

Synthèse sur l'Écologie des espèces

Au cours des dernières décennies des efforts considérables de recherche ont été alloués à l'étude de la différenciation écologiques de *Q. robur* et *Q. petraea* et ce particulièrement chez des peuplements adultes. Ce chapitre de synthèse met en perspective l'ensemble des résultats présentés dans les chapitres précédents au regard de la littérature disponible. Dans un premier temps, la dynamique de croissance des deux espèces est discutée pour ensuite faire mention de l'efficacité d'utilisation de l'eau à travers ces différents estimateurs et leurs possibles implications dans l'écologie des espèces. Enfin l'ensemble des travaux traitant la dynamique de réponse stomatique sont synthétisés avant une brève conclusion sur l'ensemble de ces travaux de thèse.

Croissance

Chez des individus juvéniles une meilleure croissance et production de biomasse chez *Q. robur* est un phénomène récurrent aussi bien en pépinière (Génére & Bouler, 1996 ; Ponton et al., 2002) qu'en conditions semi-contrôlées (Parent et al., 2011 ; Kuster et al., 2013). Une meilleure croissance radiale est également observée parmi des stations variées pour des individus adultes de *Q. robur* (Dobrovoly et al. 2016). Il semblerait cependant que cela ne soit pas une constante. Il n'est pas rare en effet que les deux espèces affichent des taux de croissance similaires au stade juvénile (Gieger et al., 2005) ou au stade adulte (croissance radiale : Sanders et al., 2014). A titre d'exemple, Collet et al. (2017) mirent en évidence au sein de peuplements monospécifiques que la taille et la densité des populations de chênes sessiles et pédonculés étaient semblables après une dizaine d'années de régénération, traduisant des taux de croissance verticale et radiale ainsi qu'une intensité de compétition intraspécifique identiques chez les deux espèces. Cependant, des résultats opposés furent également mis en évidence chez l'adulte. En effet, au sein de nombreuses forêts mixtes composées, *Q. petraea* atteint des taux de croissance radiale (44% supérieurs : Lévy et al., 1992) ainsi que des hauteurs systématiquement supérieures à *Q. robur* (Becker et al., 1972).

Par ailleurs, les deux espèces affichent des tendances de croissance dépendantes de l'âge des individus. En effet, à mesure du vieillissement des peuplements, les taux de croissance radiale et verticale décroissent (Friedrichs et al., 2008). Ainsi, il semblerait que *Q. robur* ait une meilleure croissance aérienne que *Q. petraea* au cours des 100 premières années de vie. Cependant, cet écart tendrait à se réduire chez les chênes centenaires pour devenir semblable entre les deux espèces (Friedrichs et al., 2008). Au-delà de 140 ans, les chênes cesseraient

notamment de croître en hauteur (Becker et al. 1972). Le cas particulier de la forêt de Hart mis en évidence par Nathalie Bréda (1998) semble également corroborer l'observation qu'avec l'âge, *Q. petraea* deviendrait plus productif (en termes de croissance verticale et radiale) en comparaison de son homologue *Q. robur*. En effet, au sein de ce site mixte, le chêne pédonculé (*Q. robur*) initialement plus productif est rapidement dépassé par *Q. petraea* après une vingtaine d'années. Les éléments dont nous disposons au sein de la littérature tendent donc à suggérer qu'il ne s'agirait pas là d'un cas isolé mais bien d'un phénomène relativement fréquent. Ces divergences d'accroissement liées à l'âge sont susceptibles d'avoir des implications sylvicoles majeures. En effet la sélection de chênes pédonculés par les forestiers sur la base de bonnes performances juvéniles s'avérerait alors peu judicieuse au regard de la meilleure productivité du chêne sessile sur le long terme.

Un impact de la sécheresse sur la croissance des arbres est un phénomène largement décrit au sein de la littérature. Dans le cadre des études comparatives entre des jeunes plants de *Q. robur* et *Q. petraea*, il apparaît que ce dernier est généralement moins impacté par le stress hydrique, présentant des réductions de croissances radiale et verticale plus faibles et tardives que *Q. robur* (Drvoledic et al., 2013 ; Fonti et al., 2013). Cet état de fait est également observable au sein de peuplements naturels composés d'arbres adultes pour lesquels la croissance de *Q. robur* est également plus impactée par le stress hydrique que *Q. petraea*, et ce particulièrement au cours des périodes printanières et estivales (Becker et al., 1982 ; Friedrichs et al., 2008). *Q. petraea* serait par ailleurs plus résilient à la sécheresse en termes de rétablissement de la croissance que *Q. robur* au sein de peuplements mixtes d'arbres adultes, bien que cela ne soit pas nécessairement le cas au sein de peuplements monospécifiques (Levy 1992).

Au regard de la littérature disponible, il n'existe pas à ce jour de consensus clair vis-à-vis des différences de croissance aérienne entre *Q. robur* et *Q. petraea*. A l'instar des stades phénologiques, il est tout à fait possible que l'influence de la station et des traitements soit plus importante que celle de l'essence. Cela étant dit, une meilleure croissance de *Q. robur* à un stade juvénile semble néanmoins être le cas de figure prépondérant. D'autres éléments sont par ailleurs à prendre en compte vis à vis de la croissance de ces deux essences forestières. En effet à un stade juvénile, le développement des chênes (en croissance et accumulation de biomasse) est fortement associé à la taille et donc la quantité de réserves potentielles des glands dont ils sont issus (Brookes et al., 1980; Kleinschmit, 1993). Il faut par ailleurs noter que des glands plus lourds sont souvent recensés chez *Q. robur* plutôt que chez *Q. petraea* (Gérard et al., 2009).

Notre première étude (2015) visait quant à elle à caractériser les différences morphologiques et physiologiques entre *Q. robur* et *Q. petraea*. Après une courte saison de végétation les jeunes chênes ont été récoltés. A l'issue de l'expérimentation *Q. robur* avait produit significativement plus de biomasse totale que *Q. petraea*, indifféremment des traitements hydriques bien que les deux espèces aient atteint la même taille (mais un diamètre légèrement plus grand chez *Q. robur*) et produit la même quantité de biomasse aérienne. Du point de vue des traits aériens, les deux espèces ne diffèrent que de la LMA mais aussi de la quantité de bois produite (WBm) traduisant les plus gros diamètres observés chez *Q. robur*.

Au cours de la dernière expérimentation que nous avons menée en 2017, nous avons suivi l'évolution des dynamiques des croissances radiales et verticales au cours d'une saison de végétation chez les chênes sessiles et pédonculés (étude comparative : Article 3 chapitre III). Il est alors apparu que les deux espèces suivaient la même dynamique de croissance relative de manière synchrone au fur et à mesure de la mise en place de la sécheresse progressive. Bien que synchronisées, il est apparu que les croissances radiales/verticales de *Q. robur* était par moments relativement plus fortes que celle de *Q. petraea*. Cet état de fait serait notamment tributaire de la plus forte assimilation nette de CO₂ observable chez les chênes pédonculés (mis en évidence par mesures régulières des échanges gazeux foliaires en conditions non contrôlées et à steady-state non saturant en lumière), associés à une meilleure capacité photosynthétique (principalement V_{max}). Nous ne pouvons cependant pas exclure le fait que les meilleures performances initiales de *Q. robur* soient au moins partiellement associées à des réserves supérieures issues des glands pendant la première saison de végétation des jeunes plants. Néanmoins il nous est impossible de tester cette hypothèse, ne connaissant pas le poids initial et individuel des glands plantés. La sécheresse progressive s'est par ailleurs traduite par réduction à néant du taux de croissance verticale, tandis que la croissance radiale a relativement peu décliné sous le stress.

Architecture racinaire

Pour des raisons pratiques évidentes, la caractérisation du système racinaire des arbres et plus particulièrement des adultes est un exercice complexe. Une méthode destructive et/ou fortement invasive est souvent employée afin de décrire l'architecture racinaire. Le développement des racines constitue un élément essentiel à la stabilité du sol, l'ancrage de l'arbre ainsi que l'approvisionnement en eau et nutriments (Atkinson & Last, 1994). L'architecture racinaire d'arbres matures a été décrite comme étant semblable chez *Q. robur* et *Q. petraea* (Kostler et

al., 1968), celle-ci consistant en un réseau de nombreuses racines horizontales accompagnées de pivots à la base desquels les racines latérales et verticales se développent. Chez *Q. petraea*, à l'âge mature ce réseau est caractérisé par une biomasse racinaire préférentiellement répartie et distribuée uniformément dans les couches superficielles du sol augmentant ainsi la stabilité de l'arbre lorsque les conditions ne sont pas défavorables (Drexhage et al., 1999 ; Hruska et al., 1999 ; Bréda et al., 1995). Cette biomasse racinaire est par ailleurs positivement corrélée au diamètre de l'arbre en conditions non restrictives. Il existe néanmoins des cas pour lesquels les racines de chênes sont distribuées de façon erratique formant des clusters (Bédeneau & Auclair, 1989). Néanmoins les chênes sessiles et pédonculés sont capables de prospecter le sol en profondeur à l'aide de racines fines (Abrams, 1990 ; Bréda et al., 1995) y compris dans les sols relativement résistants à la pénétration des racines (Kreutzer 1961). Ce faisant, le système racinaire des chênes s'il est profondément ancré, contribue à l'approvisionnement hydrique et nutritif de l'arbre favorisant ainsi la tolérance à un éventuel épisode de sécheresse (Bréda et al., 1993). Le profil de la distribution des racines dans le sol est également parfois décrit comme semblable entre les jeunes individus de ces deux espèces (Thomas, 2000 ; Gerard et al., 2009) en étant marqué par un nombre et une taille comparable des racines latérales chez des jeunes plants grandissant en conditions non limitantes. Il semblerait néanmoins que quelques divergences entre les espèces apparaissent au sein de sections plus profondes du sol là où de manière générale la taille et le nombre de racines diminue chez les deux espèces mais de manière relativement plus importante chez *Q. robur* (Thomas, 2000), ce qui pourrait *in fine* se traduire par un avantage en termes de capacité de prospection profonde chez *Q. petraea*. Bréda et al. (1995) mirent également en évidence une divergence de densité racinaire entre les espèces chez des arbres adultes, *Q. robur* faisant état d'un nombre de racines significativement inférieur à *Q. petraea* (ce qui n'indique par ailleurs pas nécessairement une biomasse moindre), *Q. robur* allouant relativement moins de biomasse aux racines par rapport à leur surface que *Q. petraea* : Nardini & Tyree (1999). Autre fait notable, à l'instar de nombreux autres traits morphologiques et anatomiques, la distribution des racines dans le sol semble également sujette à une forte variabilité inhérente aux provenances d'origines et leurs propriétés hydromorphes (chez *Q. petraea* : Kuster et al., 2013). Globalement, la littérature traitant le développement racinaire chez *Q. robur* et *Q. petraea* prête à confusion. Si le profil architectural des racines semble identique chez les deux espèces rien n'est moins sûr vis-à-vis de la biomasse allouée à ce compartiment. En effet, en conditions non contraignantes il n'est pas systématique d'observer des différences de biomasse racinaire entre les deux espèces (Thomas & Gausling, 2000 ; Gerard et al., 2009) ni en surface racinaire (Rasheed-Depardieu et al., 2012). Il est en revanche

parfois fait état de différences interspécifiques, *Q. robur* produisant plus de racines que *Q. petraea* (Kuster et al., 2013).

Nous avons mesuré les traits racinaires au cours des deux expérimentations menées en 2015 et 2016. Lorsque nous avons comparé la production de biomasse de ces différents traits, *Q. robur* affichait des biomasses supérieures à *Q. petraea* pour quasiment l'ensemble des traits à l'exception de la masse des pivots et des racines fines ; la RMA (root mass area) était également semblable pour les deux espèces de chênes.

Les systèmes racinaires de *Q. robur* et *Q. petraea* sont extrêmement différenciés dès un stade précoce de développement sous les différents traitements hydriques. (Article 2, chapitre III).

Sous stress hydrique, une possible acclimatation à la sécheresse consiste en une modification de l'allocation du carbone en faveur du compartiment racinaire. Ainsi une augmentation de la biomasse racinaire est un phénomène souvent observé en réponse au stress chez *Q. robur* (Osonubi & Davies 1981, Van Hees, 1997 ; Gieger et al., 2002) mais également chez *Q. petraea* (Thomas, 2000; Gieger et al., 2002). Cette redistribution du carbone a pour effet de modifier le ratio entre biomasse aérienne et biomasse racinaire. Au sein des études comparatives disponibles traitant les différences interspécifiques entre *Q. robur* et *Q. petraea*, deux stratégies d'acclimatation propres à chacune des espèces semblent se démarquer. Ainsi chez *Q. petraea* de plus faibles ratios sont obtenus à travers une forte réduction de la biomasse aérienne et notamment des feuilles (Fort et al., 1997 ; Thomas & Gausling, 2000 ; Gieger et al., 2002). En revanche chez *Q. robur*, un relatif maintien de la biomasse aérienne associé à une légère augmentation des racines fines serait à l'origine des faibles ratios en réponse à la sécheresse (Van Hees, 1997 ; Gieger et al. 2002).

Parmi l'ensemble des traits racinaires, *Q. robur* et *Q. petraea* ne sont impactés différenciellement par la sécheresse que pour la biomasse cumulée des racines fines et intermédiaires (CFRBm).

Q. robur semble en effet plus durement touchée que *Q. petraea* sous stress hydrique affichant des productions de biomasse racinaire (fine et intermédiaire) relativement plus faibles que *Q. petraea* (vis-à-vis des plants contrôles). Chez les deux espèces la quasi-totalité des traits racinaires sont par ailleurs plus faibles sous stress hydrique, exception faite des racines fines (FRBm). Eu égard l'apparent effet de l'âge des peuplements sur les taux de croissance aérienne de *Q. robur* et *Q. petraea* et les corrélations qui peuvent exister entre production de biomasses

aérienne et souterraine, il n'est pas impossible que la croissance racinaire soit elle-même sujette à des modifications de profils et/ou productivité au cours du vieillissement des individus. Il n'existe cependant pas de travaux ayant étudié l'évolution de la dynamique de croissance chez ces deux espèces ligneuses (fait totalement compréhensible étant donné les aspects pratiques que cela impliquerait).

Profils racinaires

En outre, les deux espèces se distinguent par deux profils racinaires clairement différenciés (Article 2) :

Sous conditions optimales le chêne pédonculé (*Q. robur*) investit préférentiellement dans le compartiment racinaire en produisant relativement plus de biomasse racinaire que de biomasse aérienne. Son profil se distingue par relativement peu de pivots (~1 pivot par plante en moyenne) qui correspondent à ~25-30% de la biomasse racinaire. La biomasse restante est ensuite majoritairement composée de racines de tailles intermédiaires puis de racines fines (~70 et 30% respectivement). Il en résulte une surface foliaire transpirante deux fois supérieure à la surface racinaire absorbante.

Contrairement au chêne pédonculé, le chêne sessile (*Q. petraea*) investit à part relativement égale dans les compartiments aériens et souterrains sous conditions non limitantes. Son profil se distingue alors par un investissement accru dans les pivots que l'on observe en proportion relativement plus importante (~40%) que chez *Q. robur*. Ces pivots sont par ailleurs plus nombreux et plus fins que ceux de *Q. robur* (à production de biomasse égale). Le reste de la biomasse est ensuite toujours majoritairement composé de racines intermédiaires puis enfin de racines fines mais dans des proportions accrues (~60 et 40% respectivement) en comparaison du chêne pédonculé. Il en résulte une biomasse de racines fines similaire entre les deux espèces bien que globalement la biomasse racinaire de *Q. petraea* soit plus faible, ce qui *in fine* induit des surfaces racinaires absorbantes ainsi que des ratios surface foliaire/surface racinaire identiques chez les deux espèces.

En résumé, bien que produisant significativement moins de biomasse racinaire que *Q. robur*, *Q. petraea* atteint des surfaces racinaires absorbantes semblables en investissant relativement plus dans des racines fines supportées par des pivots plus nombreux. *Q. petraea* présente ainsi un réseau racinaire bien plus ramifié que son homologue qui a produit un réseau moins fin mais plus étendu. Ce faisant, *Q. petraea* développerait à un

stade juvénile un réseau racinaire aussi efficace que *Q. robur* en termes de surface absorbante pour un moindre investissement.

Sous conditions de stress hydrique, *Q. robur* produit significativement moins de biomasse racinaire et aérienne sans que le rapport entre les deux en soit modifié. A l'exception des pivots, la biomasse des racines fines et intermédiaires est nettement plus faible sous stress. Ces diminutions de biomasse sont à l'origine d'une recomposition du profil racinaire. Si la proportion de pivots demeure semblable à celle des plants non stressés, les plants soumis aux stress produisent relativement plus de racines fines bien que les racines intermédiaires soient toujours majoritaires (~38 et 62% respectivement). En résulte une RMA (root masse area) supérieure sous condition de stress atténuant la diminution de la biomasse en racines fines. La surface racinaire absorbante bien que plus faible que les plants contrôles s'équilibre alors avec la surface foliaire transpirante bien que celle-ci reste supérieure.

A l'instar de *Q. robur*, le chêne sessile suit la même dynamique sous conditions de stress. En revanche la diminution de biomasse des racines fines et intermédiaires est bien moindre que pour *Q. robur* (seul effet différentiel de la sécheresse entre les espèces pour l'ensemble des traits racinaires). La proportion entre racines fines et intermédiaires est alors plus équilibrée (45 et 55% respectivement). Cette recomposition du profil racinaire induit là encore une augmentation de la surface racinaire absorbante qui s'équilibre avec la surface foliaire transpirante. Cette dynamique de croissance racinaire sous stress hydrique chez *Q. petraea* a également été corroborée au cours de l'expérimentation de 2016 (Article 4).

Un tel rééquilibrage du rapport entre surface foliaire et racinaire à travers une recomposition du profil racinaire apparaît comme une remarquable acclimatation à la sécheresse chez les deux espèces. Cependant *Q. robur* semble plus sensible au stress en étant plus impacté sur la production de racines fines et intermédiaires que *Q. petraea*. Ce faisant, le chêne sessile semble plus tolérant à la sécheresse en investissant là encore dans un système racinaire plus ramifié et fin permettant une meilleure prospection du sol.

De telles différences de dynamiques de croissance aérienne et racinaire entre les deux espèces à un stade juvénile sont susceptibles d'avoir un impact majeur sur la différenciation écologique des espèces, notamment vis-à-vis de leurs capacités de prospection des sols et donc d'accès à l'eau. Cependant les réserves initiales au sein des glands, les conditions particulières en serre ainsi que la capacité limitée de prospection de sol (pots de 6L) sont des éléments potentiellement déterminants sur ces dynamiques de

croissance. Il semble nécessaire d'inscrire de futures études dans la continuité de nos travaux qui traiteraient ces aspects en conditions naturelles et/ou semi-naturelles ainsi que sur la durée.

Il convient de rappeler que la notion de compétition pour la réserve hydrique du sol semble fondamentale vis-à-vis de la tolérance à la sécheresse ainsi que de l'efficacité d'utilisation de l'eau. Des observations en profondeur des systèmes racinaires à l'état naturel chez des individus juvéniles et/ou adultes permettraient de compléter la description des profils racinaires précédemment faite dans ce manuscrit. La comparaison de ces profils à des plants ayant poussé en serre nous semble par ailleurs nécessaire afin d'estimer les divergences de croissance induites par le développement en serre en comparaison d'une pépinière.

Traits foliaires

Des valeurs de LMA systématiquement supérieures au chêne pédonculé quel que soit le traitement hydrique ont précédemment été détectées chez des jeunes plants (Steinbrecher 2013), il existe cependant des résultats contradictoires pour lesquels les deux espèces ne semblent pas diverger (LMA : Thomas, 2000 non testé ; SLA : Parent et al., 2011 ; LMA : Günthardt-Goerg et al., 2013). Par ailleurs, des productions de biomasse supérieures en termes de surface et masse foliaires ont également été répertoriées chez *Q. robur* par rapport à *Q. petraea*.

Dans notre étude (2015), nous n'avons pas constaté ces différences en biomasse/surface foliaire malgré la divergence de LMA entre les deux espèces. En effet, suite aux récoltes finales que nous avons réalisées pendant les deux premières années de thèse (Article 2 chapitre III, Article 4 chapitre IV), nous avons pu estimer un ensemble de traits foliaires chez *Q. robur* et *Q. petraea*. En outre, pour des jeunes chênes issus de provenances au climat similaire (Article 2 chapitre III), il n'apparaît que très peu de différences liées aux traits foliaires (biomasse, surface, LMA). Le seul paramètre pour lequel une divergence interspécifique fut observée était le LMA, le chêne sessile affichant des valeurs de LMA systématiquement supérieures au chêne pédonculé, quel que soit le traitement hydrique. Sous conditions de stress, les chênes des deux espèces produisent moins de biomasse foliaire totale (Article 2,4), ce qui se traduit par une baisse de la surface foliaire et le maintien des valeurs LMA (ainsi que les différences entre espèces) chez *Q. robur* et *Q. petraea*. Un ralentissement de la production de biomasse foliaire et in fine de la surface sous sécheresse est un phénomène auparavant mis en évidence dans une étude comparative pour laquelle *Q. petraea* réagissait à la sécheresse contrairement à *Q. robur* (Gieger & Thomas, 2002),

traduisant une meilleure tolérance à la sécheresse chez le chêne sessile en limitant la surface transpirante.

Traits stomatiques

Bien qu'il existe quelques données intraspécifiques (Bruschi et al., 2003a, 2003b), nous ne disposons que de peu d'éléments au sein de la littérature traitant les différences interspécifiques entre *Q. robur* et *Q. petraea* concernant les traits stomatiques ainsi que l'impact potentiel d'un stress hydrique sur ceux-ci. Sous conditions non limitantes, *Q. robur* et *Q. petraea* ne semblent pas différer l'une de l'autre en termes de densité stomatique (données non publiées : Annexe III Thèse Vialet-Chabrand) ; la densité stomatique est par ailleurs négativement corrélée à la taille des stomates chez ces deux espèces de chênes (Thèse Vialet-Chabrand : deux espèces confondues ; Roussel et al., 2009 : *Q. robur*). Différents facteurs environnementaux sont susceptibles d'altérer les traits stomatiques. Il a en effet été mis en évidence que les températures au cours du développement des feuilles influençaient la répartition des stomates à la surface des feuilles chez *Q. robur*, espèce pour laquelle la densité ainsi que l'index stomatique des feuilles d'été et de printemps baissent avec l'augmentation des températures saisonnières (Beerling et al., 1993). De cette plus faible densité stomatique résulteraient de plus faibles valeurs de conductance stomatique et *in fine* une limitation de la transpiration au cours des périodes sujettes au plus haut risque de stress hydrique. Au cours de l'Histoire la quantité de CO₂ atmosphérique a également influencé ces traits. Chez *Q. robur* et *Q. petraea*, une augmentation de [CO₂] est associée à une diminution de l'index stomatique, une réduction de la taille des stomates ainsi qu'une augmentation de leur densité (Van Hoof et al., 2006 ; Garcia-Amonera et al., 2006). Enfin, un meilleur accès à la lumière entraîne une augmentation de la densité stomatique chez certaines espèces du genre *Quercus* (Osborn & Taylor, 1990).

Nous avons analysé les traits stomatiques au cours des deux expérimentations menées en 2015 et 2016 et n'avons pas observé de différences entre espèces ni d'effet induit par le stress hydrique sur l'ensemble des variables mesurées. Dans le cadre de notre étude des individus juvéniles issus de provenances proches au climat similaire ne semblent pas exprimer de divergences majeures concernant les traits foliaires. Chez le chêne la réduction de la biomasse foliaire constitue donc une probable acclimatation à la sécheresse, permettant une surface transpirante moindre associée à une conductance stomatique plus faible n'étant pas liée à une modification des traits stomatiques (SI, SD, SS).

Ces résultats sont en accord avec les précédents travaux de Guehl et al. (1994) pour lesquels les traits stomatiques demeuraient inchangés sous stress hydrique chez *Q. petraea*. Nous en concluons que de prime abord et dans le cadre de nos études, le stress hydrique ne semble pas être un facteur à l'influence déterminante sur les traits stomatiques chez ces deux espèces de chênes. Les valeurs de densité ainsi que de taille stomatique que nous avons mesurées étaient par ailleurs semblables entre les deux expérimentations, ainsi qu'à celles obtenues par Roussel et al., 2008 sur des pousses de *Q. robur*. Les traits stomatiques apparaissent donc comme étant relativement conservés quelle que soit la provenance et le stress hydrique chez ces deux espèces de chênes lorsque celles-ci se sont développées en serre.

Traits physiologiques

Capacité photosynthétique et échanges gazeux foliaires

La première étude que nous avons menée n'a pas laissé transparaître de différences interspécifiques pour la capacité photosynthétique chez des plants juvéniles issus d'une provenance proche (Article 2). En revanche, lors de la seconde étude comparative pour laquelle la variabilité intraspécifique était élargie à travers quatre provenances différentes sélectionnées le long d'un gradient d'aridité (deux provenances par espèce : Article 3), des différences de capacités photosynthétiques étaient cette fois observables entre *Q. petraea* et *Q. robur*, ce dernier affichant des valeurs significativement supérieures pour V_{max} ainsi qu'une légère tendance pour J_{max} .

Sous stress hydrique une baisse de l'assimilation photosynthétique du carbone est un phénomène courant chez *Q. robur* et *Q. petraea* (Thomas, 2000 ; Arend et al., 2013 ; Fonti et al., 2013). Cette réduction de l'assimilation est notamment parfois significativement plus marquée chez *Q. robur* (Ponton et al., 2002 ; Arend et al., 2013) et potentiellement associée à une altération de l'appareil photosynthétique à travers l'efficacité photochimique du photosystème II (Arend et al. 2013) ou la capacité photosynthétique des plants.

Par ailleurs, la mise en place du stress progressif eut également un impact sur la capacité photosynthétique chez les deux espèces. Il est possible que cette différence apparaissant dans la seconde étude soit le fait de la variabilité intraspécifique induite par le plus large éventail de provenances choisi. Au cours de l'expérimentation de 2016 (Article 4 chapitre IV) menée exclusivement sur *Q. petraea*, la sécheresse n'a pas impacté la capacité photosynthétique bien que l'assimilation ait chuté de l'ordre de ~30% lorsque mesurée en conditions non contrôlées (Wi-m) et sous régime stationnaire (exception faite de l'état d'équilibre des courbes de réponses

au CO₂). Il est fort probable que dans le cas présent la diminution de A soit dûe à une forte limitation par la conductance stomatique, celle-ci ayant également été réduite de l'ordre de 30 à 60% suivant les cas.

Nous émettons ainsi l'hypothèse que la variabilité intraspécifique pour la capacité photosynthétique est supérieure à la variabilité interspécifique ainsi que celle induite par le traitement. Il n'est par ailleurs pas impossible qu'elle soit également liée aux propriétés nutritives des sites de provenance ou à des différences entre populations de l'assimilation en azote.

Concernant la proportion d'azote au sein des feuilles, les deux espèces présentent soit des ratios C/N similaires (Hu et al., 2013) soit plus faible chez *Q. robur* que *Q. petraea* (Günthardt-Goerg et al., 2013). Néanmoins, indépendamment des ratios il semblerait que les valeurs les plus faibles d'azote foliaire soient le plus fréquemment trouvées chez *Q. petraea* (Ponton Thèse ; Günthardt-Goerg et al., 2013 ; Hu et al., 2013 ; Li et al., 2013). La quantité d'azote foliaire est par ailleurs également dépendante des provenances de chaque espèce ainsi que positivement associée à des meilleurs de taux de croissance aérienne et racinaire (Li et al., 2013)

Dans le cadre de la première étude réalisée en 2015, nous n'avons pas mis en évidence de différences significatives entre *Q. robur* et *Q. petraea* vis-à-vis du pourcentage d'azote foliaire. Les deux essences étaient par ailleurs toutes deux impactées par la sécheresse, affichant des valeurs plus élevées d'azote chez les plants stressés sans que la quantité de carbone soit affectée, induisant des ratios C/N plus faibles. Nous assistâmes par ailleurs à la même accumulation d'azote foliaire en condition de stress chez *Q. petraea* au cours de l'expérimentation de 2016.

Cette accumulation d'azote foliaire par masse sous stress hydrique est surprenante dans la mesure où celle-ci était accompagnée d'une réduction de la capacité photosynthétique (V_{max} / J_{max}) et de l'assimilation nette de CO₂ habituellement positivement corrélées à la quantité d'azote disponible. Plusieurs hypothèses sont susceptibles d'expliquer cet état de fait. Il est en outre possible que l'intense sécheresse ait endommagé l'appareil photosynthétique (V_{max} et J_{max} étant en effet diminués par le stress). Néanmoins le maintien de l'osmolarité et de la quantité d'eau relative des feuilles semble indiquer une acclimatation relativement efficace au stress hydrique de la part des deux espèces à l'échelle foliaire et donc un maintien de la majeure partie des fonctions physiologiques vitales. Cette accumulation pourrait par ailleurs être due à la forte réduction de la surface aérienne qui induirait mécaniquement une augmentation de

l'azote disponible pour les feuilles. Une dernière hypothèse serait le transport et le maintien de composés azotés vers les feuilles induits par le stress.

Efficienc e d'utilisation de l'eau chez *Q. robur* et *Q. petraea*

Il n'est pas rare d'observer des différences d'efficience d'utilisation de l'eau entre des espèces sympatriques pouvant être importantes, notamment chez le chêne (Guehl et al., 1998 ; Ponton et al., 2002). Néanmoins les déterminismes environnementaux et génétiques de ces différences ne sont pas toujours clairement élucidés et il n'existe que peu d'études comparatives traitant l'efficience d'utilisation de l'eau chez le chêne. Notons par ailleurs que bien que disposant des données d'échanges gazeux foliaires, l'efficience n'est souvent pas relevée par les auteurs eux-mêmes et par conséquent les différences interspécifiques non testées. Il existe entre autres quelques études qui, après une estimation grossière, pourraient laisser envisager une efficience d'utilisation de l'eau intrinsèque supérieure chez *Q. petraea* par rapport à *Q. robur* chez des jeunes plants (Wagner & Dreyer, 1997 ; Parent et al., 2011 ; Steinbrecher et al., 2013). Lorsque les différences interspécifiques sont effectivement testées et significatives, *Q. petraea* semble être l'espèce la plus efficace aussi bien pour des mesures de W_i (Epron et al., 1993 : Arbre adultes ; Ponton et al., 2002 ; juvéniles) que pour des mesures de la discrimination isotopique (Ponton et al., 2001 ; Pflug et al., 2015 : juvéniles). Par ailleurs, quelques études ont également fait état d'une absence de différence entre les deux espèces (Thomas, 2000 ; Hu et al., 2013) voire d'une efficience supérieure chez *Q. robur* pour des cas de stress hydriques et thermiques cumulés (Hu et al., 2013). Les travaux de Stéphane Ponton (Thèse) furent les premiers et les seuls à mettre en évidence des différences de discrimination isotopique entre *Q. robur* et *Q. petraea* à la fois chez des arbres forestiers adultes mais aussi chez des jeunes plants ayant poussé en conditions semi-contrôlées (serres). Ces différences furent par ailleurs confirmées par des mesures d'efficience d'utilisation de l'eau intrinsèque chez ces mêmes plants juvéniles et maintenues sous stress hydrique. Sur la base de ces études, force est de constater que *Q. petraea* fait généralement montre d'une meilleure efficience d'utilisation de l'eau que *Q. robur* à la fois à l'échelle foliaire et instantanée (W_i) mais aussi pour des mesures intégrées dans le temps (Δ ou δ). A notre connaissance il n'existait pas d'études comparatives adressant les différences interspécifiques pour l'efficience de transpiration au sein de la littérature avant celle que nous avons réalisée en 2015.

Contrairement à ce que pouvait laisser supposer la littérature, nous n'avons à aucun moment mis en évidence de différences interspécifiques pour l'efficience d'utilisation de l'eau intrinsèque chez les jeunes chênes ayant grandi en serre quelle que soit l'étude

comparative (Article 2 et 3), si ce n'est une mesure en conditions non contrôlées réalisée pendant le suivi des échanges gazeux foliaires de 2017, à un stade bien particulier de sécheresse. Cette différence disparaissait d'ailleurs par la suite. Ces résultats furent obtenus aussi bien pour des provenances au climat semblable que pour des provenances ayant été sélectionnées en fonction d'un gradient environnemental pour la disponibilité en eau. Nos valeurs, cohérentes d'une expérimentation à l'autre et à travers les deux traitements hydriques relancent donc le débat vis-à-vis de la présumée plus forte efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque de *Q. petraea* par rapport à *Q. robur* (Table 1).

Ces valeurs d'efficacité notamment chez *Q. petraea* ne sont a priori pas cohérentes vis-à-vis d'une stratégie stress-tolérante de cette essence liée à l'efficacité. *De facto*, d'après nos travaux *Wi* ne semble pas constituer un marqueur de tolérance au stress particulièrement pertinent ou en tout cas discriminant les niches écologiques respectives chez les jeunes chênes sessiles et pédonculés que nous avons étudiés. A une échelle intégrée dans le temps, nous avons cette fois-ci détecté une différence interspécifique pour la composition isotopique des feuilles (Article 2). En contradiction avec la plupart des études comparatives disponibles au sein de la littérature, *Q. robur* affichait des valeurs supérieures d'efficacité d'utilisation de l'eau par rapport à *Q. petraea*.

Par ailleurs, nos travaux sont les seuls à notre connaissance à avoir comparé l'efficacité de transpiration (TE) de ces deux espèces ; nous avons ainsi pour la première fois mis en évidence une plus forte efficacité de transpiration chez *Q. robur* par rapport à *Q. petraea* et ce pour les deux traitements hydriques.

Table 1 : Tableau récapitulatif par espèce et année de la pluparts des différents estimateurs de l'efficacité mesurés.

| Experiment | Species | | Control | Drought | t test Drought |
|------------|---------|--------------------|---------------|---------------|----------------|
| H2Oak 2016 | QP | TE | 5,43 ± 0,12 | 5,89 ± 0,13 | * |
| H2Oak 2015 | QP | TE | 4,07 ± 0,15 | 5,23 ± 0,16 | *** |
| H2Oak 2015 | QR | TE | 4,62 ± 0,14 | 5,4 ± 0,14 | *** |
| H2Oak 2016 | QP | δ13C | -30,13 ± 0,16 | -29,63 ± 0,18 | * |
| H2Oak 2015 | QP | δ13C | -27,88 ± 0,52 | -26,87 ± 0,31 | * |
| H2Oak 2015 | QR | δ13C | -28,22 ± 0,36 | -27,33 ± 0,14 | * |
| H2Oak 2016 | QP | Wi-m | 61 ± 4 | 134 ± 6 | *** |
| H2Oak 2016 | QP | Wi-CO ₂ | 77 ± 7 | 106 ± 5 | ** |
| H2Oak 2016 | QP | Wi-PAR 1000 | 77 ± 5 | 117 ± 5 | *** |
| H2Oak 2016 | QP | Wi-VPD | 72 ± 5 | 120 ± 6 | *** |
| H2Oak 2015 | QP | Wi-PAR 800 | 93 ± 9 | 125 ± 12 | * |
| H2Oak 2015 | QR | Wi-PAR 800 | 87 ± 7 | 130 ± 17 | * |
| H2Oak 2017 | QP | Wi-PAR 1200 | 112 ± 8 | 125 ± 6 | * |
| H2Oak 2017 | QR | Wi-PAR 1200 | 110 ± 8 | 128 ± 7 | * |

Effet d'une sécheresse édaphique sur l'efficacité d'utilisation de l'eau

En cas de stress hydrique, une diminution des échanges gazeux foliaires accompagnée d'une augmentation de l'efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque (W_i) est une réponse courante chez les deux espèces de chênes (Bréda et al., 1993 ; Vivin et al., 1993). Cependant une diminution des échanges gazeux due à une sécheresse ne se traduit pas toujours par une modification de W_i (Ponton et al., 2002) dans le cas où une légère augmentation de la résistance mésophyllienne (Roupsard et al., 1996) ou une altération de l'appareil photosynthétique entraînerait une réduction de l'assimilation photosynthétique suffisante pour compenser la réduction de g_s . **Dans le cadre de nos études, une partie des jeunes plants fut soumise à des sécheresses relativement intenses (Article 2), modérées (Article 4) ainsi qu'à une sécheresse progressive (Article 3). Au cours de l'ensemble de ces expérimentations le stress hydrique a entraîné une réduction des échanges gazeux associée à une augmentation de l'efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque ($W_i=A/g_s$: Table 1). Cette augmentation de W_i était essentiellement liée à la réduction de la conductance stomatique chez les deux espèces.** A l'échelle supérieure et conformément à la théorie de Farquhar & Richards (1984), l'occurrence d'une sécheresse entraîne une diminution de la discrimination isotopique (et donc une augmentation de WUE). Cet état de fait est également maintes fois relaté au sein de la littérature chez *Q. petraea* (Guehl et al., 1994 ; Picon et al., 1996b), *Q. robur* (Picon et al., 1996a ; Vivin & Guehl 1997) ou dans le cadre d'études comparatives des deux espèces (Ponton Thèse). Cependant à l'instar de W_i , il est également possible que les deux espèces fassent montre d'une faible réponse à la sécheresse pour la discrimination isotopique (Thomas & Gausling, 2000 ; Thomas, 2000 ; Ponton et al., 2002). **Nos travaux se sont inscrits dans la continuité de la littérature disponible. Les campagnes de mesures de composition isotopiques foliaires que nous avons réalisées dans le cadre de l'étude comparative de 2015 (publication 2, chapitre III) ainsi qu'au cours de l'étude réalisée sur *Q. petraea* en 2016 (Publication 4, chapitre IV) se sont toutes deux soldées par la démonstration d'une augmentation significative de l'efficacité d'utilisation de l'eau à cette échelle d'intégration. Enfin, l'ensemble des estimations de l'efficacité de transpiration (TE) effectuées en 2015 et 2016 étaient également significativement supérieures sous l'effet d'un stress hydrique chez les deux espèces. Chez *Q. robur* et *Q. petraea*, quelle que soit l'année d'expérimentation, l'occurrence d'une sécheresse est systématiquement traduite par une**

augmentation significative de l'efficience d'utilisation de l'eau pour l'ensemble de ses estimateurs, indifféremment de l'échelle d'intégration (W_i , $\delta^{13}C$ et TE).

Intégration de l'efficience à différentes échelles

L'efficience d'utilisation de l'eau intrinsèque est assujettie aux variations environnementales que les plantes subissent au cours de la journée. Ces changements de température, humidité, ou encore couverture nuageuse auront un impact considérable sur l'assimilation nette de CO_2 et la conductance stomatique. Il est de fait légitime de s'interroger sur la nature de la relation que peuvent entretenir une estimation de l'efficience à un instant donné (W_i) et des estimateurs intégrés dans le temps ($\delta^{13}C$ et TE). En outre, il est rare sous conditions naturelles que les plantes fonctionnent en régime stable vis-à-vis de leurs échanges gazeux (steady-state). Dans le cadre de cette thèse, W_i fut maintes fois mesurée sous conditions contrôlées après stabilisation de la conductance stomatique à une lumière saturante. De telles mesures sont de facto peu susceptibles d'être pleinement représentatives des échanges gazeux foliaires intégrés sur la durée. De larges variations des échanges gazeux foliaires et de l'efficience qui en résulte ont d'ailleurs été mis en évidence chez ces deux espèces au cours de cinétiques journalières (Ponton thèse ; Roussel et al., 2008). Il n'en demeure pas moins que de telles relations ont été signalées entre W_i et la discrimination isotopique, notamment chez des jeunes chênes pour lesquels la variabilité de l'efficience étendue par un stress hydrique (Picon et al., 1996a, 1996b ; Roussel et al., 2009) mais aussi chez des individus juvéniles de *Q. robur* et *Q. petraea* pour lesquels la variabilité de l'efficience était imputable aux différents régimes d'éclaircissements auxquels les arbres étaient soumis (Ponton et al., 2002). Il faut cependant noter que dans cette dernière publication (Ponton et al., 2002) subsistaient de légères divergences entre ces estimateurs de l'efficience.

Il existe donc des précédents pour lesquels des mesures instantanées d'échanges gazeux foliaires peuvent dans une certaine proportion être représentatives d'un fonctionnement intégré des plantes. Ce faisant d'après la littérature disponible, chez *Q. robur* et *Q. petraea* la discrimination isotopique du carbone semble constituer un bon estimateur de l'efficience d'utilisation de l'eau intrinsèque (et réciproquement).

Une seule étude est parvenue à mettre en évidence une relation positive entre efficience de transpiration et efficience d'utilisation de l'eau intrinsèque lorsque W_i a été mesurée sous conditions contrôlées saturantes chez le chêne (*Q. robur* : Roussel Thèse, 2008). Dans cette étude cependant, 50% des variations de TE n'étaient pas expliquées par W_i à saturation

lumineuse. Il est cependant remarquable que quelques mesures foliaires probablement loin d'être représentatives des échanges gazeux globaux de la plante entière puissent être liées à une intégration sur le long terme de l'efficacité. Il serait par ailleurs étonnant que ces mesures sous conditions contrôlées traduisent fidèlement l'ensemble des échanges gazeux foliaires réalisés pendant la période d'estimation de l'efficacité de transpiration.

Dans le cadre de nos travaux, l'efficacité d'utilisation de l'eau fut mesurée à différentes échelles spatio-temporelles. A travers diverses campagnes de mesures d'échanges gazeux foliaires, l'efficacité d'utilisation de l'eau instantanée fut caractérisée aussi bien sous conditions environnementales naturelles (campagne de mesures LiCor 6200) que contrôlées (mesures extraites des steady-states LiCor 6400). A une échelle intégrée dans le temps, la composition isotopique des feuilles ayant été utilisée pour les mesures d'échanges gazeux fut également déterminée ($\delta^{13}C$). Enfin, nous avons estimé l'efficacité de transpiration plante entière (TE) traduisant le compromis entre la biomasse produite et l'eau transpirée.

Au cours de notre étude de 2015, nous n'avons mis en évidence qu'une très faible relation positive entre des mesures W_i à lumière sous-saturante et TE (7% de variation expliqués par W_i après analyse ANCOVA intégrant l'effet espèces et traitement hydrique) ; il n'y avait par ailleurs aucune relation entre nos mesures de W_i -sat et la discrimination isotopique. Suite à la première année d'expérimentation, l'efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque s'est révélée être un estimateur extrêmement peu fiable pour exprimer la variabilité des estimateurs de l'efficacité intégrés dans le temps ($\delta^{13}C$ et TE). Les estimations de W_i réalisées chez *Q. petraea* en 2016 se sont également révélées être de médiocres estimateurs de $\delta^{13}C$ et TE bien qu'il existât quelques faibles relations entre différentes mesures de W_i et TE/ $\delta^{13}C$, n'expliquant pas plus de 10 à 17% de variabilité. Il y a cependant plusieurs hypothèses susceptibles d'expliquer cette absence de lien entre les estimateurs de WUE. Il est tout à fait possible que toutes nos mesures de W_i sur quelques feuilles (sous conditions saturantes, non saturantes, non contrôlées) ne reflètent pas les échanges gazeux des plantes entières et sur la durée. Il est également possible que TE soit fortement découplée des échanges gazeux foliaires, de par des pertes d'eau et de carbone par processus non photosynthétiques (transpirations nocturnes, cuticulaires, émission de composés volatiles...). Il est également possible que la relation entre ces variables ne soit pas linéaire et/ou propre à chaque génotype et/ou traitement. Dans cette même étude nous avons en revanche détecté une relation positive et fortement significative entre la composition isotopique foliaire et TE (de l'ordre de +29%). Cette relation reste cependant bien en deçà de celle observée

par Roussel (Thèse), entre la discrimination isotopique de différents compartiments organiques et TE pour lesquels la variabilité était expliquée de 43 à 71%. Ces fortes relations ont cependant été établies au sein d'une seule et même espèce dont la variabilité avait été élargie en sélectionnant des génotypes extrêmes et intermédiaires. A l'instar de W_i , il est tout à fait possible que des relations propres à chaque traitement existent.

Il existe une relation positive fortement significative entre les deux estimateurs de l'efficacité intégrés dans le temps obtenue pendant l'expérimentation de 2015 ($\delta^{13}C$ et TE). La composition isotopique des feuilles pourrait alors être utilisée comme estimateur relativement fiable lors de large screening de l'efficacité de transpiration chez ces deux espèces (Fig 6 p214).

Traits anatomiques et/ou physiologiques associés à l'efficacité de transpiration (TE)

A l'échelle foliaire, la variabilité de l'efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque (W_i) peut être par définition liée soit à l'une de ses composantes (A_n et g_s) soit aux deux. Ces deux composantes sont elles-même fortement corrélées au sein d'une même espèce (Lauteri et al., 1997 ; Rouspard et al., 1998) comme par exemple le chêne pédonculé (Roussel et al., 2009). Ces précédents travaux mettaient en évidence une relation systématique et négative entre W_i et g_s sans toutefois établir de consensus vis-à-vis de la relation entre W_i et A_n , cette relation étant parfois trouvée positive ou négative.

Dans l'étude de 2016 sur le chêne sessile (Article 4) une corrélation (ANCOVA intégrant l'effet traitement) entre A_{n-m} et g_{s-m} ($R^2=0.34$) a été mise en évidence pour des mesures réalisées en conditions non contrôlées. Ces résultats sont en accord avec les études précédentes réalisées sur le chêne et traduisent le fait qu'un individu à forte conductance sera également caractérisé par une forte assimilation nette de CO_2 . Cependant ces deux composantes ont toutes deux été négativement et faiblement corrélées à l'efficacité d'utilisation de l'eau qui en résultait (W_{i-m}). **Ce résultat met en relief la régulation qu'exerce la conductance stomatique sur l'efficacité d'utilisation de l'eau. Un individu présente alors une forte efficacité pour de faibles valeurs de conductance et d'assimilation nette de CO_2 .**

Par ailleurs dans cette étude (2016), W_i a faiblement reflété les variations de TE ($R^2=0.12$). La conductance stomatique explique une plus grande variation de TE ($R^2=0.13$), allant dans le sens des individus à la meilleure efficacité de transpiration ayant les plus faibles valeurs de conductance stomatique. Concernant l'efficacité de transpiration (TE), nous n'avons établi qu'une faible corrélation positive entre celle-ci et sa production de biomasse ($R^2=0.09$). La

biomasse produite n'est elle-même ni corrélée à g_s -m ou A_n -m. Ce résultat est à l'opposé de celui obtenu par Roussel et al., (2009), étude pour laquelle l'efficacité de transpiration du chêne pédonculé était négativement corrélée à la quantité d'eau transpirée sur toute la période de végétation et aucune corrélation n'était détectée pour la biomasse produite. Il faut par ailleurs noter que dans le cadre de notre étude sur plusieurs provenances de chênes sessiles, la production de biomasse était fortement corrélée à l'eau consommée (elle-même dépendante de la conductance stomatique). **Il semblerait donc que pour *Q. petraea* ce soit la production de biomasse qui détermine l'efficacité de transpiration des individus ; cette même biomasse conditionne alors l'eau consommée, elle-même régulée par la conductance stomatique** (ce que suggère la corrélation négative entre TE et la consommation en eau rapportée à la surface foliaire (TWCS) également obtenue ; Fig 6 p214). Parmi l'ensemble des traits anatomiques mesurés, l'efficacité de transpiration ne corrélait positivement qu'avec les traits racinaires (la biomasse racinaire totale et la biomasse des racines fines). L'ensemble des traits corrélait évidemment avec la biomasse totale produite par les plantes et la forte relation entre biomasse produite et eau consommée (TWC) se reflétait par des corrélations plus faibles entre TWC et l'ensemble des traits anatomiques. **Ces résultats soulignent encore une fois l'importance de la biomasse notamment racinaire sur la variabilité de l'efficacité de transpiration chez *Q. petraea*.**

L'étude comparative réalisée en 2015 (Article 2) corrobore la plupart des résultats précédemment décrits, l'efficacité de transpiration étant encore une fois uniquement corrélée à la biomasse produite parmi ses composantes ($R^2=16$: ANCOVA intégrant l'effet espèce et traitement) ainsi que négativement corrélée à TWCS ($R^2=0,07$). TE était également fortement corrélée aux traits racinaires (notamment les racines fines et intermédiaires $R^2=0,34/0,42$ respectivement).

Les relations globales établies par nos travaux montrent à plusieurs reprises qu'à un stade juvénile, la variabilité de l'efficacité de transpiration chez les deux espèces est vraisemblablement déterminée par la variabilité entre individus pour la production de biomasse et plus particulièrement la biomasse racinaire. Un individu à forte efficacité est caractérisé par une forte croissance (aérienne et racinaire) ainsi qu'une quantité d'eau transpirée par surface foliaire plus faible (Fig 6 p214).

Il est nécessaire de garder à l'esprit que la plupart des différences anatomiques rencontrées entre les deux espèces l'ont été pour les traits racinaires (Article 2). *Q. petraea*

et *Q. robur* se sont en effet distingués l'un de l'autre par des profils racinaires et de croissance très différente. Nous avons par ailleurs souligné l'impact de l'âge sur la croissance des individus observé au sein de la littérature, l'efficacité de transpiration étant ici fortement liée à la production de biomasse notamment racinaire. Il nous est permis d'émettre l'hypothèse que les rangs d'efficacité sont susceptibles de fortement changer au fur et à mesure du vieillissement des individus.

Implications écologiques de l'efficacité

Nous n'avons pas observé de différences d'efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque entre les deux espèces à un stade juvénile chez des plants ayant grandi en serre (Article 2,3). Aussi bien en condition de sécheresse que non limitante, *Q. petraea* et *Q. robur* ont exprimé des valeurs similaires contredisant ainsi les précédentes études comparatives réalisées (Thèse Ponton). Cependant à l'instar de ces travaux, nous avons observé une croissance en hauteur et radiale ainsi qu'une accumulation de biomasse significativement supérieures chez *Q. robur* en comparaison de *Q. petraea*. Ces récurrences de dynamiques de croissance chez les deux espèces, bien qu'il existe des différences interspécifiques de l'efficacité contradictoires (entre les travaux de Stéphane Ponton et les nôtres), pourraient exclure W_i comme ayant des répercussions déterminantes sur l'écologie des espèces et la différenciation de leurs niches respectives à un stade juvénile et/ou *a minima* sur leurs dynamiques de croissance. Néanmoins, une telle assertion nécessite plus ample investigation. Par ailleurs, la variabilité de l'efficacité d'utilisation de l'eau (intrinsèque et dans une moindre mesure TE (2016)) semble être principalement liée à celle de la conductance stomatique, soulignant l'importance de la régulation des échanges gazeux par les mouvements stomatiques et ainsi potentiellement l'importance de la dynamique stomatique en réponse à un stimulus environnemental chez le chêne.

Nos résultats semblent par ailleurs confirmer l'observation préalablement proposée par Généré et Le Bouler (1996) établissant que seules les différences interspécifiques de dynamiques de croissance au cours de la première année de développement et donc d'accumulations de biomasse (elles-mêmes sous régulation stomatique) seraient suffisantes pour expliquer les différences écologiques entre les deux espèces, tout du moins à un stade juvénile. Cet état de fait s'est par ailleurs traduit par des valeurs d'efficacité de transpiration supérieures chez *Q. robur* par rapport à *Q. petraea* (Article 2). En outre, ces dynamiques de croissance ainsi que cette plus forte efficacité de transpiration chez *Q. robur* semblent illustrer le caractère pionnier de cette espèce, également susceptible d'être associé à une meilleure compétitivité au stade

juvénile face à *Q. petraea*. Nous avons associé une forte efficacité de transpiration chez le chêne à une forte productivité plutôt qu'à une meilleure gestion de l'eau. En outre, les individus présentant les meilleures efficacités de transpiration sont également ceux ayant développé les systèmes racinaires les plus étendus. Ce qui nous permet de conjecturer que le maintien d'une forte efficacité de transpiration accorderait un avantage au sein d'un environnement aride, dû à une meilleure capacité de prospection des sols et donc d'accès à l'eau. Cependant une forte efficacité liée à la productivité nous semble avant tout un marqueur de forte compétitivité. En effet dans le cadre de nos travaux, sur des plants juvéniles élevés en serre, une forte efficacité de transpiration nous semble être essentiellement une stratégie maximisant la croissance et la production de biomasse afin de se soustraire à la pression de sélection par compétition.

En outre, la comparaison des espèces entre elles ayant motivé ces travaux a permis d'observer des divergences écophysiologiques majeures entre les deux espèces notamment vis-à-vis des dynamiques de croissance respectives des deux espèces ainsi que des différences interspécifiques, notamment liées au compartiment racinaire. Si la variation de la production de biomasse racinaire a en effet été associée ultimement à l'efficacité de transpiration des plants, nos travaux semblent suggérer que c'est aussi et surtout la nature des profils racinaires (compositions en racines plus ou moins fines) qui conditionnerait la capacité de prospection des sols des deux espèces et donc à terme la tolérance à la sécheresse différentielle (supposée) des deux espèces. Cette observation nous semble être un résultat majeur de ces travaux de thèse. Néanmoins, des efforts supplémentaires sont requis afin de définir, par des observations physiologiques et morphologiques, les divergences entre les deux espèces sous diverses conditions environnementales aussi bien favorables que défavorables, afin de déterminer si celles-ci sont déterminantes pour la croissance future des individus ainsi que persistantes au cours du vieillissement des peuplements.

Description de la dynamique de réponse stomatique

Nous avons pour objectif de décrire la diversité de réponse des stomates à la suite d'un changement brutal des conditions microclimatiques ainsi que sa plasticité sous un stress hydrique. Au cours des différentes expérimentations nos efforts ont visé à caractériser la réponse à la lumière à travers différentes combinaisons de stimuli lumineux (Figure 1)

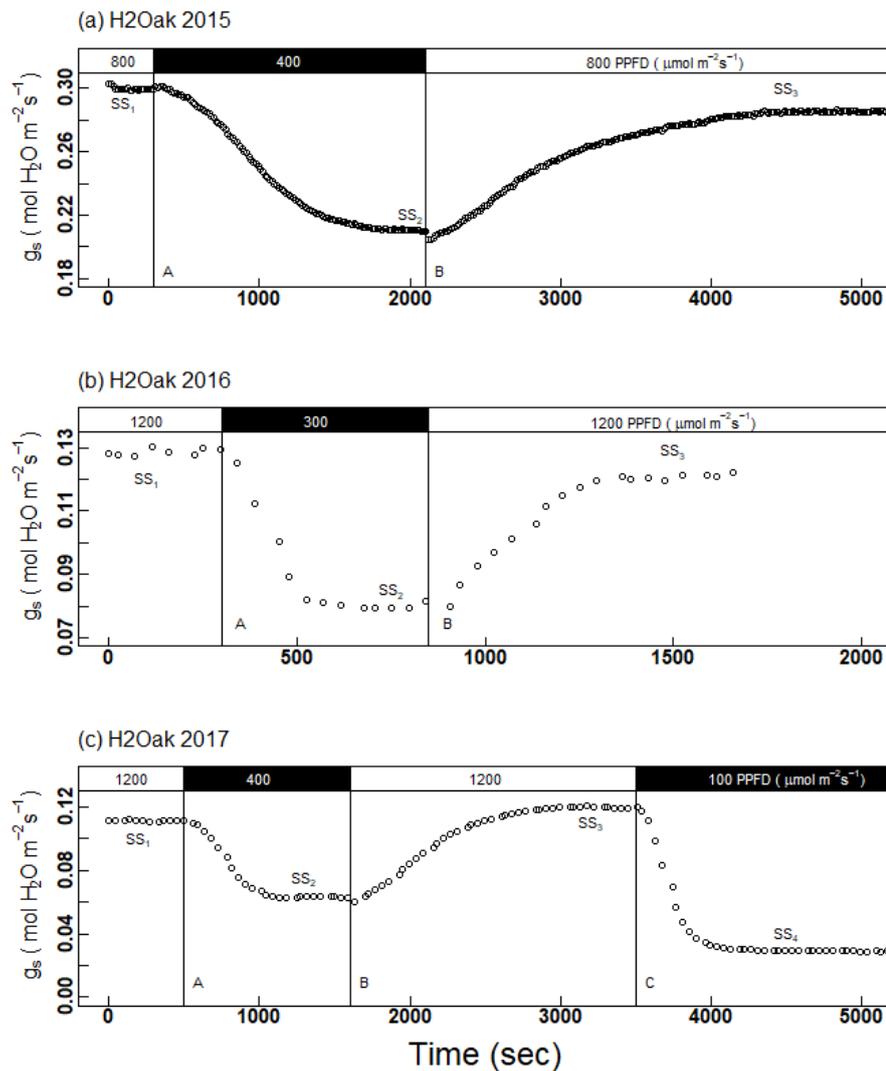


Figure 1 : Visualisation des différents protocoles de caractérisation de la réponse temporelle à la lumière utilisés au cours de la thèse en 2015 (a) ,2016 (b) et 2017 (c). La figure (a) illustre la réponse type d'une plante bien irriguée dont le cycle de fermeture/réouverture dure environ 5000 secondes. Les figures (b,c) illustrent les cycles plus rapides obtenus chez des plantes soumises à un stress hydrique (environ 2000 secondes dans les cas présents). Avec « SS_x » identifiant les différents steady-states de conductance stomatique.

Différence interspécifique de la dynamique de réponse à la lumière

L'ensemble des mesures de réponse stomatique à la lumière (articles 2 et 3) a permis de mettre en évidence l'absence de différences entre *Q. petraea* et *Q. robur* pour l'ensemble des paramètres dynamiques (τ , λ et SL_{max}), aussi bien en séquence de fermeture que d'ouverture stomatique (i.e figure 2). De plus, les deux espèces ont affiché la même plasticité de réponse au stress hydrique caractérisée par des mouvements stomatiques plus rapides. Ces résultats répétés sous différentes modalités d'intensité lumineuse suggèrent que chez les jeunes plants de chênes il n'existe pas de différence interspécifique dans la réponse à des sauts de lumière (Article 2,3).

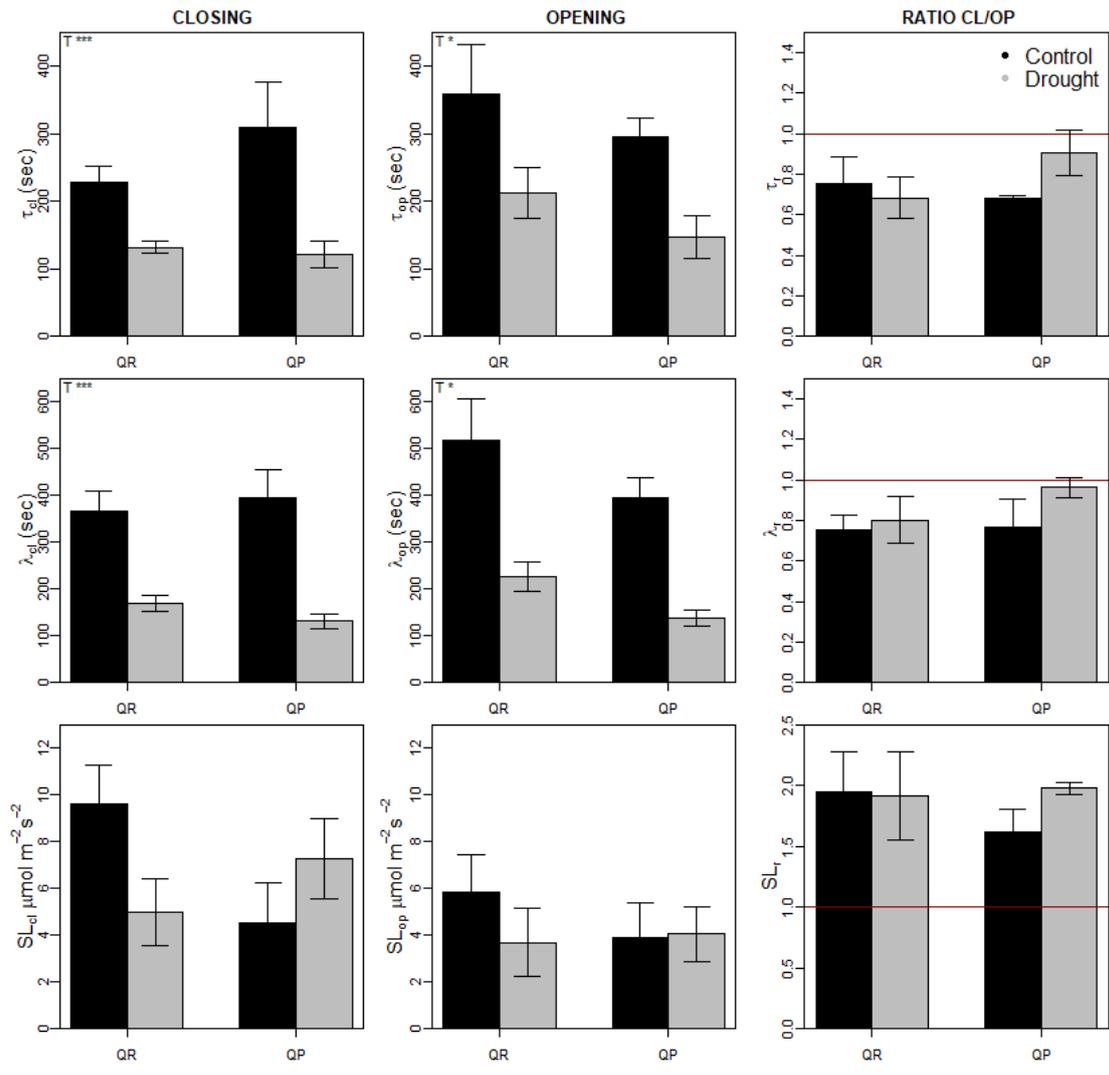


Figure 2 : Illustration des paramètres dynamiques extraits des courbes réalisées en 2015 (voir article 2 chapitre III)

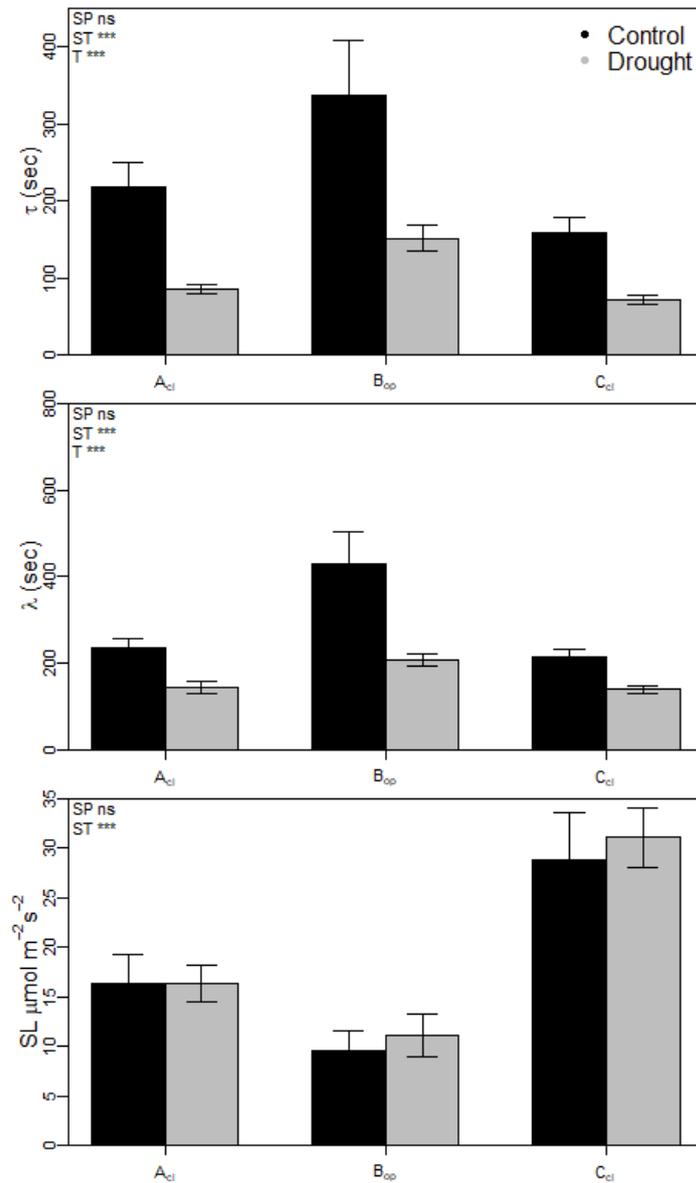


Figure 3 : Illustration des paramètres dynamiques extraits des courbes réalisées en 2017. En raison de l'absence de différences entre espèces l'ensemble les mesures sur *Q. petraea* et *Q. robur* sont présentées ensemble afin de mettre en évidence les différences entre séquences (A,B,C : voir article 3 chapitre II)

Par ailleurs, nous avons mesuré l'amplitude de réponse stomatique et photosynthétique faisant suite au stimulus environnemental (Article 2,3). A l'instar des paramètres dynamiques, les deux espèces ont affiché les mêmes amplitudes de réponses. Nous en concluons donc qu'à un stade juvénile *Q. robur* et *Q. petraea* semblent être similairement sensibles aux changements abrupts de lumière.

Implications de la rapidité de réponse stomatique sur les échanges gazeux de Q. robur et Q. petraea

Au sein du cadre expérimental de cette thèse, l'ensemble des données physiologiques obtenues décrivant la dynamique de réponse stomatique indique une rapidité de réponse accrue sous conditions de stress hydrique (Article 1, 2, 3,4) en accord avec les considérations théoriques suggèrent un comportement stomatique optimisant la conservation de l'eau (Vico et al., 2011 ; Lawson & Chabrand 2018). A notre connaissance, seuls Durand et al., (2019) ont mis en évidence des corrélations entre dynamique de réponse stomatique et échanges gazeux foliaires intégrés sur le long terme chez plusieurs génotypes de peupliers, confirmant ainsi l'importance de l'étude de la dynamique des stomates, notamment à des fins de modélisation des échanges gazeux des arbres.

Nos résultats suggèrent que la dynamique de réponse stomatique n'est pas à l'origine des différences d'efficacité de transpiration observées entre les deux espèces (Article 2 et 3), aucune corrélation directe entre les deux (ou les composantes de l'efficacité) n'ayant pu être établie. Il semble nécessaire afin de valider ou d'infirmer les hypothèses liées à l'impact de la dynamique de réponse stomatique chez le chêne, de compléter les données existantes à l'aide de futures études. Ces travaux de thèse ayant été réalisés essentiellement en période estivale, au sein de serres assujetties aux conditions météorologiques locales, il est en effet possible que les conditions de croissance aient été globalement trop stables en termes d'exposition à la lumière pour que l'influence potentielle d'une variabilité de rapidité de réponse stomatique sur la consommation en eau et la production de biomasse soit détectable. Il semble donc a priori nécessaire de mettre en place dans l'avenir des expérimentations au sein d'environnements contrôlés sous régimes de lumières hautement fluctuants ainsi que d'étendre la gamme d'espèces de chêne, élargissant potentiellement la variabilité interspécifique de réponses stomatiques afin d'aller plus loin sur ce sujet.

En outre, les résultats de nos études comparatives (Article 2 et 3) nous permettent pour le moment de conclure à la ténuité des différences de dynamique de réponse à un changement abrupt de lumière chez des jeunes chênes sessiles et pédonculés ayant grandi en serre. Celle-ci ne jouerait pas un rôle déterminant dans la différenciation des niches écologiques des deux espèces à un stade juvénile.

Indépendamment de la réponse photosynthétique à l'intensité lumineuse largement traitée dans ces travaux de thèse, il existe une deuxième voie de régulation stomatique associée au spectre

lumineux (Kinoshita et al., 2001 ; Hu et al., 2010, Vialet-chabrand et al., 2013). Cette voie d'activation fait intervenir les phototropines dans la sensibilité des plantes à la lumière bleue (Kinoshita et al., 2001 ; Shimazaki et al., 2007) et impliquerait par ailleurs des pigments tels que la zéaxanthine. D'après Kirschbaum et al., (1988), les réponses temporelles de la conductance stomatique seraient dépendantes du spectre lumineux au cours des cycles journaliers. Plus récemment Vialet-Chabrand (2013c) a mis en évidence des résultats pouvant laisser suggérer des différences de perception à la lumière bleue impactant g_s chez *Q. petraea* et *Q. robur*. Cependant, étant donné le faible nombre de plants mesurés au cours de cette étude, ces résultats requièrent d'être approfondis. Nous n'avons pas réalisé de cinétiques journalières des échanges gazeux, ni exploré différentes qualités de lumière dans le cadre de ce projet de thèse. Des efforts supplémentaires sont donc à envisager afin d'étudier l'impact de la diversité de perception du spectre lumineux sur les variations de la conductance stomatique et donc de W_i au cours de la journée ainsi que leurs potentielles implications sur les divergences écologiques entre les deux espèces de chêne.

Il faut par ailleurs prendre en considération le fait que nous avons étudié les dynamiques de réponses à des stimuli uniques ; or sous conditions naturelles, les fluctuations de lumière sont susceptibles d'être accompagnées de changements transitoires de température ainsi que de déficit de pression de vapeur d'eau entre la feuille et l'atmosphère. Les fluctuations environnementales subies par les plantes sous conditions naturelles sont ainsi probablement plus complexes que celles subies lors des mesures que nous avons réalisées sous conditions contrôlées. Par ailleurs, nous avons mis en évidence lors de nos travaux une large variabilité de rapidité des mouvements stomatiques en réponse à différents facteurs environnementaux (lumière, CO_2 , VPD : Article 4). Il semble par conséquent nécessaire d'étudier la dynamique de réponse à travers la combinaison de l'ensemble des facteurs fluctuants lors d'un changement de lumière en conditions naturelles mais aussi chaque réponse isolément afin de plus finement en appréhender l'impact sur le fonctionnement des plantes en conditions naturelles.

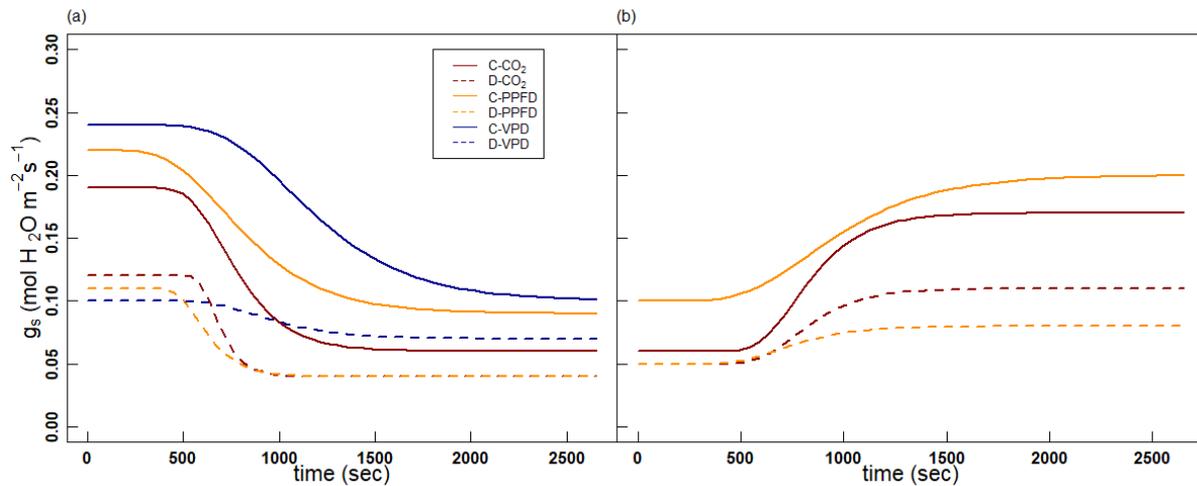


Figure 4 : Visualisation des différentes réponses sigmoïdales induites chez *Q. petraea* par 3 facteurs environnementaux (CO_2 , PAR, VPD). Les courbes ont été tracées en fonction des valeurs moyennes de chaque paramètre dynamique et des valeurs de conductances stomatiques en steady-states pour les fermetures (a) et les ouvertures (b). Les courbes hachurées illustrent les réponses en conditions de stress et les courbes pleines en conditions contrôles (voir article 4 chapitre IV pour les valeurs des paramètres).

Au cours de l'expérimentation menée en 2016 nous avons exploré la diversité de la rapidité de réponse stomatique à ces différentes variables environnementales chez *Q. petraea* (Article 4). Nous avons décrit la dynamique de réponse stomatique à trois facteurs environnementaux : la lumière, la concentration ambiante de CO_2 , et le VPD (figure 4). L'absence de données concernant la réouverture stomatique en réponse au VPD est ici la résultante d'une apparente sensibilité de *Q. petraea* suite à l'exposition à un fort déficit de pression de vapeur d'eau. En effet les tests préliminaires que nous avons réalisés en amont de cette expérimentation nous ont permis d'observer l'absence de réouverture, ou une réouverture particulièrement faible et tardive suivant la séquence de fermeture initiale chez *Q. petraea*. Ce faisant nous ne disposons pas d'éléments descriptifs concernant la réouverture stomatique en réponse au VPD, cette contrainte impliquant des séries de mesures particulièrement chronophages.

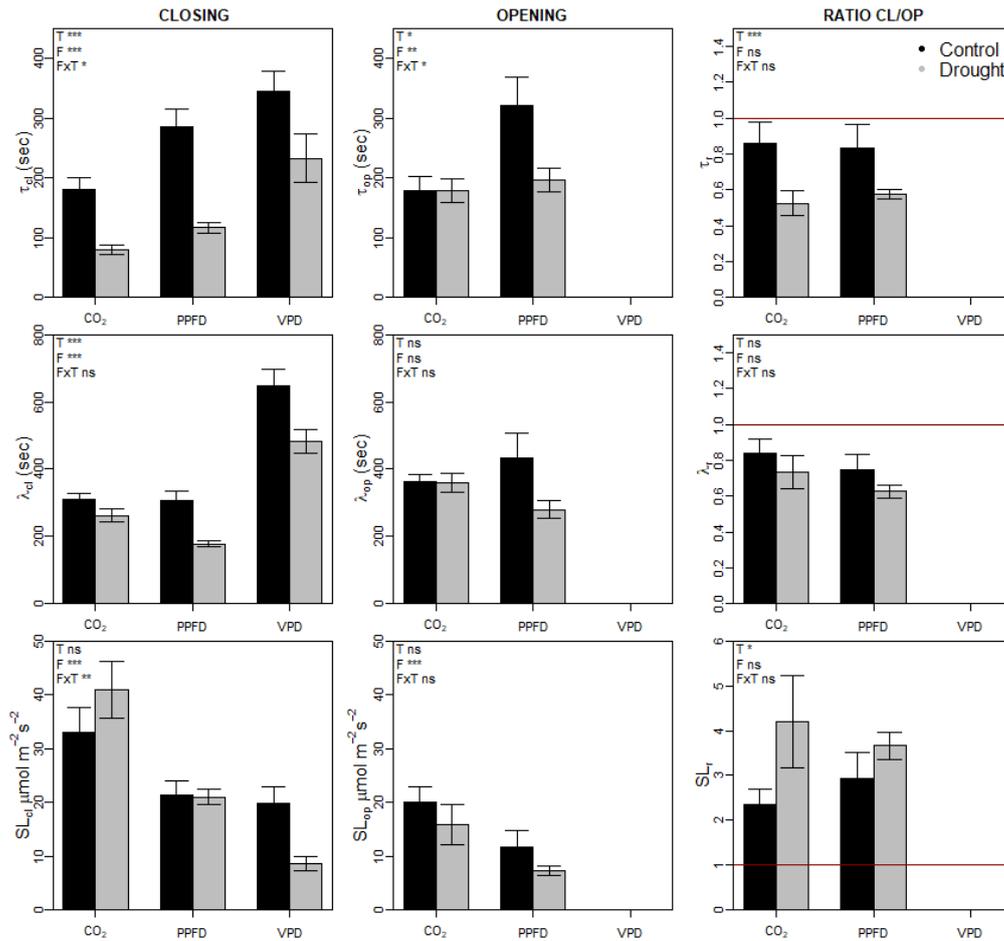


Figure 5 : Schéma récapitulatif des paramètres dynamiques extraits des courbes réalisées en 2016 sur *Q. petraea*. (voir article 4 chapitre IV). Les lignes horizontales rouge matérialisent la symétrie entre ouverture et fermeture.

Pendant la fermeture des stomates il apparait clairement des différences entre facteurs pour le paramètre τ , les mouvements les plus rapides sont observés en réponse au CO_2 puis à la lumière et enfin au VPD. Les trois facteurs sont impactés par le stress hydrique qui induit des réponses plus rapides systématiquement ; néanmoins la réponse au VPD semble moins impactée que les deux autres facteurs. Pendant l'ouverture cette même hiérarchie de réponse semble conservée, cependant la réponse au CO_2 ne semble plus impactée par le traitement contrairement au PAR. Toutes ces différences entre facteurs et séquences de mouvement résultent cependant en des ratios identiques quel que soit le facteur (ratio fermeture/ouverture : τ_r). Sous condition non limitantes ces ratios sont sensiblement inférieurs à 1 indiquant une asymétrie de réponse marquée par des fermetures plus rapides que les ouvertures, cette asymétrie est accentuée sous conditions de stress essentiellement à cause de l'accélération des fermetures stomatiques.

Globalement les délais de réponse (λ) sont semblables pour le CO_2 et le PAR à la fois pour la fermeture et l'ouverture stomatiques, il en résulte les mêmes ratios d'asymétrie. A supposer que λ illustre avec justesse le délai de signalisation et d'activation du mouvement stomatique en

réponse au stimulus (McAusland et al., 2016), ce résultat pourrait indiquer l'existence de mécanismes communs impliqués dans les voies de signalisation des deux facteurs. Par ailleurs, la réponse au VPD se distingue par un délai stomatique deux fois plus lent que les deux autres facteurs.

La pente maximale (SL) étant dépendante de l'amplitude du changement de conductance stomatique il est difficile de comparer les facteurs entre eux pour ce paramètre, l'amplitude étant elle-même définie par l'intensité du stimulus. Globalement la sécheresse n'impacte pas significativement les pentes maximales des trois facteurs. Malgré cela, pendant la séquence de fermeture nos résultats tendent à suggérer un impact différentiel du traitement sur les réponses au CO₂ et le VPD. La réponse au VPD semble en effet sensiblement plus lente sous sécheresse à l'inverse de la réponse au CO₂ qui serait plus rapide. Là encore les paramètres respectent la hiérarchie de rapidité précédemment établie pour τ à la fois pour la fermeture et l'ouverture. Conformément aux autres paramètres, le ratio des pentes entre fermeture et ouverture (SLr) affiche des fermetures plus rapides que l'ouverture, ce ratio est significativement impacté par le stress hydrique accentuant l'asymétrie.

Pour résumer, quel que soit le facteur considéré, lorsqu'un effet significatif du stress est détecté celui-ci est marqué par une réponse stomatique plus rapide. Ce résultat peut laisser supposer l'existence de mécanismes communs d'acclimatation à la sécheresse. Néanmoins la forme de hiérarchisation des vitesses de réponse ainsi que les quelques interactions Facteur*Traitement suggèrent également des processus propres à chaque stimulus. Cependant nous ne disposons pas des éléments nécessaires pour établir si ces différences sont liées à l'intensité des facteurs ou à leur nature elle-même. Un tel comportement stomatique plus rapide sous sécheresse est encore une fois compatible avec les considérations théoriques faisant l'hypothèse d'un meilleur couplage entre conductance stomatique et assimilation optimisant l'efficacité d'utilisation de l'eau (Lawson & Blatt, 2014, McAusland et al., 2016, Lawson & Vialet-Chabrand, 2018). Par ailleurs, il existe une asymétrie systématique de réponse caractérisée par une fermeture plus rapide que l'ouverture, cette asymétrie est accentuée significativement en situation de stress (τ et SL). Ces résultats corroborent également l'adoption d'un comportement stomatique limitant les pertes en eau grâce à des fermetures stomatiques accélérées (Ooba et al., 2009 ; Vico et al., 2011). Il est toutefois notable que de manière assez surprenante, l'asymétrie ne diffère jamais entre les facteurs, quel que soit le paramètre considéré et tend systématiquement vers des fermetures plus rapides que les ouvertures. Bien que cela nécessite quelques précautions, l'asymétrie semble donc être un paramètre relativement

conservé dans la dynamique de réponse de *Q. petraea* (eu égard aux différents traitements hydriques).

Nos travaux sont donc a priori les premiers à mettre en évidence chez *Q. robur* et *Q. petraea* un effet systématique de la sécheresse sur la dynamique de réponse stomatique se traduisant par des vitesses de réponse accrues et ce pour différents facteurs environnementaux (y compris chez le tabac). Ces résultats corroborent l'hypothèse d'un comportement stomatique visant à optimiser les échanges gazeux bien que nous n'ayons pu établir de lien direct entre dynamique stomatique et efficacité de transpiration.

Notons également que ces derniers travaux n'ont été réalisés que sur le chêne sessile. Il subsiste donc toujours des interrogations concernant les possibles différences interspécifiques entre *Q. robur* et *Q. petraea* dans leurs réponses au VPD et au CO₂ qu'il conviendra d'adresser dans la continuité de nos travaux.

Outre les interactions complexes entre les différentes voies de perception et de signalisation des variables environnementales, Aasamaa et Sober (2011) ont proposé une hiérarchisation de la réponse stomatique à ces différents stimuli. Selon ces règles de priorité, la conductance stomatique réagit en priorité aux changements de potentiel hydrique foliaire, ceux-ci étant tributaires du statut hydrique des plantes et donc sensibles au stress hydrique. Les changements de VPD interviendraient en seconde position. La lumière et le CO₂ seraient finalement les variables environnementales les moins prioritaires dans la réponse hiérarchique de la conductance stomatique. Sur la base de ces règles, Vialet-Chabrand (Thèse) notait ainsi la prédominance de la régulation stomatique sur les pertes en eau. Il faut par ailleurs considérer le fait qu'en absence de stress hydrique, la réponse stomatique au VPD serait donc prioritaire.

Traits physiologiques et/ou anatomiques potentiellement liés à la rapidité de réponse stomatique

Bien qu'il ait initialement été proposé par Drake et al. (2013) que de plus petits stomates puissent induire des réponses stomatiques plus rapides dues à un ratio : surface membranaire /volume d'eau plus élevé que des stomates plus grands, les études disponibles sur le sujet ne sont pas encore aujourd'hui parvenues à un consensus clair (Drake et al., 2013 ; Raven et al., 2014 ; McAusland et al., 2016 ; Gerardin et al., 2018 (Article 1) ; Xiong et al., 2018 ; Durand et al., 2019).

Dans le cadre de ce projet de thèse et ce pour l'ensemble des études pendant lesquelles nous avons mesuré les traits stomatiques (Article 2, 4), nous n'avons pas observé de

relation entre rapidité de réponse stomatique (λ , τ , SL) et traits stomatiques (SD, SS...). Nous n'avons par ailleurs pas non plus mis en évidence de relation entre la dynamique de réponse stomatique et quel qu'autres traits anatomiques et/ou physiologiques (Fig 6).

Cependant, bien que les deux espèces aient affiché des dynamiques de réponse stomatique identiques, nous avons mis en évidence un fort effet de la sécheresse sur la rapidité de réponse ainsi qu'une large variabilité de réponses en fonction du facteur environnemental à l'origine de la réponse (Article 4) ne pouvant pas être attribués aux traits stomatiques. Ce faisant, la caractérisation des mécanismes impliqués dans la dynamique de réponse stomatique chez les chênes ainsi que l'identification des traits physiologiques et anatomiques liés à cette réponse nécessitent d'être explorés plus finement dans le futur.

La réponse stomatique au CO₂ est également couplée à l'ABA (Merilo et al., 2013 ; Chater et al., 2015), Récemment, Horak et al. (2017) mirent en évidence des réponses temporelles stomatiques analogues à l'ABA et au CO₂ suggérant l'existence de mécanismes communs. Cette phytohormone est également connue pour être régulée par le stress hydrique, l'augmentation des niveaux d'ABA dans les cellules stomatiques soumises au stress est un phénomène aujourd'hui souvent rapporté dans la littérature. En addition, l'acide abscissique est un médiateur de la réponse stomatique aux changements de VPD chez les angiospermes (Bauer et al., 2013 ; Merilo et al., 2013 ; McAdam & Brodribb, 2015). Nos résultats montrent que l'ensemble des paramètres dynamiques (à l'exception de SL) étaient plus rapides sous conditions de sécheresse quel que soit le facteur environnemental initiant le mouvement stomatique, suggérant des mécanismes communs d'acclimatation à la sécheresse dans ces réponses. L'ensemble de ces faisceaux de preuves tend à désigner l'acide abscissique comme étant une phytohormone probablement impliquée dans la rapidité de réponse stomatique. L'apparente implication de l'ABA dans les voies de signalisation de ces différents facteurs décrite au sein de la littérature constitue de fait une piste de réflexion concernant l'étude de la dynamique de réponse stomatique.

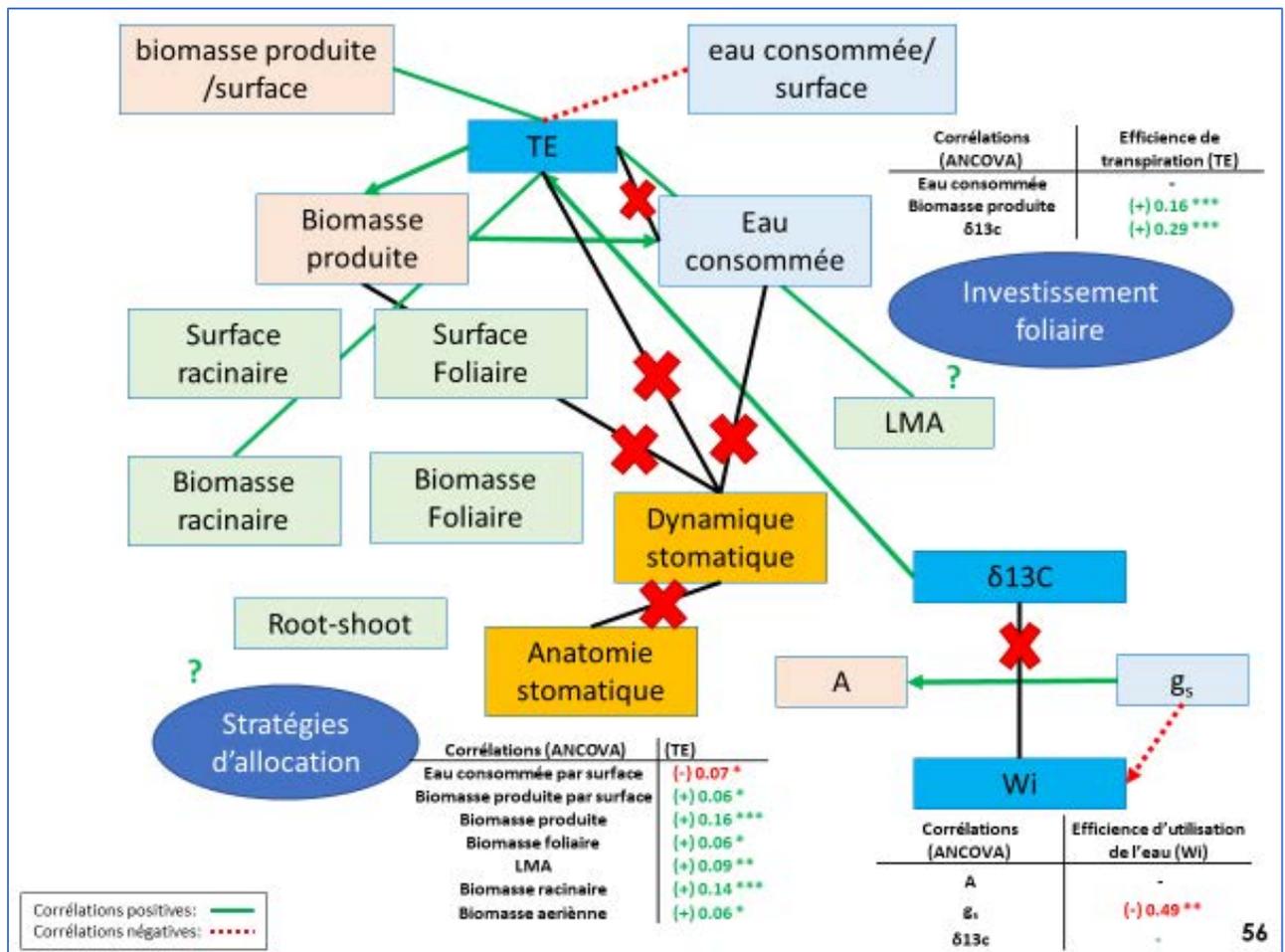


Figure 6: Schéma récapitulatif des liens entre les différents estimateurs de l'efficacité d'utilisation de l'eau et leurs composantes respectives ainsi que les traits liés à la dynamique de réponse des stomates et la répartition de la biomasse produite. Avec en vert, les corrélations positives (ANCOVA : Variable testée fonction de l'effet (Traitement + espèce + la variable X), en rouge pointillé les corrélations négatives et en noir assorti d'une croix rouge les absences de corrélations. Les différents tableaux présentent les résultats (signes de la corrélation, r^2 partiels et significativité) des tests ANCOVA.