



HAL
open science

Réponse de la photosynthèse du hêtre (*Fagus sylvatica*) à la sécheresse et à la défoliation

Steevensen Alcius

► **To cite this version:**

Steevensen Alcius. Réponse de la photosynthèse du hêtre (*Fagus sylvatica*) à la sécheresse et à la défoliation. Sciences de l'environnement. 2015. hal-01828247

HAL Id: hal-01828247

<https://hal.univ-lorraine.fr/hal-01828247>

Submitted on 3 Jul 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-memoires-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>



2014-2015

MASTER FAGE

**Biologie et Ecologie pour la Forêt, l'Agronomie et la Gestion des
Ecosystèmes**

Spécialité

Fonctionnement et Gestion des Ecosystèmes

**Réponse de la photosynthèse du hêtre (*Fagus sylvatica*) à la sécheresse et à la
défoliation**

Steevensen **ALCIUS**

Mémoire de stage, soutenu à Nancy le 01/09/2015

Maitres de stage : Daniel **EPRON**, Professeur, Université de Lorraine

Caroline **PLAIN**, Ingénieure d'Etude, Université de Lorraine

Tuteur universitaire : François **LEBOURGEOIS**, Enseignant-chercheur, AgroParisTech

UMR1137 INRA-Université de Lorraine
Route d'Amance-54280 Champenoux, France

Remerciements

Je dois une reconnaissance particulière à Daniel Epron et à Caroline Plain, mes deux encadrants, pour m'avoir donné l'occasion de réaliser ce stage de recherche. Leur patience, leur attention et leurs remarques constructives m'ont été d'une aide de grande valeur.

Des mots de remerciements sont aussi adressés à tout le personnel du projet MEPiB-DEATH pour leur gentillesse.

Je ne pourrai pas oublier Valentin Deschins qui faisait son stage de M1 sur le dispositif. Je salue sa motivation et lui remercie pour son aide surtout quand il fallait « hisser » les chambres autour des arbres.

Merci à Jordan Bello, Lucas Schrepfer, Maxime Durand et à Guillaume Boulanger, mes collègues stagiaires qui ont accepté de m'aider sur le terrain pendant un après-midi d'été très chaud.

Enfin, un merci tout à fait spécial à Bruno Ferry qui m'a orienté dans mes choix académiques pendant cette année à Nancy.

Sommaire

Liste des tableaux et des figures.....	3
I-INTRODUCTION	4
1.1-Présentation de la structure d'accueil.....	4
1.2-Contexte et état de l'art	4
1.3- Objectifs et hypothèses	6
II-MATERIELS ET METHODES	6
2.1-Dispositif expérimental	6
2.2-Mesures et calculs réalisés	7
2.2.1- Mesures des flux de CO ₂	7
2.2.2-Calcul des flux de CO ₂ et de la photosynthèse nette à l'échelle de l'arbre.....	9
2.2.3- Echanges gazeux foliaires	9
2.2.3- Respiration à l'échelle de l'arbre	9
2.2.4-Surface foliaire	10
2.3- Simulation du rayonnement photosynthétiquement actif (PAR)	10
2.4- Analyses statistiques	10
III-RESULTATS	11
3.1- Dynamique saisonnière des flux de CO ₂	11
3.2- Surface foliaire	12
3.3- Respiration	12
3.4- Photosynthèse nette à l'échelle de l'arbre.....	13
3.5- Rayonnement photosynthétiquement actif absorbé	15
3.5-Photosynthèse foliaires	17
IV-DISCUSSION.....	18
V-Conclusion	20
VI- REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	21

Liste des tableaux et des figures

Liste des tableaux

Tableau 1- Distribution des arbres sélectionnés dans les traitements	7
Tableau 2- Moyenne et écart-type de l'efficacité d'utilisation de la lumière (LUE) par arbre dans chaque traitement	17

Liste des figures

Figure 1- Site expérimental et schéma du dispositif	7
Figure 2- Chambre de mesure installée autour d'un arbre avec les éléments du système	8
Figure 3- Evolution saisonnière des flux de CO ₂ par arbre dans chaque traitement	11
Figure 4- Surface foliaire moyenne par traitement	12
Figure 5- Respiration moyenne journalière par traitement	13
Figure 6- Evolution de la photosynthèse nette par arbre dans chaque traitement	14
Figure 7- Photosynthèse nette par arbre en fonction de la surface foliaire	15
Figure 8- Comparaison de la moyenne journalière du rayonnement photosynthétiquement actif absorbé (APAR) par les arbres par traitement	15
Figure 9- APAR moyen journalier par arbre en fonction de la surface foliaire	16
Figure 10- Relation entre la photosynthèse brute et le PAR absorbé dans chaque traitement	16
Figure 11- Photosynthèse foliaire moyenne par traitement	17

I-INTRODUCTION

1.1-Présentation de la structure d'accueil

Ce stage a été réalisé au sein l'équipe « *Fonctionnement Intégré de l'Arbre et de l'Ecosystème* (ARBECO) » de l'unité mixte de recherche « *Ecologie et Ecophysiologie Forestières* (UMR EEF-1137) ». Cette unité est constituée de personnels du centre de Nancy de l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) et de la Faculté des Sciences et Technologies de l'Université de Lorraine. Les activités de recherches menées par l'équipe ARBECO portent principalement sur les cycles d'eau et les bilans de carbone au niveau de l'arbre et de l'écosystème en général. Ce stage s'inscrit dans le cadre d'un projet du Labex ARBRE intitulé MEPIB-DEATH. C'est un projet porté par l'UMR EEF dans lequel intervient d'autres unités de recherche partenaires et dont l'objectif principal est de comprendre les processus morphologiques et physiologiques intervenant dans la mort du hêtre (*Fagus sylvatica*) suite à des contraintes hydriques et carbonées.

1.2-Contexte et état de l'art

Le réchauffement de la planète fait partie des grandes préoccupations actuelles. C'est un sujet palpitant d'intérêt et incontournable dans la gestion des ressources naturelles. L'augmentation de la concentration des gaz à effet de serre dans l'atmosphère s'avère être l'une des principales causes de ce réchauffement. Le Groupe Intergouvernemental des Experts sur l'évolution du Climat (GIEC) rapporte une augmentation en moyenne de 0.85°C de la température à la surface du globe entre 1880 et 2012 (GIEC, 2013). Ces experts prédisent un réchauffement pouvant aller jusqu'à 5.8 °C à la fin de ce siècle. A l'échelle locale, c'est la même tendance qui est observée notamment en France où, pour la période allant de 1956 à 1997, une augmentation de 1.6 °C et de 1.2°C des températures minimales a été enregistrée pour la saison estivale et pour toute l'année respectivement (Lebourgeois et al., 2001).

Ce phénomène s'accompagne de fortes modifications du régime des pluies. Celles-ci ne seraient pas uniformes sur toute la surface du globe, car les modèles du GIEC prédisent une augmentation potentielle de la moyenne annuelle des précipitations pour les régions de hautes latitudes et une diminution probable de ces dernières pour les régions humides de moyennes latitudes (GIEC, 2013). En Europe, une augmentation de 40% a été observée pour les précipitations dans la partie nord du continent. Toutefois, la partie sud est de plus en plus sèche avec une diminution des précipitations moyennes de plus de 20% (Klein Tank et al., 2002).

L'effet combiné de l'augmentation de la température et de la diminution des précipitations, induisant des sécheresses plus fréquentes et plus intenses, impacte considérablement la végétation et les écosystèmes forestiers. Les impacts du changement climatique sur les forêts sont relativement bien étudiés. D'un point de vue écologique, il a été prédit, à partir de modèles utilisant des paramètres climatiques, une modification fortement significative dans les aires de répartition de groupes d'essences forestières pour la fin du 21ème siècle (Badeau et al., 2007). Ainsi, les essences forestières françaises ont connu, à cause du réchauffement, un déplacement en altitude de 64.8 mètres avec une moyenne de 29.4 mètres par décennie pour la période de 1905 à 2005 (Lenoir et al., 2008). Ce réchauffement a aussi des conséquences sur la phénologie, Menzel et al. (2006) ont montré qu'il existe une avancée dans les dates de débournement, et de floraison, et un retard (quoique non significatif) dans la date de chute des feuilles.

A ces impacts sur la végétation, peuvent être ajoutés les multiples cas de baisse de productivité, de dépérissement ou de mortalité constatés dans les écosystèmes forestiers du fait des sécheresses et des fortes chaleurs. Plusieurs espèces végétales, continents et types de forêts en sont concernés (Allen et al., 2010). Cependant, il convient de signaler que la mortalité des arbres n'est pas due uniquement à ces facteurs abiotiques, mais aussi à l'interaction entre ces derniers et certains facteurs biotiques comme les attaques d'insectes et de maladies (Allen, 2009). En effet, après la canicule et la sécheresse de 2003, la productivité primaire de forêts européennes situées en régions tempérée et nord-méditerranéenne a été considérablement impacté de façon négative (Ciais et al., 2005). Il a été aussi rapporté une forte augmentation dans les taux de mortalité des forêts françaises faisant partie du réseau européen de suivi forestier (niveau 1) en 2004 (Bréda et al., 2006).

Face à ce constat, il s'avère important de se questionner sur les mécanismes physiologiques impliqués dans la mortalité des arbres. Deux hypothèses sont avancées dans la littérature : en cas de sécheresses intenses, les arbres meurent soit à cause d'un dysfonctionnement hydraulique soit à cause d'un épuisement des réserves carbonées (Sevanto et al., 2014 ; McDowell et al., 2008). Ces mécanismes sont interdépendants (McDowell et al., 2011). En effet en cas de déficit hydrique, la plante ferme ses stomates pour diminuer les pertes d'eau et limiter le risque de dysfonctionnement hydraulique, ce qui réduit du même coup l'entrée de CO₂ dans les feuilles, donc la photosynthèse (Rennenberg et al., 2006).

Le dysfonctionnement hydraulique survient quand il y a une embolie au niveau des vaisseaux du xylème. Lors d'une sécheresse sévère, une forte tension est exercée sur le xylème. Si la tension devient trop importante, et que la demande en eau au niveau de la canopée ne peut être satisfaite, les vaisseaux du xylème se remplissent d'air et sont donc incapables d'assurer l'alimentation en eau chez la plante (Cochard, 2006). Par contre, il y a une famine carbonée quand la photosynthèse est considérablement réduite du fait de la fermeture des stomates, alors qu'en même temps la respiration de maintenance suit son cours. Si la sécheresse perdure sur une longue durée, la plante puise alors dans ses réserves de carbone pour maintenir son métabolisme (Van der Molen et al., 2011). Le niveau de régulation stomatique chez une espèce la prédispose à une mort par embolie du xylème ou par faim de carbone. D'après McDowell et al. (2008), les espèces isohydriques qui ont une régulation stomatique très précoce en cas de stress hydrique sont susceptibles de mourir de faim de carbone, conséquence de la réduction de la photosynthèse. Tandis que, les espèces anisohydriques qui sont plus tolérantes à la sécheresse en maintenant leurs stomates ouverts sur une durée plus longue, s'exposent plus à l'embolie.

En cas de sécheresse étalée sur de longues durées, les arbres peuvent produire moins de feuilles ou réduire ponctuellement la quantité par une chute prématurée de celles-ci du fait d'une accélération de leur sénescence (Aussenac, 1978). Les sécheresses et les fortes chaleurs estivales sont généralement suivies de défoliation. Cette stratégie d'adaptation à la sécheresse peut potentiellement réduire l'assimilation de CO₂ dans la plante du même coup induire un stress carboné. En effet, une augmentation des pertes foliaires a été constatée de 2004 à 2007 (après la sécheresse de 2003) dans beaucoup de peuplements à travers l'Europe et sur beaucoup d'espèces (Bréda et Badeau, 2008).

Le hêtre est une espèce très présente dans les forêts en Europe. Selon Bastien et al. (2005), il est la deuxième essence de feuillus en France avec une superficie de 1.3 millions d'ha. Il est très peu répandu dans les zones plus continentales de l'Europe orientale, du fait qu'il nécessite un climat caractérisé par des étés humides et des hivers doux pour se développer (Packham et al., 2012). Toutefois, c'est une espèce qui s'avère être très sensible

à la sécheresse. Comparativement à d'autres espèces qui ont été suivies dans des sites forestiers européens un an après la sécheresse de 2003, Granier et al. (2007) ont trouvé que sa croissance a été la plus négativement impactée. Sa sensibilité à la sécheresse est si importante que la vulnérabilité à l'embolie, à l'absorption de nutriments et à la réduction de croissance est indifférente chez les adultes et chez les jeunes plants (Gessler et al., 2007). Bien que chez d'autres espèces et d'une manière générale, le déficit hydrique provoque des dégâts beaucoup plus importants dans les jeunes plantations que dans les peuplements adultes (Aussenac, 1978) parce qu'ils sont plus susceptibles d'être victimes d'attaques d'insectes et de maladies en cas de sécheresses et prolongées (Hanson et Weltzin, 2000). Le hêtre est donc une espèce intéressante pour la compréhension des mécanismes physiologiques pouvant conduire à une mort accrue chez un arbre en cas de sécheresse.

1.3- Objectifs et hypothèses

L'objectif principal de cette étude est de comprendre l'impact d'une sécheresse sur le bilan de carbone chez de jeunes hêtres. Plus spécifiquement, nous avons testé deux hypothèses :

- 1) La sécheresse diminue l'assimilation nette de carbone à l'échelle de l'arbre, et cette diminution dépend de l'intensité de la sécheresse. Lorsque celle-ci est très intense le bilan de carbone peut être nul ou négatif.
- 2) La diminution de l'assimilation nette de carbone résulte à la fois d'une diminution de la surface foliaire des arbres et donc du rayonnement photosynthétiquement actif absorbé par le feuillage, mais également d'une diminution de l'activité photosynthétique des feuilles. En cela, l'effet de la sécheresse est différent de celui d'une simple réduction de la surface foliaire telle qu'elle peut être obtenue par défoliation.

Pour tester ces hypothèses, nous avons mesuré et comparé la photosynthèse d'arbres entiers soumis à un stress hydrique plus ou moins intense et celle d'arbres défoliés à celle d'arbre témoin. L'activité photosynthétique foliaire a également été mesurée sur ces arbres ainsi que leur surface foliaire totale. Le rayonnement photosynthétiquement actif absorbé par chaque arbre a été simulé à l'aide du modèle MAESTRA.

II-MATERIELS ET METHODES

2.1-Dispositif expérimental

L'expérience a été menée sur de jeunes hêtres sélectionnés à partir de plusieurs populations-mères choisies suivant un gradient latitudinal en Lorraine. Ils ont été transplantés en 2008 sur le site expérimental de Champenoux dans six bâches de 24 mètres de long pour 1 mètre de large chacune et contenant 60 cm de sol. Un numéro allant de 1 à 6 a été attribué à chaque bâche. Le dispositif de plantation dans chaque bâche est de telle sorte que la plantation est très dense. Il y a trois lignes d'arbres par bâche avec une distance de 30 cm entre les lignes et de 42 cm entre les arbres d'une même ligne. Chaque arbre de la plantation ainsi créée est référencé avec un système de coordonnées X, Y. La plantation est surmontée d'un squelette métallique de 4 mètres de haut recouvert d'un toit (30X21 mètres) transparent en plexiglas. Des filets ont été aussi installés pour réduire l'arrivée des pluies latérales sur la plantation (Figure 1). En dessous du toit, il existe un poste météorologique

qui permet de suivre, à un pas de temps semi-horaire, le rayonnement global, la température ainsi que l'humidité de l'air.

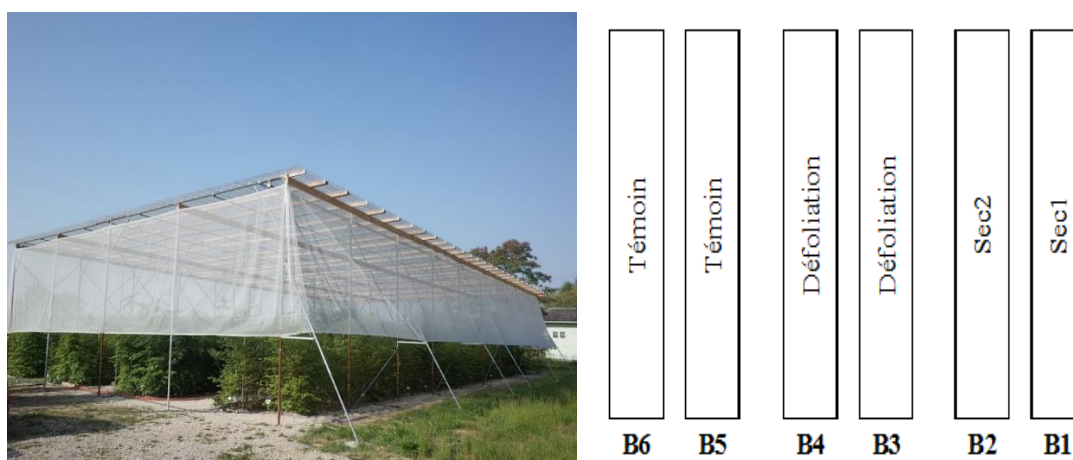


Figure 1- Site expérimental et schéma du dispositif

Les arbres ont été soumis à trois traitements (sécheresse, défoliation, témoin). Le traitement « sécheresse » est appliqué aux bâches B1 et B2. Du fait que la B1 soit en bordure de la plantation, elle reçoit un peu d'eau latéralement lors des précipitations, ce traitement est alors divisé en deux niveaux notés *sec1* pour la B1 et *sec2* pour la B2 où la sécheresse est plus intense (tableau 1). Dans les bâches B3 et B4, un stress carboné a été appliqué aux arbres, c'est le traitement *défoliation*. Pour cela, 75% des feuilles ont été enlevé en juin 2014 et en juin 2015 pour ces arbres. Il convient de préciser que les arbres défeuillés sont irrigués autant que pour les arbres du traitement *témoin* dans les bâches B5 et B6.

2.2-Mesures et calculs réalisés

2.2.1- Mesures des flux de CO₂

Les mesures de flux de CO₂ ont été faites à l'échelle de l'arbre. Un total de 12 arbres (A01 à A12) ont été suivis pour la période allant du 18 mars 2015 (avant débourrement et avant l'opération de défoliation de 2015) jusqu'au début du mois de juin 2015. Cependant dans ce rapport, seulement les données à partir du mois d'avril à juillet sont prises en compte. Le tableau suivant (Tableau 1) présente le numéro attribué à chaque arbre pour chaque traitement. A noter que sur une même ligne, il y a le numéro des arbres sur lesquels les flux de CO₂ ont été mesurés simultanément.

Tableau 1- Distribution des arbres sélectionnés dans les traitements

Traitements			
Sec1	Sec2	Défoliation	Témoin
A02 (-0.65)	A01 (-2.35)	A04 (-0.20)	A03 (-0.2)
A06 (-1.20)	A05 (-1.85)	A08 (-0.20)	A07 (-0.35)
A10 (-0.70)	A09 (-0.85)	A12 (-0.15)	A11 (-0.15)

Les chiffres entre parenthèses sont les potentiels hydriques de base mesurés le 28 mai pour l'arbre correspondant.

Les mesures d'échanges gazeux pour les arbres ont été faites à l'aide de quatre chambres cylindriques transparentes, étanches, en plexiglas, et de dimensions assez grandes soit de 2.45 mètres de haut et de 34 cm de diamètre pour pouvoir être placée autour des arbres. Chaque chambre est affectée à un traitement. Deux sondes ont été installées à la base de chacune des chambres. Ce sont : une sonde Vaisala CARBOCAP® GMP343 qui est un analyseur de gaz à infra-rouge (IRGA) mesurant la concentration en ppm du gaz carbonique à l'intérieur de la chambre et une sonde Vaisala HUMICAP® HMP45 qui mesure la température et l'humidité relative dans la chambre. En plus des sondes, il y a une ventilation mécaniquement contrôlé (VMC) qui purge l'air à l'intérieur de la chambre qui se dégage à travers un clapet situé à l'extrémité supérieur de la chambre. Le long de l'arbre sur lequel la chambre est placée, il y a 4 petits ventilateurs qui y sont accrochés qui permettent d'homogénéiser l'air à l'intérieur de la chambre quand celle-ci est fermée. Tous ces éléments sont reliés à un Campbell scientifique CR3000® qui enregistre les données mesurées à chaque seconde par les sondes.



Figure 2- Chambre de mesure installée autour d'un arbre avec les éléments du système

A- Sonde CO₂, B- Sonde d'humidité et de température, C :Point d'attache du VMC, D : Ventilateur accroché sur l'arbre

La chambre est commandée par un système automatique qui pilote son ouverture et sa fermeture. Quand la chambre est fermée les sondes mesurent, en ce qui les concerne chacune, la concentration en CO₂, la température et l'humidité relative toutes les secondes pendant 15 minutes. Donc, deux séries de mesures sont effectuées par heure. Après ces 15 minutes de mesure, la VMC se met en marche et déclenche l'ouverture du clapet situé au-dessus de la chambre pendant 15 minutes. Cependant, si l'humidité relative à l'intérieur de la chambre est égale à 95% et/ou si il y a une variation de +/- 100 ppm de la concentration en CO₂ les mesures s'arrêtent, et la chambre passe en mode « ouvert ».

2.2.2-Calcul des flux de CO₂ et de la photosynthèse nette à l'échelle de l'arbre

La méthode de régression (Steduto et al., 2002) a été employée pour calculer les flux de CO₂ à l'échelle de l'arbre. Cette méthode se base sur la variation de la concentration en CO₂ à l'intérieur de la chambre en fonction du temps ($\Delta C/\Delta t$). Cette variation correspond à la pente de l'équation de la droite de régression relative. Une pente négative se rapporte alors à une assimilation de CO₂ donc à la photosynthèse, tandis qu'une pente positive se réfère à la respiration. Ainsi, pour chaque série de mesure, la pente $\Delta C/\Delta t$ et la moyenne de la température à l'intérieur de la chambre étant déterminées, le flux de CO₂ a donc été calculé en utilisant la formule suivante :

$$F_{CO_2} = \frac{\Delta C}{\Delta t} \frac{PV}{RT}$$

où :

F_{CO_2} : est le flux de CO₂ dans la chambre ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$)

$\frac{\Delta C}{\Delta t}$: variation de la concentration en CO₂ dans la chambre en fonction du temps (ppm/s) ;

P : pression atmosphérique (102.2 kPa) ;

V : volume de la chambre (0.22m³) ;

R : constante universelle des gaz parfaits ($8.3 \times 10^{-3} \text{ m}^3\cdot\text{kPa}\cdot\text{mol}^{-1}\cdot\text{K}^{-1}$)

T : température moyenne à l'intérieur de la chambre (K)

La photosynthèse nette a été calculée en cumulant, sur une durée de 24, des flux de CO₂ estimés toutes les 30 minutes. Ce cumul qui prend en compte les flux positifs de la respiration ainsi que ceux négatifs de la photosynthèse brute donne une idée du bilan journalier (photosynthèse nette) à l'échelle de l'arbre.

2.2.3- Echanges gazeux foliaires

Les mesures d'échanges gazeux au niveau des feuilles ont été réalisées par Deschins (2015). Elles ont été faites à l'aide d'un LICOR 6400® couplé à une chambre LICOR 6400-02b ® permettant de contrôler l'intensité lumineuse. Trois feuilles à des étages différents au niveau du houppier des arbres A01 à A12 ont été choisies afin d'avoir une certaine variabilité dans les capacités photosynthétiques de ces dernières. Pour chacune de ces feuilles, trois mesures ont été réalisées et le calcul de la photosynthèse se base sur la différence de la concentration CO₂ de l'air entrant et sortant de la chambre.

2.2.3- Respiration à l'échelle de l'arbre

Pour étudier l'effet des traitements sur la respiration des arbres, la méthode empirique du Q₁₀ qui stipule qu'une augmentation de la température de 10°C pourrait doubler le taux de respiration a été appliquée pour estimer cette respiration. A partir des valeurs semi-horaires du rayonnement global sous le toit recouvrant la plantation, les flux diurnes ont été séparés de ceux nocturnes en considérant qu'un rayonnement global supérieur à l'unité ($RG > 1 \text{ J}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$) correspond au jour et qu'un rayonnement inférieur à cette même valeur ($RG < 1 \text{ J}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$) indique la période nocturne. Seulement les flux mesurés à partir du 15 mai

ont été considérés car à cette date le débourrement arrivait à terme et les feuilles ont atteint une certaine maturité. Ainsi, avec les données nocturnes (flux de CO₂ et température) une droite de régression exponentielle de type $y=ae^{bT}$ a été établie pour chaque arbre. Les formules suivantes ont été utilisées

$$Q_{10} = \exp(10 \cdot b)$$

$$Re = a \cdot Q_{10}^{T/10}$$

où a et b sont les constantes obtenues avec la régression exponentielle et T la température en °C. Les valeurs de Re (Respiration) ont été cumulées sur des périodes de 24 heures. Il convient de signaler que pour l'arbre A08, deux valeurs de Q₁₀ ont été calculées, correspondant respectivement à la période avant défoliation et après défoliation

2.2.4-Surface foliaire

Le houppier de chaque arbre suivi a été divisé en trois tiers. Toutes les feuilles ont été prélevées puis pesées pour avoir la masse totale des feuilles de l'arbre. Pour chaque tiers du houppier, un échantillon de vingt feuilles a été prélevé au hasard, puis pesé. La surface de cet échantillon de feuilles a été obtenue à l'aide d'un scan. La surface foliaire de l'arbre a été calculée à partir de la relation suivante :

$$\text{Surface foliaire totale} = \frac{\text{Surface foliaire échantillon} \times \text{Masse totale feuille}}{\text{Masse échantillon}}$$

2.3- Simulation du rayonnement photosynthétiquement actif (PAR)

La simulation du PAR absorbé par les arbres a été réalisée avec MAESTRA. MAESTRA est un modèle qui utilise des données sur la radiation et la physiologie des feuilles en vue de calculer l'absorption du rayonnement, la photosynthèse et la transpiration à l'échelle de l'arbre (Medlyn, 2004). Dans ce modèle, la canopée de la forêt est considérée comme un réseau de couronnes individuelles ayant chacune une dimension et une position spécifiques. Les simulations à pas de temps horaire sont faites sur des arbres ciblés, et sur une période (dates) choisie.

Des paramètres structuraux de la plantation ont été mesurés notamment la hauteur et le rayon des houppiers, la surface foliaire, la distribution des angles des feuilles. Ces données mesurées en 2014 (Abdennbi, 2014) ont aussi permis de caractériser la distribution verticale et horizontale des feuilles dans le houppier. Les variables météorologiques mesurées sous le toit de la pépinière ont aussi été utilisées. Ce sont entre autres, le rayonnement global, la température de l'air et l'humidité relative. Seulement les arbres A01 à A12 ont été ciblés lors des simulations faites pour la période allant du 15 mai au 3 juillet. Le PAR absorbé obtenu par le modèle pour chaque arbre a été cumulé sur des périodes de 24 heures, elles-mêmes identiques aux périodes de calculs de photosynthèses nettes mesurées.

2.4- Analyses statistiques

Le logiciel R version 3.1.1 a été utilisé pour faire les tests statistiques. Les données ont été soumises à des analyses de variance à un facteur uniquement ou dans certains cas, la surface foliaire a été ajoutée comme variable explicative. Le test de Tukey utilisant le package *agricolae* a été utilisé pour faire les comparaisons multiples de moyennes.

III-RESULTATS

3.1- Dynamique saisonnière des flux de CO₂

Les flux des CO₂ mesurés à l'échelle des arbres pour les 4 traitements ont varié au cours de la saison. Les valeurs négatives correspondent à l'assimilation de CO₂ tandis que les valeurs positives renseignent sur la respiration. Les arbres de tous les traitements ont eu des flux de CO₂ faibles jusqu'au 20 avril qui, en valeur absolue, varient de 0.20 à 0.38 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$, de 0.05 à 0.10 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$, de 0.23 à 0.16 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ et de 0.04 à 0.38 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ respectivement pour les traitements *sec1*, *sec2*, *défoliation* et *témoin* (Figure 3).

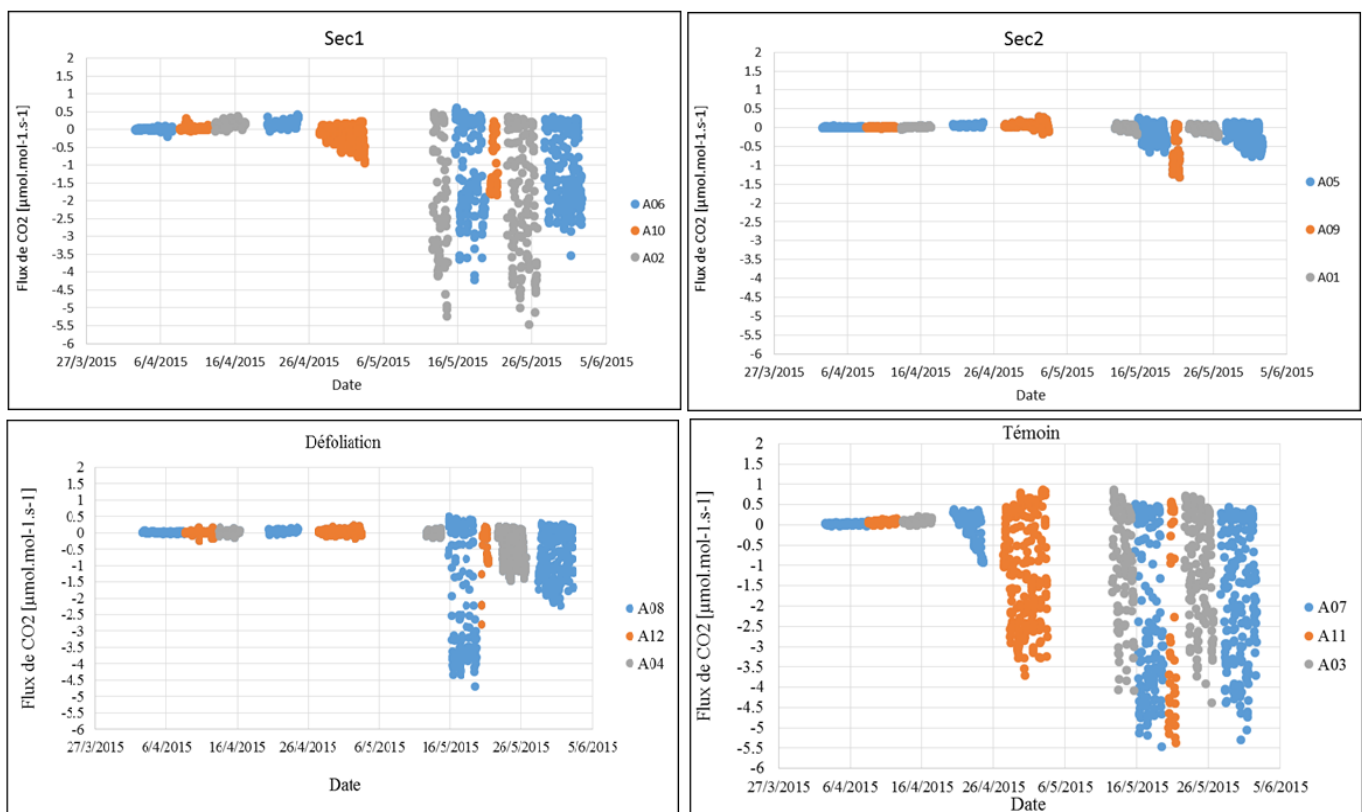


Figure 3-Evolution saisonnière des flux de CO₂ par arbre dans chaque traitement

Toutefois, des flux plus élevés pour cette période ont été mesurés dans les traitements *témoin* et *sec1*. Vers 26 avril, cette tendance est restée la même pour les arbres de ces deux traitements (*sec1* et *témoin*), où les flux négatifs ont atteint des valeurs de $5.5\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ qui résulte d'une assimilation de CO₂ plus importante pour ces traitements. L'assimilation a commencé bien avant le 26 avril pour l'arbre A07 du traitement *témoin* par rapport aux arbres A05, A06, et A08.

L'évidence de la variation des flux du fait de la défoliation peut être appréciée au niveau de l'arbre A08 qui a été suivi avant débourrement et avant défoliation. Après le 26 avril, l'assimilation qui était plus importante du fait de l'apparition des feuilles, a diminué pour les mesures faites après le 27 mai date à laquelle il a été défeuillé (Figure 3). Il est aussi important de signaler que, sur toute la saison de mesure, les flux sont relativement plus faibles, en valeur absolue, dans le traitement *sec2*.

3.2- Surface foliaire

Les surfaces foliaires moyennes des arbres mesurés ont varié de 0.19 m² à 0.88 m² entre les traitements. L'analyse de variance à un seul facteur réalisée pour ce paramètre a mis en évidence l'effet des traitements (p-value=0.0018). Les arbres soumis à la plus forte sécheresse (*sec2*) et ceux qui sont défeuillés avaient les surfaces moyennes les plus faibles, soit de 0.19 et de 0.21 m² respectivement (figure 4).

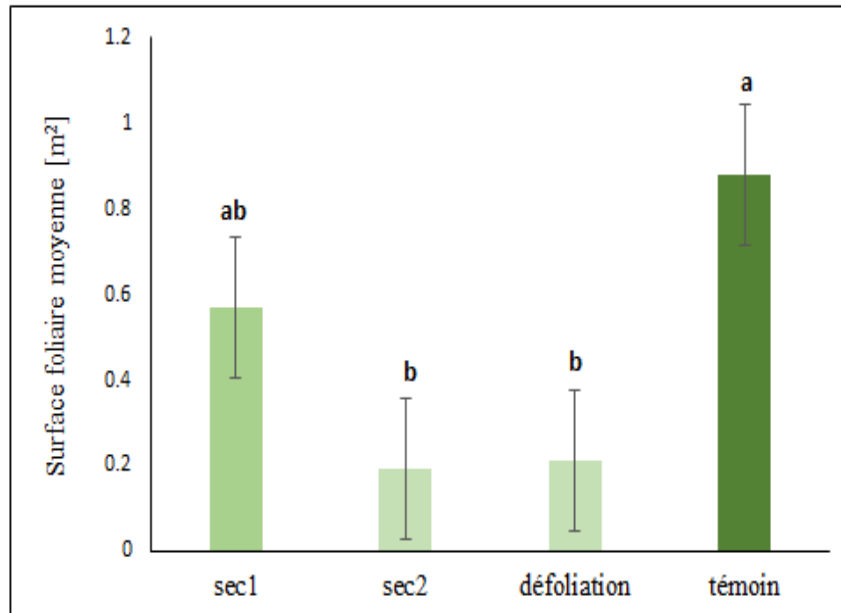


Figure 4-Surface foliaire moyenne par traitement

Les traitements accompagnés d'une même lettre ne sont pas significativement différents

Au seuil $\alpha=5\%$, aucune différence significative n'est observée entre ces deux traitements. Pour le traitement *sec1*, une surface foliaire moyenne de 0.57 m² a été trouvée. Il n'y avait aucune différence significative entre ce traitement et les traitements *défoliation* et *sec2*. Les arbres *témoin*, avec une moyenne de 0.88 m² n'étaient pas différents statistiquement des arbres du traitement *sec1*.

3.3- Respiration

La figure 5 présente la respiration moyenne journalière de chaque traitement. Une valeur de 61 mmol.jour⁻¹ a été trouvée pour les arbres du traitement *témoin*. Ces arbres avaient une respiration significativement plus élevée que ceux des trois autres traitements où des moyennes non différentes statistiquement de 30 mmol.jour⁻¹ (*sec1*), 20 mmol.jour⁻¹ (*défoliation*) et de 12 mmol.jour⁻¹ (*sec2*) ont été enregistrées.

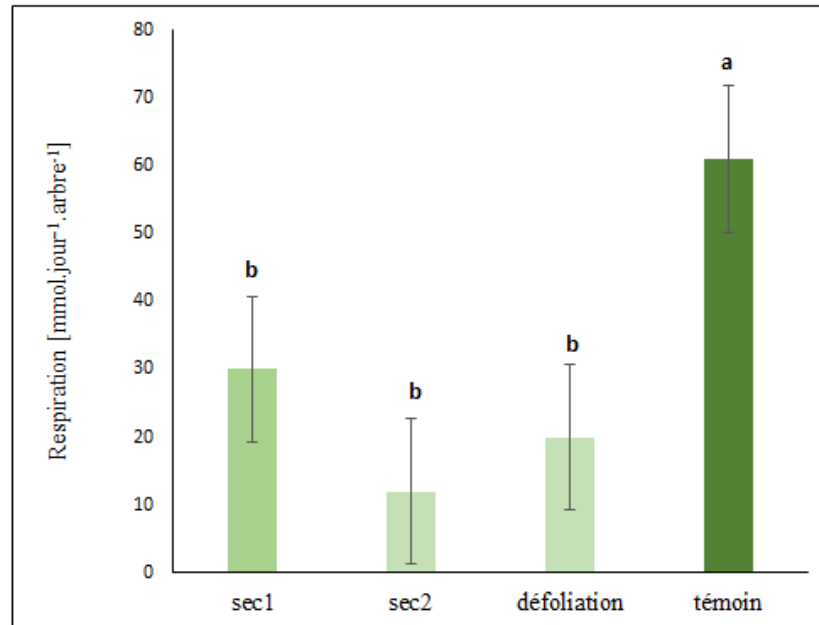


Figure 5-Respiration moyenne journalière par traitement

Les traitements accompagnés d'une même lettre ne sont pas significativement différents

3.4- Photosynthèse nette à l'échelle de l'arbre

La figure 6 montre la variation de la photosynthèse nette avec le temps pour tous les arbres des quatre traitements. La photosynthèse nette devient plus importante avec le débourrement. Des valeurs plus faibles ne dépassant pas $25 \text{ mmolCO}_2 \cdot \text{jour}^{-1} \cdot \text{arbre}^{-1}$ ont été trouvées pour les arbres soumis à la sécheresse la plus intense (*sec2*) à l'exception de l'arbre *A09*. L'arbre *A08* du traitement *défoliation* a connu une baisse considérable de la photosynthèse nette passant des valeurs comprises entre 129 et $146 \text{ mmolCO}_2 \cdot \text{jour}^{-1} \cdot \text{arbre}^{-1}$ pour la période allant du 16 au 19 mai à des valeurs variant de 39 à $64 \text{ mmolCO}_2 \cdot \text{jour}^{-1} \cdot \text{arbre}^{-1}$ pour la période de 29 mai à 2 juin (figure 6). D'une manière générale, les arbres *témoin* ont eu des bilans nets de carbone apparemment plus importants que les arbres des autres traitements.

L'analyse de covariance pour la photosynthèse nette des différents traitements mesurée pour la période du 18 mai (débourrement complet et feuilles matures) au 2 juin avec la surface foliaire de chaque arbre comme variable explicative complémentaire a montré une différence marquée de la photosynthèse nette entre les traitements avec un $p\text{-value} < 0.001$. Il n'y avait aucun effet additionnel de la surface foliaire sur la photosynthèse nette ($p\text{-value} = 0.51$).

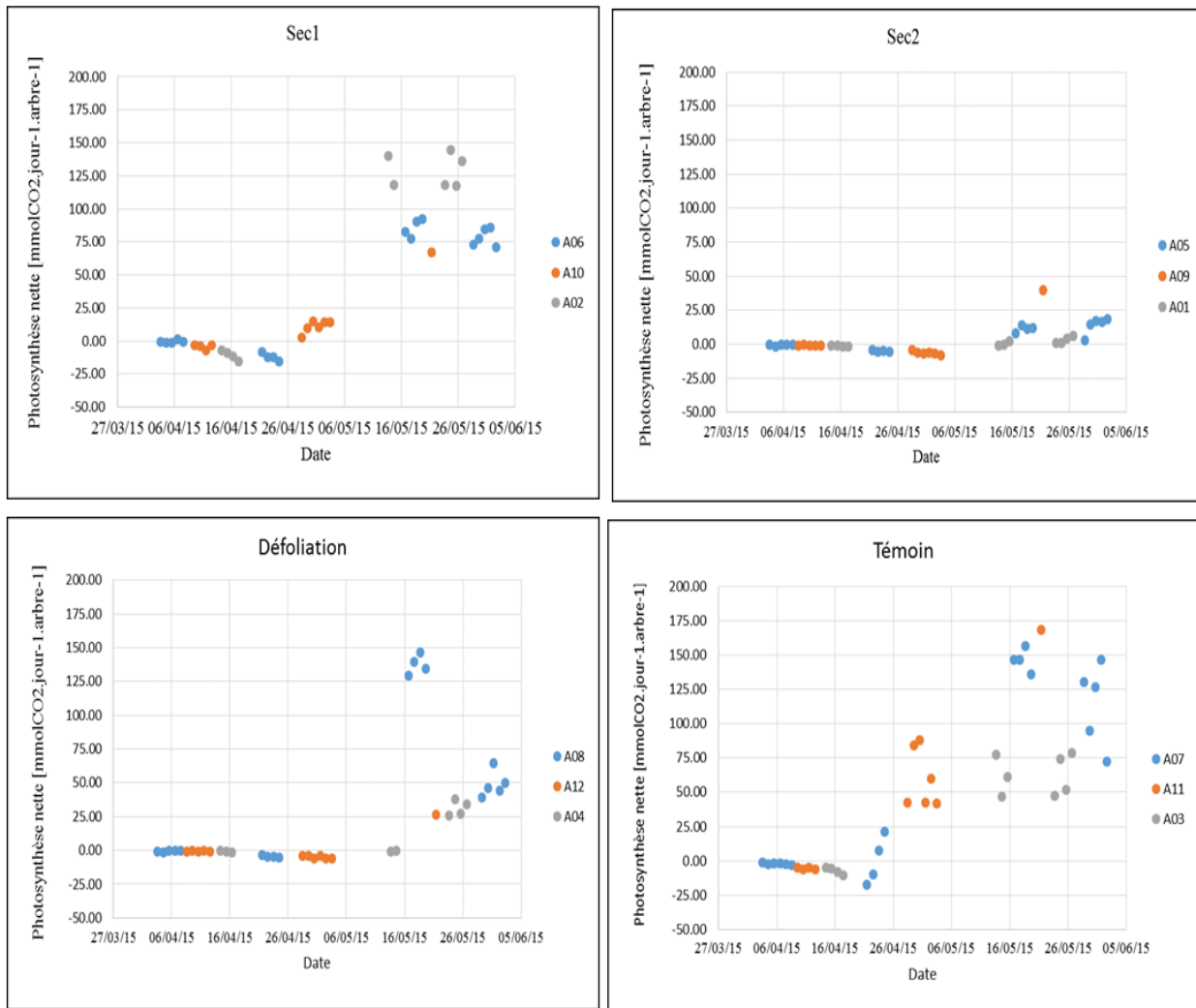


Figure 6- Evolution de la photosynthèse nette par arbre dans chaque traitement

La figure suivante (Figure 7) présente la variation de la photosynthèse nette par arbre par traitement pour la période précitée en fonction de la surface foliaire. Les arbres des traitements *sec2* et *défoliation* pour lesquels les surfaces foliaires les plus faibles ont été trouvées, avaient un bilan net de carbone inférieur à ceux des deux autres traitements. Cependant, l'arbre *A12* ayant la plus grande surface foliaire parmi les autres arbres défeuillés avait aussi une photosynthèse nette inférieure aux autres arbres de ce traitement. C'est même constat qui a été fait pour les arbres *A03* et *A07* du traitement *témoin* et les arbres *A06* et *A02* du traitement *sec1*. Les arbres *A03* et *A07* ont des surfaces foliaires respectives de 0.92 m^2 et de 0.66 m^2 et inversement des photosynthèses nettes variant de 47 à $79 \text{ mmolCO}_2 \cdot \text{jour}^{-1}$ et de 73 à $157 \text{ mmolCO}_2 \cdot \text{jour}^{-1}$ (Figure 7).

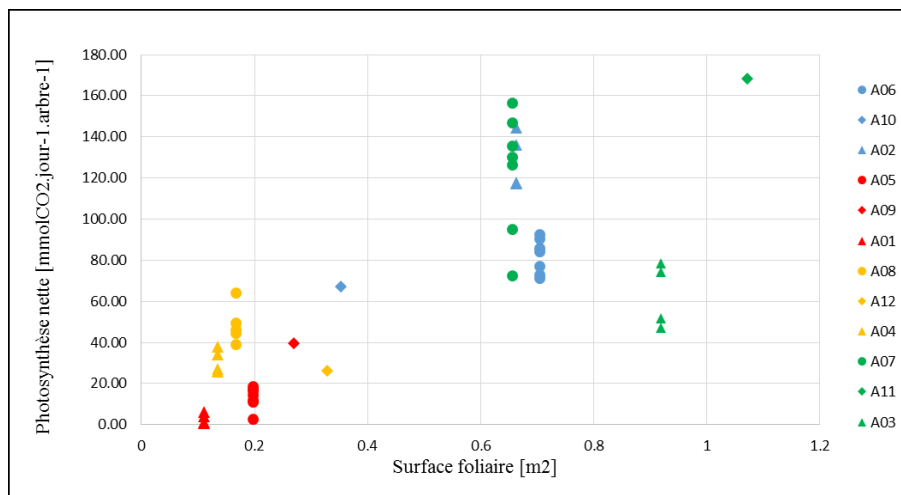


Figure 7- Photosynthèse nette par arbre en fonction de la surface foliaire

Les points en bleu : arbres du traitement *sec1*, rouge : arbres du traitement *sec2*, jaune : arbre du traitement *défoliation*, vert : arbres du traitement *témoin*. Les points de formes identiques correspondent aux arbres suivis en même temps.

3.5- Rayonnement photosynthétiquement actif absorbé

Les moyennes journalières du rayonnement absorbé par chaque arbre simulé par MAESTRA pour la période allant du 17 mai au 2 juin étaient de 0.51 MJ/jour pour les arbres du traitement *sec2*, de 0.64 MJ/jour pour ceux qui ont été défeuillés, de 1.67 MJ/jour et de 1.84 MJ/jour pour les traitements *témoin* et *sec1* respectivement (Figure 8). Il y a un effet traitement et surface foliaire (p -value=0.030 et 0.029). Les arbres soumis à la sécheresse la moins intense avaient une absorption moyenne significativement plus élevée que ceux où la sécheresse était plus sévère. Cependant, il n'y avait aucune différence significative entre les traitements *sec1*, *témoin*, et *défoliation* au seuil $\alpha=0.05$.

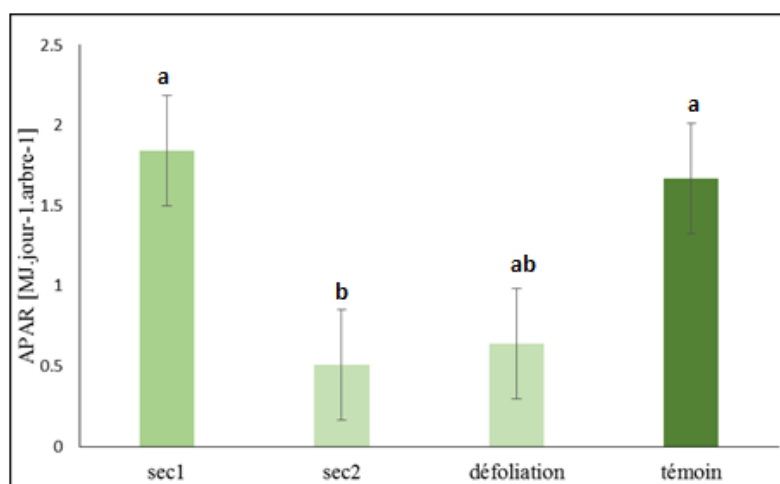


Figure 8- Comparaison de la moyenne journalière du rayonnement photosynthétiquement actif absorbé (APAR) par les arbres par traitement

Les traitements accompagnés d'une même lettre ne sont pas significativement différents

La figure 9 présente la relation entre la surface foliaire de chaque arbre et son rayonnement photosynthétiquement actif absorbé (APAR) absorbé en moyenne par jour pour la période du 18 mai au 2 juin. Le rayonnement absorbé augmente avec la surface foliaire des arbres de chaque traitement pris séparément. Les arbres des traitements *sec2* et *défoliation* qui avaient les surfaces foliaires les plus faibles présentaient aussi les valeurs moyennes de APAR les plus faibles variant de 0.22 à 0.70 MJ.jour⁻¹.arbre⁻¹ (*sec2*) et de 0.30 à 0.97 MJ.jour⁻¹.arbre⁻¹ (*défoliation*).

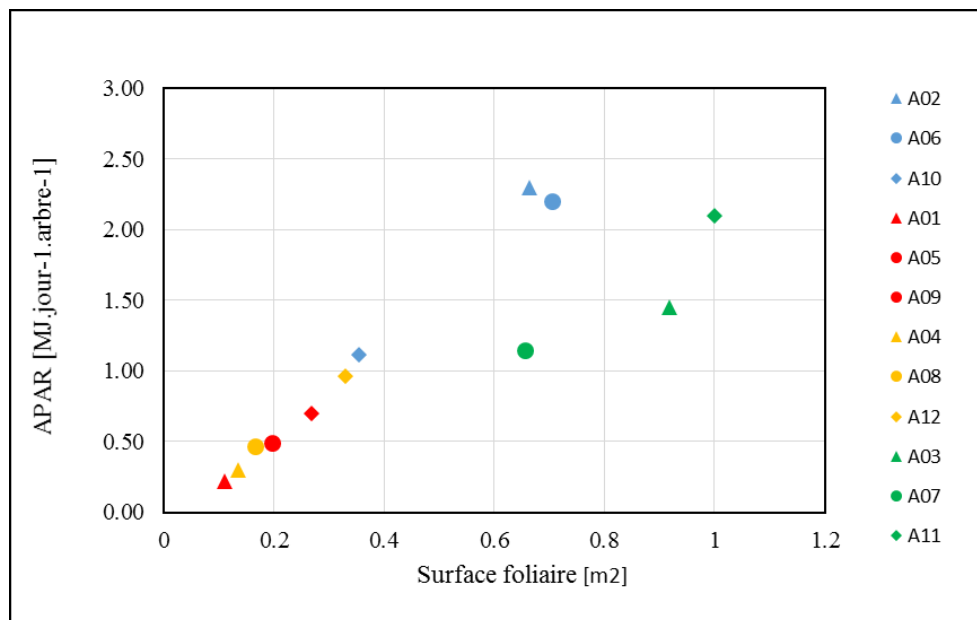


Figure 9- APAR moyen journalier par arbre en fonction de la surface foliaire

Les points en bleu : arbres du traitement *sec1*, rouge : arbres du traitement *sec2*, jaune : arbre du traitement *défoliation*, vert : arbres du traitement *témoin*. Les points de formes identiques correspondent aux arbres suivis en même temps

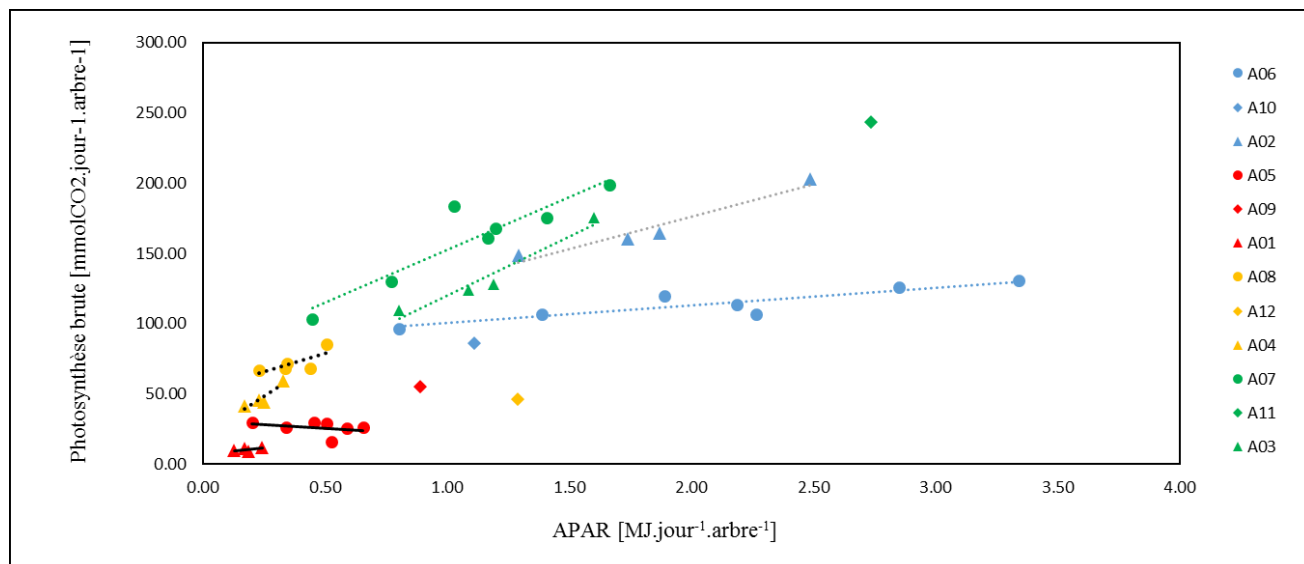


Figure 10- Relation entre la photosynthèse brute et le PAR absorbé dans chaque traitement

Les points en bleu : arbres du traitement *sec1*, rouge : arbres du traitement *sec2*, jaune : arbre du traitement *défoliation*, vert : arbres du traitement *témoin*. Les points de formes identiques correspondent aux arbres suivis en même temps.

Les arbres des traitements *témoin* et *sec1* avaient une photosynthèse brute supérieure aux arbres soumis à la sécheresse la plus intense (*sec2*) et à ceux qui ont été défeuillés. Elle variait dans les intervalles de 86 à 203 $\mu\text{molCO}_2.\text{jour}^{-1}$ pour le traitement *sec1*, de 104 à 243 pour le traitement *témoin*, de 9 à 55 et de 41 à 86 pour les traitements *sec2* et *défoliation* respectivement (Figure 10). L'efficacité d'utilisation de la lumière (LUE) calculée en faisant le rapport de la photosynthèse brute sur l'APAR, présentait des valeurs moyennes exprimées en $\mu\text{molCO}_2.\text{MJ}^{-1}$ plus élevées pour les traitements *défoliation* et *témoin* mais encore plus prononcées chez les arbres témoins (Tableau 2).

Tableau 2- Moyenne et écart-type de l'efficacité d'utilisation de la lumière (LUE) par arbre dans chaque traitement

Traitement	Arbre	LUE (Moyenne \pm E.T)
Sec1	A02	94.1 \pm 14.6
	A06	63.2 \pm 28.1
Sec2	A01	60.2 \pm 14
	A05	65.9 \pm 38.9
Défoliation	A04	199.2 \pm 30.6
	A08	204.7 \pm 53
Témoin	A03	117.7 \pm 13.3
	A07	157.3 \pm 39.3

3.5-Photosynthèse foliaire

Les photosynthèses foliaires mesurées par Deschins (2015) étaient en moyenne plus élevées dans le traitement *défoliation* ($11.4 \mu\text{molCO}_2.\text{m}^2.\text{s}^{-1}$) et plus faible dans le traitement *sec2* ($2.5 \mu\text{molCO}_2.\text{m}^2.\text{s}^{-1}$). Le traitement *sec2* était significativement différent des traitements *défoliation* et *témoin* ($9.5 \mu\text{molCO}_2.\text{m}^2.\text{s}^{-1}$). Cependant, aucune différence significative n'a été trouvée entre les traitements *sec1* ($7.9 \mu\text{molCO}_2.\text{m}^2.\text{s}^{-1}$), *défoliation* et *témoin* (Figure 11).

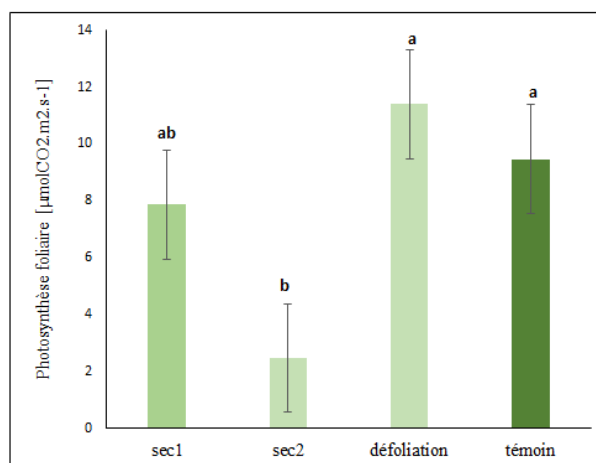


Figure 11-Photosynthèse foliaire moyenne par traitement

Les traitements accompagnés d'une même lettre ne sont pas significativement différents

IV-DISCUSSION

La phénologie pilote en grande partie la dynamique des flux de CO₂ au niveau de la plantation. Des valeurs plus importantes de flux ont été enregistrées vers la fin du mois d'avril (Figure 3). Ce résultat peut être expliqué par l'apparition des feuilles chez le hêtre qui est caractérisé par un début de débourrement vers la deuxième quinzaine du mois d'avril (Lebourgeois et al., 2002). Cette dynamique saisonnière a été aussi relatée par Granier et al. (2000) qui ont trouvé un pic d'assimilation (flux de CO₂ négatifs) entre les 140^{ème} et 160^{ème} jours de l'année où leur étude a été menée. Cet intervalle correspond à la période allant de mi-mai à mi-juin. Une telle tendance a également été trouvée dans le cadre de notre étude aussi bien pour les flux de CO₂ que pour la photosynthèse nette dans tous les traitements à cette même période (Figure 3 et Figure 6). Cela pourrait être dû à l'amélioration de la capacité photosynthétique des feuilles du fait de leur maturité. En effet, pour beaucoup d'espèces de zones tempérées, les variations de l'assimilation de CO₂ sont plus importantes pendant la saison de végétation (Morecroft et Roberts, 1999 cités par Lebaube, 2001).

Globalement, la photosynthèse nette restait beaucoup plus faible sur toute la saison pour les arbres soumis à la plus intense sécheresse (*sec2*) par rapport aux arbres des autres traitements.

- *Impact de la sécheresse sur la surface foliaire des arbres*

Les arbres du traitement *sec2* ont des surfaces foliaires moyennes inférieures aux arbres du traitement *sec1* (quoique non différent statistiquement) mais significativement inférieur aux arbres du traitement *témoin* et par conséquent. Les potentiels hydriques de base mesurés montraient un déficit hydrique plus important dans le traitement *sec1*, la diminution de la surface foliaire est donc d'autant plus forte que le déficit hydrique est plus important (figure 4). De tels résultats sont rapportés dans la littérature où des recherches ont montré que le déficit hydrique réduit la croissance et l'allocation de matière sèche à la biomasse foliaire (Fisher et al., 2007 et Kull et al., 1999). Il peut induire une réduction de la surface foliaire tant chez le hêtre que chez le chêne pédonculé (van Hees, 1997). Le niveau de sécheresse imputé à ces arbres était suffisant pour impacter leur croissance. Fotelli et al., (2002) ont montré que la croissance du hêtre est fortement réduite quand le potentiel hydrique du sol à -0.4MPa.

- *Impact de la sécheresse et de la défoliation sur l'activité photosynthétique des feuilles*

A l'échelle foliaire, la photosynthèse était supérieure dans le traitement *défoliation* et plus faible dans le traitement *sec2* (Figure 11). La sécheresse et la défoliation influencent différemment la photosynthèse au niveau des feuilles. Celle-ci diminue en cas de sécheresse et augmente en cas de défoliation. La sécheresse est susceptible d'affecter le processus biochimique de la photosynthèse surtout en ce qui concerne l'activité du Rubisco (Rennenberg et al., 2006). Toutefois, la réduction de la photosynthèse des feuilles des arbres du traitement *sec2* n'est pas aussi forte que celle trouvée par Gallé et Feller (2007). Ces auteurs ont enregistré des valeurs inférieures à 0.5 $\mu\text{molCO}_2.\text{m}^2.\text{s}^{-1}$ pour des feuilles de jeunes hêtres de 4 ans soumis à une sécheresse expérimentale

Quant au traitement *défoliation*, la photosynthèse à l'échelle des feuilles est plus proche de celle des arbres témoins. Selon Pinkard et al. (2007), l'assimilation de CO₂ au niveau de feuilles peut varier avec la fréquence et l'intensité de la défoliation. En cas de sécheresse la perte des feuilles peut entraîner une stratégie de remobilisation des nutriments au

niveau de l'arbre (Munné-Bosch et Alegre, 2004). Cette remobilisation peut être traduite par une adaptation de la photosynthèse foliaire pour pallier à ce manque de carbone dû au fait d'avoir une densité foliaire moins importante qu'avant la défoliation. Un tel cas a été trouvé pour l'eucalyptus par Barry et al. (2013).

- *Absorption du rayonnement photosynthétiquement actif entre les traitements et entre arbre d'un même traitement*

La photosynthèse faible photosynthèse foliaire mais également la faible surface foliaire permettent d'expliquer les photosynthèses nettes faibles à l'échelle de l'arbre pour le traitement *sec2* (Figure 4 et Figure 8). C'est n'est pas tout à fait le cas pour le traitement *défoliation* où la photosynthèse foliaire est certes plus élevée, mais le bilan carboné à l'échelle de l'arbre était plutôt proche de celui des arbres soumis à la sécheresse la plus intense et qui ont une surface de feuilles aussi faibles que les arbres défeuillés. Le rayonnement absorbé par les arbres dans ces deux traitements ne sont pas différent (Figure 8). Mais la variation de la photosynthèse brute en fonction du rayonnement qui est plus importante pour les arbres défeuillés se rapproche beaucoup plus des arbres témoins que ceux des traitements *sec1* et *sec2*. Les arbres défeuillés ont une meilleure efficacité d'utilisation de lumière non pas à cause de leur surface foliaire mais plutôt à cause de l'activité photosynthétique de leurs feuilles.

Il y a une forte relation entre la surface foliaire et le APAR (Figure 9). Cette relation diffère suivant l'échelle considérée (échelle de l'arbre ou échelle du peuplement). Si chaque traitement est considéré comme un petit peuplement à part entière, il a tout de même été constaté dans nos résultats que le traitement *témoin*, avec une surface foliaire moyenne d'environ 50% plus élevée que le traitement *sec1*, absorbe par contre moins de lumière en moyenne (quoique non significatif statistiquement), soit une différence de 0.17 MJ/jour. En effet, la différence dans l'APAR au niveau des peuplements dépend de certains paramètres structuraux propres à chacun des peuplements dont entre autres la distance entre les houppiers (Binkley et al., 2011). Dans le traitement témoin, les arbres témoins ont leur surface des feuilles distribuée sur des couronnes plus étalée ce qui crée un effet d'auto-ombrage plus prononcé ce qui diminue l'interception du rayonnement. L'effet de l'auto-ombrage sur l'interception du rayonnement a été vérifiée pour des espèces comme l'eucalyptus et l'épicéa commun (Forrester et al., 2013 et Gspaltl et al., 2013).

Les arbres *A06* et *A02* du traitement *sec1* ont des surfaces foliaires respectives de 0.70 et de 0.35 m² pour des absorptions moyennes de 2.10 et de 1.11 MJ.jour⁻¹.arbre⁻¹ (Figure 10). Une telle tendance a été trouvée pour *Eucalyptus grandis* par Campoe et al. (2013). Toutefois, le traitement *témoin* qui a presque deux fois plus de feuilles en moyenne que le traitement *sec1* n'a pas une absorption moyenne deux fois plus élevée comme c'est le cas des arbres *A06* et *A02*. Le raisonnement sur l'augmentation de l'absorption avec la surface foliaire doit se faire soit à l'échelle du peuplement ou à l'échelle des arbres entre les peuplement. Car, une différence de 50% de la surface foliaire entre deux peuplements n'aura pas la même influence sur l'absorption de la lumière comme une différence de 50% de la surface foliaire entre deux arbres dans un même peuplement (Binkley et al., 2011).

V-Conclusion

Cette expérience aura permis de comprendre l'influence d'un stress hydrique et d'une défoliation sur le bilan net de carbone sur des hêtres. Nous avons mesuré la photosynthèse à l'échelle de la feuille et des arbres, et simulé l'interception du rayonnement photosynthétiquement actif. Les arbres soumis à une sécheresse présentaient un bilan net de carbone plus faible que les arbres témoins. Le stress hydrique a diminué la surface foliaire et du même coup l'interception du rayonnement photosynthétiquement actif et aussi l'activité photosynthétique au niveau des feuilles. L'impact de la sécheresse sur le bilan de carbone s'avérait d'autant plus fort que le stress hydrique est intense. Quant à la défoliation, elle n'a pas eu d'impact négatif sur la photosynthèse foliaire. Mais à l'échelle de l'arbre, le bilan carboné plus faible trouvé pour les arbres défeuillés que pour les arbres témoins est expliqué par une diminution de l'absorption du rayonnement photosynthétiquement actif du fait de la réduction de la quantité de feuilles.

Vue la présence importante du hêtre dans les forêts françaises et européennes, il est donc nécessaire de pouvoir prédire sa place dans les peuplements susceptibles d'être impactés par les sécheresses futures. En effet, il serait intéressant d'étaler les stress hydriques et carbonés sur de longues durées afin de pouvoir identifier un niveau de stress pouvant induire un non-retour de la vitalité et donc la mortalité.

VI- REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abdennbi, K., 2014. Paramétrage d'un modèle d'interception du rayonnement et de photosynthèse chez le hêtre : distribution de la surface des feuilles et des angles foliaires. Mémoire de Master I, Master FAGE-Spécialité FGE Université de Lorraine-Nancy, 15p.
- Allen, C.D., 2009. Le dépérissement dû au climat: un phénomène planétaire croissant. *Unasylva* **231/232(60)**, 43-49.
- Allen, C.D., Macalady, A., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Venetier, M., Gonzales, P., Hogg, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Fensham, R., Zhang, Z., Kitzberger, T., Lim, J.-H., Castro, J., Running, S.W., Allard, G., Semerci, A., Cobb, N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* **259**, 660-684
- Aussenac, G., 1978. La sécheresse de 1976: Influence des déficits hydriques sur la croissance des arbres forestiers. *Revue Forestière Française* **30(2)**, 103-114.
- Badeau, V., Dupouey, J.-L., Cluzeau, C., Drapier, J., 2007. Aires potentielles de répartition des essences forestières d'ici 2100. *Rendez-vous techniques de l'ONF, hors série « Forêts et milieux naturels face aux changements »* **3**, 62-66.
- Barry, K.M., Pinkard, E.A., 2013. Growth and photosynthetic responses following defoliation and bud removal in eucalypts. *Forest Ecology and Management* **293**, 9-16.
- Bastien, Y., Hein, S., Chavane, A., 2005. Sylviculture du hêtre : contraintes, enjeux, orientations de gestion. *Revue Forestière Française* **52(2)**, 111-122.
- Binkley, D., Campoe, O.C., Gspalt, M., Forrester, D.I., 2011. Light absorption and use efficiency in forests: why patterns differ for tree and stands. *Forest Ecology and Management* **288**, 5-13.
- Bréda, N., Badeau, V., 2008. Forest tree responses to extreme drought and some biotic events : towards a selection according to hazard tolerance ? *C. R. Geoscience* **340**, 651-662.
- Bréda, N., Huc, R., Granier, A., Dreyer, E., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought : a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann. For. Sci.* **63**, 625-644.
- Campoe, O., Stape, J.L., Nouvellon, Y., Laclau, J.-P., Bauerle, W.L., Binkley, D., 2010. Wood production and light use efficiency by Eucalyptus trees across a productivity gradient in Sao Paulo State. Brazil. *Forest Ecology and Management* **288**, 14-20.
- Ciais, P., Reichstein, M., Viovy, N., Granier, A., Ogee, J., Allard, V., Aubinet, M., Buchmann, N., Bernhofer, C., Carrara, A., Chevallier, F., De Noblet, N., Friend, A.D., Friedlingstein, P., Grunwald, T., Heinesch, B., Keronen, P., Knohl, A., Krinner, G., Loustau, D., Manca, G., Matteucci, G., Miglietta, F., Ourcival, J.M., Papale, D., Pilegaard, K., Rambal, S., Seufert, G., Soussana, J.F., Sanz, M.J., Schulze, E.D., Vesala, T., Valentini, R., 2005. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* **437**, 529-533.

- Cochard, H., 2006. Cavitation in trees. *C. R. Physique* **7**, 1018-1026.
- Deschins, V., 2015. Réponse de la photosynthèse du hêtre à la sécheresse et à la défoliation. Mémoire de Master I, Master FAGE-Spécialité FGE Université de Lorraine-Nancy, 15p.
- Fisher, R.A., Williams, M., Da Costa, A.L., Malhi, Y., Da Costa, R.F., Almeida, S., Meir, P., 2007. The response of an Eastern Amazonian rain forest to drought: results and modelling analyses from a throughfall exclusion experiment. *Global Change Biology* **13** 2361-2378.
- Forrester, D.I., Collopy, J.J., Baker, T.G., 2013. Thinning, pruning and fertiliser change the use and use-efficiencies of light and water in *Eucalyptus nitens*. *Forest Ecology and Management* **288**, 21-30.
- Fotelli NM, Rennenberg H, Geßler A (2002) Effects of drought on the competitive interference of an early successional species (*Rubus fruticosus*) on *Fagus sylvatica* L. seedlings: ¹⁵N uptake and partitioning, responses of amino acids and other N compounds. *Plant Biol.* **4**, 311–320.
- Gallé, A., Feller, U., 2007. Changes of photosynthetic traits in beech saplings (*Fagus sylvatica*) under severe drought stress and during recovery. *Physiologia Plantarum* **131**, 412-421.
- GIEC, 2013. Résumé à l'intention des décideurs, Changements climatiques 2013: Les éléments scientifiques. Contribution du Groupe de travail I au cinquième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat [sous la direction de Stocker, T.F., D. Qin, G.K. Plattner, M. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex et P.M. Midgley]. Cambridge University Press, Cambridge, Royaume-Uni et New York (État de New York), États-Unis d'Amérique.
- Granier, A., Ceschia, E., Damesin, C., Dufrêne, E., Epron, D., Gross, P., Lebaube, S., Le Dantec, V., Le Goff, N., Lemoine, D., Lucot, E., Ottorini, J.M., Pontailler, J.Y., Saugier, B., 2000. The carbon balance of a young beech forest. *Functional Ecology* **14**, 312-325.
- Granier, A., Reichstein, M., Bréda, N., Janssens, I.A., Falge, E., Ciais, P., Grünwald, T., Aubinet, M., Berbigie, P., Bernhofer, C., Buchmann, N., Facini, O., Grassi, G., Heinesch, B., Ilvesniemi, H., Keronen, P., Knohl, A., Köstner, B., Lagergren, F., Lindroth, A., Longdoz, B., Loustau, D., Mateus, J., Montagnani, L., Nys, C., Moors, E., Papale, D., Peiffer, M., Pilegaard, K., Pita, G., Pumpanen, J., Rambal, S., Rebmann, C., Rodrigues, A., Seufert, G., Tenhunen, J., Vesala, T., Wang, Q., 2007. Evidence for soil control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. *Agriculture and Forest Meteorology* **143**, 123-145.
- Gspaltl, M., Bauerle, W., Binkley, D., Sterba, H., 2013. Leaf area and light use efficiency patterns of Norway spruce under different thinning regimes and age classes. *Forest Ecology and Management* **288**, 49-59.
- Hanson, P.J., Weltzin, J.F., 2000. Drought disturbance from climate change: response of United States forests. *The Science of the Total Environment* **262**, 205-220.
- Klein Tank, A.M.G., Wijngaard, J.B., Können, G.P., Böhm, R., Demarée, G., Gocheva, A., Mileta, M., Pashiardis, S., Hejkrlik, L., Kern-Hansen, C., Heino, R., Bessemoulin, P., Müller-Westermeier, G., Tzanakou, M., Szalai, S., Pálsdóttir, T., Fitzgerald, D.,

- Rubin, S., Capaldo, M., Maugeri, M., Leitass, A., Bukantis, A., Aberfeld, R., van Engelen, A.F.V., Forland, E., Mietus, M., Coelho, F., Mares, C., Razuvaev, V., Nieplova, E., Cegnar, T., Antonio López, J., Dahlström, B., Moberg, A., Kirchhofer, W., Ceylan, A., Pachaliuk, O., Alexander, L.V., Petrovic, P., 2002. Daily dataset of 20th-century surface air temperature and precipitation series for the European *Climate Assessment. Int J Climatol* **22**, 1441–1453.
- Kull, O., Broadmedow, M., Kruijt, B., Meir, P., 1999. Light distribution and foliage structure in an oak canopy. *Trees-Structure and Function* **14(2)**, 55-64.
- Lebaube, S., 2001. Bilan de carbone et de croissance du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) en conditions naturelles. Thèse de doctorat. UFR Sciences et Techniques, Université Henri Poincaré, 135p.
- Lebourgeois, F., Differt, J., Granier, A., Bréda, N., Ulrich, E., 2002. Premières observations phénologiques des peuplements du réseau national de suivi à long terme des écosystèmes forestiers (RENECOFOR). *Revue Forestière Française* **54(5)**, 407-418.
- Lebourgeois, F., Granier, A., Bréda, N., 2001. Une analyse des changements climatiques régionaux en France entre 1956 et 1997. Réflexions en terme de conséquences pour les écosystèmes forestiers. *Ann. For. Sci.* **58**, 733-754.
- Lenoir, J., Gégout, J.C., Marquet, P.A., De Ruffray, P., Brisse, H., 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* **320(5884)**, 1768-1771.
- McDowell, N., Beerling, D.J., Breshears, D.D., Fisher, R.A., Raffa, K.F., Stitt, M., 2011. The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. *Trends in Ecology and Evolution* **26(10)**, 523-532.
- McDowell, N., Pockman, W.T., Allen, C.D., Breshears, D.D., Cobb, N., Kolb, T., Plaut, J., Sperry, J., West, A., Williams, D.G., Yezzer, E.A., 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* **178**, 719-739.
- Medlyn, B., 2004. A MAESTRO retrospective. Dans: Mencuccini, M., Grace, J., Moncrieff, J., McNaughton, K.G. (Eds.), *Forests at the Land–Atmosphere Interface*. CAB International, Wallingford.
- Menzel, A., Sparks, T.H., Estrella, N., Koch, E., Aasa, A., Ahas, R., Alm-Kubler, K., Bissolli, P., Braslavska, O., Briede, A., Chmielewski, F.M., Crepinsek, Z., Curnel, Y., Dahl, A., Defila, C., Donnelly, A., Filella, Y., Jatza, K., Mage, F., Mestre, A., Nordli, O., Penuelas, J., Pirinen, P., Remisova, V., Scheifinger, H., Striz, M., Susnik, A., Van Vliet, A.J.H., Wielgolaski, F.E., Zach, S., Züst, A., 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology* **12**, 1969-1976.
- Munné-Bosch, S., Alegre, L., 2004. Die and let live: leaf senescence contributes to plant survival under drought stress. *Functional Plant Biology* **31**, 203-216.
- Packham, R.J., Thomas, P.A., Atkinson, M.D., Degen, T., 2012. Biological flora of the british isles: *Fagus sylvatica*. *Journal of Ecology* **100**, 1557-1608.
- Pinkard, E.A., Battaglia, M., Mohammed, C.L., 2007. Defoliation and nitrogen effects on photosynthesis and growth of *Eucalyptus globus*. *Tree Physiology* **27**, 1053-1063.

- Rennenberg, H., Loreto, F., Polle, A., Brilli, F., Fares, S., Beniwal, R.S., Gessler, A., 2006. Physiological responses of forest trees to heat and drought. *Plant Biology* **8**, 556-571.
- Sevanto, S., McDowell, N., Dickman, L.T., Pangle, R., Pockman, W.T., 2014. How does trees dies? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant, Cell and Environment* **37**, 153-161.
- Steduto, P., Çetinkökü, R., Albrizio, R., Kanber, R., 2002. Automated closed-system canopy-chamber for continuous field-crop monitoring of CO₂ and H₂O fluxes. *Agricultural and Forest Meteorology* **111**, 171-186.
- van der Molen, M.K., Dolman, A.J., Ciais, P., Eglin, T., Gobron, N., Law, B.E., Meir, P., Peters, W., Philips, O.L., Reichstein, M., Chen, T., Dekker, S.C., Doubková, M., Friedl, M.A., Jung, M., van der Hurk, B.J.J.M., de Jeu, R.A.M., Kruijt, B., Ohta, T., Rebei, K.T., Plummer, S., Seneviratne, S.I., Sitch, S., Teuling, A.J., van der Werf, G.R., Wang, G., 2001. Drought and ecosystem carbon cycling. *Agricultural and Forest Meteorology* **151**, 765-773.
- van Hees, A.F.M., 1997. Growth and morphology of pedunculated oak (*Quercus robur* L) and beech (*Fagus sylvatica* L) seedlings in relation to shading and drought. *Ann. For. Sci.* **54**, 9-18.

Résumé

Les sécheresses marquées et prolongées sont l'une des conséquences des changements climatiques qui impactent la production forestière, en témoignent les cas de dépérissement de forêt enregistrés au cours de cette dernière décennie. En cas de sécheresse, les arbres meurent soit à cause d'un dysfonctionnement hydraulique ou à cause d'une « faim » de carbone. L'objectif de ce travail était d'étudier l'impact d'une sécheresse et d'une défoliation sur le bilan carboné du hêtre et de comparer ce bilan à des arbres témoins. Des mesures de photosynthèses nettes à l'échelle de l'arbre et à l'échelle de la feuille ont été faites, le modèle MAESTRA a été utilisé pour simuler le rayonnement absorbé par arbre. Comparativement aux arbres témoins, des bilans carbonés plus faibles ont été trouvés pour les arbres soumis à une sécheresse intense et pour ceux qui ont été défeuillés. Le déficit hydrique a diminué l'activité photosynthétique des feuilles aussi bien que leur surface. Ce qui a impacté négativement l'interception de la lumière à l'échelle de l'arbre. Le bilan de carbone net faible enregistré pour les arbres défeuillés était plutôt dû à une faible interception de la lumière du fait de leur surface foliaire faible.

Mots clés : Echanges gazeux-bilan carboné-MAESTRA-Rayonnement photosynthétiquement acif-sécheresse-défoliation-hêtre

Abstract

Increases in the frequency and duration of droughts, is one of the consequences of the climate change. Drought affected forest production and it is the basis of many forest dieback reported last decade. Forest trees can die of both hydraulic failure and carbon starvation. The main objective of this work was to study the impact of drought and defoliation on the carbon balance of young beech. We measured net assimilation at tree scale and at leaf scale. We used MAESTRA model to simulate light absorption for trees. We found lower carbon balance in trees under intense drought and for those who were defoliated than control trees. Water deficit decreased photosynthetic activity of leaves as well as their area. Implicitly, it has a negative impact of the light absorption of trees. Leaf photosynthesis in defoliated trees was higher than control trees. But their low carbon balance is explained by their low leaf area.

Keywords: Gas exchange-carbon balance-MAESTRA-light absorption-drought-defoliation-beech