Cell and Environment*, 18, 43-51

Flexas J, Ribas-Carbo M, Diaz-Espejo A, Galmes J, Medrano H (2008) Mesophyll conductance to CO₂: current knowledge and future prospects. *Plant Cell and Environment*, **31**, n.

Franks, P.J., Drake, P.L., Froend, R.H. (2007) Anisohydric but isohydrodynamic: seasonally constant plant water potential gradient explained by a stomatal control mechanism incorporating variable plant hydraulic conductance. *Plant Cell and Environment*, **30**, 19-30

Giorgi F (2006) Climate change hot-spots. *Geophysical Research Letters*, 33, L08707

Girard F, Vennetier M, Guibal F, Corona C, Ouarmim S, Herrero A (2012) *Pinus halepensis* Mill. crown development and fruiting declined with repeated drought in Mediterranean France. *Eur J Forest Res* 131, 919–931. doi:10.1007/s10342-011-0565-6

Hacke, U.G., Sperry, J.S., Pitterman, J. (2000) Drought experience and cavitation resistance in six shrubs from the Great Basin, Utah. *Basic and Applied Ecology*. 1:31-41.

Hetherington, A.M., Woodward, F.I. (2003) The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 424, 901-908

Huc, R. (2011) Les réponses des arbres aux contraintes climatiques : aspects écophysiologiques. *Forêt Méditerranéenne*, 32(2), 167-172

IFN : Inventaire Forestier National, <http://www.ifn.fr>

Jacobsen Al, Pratt R, Davis Sd, Ewers Fw (2007) Cavitation resistance and seasonal hydraulics differ among three arid Californian plant communities. *Plant Cell and Environment*, **30**, 1599-1609.

- Johnson**, D.M., Mc Culloh, K.A., Meinzer, F.C., Woodruff, D.R., Eissenstat, D.M. (2011) Hydraulic patterns and safety margins, from stem to stomata, in three eastern US tree species. *Tree Physiology*, 31 : 659-668
- Kjellbom**, P., Larsson, C., Johansson, I., Karisson, M., Johanson, U. (1999) Aquaporins and water homeostasis in plants. *Trends Plant Sci*, 4 : 308-314
- Klein**, T., Yakir, D., Buchmann, N., Grunzweig, J.M. (2014). Towards an advanced assessment of the hydrological vulnerability of forests to climate change-induced drought. *New Phytologist* 201,712–716.
- Kursar**, T.A., Engelbrecht, B.M., Burke, A., Tyree, M.T., El Omari, B., Giraldo, J.P. (2009) Tolerance to low leaf water status of tropical tree seedlings is related to drought performance and distribution. *Funct. Ecol.* 23 : 93-102
- Lavorel S**, Canadell J, Rambal S, Terradas J (1998) Mediterranean terrestrial ecosystems: research priorities on global change effects. *Global Ecology and Biogeography*, 7, 157-166.
- Lebourgeois**, F., Bréda, N., Ulrich, E., Granier, A., 2005. Climate-tree-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Trees-Struct. Funct.* 19, 385–401.
- Lebourgeois F.**, Lévy G., Aussenac G., Clerc B. and Willm F., 1998. Influence of soil drying on leaf water potential, photosynthesis, stomatal conductance and growth in two black pine varieties. *Ann. For. Sci.* 55: pp. 287-299.
- Lebourgeois**, F. (2007) Climatic signal in annual growth variation of silver fir (*Abies alba* Mill.) and spruce (*Picea abies* Karst.) from the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Ann. For. Sci.* 64, 333-343
- Lempereur**, M. Martin-StPaul, N.K., Damesin, C., Ourcival, J.M., Rambal, S. (2011) What limit secondary growth of *Quercus ilex* in a Mediterranean coppice ?. (submitted to *Global Change Biology*)
- Lenoir**, J., Gégout, J.C., marquet, P.A., Ruffray, P.D., Brisse, H. (2008) A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, 320(5884), 1768

Letts, M., Rodriguez-Calcerrada, J., Rolo, V., Rambal, S. (2011) Long-term physiological and morphological acclimation by the evergreen shrub *Buxus sempervirens* L. to understory and canopy gap light intensities DOI 10.1007/s00468-011-0609-z. *Trees*.

Leuschner, C.; Hertel, D.; Schmid, I.; Koch, O.; Muhs, A. & Holscher, D. (2004) Stand fine root biomass and fine root morphology in old-growth beech forests as a function of precipitation and soil fertility, *Plant and Soil*, 258, 43-56

Li. S., Assmann, S.M., Albert, R. (2006) Predicting essential components of signal transduction networks : a dynamique model of guard cell abscisic acid signaling, *PLoS Biol*, 4(10), 312

Limousin JM, Longepierre D, Huc R, Rambal S (2010) Change in hydraulic traits of Mediterranean *Quercus ilex* subjected to long-term throughfall exclusion. *Tree Physiology*, **30**, 1026-1036.

Limousin, J.M., Rambal, S., Ourcival, J.M., Rocheteau, A., Joffre, R. & Rodriguez-Cortina, R. (2009) Long-term transpiration change with rainfall decline in a Mediterranean *Quercus ilex* forest. *Global Change Biology* **15**, 2163-2175.

Lindner M., Maroschek M., Netherer S., Kremer A., Barbati A., Gordi-Gonzalo J., Seidl R., Delzon S., Corona P., Kolström M., Lexer M.J., Marchetti M. (2010) Climate change impacts, adaptative capacity, and vulnerability of european forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 259(4) , 698-709

Macias, M., Andreu, L., Bosch, O., Camarero, J.J., Guti'erre, E. (2006) Increasing aridity is enhancing silver fir (*Abies alba* mill.) water stress in its south-western distribution limit. *Climatic Change*, 79, 289-313

Maherali H, Pockman WT, Jackson RB (2004) Adaptative variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*, **85**, 2184-2199

Martinez-Vilalta, Jordi, Prat E, Oliveras I, Pinol J (2002) xylem hydraulic properties of roots and stems of nine Mediterranean woody species. *Oecologie* 133, doi : 10.1007/s00442-002-1009-2, N°1, 19-29

- Martinez-Vilalta, J., Poyatos, R., Aguadé, D., Retana, J., Mencuccini, M. (2014)** A new look at water transport regulation in plants. *New Phytologist*. 1-11
- Meinzer, F.C., James, S.A., Goldstein, G., Woodruff, D. (2003)** Whole-tree water transport scales with sapwood capacitance in tropical forest canopy trees. *Plant Cell Environ*, 26 : 1147-1155
- Meinzer, F.C., Johnson, D., Lachenbruch, B., McCulloh, K.A., Woodruff, D.R. (2009)** Xylem hydraulic safety margins in woody plants : coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. *Functional Ecology*, 23, 922-930
- Milburn, J.A., (1991)** Cavitation and embolisms in xylem conduits, in : *Raghavendra A.S. (Ed.), Physiology of Trees*, John Wiley & Sons, Inc., New York, USA, pp. 163-174
- Nahal, I. (1962)** Le pin d'Alep: étude taxonomique, phytogéographique, écologique et silvicole. *Ann Ecole Eaux Forêt* (Nancy) 1, 473-686
- Niinemets, U. (1995)** Distribution of foliar carbon and nitrogen accross the canopy of *Fagus sylvatica* : adaptation to a vertical light gradient. *Acto Oecologia*, 16, 525-545
- Oertli, J.J., Lips, S.H., Agami, M. (1990)** The strenght of sclerophyllous cells to resist collapse due to negative turgor pressure. *Acta Oecologica*, **11**, 281-289.
- Oddou-Muratorio, S., Davi, H. (2014)** Simulating local adaptation of forest trees to climate using a model coupling physiology, demography and genetics applied to budburst phenology. Evolutionary application. DOI : 10.1111/eva.12143
- Pandey, S., Zhang, W., Assmann, S.M. (2007)** Roles of ion channels and transporters in guard cell signal transduction. *FEBS Lett*, 581, 12, 2325-2336
- Panshin, A.J. Et De Zeeuw, C. (1980).** Textbook of wood technology, *4th Edn. McGraw-Hill*, New York
- Pantin, F., Monnet, F., Jannaud, D., Costa, J., Renaud, J., Muller, B., Simonneau, T., Genty, B. (2013).** The dual effect of abscisic acid on stomata. *New Phytologist*, 197 (1), 65-72. DOI : 10.1111/nph.12013
- Parnesan, C. (2006)** Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 37, 637-669

Penuelas J., Boada M. (2003) A global change-induced biome shift in the montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology*, 9(2), 131-140

Pockman, W.T., Sperry, J.S., O'Leary, J.W., (1995)., Sustained and significant negative water pressure in xylem. *Nature*, 378, 715-716

Quezel, P., Barbero, M. (1992) Le Pin d'Alep et les espèces voisines : répartition et caractères écologiques généraux, sa dynamique récente en France méditerranéenne. *Forêt méditerranéenne*, 13(3), 158-170

Rambal, S., Damesin, C., Joffre, R., Méthyl, M., Lo Seen, D. (1996) Optimization of carbon gain in canopies of Mediterranean evergreen oaks. *Annales des Sciences Forestières*, 53, 547-560

Ritman, K.T., et Milburn, J.A., (1988) Acoustic emissions from plants. Ultrasonic and audible compared, *J. Exp. Bot.* 39 (1988) 1237-1248

Rodriguez-Calcerradas, J., Pardos, J.A., Gill, L., Aranda, I. (2007) Acclimation to light in seedlings of *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. And *Quercus pyrenaica* Willd. planted along a forest-edge gradient. *Tree Struct Funct*, 21, 45-54

Sala A, D.Tenhunen J., (1994) Site-Specific Water Relations and Stomatal Response of *Quercus Ilex* in a Mediterranean Watershed. *Tree Physiology* 14, doi : 10.1093/treephys/14.6.601, N°6, 601-617

Salleo, S., Trifilo, P., Lo Gullo, M.A. (2006) Phloem as a possible major determinant of rapid cavitation reversal in stems of *Laurus nobilis* (laurel). *Functional Plant Biology*, 33 : 1063-1074

Secchi, F., Zwieniecki, M.A. (2011) Sensing embolism in xylem vessels : the role of sucrose as a trigger for refilling. *Plant, Cell & Environment*, 34 : 514-524

Shields, L.M. (1950) Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. *The Botanical Review*, 16, 399-447

Sperry, J.S., Donnelly, J.R., Tyree, M.T., (1988) A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem, *Plant Cell Environ.* 11, 35-40

Sperry, J.S., Hacke, U.G., Oren, R., Comstock, J.P. (2002), Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant Cell and Environment*, 25, 251-263

Sperry, J.S., Ikeda, T. (1997) Xylem cavitation in roots and stems of Douglas-fir and white fir. *Tree Physiol*, 17, 275-280

Sperry, J.S., Saliendra, N.Z., (1994) Intra-and-inter-plant variation in xylem cavitation in *Betula occidentalis*, *Plant Cell Environ.* 17, 1233-1241

St-Jacques, C., Bellefleur, P. (1991) Determining leaf nitrogen concentration of broadleaf tree seedlings by reflectance measurements. *Tree Physiol.*, 8, 391-398

Tardieu, F., Simonneau, T. (1998) Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany*, **49**, 419-432

Tegel, W., Seim, A., Hakelberg, D., Hoffmann, S., Panev, M., Westphal, T., Büntgen, U. (2014) A recent growth increase of European beech (*Fagus sylvatica* L.) at its Mediterranean distribution limit contradicts drought stress. *Eur J Forest Res*, 133, 61-71

Tyree, M.T., Engelbrecht, B.M.J., Vargas, G., Kursar, T.A. (2003) Dessication tolerance of five tropical seedlings in Panama. Relationship to a field assessment of drought performance. *Plant Physiol*, 132 :1439-1447

Tyree, T., Ewers, F.W. (1991) The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytol*, 119, 345-360

Tyree, M.T., Sperry, J.S. (1988) Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress ? Answers from a model. *Plant Physiology*, 88 : 574-580

Urli, M., Porté, A.J., Cochard, H., Guengant, Y., Burlett, R., Delzon, S. (2013) Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree Physiology*, 33, 672-683

Valladares, F., Niinemets, U. (2008) Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences

Vialet-Chabrand, S., Dreyer, E., Brendel, O. (2013). Performance of a new dynamic model for predicting diurnal time courses of stomatal conductance at the leaf level.

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: 1938–1949.

Wright, I.J., Ackerly, D.D., Bongers, F., Harms, K., Ibarra-Manriquez, G. (2007) Relationship among major dimensionsof plants trait variation in 7 Neotropical forests. *Ann. Bot.* 99, 1003-1015

Wullschleger, S.D., Tschaplinski, T.J., Norby, R.J. (2002). Plant water relations at elevated CO₂ – implications for water-limited environements. *Plant, Cell and environment*, 25, 319-331

Liste des contacts

Davi Hendrik

Hendrik.davi@avignon.inra.fr

Equipe Ecologie Fonctionnelle et Dynamique des Communautés

URFM : Ecologie des Forêts Méditerranéennes

Domaine Saint Paul, site Agroparc

84914 Avignon Cedex 9

Simioni Guillaume

guillaume.simioni@avignon.inra.fr

04 32 72 29 03

Equipe Ecologie Fonctionnelle et Dynamique des Communautés

URFM : Ecologie des Forêts Méditerranéennes

Domaine Saint Paul, site Agroparc

84914 Avignon Cedex 9

Huc Roland

roland.huc@avignon.inra.fr

04 32 72 29 73

Equipe Ecologie Fonctionnelle et Dynamique des Communautés

URFM : Ecologie des Forêts Méditerranéennes

Domaine Saint Paul, site Agroparc

84914 Avignon Cedex 9

Martin-StPaul Nicolas

Nicolas.martin@avignon.inra.fr

Equipe Ecologie Fonctionnelle et Dynamique des Communautés

URFM : Ecologie des Forêts Méditerranéennes

Domaine Saint Paul, site Agroparc

84914 Avignon Cedex 9

Table des annexes répétée

Annexe 1 : moyenne, médiane, minimum et maximum des variables.....	p47
Annexe 2 : Significativité des tests et pvalues.....	p49
Annexe 3 : Tableaux de valeurs utilisées pour la représentation des marges de sécurité.....	p50

Annexe 1 : moyenne, médiane, minimum et maximum des variables

species	Variables	Mean	Median	Min	Max
CV	Al_As	0,25	0,25	0,24	0,26
CV	Amax	9,36	8,88	1,06	24,50
H	Amax	9,15	8,90	1,61	15,20
PA	Amax	13,28	12,81	5,50	22,00
S	Amax	5,50	5,68	3,15	7,50
CV	conductivite_racines	12,96	12,96	12,96	12,96
PA	conductivite_racines	42,00	42,00	42,00	42,00
CV	conductivite_tiges	0,72	0,47	0,20	1,86
H	conductivite_tiges	3,44	3,32	2,50	4,90
PA	conductivite_tiges	0,35	0,35	0,13	0,56
S	conductivite_tiges	0,38	0,43	0,26	0,45
CV	densite_bois	0,73	0,73	0,62	0,84
H	densite_bois	0,65	0,63	0,56	0,76
PA	densite_bois	0,55	0,55	0,54	0,56
S	densite_bois	0,49	0,47	0,41	0,64
CV	diametre_moy_vaisseaux	38,37	36,00	20,80	55,00
H	diametre_moy_vaisseaux	22,96	23,00	17,66	27,42
PA	diametre_moy_vaisseaux	20,63	26,06	10,20	28,52
S	diametre_moy_vaisseaux	11,31	11,85	8,63	12,90
CV	elasticite_des_parois	15,30	11,00	4,50	33,00
H	elasticite_des_parois	13,33	14,60	8,00	17,40
PA	elasticite_des_parois	7,17	7,17	7,17	7,17
CV	epaisseur_parois	2,34	2,34	2,34	2,34
H	epaisseur_parois	2,70	2,70	2,70	2,70
PA	epaisseur_parois	3,29	2,93	2,77	4,18
CV	Gm	115,88	121,50	54,00	202,00
H	Gm	199,97	239,91	120,00	240,00
PA	Gm	50,00	50,00	50,00	50,00
S	Gm	68,00	68,00	68,00	68,00
CV	Gmax	136,84	123,89	21,98	500,00
H	Gmax	223,73	236,84	70,39	550,00
PA	Gmax	156,33	142,50	90,30	250,00
S	Gmax	154,78	123,70	91,70	280,00
CV	HV	3,30	3,30	3,30	3,30
H	HV	2,56	2,53	2,41	2,81
PA	HV	0,41	0,41	0,41	0,41
S	HV	0,12	0,01	0,01	0,30
CV	LMA	162,74	164,60	40,88	268,20
H	LMA	70,96	73,22	23,00	175,32
PA	LMA	438,16	435,16	125,30	806,45
S	LMA	293,27	286,20	243,52	409,05

CV	MS	0,34	0,30	0,25	0,50
H	MS	0,24	0,24	0,14	0,36
PA	MS	0,35	0,36	0,23	0,42
S	MS	0,14	0,14	0,10	0,26
CV	N	1,42	1,39	0,84	3,73
H	N	2,42	2,45	1,06	4,06
PA	N	1,19	1,18	0,48	2,10
S	N	1,30	1,31	0,74	1,57
CV	NLMA	231,09	231,09	231,09	231,09
H	NLMA	171,72	171,72	171,72	171,72
PA	NLMA	521,41	521,41	521,41	521,41
S	NLMA	381,25	381,25	381,25	381,25
CV	P50	-4,29	-4,70	-6,60	-1,40
H	P50	-2,69	-2,90	-3,48	-1,00
PA	P50	-4,06	-3,11	-5,97	-2,90
S	P50	-4,23	-4,11	-4,92	-3,70
CV	Pmin	-3,79	-3,84	-4,91	-2,67
H	Pmin	-2,74	-2,74	-3,80	-1,68
PA	Pmin	-2,74	-2,67	-4,07	-2,22
S	Pmin	-2,24	-1,66	-4,00	-1,63
CV	potentiel_fermeture_stomates	-3,46	-3,50	-4,70	-2,60
H	potentiel_fermeture_stomates	-2,50	-2,50	-2,50	-2,50
PA	potentiel_fermeture_stomates	-2,37	-2,80	-3,50	-0,80
S	potentiel_fermeture_stomates	-4,50	-4,50	-5,00	-4,00
CV	potentiel_osmotique	-1,53	-1,50	-2,40	-0,60
H	potentiel_osmotique	-1,81	-1,81	-2,11	-1,50
PA	potentiel_osmotique	-1,40	-1,44	-1,62	-1,20
PA	root_shoot_area	0,65	0,65	0,65	0,65
S	root_shoot_area	1,34	1,34	1,34	1,34
CV	safety_margin	0,50	0,50	0,50	0,50
H	safety_margin	1,01	1,01	1,01	1,01
PA	safety_margin	1,69	1,69	1,69	1,69
S	safety_margin	2,58	2,58	2,58	2,58
CV	TWR	1,32	1,58	0,33	2,35
H	TWR	2,07	2,00	0,54	4,58
PA	TWR	2,07	1,95	0,87	3,73
S	TWR	1,75	1,69	0,45	4,19
CV	Vcmax	52,44	44,64	12,62	190,00
H	Vcmax	41,69	38,00	1,54	130,00
PA	Vcmax	96,25	96,25	79,40	113,10
S	Vcmax	35,03	32,15	24,70	55,50
CV	Vjmax	118,65	131,70	44,15	165,00
H	Vjmax	100,33	94,27	4,23	450,00
PA	Vjmax	157,20	157,20	138,90	175,50
S	Vjmax	101,37	91,10	75,00	138,00

Annexe 2 : Significativité des tests et p-values

Test	TRW	MS	P50	Amax	Vcmax	Vimax	Pot ferm sto	densi bois	Gmax	diam vaiss	Ks	Gm	LMA	N	Pmin
SHAPIRO	0,0004469	<2,2.10 ⁻¹⁶	0,8289		2,986.10 ⁻¹³	8,109.10 ⁻¹³	0,5718	0,326	8,738.10 ⁻⁰⁹	0,4203	0,006502	0,6842	<2,2.10 ⁻¹⁶	<2,2.10 ⁻¹⁶	0,3536
BARTLETT			0,02234							0,0005939					
ANOVA	0,008051	0,001186	0,03682	0,05378	0,001053	0,3761	0,1878	0,06742	0,000896	0,001619	8,655.10 ⁻⁰⁶	0,07394	<2,2.10 ⁻¹⁶	<2,2.10 ⁻¹⁶	4,236.10 ⁻⁶
KW	0,02373	<2,2.10 ⁻¹⁶		0,151	0,02917	0,06364			0,0002157		0,009784		<2,2.10 ⁻¹⁶	<2,2.10 ⁻¹⁶	
CM		CV-S	H-CV						CV-H	H-CV			CV-S	CV-H	CV-H
		H-S								PA-CV			CV-H	CV-PA	CV-S
		PA-S								S-CV			CV-PA	CV-S	CV-PA
													H-S	H-PA	S-PA
													H-PA	H-S	
														PA-S	

Test significatif

Test non significatif

On considère l'ANOVA moyennement significative quand le test de Shapiro est significatif mais pas celui de Bartlett

CM : Comparaisons multiples significativement différentes

Annexe 3 : Tableaux de valeurs utilisés pour la représentation des marges de sécurité

Chêne vert, Font-Blanche		
	Pm(min)	
Année	PM30	M30
2008	-4,71	-4,29
2009	-3,34	-4,00
2010	-2,67	-3,02
2011	-3,01	-3,22
2012	-3,44	-3,87
2013	-2,99	-3,36

Chêne vert, Font-Blanche			
	Pm(min)-P50		
Année	PM30	M30	PM30-M30
2008	-0,01	0,41	-0,42
2009	1,36	0,7	0,66
2010	2,03	1,68	0,35
2011	1,69	1,48	0,21
2012	1,26	0,83	0,43
2013	1,71	1,34	0,37

Chêne vert, Puéchabon		
	Pm	
Années	contrôle	exclusion
2004	-3,37	-3,83
2005	-4,70	-5,82
2006	-4,91	-5,14
2007	-3,94	-4,65
2008	-3,84	-4,34
2009	-3,91	-4,27
2011	-4,40	-4,87

Chêne vert, Puéchabon			
	Pmin-P50		
	contrôle	exclusion	difference
2004	1,33	0,87	0,46
2005	0	-1,12	1,12
2006	-0,21	-0,44	0,23
2007	0,76	0,05	0,71
2008	0,86	0,36	0,5
2009	0,79	0,43	0,36
2011	0,305	-0,166	0,471

P50	-4,7
-----	------

P50	-5,1
-----	------

Pin d'Alep, Font-Blanche		
	Pm(min)	
Année	PM30	M30
2008	-2,83	-2,84
2009	-2,83	-2,76
2010	-2,64	-2,73
2011	-2,76	-2,74
2012	-2,84	-2,74
2013	-2,67	-2,64

Pin d'Alep, Font-Blanche			
	Pm(min) - P50		
Année	PM30	M30	PM-M30
2008	2,26	2,25	0,02
2009	2,26	2,34	-0,08
2010	2,45	2,37	0,09
2011	2,33	2,35	-0,02
2012	2,25	2,35	-0,10
2013	2,43	2,45	-0,03

P50	-3,65
-----	-------

Sapin pectiné, Mont Ventoux		
	Pm(min)	
Année	Dvx2	Dvx5
2008	-1,79	-1,78
2009	-1,74	-1,71

Sapin pectiné, Mont Ventoux		
	Pm - P50	
Année	Dvx2	Dvx5
2008	1,86	1,87
2009	1,91	1,94