

---

---

---

---

## RETOUR D'EXPERIENCE, DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSIONS

---

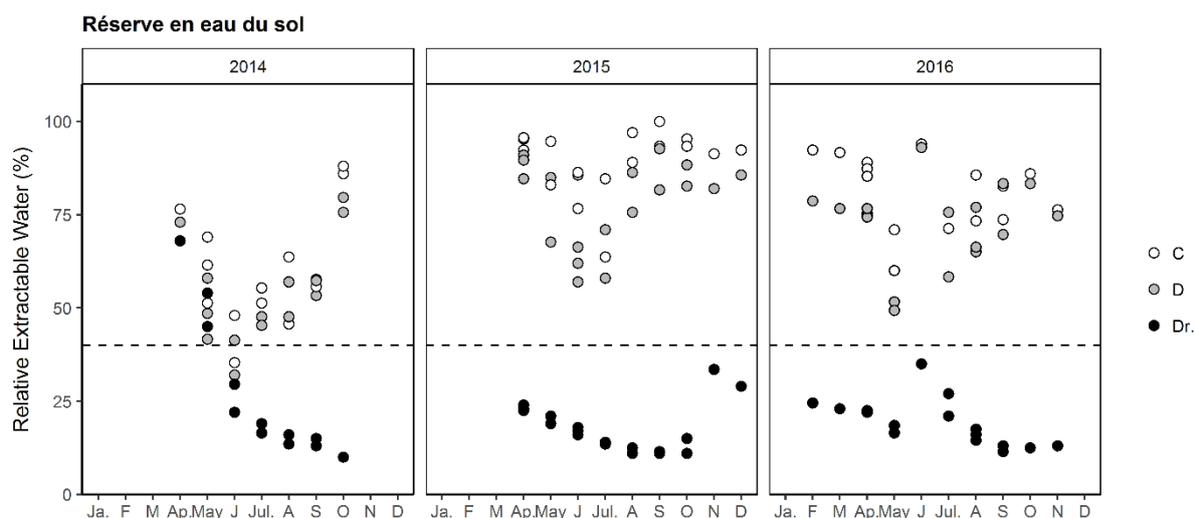
---

---

---

## 9.1. Retour d'expérience sur le dispositif expérimental

La mise en place d'un système d'exclusion de pluie de 630 m<sup>2</sup> effectuée avant le début de ce travail de thèse fut une étape ambitieuse permettant l'homogénéisation des conditions climatiques sur l'ensemble des arbres du dispositif. L'installation d'une bâche souterraine imperméable autour des arbres du traitement de sécheresse a permis d'éviter toute infiltration d'eau au niveau souterrain et toute prospection racinaire vers les traitements irrigués. Par des mesures régulières à l'aide d'une sonde à neutrons, l'humidité du sol a été suivie et l'irrigation a été ajustée finement afin de ne pas créer de stress édaphique dans les traitements de défoliation et témoin. Dans le traitement sec, la teneur en eau du sol a atteint rapidement après l'installation du dispositif le seuil de 40% correspondant au seuil au-dessous duquel une fermeture stomatique est engendrée afin de minimiser les pertes en eau (Granier *et al.*, 1999). Ce seuil de 40% n'a ensuite jamais été dépassé au cours des 30 mois d'expérimentation, ce qui était un des objectifs méthodologiques initiaux (**Figure IX.1**).



**Figure IX.1.** Evolution de la réserve en eau du sol durant toute l'expérimentation qui a débuté en Mai 2014 pour s'achever en Décembre 2016.

Néanmoins, due à une entrée d'eau latérale les jours de pluie, une hétérogénéité du niveau de sécheresse subi par les arbres de ce traitement a été détectée ce qui nous a amenés à caractériser individuellement le niveau de sécheresse par des mesures régulières de potentiels de base sur l'ensemble des arbres de ce traitement. Ces apports d'eau de pluies latérales ont probablement pu légèrement humidifier le sol au moins dans les premiers horizons, l'eau de pluie tombée sur les feuilles et ruisselant sur le sol a certainement été vite absorbée. Une variabilité de l'état hydrique des arbres a été confirmée par nos campagnes de mesures de potentiels de base

(mesures sur l'ensemble des arbres du traitement sécheresse, n=336, tous les mois pendant la saison de végétation).



*Figure IX.2. Photographie de l'expérimentation mettant en évidence les différents traitements et schématisation de l'entrée d'eau latérale (Crédit photo : C.Massonnet).*

Cette variabilité nous a permis d'étudier des états hydriques différents avec la distinction d'arbres en état de stress hydrique modéré (MD) ou intense (SD) basée sur les valeurs de potentiels de base de rameaux. Néanmoins, cette distinction n'a pas été prise en compte systématiquement sur l'ensemble des expérimentations mises en œuvre dans ce travail de thèse. En effet, selon l'expérimentation, cette distinction entre état de stress hydrique modéré ou intense n'a pas forcément eu de sens d'un point de vue statistique, car aucune différence significative entre arbres MD et SD n'était notée (**Chapitre V et VIII**). Dans ce cas l'ensemble des arbres MD et SD a été considéré comme faisant partie d'un même traitement sec. L'expérience faite sur un temps court comme les deux marquages foliaires des branches faits au printemps et en été 2015 ont permis d'avoir cette distinction entre les deux « intensités de sécheresse ». Cette distinction a également été faite dans l'expérimentation de marquage d'arbre entier: nous avons choisi au moment du marquage, des arbres avec un statut hydrique différent en fonction des mesures de potentiels de base faites quelques jours avant le marquage.

La seconde contrainte appliquée dans notre étude a été une défoliation annuelle effectuée en Juin 2014 et 2015 et en Mai 2016. L'intensité de la défoliation fut de 75% du feuillage en 2014 et 2015 et de 90% en 2016. Le nombre d'arbres défoliés était conséquent (n=336), ce qui a amené à effectuer la défoliation pendant 2 semaines consécutives malgré l'aide de dizaines de personnes du centre de recherche Inra Grand-Est et la contribution de classes de collégiens de la région Grand-Est. Aussi, lors d'une expérimentation de défoliation aussi ambitieuse que celle-ci, il faut prendre en compte que le nombre de feuilles à enlever par arbre est très important et que sans l'aide de très nombreuses personnes, il n'aurait pas été possible de mener cette expérimentation jusqu'à son terme. Si la mise en place des traitements était ambitieuse, elle fut réussie de part d'importantes ressources financières et humaines. Si le premier avait été budgété, le second lui, a nécessité de développer des projets de sciences participatives (projets « Hêtre en Fête » et « Survivors »).

## 9.2. Discussion générale

### 9.2.1. Le hêtre répond rapidement à un déficit hydrique du sol

#### a. Un premier levier pour mitiger la perte en eau à court terme par la diminution de la croissance radiale

Suite à la mise en place de la contrainte hydrique, la croissance radiale de nos jeunes hêtres a été plus faible que celle des arbres du traitement témoin. Une croissance radiale réduite lors d'évènements de sécheresse est souvent observée (van der Werf *et al.*, 2007 ; Michelot *et al.*, 2012 ; Gérard et Bréda, 2012). Cependant ce n'est pas toujours le cas, une étude sur du Sapin noir a montré que ces arbres avaient des croissances plus fortes en situation de dépérissement que celles des arbres sains (Cailleret *et al.*, 2014). Néanmoins, le hêtre est sensible à la baisse de l'humidité du sol (Leuschner *et al.*, 2001 ; Granier *et al.*, 2008) et sa croissance répond très bien aux conditions climatiques de la saison de végétation en cours (Michelot *et al.*, 2012). La diminution de l'humidité en eau du sol peut imposer une limitation de la croissance via une perte de la pression de turgescence dans les cellules (Hsiao, 1973 ; Hsiao *et al.*, 1976). La croissance radiale est également affectée par la dynamique de réserve en eau dans l'arbre qui permet de modifier le potentiel hydrique du xylème et la pression de turgescence durant la phase d'accroissement cellulaire (Taiz et Zeiger, 1998 ; Turcotte *et al.*, 2011).

Les valeurs de REW et de potentiel hydrique mesurés au cours de notre expérimentation indiquent que nos jeunes hêtres ont été soumis à un stress hydrique intense. Le potentiel de base

raméal de nos arbres a chuté jusqu'à -3,2 MPa ce qui est plus bas que les potentiels de base rencontrés naturellement sur des hêtres adultes. En effet, durant la sécheresse de 2003, des valeurs de -2 MPa avaient été enregistrées (Bréda *et al.*, 2006).

#### b. Un second levier pour mitiger la perte en eau à moyen terme par la diminution de la surface foliaire

A moyen terme, une modification des propriétés foliaires a pu avoir lieu avec une baisse de la surface foliaire individuelle ainsi que du nombre de feuilles observée lors de la seconde saison de végétation (**Chapitre VII**). Ces modifications permettent également d'éviter une perte en eau trop importante, les arbres pouvant aussi moduler l'ouverture stomatique contrôlant les échanges gazeux à la surface de la feuille (Klein *et al.*, 2014). En évitant des pertes en eau trop importantes, les arbres évitent alors un dessèchement foliaire mais cela aura également comme conséquence de moins refroidir le compartiment foliaire, surtout si la température de la feuille excède la température atmosphérique (Bréda *et al.*, 2006). Aussi, en modulant sa croissance et sa morphologie foliaire, nos jeunes hêtres ont pu alors empêcher une diminution trop importante du potentiel hydrique en s'assurant alors que la demande en eau foliaire n'excède pas la quantité d'eau disponible, ce qui, le cas échéant, mènerait à l'embolie du système vasculaire et à une dessiccation complète (Martin-StPaul *et al.*, 2017).

Dans la cohorte des réponses possibles de nos jeunes hêtres, l'eau mise en réserve dans les tissus de l'arbre peut également aider à surmonter une sécheresse (Holbrook, 1995). En relâchant cette eau mise en réserve, les embolies peuvent être limitées en minimisant les contraintes de tension du xylème (Meinzer *et al.*, 2009 ; Manrique-alba *et al.*, 2018). La contribution de l'eau mise en réserve au sein de l'arbre sur le flux de transpiration est dépendante du déficit en eau du sol : plus la quantité en eau dans le sol est faible, et plus grande sera la contribution de ce réservoir (Hinckley et Bruckerhoff, 1975 ; Borchert, 1994 ; Goldstein *et al.*, 1998 ; Deslauriers *et al.*, 2007). Aussi, l'ensemble de ces réponses peuvent apporter des justifications sur la tolérance du hêtre à une contrainte extrême.

### **9.2.2. Le maintien d'un système de transport sous contrainte fondamentale pour la survie de l'arbre**

#### a. Le système de transport phloémien

Le transport phloémien est basé sur l'hypothèse de Münch selon laquelle les hydrates de carbone nécessaires au métabolisme et à la mise en réserve sont transportés des organes sources

vers les organes puits en suivant des gradients de pression le long d'un conduit constitué de cellules criblées (Münch, 1930 ; Knoblauch et Peter, 2010). Le système de transport phloémien est constitué de trois facteurs, les sources, les puits et le système de transport. L'eau passant dans le phloème de manière osmotique est originaire des conduits du xylème, traduisant une forte interaction entre le transport phloémien et xylémien (Thorpe et Minchin, 1996 ; Hölttä *et al.*, 2009). Lors d'une sécheresse, le transport de solutés des sources vers les puits peut être grandement réduit soit par une trop grande hausse de la viscosité soit par une impossibilité de maintenir le statut hydrique du phloème et la pression de turgescence cellulaire (Sevanto, 2014).

#### b. La contribution des composés carbonés dans le maintien du système de transport phloémien.

En situation de limitation de la ressource carbonée comme lors d'une sécheresse où le hêtre ferme rapidement ses stomates, les réserves carbonées auront alors une grande importance dans le maintien du système de transport (Tanner et Beevers, 2001 ; Sevanto *et al.*, 2013). Il a été ainsi montré que tant que les réserves carbonées peuvent être utilisées, un arrêt complet du système de transport phloémien ne semble pas possible (Sevanto *et al.*, 2013), ce qui est cohérent avec nos résultats d'estimation des stocks complets de réserves carbonées dans l'arbre (**Chapitre VIII**).

Nos jeunes hêtres ont présenté des baisses de la vitesse de transport du phloème. En effet, une autre équipe au sein du même projet que cette thèse a montré que les arbres avec des potentiels hydriques de base les plus bas présentaient des vitesses de transport phloémien réduites (Dannoura *et al.*, 2018), ce qui rejoint une partie des conclusions que nous avons obtenues après la mesure du transport du marqueur foliaire à longue distance (**Chapitre VI**). Ces résultats suggèrent une baisse de la vitesse de transport de solutés dans l'arbre mais que, néanmoins, le transport est toujours fonctionnel.

#### c. Le maintien du transport de solutés permis par l'ajustement de la croissance radiale et foliaire ?

Sous sécheresse, la baisse conjointe des coûts carbonés pour la croissance radiale et pour la mise en place du compartiment foliaire pourrait alors constituer une stratégie afin de satisfaire les besoins accrus en solutés nécessaires pour garder un transport phloémien fonctionnel. Aussi, les quantités de composés de réserves carbonées similaires entre les arbres bien irrigués et non irrigués retrouvées après deux saisons de végétation consécutive (**Chapitre VIII**) sous sécheresse apparaîtraient alors comme un équilibre entre des besoins réduits pour la croissance

et le compartiment foliaire et des besoins augmentés pour le transport phloèmien mais également pour garantir l'intégrité des cellules.

### **9.2.3. Une stratégie de gestion locale des ressources ayant ses limites.**

#### a. Une gestion de ressources carbonées et azotées au niveau local

Un stockage proche des organes en croissance peut être une stratégie pour minimiser les coûts associés à la remobilisation. En effet, que ce soit sous contrainte ou limitation via une défoliation ou une sécheresse, le compartiment foliaire est toujours privilégié, que ce soit pour le maintien de l'appareil photosynthétique ou comme une stratégie de mise en réserve locale de l'azote (**Chapitre VI et VII**). Cette stratégie d'allouer l'azote, une des ressources les plus limitantes pour la croissance (Rennenberg *et al.*, 2009), dans le compartiment foliaire peut être interprété comme une stratégie opportuniste où l'assimilation carbonée, qui est dépendante des protéines foliaires, pourrait être rapidement reprise en cas de condition hydrique plus favorable. En effet, même sous conditions de bonne irrigation, nos résultats suggèrent que la reprise de la photosynthèse est priorisée comme lors d'un événement de défoliation où l'allocation azotée aux protéines est augmentée passant de 40% à 70% (**Chapitre VI**).

Nous avons pu également montrer que lors d'un événement de sécheresse, le compartiment racinaire est important comme indiqué par les concentrations importantes de composés carbonés trouvés après 24 mois de contrainte hydrique. Garder une allocation aux racines permet de minimiser les coûts de transport pour la mise en place de nouvelles racines fines (Jackson *et al.*, 1997 ; McCormack *et al.*, 2015). La durée de vie des racines fines peut varier entre espèces et peut se compter en mois ou en années (Coleman *et al.*, 2000 ; Withington *et al.*, 2006 ; Liu *et al.*, 2016) mais cette durée de vie est très dépendante de l'environnement (Peek, 2007 ; Watson *et al.*, 2000) comme la disponibilité en azote (Adams *et al.*, 2012 ; McCormack et Guo, 2014) ou l'humidité du sol (Anderson *et al.*, 2003 ; Green *et al.*, 2005). Une telle stratégie de garder des ressources mises en réserve proche du lieu de production de ces racines fines pourrait améliorer la compétitivité du hêtre lors d'une augmentation de la disponibilité des ressources dans le sol.

#### b. La gestion des ressources au niveau raméal apparaît comme essentiel au fonctionnement de l'arbre

A première vue, il apparaîtrait « dangereux » pour l'arbre de remobiliser une grande partie de ses réserves azotées dans le compartiment foliaire car une réponse de l'arbre à une sécheresse

peut être une perte foliaire (Galvez *et al.*, 2011 ; Ryan, 2011). Il apparaît alors que le maintien de la photosynthèse est une priorité pour le hêtre. En gardant une partie de ces composés carbonés et azotés proche des régions métaboliquement actives que sont les branches et les feuilles, la capacité de survie de l'arbre pourrait être augmentée. En effet, la croissance printanière et l'établissement de nouvelles feuilles sont très coûteux (Barbaroux et Bréda, 2002) et, par conséquent, chercher à la maintenir et à éviter le dessèchement pourrait devenir fondamental pour assurer la survie de l'individu. A des potentiels hydriques au niveau raméal si faibles que ceux retrouvés dans notre étude, la baisse de conductivité des branches de hêtre devait être très forte (de 35 à 100%) (Cochard *et al.*, 1999 ; Lemoine *et al.*, 2002). Aussi, le fait de maintenir des concentrations élevées en composés carbonés et azotés dans les feuilles ou dans les organes proches (rameaux) peut aussi être la conséquence d'un besoin local pour garantir des pressions osmotiques pour le transport et donc de pouvoir remobiliser et transporter les composés carbonés et azotés.

#### c. L'autonomie des branches pourrait être perdue face à un stress long et intense

En effet, la proportion de sucres solubles trouvée en augmentation dans les rameaux des arbres secs (**Chapitre V**) et la part d'azote non allouée aux protéines (60%) (**Chapitre VI**) indiqueraient un besoin important pour des fonctions autres que pour le fonctionnement photosynthétique qui est réduit. Les branches fonctionnent généralement de manière autonome durant la saison de végétation (Watson et Casper, 1984 ; Sprugel *et al.*, 1991) et ne sont dépendantes du reste de l'arbre qu'au moment du débourrement. Néanmoins, on pourrait se questionner sur l'autonomie des branches sur le long-terme face à une sécheresse. En effet, nous avons pu déterminer qu'après 30 mois sous sécheresse (**Chapitre VIII**), les compartiments même éloignés et généralement peu concernés par la remobilisation (racines principales et tronc) semblent remobiliser leurs ressources. Là où 1 an en arrière, ces compartiments étaient concentrés en amidon et peu concentrés en sucres solubles reflétant leur rôle pour la mise en réserve, il fut trouvé l'inverse 1 an après. Aussi, il apparaîtrait que face à une sécheresse longue et intense, la demande en carbone est si forte qu'elle engendre une remobilisation carbonée soit à un niveau local pour assurer le bon fonctionnement du système de transport, soit à distance dans des organes métaboliquement plus « actifs » que sont les racines fines et les feuilles.

#### **9.2.4. Des besoins métaboliques importants nécessitent une gestion des ressources sur le long terme**

Dans le cycle de la vie de l'arbre lui permettant de survivre pendant des décennies, la mise en réserve est une composante fondamentale. Si sur le court terme, les besoins associés en carbone et azote peuvent être diminués via une diminution de la croissance et/ou de la morphologie foliaire, un cycle saisonnier efficace doit être réalisé en parallèle. Cette mise en réserve peut être particulièrement importante lorsque la ressource diminue lors d'une défoliation ou d'une sécheresse.

Nos résultats suggèrent que même sous une contrainte importante où la disponibilité des ressources azotée et carbonée est fortement réduite, la mise en réserve est maintenue, que ce soit au niveau local ou au niveau de l'individu. Aussi bien au niveau carboné qu'azoté, la baisse conjointe de la demande en substrat et l'absence de production de nouveaux composés via le compartiment racinaire ou foliaire a probablement provoqué un fonctionnement de l'arbre en « système fermé ». La seule source de composés carbonés et azotés disponible pour le fonctionnement métabolique deviendrait alors les réserves.

### **9.2.5. Une approche multifactorielle nécessaire pour évaluer l'impact d'une sécheresse ou d'une défoliation**

L'impact d'une sécheresse sur l'état de santé de l'arbre est la résultante de ces 3 composantes : sa durée, son intensité et le moment dans la saison de végétation où elle intervient. De manière analogue, une défoliation pourra impacter un arbre selon 3 facteurs: l'intensité de la défoliation, sa récurrence et le moment dans la saison de végétation où elle intervient. Si durant les 24 premiers mois de contraintes, le hêtre semblait avoir mis en place une stratégie d'évitement de la sécheresse (fermeture stomatique, diminution de la surface foliaire) et de « tolérance » à la défoliation (augmentation de l'absorption azotée racinaire, augmentation de la part d'azote aux protéines foliaires afin de compenser la perte en azote foliaire), il semble que la troisième saison de végétation ait été l'amorce d'un basculement. La récurrence de la sécheresse a impacté la remobilisation printanière azotée tandis que la récurrence de la défoliation n'a pas eu d'impact sur cette même remobilisation (**Chapitre VII**).

Néanmoins, l'intensité, la récurrence et le moment dans la saison de végétation de la troisième défoliation ont pu avoir des conséquences sur la physiologie de l'arbre. En effet, en 2016, la défoliation a été avancée de deux semaines, son intensité a été augmentée de 75% à 90%, c'était la troisième défoliation consécutive et c'est cette même année que la croissance des arbres défeuillés a été diminuée. Cependant, il semblerait que suite à 3 défoliations d'intensité différente, le fonctionnement carboné d'une jeune branche ne soit toujours pas modifié

indiquant, peut-être, une allocation préférentielle vers la mise en réserve plutôt que vers la croissance comme on l'a observé en réponse à la sécheresse. Une allocation vers la mise en réserve au détriment de la croissance a déjà été évoquée et pourrait être une adaptation à la défoliation (Millard *et al.*, 2001 ; Hoch *et al.*, 2003). Comme le feuillage d'un arbre décidu peut être reformé entièrement jusqu'à 4 fois à partir des réserves carbonées (Hoch *et al.*, 2003), l'impact d'une défoliation partielle ne serait pas très importante en terme de conséquence pour sa survie. Des défoliations partielles sont le cas le plus commun dans les forêts tempérées (Kulman, 1971 ; Veblen *et al.*, 1996 ; Frelich, 2002) et les arbres décidus ont probablement su s'adapter à ces pertes foliaires (Piper et Fajardo, 2014). Enfin, une défoliation mise en place au début de l'autotrophie des nouvelles feuilles peut également avoir un impact sur la croissance de l'année.

Les contraintes appliquées dans notre étude ne semblent pas avoir été de la même « intensité » pour nos jeunes hêtres. En modulant rapidement sa croissance et son compartiment foliaire, le hêtre a rapidement réagi face à la contrainte hydrique tandis que les défoliations successives n'ont pas provoqué de changements morphologiques ou de perte de croissance. Néanmoins, nos résultats obtenus pour les arbres défeuillés sont à relativiser compte tenu du substrat de sol que l'on a utilisé, c'est-à-dire un ancien sol agricole avec un ratio C/N de 10 dans les premières couches de sol (J. Levillain, comm. pers.), c'est-à-dire bien plus bas que ce que l'on peut retrouver naturellement en forêt (C/N ratio  $\in$  [16 ; 44], Cools *et al.*, 2014). L'absorption azotée ne fut pas quantifiée dans notre étude mais nous pouvons postuler que celle-ci a pu être augmentée suite à la défoliation permettant de mitiger l'effet de la défoliation. Il aurait été alors intéressant de pouvoir suivre par marquage isotopique l'absorption azotée racinaire au moment de la défoliation afin de déterminer si l'augmentation de l'allocation azotée aux protéines foliaires provient d'une remobilisation des réserves azotées ou d'une plus grande absorption.

Un ratio C/N de 9,7, traduisant un substrat de sol plutôt fertile, a été retrouvé dans les premières couches du sol du traitement sec indiquant que ce n'est pas tant la quantité du substrat qui est limitante mais sa disponibilité. En effet, la croissance racinaire a été impactée par la sécheresse et, ceci, très rapidement après l'établissement de la contrainte hydrique (Joseph Levillain, comm. pers.).

### 9.2.6. Comment expliquer la résistance du hêtre

Le hêtre est une espèce dominante naturellement mais qui est perçue comme sensible à la sécheresse (Fotelli *et al.*, 2009). Dans notre étude, 336 jeunes hêtres ont été soumis à une contrainte de défoliation et après 3 défoliations annuelles consécutives, aucun arbre n'est mort. De plus, 336 autres jeunes hêtres ont, eux, été soumis à une sécheresse édaphique continue et intense pendant 30 mois. Sur ces 336 arbres, 15% sont morts. Par conséquent, 85% et 100% des arbres sous contrainte hydrique ou de défoliation ont résisté. Alors comment expliquer cette résistance ? Le principal facteur pouvant expliquer la mortalité d'un arbre est, aujourd'hui, une rupture complète de la colonne d'eau (Pittermann, 2010 ; Larter *et al.*, 2017). Afin d'éviter un tel événement de se produire, deux facteurs sont à prendre en compte qui sont les limites fonctionnelles du système vasculaire de l'arbre et sa capacité à maintenir le potentiel hydrique en dessous de ces limites fonctionnelles. Néanmoins, la réponse des arbres à un événement de mortalité est complexe (Choat *et al.*, 2018). La résistance hydraulique d'un arbre à une sécheresse est généralement donnée en fonction de son  $\Psi_{50}$ , valeur qui correspond à 50% de perte de la conductance hydraulique. Ces différences de vulnérabilité sont déterminées par l'anatomie du xylème, la porosité des membranes de ponctuation mais comme phloème et xylème sont interconnectés via des échanges latéraux (Sevanto, 2014), cette vulnérabilité est aussi dépendante de la disponibilité en hydrates de carbone non structuraux (NSC). Notre étude suggère que face à une sécheresse longue et intense, cette mise en réserve est maintenue mais chute après 30 mois de contrainte. Nous pouvons alors émettre l'hypothèse qu'en préservant ses composés carbonés via une modulation des puits de carbone, le hêtre peut garantir un système de transport fonctionnel face à une contrainte. Ce système de transport est d'autant plus important qu'il permettrait au hêtre d'être compétitif si une réhydratation s'opérait. L'allocation priorisée vers les protéines foliaires pourrait indiquer une plasticité rapide de la réponse à une réhydratation par une reprise de l'assimilation carbonée rapide. Aussi, même en cas de quantité faible de composés carbonés disponibles et sous un transport de solutés qui est contraint, le hêtre n'est pas mort. Compte tenu de cette plasticité, il serait peut-être préférable de parler de  $\Psi_{88}$  que de  $\Psi_{50}$  lorsque l'on parle de mortalité chez le hêtre compte tenu de sa résistance à des sécheresses intenses à des potentiels hydriques très bas.

Une autre hypothèse de la résistance de nos jeunes hêtres est l'anatomie du xylème du hêtre avec des vaisseaux petits et en grand nombre lui conférant une vulnérabilité moindre à la cavitation par rapport à des espèces ayant de gros vaisseaux comme le chêne par exemple. Si notre étude montre la résistance du hêtre lorrain à deux contraintes majeures, la combinaison

des deux n'a pas été testée (défoliation x sécheresse). Or une défoliation peut accompagner une sécheresse longue et les conséquences pour la survie de l'arbre peuvent être grandes. Un sol nutritif comme celui usité dans notre étude peut aussi expliquer notre faible proportion de mortalité, la disponibilité en azote pouvant être reliée avec la capacité d'un arbre à survivre (Gessler *et al.*, 2016).

Néanmoins, cette résistance semble avoir une limite et la capacité d'un arbre à gérer ses ressources semblent primordiales. A la fin de l'expérimentation, la baisse des quantités de composés carbonés dans les organes pérennes semble indiquer une bascule. Si le maintien du statut hydrique de l'arbre a été, en partie, permis par la remobilisation de sucres solubles, ces ressources pourraient devenir plus que limitantes. On peut alors se questionner sur la capacité du hêtre à survivre à de longs et récurrents épisodes de sécheresse.

### **9.2.7. Comment nos arbres sont-ils morts ?**

Quinze pourcents d'arbres morts n'est pas un résultat élevé après trois années de contraintes sévères mais ce phénomène est plus élevé qu'en conditions naturelles. Pourquoi certains arbres sont morts tandis que d'autres ont survécu était une des questions posées au début de ce manuscrit.

Les variables disponibles à l'heure de l'écriture de ce manuscrit sur nos arbres morts sont les données de la dynamique raméale, de la répartition des composés carbonés dans l'arbre, des données de croissance aérienne et des valeurs de potentiels de base. Comme la mort d'un organisme est sûrement la finalité de nombreux et complexes processus, une loi de Murphy pourrait s'appliquer. Une différence de conditions environnementales ou pédologiques ne peut pas expliquer la mort de certains arbres étant donné que l'ensemble des individus, morts ou vivants, ont poussé sur le même sol et sous des conditions environnementales identiques sous le toit. Les arbres morts n'ont pas subi d'attaques biotiques, n'étaient pas plus petits ou plus fins que leurs voisins, n'étaient pas situés en bordure d'expérimentation où ils auraient pu subir des dégâts liés au vent. Aussi, un mécanisme ou la combinaison de plusieurs mécanismes internes à l'arbre ont pu les faire mourir.

Nous avons déterminé les arbres morts en fonction d'une dégradation de la couleur de leur tronc et un assèchement subit de l'ensemble de leurs feuilles. Les arbres considérés comme morts à la date du printemps 2016 étaient constitués d'arbres qui n'ont pas débourré, aussi, nous pourrions être critiques envers le choix de ces arbres. Néanmoins, les arbres sélectionnés comme morts au printemps 2016 présentaient les mêmes caractéristiques d'un point de vue

carboné que ceux morts en octobre 2015 (prélèvements raméal) et 2016 (prélèvements raméal et abattage arbre entier).

Notre étude (**Chapitre VIII**) met en avant que la quantité de composés carbonés était très faible chez les arbres morts et ceci, dans tous les compartiments. Néanmoins, en regardant de plus près la composition de ces composés carbonés, nous montrons que ceux-ci sont surtout présents sous forme de sucres solubles dans les zones métaboliquement plus « actives » que sont les racines fines, les branches jeunes portant les feuilles et la partie haute du tronc. En parallèle, les composés carbonés restants dans le reste des compartiments étaient surtout sous forme d'amidon. Nous pourrions donc émettre l'hypothèse que sous une contrainte hydrique très forte, la demande métabolique est telle que pour subvenir à ces besoins, l'ensemble des composés carbonés non structuraux de l'arbre serait remobilisé, par la conversion d'amidon en sucres solubles jusqu'à un certain point où l'arbre ne peut plus les remobiliser. La conversion d'amidon en sucres solubles nécessite d'être dans un milieu aqueux et, par conséquent, des ruptures locales de la colonne hydraulique ont pu se produire rendant impossible la conversion d'amidon restant. Ces composés carbonés résiduels seraient séquestrés car il serait impossible de les remobiliser (Sala *et al.*, 2012). Néanmoins, d'autres variables sont nécessaires pour comprendre pourquoi certains arbres sont morts alors que d'autres non et l'apport futur des composés de réserves azotés pourront y contribuer.

### 9.3. Conclusions

En 2004, les médias publiaient des cartes (projet CARBOFOR) montrant l'évolution possible de la forêt française d'ici 2100. L'ensemble de la foresterie française prenait alors conscience des conséquences possibles des changements climatiques sur les écosystèmes forestiers français. Parmi les essences concernées, le hêtre, essence emblématique de la forêt française, serait susceptible de voir son aire de répartition régresser fortement vers le Nord-Est et les régions montagneuses. Néanmoins, si ces modèles simulent bien la présence du hêtre aujourd'hui, les simulations de déplacement de la niche des espèces à l'horizon 2100 reposent sur des hypothèses climatiques avec de fortes incertitudes. Mais comme indiqué dans l'introduction de ce manuscrit, une meilleure connaissance des processus écologiques notamment la mortalité permettra d'avoir une vision plus réaliste de ce qui pourra se passer dans les écosystèmes forestiers sous l'influence des changements climatiques.

Ces outils vont permettre aux gestionnaires forestiers de prendre une décision qui impactera la production forestière dans plusieurs décennies. Un arbre planté aujourd'hui sera adulte dans 40-60 ans et sera, lui, confronté aux aléas prédits par les modèles des changements climatiques. Si la mortalité forestière excède les prédictions actuelles, ce sont des écosystèmes entiers qui seront en danger. Si ces décisions prises ne sont pas adéquates, l'impact sur toute l'industrie forestière sera dramatique mais plus encore qu'un impact économique, ce sont les conséquences écologiques qu'il faut prendre en compte (pour plus d'informations, voir la fiche 5.4 du rapport coordonné par Sandra Lavorel « Les mécanismes d'adaptation de la biodiversité aux changements climatiques et leurs limites », 2017).

La prise de risque par les gestionnaires des forêts est grande car ils doivent anticiper la demande de bois dans plusieurs décennies face à un climat changeant. Les outils disponibles à la décision des gestionnaires forestiers sont nombreux et étroitement liés avec le domaine de la recherche. Ainsi, les gestionnaires sont invités à privilégier les mélanges d'essences, à adopter une gestion plus dynamique des forêts comme par exemple une diminution de la surface foliaire de l'arbre qui diminuera la perte en eau par transpiration. De grandes incertitudes pèsent donc sur la forêt de demain mais le monde de la recherche propose des plans de gestions pour palier à ces incertitudes. L'étude de la réponse d'arbre de statut majeur de la sylviculture française face à des aléas climatiques extrêmes est donc nécessaire.

C'est pourquoi l'élaboration d'expérimentations comme celles faites au sein de ce travail de thèse permettent d'obtenir des connaissances sur les processus amenant à un phénomène de

mortalité et peuvent orienter la décision des gestionnaires forestiers. Nos approches se distinguent en plusieurs points. Notre approche faite sur un temps plus long et sur des individus plus âgés qu'un stade semis, est assez peu commune. Nous avons pu constater dans notre étude que le hêtre présente une résistance face à un événement extrême telle une sécheresse édaphique sur une longue durée, plus de 30 mois. Néanmoins, cette résistance s'est faite au détriment d'une augmentation de la biomasse. Le hêtre est connu pour adapter rapidement sa croissance radiale et présenter peu de mortalité et notre étude permet de mettre en avant cette résistance. On peut cependant se questionner sur le rôle de puits de carbone pour des forêts de hêtres dans des décennies et lors de confrontations à des aléas plus importants qu'aujourd'hui. En effet, en remobilisant ses réserves carbonées là où les nouveaux squelettes carbonés issus de la photosynthèse ne suffiraient plus, le hêtre pourrait diminuer sa contribution dans la mitigation de l'augmentation du CO<sub>2</sub> en devenant de moins en moins un puits de carbone. Au vu des résultats des études présentées dans ce manuscrit, il est donc nécessaire de choisir de manière judicieuse les stations dans lesquelles planter de nouvelles hêtraies et les maintenir dans des stations fertiles. Néanmoins, il est nécessaire aussi de poursuivre le travail d'investigation sur ces phénomènes de mortalité. Les limites de nos études étant réelles également. Nous avons étudié l'impact d'une sécheresse ou d'une défoliation mais pas la combinaison sécheresse et défoliation qui pourrait constituer un stress plus important pour les arbres. En effet, des zones de dépérissement de hêtres comme la forêt de Fontainebleau en 2003 (Delaporte, 2015) présentent souvent des mortalités de branches ou des descentes de cimes induisant des houppiers clairsemés. La prévention de toutes attaques biotiques a également été faite au cours de notre étude induisant forcément un biais par rapport à une situation naturelle. Une autre limite de notre étude est le stade de nos arbres, c'est-à-dire 8 ans en 2014. Il est nécessaire d'étudier la réponse d'arbres matures à des contraintes abiotiques fortes bien que cela relève d'un challenge bien plus important à mettre en place. Les futures forêts qui seront sujettes aux changements climatiques ne seront pas équiennes et des arbres de différents stades d'âge seront confrontés à des limitations des ressources. Aussi, pour mieux appréhender le futur de nos forêts, il est nécessaire de continuer les recherches en multipliant les approches expérimentales.