Dans un contexte de prise de conscience des bouleversements climatiques actuels et à venir touchant notre planète ainsi que de leurs dangers, non seulement pour l'Humanité mais aussi l'ensemble du vivant, la question environnementale est plus que jamais d'actualité. Celle-ci s'impose comme probablement l'enjeu le plus décisif de ces prochaines décennies. Néanmoins, bien que largement abordée sur la scène publique en raison des nombreux aspects sociétaux touchés : aussi bien économiques, sanitaires, éthiques que philosophiques, la question environnementale est souvent sujette à controverses et source de désinvolture voire de déni de la part des politiques et des populations. Pourtant, l'influence humaine sur les changements climatiques ne laisse place à aucun doute, les émissions de gaz à effet de serre d'origine anthropique atteignant chaque année des taux record. Depuis désormais plus de trente années, le groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC) a été mobilisé afin de décrire, quantifier et évaluer l'ampleur ainsi que les conséquences probables des changements climatiques s'opérant. Si la température moyenne du globe s'est déjà élevée de 0.8 à 1.2°C depuis le début de l'aire industrielle, l'ensemble des modèles prédictifs proposés par les équipes scientifiques du GIEC s'accorde sur le fait que l'élévation de la température terrestre devrait se poursuivre et atteindre 1 à 2°C supplémentaires à la fin du 21e siècle (IPCC 2018). Outre l'élévation des températures telle que prédite par les experts, des évènements climatiques extrêmes (épisodes de sécheresse, inondations, tempêtes …) devraient se produire de manière récurrente et intense (Easterling et al., 2000), faisant ainsi peser sur des écosystèmes fragiles par nature une menace accrue de dérèglements ou dans les cas extrêmes, d'extinctions. Ces évènements climatiques seront notamment caractérisés par des températures estivales excédant les températures favorables au bon fonctionnement physiologique des plantes (Mahan et al., 1995). Ces températures associées à des déficits hydriques ainsi que des changements atmosphériques tels que l'augmentation de la concentration en dioxyde de carbone sont susceptibles de provoquer des changements imprévisibles au sein des communautés végétales, modifiant profondément les cycles de l'eau et du carbone. De récentes études ont par ailleurs démontré à travers le monde que la plupart des écosystèmes forestiers étaient déjà impactés par ces dérèglements climatiques, mettant en relief des taux de mortalité croissants au sein des populations forestières, ce y compris au sein d'environnements habituellement considérés comme étant particulièrement favorables et peu exposés aux risques climatiques (Allen et al., 2010).

Les plantes sont constamment assujetties aux contraintes environnementales des milieux qu'elles colonisent ainsi qu'à leurs aléas. Par processus de sélection, elles ont au cours de l'évolution mis en place des mécanismes d'adaptation et d'acclimatation efficaces assurant leur pérennité (Durand 2009). Les végétaux ont ainsi colonisé une grande surface du globe en s'adaptant à des milieux

particulièrement divers. Il en résulte une remarquable diversité d'espèces. Parmi les contraintes biotiques et abiotiques déterminant les aires de répartition des espèces, la disponibilité en eau est sans conteste le facteur essentiel à l'installation et au développement des systèmes forestiers et plus largement du règne végétal. La sécheresse est la première cause environnementale à l'origine des chutes de productivité au sein des écosystèmes végétaux et constitue une menace pour la biodiversité mais aussi pour l'économie **(**Schulze et al., 1987 **;** Chaves et al., 2002). En effet, il est par exemple estimé que la sécheresse ayant frappé l'Europe en 2003 fut à elle seule à l'origine de 16 milliards d'euros de pertes (European Environment Agency, 2017). Dans un contexte d'augmentation de la demande en bois due à la croissance démographique et économique ainsi qu'à la transition écologique vers des sources matérielles et énergétiques renouvelables, il ne fait aucun doute que la mitigation des effets de la sécheresse constituera un challenge majeur pour les écosystèmes forestiers et par extension pour l'Humanité.

Le Chêne : sessile (Q. petraea) et pédonculé (Q. robur)

Parmi les écosystèmes forestiers, le chêne tient une place toute particulière. Au cours du temps, le chêne a endossé un rôle culturel majeur à travers de nombreux usages. A la fois source matérielle par son bois, alimentaire grâce aux glands qu'il produit, mais aussi d'énergie par ses propriétés combustibles, l'activité humaine s'est naturellement développée autour du chêne, celle-ci se déclinant sous bien des savoir-faire tels que la charpenterie ou la tonnellerie. Le chêne a ainsi imprégné notre culture, revêtant parfois un rôle sacré au sein de certaines civilisations (Grecques, Germanique, Slaves ou Celtes ; Aas et al., 2000) et devenant par endroits un symbole régional ou national affirmé. Plus qu'une ressource naturelle, le chêne est solidement enraciné dans notre patrimoine. Sa présence façonne aujourd'hui aussi bien nos paysages que notre imaginaire.

Aires de répartitions

Parmi les représentants du genre *Quercus*, le chêne Pédonculé (*Quercus robur* L.) et le chêne Sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) sont les deux espèces sympatriques les plus communément répertoriées en Europe tempérée. Elles représentant à elles seules 22% de la production des essences forestières observées en France (soit 34% de la production des espèces feuillues) et recouvrent 5.4 millions d'hectares, soit 32% de la surface forestière française (IGN, 2018). Elles revêtent de fait une importance économique de premier ordre et constituent l'objet de recherche principal de ce travail de thèse. Les deux espèces ont colonisé une large aire de répartition s'étendant de la bordure Sud des pays scandinaves au Nord de la Méditerranée, parcourant l'Europe d'Ouest en Est de la péninsule ibérique jusqu'aux portes du Moyen-Orient. Ces essences sont néanmoins rarement répertoriées en régions alpines et septentrionales, dont les conditions climatiques s'éloignent de leurs niches écologiques de prédilection respectives.

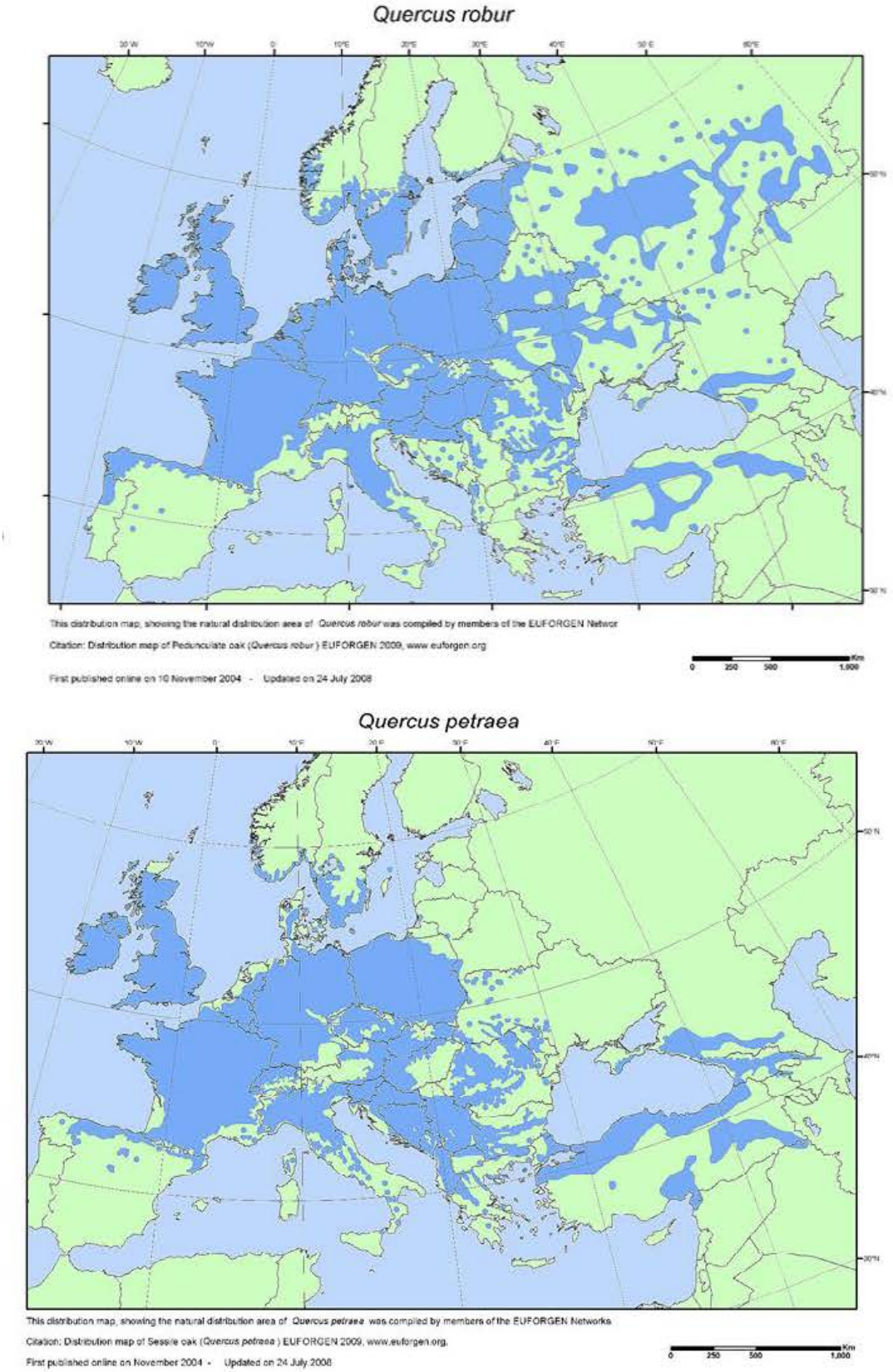

Figure 1 : Aires de répartitions respectives de *Q.robur* et *Q.petraea* en Europe

Taxonomie du chêne et hybridation

Le chêne regroupe un ensemble d'espèces d'arbres et d'arbustes appartenant au genre *Quercus* et à la famille des Fagaceae. La taxonomie des chênes (*Quercus spp*.) a intrigué et laissé perplexes de nombreux scientifiques au cours des siècles. Depuis Linnaeus qui en 1753 décrivait 12 espèces (Linnaeus, 1753) jusqu'à nos jours, la difficulté à déterminer les essences de chênes à travers l'Europe a maintes fois été soulevée. C'est en 1859 que Darwin dans son ouvrage « *On the origin of species* » mit en relief la complexité de la taxonomie du chêne (Darwin, 1859). Quelques années plus tard, Badington (1862) faisait état du même constat au sein des îles britanniques. De ces intrications taxonomiques résultèrent des fluctuations du nombre d'espèces reconnues au fil du temps, celui-ci atteignant son apogée dans le recueil « *Flora Europea »* (Schwarz's, 1964), faisant état de près de 320 différentes espèces. Ainsi la séparation d'ensembles d'espèces variés au sein d'unités taxonomiques à travers leurs plages géographiques constitue un domaine d'intenses recherches tout en suscitant le débat, la nature même de notion d'espèce étant toujours sujette à controverses (Mayr, 1942 **;** van Valen, 1976 **;** Manos et *al*., 1999). Par ailleurs, la propension de ces espèces à occuper des aires de répartition communes et donc leur caractère sympatrique ainsi que leur inter-fertilités donnent lieu à un brassage génétique important entre les espèces à l'origine d'individus hybrides combinant à la fois des traits physiologiques et morphologiques propres à chacune des deux espèces. L'ensemble de ces caractéristiques a donc pour conséquence d'accentuer la difficulté de la tâche consistant à affiner la taxonomie du chêne ainsi que l'identification formelle des individus (Rushton, 1974, 1978). C'est avec l'avènement de la génétique que le corps scientifique a pu disposer des outils nécessaires résolvant ces difficultés en permettant la différenciation certaine des individus ainsi que de leurs hybrides. En effet, bien que les deux espèces affichent une forte proximité génétique à laquelle s'associent la complexité de détecter des marqueurs génétiques interspécifiques (Kremer & Petit, 1993 ; Petit et al., 1993), des régions génomiques clairement différenciées entre les deux espèces ont pu être identifiées (Bodénès et al., 1997). Il faut cependant noter que des efforts considérables de recherche ont été alloués avec succès à la différenciation morphologique des deux espèces (Dupouey, 1983 ; Dupouey & Badeau, 1993 ; Ponton et al., 2004 ; Boratynski et al., 2008)

Gestion forestière

En raison de ses nombreux usages, la demande en bois issu du chêne n'a cessé de croitre, la gestion des populations de chênes a de fait des implications majeures dans la sylviculture moderne (Johnson et al., 2002). De par sa capacité à produire de larges volumes de bois utile, les populations de chênes sont fréquemment gérées soit sous la forme de futaies, soit de taillis (Hochbichler, 1993). La qualité de leur bois fait des chênes sessiles et pédonculés les espèces parmi les plus importantes d'un point de vue économique en Europe. Leur bois est notamment particulièrement apprécié en raison de sa dureté et de sa durabilité, il est donc largement utilisé pour la construction et la manufacture (Eaton

et al., 2016). Historiquement, le bois de chêne fut également la source matérielle principale utilisée pour la construction des navires (Jones, 1959). L'utilisation du bois de chêne est par ailleurs courante dans la réalisation des tonneaux de vin et de spiritueux, les composés tanniques du bois contribuant au développement des flaveurs souhaitées par les maitres de chai lors du vieillissement (Roloff et al., 2010). Le bois de chêne le plus précieux est produit au sein de peuplements mixtes à rotation longue (~150 ans) dont les sols sont riches en nutriments et en eau (Praciak, 2013). Ce type de gestion nécessite une attention toute particulière à la diversité d'espèces, leurs proportions ainsi que leur densité de population sur le site de production, ces paramètres ayant une grande influence sur la qualité du bois à travers le diamètre des troncs, la largeur des anneaux de croissance et la présence de nœuds dans le bois (Savill, 2013 ; Price, 2015).

Outre leurs nombreux rôles écosystémiques stabilisant les écosystèmes sous pression, les chênes constituent l'ossature aussi bien physique que biologique des sites qu'ils colonisent. Ils sont en effet le support de nombreuses espèces d'insectes et d'animaux dont ils constituent le foyer et/ou la source d'alimentation (Savill, 2013). Dotés d'une large plasticité de réponse aux perturbations environnementales, les chênes sessiles et pédonculés font montre d'une remarquable capacité d'acclimatation. L'un des enjeux majeurs pour la profession sylvicole au cours du XXIe siècle sera indubitablement l'adaptation de ses pratiques en adéquation avec le réchauffement climatique. L'ensemble des scénarii proposés par le groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC) y compris les plus optimistes, prévoit des changements significatifs de températures et de précipitations à l'échelle du globe. Si de nombreux dégâts sont à envisager au sein des forêts composées d'essences sensibles, le chêne plus tolérant à la sécheresse pourrait dans un premier temps profiter d'un avantage compétitif sur les autres espèces. Néanmoins face à l'ampleur et la rapidité des changements climatiques, cette plasticité de réponse à la sécheresse pourrait y compris chez le chêne atteindre ses limites. De fait, la réalisation d'études sur la réponse du chêne soumis aux contraintes environnementales futures est aujourd'hui cruciale afin d'apporter à la profession forestière les clefs décisionnelles nécessaires à l'élaboration d'une stratégie forestière performante et adaptée.

Notion de stress

Au sein d'un environnement soumis à de constantes fluctuations, une capacité d'adaptation rapide est fondamentale au bon maintien du fonctionnement des organismes en réponse aux divers stimuli et agressions auxquels ils ne peuvent se soustraire. A travers ces travaux de thèse, nous nous sommes attaché à décrire la réponse au stress hydrique des deux espèces sympatriques *Q.robur* et *Q. petraea*. Cependant, la notion de stress est pour le moins élusive, aussi dans un premier temps conviendrons-nous du sens premier que nous souhaitons associer à ce concept au sein de nos travaux de recherche.

La première définition à l'origine de l'acception moderne du concept de stress fut apportée par Hans Selye (1936), celui-ci décrivant le stress comme étant l'ensemble des réactions de l'organisme à une demande d'adaptation. Plus tard, Selye implémenta cette définition par le syndrome général d'adaptation. En outre, le syndrome général d'adaptation décrit les phases de réponse d'un système biologique face à un stress. L'ensemble du vivant manifeste ainsi une gamme de réponses au stress se traduisant par une stratégie d'évitement de la limitation du métabolisme, la protection du métabolisme primaire contre des perturbations fonctionnelles et structurales et finalement la réparation ou l'élimination des molécules endommagées (Pierce et al., 2005). Bien que cette définition fasse toujours référence, il est particulièrement fréquent dans la littérature traitant la réponse intégrée des plantes aux contraintes environnementales que le terme de stress arbore plusieurs acceptions désignant suivant le contexte l'état du système biologique, la réponse à la contrainte environnementale ou l'agent stressant lui-même (Durand thèse). Ainsi, par commodité de langage lorsque mentionnée dans ce manuscrit, la notion de stress désignera l'agent stressant. Nous parlerons également de plasticité de réponse ou de réponse au stress afin de décrire les processus physiologiques impliqués. Ce faisant, cette approche présente l'avantage de faciliter la description des différences entres espèces/groupes pour des niveaux de stress donnés.

L'ensemble du vivant afin de survivre se doit de maintenir un état de stabilité relative entre les composants de son milieu interne. Cet état est connu sous le terme d'homéostasie tel que proposé par Walter Bradford Cannon en 1932. Le concept d'homéostasie fait écho à la notion de stress ; tout facteur susceptible de perturber cet état équilibre peut être considéré comme un agent stressant et l'ensemble des mécanismes impliqués dans le maintien de l'homéostasie comme des réponses à ce stress. L'homéostasie et ses équilibres dynamiques revêtent donc une importance toute particulière en écophysiologie. La réponse à un stress se traduit par une plasticité phénotypique visant à rétablir un état de fonctionnement optimal et à l'équilibre d'un système biologique dans des conditions données. En absence de réponse à un agent stressant, c'est-à-dire lorsque le système biologique maintient son fonctionnement en dépit de la contrainte, nous parlerons de tolérance. Si en revanche le système biologique tend à se soustraire à l'agent stressant, nous parlerons de stratégie d'évitement. Lorsque l'intensité du stress aura dans un premier temps franchi les seuils de tolérance puis outrepassé les capacités d'évitement du système biologique, l'exposition au stress se soldera par la mort de l'organisme et donc par un échec en termes de fitness.

Les plantes sont des organismes sessiles, selon l'acception désignant comme sessile tout organisme vivant fixé sur son substrat. En conséquence, les plantes sont totalement assujetties aux variations de leur environnement, ne pouvant prendre la fuite. Or cet environnement est en constante évolution, de fait les espèces végétales opèrent rarement sous conditions optimales. Les plantes sont donc

constamment soumises à des situations de stress sans pour autant que celles-ci ne constituent une menace pour leur survie ou leur fonctionnement. Par ailleurs, Körner (2003) considère qu'un environnement stressant ne peut exister que si les espèces n'y sont pas adaptées. Selon cette logique il n'existerait donc pas d'environnements stressants à l'état naturel mais seulement des épisodes de stress associés par exemple à des évènements climatiques extrêmes. En outre un stress est constitué d'une combinaison de plusieurs contraintes environnementales. Les plantes doivent ainsi intégrer des stimuli multiples aux voies de perception et de signalisation variées. Ainsi, le fonctionnement stomatique constitue un exemple de réponse plastique à une combinaison de facteurs intrinsèques et extrinsèques à la plante ; ce faisant les schémas de réponses stomatiques demeurent difficiles à résoudre. Ainsi, de nombreux signaux se conjuguent, nécessitant de placer le système biologique dans des conditions réalistes permettant de faire émerger des réponses ayant un sens biologique, nous nous attacherons à circonscrire ces travaux de thèse au stress hydrique. En effet, les végétaux ont développé des mécanismes de réponse propres à certains stress qu'il convient d'adresser au-delà du concept générique afin d'en saisir la spécificité.

Le stress hydrique

L'eau (H_2O), est une molécule fondamentale à la vie. Présente dans l'ensemble du Vivant, elle compose à elle seule jusqu'à 90% de la masse des végétaux. Au fil de l'évolution, les végétaux se sont affranchis des milieux aquatiques, colonisant peu à peu la surface terrestre. Par sa nature de solvant sélectif permettant de structurer des biopolymères mais aussi sa capacité à hydrolyser des liaisons atomiques des molécules générant ainsi de l'énergie chimique, l'eau est devenue par processus de sélections une molécule essentielle impliquée dans nombre des voies métaboliques particulièrement sophistiquées du Vivant. La photosynthèse en constitue un très bon exemple. L'eau est par ailleurs un milieu de diffusion stable de la chaleur ainsi qu'un dissipateur thermique efficace. Ces caractéristiques permettent au Vivant de conserver un équilibre thermique et de réguler l'activité enzymatique du métabolisme.

Le fonctionnement des végétaux est donc indissociable du régime hydrique auquel ils sont soumis. Tout changement de régime engendre de nombreuses conséquences physiologiques potentiellement stressantes pour les organismes (Schulze et al., 1987). La régulation stomatique des échanges gazeux foliaires permet les mouvements d'eau induits par la demande évaporative étant essentiels à la captation des minéraux du sol, au transport de la sève brute et élaborée au sein de la plante. L'eau agissant au cœur du fonctionnement des plantes, tout stress hydrique sera par ailleurs accompagné de stress secondaires tels que le stress osmotique ou le stress thermique à défaut d'une dissipation de chaleur suffisante par transpiration. Un stress hydrique peut être induit par deux modalités : l'excès ou la limitation en eau. Un excédent d'eau dans le substrat des végétaux provoquera un ralentissement

de la diffusion de l'oxygène vers les racines et par extension, l'hypoxie voire l'anoxie des tissus. L'état d'anoxie est défini comme le moment où la production d'ATP d'origine respiratoire devient négligeable par rapport à celle d'origine fermentaire, faute d'un apport en oxygène suffisant (Pradet et Bomsel, 1978). Il est notable que l'ensemble des végétaux supérieurs sont des organismes aérobies stricts incapables d'effectuer un cycle de développement en anoxie (Vartapetian, 1978). Néanmoins, les tissus végétaux sont en mesure de s'acclimater sans dommages irréversibles à des périodes d'hypoxie/anoxie plus ou moins longues.

La situation de stress hydrique par limitation de l'eau dans le sol peut quant à elle être induite soit par situation de gel rendant l'eau inaccessible à l'absorption racinaire, soit par absence due à l'évapotranspiration et/ou des précipitations insuffisantes. Ces deux cas peuvent induire une baisse drastique des teneurs en eau des tissus, qui par voie de conséquences sera à l'origine du stress. Face aux changements climatiques (IPCC, 2014), la sécheresse constitue la menace principale pesant sur les systèmes végétaux. Dans le cadre de ces travaux de thèses, nous traiterons le stress hydrique lorsque celui-ci est induit par une situation de sécheresse édaphique. Au sein de la nature, les conditions de stress sont induites par un déficit des précipitations. Néanmoins, les conséquences de ce déficit sont nettement influencées par différents facteurs tels que les propriétés physiques du sol, sa capacité de stockage et la demande évaporative de l'air, celle-ci étant hautement dépendante des températures ainsi que de l'humidité ambiante **(**Jones, 1992**)**.

Effet physiologique du stress hydrique

Lorsque le stress hydrique est suffisamment intense pour induire une dessiccation des tissus, la perte d'eau peut être associée à une production de composés osmotiques au sein des cellules, une déformation des membranes ainsi qu'une perte de la pression de turgescence perturbant considérablement le comportement stomatique. Lorsque le stress est particulièrement sévère, l'intégrité membranaire peut alors être menacée et les protéines nécessaires au métabolisme dénaturées. L'ensemble de ces modifications fragilise l'état physiologique de la plante. En l'absence de mise en place de contre-mesures mitigeant l'impact du stress, l'activité photosynthétique de la plante s'en trouvera rapidement considérablement diminuée, réduisant la capacité de la plante à produire de la biomasse ainsi que les composés carbonés nécessaires à son métabolisme **(**Bréda et al., 2006). Plus précisément, la perte de turgescence provoque la déformation de la paroi cellulaire qui accompagnée d'une dessiccation induisent une polymérisation anormale des polysaccharides pariétaux **(**Moore et al., 2008). Par ailleurs, l'altération des photosystèmes ainsi que des antennes collectrices d'électrons par la sécheresse induira un stress oxydatif lui-même la cause de dommages moléculaires additionnels **(**Sanchez-Rodriguez et al., 2010). Il est également notable que l'activité du système antioxydant des plantes joue un rôle non négligeable dans le degré de tolérance des plantes

au stress hydrique et dans le comportement stomatique. Bien que les organismes végétaux disposent de stratégies de défense, le prolongement du stress accentue les risques d'accidents vasculaires par cavitation ainsi que la fragilisation du métabolisme entrainant alors la mort des individus (McDowell et al., 2008). Néanmoins, les végétaux sont généralement adaptés aux conditions hydro-climatiques auxquelles ils sont soumis, un niveau de stress létal est donc rarement atteint en conditions naturelles. Il n'est cependant pas rare d'observer des épisodes de dépérissement s'étalant sur plusieurs années au sein des populations de chênes d'Europe (Thomas et al., 2002).

Tolérance et acclimatation au stress hydrique

Par processus de sélection, les plantes ont pu mettre en place de nombreuses stratégies d'évitement afin de s'affranchir des effets délétères liés au stress hydrique. Chez de nombreux végétaux, l'adaptation à la sécheresse consiste avant tout à limiter les pertes en eau, y compris au détriment de leur croissance (McDowell et al., 2008). Il existe au sein du règne végétal un éventail d'adaptations anatomiques, physiologiques et biochimiques au stress hydrique (Bohnert et al., 1995). Face à l'exposition à la sécheresse, les phytohormones telles que la cytokinine, l'acide gibbérellique, l'auxine ou l'acide abscissique (ABA) sont impliquées dans l'adaptation au stress. A titre d'exemple, l'ABA synthétisé par les racines puis transporté au sein des feuilles joue un rôle déterminant dans la régulation des mouvements stomatiques et par voie de conséquence sur les échanges gazeux foliaires (Wilkinson & Davis, 2010**)**.

Sur le plan morpho-anatomique, l'existence de la cuticule à la surface des tissus végétaux constitue probablement l'adaptation la plus efficace afin de limiter les pertes en eau ; ce trait fut par ailleurs essentiel à la colonisation des milieux terrestres par les végétaux. Chez les xérophytes, particulièrement tolérantes à la sécheresse, l'épaisseur mais aussi la composition de cette cuticule favorisent l'efficacité de son imperméabilisation. En raison de cette imperméabilisation, la quasi-totalité des échanges gazeux entre la plante et l'environnement ont lieu à travers les pores stomatiques. La disposition des stomates à l'abri du soleil sur la surface inférieure des feuilles ou enfoncés profondément dans l'épiderme ainsi qu'au sein de cryptes stomatifères au micro-climat plus humide permet de les protéger d'un environnement hostile **(**Hetherington & Woodward, 2003**)**. L'investissement dans le système racinaire permet une meilleure prospection du sol en quête de nutriments et d'eau. Ce faisant, la plante est moins exposée à des potentiels hydriques du sol susceptibles de favoriser la cavitation des tissus vasculaires. En outre, une meilleure exploration du sol permet évidemment à la plante d'être plus difficilement touchée par un épisode de sécheresse, celle-ci ayant accès à une quantité d'eau accrue. Certaines espèces dont les phréatophytes se sont par exemple spécialisées dans la prospection en profondeur des sols atteignant parfois la nappe phréatique. Une autre stratégie consiste à réduire la surface transpirante afin de conserver l'eau. Il

n'est donc pas rare d'observer un phénomène d'abscission des feuilles ou des rameaux des arbres (Tardieu, 2005). Chez les plantes adaptées à la sécheresse, l'allocation préférentielle du carbone en faveur de l'appareil racinaire par rapport à la croissance aérienne permet entre autres d'assurer les deux fonctions de prospection et de limitation de la transpiration (Bréda et al., 2006 ; Markesteijn & Poorter, 2009).

Sur le plan physiologique les réponses des arbres à un faible potentiel hydrique du sol varient en fonction des espèces. Deux stratégies extrêmes sont possibles, l'une se traduisant par l'abaissement du potentiel hydrique des feuilles (réponse anisohydrique), l'autre par le maintien du potentiel hydrique au-dessus d'un certain seuil de tolérance (réponse isohydrique). Il existe par ailleurs un large éventail de stratégies intermédiaires **(**Tardieu, 1993 ; Tardieu & Simonneau, 1998 ; Ryan, 2011). Dans le cadre d'une stratégie isohydrique, la fermeture des stomates constitue une réponse systématique lors d'un déficit hydrique ayant pour effet le maintien d'un potentiel hydrique relativement constant au sein de la feuille. La sécheresse impacte également la photosynthèse en réduisant la surface foliaire mais aussi son efficacité par unité de surface. La réduction de l'activité photosynthétique peut être due à la fois à des restrictions métaboliques mais aussi à une limitation du CO_2 intra feuille par la fermeture stomatique **(**Tezara et al., 1999). Les restrictions métaboliques sous conditions de stress hydrique étant essentiellement liées au métabolisme du carbone photosynthétique (Lawlor & Cornic, 2002), l'efficacité de la photosynthèse dépendra des cycles de régénération de la RuBP et de l'activité de la RuBisCO (Medrano et al., 1997). La transition vers une voie d'assimilation du carbone de type C4 constituerait notamment une adaptation à des conditions hydriques contraignantes, permettant de réduire les pertes d'eau, la photorespiration et d'améliorer les performances photosynthétiques (Edwards & Walker, 1983). En sous-régime photosynthétique, l'excitation lumineuse induit l'accumulation de composés au potentiel oxydo-réducteur précurseurs des espèces oxygénées réactives à l'origine du stress oxydatif mentionné plus tôt dans ce manuscrit. Le stress oxydant est susceptible de causer des dégâts considérables à l'appareil photosynthétique (Lawlor & Cornic, 2002). Il existe néanmoins des mécanismes de photoprotection permettant de dissiper la chaleur issue de l'énergie lumineuse et la dissociation des photosystèmes des centres de réaction photosynthétique (Demming-Adams &t Adams, 2006). La régulation des chaînes de transport des électrons est alors déterminante afin de limiter la formation du stress oxydant **(**Gratao & Polle, 2005**).** Par ailleurs, les plantes disposent d'une large gamme d'enzymes détoxifiantes (He et al., 2008) ainsi que d'antioxydants mobilisés en cas de stress hydrique (Selote & Khanna-Chopra, 2006).

Parmi les différents mécanismes de tolérance au stress hydrique, l'ajustement osmotique peut également être mobilisé. Il peut être défini comme le processus par lequel des composés osmotiques

s'accumulent au sein des cellules lorsque le potentiel hydrique baisse permettant le maintien de la turgescence cellulaire (Chaves & Oliveira, 2004). Sous conditions de stress, l'ajustement osmotique permet entre autres la conservation d'une conductance stomatique et d'une activité photosynthétique relativement élevées. Par ailleurs, à travers sa composante osmotique, le stress hydrique prolongerait le maintien de la croissance des végétaux ainsi que du volume hydrique des tissus foliaires (Serraj & Sinclair, 2002). Au-delà du stress, l'accumulation de certains composés osmotiques tels que la proline et la glycine jouerait également un rôle dans la détoxification des espèces oxygénées réactives occasionnant le stress oxydatif, assurant l'intégrité de la membrane cellulaire et la stabilisation de l'activité enzymatique **(**Ashraf & Foolad, 2007**)**. Bien qu'il existe un ensemble de mesures osmo-protectrices, le stress provoque inévitablement une activité protéolytique lorsqu'il est prolongé (Simova-Stoilova et al., 2009). Indépendamment du stress oxydant, les espèces oxygénées réactives sont impliquées au sein de voies de signalisation diverses, notamment celles associées au comportement stomatique.

Bien qu'elle ne représente pas un mécanisme d'adaptation à la sécheresse en elle-même, la diversité génétique est susceptible de jouer un rôle déterminant dans la tolérance au stress d'une population (Tuberosa et al., 2003 ; Hamrick, 2004). A l'échelle interspécifique, il est clair que l'héritage de certains traits phénotypiques facilite la tolérance à la sécheresse (Adams & Kolb, 2005). Un tel phénomène est moins évident à au niveau intraspécifique. Néanmoins, chez de nombreuses espèces ligneuses, une diversité intraspécifique a été associée à la tolérance à la sècheresse, ellet-même liée à la vulnérabilité à la cavitation (Kavanagh et al., 1999), la conductance hydrique (Comstock, 2000) ou l'efficience d'utilisation de l'eau (Zhang et al., 1995 ; Roussel et al., 2009). Ce faisant, les populations affichant un haut degré de diversité génétique sont présupposées être plus résilientes face au stress et potentiellement mieux préparées aux changements climatiques futurs (Hamrick, 2004 ; McDowell et al., 2008).

Si l'ensemble des mécanismes d'évitement et d'adaptation à la sécheresse devait s'avérer insuffisant, la mort des individus serait inexorable. Cependant, la mortalité en réponse au stress hydrique est un phénomène complexe. Il existe un nombre considérable d'études focalisées sur les origines de la mortalité chez les arbres, (Bossel, 1986 ; Bréda et al., 2006 ; McDowell et al., 2008). Parmi les causes possibles se dégagent trois hypothèses principales : celle de la mortalité induite par des agents biotiques, de la rupture du continuum hydrique au sein de la plante et celle de malnutrition carbonée (McDowell et al., 2008). En outre, l'hypothèse sous-jacente aux agents biotiques tels que les pathogènes ou les insectes ravageurs implique que les effets de la sécheresse induisent des changements démographiques chez les agents biotiques, qui indépendamment ou en conjonction des effets du stress hydrique fragiliseront l'organisme végétal (Manion, 1991 ; Fetting et al., 2007). Il est

par ailleurs prédit que les changements climatiques accentueront l'impact des agents biotiques sur la croissance et la mortalité des arbres (Tran et al., 2007). La mort par malnutrition carbonée serait induite par la réduction de l'activité photosynthétique due à une limitation stomatique. En absence d'un apport exogène en carbone, le métabolisme de la plante utilise ses réserves jusqu'à déplétion et arrêt total de son fonctionnement. Fragilisée, la plante est par ailleurs exposée aux agents biotiques (Marçais & Bréda, 2007). Finalement, la mortalité induite par rupture du continuum hydrique au sein de la plante est liée au phénomène de cavitation des tissus vasculaires. Une demande évaporative excessive couplée à un potentiel hydrique du sol extrême provoquent un risque d'embolie au sein des tissus stoppant la circulation des flux de sève nécessaires au fonctionnement des organismes. Les plantes adoptant une stratégie anisohydrique sont particulièrement sujettes à ce risque en raison de l'absence de régulation stomatique (West et al., 2008). Néanmoins, cette stratégie permet le maintien de l'activité photosynthétique pendant un épisode de stress.

Les conséquences de la mortalité des arbres induite par la sécheresse sont variables. Elles impactent avant tout le fonctionnement des écosystèmes et les cycles biogéochimiques qu'ils entretiennent avec leur environnement (Dale et al., 2000). En outre, la mortalité au sein de la canopée peut induire une réduction de l'assimilation photosynthétique du carbone à l'échelle de l'écosystème perturbant la fonction de puits de carbone stables des systèmes à l'équilibre (Kurz & Apps, 1999 **;** Clark, 2004). L'éclaircissement au sein de la canopée est susceptible par la suite de provoquer une cascade d'interactions perturbant profondément les cycles hydriques et nutritifs des communautés végétales (Hughes et al., 2006). Bien que le changement climatique, à condition que celui-ci ne soit pas trop abrupt, puisse causer la migration des espèces sur le long terme, les évènements généralisés de dépérissement des populations sont susceptibles de transformer radicalement les écosystèmes ainsi que leur fonctionnement (Mcdowell et al., 2008). L'étude des bases écophysiologiques de ce phénomène constitue de fait un champ de recherche essentiel. Outre la capacité de l'humanité à mitiger les changements climatiques par des changements sociétaux profonds, la capacité d'adaptation et d'acclimatation des écosystèmes forestiers sera déterminante pour leur survie ainsi que le maintien de leur productivité. Dans cette optique, ainsi qu'au regard des risques croissants de stress hydrique, une stratégie prometteuse consiste à optimiser l'efficience d'utilisation de l'eau (WUE) des plantes.

L'efficience d'utilisation de l'eau (WUE)

L'efficience d'utilisation de l'eau désigne le rapport entre la quantité de de carbone assimilée par la photosynthèse et la quantité d'eau transpirée par la plante en retour. Au sein des systèmes forestiers, l'efficience d'utilisation de l'eau établit le lien entre production de biomasse et gestion de l'eau par les plantes (Cernuzak et al., 2007a). Au regard des changements climatiques, l'efficience d'utilisation

de l'eau permet d'établir les relations existantes entre les cycles de l'eau et du carbone qu'entretiennent les systèmes végétaux **(**Guehl et al., 1994). Ce trait physiologique suscite de fait un vif intérêt en agronomie ainsi qu'en foresterie **(**Bacon et al., 2004 ; Blum, 2009). L'efficience d'utilisation de l'eau (WUE) peut être intégrée à différentes échelles, raison pour laquelle plusieurs définitions de l'efficience coexistent (Ponton et al., 2002 ; Cernuzak et al., 2007b ; Roussel et al., 2008,2009 ; Durand et al., 2019).

A l'échelle foliaire, l'efficience d'utilisation de l'eau caractérise le ratio entre assimilation photosynthétique et pertes hydriques (Cowan & Farquhar, 1977). Il s'agit d'une mesure instantanée décrivant les échanges gazeux des plantes à un moment donné. Bien qu'il en existe deux acceptions, dans le cadre de ces travaux de thèse nous focaliserons notre approche sur l'efficience d'utilisation de l'eau intrinsèque (Wi = A/g_s , exprimé en µmol CO_2 mol^{-1} H_2O : Farquhar & Rashke, 1978 ; Meinzer et al., 1991) dans le but d'analyser des traits essentiellement dépendants de la physiologie de la plante. Où A est l'assimilation photosynthétique du carbone (A : µmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$) et g_s, la conductance stomatique pour la vapeur d'eau (g_s : mol H_2O $m^{-2}s^{-1}$). L'assimilation du CO_2 (A) par la plante est le produit de la différence de fraction molaire de CO_2 entre l'atmosphère et l'espace intracellulaire (respectivement Ca et Ci, toutes deux exprimées en µmol CO_2 mol^{-1} air) et de la conductance stomatique pour le CO_2 (g_c, mol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$). En conséquence $A=g_c*(Ca-Ci)$. Par ailleurs, la vapeur d'eau diffuse 1.6 fois plus rapidement que le CO_2, de fait $g_s=1.6*g_c$. L'efficience d'utilisation de l'eau intrinsèque peut donc être exprimée telle que (Farquhar et al., 1982) :

$$Wi = A/g\,s = (Ca - Ci)/1.6 = \left(Ca * \left(1 - \frac{Ci}{Ca}\right)\right)/1.6 \textbf{ (1)}$$

La seconde acception de WUE à l'échelle foliaire représente le ratio entre l'influx de CO_2 dans la feuille (A) et l'efflux de vapeur d'eau par transpiration (E) au cours de la photosynthèse. Le calcul de la transpiration ne varie de la conductance stomatique que par l'intégration d'une composante environnementale (v : w_f-w_a, en mmol H_2O mol air $^{-1}$) définie comme étant la différence entre la fraction molaire de vapeur d'eau entre la feuille (w_f : mmol H_2O mol air $^{-1}$) et l'atmosphère (w_a : mmol H_2O mol air $^{-1}$). Ce faisant, cet estimateur désigné « efficience d'utilisation de l'eau instantanée » traduit le rapport A/E (avec E : g_s*v) et s'exprime également en µmol CO_2 mol H_2O^{-1}). L'efficience d'utilisation de l'eau instantanée peut donc être exprimée telle que :

$$Winst = \big(Ca(1 - Ci/Ca)\big)/(1.6v) \textbf{ (2)}$$

A l'échelle « plante entière », l'efficience est déterminée sur des périodes de temps variables. Cet estimateur de l'efficience perd le caractère instantané des mesures foliaires pour comptabiliser l'accumulation de biomasse sèche (Bm) ainsi que l'eau consommée (H_2O) sur une période donnée. Appelée « efficience de transpiration (TE : g Bm L^{-1} H_2O) », cette estimation de l'efficience traduit

le fonctionnement à long terme des végétaux résultant de l'ensemble des processus physiologiques effectués par les plantes. Cependant l'estimation de TE est particulièrement contraignante puisqu'elle nécessite en effet de mettre en place un dispositif expérimental permettant de quantifier l'eau consommée ainsi que la récolte destructive du matériel végétal dans le but de déterminer la biomasse totale ayant été produite (Cernuzak et al., 2007b).

L'analyse spectrométrique des tissus biologiques permet de caractériser leur composition isotopique. Il existe deux isotopes stables du carbone : ^{12}C et ^{13}C dont les abondances naturelles varient. La composition isotopique en 13C ($\delta^{13}C$) d'un tissu résulte de la comparaison du ratio de ces deux isotopes pour le tissu biologique testé (R_{tis}) à celui d'un échantillon standard (R_{std}) :

$$\delta 13C = \left(\left(\frac{Rtis}{Rstd}\right) - 1\right) * 1000 \textbf{ (3)}$$

Néanmoins, $\delta^{13}C$ est considérablement influencée par la fraction de CO_2 dans l'air. Au cours de la fixation du carbone par les plantes, l'isotope ^{13}C est discriminé en partie pendant les réactions de carboxylation associées à l'activité de la RuBisCO ainsi qu'au cours de sa diffusion à travers les tissus intercellulaires (Farquhar et al., 1989). Il existe tout un ensemble de processus de fractionnement contribuant à la discrimination des isotopes tels que de la dissolution et la diffusion du CO_2 dans la phase liquide, la photorespiration ou la respiration nocturnes (Farquhar et al., 1989).

La discrimination isotopique du carbone (Δ) est définie de la manière suivante :

$$\Delta(‰) = (\delta_{air}-\delta_{plante}) / (1000+\delta_{plante})*1000 \textbf{ (4)}$$

Farquhar et al., (1982) ont défini chez les plantes à métabolisme C3 un modèle pour cette même discrimination sur la base de deux principaux processus de fractionnement isotopique : la diffusion du CO_2 à travers les stomates (a) et la carboxylation du ribulose bisphosphate par la RuBisCO (b). Il en résulte l'équation suivante :

$$\Delta = a + (b - a) * (Ci/Ca) \textbf{ (5)}$$

En raison de l'augmentation rapide de la concentration de CO_2 liée à l'activité anthropique au cours de l'aire industrielle, la composition isotopique de l'air pour le carbone a considérablement évolué (Keeling et al., 1979). Par ailleurs, d'autres variables influencent cette concentration telles que la position au sein de la canopée (Schleser & Jayasekera 1985**,** Berry et al. 1997**,** Hanba et al. 1997), la précession des saisons (Mook et al., 1983) ou encore l'influence du nycthémère (Szaran, 1998). Ces évolutions nécessitent d'être prises en compte dans le cadre de l'étude comparative de mesures de la composition isotopique réalisées à des dates éloignées **(**Ponton et al., 2002). Cependant, dans le cadre de nos travaux, nous avons réalisé des mesures de la compositions isotopique foliaire sur des

individus juvéniles ayant été isolés au sein d'une serre, nos mesures ne devraient donc pas souffrir de ces contraintes expérimentales.

Dans le cadre de ces travaux de thèse nous avons exploré la diversité et la plasticité de WUE à travers ces différentes échelles, à savoir au niveau foliaire instantané : l'efficience d'utilisation de l'eau, au niveau « plante entière » intégrée dans le temps l'efficience de transpiration et la composition isotopique foliaire.

Intégration à différentes échelles

En raison des relations existantes entre le rapport Ci/Ca et les deux estimateurs Wi et Δ (respectivement 1 et 5), Δ est négativement corrélé à l'efficience d'utilisation de l'eau intrinsèque et positivement au rapport Ci/Ca.

$$Wi = A/g\,s = (Ca/1.6) * ((b - \Delta)/(b - a)) \quad \textbf{(6)}$$

Cette relation théorique entre Δ et Wi a été validée expérimentalement. Des corrélations négatives entre δ et Wi ont ainsi été observées chez de nombreuses espèces herbacées (Farquhar et Richards, 1984 **;** Hall et al., 1994) mais aussi ligneuses (Ehleringer, 1993**,** Sun et al., 1996) dont le chêne (Guehl et al., 1995 **;** Ponton et al., 2001 **;** Roussel et al., 2009). Suivant les cas, les mesures de composition isotopique des tissus végétaux peuvent ainsi constituer un outil fiable et pratique de l'estimation de WUE intégrée dans le temps.

Farquhar et Richards (1984) ont également établi une relation permettant de lier efficience de transpiration (TE) et efficience d'utilisation de l'eau intrinsèque (Wi).

$$TE = (A/g\,s) * (1/v) * (12/18\,k) * (1 - \varphi) \quad \textbf{(7)}$$

D'après cette équation TE dépend alors des échanges gazeux foliaires, de la différence de pression de vapeur d'eau intégrée sur la période de temps d'estimation de TE, de la concentration en carbone de la plante (le rapport 12/18 désignant le ratio des masses molaires du carbone et de l'eau et k le rapport entre la masse de carbone et la masse végétale totale) et la proportion du carbone fixé dégagée par les processus non photosynthétiques (φ).

De la même façon, il est possible de lier Δ et TE :

$$TE = (Ca/1.6\,v) * ((b - \Delta)/(b - a)) * 12/18\,k.* (1 - \varphi) \quad \textbf{(8)}$$

Ainsi WUE peut être estimée à l'aide de différents estimateurs intégrés à des échelles spatiales et temporelles variables. L'utilisation privilégiée d'un estimateur dépend avant tout des contraintes liées au dispositif expérimental et de l'échelle à laquelle l'étude souhaite caractériser l'efficience d'utilisation de l'eau.

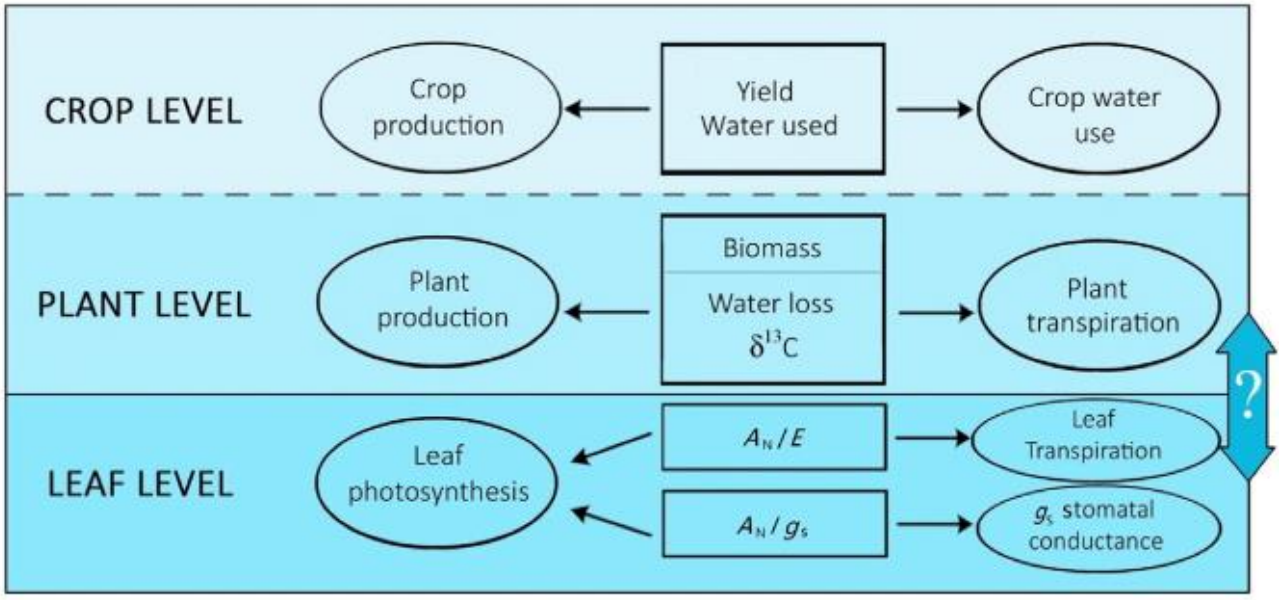

Figure 2 : Visualisation des différentes échelles d'intégration de l'efficience d'utilisation de l'eau (WUE) de la feuille à un système agricole/forestier. La double flèche indique le manque de connaissance sur la complexité des relations liant les différents estimateurs de l'efficience (D'après Medrano et al., 2015).

Bien qu'il existe des relations théoriques entre ces différentes échelles d'estimation de l'efficience de l'eau, celles-ci ne sont pas systématiquement validées expérimentalement. Il ne faut par ailleurs pas négliger le fait que les relations entre Δ, TE et Wi sont dépendantes des biais de mesure inhérents à leurs méthodes d'acquisition. Les possibilités d'intégration temporelle de l'échelle instantanée à l'échelle de la saison de végétation et spatiale de l'échelle de la feuille à l'échelle de l'individu que permet l'utilisation des isotopes confèrent bien plus qu'une simple valeur d'estimateur de WUE à la discrimination isotopique mais une très forte potentialité d'outil de criblage écologique. Il est donc nécessaire d'étudier la fiabilité de l'extrapolation d'une échelle à une autre à travers la caractérisation des relations entre les différents estimateurs de l'efficience d'utilisation de l'eau (WUE : fig 2, 3). Dans les cas où celles-ci sont établies expérimentalement, les mesures de composition isotopique des tissu végétaux peuvent être considérées comme des estimations à long-terme de l'efficience reflétant le compromis réalisé entre la maximisation des gains de carbone par l'assimilation et la minimisation des pertes associées à la transpiration (Ehleringer, 1993). De fait, de nombreux traits physiologiques et/ou anatomiques sont susceptibles d'être associées à la variabilité de $\delta^{13}C$. La composition isotopique constitue ainsi un indicateur du fonctionnement physiologique de la plante sous les conditions environnementales prévalentes lors de l'assimilation du carbone atmosphérique (Ehleringer & Cerling, 1995 **;** Ponton et al., 2002).

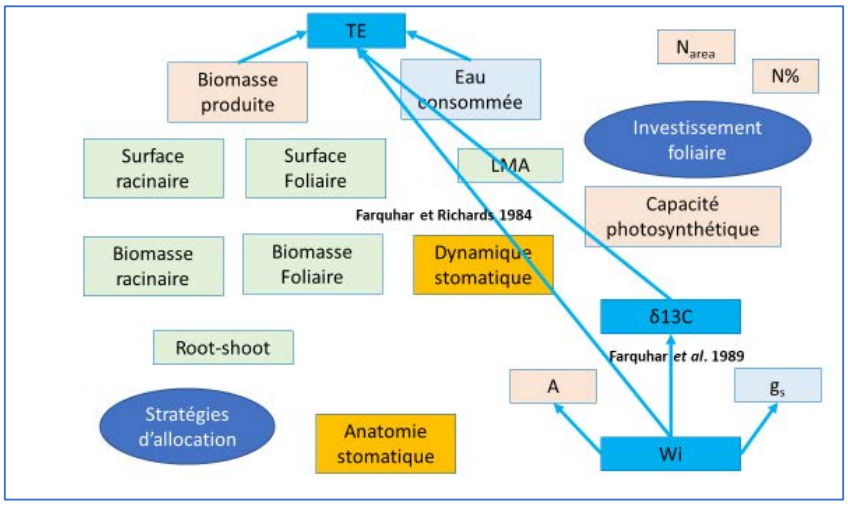

Figure 3: Relations entre les différents estimateurs de l'efficience (Wi, δ13C ,TE) et leurs composantes respectives (matérialisées par des flèches bleues).

Déterminisme génétique et environnemental de l'efficience d'utilisation de l'eau

La variabilité de l'efficience d'utilisation de l'eau est tributaire d'un déterminisme génétique et environnemental. En effet, l'ensemble des facteurs contribuant à la diffusion du CO_2 depuis l'atmosphère juqu'aux sites de carboxylation ainsi que la carboxylation elle-même influencent potentiellement WUE. De fait l'ensemble des paramètres environnementaux ayant un impact sur la régulation des échanges gazeux foliaires est susceptible d'impacter l'efficience (Ponton et al., 2002). Ces types d'influences ont par ailleurs été mises en évidence expérimentalement, telles que l'augmentation de la concentration de CO_2 qui est associée à une augmentation de WUE (Guehl et al., 1994 ; Cernuzak et al., 2019) ou l'impact de la disponibilité en eau du sol (Picon et al., 1996a ; Ponton et al., 2002) ou encore les conditions d'éclairement (Ponton et al., 2002). Outre le déterminisme environnemental, la diversité génétique est étroitement liée à l'efficience d'utilisation de l'eau aussi bien chez les herbacées (Farquhar & Richards 1984 **;** Hall et al., 1944) que chez les espèces ligneuses (Roussel et al., 2001 ; Brendel et al., 2008 ; Marguerit et al., 2014). Des régions du génome (loci) à effets quantitatifs associés à la variabilité phénotypique de WUE ont par ailleurs pu être identifiés (Brendel et al., 2002 ; Torti et al., 2005 ; Brendel et al., 2008 ; Marguerit et al., 2014). Cette approche génétique constitue un atout majeur pour la sélection d'individus visant à optimiser les traits associés à une meilleure efficience d'utilisation de l'eau.

Composantes de l'efficience

A l'échelle foliaire comme précédemment définie, l'efficience d'utilisation de l'eau intrinsèque (Wi) est dissociable en deux composantes : l'assimilation de CO_2 (A) et la conductance stomatique pour la vapeur d'eau (g_s). Ainsi la variabilité de Wi entre individus et/ou espèces est associée aux variations de l'une ou l'autre de ces composantes soit aux deux. A travers une approche corrélative il est possible de déterminer l'influence des composantes de l'efficience sur celle-ci. Il est alors possible de dégager

plusieurs cas de figure. En outre si les variations de A et g_s se compensent il ne sera pas possible de détecter une relation entre Wi et ses composantes. En revanche une relation négative entre Wi et ses deux composantes signifie que la variabilité de g_s est supérieure à celle de A (e.g., Thèse de Magali Roussel sur *Q.robur*). A contrario, une relation positive entre Wi et ses composantes serait le signe d'une variabilité de A supérieure à celle de g_s. Néanmoins, il n'est pas chose aisée que de dissocier les effets de l'une ou l'autre de ces composantes sur l'efficience d'utilisation de l'eau intrinsèque, celles-ci étant généralement fortement corrélées positivement (Lauteri et al., 1997 **;** Roussel et al., 2009 ; Marguerit et al., 2014). Il est cependant possible d'explorer l'influence des composantes de l'efficience à travers des facteurs physiologiques et structuraux dont la variabilité a elle-même été associée à celle de A et de g_s.

L'assimilation nette de CO_2 (A) est elle-même tributaire de processus fondamentaux impliqués dès la captation et la transduction des signaux lumineux, la diffusion du CO_2 à travers les tissus végétaux jusqu'aux cellules assimilatrices et enfin l'ensemble des réactions biochimiques nécessaires à ces différentes étapes. De facto un ensemble de traits physiologiques et/ou anatomiques sont susceptibles d'être associés à la variabilité de l'assimilation. Chez le chêne sessile la masse surfacique foliaire (LMA) présente par exemple une forte variabilité intraspécifique (Bruschi et al., 2003a, 2003b). Par ailleurs l'épaisseur des feuilles est associée à un taux d'assimilation plus important (Terashima et al., 2001), cet état de fait créant potentiellement des disparités entre feuilles de lumière et feuilles d'ombre au sein de la canopée. Afin d'atteindre le site actif de la RubisCO pour y être assimilé, le CO_2 atmosphérique doit diffuser à travers plusieurs composantes aux propriétés conductrices pour le CO_2 variables : la couche limite, le stomate et le mésophylle. La conductance de couche limite est essentiellement dépendante de la morphologie foliaire et de sa structure en surface mais aussi et surtout du flux laminaire de l'air à la surface de la feuille. Ayant diffusé à travers la cavité stomatique (la conductance stomatique développée plus en avant), la conductance mésophyllienne régit le gradient de CO_2 entre cette cavité et le milieu intracellullaire de la plante, séparés l'un de l'autre par le plasmalemme et les membranes chloroplastiques (Farquhar et al., 1980). Cette succession de conductances détermine ainsi la quantité de CO_2 disponible à la photosynthèse (Von Caemmerer et al., 2004). Néanmoins, à ces contraintes de diffusion s'additionnent des limitations biochimiques imposées par d'une part l'activité de la Ribulose 1,5 bispohsphate Carboxylase Oxygenase (RubisCO) et la régénération du Ribulose 1.5 bisphosphate nécessaire à cette activité. Cette régénération est elle-même dépendante du transport d'électrons et donc associée à l'ensemble des processus impliqués dans la captation des stimuli lumineux environnementaux ainsi que dans leur transduction. En outre l'activité de la RubisCO et donc l'assimilation du Carbone peut être limitée par la vitesse maximale de carboxylation de la RubisCO (Vmax) et le flux maximal d'électrons à lumière saturante (Jmax). Il est par ailleurs notable que chez certaines espèces 75% de l'azote organique foliaire peut être attribué

à l'activité photosynthétique (chlorophylle, enzymes du cycle de Calvin ou encore protéine des thylakoïdes : Evans, 1989). En outre, la RubisCO représente à elle seule jusqu'à 40% de cet azote (Evans, 1989). De fait une carence en azote de la plante peut avoir des conséquences significativement délétères sur la capacité photosynthétique des végétaux et donc par extension sur leur aptitude à assimiler le CO_2 atmosphérique nécessaire au métabolisme et la production de biomasse.

La conductance stomatique pour la vapeur d'eau (g_s) résulte du degré d'ouverture des stomates dont le rôle est d'optimiser les échanges gazeux au sein d'environnements changeants (Cowan et Farquhar, 1977). Par jeu de pression de turgescence en réponse aux facteurs environnementaux, les stomates sont animés d'un mouvement d'ouverture ou de fermeture (dont la dynamique est traitée plus en détail dans le second chapitre de ce manuscrit). Parmi ces stimuli, la lumière à travers son intensité et la qualité de son spectre (Sharkey & Raschke, 1981), la température ou encore le déficit de pression de vapeur d'eau entre la plante et l'atmosphère (Mott, 1988) sont déterminants. Par ailleurs des facteurs internes à la plante sont également susceptibles d'intervenir dans la régulation de la conductance stomatique, tels que l'intervention de phytohormones dont l'acide abscissique (ABA) ou encore l'accumulation de composés osmotiques. Il existe ainsi de nombreuses voies de signalisation stomatiques permettant de maintenir les fonctions fondamentales que sont l'assimilation du carbone atmosphérique et la régulation des pertes hydriques Outre les considérations environnementales et les facteurs physiologiques intrinsèques à la plante, la morphologie des stomates et leurs propriétés mécaniques sont également à prendre en compte (Franks & Farquhar, 2007). Ainsi, la forme, la taille ou encore la densité des stomates (Aasamaa & Sober, 2011 **;** Drake et al., 2013) mais aussi la pression mécanique exercée par les cellules épidermiques sur les cellules de garde influencent la conductance stomatique. Il ne faut par ailleurs pas négliger le fait que la conductance cuticulaire est intégrée aux mesures de conductance stomatique. Une proportion de l'eau perdue n'est donc pas directement imputable à la régulation stomatique, celle-ci pouvant atteindre jusqu'à 30% de la conductance totale d'une feuille pour la vapeur d'eau **(**Boyer et al., 1997). En outre les modifications de l'expression de certains gènes (Hetherington, 2001) ou encore du trafic menbranaire (Blatt, 2000) peuvent être impliquées dans les mouvements stomatiques et d'eau qui en sont à l'origine. S'agissant par ailleurs de flux et d'efflux d'eau par jeu de pression de turgescence, il apparait évident que le statut hydrique de la plante et par extension la disponibilité en eau de l'environnement seront essentiels au fonctionnement stomatique.

A l'échelle supérieure « plante entière » intégrant les échanges gazeux foliaires dans le temps, l'efficience de transpiration traduit le compromis réalisé par les plantes entre gain de biomasse et l'ensemble de l'eau transpirée sur la même période. Ainsi, une faible consommation hydrique et une forte accumulation de biomasse seront à l'origine de fortes efficiences de transpiration. L'efficience

de transpiration revêt donc par essence un intérêt stratégique en sylviculture ainsi qu'en agronomie, depuis longtemps associé à des programmes de sélection. Cet intérêt est d'autant plus prégnant au regard des changements climatiques actuels qui exercent une pression de sélection de plus en plus intense sur la capacité des arbres à maintenir leur croissance tout en limitant leur consommation en eau au sein d'un environnement de stress. En outre, un individu à la forte efficience d'utilisation de l'eau essentiellement associée à une forte productivité ne sera pas nécessairement avantagé en cas de sécheresse. Si l'accumulation de biomasse est par définition une composante de l'efficience de transpiration, l'allocation du carbone à l'origine de cette biomasse est un élément fondamental à prendre en considération. En effet, les schémas d'allocation du carbone constituent un facteur essentiel impliqué dans l'écologie des espèces (Figure 4). Une forte croissance aérienne s'effectue au détriment du développement racinaire, maximisant la surface transpirante tout en limitant potentiellement la capacité de prospection des sols et donc l'accès à l'eau de la plante. Dans le but d'adresser plus finement l'écologie des espèces ainsi que la différenciation de leurs niches écologiques respectives, il convient dès lors de caractériser ces schémas ainsi que la plasticité de ceux-ci sous des conditions de stress (notamment hydrique).

En raison du grand nombre de traits impliqués dans la décomposition de l'efficience d'utilisation de l'eau (WUE) à ses différentes échelles d'intégration, WUE est un caractère complexe. La décomposition de WUE constitue de fait une approche prometteuse afin de mieux comprendre les traits et processus impliqués dans la différenciation écologique de *Q. robur* et *Q. petraea* ainsi que leurs possibles divergences de plasticité de réponse à la sécheresse.

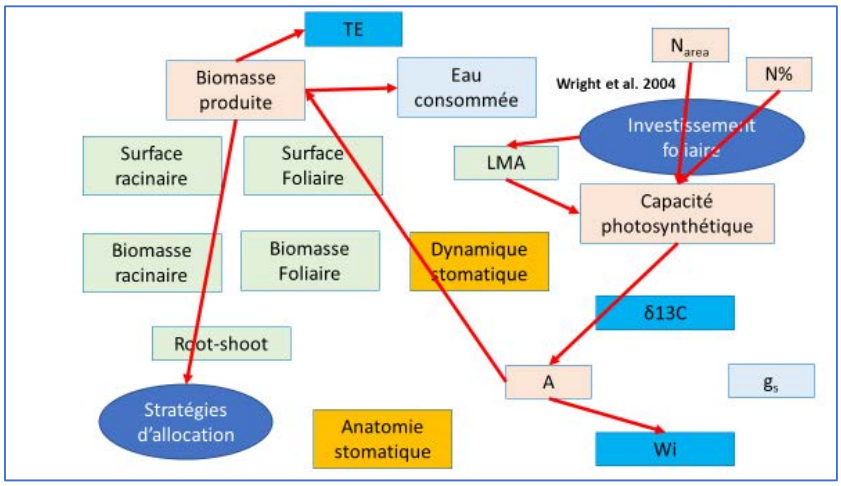

Figure 4 : liens théoriques entre stratégies d'investissement foliaire (pourcentage d'azote N% ; masse surfacique des feuilles LMA et capacité photosynthétique), estimateurs de l'efficience (Wi, TE) ainsi que leurs composantes respectives (A, Biomasse produite et eau consommée) et *in fine* les stratégies d'allocation du carbone réalisées par les plantes. Les flèches rouges matérialisent les relations supposées entre différentes variables étudiées.

Objectifs

Dans un contexte annonçant des bouleversements climatiques majeurs, la compréhension des mécanismes grâce auxquels les plantes s'adaptent à leurs milieux constitue la clef de voûte de la recherche environnementale. *Q. robur* et *Q. petraea* sont deux espèces ligneuses particulièrement répandues en Europe. Bien que celles-ci partagent parfois les mêmes sites de population, la littérature s'accorde sur le fait qu'il existe une distinction nette entre les niches écologiques de ces deux espèces associées à leur comportement vis-à-vis de la disponibilité en eau des sites qu'elles colonisent. Ces études tendent par ailleurs à mettre en évidence une efficience d'utilisation de l'eau supérieure chez *Q. petraea* susceptible de procurer un avantage sélectif face au stress hydrique. Face au dérèglement climatique, l'optimisation de l'efficience d'utilisation de l'eau semble constituer un trait adaptatif déterminant dans l'acclimatation à la sécheresse. De nombreux travaux ont été entrepris dans le but de caractériser les divergences écologiques existantes entre *Q. robur* et *Q. petraea*. L'objectif principal de notre synthèse s'inscrivait dans la continuité de ces précédents efforts de recherche.

Afin de comprendre les mécanismes physiologiques et morphologiques à l'origine de la variabilité de l'efficience d'utilisation de l'eau estimée à différentes échelles d'intégration, deux expérimentations de sécheresse contrôlée ont été menées en 2015 et 2017, explorant les différences interspécifiques d'utilisation de l'eau chez des individus juvéniles. En 2015 dans le but de favoriser l'expression d'une variabilité interspécifique à caractère génotypique, des jeunes plants originaires de la même région de peuplement se sont développés en serre dans des conditions identiques. Une partie de ces plants fut exposée à un stress hydrique dans le but de caractériser la plasticité de réponse de l'efficience d'utilisation de l'eau à la sécheresse. En 2017, une seconde étude comparative fut menée, cette fois sur des provenances multiples dans le but d'élargir la gamme de variabilité intraspécifique. L'ensemble de ces jeunes plants fut alors assujetti à un stress hydrique progressif dans le but d'en caractériser l'impact sur la croissance et les échanges gazeux dans le temps.

En complément de ces études comparatives fut menée en 2016 une troisième expérimentation axée sur *Q. petraea*. Des jeunes plantes issues de provenances sélectionnées le long d'un gradient environnemental de stress hydrique ont grandi en serre. La moitié de ces plants fut exposée à un stress hydrique au cours de leur développement. Sur cette base expérimentale nous avons alors exploré la nature des traits anatomiques et physiologiques sous-jacents à l'efficience d'utilisation de l'eau intégrée à différentes échelles chez le chêne sessile.

Par ailleurs, au cours de ces trois expérimentations il fut décidé d'employer une approche par description de la dynamique de réponse stomatique afin d'en explorer les possibles implications écophysiologiques chez *Q. robur* et *Q. petraea*.

En résumé, l'ensemble de nos travaux avait vocation à répondre à ces trois questions principales :

Existe-t-il des différences d'utilisation de l'eau conservées à différentes échelles d'intégration entre Q. robur et Q. petraea *susceptibles d'expliquer les divergences entre leurs niches écologiques respectives ?*

Quelles sont les traits physiologiques et anatomiques à l'origine de la variabilité des différents estimateurs de l'efficience d'utilisation de l'eau ?

La dynamique de réponse stomatique en réponse à des stimuli environnementaux joue-t-elle un rôle significatif dans les échanges gazeux intégrés sur le long terme chez ces deux espèces ?

La synthèse qui suit s'articule autour de quatre publications correspondant à quatre expérimentations distinctes menées entre 2015 et 2017. Le second chapitre de ces travaux constitue un chapitre introductif à la modélisation dynamique de la réponse stomatique et ses implications sur le fonctionnement intégré des plantes en utilisant une plante modèle, le tabac. Le troisième chapitre fait état des résultats obtenus dans le cadre de deux études comparatives explorant les divergences écologiques entre *Q. robur* et *Q. petraea* en réponse à un stress hydrique. Le quatrième chapitre explore plus particulièrement les causes physiologiques et/ou anatomiques de la variabilité intra-spécifique de l'efficience d'utilisation de l'eau chez le chêne sessile. Enfin, la question de la description dynamique de la réponse stomatique ayant été abordée dans l'ensemble de ces publications, un bilan final en est dressé en amont d'une synthèse de l'ensemble de nos travaux et des perspectives concluant ce mémoire.