



HAL
open science

Impact de la disponibilité en nutriments sur le fonctionnement hydrique et carboné de peupliers dans des contextes de sécheresse variés

Laure Bouyer

► **To cite this version:**

Laure Bouyer. Impact de la disponibilité en nutriments sur le fonctionnement hydrique et carboné de peupliers dans des contextes de sécheresse variés. Biodiversité et Ecologie. Université d'Orléans, 2019. Français. NNT : 2019ORLE3100 . tel-03215603

HAL Id: tel-03215603

<https://theses.hal.science/tel-03215603>

Submitted on 3 May 2021

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.

**ÉCOLE DOCTORALE SANTÉ, SCIENCES BIOLOGIQUES ET CHIMIE
DU VIVANT**

Laboratoire de biologie des Ligneux et des Grandes Cultures

Thèse présentée par :

Laure BOUYER

soutenue le : **26 septembre 2019**

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'université d'Orléans**

Discipline/ Spécialité : **Écophysiologie végétale**

**Impact de la disponibilité en nutriments sur
le fonctionnement hydrique et carboné chez
le peuplier dans des contextes de
sécheresse variés**

THÈSE dirigée par :

**Franck Brignolas
Régis Fichot**

Professeur, Université d'Orléans, Directeur de Thèse
Maître de conférences, Université d'Orléans, Co-encadrant

RAPPORTEURS :

**Didier LE THIEC
Nicolas MARRON**

Directeur de recherche, INRA Nancy-Lorraine
Chargé de recherche, INRA Nancy-Lorraine

JURY :

**Philippe BALANDIER
Stéphane BAZOT
Franck BRIGNOLAS
Erwin DREYER
Régis FICHOT
Didier LE THIEC
Nicolas MARRON**

Directeur de recherche, IRSTEA, Nogent-sur-Vernisson
Maître de conférences, Université Paris-sud
Professeur, Université d'Orléans
Directeur de recherche, INRA Nancy-Lorraine - Président du jury
Maître de conférences, Université d'Orléans
Directeur de recherche, INRA Nancy-Lorraine
Chargé de recherche, INRA Nancy-Lorraine

REMERCIEMENTS

Ma première pensée va pour les personnes qui ont accepté de faire partie de mon jury de thèse afin d'évaluer ces quatre années de travail. Il n'y a finalement que peu de personnes qui sont amenées à lire un manuscrit de thèse en entier, pourtant messieurs **Philippe Balandier**, **Stéphane Bazot**, **Erwin Dreyer**, **Didier Le Thiec** et **Nicolas Marron**, ce sont portés volontaires pour le faire et je les en remercie.

Ce manuscrit n'existerait pas sans le travail, le soutien et la présence de mes encadrants de thèse, **Franck Brignolas** et **Régis Fichot**. Ecrire quelques mots ici ne pourrait pas rendre justice à la réalité de leur investissement dans cette thèse. Comment décrire fidèlement toute l'aide pour les expériences, pour les préparations de diaporama et d'oraux, pour la rédaction, toutes les corrections, les explications, la formation... Je ne peux que les remercier pour tout cela, d'avoir cru en mon travail, d'être toujours resté positifs et bienveillants, et pour leur immense investissement dans cette thèse, je ne l'oublierai pas. Je peux tout de même ajouter que, si peu de personnes lisent des manuscrits de thèse en entier, encore moins les lisent huit fois en y apportant à chaque fois des corrections. J'ignore où ils ont trouvé la force de rester positif après chaque session de lecture et de corrections mais ils l'ont fait. J'espère ne pas leur avoir causé trop de cauchemars ni de cheveux blancs...

Dans la continuité logique du travail de Franck et Régis il y a **Cécile Vincent-Barbaroux** et **Muriel Feinard-Duranceau**. Merci à Cécile de m'avoir initiée aux joies de la Biochimie et notamment au dosage des sucres. Je dois également remercier pour cela son binôme de choc **Aurélien Sallé**, qui m'a également beaucoup appris, et m'a énormément aidé. L'aide de Cécile et de Muriel m'a été précieuse tout au long de ces quatre années, aussi bien de par leurs relectures/corrections et leurs idées lors des réunions, que par leur soutien constant jour après jour. Merci à Muriel pour toutes nos discussions lors des journées terrain, cela m'a beaucoup aidé et rassuré.

Comment arriverait-on à un manuscrit de thèse sans avoir mené des expérimentations ? Pour son aide précieuse, ses connaissances incroyables, ses conseils avisés et sa présence constante à mes côtés je remercie **Isabelle Le Jan**. La serre et la pépinière ne semblent jamais avoir eu de secrets pour Isabelle, il ne s'est pas passé une journée sans que je n'apprenne quelque chose grâce à elle. Je remercie également **Alain Delaunay** qui m'a épaulé lors des campagnes de collectes, avec ses tubes et son azote liquide et qui s'est abimé le dos en même temps qu'Isabelle lors des mesures de diamètre. Merci à **Carine Martin** d'avoir pris le temps et la peine de venir nous aider à étiqueter les 1600 peupliers par 32°C, cela ne l'a pas dissuadée de m'aider à de nombreuses reprises, toujours avec le sourire et sa grande gentillesse. Côté femmes aussi gentilles, courageuses et fortes a été une expérience inestimable. Merci à **Florie Miard**, qui m'a aidé ponctuellement en serre et très souvent lors des séances de TP. Grâce à Florie les TP se sont toujours merveilleusement bien déroulés. Combien de fois suis-je allée voir **Françoise Cheddor** lorsque je cherchais du matériel de laboratoire ? Quel que soit le problème, Françoise s'est toujours débrouillée pour m'apporter une solution et je l'en remercie. **Mélanie Larcher** m'a également souvent croisée en train de rechercher du matériel, elle m'a également proposé son aide dès quelle le pouvait, je la remercie pour sa gentillesse, sa joie et son humour. Qu'aurais-je fait sans la présence de notre MacGyver du labo,

qui a sauvé nombre d'expériences grâce à ses talents de mécano, merci à **Richard Bouceffa** pour cela et pour tout le reste (discussions, repas ...). Je remercie **Laurent Leguay** pour toute son aide sur les sujets administratifs, mais également pour nos discussions engagées sur tous les sujets, et pour toutes les questions auxquelles il a répondu.

Mon passage au LBLGC a été jalonné de belles rencontres, je ne sais même plus par où commencer. **Sylvain Chamillard** avec son humour et sa capacité à parler de tout avec tout le monde, grâce à lui je me suis sentie intégrée très vite, **Stephane Maury** avec ses excellents conseils sur les restos, son café du matin avec la cuillère qui claque et ses petites remarques sur notre [in]activité...son attention et son écoute, ainsi que ses bons conseils, merci à eux ! Merci à **Sylvain Bourgerie** de m'avoir prêté du matériel et gentiment proposé son aide à de nombreuses reprises, à **Domenico Morabito** pour son tact et son humour unique, à **Sabine Carpin** pour son sourire et ses cours géniaux en L3 qui m'ont donnés envie de continuer, à **Frédérique Lamblin** qui m'a permis de donner des cours durant deux années de suite (une lumière dans l'obscurité) pour sa patience et sa pédagogie, à **Christiane Depierreux** également pour les TP de L1 et pour son aide dans l'identification des plantes pour mon projet ASTEP, à **François Hericourt** pour sa gentillesse et tous les petits coups de main pendant ces quatre ans, à **Xavier Pineau** le doctorant aux cheveux fous avec sa bonne humeur et son acharnement (sport, boulot, jamais dodo ?), à **Fanie Bankhead** pour m'avoir prêté du matériel et proposé son aide à plusieurs reprises et pour ses cours géniaux que je n'oublierai jamais, à **Mathilde Baude** si discrète mais si gentille et ses travaux passionnant sur les abeilles, à **Steeve Thany** notre super directeur qui se bat pour la survie du laboratoire sans oublier de prendre le temps d'écouter chacun et enfin à **Daniel Auguin** le ninja du labo toujours discret mais bienveillant et ses encouragements qui m'ont permis de ne rien lâcher.

Hervé Cochard et **Tété Barigah** m'ont chaleureusement accueillis à l'INRA de Clermont Ferrand, ils m'ont formé à des techniques d'hydraulique avec patience et pédagogie. Je les remercie pour leur temps et leur patience, ce fut un réel plaisir de travailler avec eux.

Le travail effectué à l'INRA d'Ardon a été rendu possible grâce à **José-Luis Almeida** toujours avenant et souriant, **Guillaume Bodineau**, **Patrick Poursat**, **Nadège Millet**, **Christophe Borel** qui m'ont énormément aidé en serre, **Mathieu Bliard**, **Benjamin Dimouro**, **Ludovic Pasquier**, **Vincent Lejeune** qui ont fait un travail remarquable en pépinière, **Thibaud Chauvin** mon rassurant soutien pour le colloque Xylem et lors de mon arrivée à Clermont, **Marie Pegard** pour la nuit passée à Biotechnocentre à faire des statistiques sous 'R' plutôt qu'à être au bar avec les autres...Merci à eux.

Le plus précieux des soutiens vient souvent de ceux qui savent, ceux qui connaissent et ceux qui le vivent. Je remercie donc pour leur soutien **Inès Djeghdir** qui a été une incroyable amie et m'a appris les ficelles et les pièges à éviter, **Mamadou Dia Sow** qui peut paraître si timide et discret à ceux qui ne le connaissent pas mais qui est en réalité brillant et attentif aux autres, **Alison Cartereau** qui m'a énormément aidé surtout en travaillant avec acharnement sur mes schémas d'architecture des arbres alors qu'elle avait bien mieux à faire, **Manhattan Lebrun** si discrète et peu sûr d'elle alors qu'elle est d'une immense gentillesse et incroyablement brillante [une Régis au féminin], **Jean-Noël Houchat** si accessible et bienveillant avec son sourire inaltérable, **Anaïs Le Mauff** passionnée et investie toujours là pour aider

(merci pour les feuilles lors de l'impression des manuscrits x.x), **Anne-Laure Le Gac** avec qui les choses ont été compliquées mais qui m'a donné de très bons conseils qui m'ont évités plus d'une galère...

Je crois que je n'aurai jamais réussi à mener à bien toutes les expériences sans la présence de ceux qui pensent sans doute que c'est moi qui ait fait quelque chose pour eux, alors qu'en réalité ce sont eux qui ont beaucoup fait pour moi, **Aurore Girard** pipelette et pétillante, **Lorène Marchand** incroyablement talentueuse et si brillante, une amie en or, **Ilias Abdoul** curieux et drôle, **Jehan Cribellier** sérieux et bienveillant, Arnaud Miton...Ainsi que les bonnes âmes de passages, **Julien Genitoni** le grand écrivain, **Aurianne Rondel**, **Carmelo Macri**, **Safa Mannai**, **Nour Hattab-Hambli**, **Chadha Bouslimi**, **Gwenvaël Laskar** et tant d'autres...

Enfin, je voudrais remercier tout particulièrement mes parents **Jocelyne** et **Daniel** qui m'ont toujours soutenu et encouragé, ils sont les auteurs de l'auteur comme dirait Gad', mais cela n'a jamais été plus vrai ! Merci à mes frères et sœurs toujours présent et juste géniaux, **Elodie**, **Yann**, **Jérémie**, **Zoé** et **Clara**, mes grands-parents **Solange** et **Michel**, mes oncles et tantes, ma cousine **Fanny** ainsi qu'à ma petite nièce **Nelly** arrivée durant la thèse. Merci à **Samuel** qui m'a supporté durant ces quatre années de thèse mais surtout durant la dernière, elle fut difficile pour tous les deux mais nous y sommes arrivés ! J'ai une pensée toute particulière pour ceux qui m'ont aidé de différentes façons parfois sans même le savoir tout au long de ma vie, **Marjolaine** ma « Doudou » sans qui les années de Licence n'auraient pas été les mêmes, **Marianne** la meilleure amie dont je ne pouvais que rêver, **Sandrine** la femme si forte qui m'a permis d'être celle que je suis aujourd'hui, **Lorène** la meilleure stagiaire de tous les temps et l'amie la plus enjouée et joyeuse que l'ont puisse avoir, **Eloïse** la sœur rêvée, **Cécile** qui m'a permis de me sentir chez moi en Lorraine et de m'accrocher durant mon master, **Adrien** le meilleur des amis qui ne m'a jamais laissé tomber, **Andy** qui m'a appris que tout ne peut pas toujours être sous contrôle et à savoir lâcher prise parfois, **Gaétan** et **Pierre** qui m'ont apportés de sages conseils et beaucoup de soutien.

Merci à **Cécile** et **Léo**, qui m'ont écouté tous les matins, m'ont soutenu et se sont inquiétés pour moi. Je suis fier d'avoir pu veiller sur eux durant cette année et leur souhaite un bel avenir.

TABLE DES MATIÈRES

1. Introduction générale	13
1.1. Les arbres face à la sécheresse	15
1.2. Notions de sécheresse, déficit hydrique, stress hydrique	17
1.3. Stratégies de résistance à la sécheresse et chronologie de réponse	17
1.4. Les mécanismes conduisant à la mortalité en réponse à la sécheresse chez les arbres	23
1.5. Le statut nutritif comme source de modulation de la réponse à la sécheresse chez les arbres	27
1.6. Problématique et objectifs de la thèse	32
2. Matériels et méthodes Général	37
2.1. Dispositif expérimental n°1 : Pépinière	38
2.1.1. Matériel végétal	38
2.1.2. Conduite expérimentale	40
2.1.3. Caractérisation du sol	42
2.1.4. Différentiel de disponibilité en nutriments	44
2.1.5. Différentiel de disponibilité en eau	45
2.1.6. Données météorologiques et humidité du sol	46
2.2. Dispositif expérimental n°2 : Serre	52
2.2.1. Conduite expérimentale	53
2.2.2. Différentiel de disponibilité en azote	54
2.2.3. Différentiel de disponibilité en eau	55
2.2.4. Données météorologiques	56
3. Chapitre 1: Effets croisés de la disponibilité en eau et de la disponibilité en nutriments sur la croissance, le rendement et ses déterminants	59
3.1. Introduction	60
3.2. Matériels et Méthodes	66

3.2.1. Suivi de croissance, biomasse et rendement	67
3.2.2. Phénologie végétative	69
3.2.3. Architecture du houppier	71
3.2.4. Indice de surface foliaire maximal	75
3.2.5. Analyses statistiques	76
3.3. Résultats	77
3.3.1. RGR et rendement	77
3.3.2. Phénologie végétative et durée de saison de végétation	82
3.3.3. Architecture du houppier	82
3.4. Discussion	94
3.4.1. Différences entre génotypes en condition optimale de disponibilité en eau (I+/F-)	94
3.4.2. Effets des traitements sur la croissance, le rendement et ses déterminants	96
3.4.3. Croissance et tolérance à la sécheresse	104
3.5. Conclusion et transition	105
4. Chapitre 2 : Effets croisés de la disponibilité en eau et de la disponibilité en nutriments sur la vulnérabilité à la cavitation et sur les relations avec la croissance	107
4.1. Introduction	108
4.2. Matériels et Méthodes	112
4.2.1. Potentiel hydrique minimum journalier du xylème	113
4.2.2. Vulnérabilité à la cavitation et marges de sécurité hydraulique	114
4.2.3. Embolie native	115
4.2.4. Estimation des performances de croissance	116
4.2.5. Analyses statistiques	116
4.3. Résultats	118
4.3.1. Potentiel hydrique minimum de sève	118
4.3.2. Vulnérabilité à la cavitation	121
4.3.3. Embolie native	123
4.3.4. Marges de sécurité hydraulique	124

4.3.5. Relations avec la croissance	126
4.4. Discussion	127
4.4.1. Variations entre géotypes en condition optimale de disponibilité en eau (I+/F-)	127
4.4.2. Effets des traitements sur la vulnérabilité à la cavitation et les marges de sécurité	129
4.4.3. Vulnérabilité à la cavitation, marges de sécurité hydraulique et croissance	132
4.5. Conclusions et transition	134
5. Chapitre 3 : Effets croisés de la disponibilité en eau et de la disponibilité en nutriments sur l'efficacité d'utilisation de l'eau et ses relations avec la croissance	137
5.1. Introduction	138
5.2. Matériels et méthodes	144
5.2.1. Matériel végétal et plan d'expérience	144
5.2.2. Échantillonnage, analyse élémentaire (N) et composition isotopique ($\delta^{13}\text{C}$) de la sève élaborée, des feuilles et du bois	144
5.2.3. Échanges de gaz foliaires	146
5.2.4. Indicateurs de croissance et de tolérance à la sécheresse	147
5.2.5. Analyses statistiques	148
5.3. Résultats	150
5.3.1. Composition isotopique de la sève ($\delta^{13}\text{C}_{\text{sève}}$), des feuilles ($\delta^{13}\text{C}_{\text{feuille}}$) et du bois ($\delta^{13}\text{C}_{\text{bois}}$)	150
5.3.2. Échanges de gaz foliaires et relations WUE_i - $\delta^{13}\text{C}$	154
5.3.3. Relations entre WUE , croissance et tolérance à la sécheresse	160
5.4. Discussion	163
5.4.1. Différences entre géotypes en condition optimale de disponibilité en eau (I+/F-)	163
5.4.2. Effet des traitements sur l'efficacité d'utilisation de l'eau et ses déterminants	164
5.4.3. Efficacité d'utilisation de l'eau, croissance et tolérance à la sécheresse	170
5.5. Conclusion et transition	172

6. Chapitre 4 : Effets du statut nutritif azoté sur la dynamique des dysfonctionnements hydrauliques et des réserves carbonées dans des contextes de sécheresses modérée ou sévère.	175
6.1. Présentation synthétique de l'article	176
6.2. Article : Co-occurrence of carbon starvation with xylem hydraulic failure during drought-induced mortality and effects of nitrogen availability	179
7. Conclusion générale, limites et perspectives	225
7.1. Résultats majeurs	226
7.2. Limites et perspectives	232
Valorisation des travaux	239
8. Références	241
9. Résumé	294

Liste des abréviations

^{12}C : l'un des deux isotopes stables du carbone, le plus abondant ($\approx 99\%$).

^{13}C : l'un des deux isotopes stables du carbone, le moins abondant ($\approx 1\%$).

A : Assimilation nette du CO_2

A_L : Surface foliaire totale

A_{max} : Assimilation nette maximale du CO_2

ANOVA : ANalysis Of VAriance

A_{sat} : Assimilation nette du CO_2 en condition saturante en PAR

A.s.l : Altitude (Above sea level)

A_X : Surface fonctionnelle de xylème

C_i : Concentration intracellulaire en carbone

cv. : Cultivar, Variété cultivée d'une espèce végétale obtenue artificiellement

D : Diamètre de la tige à 22 cm du sol

D_{br} : Diamètre des branches à 1 cm de l'insertion

E : Taux de transpiration foliaire

E.S. : Erreur standard ou erreur type

GS1 : Première année de croissance (2016)

GS2 : Seconde année de croissance (2017)

g_s : Conductance stomatique à la vapeur d'eau

$g_{s\text{-sat}}$: Conductance stomatique à la vapeur d'eau en condition saturante en PAR

H : Hauteur des arbres

H_b : Hauteur d'insertion de la branche la plus basse

H_h : Hauteur d'insertion de la branche la plus haute

IV_{br} : Indice volumique de branche

IV_t : Indice volumique de tige

J_{max} : flux maximal d'électrons photosynthétique

K : Potassium

k_i : Conductance hydraulique initiale

k_{max} : Conductance hydraulique maximale

k_n : Conductance hydraulique de l'échantillon au pallier de potentiel hydrique "n"

LA : Surface foliaire ("Leaf area")

LA_{tot} : Surface foliaire totale de l'arbre

LAI_{max} : Indice de surface foliaire

$L_{\text{br}x}$: Longueur réelle des branches

$L_{\text{br}y}$: Longueur des branches de leur insertion à leur bourgeon terminal

m_s : masse sèche de l'échantillon

m_f : masse fraîche de l'échantillon

N : Azote

N_{masse} : Teneur massique en azote de la feuille

P : Phosphore

P : Probabilité (*p-value*)

P_{50} : Tension xylémienne causant 50% de perte de conductance hydraulique

PAR : Rayonnement photosynthétiquement actif

P_{atm} : Pression atmosphérique

PLC : Pourcentage de perte de conductance hydraulique ("Percent Loss of hydraulic Conductance")

PRO2 : Proleptique produite la deuxième année

RGR : Taux de croissance relatif ("Relative Growth Rate")

RH : Taux d'humidité relative

RuBisCO : Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase-Oxygénase

s : Pente au point d'inflexion des courbes de vulnérabilité à la cavitation

SLA : Surface massique de la feuille ("Specific Leaf Area")

MS₅₀ : Marge de sécurité hydraulique calculée entre Ψ_{x-min} et P₅₀

SYL1 : Sylleptique produite la première année

SYL2 : Sylleptique produite la seconde année

SVP : Pression de vapeur saturante

TCR : Taillis à Courte Rotation

TS1 : Longueur de la pousse de la première année

TS2 : Longueur de la pousse de la seconde année

TiCR : Taillis à très Courte Rotation

Vc_{max} : Vitesse maximale de carboxylation de la RuBisCO

VPD : Déficit de pression de vapeur d'eau ("Vapour Pressure Deficit")

WUE : Efficience d'utilisation de l'eau ("Water-Use Efficiency")

WUE_i : Efficience intrinsèque d'utilisation de l'eau

WUE_{i-sat} : Efficience instantanée d'utilisation de l'eau

α : Angle d'insertion à l'origine de la branche

β : Angle entre l'origine de la branche et le bourgeons terminal

$\delta^{13}C$: Composition isotopique en carbone 13

$\delta^{13}C_{Feuille}$: Composition isotopique en carbone 13 dans les échantillons de feuilles

$\delta^{13}C_{Sève}$: Composition isotopique en carbone 13 dans les échantillons de sève phloémienne

$\delta^{13}C_{Bois}$: Composition isotopique en carbone 13 dans les échantillons de bois

$\Delta^{13}C$: Discrimination isotopique vis-à-vis du carbone 13

$\Delta\Psi_{crit}$: Différence de pression critique

τ : Tension de surface de l'eau

Ψ_{base} : Potentiel hydrique foliaire minimum

Ψ_F : Potentiel hydrique foliaire

Ψ_{sol} : Potentiel hydrique du sol

Ψ_x : Potentiel hydrique du xylème

Ψ_{x-min} : Potentiel hydrique minimum du xylème

1

INTRODUCTION GÉNÉRALE

L'une des premières prévisions d'un réchauffement planétaire a été publiée en 1967 et prévoyait une élévation de la température moyenne de 2,3°C comme conséquence directe du doublement de la concentration de CO₂ prévue pour le début du XXI^{ème} siècle (Manabe & Wetherald, 1967). En 1979 a eu lieu la première conférence mondiale sur le climat à Genève. Cette conférence a permis la création d'un programme de recherche en climatologie à l'échelle mondiale (article Euronews, 2015). En 1988, le GIEC (Groupe intergouvernemental sur l'évolution du climat, IPCC en anglais) fut créé. Ce groupe est chargé depuis du suivi et de l'étude des mécanismes du réchauffement climatique. Des scénarios de prédiction des modifications climatiques ont été proposés dans leurs rapports et permettent de visualiser le climat dans les 60 à 80 prochaines années, et notamment les températures et les précipitations (Fig. 1.1 ; GIEC, 2013). Le dernier rapport du GIEC révèle une augmentation des températures globales de 0,87°C en moyenne (par rapport à la moyenne des années 1850-1900) entre 2006 et 2015 (GIEC, 2018). Durant ces cinquante dernières années l'augmentation des températures s'est accompagnée plus généralement d'une augmentation de la fréquence de survenue d'événements climatiques extrêmes. Ces événements extrêmes présentent un impact plus important que des changements progressifs des conditions moyennes. Ils peuvent être de plusieurs types comme : une augmentation des phénomènes de canicule, une augmentation des événements de sécheresse et/ou d'inondation, une hausse des risques d'incendies, ou encore une augmentation des tempêtes (GIEC, 2007 ; Reichstein *et al.*, 2013). Si tous les organismes vivants sont susceptibles d'être impactés par ces changements, les plantes et en particuliers les arbres y sont tout particulièrement exposés.

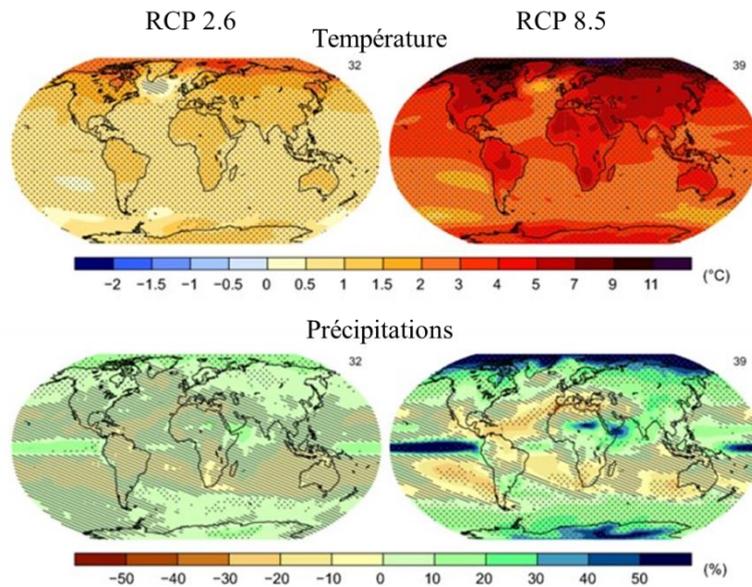


Figure 1.1. Changements envisagés pour la température moyenne (°C) et les précipitations moyennes (% de variations) selon un scénario optimiste (RCP2.6) et un scénario pessimiste (RCP8.5) pour la période 2080-2100 par rapport à la moyenne 1986-2005 (GIEC, 2013).

1.1. Les arbres face à la sécheresse

Les arbres sont des organismes immobiles et pérennes à cycle de vie long, ce qui représente un important désavantage dans le contexte d'une modification des conditions de vie par rapport aux êtres vivants mobiles. Ils sont le plus souvent dépendant d'une reproduction sexuée allogame qui favorise le brassage génétique et on les retrouve dans de vastes aires de répartition sous des climats variés. Au cours des âges, les forêts ont souvent été confrontées à des aléas climatiques et leur composition ainsi que leur aire de répartition en a généralement été modifiée au grés de la sélection naturelle (Vennetier, 2012 ; Lefèvre *et al.*, 2015). En effet, pour que les arbres puissent s'adapter aux changements climatiques cela nécessite : à court terme une capacité à s'acclimater et à plus long terme la survenue d'ajustements adaptatifs (Lefèvre *et al.*, 2015). Cependant, les changements qui ont lieu actuellement sont beaucoup plus rapides que ceux qui ont eu lieu par le passé (GIEC, 2007) et devraient entraîner des changements majeurs dans la composition des forêts (Vennetier, 2012).

C'est dans ce contexte qu'ont été enregistrés des épisodes de dépérissements forestiers à l'échelle mondiale (Allen *et al.*, 2010). Le nombre de ces dépérissements et d'évènements de mortalité a considérablement augmenté au cours des 20 dernières années sur l'ensemble du globe. S'il ne s'agit pas du seul facteur explicatif (Devaux & Le Bourhis, 1978 ; Riom, 1994 ; Hogg *et al.*, 2002 ; Allen *et al.*, 2010 ; Anderegg *et al.*, 2012 ; Vennetier, 2012 ; Rubert-Nason *et al.*, 2017), les évènements de type sécheresse et/ou fortes températures ont été identifiés comme le principal facteur déclenchant (Fig. 1.2 ; Bréda *et al.*, 2006 ; Mitchell *et al.*, 2012 ; Vennetier, 2012 ; Adams *et al.*, 2017). Ces évènements climatiques extrêmes devraient continuer d'augmenter au cours des prochaines décennies, entraînant d'importantes conséquences sur le bilan carbone et le bilan hydrologique des forêts (Allen *et al.*, 2010).

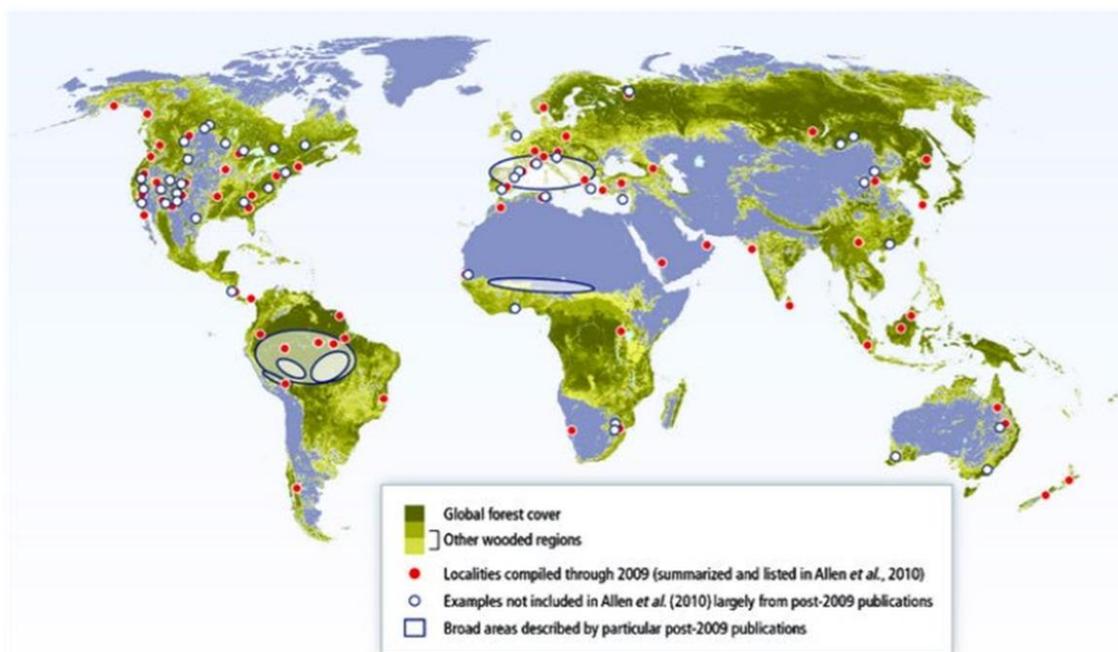


Figure 1.2. Convergence mondiale des phénomènes de dépérissements forestiers. Quelques exemples de biômes concernés par ces dépérissements (Anderegg *et al.*, 2016).

1.2. Notions de sécheresse, déficit hydrique, stress hydrique

La sécheresse est l'un des principaux facteurs limitant la croissance des plantes. Plusieurs notions peuvent être retrouvées derrière le terme général de "sécheresse". Elle est toujours liée à un déficit de pluviométrie, mais ce critère seul est bien souvent insuffisant pour caractériser une sécheresse. Plus globalement la sécheresse dépend de la disponibilité en eau du sol et de la demande évaporative. Lorsque la disponibilité en eau devient insuffisante dans le réservoir superficiel du sol on parle de sécheresse "édaphique". Lorsque la reconstitution des réserves en eau du sol (nappes phréatiques, cours d'eau...) est insuffisante on parle alors de sécheresse "hydrologique" (Amigues *et al.*, 2006). On peut également parler de sécheresse "atmosphérique" qui est liée à la combinaison de fortes températures et d'une faible humidité relative dans l'air, à l'origine d'une forte demande évaporative. La sécheresse atmosphérique peut agir en interaction avec la sécheresse édaphique, la combinaison des deux ayant des effets synergiques négatifs sur le bilan hydrique des plantes (faible réservoir × forte demande évaporative) (Breda *et al.*, 2006).

La sécheresse, édaphique et/ou atmosphérique, peut être à l'origine d'un déficit hydrique provisoire ou permanent en fonction de l'intensité et de la durée de la contrainte. Cette déviation de l'état physiologique par rapport à l'état normal de référence, ressentie par la plante, correspond à la notion de stress hydrique. Le stress perçu engendre une réponse physiologique visant à permettre l'acclimatation aux nouvelles conditions prévalentes afin de revenir à l'état de référence.

1.3. Stratégies de résistance à la sécheresse et chronologie de réponse

Les populations d'arbres ne disposent que de deux possibilités pour ne pas disparaître face à l'augmentation des pressions de sélection : soit la migration par déplacement des populations

à l'intérieur ou en dehors de leur aire de répartition naturelle, soit le maintien dans leur environnement. La migration vers le nord est déjà documentée, un déplacement de l'aire de répartition du chêne vert vers le nord ayant déjà été constaté par exemple en France (Badeau *et al.*, 2007 ; Delzon *et al.*, 2013). Cependant, la vitesse actuelle de migration a été mesurée à 400 m an⁻¹ au maximum alors qu'il faudrait atteindre 5 à 7 km an⁻¹ pour que la migration soit efficace face aux changements climatiques (Pearson, 2006). Le maintien dans un environnement contraignant ne peut se faire que par l'acclimatation des individus et l'adaptation locale des populations, cette adaptation dépendant de la diversité génétique pour des caractères adaptatifs capables de répondre à cette contrainte (Bradshaw, 1965 ; Valladares *et al.*, 2007).

Les changements climatiques ont des impacts à court-terme sur les arbres forestiers en place mais aussi à long-terme sur le potentiel évolutif des peuplements. À court terme, la capacité d'un génotype à produire différents phénotypes en fonction d'un changement d'environnement est appelé la plasticité phénotypique (on parle aussi d'acclimatation ; Callahan *et al.*, 1997). Le phénomène d'acclimatation correspond à des changements physiologiques, biochimiques et anatomiques, réversibles et *a priori* sans conséquence sur la génération suivante en réponse à un environnement nouveau (Lefèvre, 2012). À moyen et long terme, l'adaptation correspond à la sélection de génotypes mieux adaptés à leur environnement, on parle alors d'évolution génétique. La pression de sélection environnementale conserve ensuite les génotypes résistants dans un milieu donné. L'adaptation correspond donc à une dynamique réactionnelle dont la résultante est la "résistance" (Vartanian & Lemée, 1984).

La résistance à la sécheresse est classiquement divisée en trois grandes stratégies. La première stratégie est l'échappement pur et simple à la contrainte (Fig. 1.3). Les plantes utilisant cette stratégie présentent généralement un cycle de vie très court, calé sur la saison

des pluies, et ce sont les graines (très résistantes) qui persistent durant la mauvaise saison (Lemée, 1978). La phénologie (c.à.d. la succession évènements biologiques cycliques, tels que l'ouverture des bourgeons, la floraison, la fructification, la senescence foliaire, etc...) peut être ici considérée comme un caractère adaptatif qui permet aux plantes de répondre à la contrainte environnementale (Rathcke & Lacey, 1985).

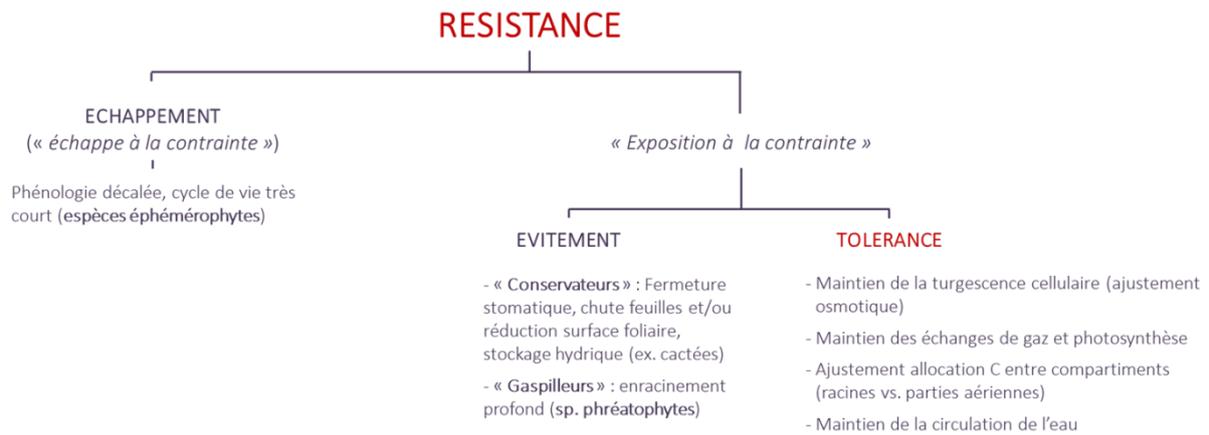


Figure 1.3. Différentes stratégies de résistance des plantes face à une contrainte. [Schéma Régis Fichot]

Deux autres stratégies de résistance sont habituellement évoquées pour les plantes persistant pendant la contrainte hydrique, contrairement aux plantes éphémérophytes (plantes accomplissant leur cycle reproductif en quelques jours durant une période favorable) : l'évitement et la tolérance (Fig. 1.3. ; Levitt, 1980).

L'évitement fait référence à un ensemble de mécanismes permettant de ne pas ressentir les effets de la contrainte, au moins à court terme, c'est un état qui conserve le fonctionnement métabolique normal, mais ralenti. Il existe deux stratégies d'évitement (Maximov, 1929). La première stratégie est une stratégie de « conservation » de la ressource en eau grâce par exemple à une réduction des pertes en eau *via* une fermeture stomatique précoce (plantes isohydriques), une chute précoce des feuilles, des feuilles à cuticule épaisse (Sclérophytes) ou encore l'existence de tissus spécialisés dans le stockage de l'eau (par exemple le parenchyme aquifère des Cactacées). La deuxième stratégie, appelée par

opposition « gaspillage », est une stratégie visant plutôt à maintenir ou augmenter l'absorption de l'eau *via* des modifications morphologiques de la partie souterraine des plantes, notamment un enracinement profond permettant l'accès permanent à la nappe phréatique (plantes Phréatophytes).

La tolérance à la sécheresse est un caractère complexe multifactoriel et les réponses dépendent de la combinaison {intensité × durée} de la contrainte (Mc Dowell *et al.* 2008) (Fig. 1.4). Dans des contextes de sécheresse modérée, la tolérance peut être appréhendée comme la capacité d'un individu à maintenir sa croissance ou sa productivité dans le cas d'espèces cultivées pour leur rendement (Passioura, 2002 ; Monclus *et al.*, 2006). Dans ce contexte, la tolérance passe généralement par le maintien des échanges de gaz foliaire associés à la fixation du carbone (Silim *et al.*, 2009 ; Larchevêque *et al.*, 2011b ; Dinh *et al.*, 2017), des ajustements osmotiques visant à maintenir la turgescence cellulaire (Ashraf & O'Leary, 1996 ; Blum & Sullivan, 1996 ; Gebre *et al.*, 1998 ; Marron *et al.*, 2002), des ajustements morphologiques visant à ajuster le ratio entre la surface de conduction et la surface transpirante (Liu & Dickmann, 1993 ; Chen *et al.*, 1997 ; Ibrahim *et al.*, 1997 ; Pallardy & Rhoads, 1997), des ajustements anatomiques de l'appareil vasculaire (Corcuera *et al.*, 2004 ; Hukin *et al.*, 2005 ; Ladjal *et al.*, 2005 ; Fichot *et al.*, 2009, 2010 ; Hajek *et al.*, 2014) (Fig. 1.5).

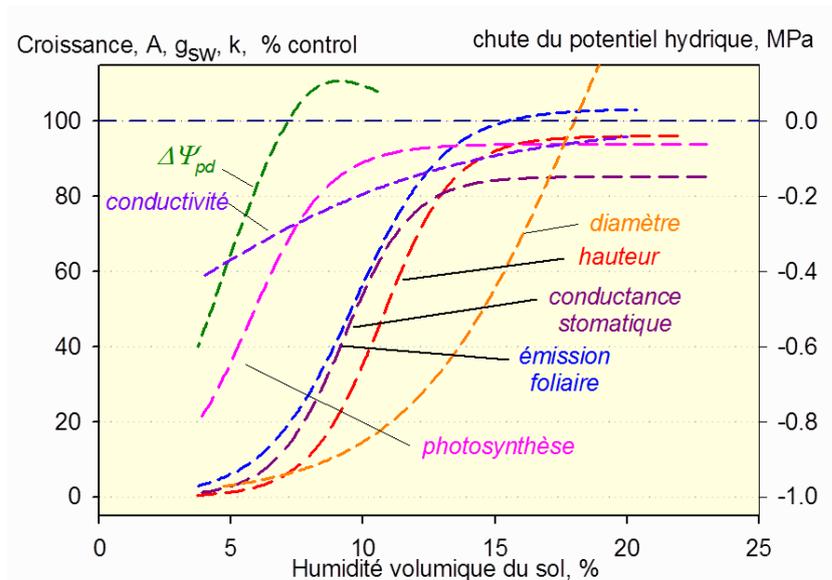


Figure 1.4. Chronologie des réponses physiologiques du peuplier à la sécheresse ; évolution en pourcentage du témoin d'une liste non-exhaustive de mécanismes physiologiques affectés par une augmentation de l'intensité de la sécheresse. Avec : A, assimilation net du CO₂; g_{sw}, conductance stomatique à la vapeur d'eau ; Et k, conductivité hydraulique. L'axe des abscisses se lit de droite à gauche, lors d'une sécheresse l'humidité volumique du sol et le potentiel hydrique diminue (Dreyer *et al.*, 2004).

Dans des contextes de sécheresse plus intenses, lorsque la croissance est inhibée, la tolérance peut être appréhendée comme la capacité d'un individu à maintenir la circulation de la sève brute au sein du xylème. La capacité à maintenir la circulation de la sève brute peut être évaluée au travers de la résistance à l'embolie estivale (Sperry *et al.*, 1988 ; Tyree *et al.*, 1992 ; Cochard & Granier, 1999 ; Cochard *et al.*, 2008). L'embolie estivale est la résultante du phénomène de cavitation se produisant au sein des éléments conducteurs du xylème lorsque le potentiel hydrique de sève devient trop négatif, par exemple au cours d'une sécheresse (Beikircher & Mayr, 2009 ; Delzon *et al.*, 2010 ; Barigah *et al.*, 2013b ; Fichot *et al.*, 2015). La cavitation correspond à l'aspiration d'une bulle d'air (le germe d'air ; Fig. 1.5 ; Zimmermann, 1983) d'élément conducteur à élément conducteur, conduisant à leur perte de fonction irréversible et à une diminution de la conduction de la sève plus ou moins importante en fonction du degré d'embolie (Sperry & Tyree, 1988 ; Tyree & Sperry, 1989 ; Cochard *et al.*, 1992 ; Pockman *et al.*, 1995 ; Speery *et al.*, 1996). Le niveau de résistance à l'embolie

estivale varie grandement entre espèces et est directement lié à l'ultrastructure des ponctuations assurant la continuité d'élément conducteur à élément conducteur (Maherali *et al.*, 2004 ; Hukin *et al.*, 2005 ; Choat *et al.*, 2008). Le niveau de résistance à l'embolie estivale représente donc un seuil intrinsèque définissant le potentiel hydrique minimal pouvant être supporté.

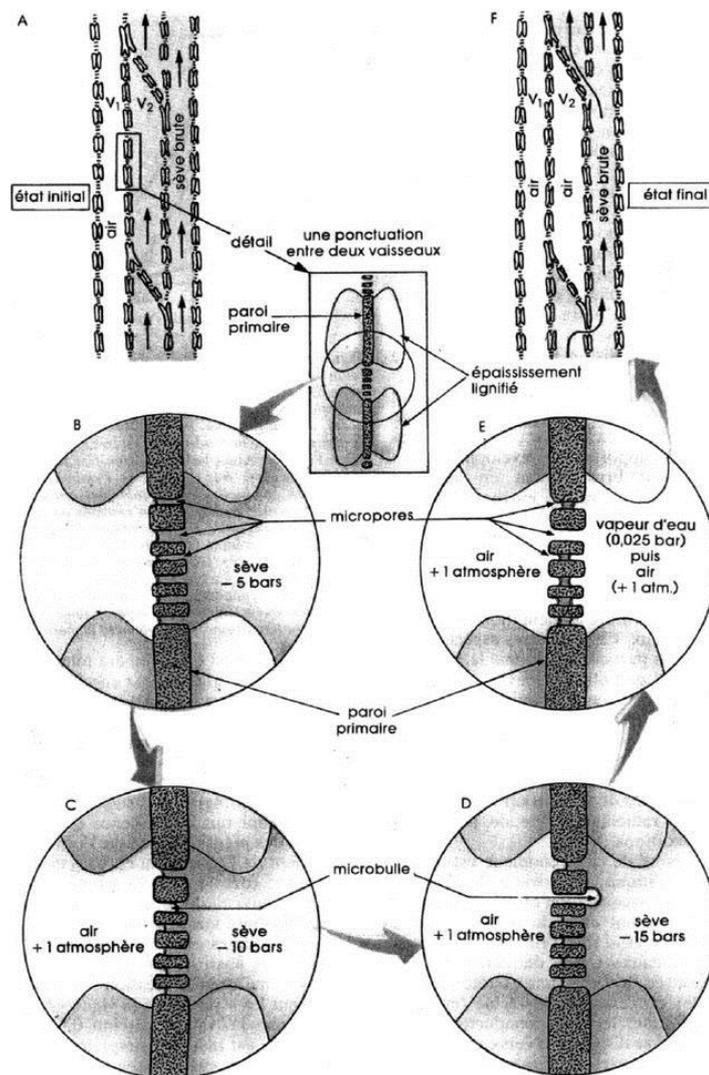


Figure 1.5. Explication de l'origine de la cavitation dans les éléments conducteurs des angiospermes par l'hypothèse du germe d'air (Cruiziat & Tyree, 1990). A : le vaisseau V_1 est non fonctionnel et rempli d'air (à pression atmosphérique) pour une raison quelconque, dans les autres vaisseaux qui demeurent fonctionnels la tension de sève est à -5 bars. B : Détail d'une ponctuation entre deux vaisseaux V_1/V_2 dont la paroi secondaire est affinée et percée de pores. C : Durant un déficit hydrique la disponibilité en eau diminue, la tension de sève devient plus négative (-10 bars). D : La tension de sève continue de diminuer (-15 bars), le différentiel entre la tension de sève et la pression de l'air dans le vaisseau voisin augmente, occasionnant l'aspiration d'une bulle d'air par le pore de la ponctuation. E : La bulle d'air a envahi le vaisseau V_2 qui devient à son tour non fonctionnel. F : On observe une augmentation du taux de cavitation dans les vaisseaux.

1.4. Les mécanismes de mortalité en réponse à la sécheresse chez les arbres

Bien que d'apparence simples à appréhender, les mécanismes physiologiques conduisant à la mortalité des arbres en réponse à la sécheresse demeurent encore partiellement compris. Ces mécanismes ont été formalisés par McDowell *et al.* (2008). D'après leur modèle, les mécanismes prévalant dans la mortalité dépendent de l'intégration {durée × intensité} de la sécheresse (Fig. 1.6).

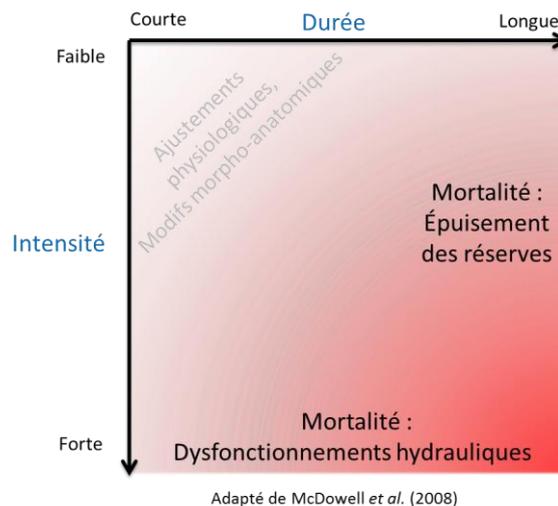
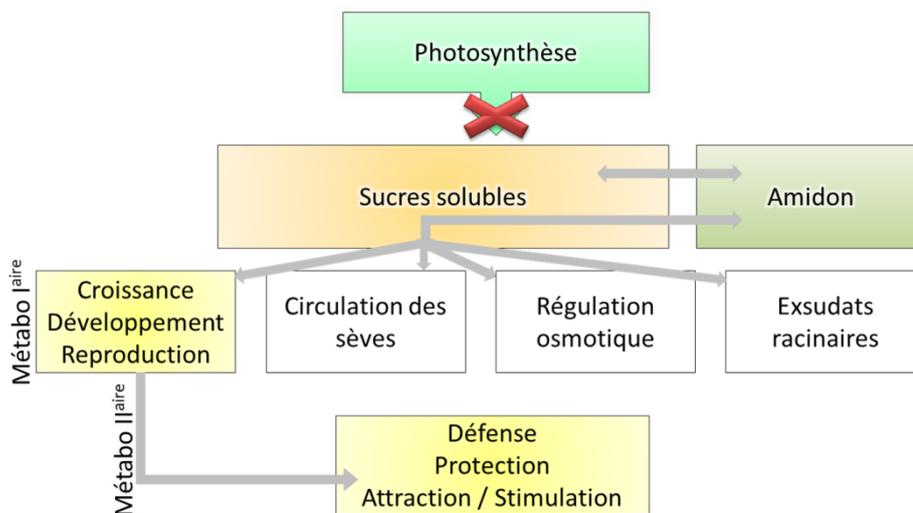


Figure 1.6. Diagramme adapté de celui proposé par McDowell *et al.* (2008), expliquant les risques associés à une sécheresse d'intensité et de durée variable.

Les sécheresses de courte durée mais de forte intensité favoriseraient la mort par déshydratation suite à l'embolie massive de l'appareil vasculaire ("Hydraulic failure") (Brodribb & Cochard, 2009 ; Hoffman *et al.*, 2011 ; Barigah *et al.*, 2013b). Selon cette première hypothèse, les individus/espèces présentant une régulation stomatique permissive autorisant un certain niveau de déficit hydrique (comportement anisohydrique ; Hochberg *et al.*, 2018) seraient les plus à mêmes de souffrir de dysfonctionnements hydrauliques (Hartmann *et al.*, 2013a ; Mitchell *et al.*, 2013, 2014 ; Mencuccini *et al.*, 2015). Les dépérissements forestiers et la mortalité des arbres précédemment évoqués seraient en grande partie imputables à ces dysfonctionnements hydrauliques (Choat *et al.*, 2012 ; Anderegg *et al.*,

2016). C'est pourquoi la résistance à l'embolie estivale est considérée comme le principal critère de résilience à la sécheresse chez les arbres.

Les sécheresses peu intenses, incompatibles avec une embolie massive, mais de longue durée favoriseraient plutôt la mort par épuisement des réserves carbonées ("Carbon starvation"). Les composés carbonés de réserves incluent les glucides non structuraux simples et complexes, mais également les lipides et acides aminés (Dietze *et al.*, 2014). Selon cette hypothèse, l'épuisement des réserves serait causé par un bilan carbone négatif à l'échelle de l'individu (baisse voire arrêt de la fixation du carbone suite à la fermeture stomatique mais maintien de l'activité métabolique de base) (Fig. 1.7, Sala *et al.*, 2012 ; Hartmann *et al.*, 2013a,b ; O'Brien *et al.*, 2015). C'est dans ce contexte que des études ont mis en avant le rôle des réserves carbonées, notamment les glucides (Fig. 1.7), et surtout de leur diminution dans la mortalité des arbres (Galiano *et al.*, 2012 ; Adams *et al.*, 2017 ; Kono *et al.*, 2019). Les individus/espèces présentant une régulation stomatique stricte (comportement isohydrique ; Hochberg *et al.*, 2018) seraient plus à mêmes de souffrir d'épuisement des réserves (Hartmann *et al.*, 2013a,b ; Mitchell *et al.*, 2013, 2014 ; Mencuccini *et al.*, 2015).



Adapté de Hartmann & Trumbore (2016)

Figure 1.7. Schema adapté de Hartmann & Trumbore (2016) présentant l'une des formes de réserves carbonées chez les plantes, les glucides. Les glucides sont la forme de réserve la plus couramment utilisée comme indicateurs de la gestion globale des réserves carbonées de la plante. Ils sont produits par la photosynthèse sous forme de sucres solubles et peuvent être mis en réserve sous forme d'amidon ou au contraire utilisés directement dans le métabolisme primaire et secondaire. L'amidon peut être remobilisé en sucres solubles selon les besoins et le statut physiologique de la plante. La sécheresse entraîne une fermeture stomatique qui stoppe la photosynthèse (croix rouge) obligeant la plante à fonctionner en circuit fermé pour son utilisation du carbone, pouvant conduire à destockage voire un épuisement des réserves.

Dans les faits, la cinétique des évènements est probablement plus complexe que la dichotomie proposée. Les deux mécanismes pourraient potentiellement interagir au cours de l'installation de la contrainte et être renforcés par d'autres facteurs biotiques ou abiotiques (McDowell *et al.*, 2008, 2011 ; McDowell, 2011). Si de nombreuses études ont confirmé le rôle fondamental des dysfonctionnements hydrauliques dans la mortalité des arbres (Brodrribb & Cochard, 2009 ; Hoffman *et al.*, 2011 ; Barigah *et al.*, 2013b ; Nardini *et al.*, 2013 ; Anderegg *et al.*, 2016), le rôle de l'épuisement des réserves carbonées demeure plus discuté (Adams *et al.*, 2017). Bien que la concentration en glucides non structuraux, qui sont de loin les composés carbonés les plus utilisés comme marqueurs, diminue généralement en réponse à la sécheresse (Bréda *et al.*, 2006 ; Galiano *et al.*, 2011), l'épuisement n'est généralement jamais total à mortalité. Par ailleurs, une méta-analyse récente a montré que la mortalité des

arbres due à la sécheresse coïncidait avec les dysfonctionnements hydrauliques dans la totalité des cas décrits dans la littérature (Fig. 1.8, Adams *et al.*, 2017). Au contraire, aucun cas de mortalité coïncidait uniquement avec la diminution des réserves carbonées, dysfonctionnements hydrauliques et diminution des réserves pouvant néanmoins coexister (8 cas sur 13 ; Adams *et al.*, 2017).

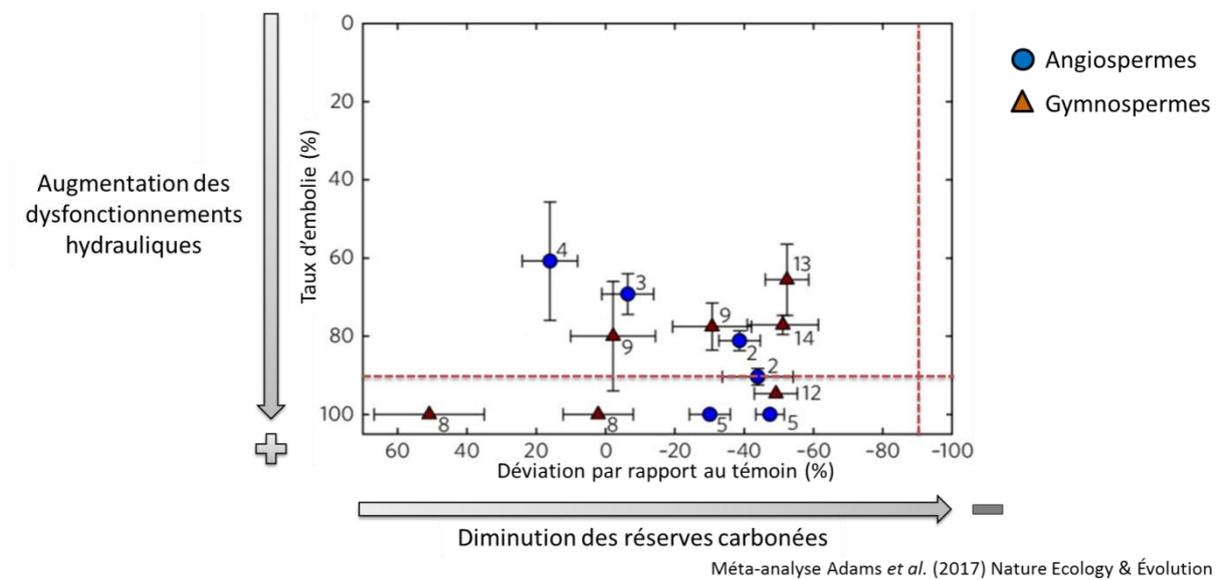


Figure 1.8. Graphique adapté de la méta-analyse de Adams *et al.* (2017) présentant en moyenne (\pm ES) le taux d'embolie (%) et la déviation des réserves carbonées par rapport au témoin (%) pour des populations d'arbres ayant atteint la mortalité (un point = une population). Les lignes pointillées correspondent pour l'une au seuil léthal d'embolie pour les angiospermes (90%) et pour l'autre, par analogie, au seuil de déviation des réserves carbonées par rapport au témoin pouvant être considéré comme le seuil d'épuisement des réserves (-90%).

L'ensemble de ces études illustre la diversité et la complexité des réponses des arbres à la sécheresse. Non seulement les réponses peuvent varier en fonction des contextes d'intensité et de durée, des caractères considérés, mais également en fonction des espèces étudiées et des individus au sein de l'espèce. Enfin, d'autres facteurs abiotiques pourraient également moduler la réponse des arbres à la sécheresse autant en termes de capacité intrinsèque qu'en termes de dynamique de réponse.

1.5. Le statut nutritif comme source de modulation de la réponse à la sécheresse chez les arbres

Outre la disponibilité en eau, la disponibilité en nutriments est le deuxième facteur abiotique limitant la croissance des plantes et leur reproduction (Larcher, 2003). La question de l'interaction entre la disponibilité en eau et la disponibilité en nutriments est toutefois demeurée très peu étudiée jusqu'à présent alors que ces deux paramètres peuvent varier indépendamment et avoir des effets potentiellement antagonistes. Les effets de l'azote seul sont bien documentés et sont généralement antagonistes à ceux induits par la sécheresse seule (Fig. 1.9). Ainsi, l'augmentation de la disponibilité en minéraux peut augmenter la croissance des arbres (Zabek, 1995 ; Graciano *et al.*, 2005 ; Larchevêque *et al.*, 2011a ; Battie-Laclau *et al.*, 2014a,b ; Ward *et al.*, 2015), augmenter les échanges de gaz (Liu & Dickmann, 1996 ; Jia & Gray, 2004 ; Samuelson *et al.*, 2007 ; Dinh *et al.*, 2017), entraver les ajustements osmotiques (Dosskey *et al.*, 1993 ; Jacobs *et al.*, 2004 ; Graciano *et al.*, 2005 ; Villar-Salvador *et al.*, 2005), augmenter la biomasse du compartiment aérien au détriment du compartiment souterrain (Jacobs *et al.*, 2004 ; Jia & Gray, 2004 ; Graciano *et al.*, 2005 ; Lloyd *et al.*, 2006 ; Ward *et al.*, 2015), augmenter la vulnérabilité à la cavitation (Harvey & van den Driessche, 1997, 1999 ; Hacke *et al.*, 2010 ; Plavcová & Hacke, 2012 ; Plavcová *et al.*, 2013a) et augmenter la mise en réserve du carbone (Watterston *et al.*, 1963 ; Bollmark *et al.*, 1999 ; Ibrahim *et al.*, 2011 ; Xiao *et al.*, 2017).

- + Accentue les effets négatifs de la sécheresse
- Diminue la sensibilité à la sécheresse

A_x : surface de conduction
 A_l : surface de transpiration

Faible disponibilité en nutriments	Traits	Forte disponibilité en nutriments
	-	Biomasse aérienne
	-	Biomasse racinaire
	-	$A_x : A_l$
	-	Diamètre des vaisseaux
	-	Vulnérabilité à la cavitation
	+	Réserves
		

Adapté de Gessler *et al.* (2017)

Figure 1.9. Liste non exhaustive de caractères pouvant être affectés par la disponibilité en éléments minéraux (ici l'azote) et conduisant à des effets prédisposants lors d'une sécheresse. Adapté de Gessler *et al.* (2017).

Toutefois, il convient de souligner que les différents éléments minéraux peuvent avoir des effets différents et parfois antagonistes sur la physiologie des plantes, c'est notamment le cas avec les trois principaux : l'azote (N), le phosphore (P) et le potassium (K). Ainsi, en observant par exemple l'effet unitaire des éléments minéraux sur la vulnérabilité à la cavitation, on constate que la fertilisation N augmente la vulnérabilité à la cavitation des arbres, la fertilisation P diminue la vulnérabilité alors que la fertilisation K n'a aucun effet (Harvey & van den Driessche, 1997 ; 1999). En observant l'effet unitaire des éléments minéraux sur l'ajustement osmotique, on constate que la fertilisation N altère les capacités d'ajustement, alors que la fertilisation P les améliore (Dosskey *et al.*, 1993 ; Graciano *et al.*, 2005 ; Tariq *et al.*, 2018). La disponibilité en eau peut par ailleurs affecter la disponibilité en éléments minéraux du sol en réduisant la mobilité des ions et en diminuant les activités microbiennes (Cregger *et al.*, 2014).

En 2017, le cadre conceptuel proposé par McDowell *et al.* (2008) concernant les mécanismes de mortalité en réponse à la sécheresse a été adapté afin d'y intégrer les possibles effets de la disponibilité en nutriments (Gessler *et al.*, 2017 ; Fig. 1.10). Selon les auteurs, les effets sont multiples et la disponibilité en nutriments peut jouer un rôle (1) avant l'initiation

de la sécheresse, (2) pendant la sécheresse, et enfin (3) après la sécheresse lors de phase de recouvrement (Gessler *et al.*, 2017).

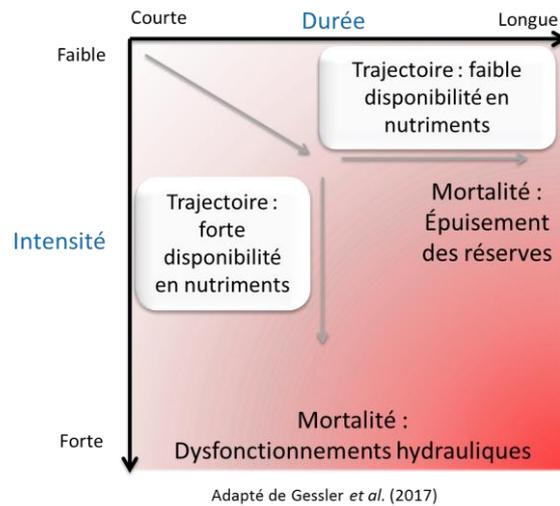


Figure 1.10. Diagramme adapté de Gessler *et al.* (2017). Il met en avant les risques supplémentaires de mortalité en fonction du statut nutritif du sol et d'une sécheresse d'intensité et de durée variable.

Les effets pré-sécheresse correspondent aux effets « hérités » du statut nutritif ayant prévalu sur un pas plus ou moins long (fonction de l'âge de l'individu) lorsque la disponibilité en eau n'était pas limitante. Certains ajustements physiologiques et/ou morphologiques liés à la disponibilité en nutriments pourraient ainsi prédisposer les individus à être moins tolérants à la sécheresse ou au contraire les rendre plus tolérants. Une disponibilité en nutriments plus importante a tendance à augmenter la biomasse aérienne au détriment de la partie racinaire, à diminuer leur résistance à l'embolie estivale (surtout l'azote, Graciano *et al.*, 2005 ; Plavcovà & Hacke, 2012), et à diminuer les ratios C:N des tissus, prédisposant potentiellement les arbres à la sécheresse et à l'attaque de ravageurs secondaires. Au contraire, une plus faible disponibilité en nutriments pourrait limiter la mise en réserve, ce qui pourrait en contrepartie augmenter les risques d'épuisement des réserves en cas de sécheresse.

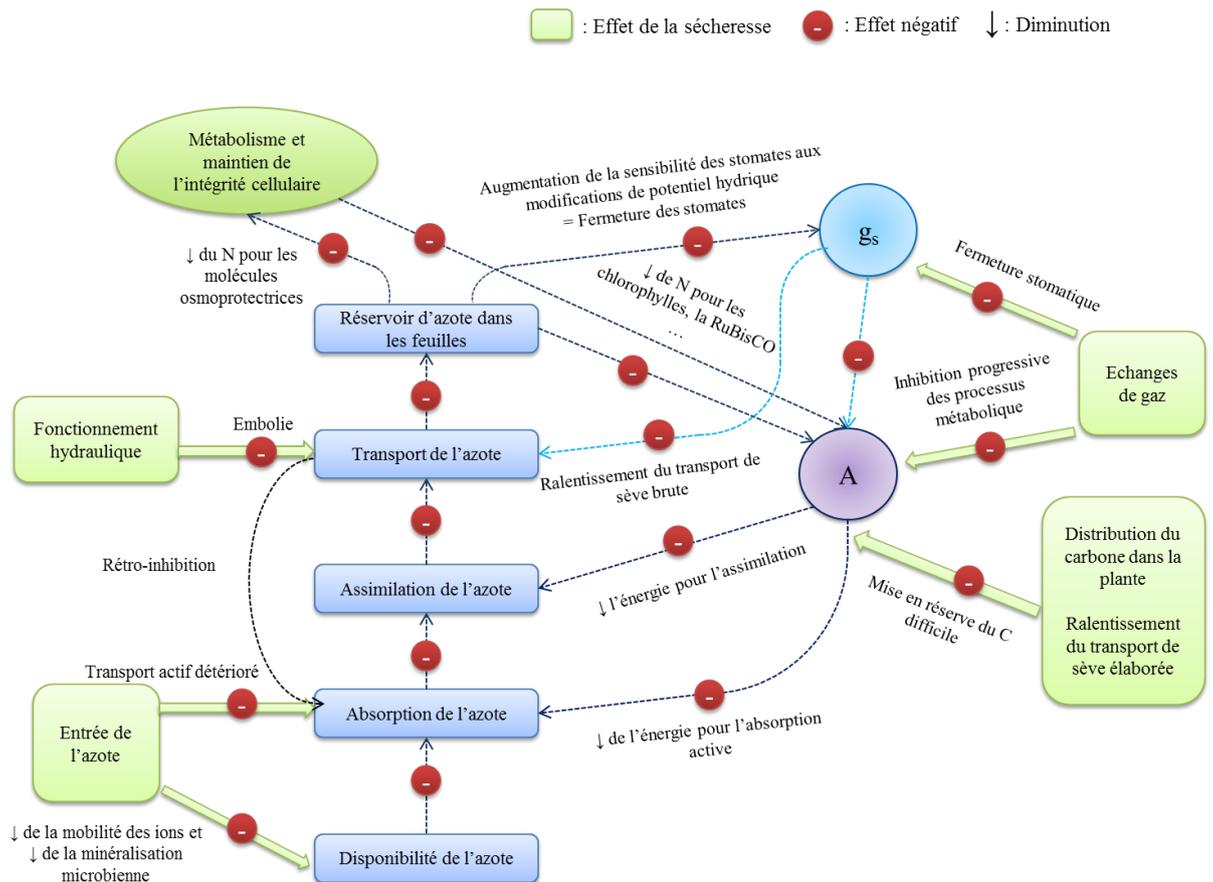


Figure 1.11. Impact de la sécheresse sur le métabolisme de l'azote des plantes et effet de la modulation de la disponibilité en azote sur l'ensemble du métabolisme de la plante. Adapté de Gessler *et al.* (2017). En vert, les différents mécanismes et variables physiologiques affectés négativement par la sécheresse ; En bleu foncé, la voie métabolique de l'azote ; En rouge, les symboles "-" indiquent un effet inhibiteur d'une modification physiologique (en début de flèche) sur une autre (en fin de flèche) ; En bleu clair, la conductance stomatique à la vapeur d'eau (g_s) ; En violet, l'assimilation nette du CO_2 atmosphérique (A). La lettre "N" correspond à l'azote dans le tableau périodique des éléments, la lettre "C" au carbone.

Les effets de la disponibilité en nutriments sur la survie pendant la sécheresse sont complexes et distincts de ceux jouant un rôle avant initiation de la contrainte. Ces effets peuvent être à la fois directs (réduction de la disponibilité et de l'absorption suite à la diminution de la disponibilité en eau) ou indirects (boucles de rétrocontrôles *via* des effets de la disponibilité en nutriments sur les échanges de gaz foliaires) et sont illustrés pour l'azote, l'azote étant le macroélément le plus limitant chez les plantes (Gessler *et al.*, 2017 ; Fig.1.11). Ce modèle suppose qu'une faible disponibilité en éléments minéraux, notamment en azote, durant une sécheresse augmente l'impact négatif de cette sécheresse sur la survie des arbres. Il permet de constater la grande quantité de mécanismes physiologiques affectés par la

sécheresse. Ainsi, comme évoqué précédemment la sécheresse limite l'assimilation de l'azote, le fonctionnement hydraulique, le métabolisme, les échanges de gaz et l'allocation du carbone. Une faible disponibilité en azote augmente la difficulté de son absorption et de son transport, une plus faible concentration en azote dans les feuilles limite le métabolisme et la photosynthèse, les échanges de gaz sont altérés, la conductance stomatique diminue et l'assimilation devient inefficace de par la diminution de la photosynthèse et de l'ouverture stomatique.

La disponibilité en nutriment affecte également les capacités de recouvrement post-sécheresse, d'une part *via* la capacité des plantes à avoir maintenu leur fonctionnement durant la sécheresse et d'autre part *via* leur capacité à tirer profit de l'augmentation de la disponibilité en eau (Gessler *et al.*, 2017). Malgré une faible disponibilité en nutriments, les plantes doivent pouvoir recréer les tissus qui ont été endomagés avec la sécheresse afin de rétablir les fonctions racinaires pour pouvoir relancer l'absorption (Jacobs *et al.*, 2004). Mais également les fonctions foliaires dans le but de pouvoir rapidement relancer la machinerie photosynthétique (Rivas *et al.*, 2017). De même que les fonctions conductrices, pour permettre de relancer les échanges entre compartiments (Brodribb & Cochard, 2009). Ce rétablissement est limité par les réserves encore disponibles pour la plante (Galiano *et al.*, 2011 ; Trifilò *et al.*, 2017). La faible disponibilité en nutriments limiterait les capacités de résilience et augmenterait les risques de mortalité des arbres.

1.6. Problématique et objectifs de la thèse

Les travaux réalisés dans le cadre de ma thèse peuvent être replacés dans le cadre général de la thématique de l'équipe de recherche dans laquelle ils ont été développés. La thématique de recherche de l'équipe "Arbres et Réponses aux Contraintes Hydriques et Environnementales" (ARCHE) du Laboratoire de Biologie des Ligneux et des Grandes Cultures de l'Université d'Orléans (LBLGC, EA 1207, INRA USC 1328) est centrée sur la compréhension des mécanismes physiologiques et moléculaires impliqués dans l'acclimatation et l'adaptation des arbres aux contraintes hydriques et métalliques. L'équipe présente trois axes de recherche : un axe « écophysiologie », centré sur la diversité inter- et intra-spécifique des stratégies de réponse à la sécheresse dans des contextes d'intensité et de durée variées, un axe « épigénétique » centrée sur le rôle des marques épigénétiques comme la méthylation de l'ADN dans la plasticité phénotypique, et un axe « phytomanagement » centré sur l'utilisation des arbres comme outil de stabilisation des sols pollués. Les travaux de recherche sont pour l'essentiel développés sur un modèle biologique : le peuplier.

Le premier arbre dont le génome a été séquencé était un peuplier (*Populus trichocarpa* Torr. & Gray, clone Nisqually 1 ; Tuskan *et al.*, 2006). Les peupliers sont des Angiospermes appartenant à la famille des Salicacées et au genre *Populus*. Le genre *Populus* est composé d'une trentaine d'espèces réparties dans 6 sections botaniques sur la base de critères écologiques et morphologiques (*Abaso*, *Aigeros*, *Leucoides*, *Populus*, *Tacamahaca* et *Turanga* Dickmann & Kuzovkina, 2008). C'est un arbre à feuille caduque et à bois tendre, à très forte croissance juvénile, les peupleraies classiques présentant une révolution entre 15 et 20 ans. Il possède un système racinaire traçant et apprécie les sols profonds, humides et drainants. On le retrouve naturellement près des cours d'eau et dans les zones humides, et est de ce fait particulièrement bien adapté à des régimes hydrauliques dynamiques. Sur le territoire français, on retrouve le peuplier au sein de deux principaux compartiments : le

compartiment sauvage, représenté par les espèces naturelles autochtones comme le peuplier blanc, le peuplier tremble ou encore le peuplier noir, et le compartiment cultivé, représenté par les plantations (peupleraies classiques mais aussi taillis à courtes ou très courtes rotations) (Berthelot & Gavaland, 2007 ; Commission internationale du peuplier 2016, Bastien *et al.*, 2015). En France, le peuplier constitue la troisième essence feuillue récoltée en matière de volume (Agreste, 2012 ; Agreste, 2016). La populiculture est basée sur l'utilisation de variétés clonales, pour la plupart hybrides, l'hybridation interspécifique étant courante chez le peuplier (Stanton, 2009) et conduisant souvent à une hétérosis importante en F1 (Stettler *et al.*, 1988 ; Marron *et al.*, 2006 ; Dillen *et al.*, 2009 ; Zanewich *et al.*, 2018).

Les travaux menés sur peupliers au sein de l'axe « écophysiologie » concernent à la fois le compartiment sauvage et le compartiment cultivé. Dans le premier cas, les travaux sont développés sur peuplier noir (*Populus nigra* L.) et ont pour objectifs d'identifier les traces d'adaptation locale à l'environnement et d'évaluer le potentiel adaptatif des populations dans le contexte actuel de modifications climatiques. Dans le deuxième cas, les travaux ont pour objectif d'évaluer la diversité génétique existante pour des caractères clés comme la productivité, l'efficacité d'utilisation de l'eau et la tolérance à la sécheresse et les liens entre ces caractères afin d'aider à la définition et la sélection d'idéotypes en fonction des itinéraires culturels.

Mes travaux de thèse s'inscrivent dans la continuité des travaux entrepris au sein de l'axe "écophysiologie", notamment sur le compartiment cultivé. Sur le plan appliqué, l'ensemble des travaux, menés à la fois en serre, en pépinière et en peupleraie, a montré (1) une importante variabilité pour des caractères d'intérêt comme pour l'efficacité d'utilisation de l'eau et la tolérance à la sécheresse modérée quels que soient les fonds génétiques étudiés, (2) que les classements entre variétés pour l'efficacité d'utilisation de l'eau étaient stables au cours du temps, et (3) qu'aucune relation évidente n'existait entre productivité, efficacité

d'utilisation de l'eau et tolérance à la sécheresse, suggérant ainsi que la sélection de peupliers à la fois productifs, efficaces et tolérants est envisageable quel que soit l'itinéraire cultural (Marron *et al.*, 2005 ; Monclus *et al.*, 2005a,b, 2006, 2009 ; Bonhomme *et al.*, 2008 ; Fichot *et al.*, 2009 ; 2010 ; 2011 ; Chamaillard *et al.*, 2011 ; Rasheed *et al.*, 2011 ; Toillon *et al.*, 2013a, 2016 ; Guet *et al.*, 2015a,b). Sur un plan plus fondamental, les travaux ont également montré que la diversité observée entre génotypes pour l'efficacité d'utilisation de l'eau était généralement associée à la composante « gestion des flux d'eau » plutôt qu'à la composante « gestion des flux de carbone » (Monclus *et al.*, 2006 ; Fichot *et al.*, 2010 ; Chamaillard *et al.*, 2011 ; Toillon *et al.*, 2013a ; Rasheed *et al.*, 2012 ; Broeckx *et al.*, 2014a ; Verlinden *et al.*, 2015b) et que la résistance à la cavitation était également variable entre génotypes sans nécessairement venir au détriment de la productivité (Fichot *et al.*, 2010, 2015 ; Guet *et al.*, 2015a).

Jusqu'à présent, les travaux développés au sein de l'équipe avaient été restreints à des contextes de sécheresse modérée (Monclus *et al.*, 2006, 2009 ; Fichot *et al.*, 2009, 2010), bien que les limites fonctionnelles aient été abordées au travers de la résistance à la cavitation (Fichot *et al.*, 2010, 2011 ; Guet *et al.*, 2015b), et n'avaient jamais adressé explicitement les questions liées aux mécanismes de mortalité. Les effets de la disponibilité en nutriments n'avaient pas non plus été directement adressés, seulement en partie au travers de l'analyse des effets sites (Toillon *et al.*, 2013a, 2016 ; Guet *et al.*, 2015a), ces derniers correspondant néanmoins davantage à des différences de contextes pédoclimatiques. Dans ce contexte, **l'objectif général de ma thèse était d'évaluer l'impact de la disponibilité en nutriments sur le fonctionnement hydrique et carboné de génotypes de peupliers dans des contextes de disponibilité en eau contrastés.** Plus spécifiquement nos principales hypothèses de travail étaient :

- 1) Une plus forte disponibilité en nutriments favorise la croissance aérienne en condition hydrique non limitante mais accentue les effets négatifs d'une sécheresse modérée.
- 2) Une plus forte disponibilité en nutriments, notamment en azote, augmente l'efficacité d'utilisation de l'eau, l'efficacité d'utilisation de l'eau n'étant pas directement liée à la croissance
- 3) Une plus forte disponibilité en nutriments, notamment en azote, accentue la vulnérabilité à la cavitation, réduit les marges de sécurité hydrauliques, et augmente les risques de dysfonctionnements hydrauliques en cas de sécheresse
- 4) Une plus forte disponibilité en nutriments favorise la mise en réserve
- 5) Une plus forte disponibilité en nutriments, notamment en azote, favorise la mort par embolie massive du xylème dans un contexte de sécheresse létale

Afin de répondre à ces hypothèses, nous avons sélectionné quatre géotypes de peuplier non apparentés, de fonds génétiques distincts représentatifs des principaux cultivars commercialisés, avec pour objectif de maximiser le différentiel de réponse. Les expériences ont été réalisées d'une part en pépinière, d'autre part en serre, en faisant varier artificiellement l'apport en eau et en nutriments. Le dispositif de pépinière a permis de se rapprocher des conditions naturellement rencontrées en plantation et d'appliquer une sécheresse modérée à l'échelle d'une saison de végétation. L'induction d'une sécheresse sévère étant compliquée à réaliser en pépinière, le dispositif de serre a permis de pallier cette limite et de répondre à des objectifs distincts en abordant la problématique des mécanismes induisant la mortalité des arbres lors d'une sécheresse létale.

La suite du manuscrit est composée d'une partie décrivant la stratégie et le matériel et méthodes associés aux deux dispositifs expérimentaux, suivie de quatre chapitres présentant

les principaux résultats obtenus. Les trois premiers chapitres concernent le dispositif expérimental de pépinière, le quatrième concerne le dispositif expérimental de serre.

Chapitre 1 : Effets croisés de la disponibilité en eau et de la disponibilité en nutriments sur la croissance, le rendement et ses déterminants.

Chapitre 2 : Effets croisés de la disponibilité en eau et de la disponibilité en nutriments sur la vulnérabilité à la cavitation et sur les relations avec la croissance.

Chapitre 3 : Effets croisés de la disponibilité en eau et de la disponibilité en nutriments sur l'efficacité d'utilisation de l'eau et ses relations avec la croissance.

Chapitre 4 : Effets du statut nutritif azoté sur la dynamique des dysfonctionnements hydrauliques et des réserves carbonées dans des contextes de sécheresses modérée ou sévère. Ce chapitre fait l'objet d'un article prochainement soumis à la revue *New Phytologist*.

À l'issue de ces quatre chapitres, les principaux résultats sont discutés au regard de l'objectif initial et les perspectives de recherche à court et moyen termes ouvertes par le travail de thèse sont enfin présentées.

2

MATÉRIELS ET MÉTHODES GÉNÉRAL

Dans le cadre de cette thèse, deux dispositifs complémentaires ont été mis en place, l'un en pépinière permettant d'être au plus près des conditions naturelles et d'étudier l'acclimatation des peuplier en réponse à une sécheresse modérée et l'autre en serre permettant un plus grand contrôle des conditions de croissance et d'induire une sécheresse plus intense permettant d'étudier les mécanismes induisant la mortalité lors d'une sécheresse létale. Ces deux dispositifs avaient pour but de nous permettre de mieux appréhender la dynamique de réponse des arbres à stress hydrique de durée et d'intensité variables, et ce, grâce à l'utilisation de plusieurs génotypes de peuplier.

2.1. Dispositif expérimental n°1 : Pépinière

2.1.1. Matériel végétal

Une plantation expérimentale a été installée au printemps 2015 dans une parcelle de la station de recherche de l'INRA d'Orléans (47°82' N et 1°91' E, 106m a.s.l.) et comprenait quatre cultivars non apparentés, de fonds génétiques différents et représentatifs des principaux cultivars commercialisés en France :

- Un peuplier pur : *Populus nigra* L. cv. **Jean Pourtet**
- Un hybride intra-spécifique : *Populus deltoides* Bartr. (ex Marsh.) cv. **Dellinois**
- Un hybride interspécifique Euraméricain : *Populus deltoides* Bartr. (ex Marsh.) × *Populus nigra* L. cv. **Koster**
- Un hybride interspécifique Américano-asiatique : *Populus trichocarpa* Torr & Gray (ex Hook) × *Populus maximowiczii* Henry cv. **Skado**.

Tableau 2.1. Caractéristiques des quatre génotypes de peuplier sélectionnés, nom du clone, espèce (D : *P.deltoides* ; T : *P.trichocarpa* ; N : *P.nigra* ; M : *P.maximowiczii*), genre, informations techniques et liste non exhaustive de publications dans lesquelles ces génotypes ont été utilisés.

Cultivar	Parenté	Genre	Informations	Publications	
Dellinois	D × D	♂	<ul style="list-style-type: none"> - Homologué en avril 2013 - Débourrement tardif - Tronc droit - Port moyennement étalé - Peu de branches 	<p>Sallé <i>et al.</i>, 2018</p> <p>Facciotto <i>et al.</i>, 2018</p>	
	Koster	D × N	♂	<ul style="list-style-type: none"> - Sélectionné en 1966 - Débourrement très tardif - Tronc droit - Port érigé - Nombreuses branches 	<p>Monclus <i>et al.</i>, 2005a</p> <p>Broeckx <i>et al.</i>, 2012b</p> <p>Vanbeveren <i>et al.</i>, 2013</p> <p>Berhongaray <i>et al.</i>, 2018</p>
	Jean Pourtet	N	♂	<ul style="list-style-type: none"> - Débourrement tardif - Tronc droit - Port érigé - Nombreuses branches 	<p>Gielen <i>et al.</i>, 2002</p> <p>Liberloo <i>et al.</i>, 2009</p> <p>Lagomarsino <i>et al.</i>, 2008</p> <p>Ludovisi <i>et al.</i>, 2017</p>
	Skado	T × M	♀	<ul style="list-style-type: none"> - Sélectionné en 2005 - Débourrement très précoce - Tronc droit - Port moyennement étalé - Nombre de branche moyen 	<p>Broeckx <i>et al.</i>, 2012b</p> <p>Vanbeveren <i>et al.</i>, 2013</p> <p>Berhongaray <i>et al.</i>, 2014</p> <p>Berhongaray <i>et al.</i>, 2018</p>
					

Ces cultivars ont déjà été utilisés et caractérisés dans le cadre d'autres projets et expériences passées (Tableau 2.1). Koster est le clone le plus vendu actuellement en France et le support de nombreux travaux de l'équipe. Skado sélectionné pour sa résistance partielle à la rouille, présente généralement une durée de saison de croissance plus longue que les autres géotypes grâce à sa filiation avec *P.maximowiczii* (Verlinden *et al.*, 2015a), il a également une production de biomasse supérieure (Broeckx *et al.*, 2012a; Toillon *et al.* 2013a; Vanbeveren *et al.*, 2016) et une meilleure efficacité d'utilisation de l'eau, évaluée soit par des mesures d'échanges de gaz (Broeckx *et al.*, 2015), soit par des signatures ¹³C de feuilles et de bois (Broeckx *et al.*, 2015; Verlinden *et al.*, 2015a). Jean Pourtet est classiquement utilisé comme peuplier témoin des peuplements naturels *P.nigra* et a notamment été utilisé dans le cadre des expériences POPFACE. Enfin, Dellinois, homologué par le GIS peuplier, est le cultivar le plus récent.

2.1.2. Conduite expérimentale

La plantation expérimentale installée au printemps 2015 comprenait 4 parcelles jumelles, chacune correspondant à l'un des quatre traitements :

- irrigué × non fertilisé, abrégé pour la suite en I+/F- ;
- irrigué × fertilisé, abrégé pour la suite en I+/F+ ;
- non irrigué × non fertilisé, abrégé pour la suite en I-/F- ;
- non irrigué × fertilisé, abrégé pour la suite en I-/F+.



Photo : Vue satellite de la plantation expérimentale (47° 82' N et 1° 91' E, 106m a.s.l). © 2017 HERE·© 2017 Microsoft Corporation © 2017 DigitalGlobe © CNES (2017) Distribution Airbus DS.

Chaque parcelle a été divisée en quatre blocs indépendants, chaque bloc était divisé en quatre sous-blocs monoclonaux ($5 \times 5 \Rightarrow 25$ plants d'un seul génotype par sous-bloc), afin de s'affranchir de la compétition interspécifique (Fig. 2.1). Chaque sous-bloc était délimité par une rangée de *P.nigra* (cv. 'Jean Pourtet') afin de limiter l'effet bordure sur les 1600 arbres suivis. Les arbres étaient espacés de $75\text{cm} \times 150$, la densité de plantation était donc de 2500 arbres au total répartis sur 0,28ha soit 8889 tige/ha. Le 25 mars 2016, trois tranchées de 80×80 cm ont été creusées à chacune des trois jonctions entre les parcelles afin d'empêcher les transferts d'eau et d'engrais entre traitements. Un inventaire réalisé au mois de septembre 2015 a permis de constater un taux de mortalité important sur certaines boutures notamment chez le génotype Skado qui présentait un taux de mortalité de 61%, les trois autres génotypes présentaient un taux de mortalité inférieur à 15%. Le dispositif a donc été recepé et démarré une première fois le 22 avril 2016, les boutures mortes ont été remplacées à cette occasion. Le taux de reprise des regarnis était de 95,8%. Il est important de noter que le retard de développement accusé par les boutures replantées l'année suivant l'installation du dispositif les a exclues des analyses présentées tout au long de ce travail. Tous les arbres ont été

identifiés par étiquetage au début de l'année 2017. Pour lutter contre la compétition avec la strate herbacée après le recepage, un paillage plastique a été installé sur les lignes, puis un traitement herbicide au BastaF1® a été effectué dans les interlignes le 27 avril 2017. Le dispositif a été recepé une seconde fois à la fin de l'hiver 2017-2018, permettant d'effectuer les mesures destructives sur les arbres, et matérialisant la fin de l'expérimentation sur le terrain dans le cadre de cette thèse.

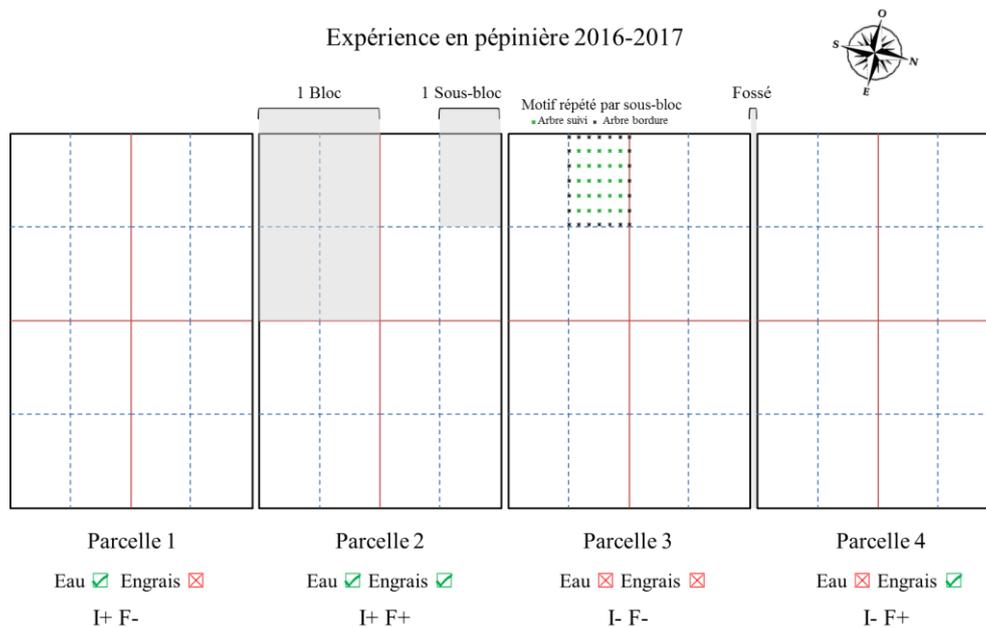


Figure 2.1. Représentation schématique de la plantation expérimentale divisée en quatre parcelles identiques elles même subdivisées en 4 blocs comprenant chacun quatre sous-blocs mono-clonaux.

2.1.3. Caractérisation du sol

En février 2016, afin de caractériser le sol des quatre parcelles, 12 échantillons ont été collectés sur 75cm de profondeur à l'aide d'une tarière manuelle. Les prélèvements ont été faits au centre de chaque bloc (Fig. 2.2) et les quatre prélèvements d'une même parcelle ont été regroupés par horizons (0-15, 15-30 et 30-75cm). Les échantillons ont été conditionnés en sachet plastiques hermétiques et placés à -20°C avant d'être envoyés pour analyse au

laboratoire d'analyse des sols d'Arras (Tableau 2.2 et 2.3). Les modifications éventuelles occasionnées par les apports d'engrais sur les minéraux du sol ont été étudiées lors d'une seconde analyse, au mois de mars 2017. Cette analyse s'est focalisée sur le carbone organique, l'azote total et le taux de matière organique. Pour cela, 16 échantillons ont été constitués, les prélèvements de chacun des 3 horizons au centre de chaque bloc ont été regroupés en un seul échantillon par bloc, puis envoyés pour analyse au laboratoire d'analyse des sols 'Aurea Agrosience' d'Ardon (Tableau 2.3.).

Tableau 2.2. Proportion moyenne (\pm erreurs standards) des éléments minéraux, étude du pH et de la texture des trois horizons de sol échantillonnés en 2016 (n = 4).

		Horizons (cm)		
		0-15	15-30	30-75
Éléments (%)	Carbone (C)	0,8 \pm 0,04	1,2 \pm 0,09	0,8 \pm 0,13
	Azote (N)	0,05 \pm 0,003	0,08 \pm 0,006	0,06 \pm 0,01
	Phosphore (P)	0,006 \pm 0,0005	0,007 \pm 0,0005	0,006 \pm 0,0001
	Calcium (Ca)	0,2 \pm 0,02	0,3 \pm 0,03	0,2 \pm 0,02
	Magnésium (Mg)	0,02 \pm 0,002	0,03 \pm 0,002	0,02 \pm 0,001
	Sodium (Na)	0,001 \pm 0,0002	0,001 \pm 0,0002	0,002 \pm 0,0003
	Potassium (K)	0,03 \pm 0,002	0,03 \pm 0,002	0,02 \pm 0,001
	Fer (Fe)	0	0	0,0002 \pm 0,0002
	Manganèse (Mn)	0,0005 \pm 0,0002	0,0007 \pm 0,0003	0,0007 \pm 0,0003
	Aluminium (Al)	0,006 \pm 0,001	0,005 \pm 0,0005	0,007 \pm 0,002
Caractérisation	pH	0,64 \pm 0,006	0,64 \pm 0,007	0,66 \pm 0,03
Texture du sol (%)	Argile (< 2 μ m)	6,3 \pm 0,14	6,2 \pm 0,9	5,6 \pm 0,5
	Limons fins (2-20 μ m)	9,3 \pm 0,12	9,3 \pm 1,3	8,4 \pm 0,9
	Limons grossiers (20-50 μ m)	6,5 \pm 0,4	6,1 \pm 1,2	5,8 \pm 0,9
	Sables fins (50-200 μ m)	10,7 \pm 0,4	10,4 \pm 2,1	10,1 \pm 1,9
	Sables grossiers (200-2000 μ m)	67,3 \pm 0,8	68,1 \pm 5,5	70,2 \pm 4,0

Tableau 2.3. Proportion de matière organique, carbone organique, azote totale et ratio C/N dans les échantillons de sol prélevés en 2016 (année 1) et 2017 (année 2) (n = 4).

Traitement	I+/F-		I+/F+		I-/F-		I-/F+	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Matière organique (%)	1,54 \pm 0,32	1,65 \pm 0,13	1,9 \pm 0,45	1,83 \pm 0,10	1,67 \pm 0,37	1,63 \pm 0,39	1,33 \pm 0,47	1,55 \pm 0,21
Carbone organique (%)	0,89 \pm 0,18	0,95 \pm 0,07	1,10 \pm 0,26	1,07 \pm 0,07	0,97 \pm 0,21	0,94 \pm 0,22	0,76 \pm 0,27	0,89 \pm 0,12
Azote total (%)	0,06 \pm 0,01	0,08 \pm 0,01	0,08 \pm 0,02	0,10 \pm 0,01	0,07 \pm 0,02	0,08 \pm 0,01	0,06 \pm 0,02	0,07 \pm 0,01
C/N	14,6 \pm 0,4	13,1 \pm 1,6	14,3 \pm 0,2	11,6 \pm 1,7	14,4 \pm 0,6	11,9 \pm 1,2	14,6 \pm 0,2	11,9 \pm 1,5

Ces résultats nous ont permis de caractériser le sol des parcelles comme étant extrêmement drainant (presque 80% de sable) et très pauvre. Les différents horizons étaient similaires en termes de texture et de teneurs en éléments minéraux. L'aspect drainant et peu fertile du site a permis de faire varier facilement la disponibilité en eau par arrosage au goutte à goutte des parcelles I+ ainsi que la disponibilité en éléments minéraux par apport régulier d'engrais au cours de la saison de végétation pour les parcelles F+.

2.1.4. Différentiel de disponibilité en nutriments

A partir de 2016, le différentiel de disponibilité en nutriments a été généré par apport d'un engrais Fertigreen® 21-6-8 NPK + 3MgO (+ 17 % de SO₃ et oligo-éléments Cu, Mn, B, Zn, Fe) en micro-granulés (meilleure régularité d'épandage + diffusion régulière sur une durée de 3 à 4 mois). La quantité d'engrais apportée équivalait à 189kg/ha à chaque date et correspondait à un apport optimal (répondant au besoin unitaire en azote des plants; Lasa *et al.*, 2016) ; cependant un 'boost' a été donné en début de saison de végétation pour avoir l'assurance que les arbres impriment le différentiel de disponibilité en nutriments en 2016. Deux apports ont été faits cette année-là sur les deux parcelles 'F+', l'un fin juin de 80 unités d'azote (soit 378kg/ha d'engrais), le second, mi-août, de 40 unités d'azote (189kg/ha d'engrais). En 2017, quatre apports de 40 unités d'azote (189kg/ha d'engrais) ont été effectués durant la période de croissance des arbres, le 10 mai, le 27 juin, le 24 juillet et le 31 août.

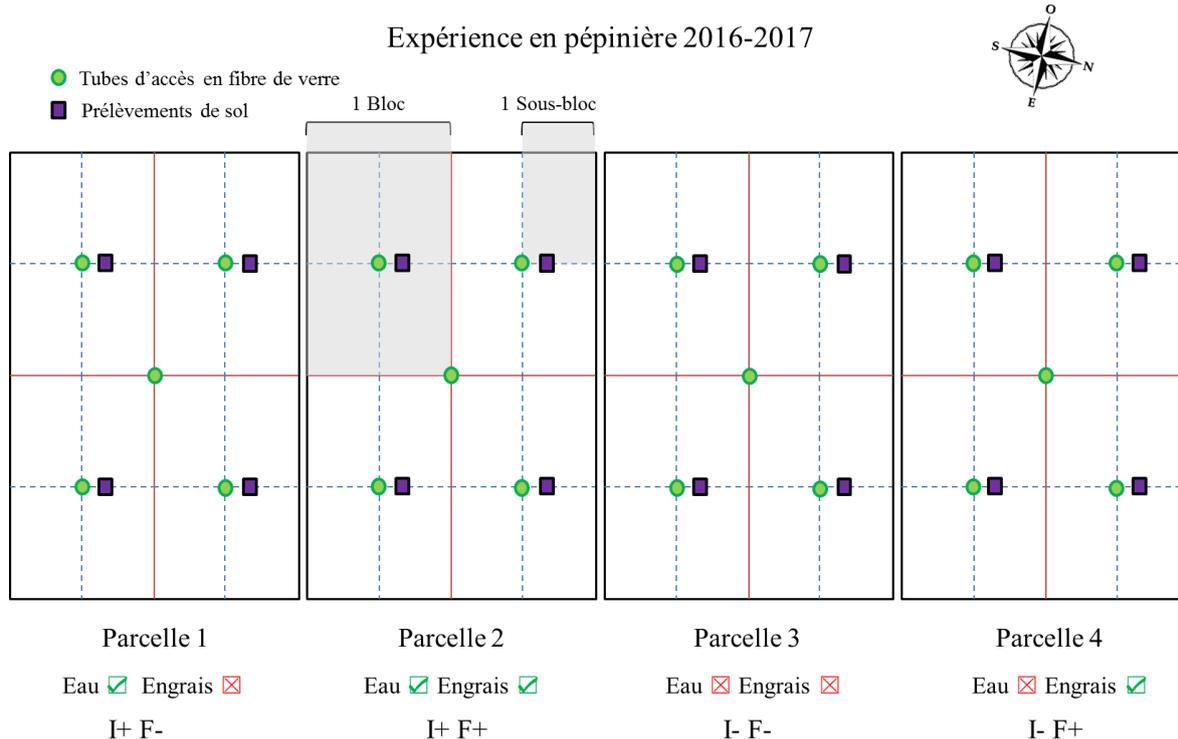


Figure 2.2. Représentation schématique de la plantation expérimentale avec détail de l'emplacement des échantillonnages de sol et des tubes d'accès pour la sonde TDR.

2.1.5. Différentiel de disponibilité en eau

Aucun traitement différentiel n'a été appliqué l'année d'installation (2015), tous les plants ont été irrigués de manière identique et journalière en fonction des conditions environnementales par un système de goutte à goutte répondant à la demande évaporative d'une prairie témoin à proximité du site. L'irrigation par goutte à goutte a été maintenue en 2016 sur toutes les parcelles, et a été doublée d'une irrigation par aspersion afin de favoriser la solubilisation de l'engrais et de s'assurer de sa disponibilité pour les arbres. Le différentiel d'irrigation a été mis en place durant l'année 2017, le 21 avril le système d'irrigation par goutte à goutte a été interrompu pour les deux parcelles non irriguées (I-) et est resté en place pour les deux parcelles irriguées (I+).

2.1.6. Données météorologiques et humidité du sol

Les principaux paramètres environnementaux ont été suivis durant les deux années d'expériences entre février 2016 et décembre 2017 (Fig. 2.3). Ainsi, les précipitations journalières cumulées (mm), la température journalière moyenne (°C) et l'humidité de l'air journalière moyenne (%) ont été mesurées en continue grâce à une station météo AgroClim, qui fait partie du réseau de stations agroclimatiques de l'INRA, présente sur le site. Le VPD journalier (pour déficit de pression de vapeur, kPa) a été calculé grâce aux données journalières de température et d'humidité selon le calcul proposé par Murray (1967) :

$$VPD = \frac{100 - RH}{100} \times SVP$$

Où ; RH est le taux d'humidité relative moyen journalier (%), SVP est la pression de vapeur saturante (kPa) obtenu selon le calcul :

$$SVP = \frac{617,5 \times 10^{\left(\frac{7,5 \times T}{237,3 + T}\right)}}{1000}$$

Où ; T est la température moyenne journalière (°C). Tous les paramètres enregistrés par la station météo étaient des données cumulées journalières ou des moyennes journalières (moyennés sur 24h, de 6h à 6h).

À partir de la mise en place du différentiel d'irrigation, la disponibilité en eau a été suivie régulièrement au cours de l'année en mesurant l'humidité volumique du sol à l'aide d'une sonde de type TDR (PR2 Delta-T Devices Ltd., Cambridge, UK). Les mesures ont été effectuées de façon hebdomadaire *via* des tubes d'accès en fibre de verre installés préalablement au centre de chaque bloc et au milieu de chaque parcelle (n = 5 par parcelle). En complément des mesures d'humidité volumique du sol, des mesures de potentiel hydrique foliaire de base (Ψ_{base} , MPa) ont également été réalisées à cinq reprises entre juin et août 2017

afin d'estimer le potentiel hydrique du sol (Ritchie & Hinckley, 1975). Ces mesures ont été réalisées avant l'aube, entre 04.00 et 05.00, sur une feuille mature de la tige principale, à l'aide d'une chambre à pression de Scholander (PMS 1000, PMS Instrument Company, Corvallis, Oregon, USA) (Scholander *et al.*, 1965). À chaque date, les quatre mêmes arbres par génotype et par traitement ont été échantillonnés ($n = 64 = 4 \text{ génotypes} \times 4 \text{ traitements} \times 4 \text{ blocs} \times 1 \text{ arbre}$). Les feuilles sectionnées à la base du pétiole ont immédiatement été ensachées dans des sachets zip-lock noirs, placées dans une glacière et leur potentiel de base a été mesuré dans les deux heures.

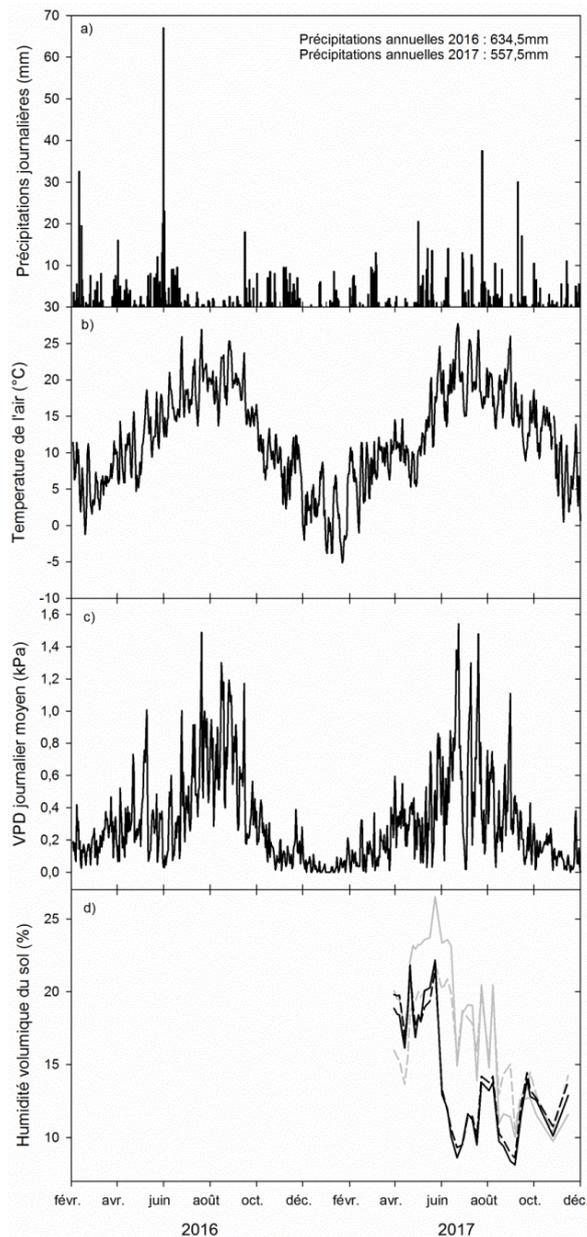


Figure 2.3. Données météorologiques durant les deux années d'expériences 2016 et 2017 (données journalières). (a) Précipitations (mm) ; (b) Température moyenne de l'air (°C) ; (c) VPD (déficit de pression de vapeur) moyen (kPa) et (d) Humidité du sol à 40 cm de profondeur (% vol.). Les données d'humidité du sol ont été mesurées uniquement en 2017 à partir de la mise en place du différentiel d'irrigation le 21 avril. Couleurs : Gris, irriguées (I+) ; Noir, non irriguées (I-) ; Traits pleins, fertilisé (F+) et traits pointillés, non fertilisé (F-).

Les précipitations annuelles pour les deux années étaient inférieures à la moyenne des 30 dernières années (641 mm) et ce, particulièrement en 2017 (Fig. 2.3.a) ; néanmoins, dans les deux cas, les précipitations étaient réparties de façon homogènes avec 64 et 67% pendant la saison de végétation (entre le mois de mai et le mois de septembre) en 2016 et 2017,

respectivement. Les températures moyennes étaient comparables entre années (11,8°C vs. 12,2°C) et présentaient des dynamiques saisonnières similaires avec des maxima pour les températures et le VPD observés entre juillet et août (Fig. 2.3.b et 2.3.c).

Les données de disponibilité en eau du sol n'étaient disponibles que pour 2017, l'année où le différentiel d'irrigation a été initié. Jusqu'à fin mai, la teneur en eau volumique du sol à 40 cm était comparable pour l'ensemble des traitements et oscillait aux alentours de 20% (Fig. 2.3.d). À partir de fin mai, la teneur en eau volumique a progressivement chuté dans les deux parcelles I- pour atteindre une valeur minimale aux alentours de 8% ; les différences entre modalités I+ et I- étaient alors maximales (Fig. 2.3.d). Les différences entre modalités de disponibilité en eau se sont ensuite transitoirement estompées au mois d'août, du fait de la diminution progressive des valeurs sur les parcelles I+ et de l'augmentation des valeurs sur les parcelles I- suite à des épisodes de pluie importants (Fig. 2.3.a,d). En septembre, la teneur en eau volumique différait de nouveau entre modalités de disponibilité en eau, jusqu'à ce qu'elle devienne à nouveau comparable pour les quatre traitements à partir de fin septembre (Fig. 2.3.d). Aucune différence significative entre modalités F+ et F- n'a pu être observée sur les parcelles I- ($P=0,095$, Fig. 2.3.d). Des différences ont en revanche été observées sur les parcelles I+, mais les effets étaient non significatifs, ponctuels et variables : en début de saison (entre début mars et mi-juin) la teneur en eau était supérieure sur la parcelle fertilisée alors que de mi-août à mi-septembre l'inverse a été observé (Fig. 2.3.d).

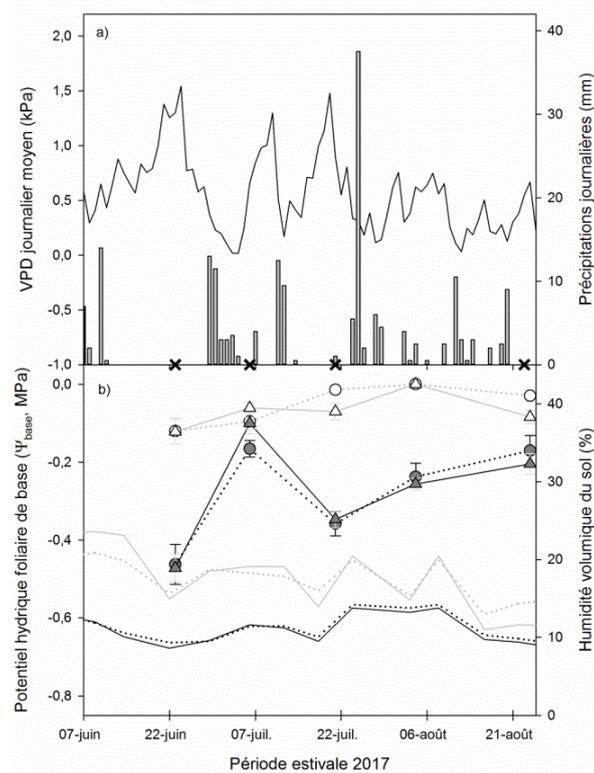


Figure 2.4. Potentiel hydrique foliaire de base et évolution temporelle des principaux paramètres météorologiques entre le 23 juin et le 24 août 2017. (a) VPD journalier moyen (courbe noir, kPa ; et précipitations journalières (histogrammes, mm). Symbole pour (a) : Croix, date de mesures des Ψ_{x-min} . (b) Potentiel hydrique foliaire de base (courbes + symboles, MPa) et pourcentage moyen d’humidité du sol (Courbes, % vol.). Couleurs et symboles pour (b) : Gris ou vide, irrigué (I+) ; Noir ou plein, non irrigué (I-) ; Trait plein ou triangle, fertilisé (F+) et trait pointillé ou cercle, non fertilisé (F-).

La période suivie pour les mesures de potentiels hydriques du xylème faisait partie de la période de sécheresse observée durant l’été 2017 (Fig. 2.4.a). Au cours de cette période, les plus fortes différences d’humidité volumique du sol entre les modalités I ont été observées mi juin, correspondant aux valeurs de Ψ_{base} les plus basses enregistrées.

Quels que soient la date ou le traitement, aucune différence significative n’a pu être observée entre génotypes pour les valeurs de potentiel hydrique foliaire de base (Ψ_{base}) ; les valeurs ont donc été moyennées sur les quatre génotypes (Fig. 2.4.b). Les valeurs de Ψ_{base} obtenues sur la période juin-août ont confirmé les différences entre modalités de disponibilité en eau (Fig. 2.4.b). Aucune différence significative des valeurs de Ψ_{base} n’a pu être observée entre génotypes au sein de chaque traitement ($P > 0,144$), ce qui indique que le niveau de contrainte ressenti par les arbres était équivalent. Les valeurs les plus négatives ont été

observées fin juin (Fig. 2.4.b). Le potentiel hydrique foliaire de base était systématiquement plus faible sur les parcelles non irriguées à l'exception du 6 juillet, date à laquelle aucune différence significative n'a pu être observée, probablement en raison des précipitations enregistrées les jours précédant les mesures (Fig. 2.4.a). Lorsqu'un effet de la disponibilité en nutriments a été détecté pour les parcelles irriguées (le 21 juillet et le 24 août), les Ψ_{base} étaient systématiquement plus faibles pour les arbres fertilisés. En condition non irriguée, un effet de la disponibilité en nutriments a été observé à une seule date (6 juillet), Ψ_{base} étant plus faible sur la parcelle non fertilisée.

2.2. Dispositif expérimental n°2 : Serre

L'expérience a été réalisée en serre au centre de recherche de l'INRA d'Orléans entre février et septembre 2016. Trois cent vingt boutures provenant des deux génotypes hybrides précédemment utilisés dans le dispositif expérimental n°1 en pépinière, Koster et Skado, ont été utilisées. Ces deux génotypes distincts de par leur performance de croissance et leur fonctionnement hydraulique ont été choisis afin de maximiser la diversité de réponse à la sécheresse. Les boutures ont été plantées en février 2016 dans des pots de 10 L avec du terreau (Klasmann® RHP 25-564, pH = 5,8), complétés par Osmocote® PG Mix (1 kg m⁻³ de N-P-K 80/35/60) pour favoriser leur croissance durant le premier mois. Les boutures ont toutes été arrosées et cultivées dans une serre chauffée dans les conditions de croissance standard suivantes: photopériode 16/8 (jour / nuit, h), cycles de température de l'air 20/15 (jour / nuit, ° C) et PPFd quotidienne de 950 $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$. Au début du mois de mai 2016, les jeunes plants en pot ont été transférés dans une serre non chauffée, ont reçu dès lors la lumière naturelle et ont suivi la photopériode naturelle jusqu'à la fin de l'expérience. À ce moment, les boutures avaient atteint en moyenne 100,8 \pm 2,2 cm et 65,2 \pm 1,9 cm pour Skado et Koster, respectivement. Les peupliers de chacun des génotypes ont été disposés aléatoirement en 40 lignes de 8 boutures.



Photo : Initiation de l'expérimentation en serre non chauffée (avril 2016).

2.2.1. Conduite expérimentale

Six traitements correspondant à une combinaison de trois niveaux de disponibilité d'eau et de deux niveaux d'approvisionnement en azote (N) ont été appliqués. Six dates d'échantillonnage, nommées t_0 à t_5 , ont été anticipées et réparties le long de l'expérience du 31 mai (DOY 152) au 6 septembre 2016 (DOY 250) pour chaque traitement (durée totale de l'expérience de 98 jours; voir Fig. 2.5). La première date correspondait à la date d'initiation de la sécheresse, la seconde une semaine plus tard visait à prendre en compte les modifications physiologiques précoces ; les dates suivantes ont été espacées toutes les deux semaines, avec une exception pour la dernière date qui a été choisie lorsque tous les arbres des deux génotypes pour le traitement sécheresse sévère présentaient une nécrose quasi-totale des organes aériens. À chaque date d'échantillonnage, cinq arbres par génotype et par traitement ont été récoltés ($n = 60$ arbres par date, soit 2 génotypes $\times 5$ répétitions $\times 3$ niveaux de disponibilité d'eau $\times 2$ niveaux d'approvisionnement en N), à l'exception de la première date d'échantillonnage avant le début de la sécheresse (t_0) pour laquelle il n'y avait qu'un seul niveau de disponibilité en eau ($n = 20$ arbres, soit 2 génotypes $\times 5$ répétitions $\times 2$ niveaux d'approvisionnement en N $\times 1$ niveau de disponibilité en eau), pour un total de 320 jeunes arbres. Les boutures ont été réparties de manière aléatoire dans cinq blocs randomisés dans la serre, de telle sorte qu'un arbre par génotype et traitement soit échantillonné dans chaque bloc à chaque date d'échantillonnage (Fig. 2.5).

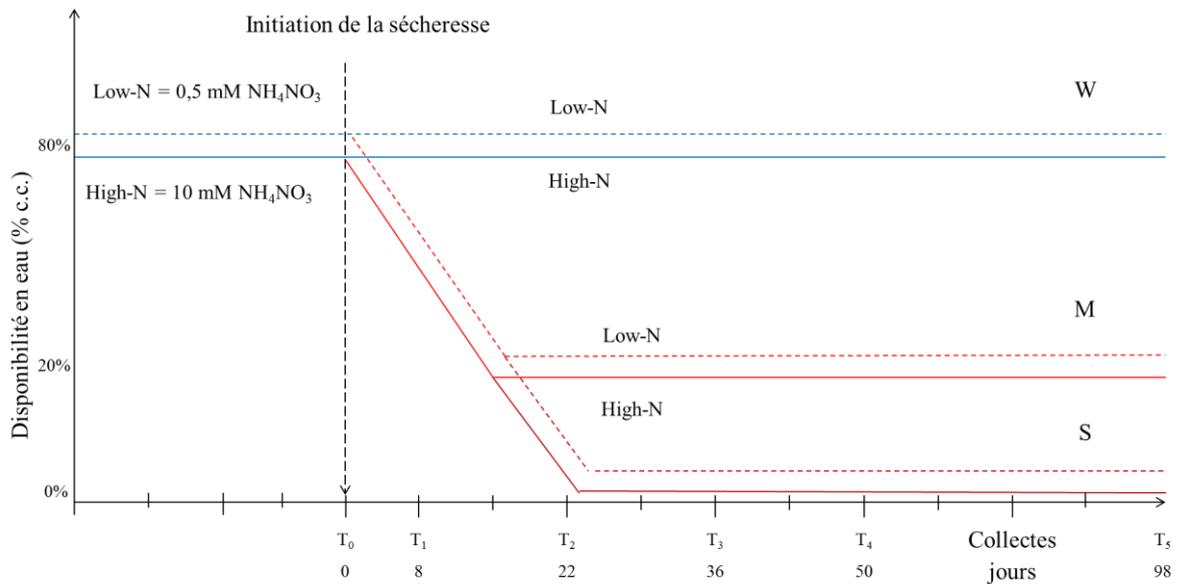


Figure 2.5. Schéma présentant l'organisation de l'expérience en serre. Couleurs : Ligne bleue, irrigué (W) ; Ligne orange, sécheresse modérée (M) ; Ligne rouge, sécheresse sévère (S) ; Pointillé, 0,5 mM d'azote (low-N) ; Trait plein, 10 mM d'azote (High-N) ; T suivi d'un chiffre, date de collectes destructives. La dichotomie pour le traitement S représente le différentiel de disponibilité en azote mis en place avant l'initiation de la sécheresse.

2.2.2. Différentiel de disponibilité en azote

Les modalités de traitement correspondent à une alimentation en azote différentielle (Low-N vs. High-N). Le différentiel d'apport en azote a été initié trois semaines avant l'initiation de la sécheresse afin de favoriser l'acclimatation de la physiologie, de la morphologie et de l'anatomie des plantes à l'azote, et d'identifier d'éventuels effets prédisposants à la sécheresse. La fertilisation était fournie tous les deux jours sous forme de 400 ml de NH_4NO_3 à 0,5 ou 10 mM (pour Low-N et High-N, respectivement) dans une solution nutritive complète (PlantProd® 0-15-40, soit 0,5mM de P_2O_5 et 4mM de K_2O) préparée à 1 g.L^{-1} conformément aux instructions du fabricant. Les niveaux de fertilisation à l'azote ont été choisis sur la base des données publiées pour les expériences de fertilisation azotée sur des jeunes peupliers en pots qui ont permis de déterminer un niveau adéquat (Low) et élevé (High) d'azote (Cooke *et al.*, 2003 ; Hacke *et al.*, 2010 ; Plavcová *et al.*, 2013a ; Lasa *et al.*, 2016). Dès le début de la sécheresse (T_0), l'apport en azote a cessé *de facto* pour le traitement

S, l'irrigation étant interrompue. Cependant, l'apport différentiel en azote a été maintenu pour les traitements W et M jusqu'à la fin de l'expérience afin de maintenir les différences entre les niveaux Low-N et High-N.

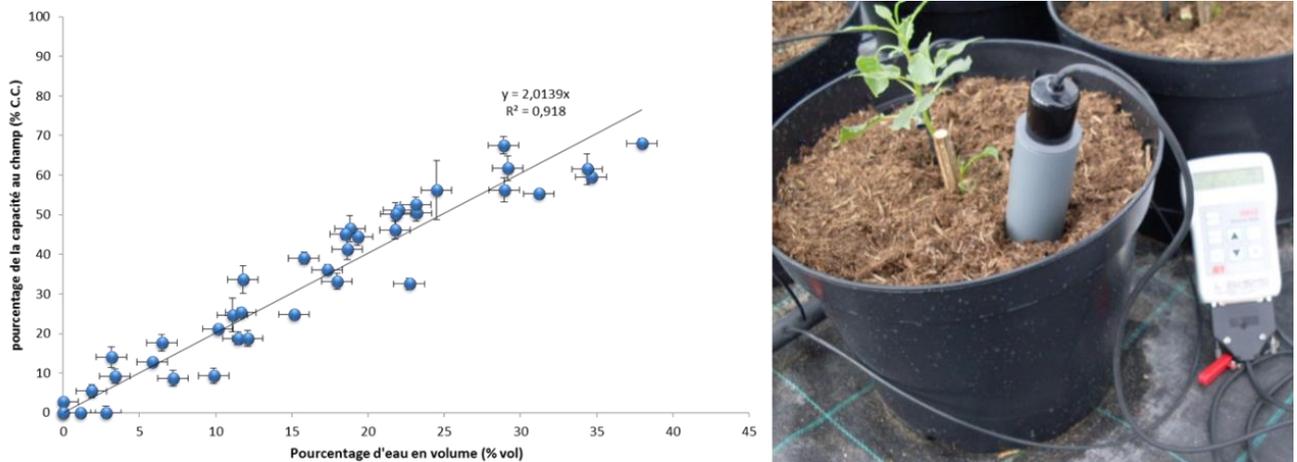


Figure 2.6. Courbe de calibration entre l'humidité volumique du sol (% vol.) mesurée à l'aide de la sonde TDR et le pourcentage de la capacité au champ (% c.c.) mesuré à partir de pesées répétées de la perte en eau des pots.

2.2.3. Différentiel de disponibilité en eau

Les trois modalités d'irrigation ont été définies comme 'irrigué' (W, condition contrôle), 'sécheresse modérée' (M) et 'sécheresse sévère' (S). L'humidité volumique du sol (SWC, %) a été mesurée dans les pots tous les deux jours à l'aide d'une sonde TDR (ThetaProbe, type ML2x, Delta T, Cambridge, U.K). Les valeurs individuelles enregistrées correspondaient à la moyenne de trois mesures réparties équitablement autour du pot. Les valeurs d'humidité volumique individuelles à chaque temps de mesure (SWC_i) ont été normalisées en les exprimant en teneur en eau extractible relative (REW_i , %) via la relation suivante: $REW_i = (SWC_i - SWC_{wp}) / (SWC_{fc} - SWC_{wp}) \times 100$ où SWC_{fc} et SWC_{wp} correspondent aux teneurs en eau volumiques à la capacité au champ et au point de flétrissement permanent, respectivement. Les boutures du traitement 'W' ont été maintenues irriguées proches de la capacité au champ (c.c.) pendant toute l'expérience à l'aide d'un système d'irrigation goutte à

goutte automatique relié à deux tensiomètres (modèle INT4, Kriwan Industrie-Electronik GmbH, Allemagne) installés chacun dans des pots de chaque génotype et changés d'un pot à l'autre tous les deux jours pour assurer la représentativité des mesures. Le déficit hydrique (traitements M et S) a été initié le 31 mai 2016 (t_0). Les boutures du traitement M ont été irriguées manuellement et maintenues autour d'une valeur cible de 15% de REW (soit environ 25% de la c.c. ; Fig. 2.5) ; cette valeur a été choisie sur la base d'expériences préliminaires et de données publiées sur peupliers (voir par ex. Bogeat-Triboulot *et al.*, 2006 ; Yang & Miao, 2010 ; Barigah *et al.*, 2013b) et qui s'est révélée suffisante pour arrêter progressivement la croissance primaire et secondaire tout en limitant le développement de l'embolie du xylème à des valeurs inférieures à 50%. La valeur cible de 15% de REW a été atteinte en ajoutant des quantités contrôlées d'eau à chaque bouture tous les deux jours sur la base des mesures individuelles de TDR (Fig. 2.6). Les boutures du traitement S n'ont plus été irriguées pendant toute la durée de l'expérience dans le but final d'atteindre la mort des arbres.

2.2.4. Données météorologiques

Les jeunes plants en pot ont été cultivés dans une serre non chauffée, et ont suivi une photopériode naturelle à la lumière naturelle. Durant l'expérience la température journalière moyenne (°C) et l'humidité journalière moyenne (%) ont été mesurées en continue grâce à une sonde météo (Aria Maestro®, Neung sur Beuvron, Fr). Le VPD journalier (pour déficit de pression de vapeur, kPa) a été calculé grâce aux données horaires de température et d'humidité selon le calcul décrit précédemment (*cf.* données météo de l'expérimentation en pépinière). Les résultats sont présentés en figure 2.7 et les données d'humidité volumique du sol sont présentées en figure 2.8.

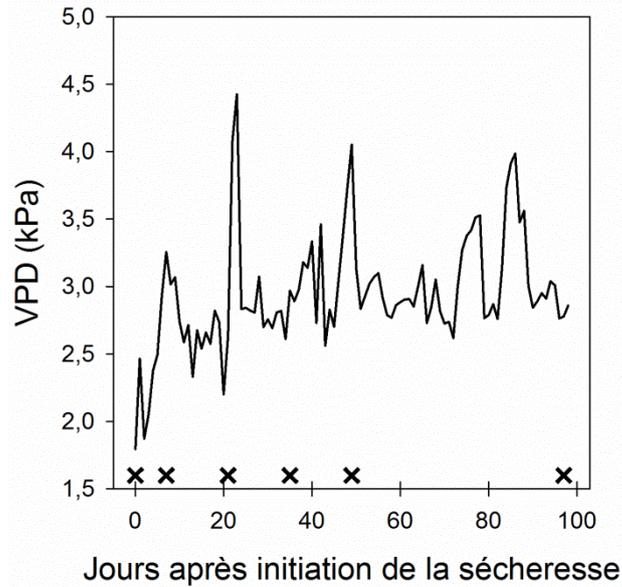


Figure 2.7. Suivi du déficit de pression de vapeur (VPD, kPa) en serre durant l'expérience. Les croix modélisent les campagnes d'échantillonnages.

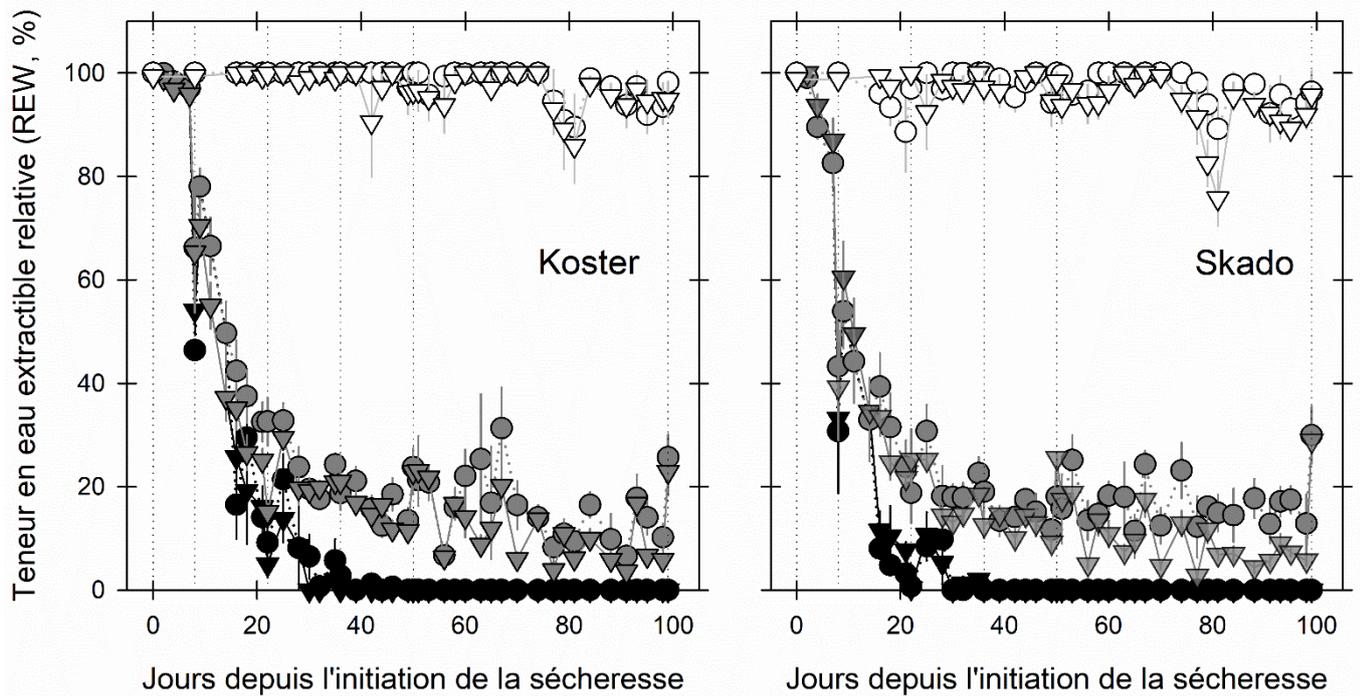


Figure 2.8. Dynamique de la teneur en eau extractible relative du sol (REW, %) chez les deux génotypes étudiés au cours de l'expérience en serre. Symboles et couleurs : Cercle, 0,5 mM d'azote (Low-N) ; Triangle, 10 mM d'azote (High-N) ; Blanc, irrigué (W) ; Gris, sécheresse modérée (M) ; Noir, sécheresse sévère (S). Les lignes pointillées verticales matérialisent les campagnes d'échantillonnages destructives.

3

CHAPITRE 1 : EFFETS CROISÉS DE LA DISPONIBILITÉ EN EAU ET DE LA DISPONIBILITÉ EN NUTRIMENTS SUR LA CROISSANCE, LE RENDEMENT ET SES DÉTERMINANTS

3.1. Introduction

La disponibilité en eau et en nutriments sont deux des facteurs les plus importants limitant la croissance des arbres (Stoneman *et al.*, 1996 ; Tilman, 1987). L'augmentation de la disponibilité en minéraux accroît la croissance des peupliers (chez *P. ×interamericana*, Zabek, 1995), leur production de biomasse et leur investissement dans la surface foliaire (Larchevêque *et al.*, 2011a) ce qui conduit à une diminution du ratio racine/tige. La diminution de la disponibilité en eau tend à diminuer la croissance des arbres (chez des pins d'une 60aine d'années par exemple, Venetier *et al.*, 2013), leur production de biomasse (chez trois jeunes clones de peuplier, Larchevêque *et al.*, 2011b), leur volume de tronc (chez des hévées de 1 an, Devakumar *et al.*, 1998) et à augmenter leur investissement dans le compartiment souterrain (chez des jeunes eucalyptus ; Graciano *et al.*, 2005). Comme évoqué dans l'introduction générale, la capacité des arbres à limiter leur chute de productivité en réponse à une sécheresse modérée est par ailleurs utilisée afin de définir leur niveau de tolérance à la sécheresse (Passiourra, 2002). La tolérance à la sécheresse des arbres peut à son tour être modulée par des facteurs abiotiques et notamment la disponibilité en nutriment.

Les effets conjoints de l'augmentation de la disponibilité en nutriments et de la sécheresse n'étant pas évidents à prévoir à partir de la réponse individuelle à ces deux facteurs, de plus en plus d'études sont menées afin de comprendre les effets de leur interaction. Par exemple, dans une plantation d'eucalyptus de 6 ans, il semble que l'effet d'une exclusion de 37% de la pluviométrie et d'un ajout de potassium, limite la chute de croissance en hauteur des arbres par rapport à celle mesurée chez les arbres n'ayant pas reçu de potassium (Christina *et al.*, 2015) et limite la chute d'accumulation de biomasse avec une diminution de 14% par rapport au témoin arrosé et fertilisé (Battie-Laclau *et al.*, 2014a,b). Dans une plantation de pins de 9 ans, l'interaction entre l'exclusion de 30% de la pluviométrie et l'ajout d'une fertilisation complète (c.à.d. azote-phosphore-potassium, NPK) a fortement

augmenté l'incrément de volume de tige de +26% par rapport au contrôle (irrigué et non fertilisé) et de +5% par rapport aux arbres irrigués et fertilisés (Ward *et al.*, 2015). Dans une autre étude portant sur de jeunes eucalyptus en pot, l'interaction entre une sécheresse modérée et une fertilisation azotée a diminué la production de biomasse dans un sol argilo-limoneux (Graciano *et al.*, 2005). Enfin, chez de jeunes peupliers l'absence d'irrigation combinée à une fertilisation complète (NPK) conduit à une diminution importante de la hauteur, du diamètre et du volume de tige au bout de trois ans de croissance par rapport aux arbres des autres conditions (van den Driessche *et al.*, 2003). Il ressort de ces études que selon l'espèce étudiée, la disponibilité en nutriments joue un rôle différent sur la tolérance à la sécheresse des arbres.

La période de croissance et de productivité des arbres est déterminée par leur phénologie végétative. La phénologie végétative est typiquement caractérisée en estimant les dates d'ouverture et de fermeture des bourgeons végétatifs (Lieth, 1974), que nous simplifierons ici en « débourrement » et « aoûtement ». La période de croissance active délimitée par ces deux processus correspond à la saison de végétation. Les processus physiologiques en lien avec l'ouverture et la fermeture des bourgeons végétatifs sont soumis à un fort contrôle génétique, aussi bien pour le débourrement (Pellis *et al.*, 2004a ; Marron *et al.*, 2006 ; 2010), que pour l'aoûtement (Howe *et al.*, 2000 ; Rohde *et al.*, 2010). La grande plasticité phénotypique des peupliers observée pour les dates de débourrement et d'aoûtement est induite en grande partie par l'environnement. La photopériode joue un rôle essentiel, l'augmentation de la durée de la nuit accélérant le début de l'aoûtement (Nitsch, 1957, 1966 ; Rohde *et al.*, 2010 ; Fabbrini *et al.*, 2012). La température de l'air joue également un rôle important, l'augmentation des températures accélérant la formation des bourgeons en fin de saison (Pauley & Perry, 1954 ; Rohde *et al.*, 2011). Au-delà des valeurs de température en elles-mêmes, c'est la somme de degré-jours qui est l'élément déclencheur (Idso *et al.*, 1978). La sécheresse retarde le débourrement ou l'avance selon la durée de la sécheresse mais

retarde systématiquement l'aoûtement chez des jeunes chênes cultivés en pot (Čehulić *et al.*, 2019). Le débourrement est avancé par la sécheresse chez des chênes de deux ans (Kuster *et al.*, 2014). L'effet de la disponibilité en eau sur l'ouverture et la fermeture des bourgeons est relativement peu étudié, puisque considéré comme négligeable en comparaison avec l'effet de la température. La disponibilité en éléments minéraux module également ces processus. De Barba *et al.* (2016) montrent dans une culture d'épicéas matures un retard du débourrement des arbres lors de l'application d'une fertilisation azoté, le même résultat est observé sur le bouleau (Kula *et al.*, 2012). A l'inverse, une fertilisation complète NPK, de jeunes pousses de pin avance légèrement mais non significativement le débourrement (Pan *et al.*, 2017). Une fertilisation complète durant l'automne dans une plantation de deux ans de douglas accélère leur débourrement l'année suivante (van den Driessche, 1985). D'autres résultats obtenus sur peupliers et sur saules cultivés en taillis à courtes ou très courtes rotations dans deux sites distincts, montrent que la date de débourrement est plus précoce de 10 à 20 jours sur le site le moins drainant et le moins fertile (Toillon *et al.* 2013a,b). L'effet combiné d'une sécheresse et de l'augmentation de la disponibilité en nutriments semble pencher vers une augmentation de la durée de la saison de végétation, bien qu'étant donnée la complexité des réponses aux facteurs individuels ce ne soit pas aisément prévisible.

La plasticité observée pour les dates de débourrement et d'aoûtement sous-tend une plasticité dans la durée de saison de végétation. Une première approche voudrait associer la durée de saison de végétation à la croissance des arbres *via* l'augmentation de la durée d'accessibilité au carbone. En effet une plus grande durée de saison de végétation correspond à une plus grande durée d'exposition des feuilles à la lumière, ce qui a permis une accumulation d'assimilats photosynthétiques plus importante dans les feuilles d'épicéas par exemple (Wang & Jarvis, 1990). Ainsi, une corrélation positive entre l'avancement du débourrement et la production de biomasse a été mesurée sur des jeunes plants de saules

(Rönnerberg-Wästljung & Gullberg, 1999). De la même façon, l'avancement de la date de débourrement mais également l'augmentation de la durée de la saison de végétation par retardement de l'aoûtement ont été reliés à une augmentation de la croissance dans une plantation de saules bien que le premier phénomène soit plus significatif que le second (Weih, 2009). Pourtant, dans de nombreuses autres études la relation entre durée de saison de végétation et croissance des arbres est faible voire inexistante. Dans leur étude, Toillon *et al.* (2013b) ne constatent une relation entre ces deux variables que dans l'un des deux sites étudiés pour les six clones de saule cultivés, la hauteur des arbres étant positivement corrélée à la date de formation du bourgeon. Une étude plus récente démontre qu'une durée de saison de végétation supérieure n'est pas bénéfique pour la croissance de pins et de juniperus se développant dans les zones arides et semi-arides respectivement, celle-ci conclut que le taux de croissance intrinsèque des arbres conditionne leur production de biomasse mais pas la longueur de la saison de végétation qui augmenterait uniquement leur risque de mortalité lors des périodes contraignantes (Ren *et al.*, 2019). La relation entre la phénologie végétative, la croissance et la productivité des arbres n'est donc pas encore totalement élucidé.

L'architecture du houppier – les motifs des ramifications – présentent également des relations importantes avec le déterminisme de la productivité, en particulier pour les arbres cultivés à haute densité de plantation en taillis à courtes ou très courtes rotations (Broeckx *et al.*, 2012b). Une partie importante de la structure de la canopée est déterminée par l'architecture du houppier (Gielen *et al.*, 2002). Les arbres des régions tempérées produisent des branches proleptiques qui se développent à partir de méristèmes latéraux ayant connu une période de repos à la fin de la saison de végétation de l'année précédente (Remphrey & Powell, 1985). Les peupliers ainsi qu'un grand nombre d'arbres des zones tempérées et tropicales produisent également des branches sylleptiques qui se développent à partir de méristèmes formés la même année que la tige (Hallé *et al.*, 1978). Une surface supplémentaire

de feuilles est induite par la présence de ces branches sylleptiques, et cette surface supplémentaire tient un rôle important dans la fermeture du couvert au début de la croissance des arbres (Scarascia-Mugnozza *et al.*, 1989 ; Ceulemans *et al.*, 1992). Les branches sylleptiques présentent d'ailleurs un développement plus important et souvent plus rapide par rapport à l'axe principal. Elles contribuent donc bien plus à la croissance des arbres en raison d'une proportion plus importante d'allocation de carbone à la tige principale (Scarascia-Mugnozza *et al.*, 1989, 1999 ; Ceulemans *et al.*, 1990 ; Zeleznik, 2007). Il existe une grande variabilité génotypique de l'architecture chez le peuplier (Ceulemans *et al.* 1990 ; Gielen *et al.*, 2002 ; Broeckx *et al.*, 2012b), et un contrôle génétique fort existe sur le phénomène de sylleptie (Wu & Stettler, 1996 ; Rae *et al.*, 2004 ; Marron *et al.*, 2006). Le lien entre la branchaison et la productivité des arbres est bien connu, les arbres les plus vigoureux investissant davantage leur production de biomasse dans les branches (Ceulemans *et al.*, 1990 ; Barigah *et al.*, 1994 ; Wu & Stettler, 1998 ; Marron *et al.*, 2006, 2010). Le lien qui permet à la branchaison de conditionner la productivité des arbres passe par la modification de la structure du houppier. En particulier, la surface foliaire augmente (Scarascia-Mugnozza *et al.*, 1997, 1999), donc l'interception lumineuse s'améliore (Dufrêne & Bréda, 1995), et cela passe aussi par l'angle des feuilles et leur distribution spatiale (Chen *et al.*, 1997). Bien que la forme du houppier soit placée sous un fort déterminisme génétique (Horn, 1972), cette forme résulte également de la réponse de l'arbre aux facteurs environnementaux (Hatta *et al.*, 1999). Les expériences FACE (Free Air CO₂ Enrichment) montrent que l'augmentation en CO₂ augmente la profondeur du houppier, à savoir la proportion de la tige principale recouverte par des branches, chez les trois géotypes de peupliers suivis en plantation en augmentant la production de sylleptiques la première année puis en allongeant les distances d'entre-nœud la seconde (Gielen *et al.*, 2002). La sécheresse diminue la surface foliaire totale (donc la surface d'interception lumineuse), le nombre de branches, la longueur des branches et la profondeur

du houppier chez des hévées d'un an cultivés en plantation (Devakumar *et al.*, 1998). La diminution de la longueur des branches par la sécheresse est également confirmée chez sept essences forestières installées depuis une soixantaine d'année (Venetier *et al.*, 2013) de même que la diminution de la surface foliaire totale dans une plantation d'eucalyptus (Battaglia *et al.*, 1998). Cependant les études qui portent sur une exclusion de pluie montrent plutôt une augmentation de la surface foliaire dans les plantations d'eucalyptus (Battie-Laclau *et al.*, 2014a ; Christina *et al.*, 2015) et dans une plantation de pins (Ward *et al.*, 2015) en réponse à la sécheresse. Ces études ne se penchent pas uniquement sur l'effet de la diminution de la disponibilité en eau mais elles s'intéressent à l'effet conjoint d'une fertilisation (en potassium pour les deux premières et complète pour la troisième, NPK) et d'une sécheresse sur les paramètres de la structure du houppier. Ces études montrent que la sécheresse diminue le diamètre du houppier, mais associée à la fertilisation les résultats sur la modulation de la surface foliaire totale sont contrastés. La sécheresse augmente significativement la surface foliaire totale dans deux études et la diminue dans la troisième (dans l'étude de Battie-Laclau *et al.*, 2014a, avec l'ajout de potassium). Le rôle individuel de la disponibilité en nutriments dans ces trois études montre une augmentation de la surface foliaire totale pour tous les types de fertilisation et un changement de la répartition des feuilles vers le sommet avec la fertilisation au potassium. Dans une culture de pin, l'augmentation de la fertilité entre un sol pauvre et un sol riche montre un aplatissage du houppier ainsi qu'une augmentation du nombre de branches, de la longueur des branches, du nombre d'aiguilles et une diminution de leur densité (Niinemets & Lukjanova, 2003). La fertilisation à l'azote et au potassium augmente l'indice maximal de surface foliaire (LAI_{max}) et la biomasse foliaire de trois clones de peuplier cultivés en pot (Larchevêque *et al.*, 2011a). Enfin, la fertilisation azotée seule augmente le nombre de sylleptiques, la surface et le nombre de feuille chez un clone de peuplier cultivé en pot (Cooke *et al.*, 2005). La réponse à la fertilisation pour l'architecture du

houppier est le plus souvent l'opposé de la réponse à la sécheresse, et les études traitant de l'interaction de ces deux facteurs rapportent des résultats généralement contradictoires.

L'objectif général de ce chapitre était d'évaluer les effets interactifs de la disponibilité en eau et de la disponibilité en nutriments du sol sur la croissance, le rendement et ses déterminants (phénologie végétative, architecture du houppier) ainsi que sur la tolérance à la sécheresse. Les expériences ont été conduites en pépinière durant la seconde année de croissance, sur quatre géotypes de peupliers cultivés à une densité de plantation équivalente à celle utilisée en taillis à très courte rotation, selon un plan d'expérience factoriel à deux modalités de disponibilité en eau \times deux modalités de disponibilité en nutriments (dispositif 1, cf. section Matériels et Méthodes général p. 38). Nos hypothèses étaient les suivantes : (i) L'augmentation de la disponibilité en nutriments augmente la croissance des arbres et leur productivité mais diminue leur résistance à la sécheresse (ici leur capacité à maintenir leur productivité durant la sécheresse) ; (ii) L'interaction sécheresse \times fertilisation diminue la durée de saison de végétation en retardant le débourrement et accélérant l'aoûtement des arbres ; (iii) L'interaction sécheresse \times fertilisation diminue le nombre de branches et la surface foliaire (donc la capacité du houppier à intercepter la lumière) ; Et (iv) La croissance intrinsèque des arbres n'est pas reliée à leur niveau de tolérance à la sécheresse.

3.2. Matériels et Méthodes

L'essentiel des mesures ont été réalisées en pépinière en 2016 et 2017, lors de la première rotation de la plantation, sur quatre géotypes de peupliers (*P.nigra* cv. Jean Pourtet ; *P.deltoides* cv. Dellinois ; *P.deltoides* \times *P.nigra* cv. Koster et *P.tricocarpa* \times *P.maximowiczii* cv. Skado). Les abréviations correspondant aux quatre combinaisons de disponibilité en eau et de disponibilité en nutriments utilisées dans la suite du chapitre sont les suivantes : I+/F-, irrigué non fertilisé ; I+/F+, irrigué fertilisé ; I-/F-, non irrigué non fertilisé ; I-/F+, non irrigué fertilisé. Pour rappel, l'arrêt d'irrigation n'a été initié que lors de la deuxième année de

croissance ; le différentiel de disponibilité en nutriments a lui été apporté au cours des deux années. Les informations détaillées sur le choix du matériel végétal, sur le dispositif expérimental et sur la conduite culturale sont données dans la section Matériels et Méthodes (page 38).

3.2.1. Suivi de croissance, biomasse et rendement

Un inventaire exhaustif de la hauteur de la tige principale (H, cm) et du diamètre à 22 cm du sol (D, cm ; Pontailier *et al.*, 1997) a été réalisé sur l'ensemble des arbres du dispositif ($n = 1600 = 4$ génotypes \times 4 traitements \times 4 blocs \times 25 arbres), à l'issue de la première saison de végétation (GS1) puis à l'issue de la seconde saison de végétation (GS2). Les mêmes mesures de croissance ont également été réalisées régulièrement (une semaine sur deux) tout au long de GS2 sur un sous échantillon représentatif de la variabilité existante sélectionné à partir de classes de hauteurs ($n = 576 = 4$ génotypes \times 4 traitements \times 4 blocs \times 9 arbres) afin d'évaluer la dynamique saisonnière. Les mesures de H ont toutes été effectuées à l'aide d'une règle télescopique (Hastings, TEL-O-POLE M-35, Michigan, USA) et les mesures de D ont été effectuées à l'aide d'un pied à coulisse digital (Louisware, Hunan, Chine) ; dans le dernier cas, le diamètre a systématiquement été mesuré dans deux directions perpendiculaires et les valeurs ont été moyennées.

L'indice volumique de tige (IVt, dm^3) a été estimé à l'aide des mesures de la hauteur et du diamètre selon de la formule $H \times D^2$ proposée par Schmidt *et al.*, (2009). Il a été estimé pour chaque date de mesure de croissance lors de l'année 2017.

L'ensemble des arbres a été abattu au cours de l'hiver 2017-2018. La biomasse fraîche aérienne a été mesurée sur un sous échantillon représentatif de la variabilité existante pour chaque génotype sur la base de l'inventaire effectué fin 2017 à l'issue de GS2 ($n = 576 = 4$

génotypes \times 4 traitements \times 4 blocs \times 9 arbres). Pour chaque arbre mesuré, la tige et les branches ont été pesées séparément à l'aide d'une balance de terrain de haute précision (PFK988-C300, Mettler-Toledo, GmbH, Nänikon, Suisse). Deux échantillons de bois d'environ 20 cm ont été prélevés sur la portion de tige de première (GS1) et de deuxième année (GS2), respectivement, et immédiatement pesés afin d'obtenir la masse fraîche (m_f). Ces échantillons ont ensuite été placés à l'étuve à 105°C durant 72 heures, puis pesés à nouveau afin d'obtenir la masse sèche (m_s). Le taux de siccité (m_s/m_f) a été calculé pour chaque génotype et pour chaque traitement et a ensuite été utilisé afin d'estimer les biomasses sèches aériennes.

Des relations allométriques ont été établies entre IVt calculé ($H \times D^2$, dm³) et la biomasse aérienne sèche estimée (Bio, g) pour chaque génotype et chaque traitement. Le modèle le plus adapté a été obtenu à partir de l'équation cubique : $Bio = aIV_t^3 + bIV_t^2 + cIV_t$, où "Bio" est la biomasse aérienne sèche estimée à partir des biomasses aériennes fraîches mesurées, "IV_t" est l'indice volumique de tige calculé, a , b et c sont des coefficients propres à chaque génotypes et chaque traitements. Pour chaque génotype et chaque traitement, les régressions étaient significatives ($P < 0,01$) et le R^2 était supérieur à 0,95.

À partir des biomasses aériennes sèches estimées, le taux de croissance relatif (RGR, g g⁻¹ j⁻¹) a été calculé en utilisant l'incrément de biomasse estimé entre le 4 mai 2017 et le 1^{er} septembre 2017 dates correspondant au début et à la fin de la période de croissance pour les quatre génotypes selon la formule : $RGR = [\ln(m_2) - \ln(m_1)] / (t_2 - t_1)$. Où m_2 et m_1 correspondent aux valeurs biomasse sèche estimée à t_1 (4 mai 2017) et t_2 (1 septembre 2017).

Le rendement (t ha⁻¹) a été déterminé pour chacun des génotypes dans les quatre traitements en GS1 et GS2 à partir des biomasses aériennes sèches estimées. Une densité de plantation de 8889 tiges à l'hectare a été utilisée pour le calcul (75 cm \times 150).

3.2.2. Phénologie végétative

La phénologie végétative a été suivie en GS2. Le débourrement et l'aoûtement ont été suivis visuellement deux fois par semaine de février à avril et d'août à octobre, respectivement, sur 64 arbres ($n = 64 = 4 \text{ génotypes} \times 4 \text{ traitements} \times 4 \text{ blocs} \times 1 \text{ arbres}$). La notation a été réalisée à l'aide de scores décrivant les stades clés de la morphologie des bourgeons apicaux de la tige principale. L'échelle de débourrement est organisée en cinq scores allant de "1" pour les bourgeons dormants à "5" lors de l'apparition de la première feuille étalée (Vanbeveren 2016, adapté de Turok *et al.*, 1996 et Pellis *et al.*, 2004a). L'échelle d'aoûtement est organisée en sept scores (Rohde *et al.*, 2010) allant de "3" pour une pousse apicale en plein développement à "0" lors de l'entrée en dormance du bourgeon apical, par paliers de 0,5. Les schémas correspondant aux échelles de notation sont indiqués en Figures 3.1 et 3.2.

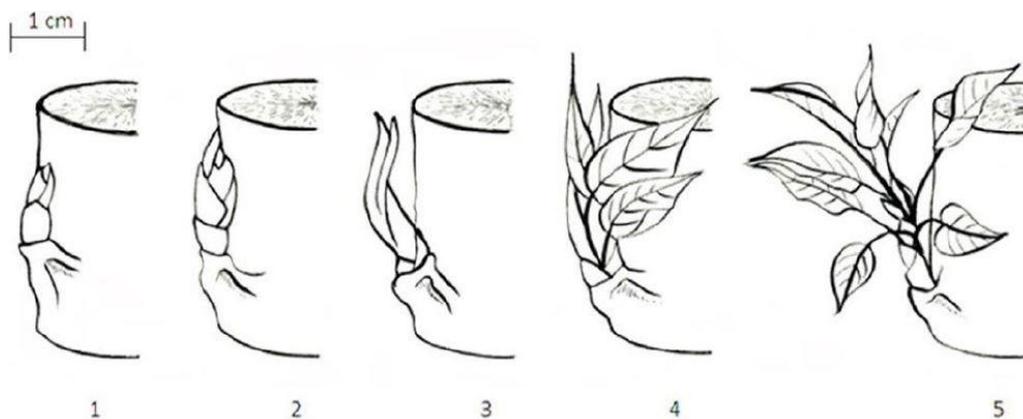


Figure 3.1. Schéma des cinq scores de débourrement proposés par Vanbeveren *et al.*, (2016) et adaptés de Turok *et al.*, (1996) et Pellis *et al.*, (2004a).

1 : Bourgeon dormant complètement encapsulé dans les écailles; visuellement complètement sec et de couleur marron.

2 : Allongement du bourgeon, extrémité des feuilles sortant des écailles; mais ne pouvant pas être observées individuellement.

3 : Bourgeons complètement ouverts; écailles encore présentes; feuilles individuellement visibles, mais pliées.

4 : Feuilles divergentes avec leurs bordures toujours enroulées; écailles présentes ou absentes; feuilles pliées, commençant à s'ouvrir; nervation des feuilles visible.

5 : Feuilles complètement déployées (mais de plus petite taille que les feuilles matures); allongement apparent de l'axe de la pousse; écailles absentes. Développement des feuilles à partir de l'allongement de la branche latérale.

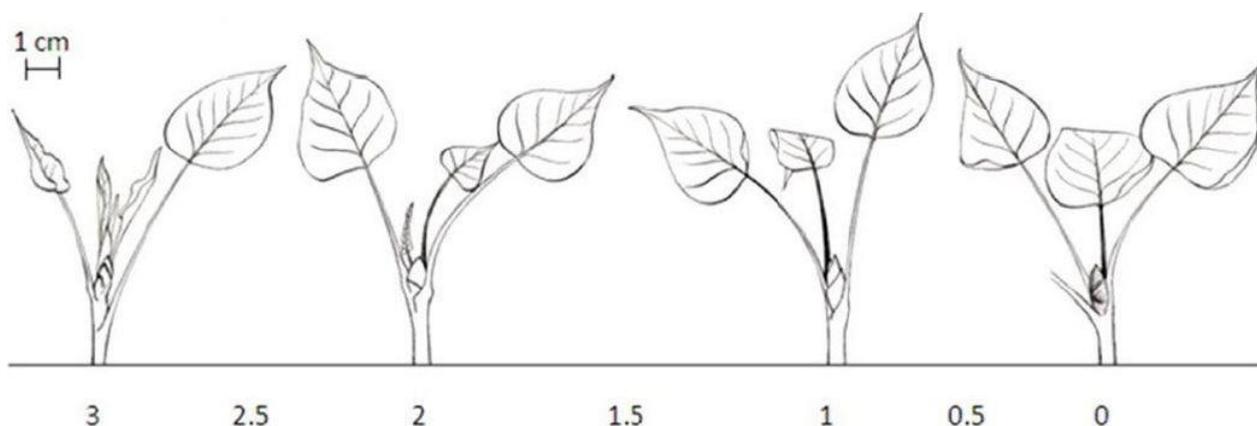


Figure 3.2. Schéma des sept scores d'aoûttement des bourgeons proposés par Vanbeveren *et al.*, (2016) et adaptés de Rohde *et al.*, (2010) et Pellis *et al.*, (2004a).

3 : Pousse apicale en pleine croissance, plus de deux jeunes feuilles enroulées.

2,5 : Dernières feuilles toujours enroulées et à égale hauteur, les entre-nœuds deviennent plus courts.

2 : Diminution de la croissance de la partie aérienne et de l'élongation des entrenœuds, dernière feuille complètement étirée et vert vif.

1,5 : Transition progressive de la pousse vers une structure de bourgeon, couleur de la dernière feuille comparable à celle des feuilles plus anciennes, dernière feuille partiellement roulée.

1 : Bourgeon apical pas complètement fermé, écailles du bourgeon principalement de couleur verte, il n'y a plus de feuilles enroulées.

0,5 : Bourgeon apical complètement fermé, couleur entre le vert et le rouge, stipules des deux dernières feuilles encore vertes.

0 : Bourgeon apical brun-rouge.

Les scores obtenus pour le débourrement et pour l'aoûtement ont été présentés en fonction des jours de l'année et en fonction des degrés jours de croissance. Les degrés-jours de croissance (°C) sont basés sur la relation linéaire entre la température et la phase de développement de la plante (Baker *et al.*, 1984) et ont été calculés à partir des températures moyennes journalières positives, à partir du 1^{er} janvier 2017. Dans l'étude de Pellis *et al.* (2004a), le début de la saison de végétation des arbres a été défini comme le jour de l'année pour lequel la somme des degrés jours de croissance des arbres est associée au score « 4 » puisque c'est le score à partir duquel le fonctionnement photosynthétique est initié. La fin de saison de végétation a été définie de la même façon avec les degrés jours de croissance qui étaient associés au score « 1 » correspondant à un arrêt complet de production de nouvelles feuilles (Rohde *et al.*, 2010 puis Vanbeveren *et al.*, 2016). Les durées de saison de végétation des quatre génotypes pour les quatre traitements ont donc pu être déduites aisément à partir des données de phénologie végétative ajustées à un modèle sigmoïde (détails : *cf.* paragraphe 3.2.5 Analyses statistiques), elles correspondaient au nombre de jours séparant la date de débourrement au score « 4 » et la date d'aoûtement correspondant au score « 1 ».

3.2.3. Architecture du houppier

Les mesures d'architecture ont été réalisées à la fin de chacune des deux saisons de végétation (GS1 et GS2), sur un sous échantillon de quatre individus par génotype et par traitement ($n = 64 = 4 \text{ génotypes} \times 4 \text{ traitements} \times 4 \text{ blocs} \times 1 \text{ arbre}$). Les variables mesurées sont celles initialement proposées par Ceulemans *et al.* (1990) et complétées par Gielen *et al.* (2002) et Broeckx *et al.* (2012b). La hauteur mesurée en fin de GS1 correspondait à la longueur de la pousse de première année (TS1) ; la longueur de la pousse de deuxième année (TS2) a été obtenue en soustrayant la hauteur mesurée en fin de GS2 à la hauteur mesurée en fin de GS1. Tous les bourgeons et les branches présents sur la tige principale ont été dénombrés ; la

longueur moyenne d'entre-nœud a été calculée comme le rapport entre la hauteur de la tige et la somme des bourgeons et des branches.

Les branches dénombrées ont été réparties en trois catégories : (i) les sylleptiques de première année (SYL1) qui se sont développées *via* les bourgeons axillaires sur la pousse de première année, (ii) les proleptiques (PRO2) qui se sont développées la seconde année à partir des bourgeons axillaires qui n'avaient pas démarré la première année (donc uniquement présents sur la pousse de première année), et enfin (iii) les sylleptiques de deuxième année (SYL2) qui ont été produites sur la pousse de deuxième année. La hauteur d'insertion de la première branche (h_b) et de la dernière (h_h) branche de chacune des catégories a été mesurée. Toutes les branches ne pouvant être mesurées individuellement, un sous-échantillon de dix branches de catégorie SYL1 et PRO2 et de cinq branches de catégorie SYL2 réparties le long de la tige a été sélectionné pour la suite des mesures. Sur ces branches, nous avons mesuré le diamètre à 1 cm de l'insertion (D_{br}), la longueur totale de la branche courbée ($L_{br,x}$) ainsi que la longueur entre le point d'insertion et le bourgeon terminal ($L_{br,y}$). L'angle formé entre la tige et le départ de la branche (α) et l'angle formé entre la tige et la droite correspondant à $L_{br,y}$ (β) ont été mesurés à l'aide d'un rapporteur. Une représentation schématique de l'ensemble des variables mesurées est présentée figure 3.3.

Les variables mesurées ont permis de calculer la courbure des branches ($\frac{\alpha}{\beta}$). L'indice volumique de tige (IV_t) et de branche (IV_{br}) a été calculé à partir des relations $D^2 \times H$ et $D_{br}^2 \times L_{br,x}$, respectivement (Ceulemans *et al.*, 1990 ; Broeckx *et al.*, 2012b). La profondeur du houppier, définie comme la hauteur de tige recouverte par les branches, a été calculée comme $H - h_{b(SYL1)}$ et la profondeur relative du houppier a été calculée comme $\frac{H - h_{b(SYL1)}}{H} \times 100$ (Gielen *et al.*, 2002b). Le taux de branchaison a été estimé comme le rapport entre la biomasse aérienne des branches et la biomasse aérienne totale (Ceulemans *et al.*, 1990).

Les mesures d'architecture ont été utilisées pour la réalisation de phénogrammes, c.à.d. des représentations graphiques en deux dimensions de l'architecture du houppier (Gielen et *al.*, 2002b) à l'aide du logiciel Adobe Illustrator CS 11.0.0 (Fig. 3.3). Ces phénogrammes ont été réalisés pour GS1 et GS2, pour chaque génotype et chaque traitement, en utilisant les valeurs moyennes des variables mesurées sur les quatre copies clonales (*cf.* paragraphes précédents).

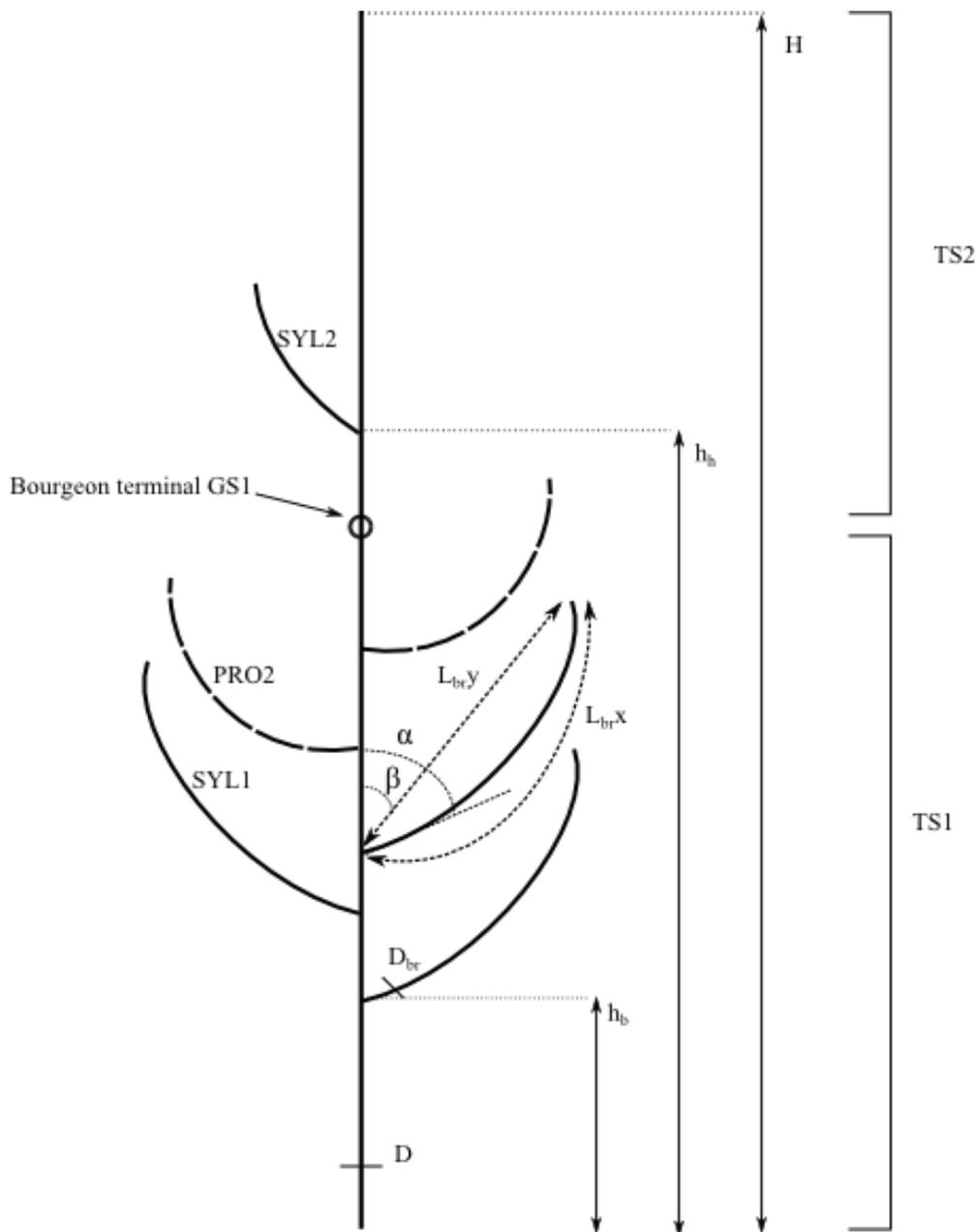


Figure 3.3. Représentation schématique des variables mesurées. Symboles : H, hauteur de l'arbre ; h_b , hauteur d'insertion de la branche la plus haute ; h_b , hauteur d'insertion de la branche la plus basse ; D, diamètre de la tige à 22 cm au-dessus du sol ; D_{br} , diamètre de la branche à 1 cm au-dessus de l'insertion de la tige ; α , angle entre la tige et l'insertion de branche ; β , angle entre la tige et $L_{br,y}$; $L_{br,x}$, longueur réelle de la branche ; Et $L_{br,y}$, longueur de la branche en ligne droite entre son insertion et son bourgeon terminal. TS1 et TS2 correspondent aux portions de tige produite la première et la seconde année respectivement. Les branches proleptiques (PRO2) sont représentées par des lignes en pointillées, les branches sylleptiques produites la première (SYL1) et la seconde (SYL2) années sont représentées par des lignes continues. Adapté d'après Broeckx *et al.*, (2012b).

3.2.4. Indice de surface foliaire maximal

La proportion de la surface foliaire jouant un rôle dans l'interception lumineuse de la canopée présente un rôle clef dans l'acquisition du carbone et est appelée indice de surface foliaire. L'indice maximal de surface foliaire (LAI_{max}) est défini comme le maximum saisonnier de la surface totale des feuilles par unité de surface au sol sous la plante (Curran & Williamson 1987). Il a été estimé au cours de GS2 par la méthode semi-directe de la collecte de litière. À partir du 16 août 2017, 128 bacs de 59×40 cm ($0,236$ m²) ont été positionnés deux par deux de part et d'autre de la tige du peuplier central de chaque sous-bloc ($n = 64 = 4$ génotypes \times 4 traitements \times 4 blocs \times 1 arbre, Fig. 3.4) dans les interlignes (Dufrêne & Bréda, 1995). Le peuplier a été choisi au centre de chaque sous-bloc monoclonal afin de minimiser, lors de la chute des feuilles, les risques d'échanges de feuilles entre les génotypes. Les feuilles tombées dans les bacs ont été collectées chaque semaine puis séchées à l'étuve à 105°C pendant 72h avant d'être pesées. Les masses sèches obtenues pour un même individu ont été additionnées puis converties en surface foliaire à l'aide d'une valeur moyenne de SLA (surface massique foliaire, cm².g⁻¹) obtenue pour chaque génotype et chaque traitement dans le cadre de mesures réparties sur l'ensemble de la saison et l'ensemble du houppier (cf. **Chapitre 3**) (Jonckheere *et al.*, 2004). Le LAI_{max} a été calculé comme le ratio entre la surface foliaire totale et la surface de sol échantillonné, ici $0,472$ m².

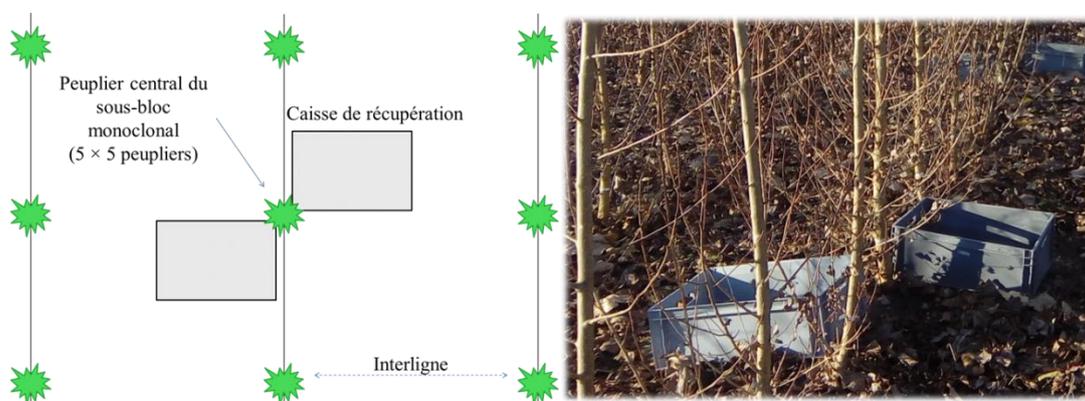


Figure 3.4. Schéma explicatif du positionnement des caisses de récupération de la litière.

3.2.5. Analyses statistiques

Les données ont été ajustées aux effets blocs et analysées avec le logiciel R Studio (Version 1.1.447 – © 2009-2018 RStudio, Inc.). Les données ont été jugées conformes aux hypothèses de normalité et d'homoscédasticité. Les tests statistiques ont été considérés comme significatifs quand $P < 0,05$.

L'analyse des effets liés aux facteurs 'disponibilité en eau' et 'fertilité' pour les données relatives à la biomasse estimée, au RGR, au rendement, au LAI_{max} et aux variables suivies pour la phénologie végétative et l'architecture a été réalisée par analyse de variance (ANOVA) à deux facteurs pour chaque génotype. Ces analyses ont été faites à l'aide du modèle factoriel complet suivant: $Y_{ijk} = \mu + I_i + F_j + (I_i \times F_j) + \varepsilon_{ijk}$; où Y_{ijk} fait référence aux valeurs individuelles ajustées aux effets blocs, μ correspond à la moyenne générale, I_i est l'effet du facteur 'disponibilité en eau' i considéré comme fixe, F_j est l'effet du facteur 'fertilité' j considéré comme fixe, $I_i \times F_j$ est l'interaction entre les deux facteurs et ε_{ijk} la résiduelle. Pour les variables suivies sur un même individu à plusieurs dates, telles que les scores de phénologie végétative, les ANOVA ont été faites à chaque date. Lorsqu'une interaction significative entre les deux facteurs a été identifiée, une analyse de variance à un facteur a été faite au sein de chacune des deux modalités de disponibilité en eau afin de caractériser spécifiquement l'effet de la fertilité. Le même type d'analyse a été appliqué afin de juger des différences entre génotypes pour chaque variable au sein de chaque traitement. Les séries d'observation pour les scores de débourrement et d'aoûtement ont été ajustées à des modèles de régression polynomiale selon la date de mesure exprimée en jour julien ou en degrés jour de croissance. Pour l'ensemble des individus et des caractères étudiés, l'ajustement des modèles aux séries d'observations était de bonne qualité avec des coefficients de détermination (R^2) supérieurs à 0,90. Ces modèles ont ensuite été utilisés pour estimer les dates auxquelles se sont produits le stade "4" de débourrement et le stade "1" de

formation du bourgeon terminal. Les observations de longueurs de branches et de diamètre de branches ainsi que les observations de LAI_{max} et de profondeur du houppier ont été ajustées à des modèles de régressions linéaires. Les valeurs d'indice volumique de tige et de profondeur du houppier ont été ajustées à un modèle de régression exponentiel. Ces analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel SigmaPlot® (version 12.0, 2011 Systat software, Inc.). Le calcul du coefficient de corrélation de Pearson a été réalisé pour juger du lien entre les variables continues.

3.3. Résultats

3.3.1. RGR et rendement

À la fin de la première année de végétation (GS1, 2016) le rendement différait significativement entre les génotypes pour les modalités F- et F+ (Fig. 3.5). L'effet de la fertilisation sur le rendement était génotype dépendant : une augmentation significative du rendement a été détectée chez les génotypes Dellinois et Skado uniquement. Après deux années de croissance (GS1 + GS2) et en condition hydrique non limitante (I+) les écarts de rendement entre génotypes se sont accentués, l'effet de la fertilisation était plus marqué et concernait les quatre génotypes quand l'eau n'était pas limitante (Fig. 3.5). En l'absence de fertilisation (F-), il variait entre 9,1 et 17,3 t ha⁻¹ pour les génotypes Jean Pourtet et Dellinois respectivement ; après fertilisation (F+), il variait entre 13,6 et 28,7 t ha⁻¹ pour ces mêmes génotypes. Le RGR a été estimé pour chaque génotype en 2017 uniquement (Fig. 3.6). Quelle que soit la modalité d'irrigation (I+ ou I-), la fertilisation augmentait significativement le RGR pour les quatre génotypes avec un effet clairement plus marqué en condition I+.

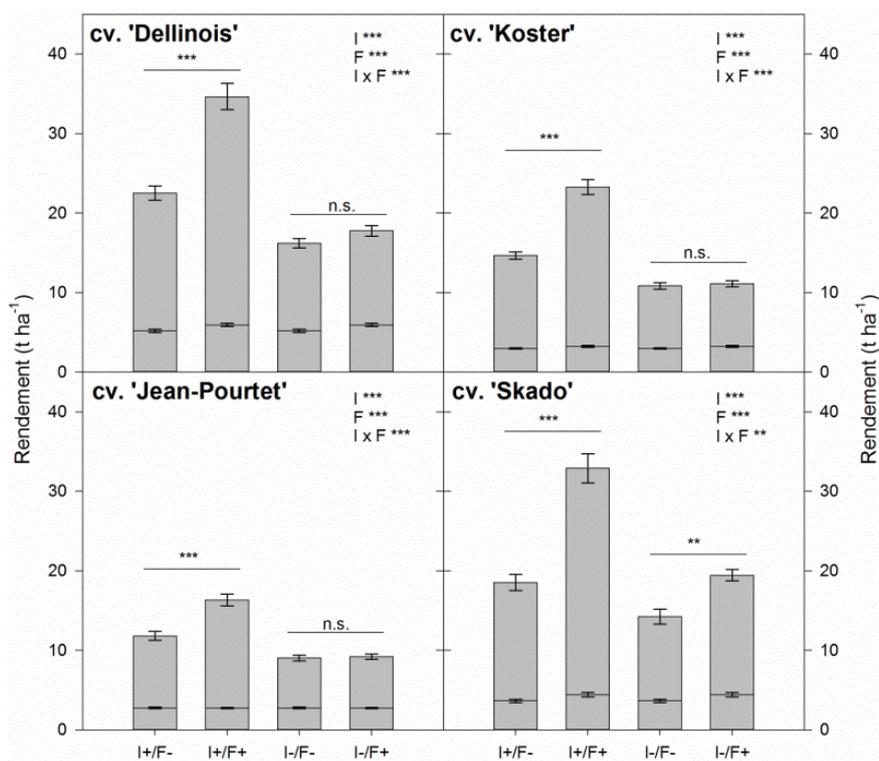


Figure 3.5. Rendement (Biomasse sèche, t ha⁻¹), à la fin de la première année (2016, GS1) et de la seconde année de croissance (2017, GS2). Les valeurs correspondent aux moyennes intra-modalités par génotypes ± E.S. (n = 4). Les effets de la disponibilité en eau (I, deux modalités I+ et I-), de la disponibilité en nutriments (F, deux modalités F+ et F-) et de leur interaction (I × F) ont été analysés par analyse de variance à deux facteurs et leur significativité est indiquée en haut à droite des graphiques. L'effet de la disponibilité en nutriments au sein de chaque modalité de disponibilité en eau a également été testé par analyse de variance à un facteur (lignes horizontales). La significativité des analyses est indiquée comme suit : P>0,05 non significatif 'n.s.'; P<0,01 '**' et P<0,001 '***'.

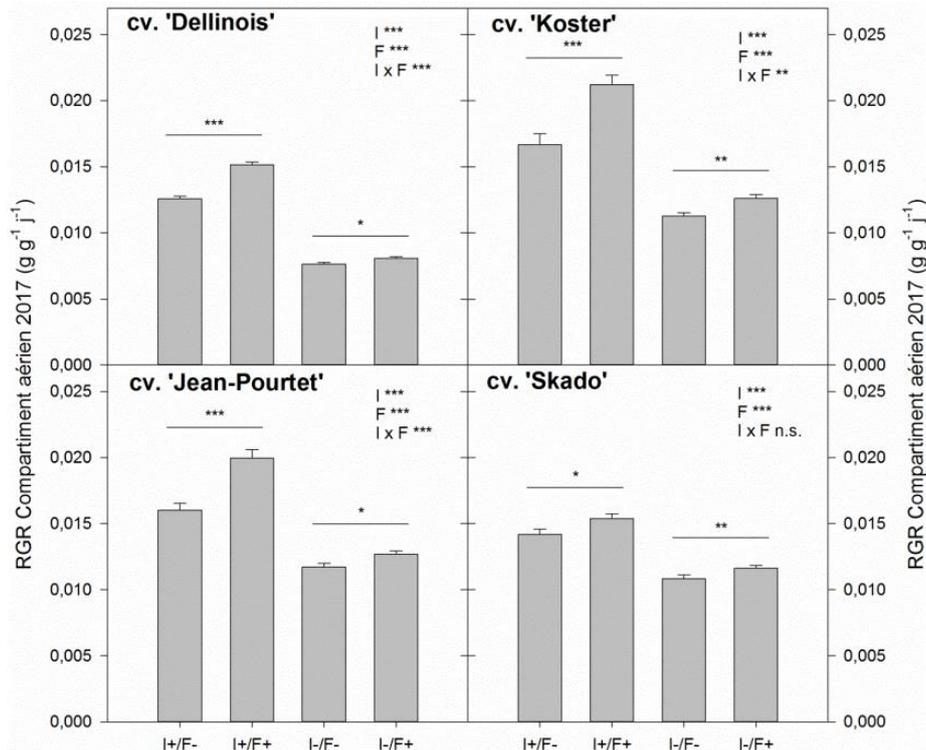


Figure 3.6. Taux de croissance relative (RGR, $\text{g g}^{-1} \text{j}^{-1}$) modélisant l'incrément de biomasse aérienne estimée pour l'année 2017 (GS2). Les valeurs correspondent aux moyennes de l'incrément de biomasse estimée entre le début (4 mai) et la fin (1 septembre) de la saison de croissance 2017, intra-modalités par génotypes \pm E.S. ($n = 4$). Les effets de la disponibilité en eau (I, deux modalités I+ et I-), de la disponibilité en nutriments (F, deux modalités F+ et F-) et de leur interaction ($I \times F$) ont été analysés par analyse de variance à deux facteurs et leur significativité est indiquée en haut à droite des graphiques. L'effet de la disponibilité en nutriments au sein de chaque modalité de disponibilité en eau a également été testé par analyse de variance à un facteur (lignes horizontales). La significativité des analyses est indiquée comme suit : n.s., non significatif ; $P < 0,05$ '*'; $P < 0,01$ '**' et $P < 0,001$ '***'.

Enfin, une diminution significative du RGR était visible en réponse au déficit hydrique (I-) pour tous les génotypes. La diminution du RGR en réponse à la sécheresse était généralement plus marquée chez Dellinois alors qu'elle l'était très peu chez Skado (42% en moyenne contre 25% respectivement ; tableau 3.1). Le génotype le plus productif intrinsèquement (i.e. Dellinois, Fig. 3.6) a montré une plus faible augmentation du RGR durant la sécheresse lorsque les arbres étaient fertilisés, il était donc le moins tolérant à la sécheresse (+5% de biomasse comparativement aux arbres F- ; Tableau 3.1). A l'inverse, le

génotype Koster était le plus tolérants à la sécheresse lorsque les arbres étaient fertilisés (+11% de biomasse comparativement aux arbres F- ; Tableau 3.1).

Tableau 3.1. Modulation du RGR par la fertilisation au sein de chaque modalité d'irrigation (%) et par la sécheresse au sein de chaque modalité de fertilisation (%).

Génotype	Effet de la fertilisation sur le RGR		Effet de la sécheresse sur le RGR	
	En modalité I+	En modalité I-	En modalité F-	En modalité F+
Dellinois	+17%	+5%	-39%	-47%
Koster	+21%	+11%	-32%	-41%
Jean Pourtet	+20%	+8%	-27%	-36%
Skado	+8%	+9%	-26%	-25%

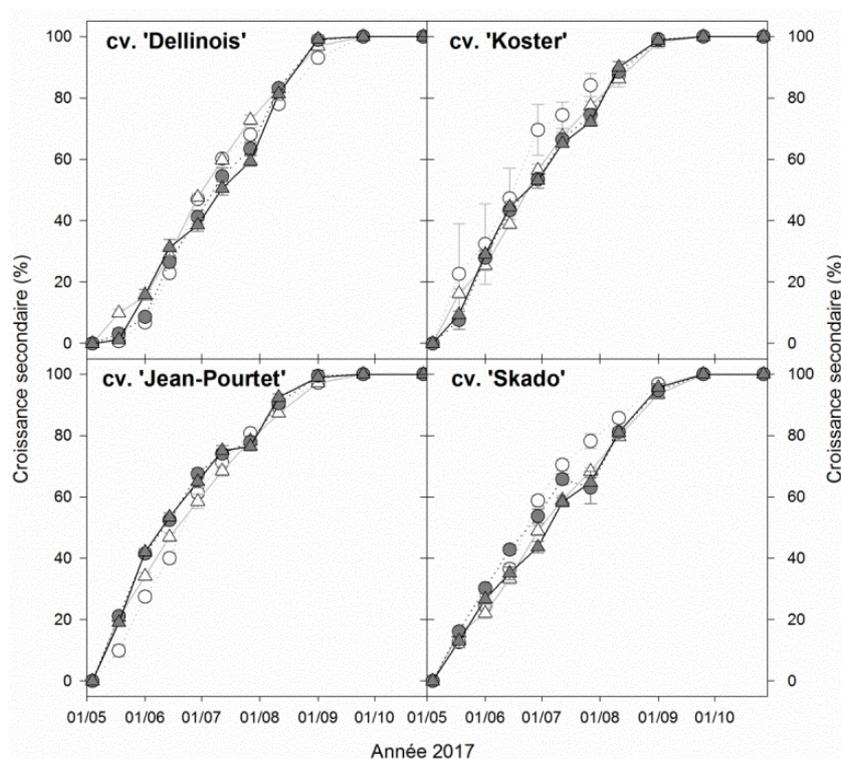


Figure 3.7. Suivi de la croissance en diamètre, en pourcentage de la valeur finale, au cours de GS2. Les valeurs correspondent aux moyennes intra-modalités par génotypes \pm E.S. (n = 4). Symboles et couleurs : gris clair et symboles vides, irrigué (I+) ; gris foncé et symboles pleins, non irrigué (I-) ; cercles et traits pointillés, non fertilisé (F-) ; triangles et traits pleins, fertilisé (F+).

Malgré un effet négatif de la sécheresse sur le RGR, le suivi de la croissance secondaire n'a pas permis de mettre en évidence d'effet significatif des traitements (Fig. 3.7).

La croissance secondaire a atteint un palier autour du premier septembre pour les quatre

génotypes quel que soit le traitement. Aucun épisode d'arrêt de croissance n'a pu être observé sur l'ensemble de la saison de croissance (Fig. 3.7).

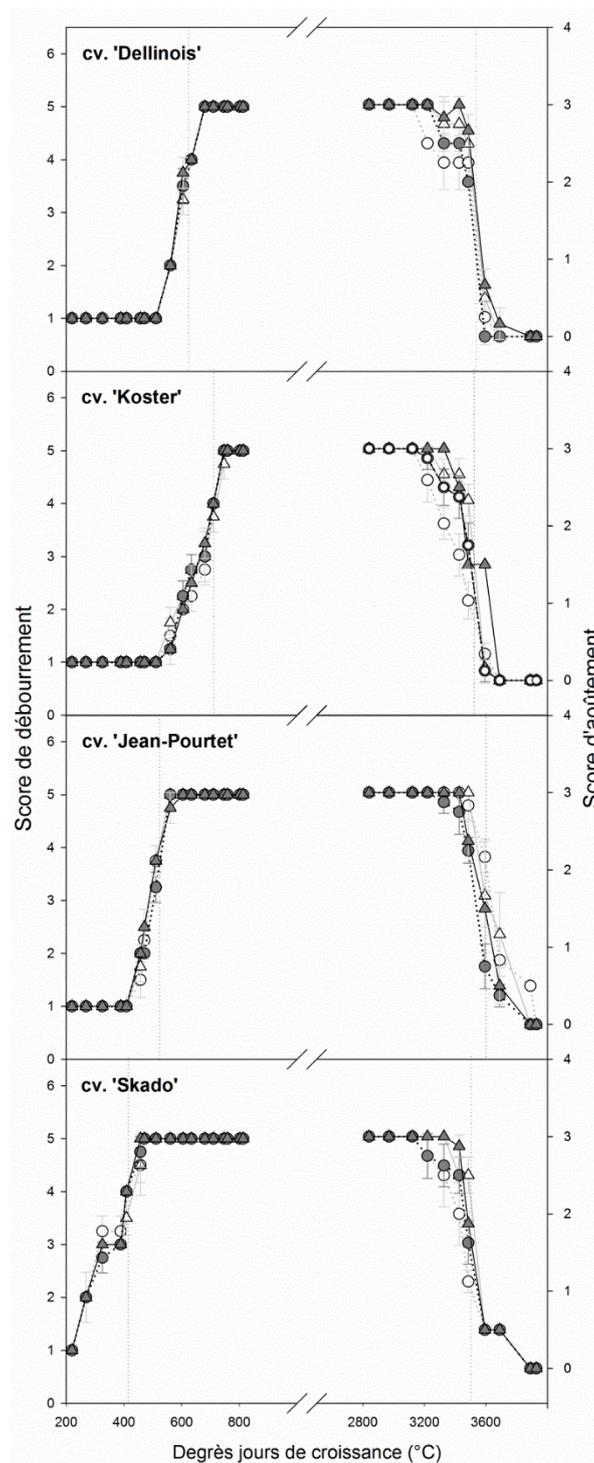


Figure 3.8. Dynamique des scores de débournement (à gauche, de 1 à 5) et d'aouètement (à droite, de 3 à 0) des arbres en fonction des degrés jours de croissance pour l'année 2017. Les valeurs correspondent aux moyennes intra-modalités par génotypes ± E.S. (n = 4). Symboles et couleurs : gris clair et symboles vides, irrigué (I+); gris foncé et symboles pleins, non irrigué (I-); cercles et traits pointillés, non fertilisé (F-); triangles et traits pleins, fertilisé (F+).

3.3.2. Phénologie végétative et durée de saison de végétation

La durée de la saison de végétation était génotype dépendante ; ces différences étant principalement dues à une variabilité significative dans les dates de débourrement : Skado présentait le débourrement le plus précoce et Koster le plus tardif impliquant une différence de 13 jours dans la durée de la saison de végétation entre ces deux génotypes (Fig 3.8, Tableau 3.2 et 3.3). Aucun effet clair des traitements I et F n'a pu être détecté sur la durée de la saison de végétation ($P > 0,304$, Fig. 3.8 et Tableau 3.2 et 3.3). On notera toutefois que l'irrigation a retardé de 6 jours l'aoûtement pour le génotype Jean Pourtet ($P < 0,046$) et ce, quelle que soit la modalité de fertilisation (Tableau 3.2 et 3.3). Enfin, en condition irriguée, la fertilisation a retardé de deux jours l'aoûtement chez Skado uniquement ($P < 0,047$) (Tableau 3.2 et 3.3).

Tableau 3.2. Les effets de la disponibilité en eau (I, deux modalités I+ et I-), de la disponibilité en nutriments (F, deux modalités F+ et F-) et de leur interaction (I × F) ont été analysés par analyse de variance à deux facteurs. La significativité des analyses est indiquée comme suit : $P > 0,05$ non significatif 'n.s.' et $P < 0,05$ '*'.

Génotype	Date de débourrement			Date d'aoûtement			Durée de saison de végétation		
	I	F	I × F	I	F	I × F	I	F	I × F
Dellinois	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Koster	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.
Jean Pourtet	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.
Skado	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	*	n.s.	n.s.	n.s.

3.3.3. Architecture du houppier

Les variables liées à l'architecture des arbres ont été mesurées une première fois fin 2016 (GS1), elles étaient génotypes dépendantes et aucun effet de la fertilisation n'a été détecté sur ces variables (Fig. 3.9).

Tableau 3.3. Dates de débourrement (score 4) et d'aoûtéme (score 1) des arbres permettant de définir la durée de saison de végétation 2017 des arbres des quatre génotypes en fonction du traitement. Les scores sont exprimés à l'aide du jour de l'année (Jour Julien) ou des degrés jour de croissance moyens (°C) correspondant, la durée de saison de végétation est présentée en jours.

Génotypes	Traitement	Degré jour de croissance pour le débourrement (°C)	Jour Julien	Degré jour de croissance pour l'aoûtéme (°C)	Jour Julien	Durée de la saison de végétation (j)
Dellinois	I+/F-	624,7±5,9	96±1	3539,8±32,7	273±2	177±1
	I+/F+	629,2±5,1	97±1	3556,2±9,5	274±1	178±2
	I-/F-	624,7±5,9	96±1	3516,6±0,0	271±0	176±0
	I-/F+	620,3±5,1	96±1	3568,5±15,9	274±1	179±1
Koster	I+/F-	715,0±3,4	105±0	3464,1±37,0	267±3	163±3
	I+/F+	711,6±15,7	104±2	3527,5±13,4	272±1	169±1
	I-/F-	709,9±0,0	104±0	3511,7±14,5	271±1	167±1
	I-/F+	707,6±7,1	104±1	3580,1±0,0	275±0	171±0
Jean Pourtet	I+/F-	518,8±6,0	88±1	3671,7±38,8	283±3	196±3
	I+/F+	521,4±5,2	87±1	3667,5±71,7	282±5	195±5
	I-/F-	529,7±3,3	88±0	3563,4±27,3	274±2	187±3
	I-/F+	525,9±13,8	87±1	3627,7±15,9	279±1	192±1
Skado	I+/F-	400,2±20,5	74±2	3476,1±32,3	268±2	194±3
	I+/F+	425,4±13,2	77±1	3559,5±3,9	274±0	197±2
	I-/F-	412,9±2,7	76±0	3537,7±9,0	272±1	197±1
	I-/F+	408,8±0,0	75±0	3526,1±16,5	272±1	197±1

L'architecture des arbres a été étudiée en fin de deuxième année de végétation (2017, GS2). En condition I+/F-, les géotypes se distinguaient principalement par le nombre de branches, leur courbure, l'indice volumique de tige et la profondeur du houppier (Tableau 3.4 et 3.5). Le géotype Dellinois présentait le nombre de branches le plus faible avec 44 branches par arbre en moyenne à l'inverse le géotype Koster montrait une forte ramification avec 81 branches par arbre en moyenne (Tableau 3.4 et Fig. 3.9). Les angles d'insertion étaient bien plus faibles pour Koster que pour Skado avec des indices de courbure de 1,6 et 2,8 respectivement en moyenne, tous types de branches confondus. L'indice volumique de tige le plus élevé a été trouvé chez Dellinois, il était deux fois plus élevé que celui retrouvé chez Jean Pourtet. Le géotype Dellinois présentait la canopée la moins profonde avec 50,9% en moyenne, à l'inverse le géotype Koster a présenté la canopée la plus profonde avec 74,9% en moyenne (Tableau 3.4 et 3.5).

En réponse à la fertilisation (F+) et pour tous les géotypes, la hauteur et le diamètre des arbres ont augmenté (Tableau 3.4 et 3.5). Une augmentation significative du nombre total de branches et de la profondeur du houppier ont été détectés pour les géotypes Koster et Jean Pourtet. L'indice volumique de tige a augmenté significativement pour tous les géotypes à l'exception de Dellinois. L'indice volumique des PRO2 a été significativement amélioré de 37, 42 et 57% par F+ chez les géotypes Dellinois, Jean Pourtet et Skado respectivement (Tableau 3.5). La profondeur relative du houppier a augmenté significativement chez Koster et Jean Pourtet de 3 à 9% ($P=0,017$ et $P=0,035$) et la profondeur absolue du houppier uniquement chez Jean Pourtet de 122cm en moyenne (Tableau 3.4 et 3.5).

Tableau 3.4. Principales caractéristiques architecturales des tiges et des branches mesurées en 2017 (GS2). Avec la hauteur de la tige (H, cm) ; le diamètre de la tige à 22cm du sol (D, cm) ; le taux de branchaison (proportion de la biomasse sèche aérienne dédiée aux branches, %), le nombre de branches, la courbure des branches (ratio α/β) ; l'indice volumique de branche (IV_{br} , dm^3) ; l'indice volumique de tige (IV_t , dm^3) et la profondeur du houppier (proportion de la hauteur de la tige recouverte par les branches, %). Les sylleptiques produites la première année sont abrégées SYL1, les proleptiques et sylleptiques de seconde année PRO2 et SYL2 respectivement. "NA" fait référence aux données inexistantes (absence de branches). Les valeurs correspondent aux moyennes génotypiques (\pm E.S., n = 4).

Génotype	Traitements	H (cm)	D (cm)	Taux de	Nombre	α/β			IV_{br} SYL1	IV_{br} PRO2	IV_{br} SYL2	IV_t (dm^3)	Profondeur absolue du houppier (%)
				branchaison (%)	de branches	SYL1	PRO2	SYL2	(dm^3)	(dm^3)	(dm^3)		
Dellinois	I+/F-	614,5 \pm 11	5,7 \pm 1,2	17,6 \pm 0,7	44 \pm 4	2,4 \pm 0,2	2,3 \pm 0,2	3,4 \pm 0,01	0,08 \pm 0,01	0,10 \pm 0,01	0,11 \pm 0,01	20,3 \pm 1,0	50,9 \pm 0,9
	I+/F+	680,3 \pm 6	6,8 \pm 1,5	18,5 \pm 1,0	39 \pm 7	1,9 \pm 0,1	2,9 \pm 0,1	1,9 \pm 0,4	0,13 \pm 0,01	0,27 \pm 0,03	0,05 \pm 0,01	31,9 \pm 1,9	50,3 \pm 1,0
	I-/F-	448,5 \pm 5	4,4 \pm 0,9	22,7 \pm 1,1	36 \pm 5	2,0 \pm 0,1	2,1 \pm 0,1	NA	0,08 \pm 0,01	0,06 \pm 0,01	NA	9,1 \pm 0,5	59,9 \pm 2,5
	I-/F+	439,5 \pm 13	4,6 \pm 0,9	23,4 \pm 1,3	31 \pm 3	2,2 \pm 0,2	2,4 \pm 0,2	NA	0,11 \pm 0,01	0,05 \pm 0,01	NA	9,7 \pm 0,5	57,4 \pm 2,9
Koster	I+/F-	500,3 \pm 9	4,7 \pm 1,6	26,6 \pm 0,7	81 \pm 12	1,7 \pm 0,04	2,0 \pm 0,3	1,2 \pm 0,1	0,02 \pm 0,00	0,06 \pm 0,01	<0,01	11,4 \pm 0,4	74,9 \pm 0,3
	I+/F+	584,3 \pm 7	5,2 \pm 1,3	25,9 \pm 1,0	96 \pm 10	1,9 \pm 0,1	2,0 \pm 0,4	1,2 \pm 0,1	0,02 \pm 0,00	0,10 \pm 0,01	<0,01	15,9 \pm 1,1	77,4 \pm 0,9
	I-/F-	383,8 \pm 8	3,9 \pm 1,0	29,1 \pm 0,7	78 \pm 12	1,7 \pm 0,2	2,6 \pm 0,3	1,3 \pm 0,1	0,01 \pm 0,00	0,03 \pm 0,00	<0,01	6,2 \pm 0,4	73,4 \pm 1,0
	I-/F+	407,8 \pm 5	4,1 \pm 0,9	25,2 \pm 0,8	77 \pm 7	1,9 \pm 0,1	1,8 \pm 0,3	1,3 \pm 0,1	0,02 \pm 0,00	0,03 \pm 0,00	<0,01	7,0 \pm 0,3	80,2 \pm 1,1
Jean	I+/F-	506,0 \pm 6	4,2 \pm 0,9	26,1 \pm 0,5	71 \pm 14	2,5 \pm 0,2	2,7 \pm 0,6	2,0 \pm 0,1	0,04 \pm 0,01	0,05 \pm 0,01	<0,01	9,5 \pm 0,6	68,3 \pm 0,4
Pourtet	I+/F+	599,5 \pm 5	5,2 \pm 1,2	27,0 \pm 0,7	93 \pm 15	2,8 \pm 0,1	2,3 \pm 0,2	1,9 \pm 0,2	0,05 \pm 0,01	0,08 \pm 0,01	<0,01	16,4 \pm 0,9	81,9 \pm 0,5
	I-/F-	394,0 \pm 6	3,8 \pm 0,8	38,6 \pm 0,8	71 \pm 13	2,9 \pm 0,3	2,3 \pm 0,2	1,3 \pm 0,2	0,05 \pm 0,01	0,02 \pm 0,00	<0,01	5,8 \pm 0,3	79,4 \pm 0,6
	I-/F+	408,8 \pm 5	3,6 \pm 0,7	29,4 \pm 0,7	70 \pm 12	3,4 \pm 0,1	4,3 \pm 0,3	1,4 \pm 0,2	0,03 \pm 0,00	0,04 \pm 0,01	<0,01	5,3 \pm 0,3	79,0 \pm 1,1
Skado	I+/F-	529,0 \pm 11	5,2 \pm 1,7	27,1 \pm 1,1	67 \pm 9	2,9 \pm 0,1	2,8 \pm 0,3	2,6 \pm 0,4	0,17 \pm 0,01	0,08 \pm 0,01	0,09 \pm 0,01	14,9 \pm 0,7	66,4 \pm 0,5
	I+/F+	639,0 \pm 12	6,8 \pm 1,9	30,9 \pm 1,3	69 \pm 7	2,9 \pm 0,2	2,3 \pm 0,1	2,0 \pm 0,6	0,29 \pm 0,02	0,21 \pm 0,03	0,15 \pm 0,01	30,1 \pm 1,8	60,1 \pm 0,4
	I-/F-	451,3 \pm 10	4,9 \pm 1,6	32,3 \pm 1,3	68 \pm 4	2,5 \pm 0,1	2,0 \pm 0,2	1,4 \pm 0,2	0,21 \pm 0,01	0,04 \pm 0,01	0,03 \pm 0,00	10,8 \pm 0,4	86,0 \pm 0,7
	I-/F+	415,8 \pm 9	5,2 \pm 1,0	33,2 \pm 1,4	66 \pm 5	2,8 \pm 0,3	2,4 \pm 0,3	1,7 \pm 0,2	0,24 \pm 0,02	0,07 \pm 0,01	0,03 \pm 0,00	11,2 \pm 0,6	83,6 \pm 0,5

Tableau 3.5. Les effets de la disponibilité en eau (I, deux modalités I+ et I-), de la disponibilité en nutriments (F, deux modalités F+ et F-) et de leur interaction (I × F) sur les variables suivies en 2017 pour l'architecture du houppier ont été analysés par analyse de variance à deux facteurs.-La signification des abréviations est rappelée dans liste des abréviations (p. 10). 'NA' signale des valeurs inexistantes (pas de branches). La significativité des analyses est indiquée comme suit : $P>0,05$ ' '; $P<0,05$ '*'; $P<0,01$ '***' et $P<0,001$ '****'.

Géotype	Effets	H (cm)	D (cm)	Taux de	Nombre	α/β	α/β	α/β	IV_{br} SYL1	IV_{br} PRO2	IV_{br} SYL2	IV_t (dm ³)	Profondeur
				branchaison	de	α/β	α/β	α/β	(dm ³)	(dm ³)	(dm ³)		absolue du
				(%)	branches	SYL1	PRO2	SYL2					houppier (%)
Dellinois	I	***	***	***	**					**	NA	***	***
	F	*	*							*	NA		
	I × F									*	NA		
Koster	I	***	**		**					*		***	***
	F	*	*	*	*						*	*	
	I × F				**								
Jean	I	***	**	***				**		**	*	***	***
Pourtet	F	*	**	***	*					**	*	*	*
	I × F		*	***	**							*	
Skado	I	***	*				*	**		**	**	**	***
	F	*	**							**	*	*	
	I × F	*					**					*	*

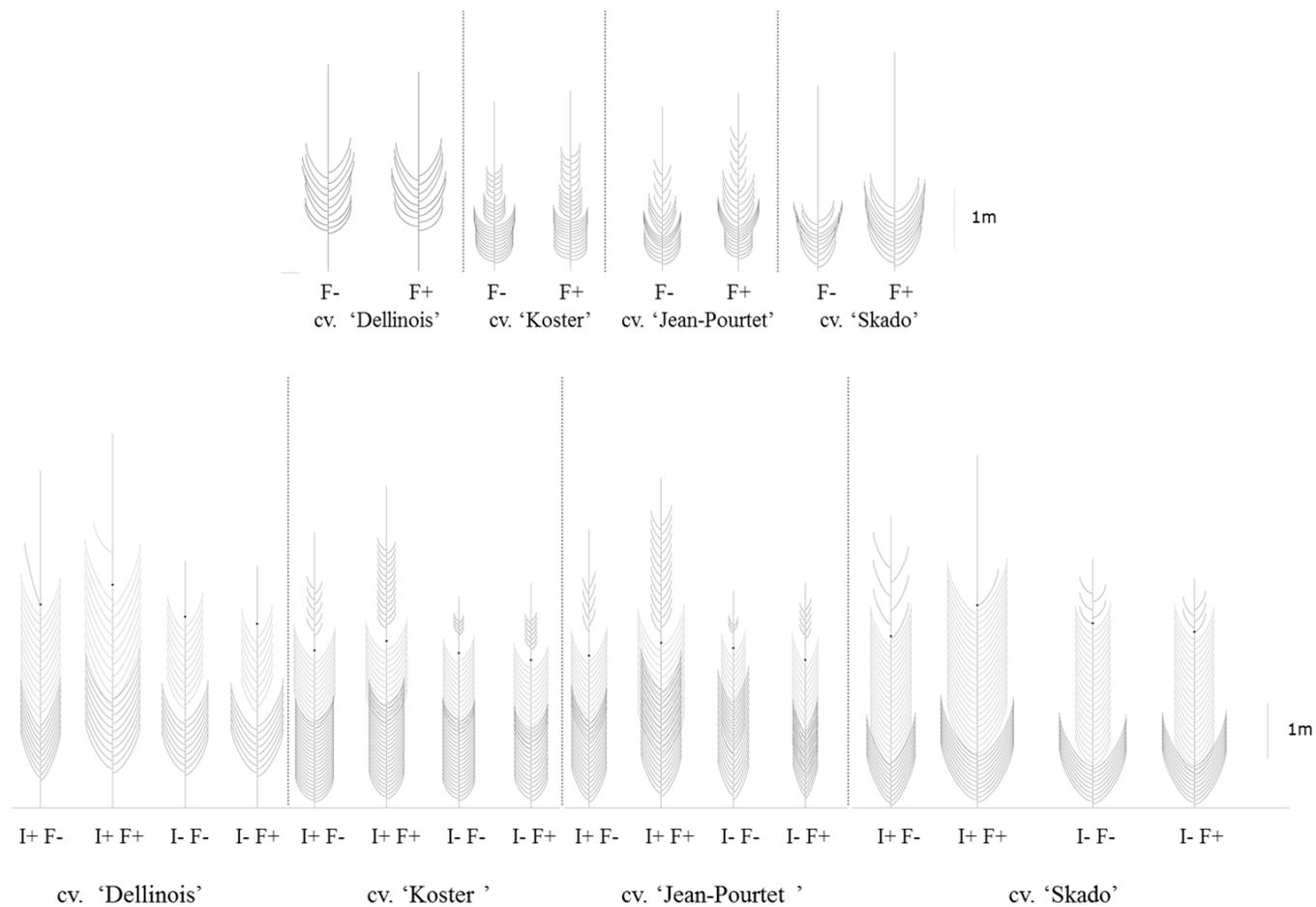


Figure 3.9. Phénogrammes génotypiques des peupliers pour la première (GS1, en haut) puis la seconde année de croissance (GS2, en bas). Représentations schématiques en deux dimensions de l'architecture des arbres. Symboles : traits pleins, branches sylleptiques de première année (SYL1) ; Traits pointillés, proleptiques de deuxième année (PRO2) ; Cercle noir sur les tiges, bourgeon terminale de la première année de croissance ; au-dessus en traits pleins, les sylleptiques de deuxième année (SYL2). [Création : Alison Cartereau].

En réponse à la sécheresse (I-), pour tous les génotypes H, D, IV_t, le nombre de PRO2, l'indice volumique de PRO2 et la profondeur absolue du houppier ont diminué significativement (Tableau 3.4 et 3.5). Une diminution significative du nombre de branches de 18 et 15% en moyenne a été observée chez Dellinois et Koster respectivement. Une diminution significative de 28 à 34% de la longueur des PRO2 a affecté tous les génotypes à l'exception du génotype Koster et une diminution significative de 15 et 12% en moyenne de la longueur des SYL1 a été observée pour Koster et Jean Pourtet uniquement. La courbure des SYL2 a diminué significativement chez Jean Pourtet et Skado de 31,5% en moyenne (Tableau 3.4 et 3.5).

L'effet de la fertilisation couplée à la sécheresse a augmenté la longueur de SYL1 de 14% chez Dellinois (Tableau 3.4 et 3.5). Une augmentation significative de l'IV_t de 12 et 3% a été observée chez Jean Pourtet et Skado respectivement. La courbure de PRO2 a augmenté significativement de 6% et la profondeur absolue du houppier a diminué de 8% chez Skado en traitement I-/F+ comparativement au traitement F-.

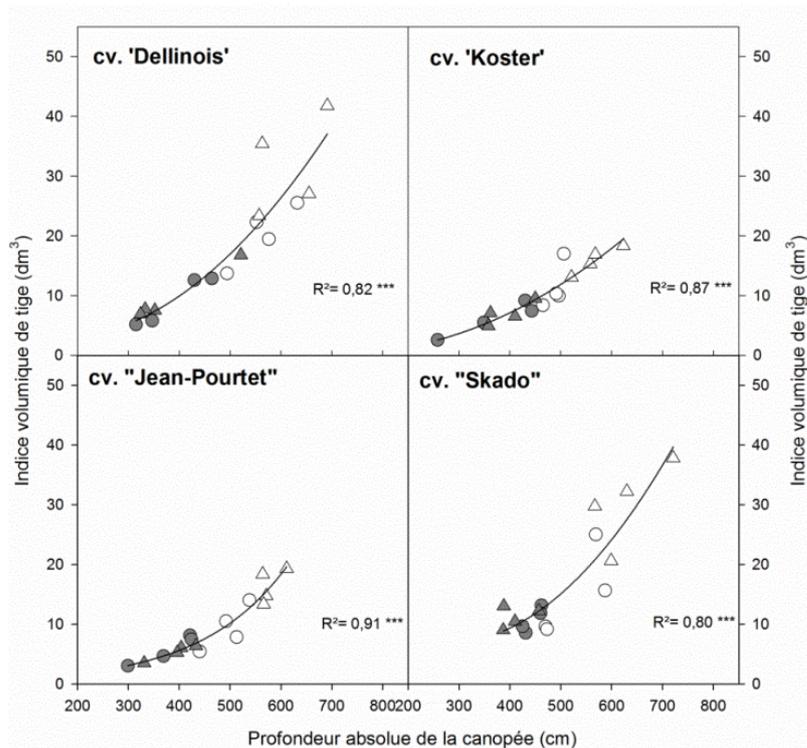


Figure 3.10. Relation entre la profondeur du houppier et l'indice volumique de tige en GS2. Symbole : Vides, irrigué (I+) ; Pleins, non irrigué (I-) ; Cercle, non fertilisé (F-) et Triangles, fertilisé (F+). La significativité des régressions exponentielles est indiquée comme suit : $P < 0,001$ '***'.

La profondeur du houppier était fortement corrélée à l'indice volumique de tige pour tous les génotypes (Fig. 3.10), les valeurs les plus élevées pour les deux variables ont été retrouvées pour le traitement I+. Les D_{br} étaient fortement et linéairement corrélés aux $L_{br,x}$ pour tous les génotypes (Fig. 3.11). Le génotype Skado qui présentait des valeurs de D_{br} et $L_{br,x}$ les plus élevées a également produit en moyenne entre 29 et 55% de PRO2 en plus que les autres génotypes (Tableau 3.4).

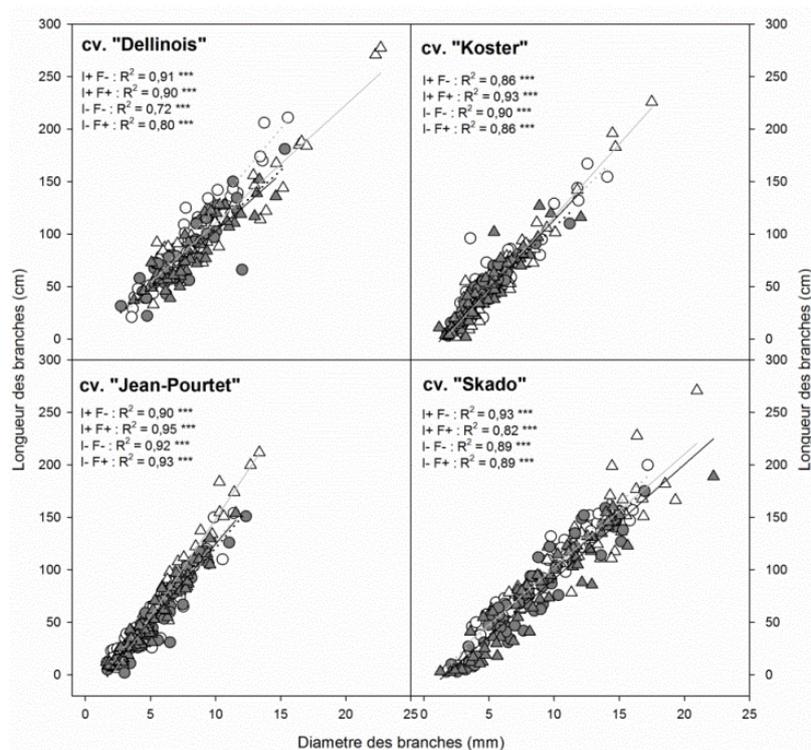


Figure 3.11. Relation entre la longueur et le diamètre des branches en GS2. Symbole : Vides et gris, irrigué (I+) ; Pleins et noir, non irrigué (I-) ; Cercle et trait pointillé, non fertilisé (F-) et Triangles et trait plein, fertilisé (F+). La significativité des régressions linéaires est indiquée comme suit : $P < 0,001$ ‘***’.

Le taux de branchaison a globalement diminué entre les deux années dans les parcelles irriguées à l’exception du génotype Skado (Fig. 3.12). La fertilisation n’a pas affectée la dynamique du taux de branchaison entre les deux années. La deuxième année, les taux de branchaison étaient significativement plus élevés chez le génotype Koster ($P < 0,001$) par rapport aux autres génotypes (Fig. 3.12). En GS2, les arbres du traitement I- ont montré une augmentation du taux de branchaison par rapport à ceux du traitement I+, pour Dellinois et Jean Pourtet. La fertilisation n’a pas eu d’effet significatif sur les taux de branchaison à l’exception d’une interaction avec le traitement I- le taux de branchaison ayant significativement diminué chez Koster et Jean Pourtet.

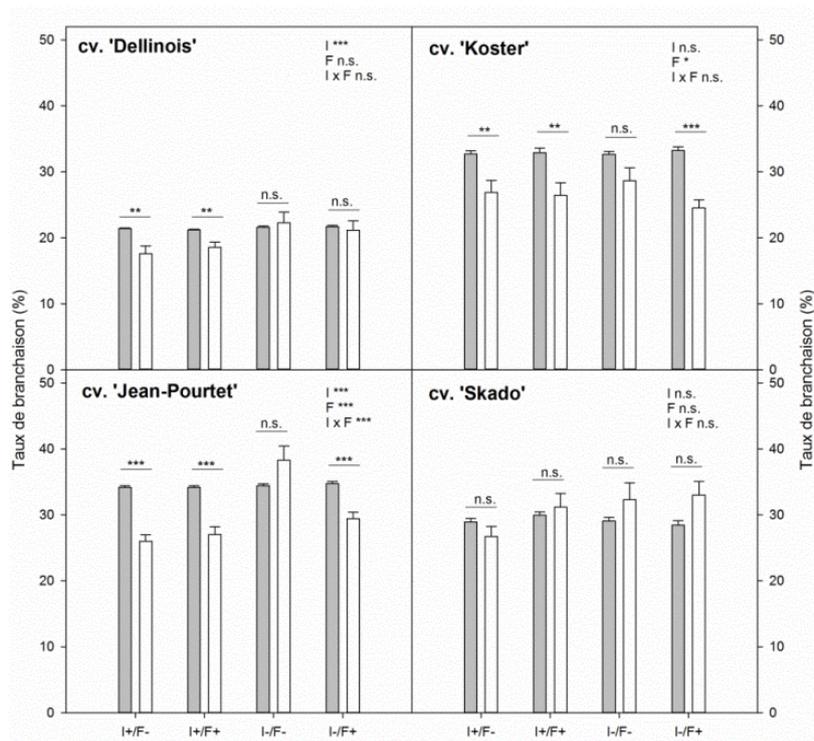


Figure 3.12. Taux de branchaison entre la fin de la première et de la seconde année de croissance et entre traitements. Les valeurs correspondent aux moyennes intra-modalités par génotypes \pm E.S. ($n = 4$). Couleurs : Gris, GS1 (2016) et Blanc, GS2 (2017). En GS2, les effets de la disponibilité en eau (I, deux modalités I+ et I-), de la disponibilité en nutriments (F, deux modalités F+ et F-) et de leur interaction ($I \times F$) ont été analysés par analyse de variance à deux facteurs et leur significativité est indiquée en haut à droite des graphiques. L'effet de l'année au sein de chaque modalité a également été testé par analyse de variance à un facteur (lignes horizontales). La significativité des analyses est indiquée comme suit : n.s., non significatif ; $P < 0,05$ '**' ; $P < 0,01$ '***' et $P < 0,001$ '****'.

Les valeurs de LAI_{max} n'ont pas variées entre génotypes ($P > 0,250$) quel que soit le traitement (Fig. 3.13). Cependant, elles ont été significativement diminuées d'au moins 30% avec le traitement I- pour les deux modalités de fertilisation (Fig. 3.13). Le traitement I+/F+ a augmenté significativement les valeurs de LAI_{max} chez les génotypes Dellinois et Skado de l'ordre de 30%. Le LAI_{max} n'était pas corrélé significativement avec le taux de branchaison ni avec le nombre de branches de chaque catégorie (données non présentées). En revanche, une relation linéaire, significative et positive a été observée chez les quatre génotypes entre le LAI_{max} et la profondeur du houppier (Fig. 3.14). Une relation linéaire, positive et significative a également été trouvée entre le LAI_{max} et la hauteur des arbres (Fig. 3.15), leur diamètre et

leur indice volumique de tige ($P < 0,039$ et $P < 0,042$ respectivement, données non présentées) pour GS2.

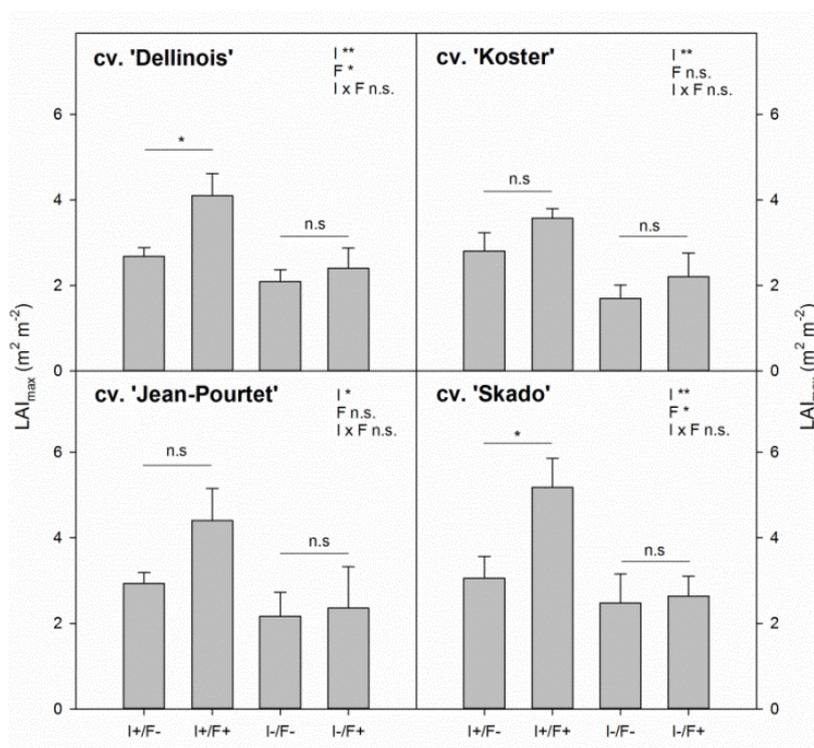


Figure 3.13. Valeurs d'indice de surface foliaire maximal (LAI_{max}) entre les traitements, pour GS2. Les valeurs correspondent aux moyennes intra-modalités par génotypes \pm E.S. ($n = 4$). Les effets de la disponibilité en eau (I, deux modalités I+ et I-), de la disponibilité en nutriments (F, deux modalités F+ et F-) et de leur interaction (I \times F) ont été analysés par analyse de variance à deux facteurs et leur significativité est indiquée en haut à droite des graphiques. L'effet de la disponibilité en nutriments au sein de chaque modalité de disponibilité en eau a également été testé par analyse de variance à un facteur (lignes horizontales). La significativité des analyses est indiquée comme suit : $P > 0,05$ non significatif 'n.s.' ; $P < 0,05$ '*' et $P < 0,01$ '**'.

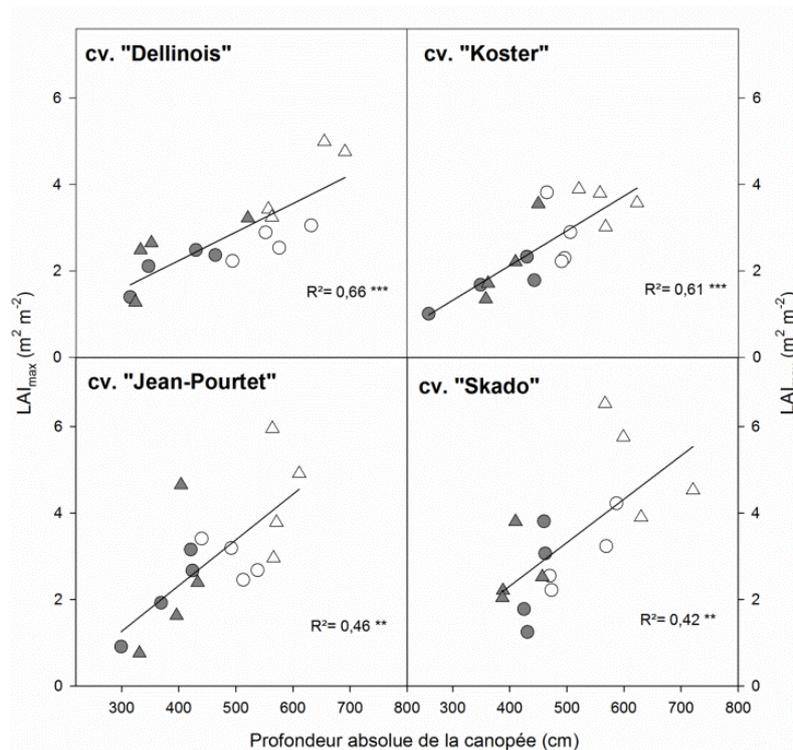


Figure 3.14. Relation entre la profondeur du houppier et l'indice de surface foliaire maximal (LAI_{max}) pour 2017. Symbole : Vides, irrigué (I+); Pleins, non irrigué (I-); Cercle, non fertilisé (F-) et Triangles, fertilisé (F+). La significativité des régressions linéaires est indiquée comme suit : $P < 0,01$ '**' et $P < 0,001$ '***'.

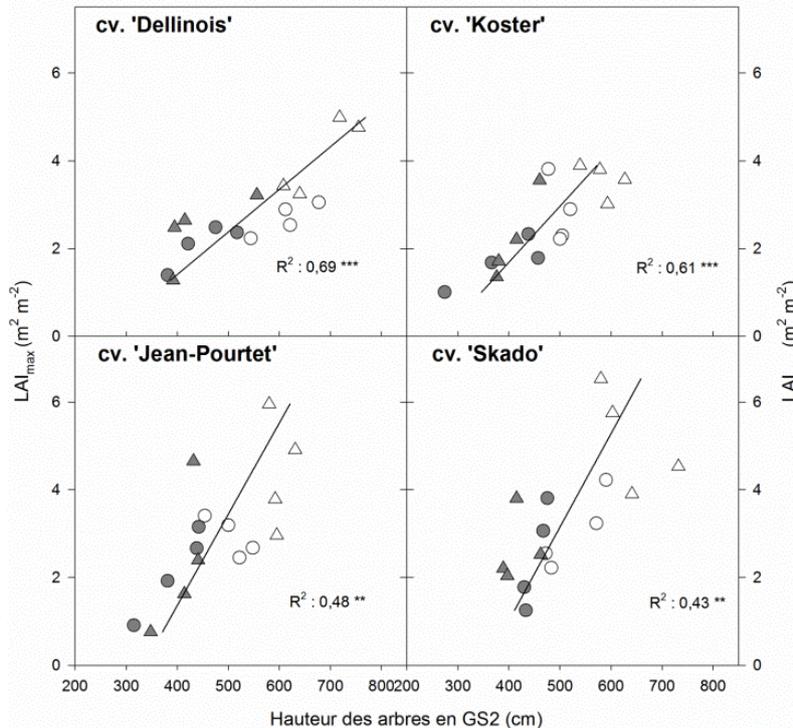


Figure 3.15. Relation entre la hauteur des arbres et l'indice de surface foliaire maximal (LAI_{max}) pour l'année 2017. Symbole : Vides, irrigué (I+); Pleins, non irrigué (I-); Cercle, non fertilisé (F-) et Triangles, fertilisé (F+). La significativité des régressions linéaires est indiquée comme suit : $P < 0,01$ '**' et $P < 0,001$ '***'.

3.4. Discussion

3.4.1. Différences entre géotypes en condition optimale de disponibilité en eau (I+/F-)

Le taux de croissance relatif était hautement variable entre géotypes, les deux géotypes montrant les plus fortes valeurs de RGR basé sur l'indice volumique étaient également les géotypes les moins productifs en terme de biomasse aérienne totale. Le géotype qui présentait le plus haut rendement moyen dans notre étude était le géotype Dellinois suivi par le géotype Skado. Le géotype présentant le plus faible rendement moyen est le géotype Jean Pourtet. Cependant, et comme souvent lors de la première rotation des dispositifs en TtCR, le rendement total des deux premières années de croissance était globalement particulièrement élevé du fait du comportement pionnier des peupliers, associant une croissance rapide a une plasticité importante en réponse à l'environnement (Toillon *et al.*, 2013a). Le rendement était supérieur à la gamme des valeurs précédemment observées chez les peupliers en TtCR (entre 6,3 et 8,7 ts ha⁻¹ ; Bastien *et al.*, 2015). La gamme de variabilité pour la productivité dans notre étude était conformes à celles déjà observées pour ces mêmes géotypes dans des études précédentes (Gielen *et al.*, 2002b ; Broeckx *et al.*, 2012b).

Une grande variabilité géotypique a pu être mise en évidence pour la date de débourrement, pour la longueur de saison de végétation et pour une grande partie des variables suivies dans la caractérisation de l'architecture des arbres, comme c'est le cas dans d'autres études (Ceulemans *et al.*, 1990 ; Pellis *et al.* 2004a,b ; Broeckx *et al.*, 2012a,b, 2014b). Dans notre étude, la variabilité géotypique était beaucoup plus importante pour la date de débourrement que pour celle d'aoûtement en accord avec ce qui a déjà été trouvé dans la littérature chez le peuplier (Pellis *et al.*, 2002a ; Broeckx *et al.*, 2014b). Le géotype présentant la plus longue saison de végétation était le géotype Skado alors qu'à l'inverse la saison de végétation la plus courte a été retrouvée chez Koster (194 ±3 et 163 ±3 jours de

saison de végétation, respectivement). Ces résultats confirment le choix de ces génotypes pour leur fonctionnement contrasté. Les caractéristiques de la branchaison étaient fortement génotypes dépendantes. La grande différence entre le faible nombre de branche du génotype Skado et le nombre de branche important trouvé chez Koster a déjà été observé dans une autre étude (Broeckx *et al.*, 2012b). Le nombre total de branches était élevé chez le génotype Jean Pourtet comparativement aux autres génotypes, en lien direct avec son fond génétique *P.nigra* (Gielen *et al.*, 2002). La répartition des branches entre SYL1 et PRO2 était également génotype dépendante, le génotype Dellinois présentait une plus forte proportion de PRO2 conformément à ce qui a déjà été trouvé chez *P.deltoides* (Ceulemans *et al.*, 1990 ; Wu & Stettler, 1996). Le taux de branchaison était bien plus important chez le génotype Jean Pourtet que chez les autres génotypes, en lien direct avec un nombre de branches plus élevé et un ratio $D_{br}/L_{br} \times$ élevé (Gielen *et al.*, 2002). Cependant, contrairement à ce qui avait été montré dans l'étude de Broeckx *et al.* (2012b), le taux de branchaison du génotype Koster dans notre étude, était plus bas que celui du génotype Skado, démontrant que l'architecture du houppier dépend non seulement du génotype, mais également des caractéristiques environnementales. Ces différences d'architecture observées entre les génotypes pourraient traduire des stratégies variées d'interception lumineuse et de fermeture du couvert, le génotype Koster favorisant le remplissage par la quantité et le génotype Skado favorisant le remplissage par la qualité. En effet, pour ce dernier les branches étaient moins nombreuses mais de plus grande taille en terme de diamètre et de longueur et surtout positionnées plus horizontalement que celles des autres génotypes.

3.4.2. Effets des traitements sur la croissance, le rendement et ses déterminants

3.4.2.1. Effets de la sécheresse

Dans cette étude, les arbres en modalité I- ont subi une sécheresse relativement modérée puisque les potentiels de base ne sont pas descendus en dessous de $-0,5\text{MPa}$. Elle n'a pas non plus engendré d'arrêt de croissance (estimée *via* la croissance secondaire qui est un indicateur précoce de déficit hydrique ; Giovanelli *et al.*, 2007 ; Navarro-Cerrillo *et al.*, 2018). Comme cela a souvent été démontré chez la plupart des ligneux, la sécheresse a induit une diminution du taux de croissance relative des arbres ainsi qu'une diminution de leur rendement (Devakumar *et al.*, 1998 ; Eilmann & Rigling, 2012). Cette diminution pourrait s'expliquer d'une part en raison d'un contrôle stomatique très strict qui limite les pertes en eau mais limite également le fonctionnement photosynthétique comme cela a été montré sur des jeunes peupliers hybrides en pot (Larchevêque *et al.*, 2011b). D'autre part, la diminution pourrait survenir en raison de la réallocation des ressources vers la biomasse racinaire comme cela a été montré sur des jeunes plants d'eucalyptus en pot (Graciano *et al.*, 2005). Les effets de la sécheresse sur le fonctionnement foliaires ont été étudiés et sont détaillés dans le **chapitre 3**. Il en ressort globalement que l'effet de la sécheresse sur la régulation stomatique est fortement génotype dépendant. La biomasse racinaire n'a malheureusement pas pu être quantifiée dans cette étude, mais des recherches supplémentaires pourraient nous permettre de confirmer, ou non, l'augmentation de la biomasse souterraine.

La date de débourrement n'a pas pu être affectée par la sécheresse étant donné que le différentiel d'irrigation n'a été lancé qu'au moins d'avril. La sécheresse n'a en revanche pas modifié la date d'aoûtement, à l'exception d'un avancement de cette date chez Jean Pourtet, qui pourrait sans doute s'expliquer chez ce génotype par une stratégie de protection *via* un évitement de la contrainte (Ren *et al.*, 2019). Il a effectivement été rapporté que la stratégie d'évitement de la sécheresse pouvait avancer la date d'aoûtement chez des chênes cultivés en

pot (Čehulić *et al.*, 2019). La durée de saison de végétation des quatre génotypes employés dans notre expérience était cohérente avec ce qui a déjà été trouvée chez les même génotypes ou chez d'autres génotypes hybrides dans la littérature (Pellis *et al.*, 2002a ; Broeckx *et al.*, 2012a).

La réallocation des ressources des arbres vers la biomasse racinaire durant la sécheresse a pu influencé la structure de la canopée (Graciano *et al.*, 2005). La sécheresse a augmenté la profondeur relative du houppier chez Dellinois et Skado en lien avec un rétrécissement de la distance entre la hauteur d'insertion de la dernière branche et le bourgeon apical, et en lien avec le ralentissement de la croissance rapporté fréquemment lorsque la disponibilité en eau diminue (Monclus *et al.*, 2005a ; Fichot *et al.*, 2009). La diminution de la profondeur absolue du houppier était la réponse prévisible à l'importante diminution du taux de croissance relative des arbres dans la modalité I-. En effet, la diminution du taux de croissance relatif a été logiquement associée à une diminution du nombre de branches sur des hévées de 1 an en plantation (Devakumar *et al.*, 1998 ; Vennertier *et al.*, 2013), dans notre étude les génotypes Dellinois et Koster ont effectivement subit une diminution de leur nombre de branches en traitement I-. Ces résultats pourraient s'expliquer en partie par la faible quantité de ressource mobilisable par les arbres pour permettre l'allocation du carbone dans des branches (Devakumar *et al.*, 1999). L'augmentation du taux de branchaison observée chez Dellinois pourrait alors refléter une diminution de l'allocation de la biomasse à la tige comparativement à celle déjà investie dans les branches, puisque ce génotype a été sujet à un auto-élagage en condition I- sans que cela n'affecte le taux de branchaison. Contrairement à nos résultats sur peuplier, dans une autre étude la sécheresse était associée à une diminution du nombre de branches chez sept espèces forestières en milieu naturel (Vennetier *et al.*, 2013). Ces résultats contradictoires pourraient s'expliquer par la différence d'âge entre les arbres de cette étude de 2013 (plus de 60 ans en moyenne) et ceux de notre étude (1ere

rotation) mais également par une importante variabilité interspécifique pour ce caractère (Stettler *et al.*, 1996 ; Wu & Stettler, 1998).

En accord avec ce qui a été observé sur des eucalyptus de 6 ans, la sécheresse a diminué le LAI_{max} (Battie-Laclau *et al.*, 2014a). Dans notre étude, la diminution des valeurs de LAI_{max} avec la sécheresse pourrait refléter une stratégie de limitation de la transpiration de la canopée (Battaglia *et al.*, 1998), ce qui expliquerait également la diminution de la profondeur absolue du houppier et la diminution de la croissance des arbres (ici H, D et IV₁). La diminution de LAI_{max} pourrait également être la conséquence de la faible croissance des arbres. En effet, si la mobilisation des ressources était fortement limitée, la production de feuilles nombreuses et larges deviendrait plus difficile et cela conduirait à une diminution de la surface foliaire (Devakumar *et al.*, 1998).

3.4.2.2. Effets de l'augmentation de la disponibilité en nutriments en conditions hydriques non limitantes

Comme cela a déjà été démontré, l'augmentation de la disponibilité en nutriment a amélioré le RGR ainsi que le rendement des peupliers (Zabek, 1995 ; Larchevêque *et al.*, 2011a). Les valeurs de rendement pour les arbres fertilisés sont effectivement supérieures à ce qui a déjà été trouvé dans la littérature après trois ans de culture en TtCR avec irrigation mais sans fertilisation (Pérez-Cruzado *et al.*, 2013). Contrairement à certaines études sur épicéa ou bouleau qui montraient un retard dans la date de débourrement chez les arbres fertilisés à l'azote (De Barba *et al.*, 2016 ; Kula *et al.*, 2012), la disponibilité en nutriments n'a pas affectée significativement les dates de débourrement dans notre étude. Elle n'a pas non plus affectée les dates d'aoûtement et n'a donc pas modifié la durée de saison de végétation. Nos résultats semblent démontrer le faible impact de la disponibilité en nutriment comme facteurs influençant les mécanismes induisant le débourrement et l'aoûtement des arbres (Flink *et al.*,

1995), contrairement à d'autres mécanismes hautement impactant (i.e. lumière, température... ; Pellis *et al.*, 2004a ; Marron *et al.*, 2006, 2010 ; Rohde *et al.*, 2010). Il est intéressant de noter cependant qu'un effet « retard » d'une fertilisation automnale a déjà été observé. En effet, une fertilisation complète NPK à l'automne permettrait au printemps suivant un débourrement plus précoce chez plusieurs espèces de conifères en plantation, grâce à une plus grande accumulation de réserves (Benzian *et al.*, 1974, van den Driessche, 1985). Il est impossible d'exclure un effet de la disponibilité en nutriments sur le décalage de la phénologie au cours du temps, et seule la poursuite de cette étude à plus long terme pourrait permettre de le vérifier.

La disponibilité en nutriments n'a pas affectée l'architecture des arbres lors de la première année de croissance. L'effet limitant de la disponibilité en minéraux apparaît généralement après la fermeture de la canopée, ce qui pourrait expliquer cette absence d'effet en GS1 (Hansen, 1994). En GS2, l'augmentation de la disponibilité en nutriments a augmenté la longueur des SYL1 sans affecter les autres types de branches, or les SYL1 sont connus pour porter une plus grande surface foliaire que les autres branches (Broeckx *et al.*, 2012b), cela appuie leur importance dans l'interception lumineuse (Scarascia-Mugnozza *et al.*, 1989 ; Ceulemans *et al.*, 1992). L'augmentation de la disponibilité en nutriments a également conduit à une augmentation du nombre total de branches comme cela a déjà pu être observé sur des peupliers hybrides soumis à différents traitements en azote (Cooke *et al.*, 2005). Les arbres qui se développent dans des conditions non limitantes en minéraux investissent davantage dans la sylleptie, ce qui leur permet une meilleure compétitivité pour l'accès à la lumière. Cet investissement dans la sylleptie a d'ailleurs été décrit comme une stratégie opportuniste de remplissage de l'espace (Remphrey & Powell, 1985).

L'augmentation de l'indice volumique de branche de PRO2 constatée chez Jean Pourtet et Skado, qui présentaient en parallèle les valeurs d'IV_t les plus basses pour le premier

et les plus hautes pour le second, suggèrent que l'IV_{br} des PRO2 ne peut pas être utilisé comme indicateur de l'indice volumique de tige des arbres. Cela corrobore l'idée que la croissance des arbres est principalement quantifiable à l'aide des valeurs d'IV_{br} des SYL1 (Ceulemans *et al.*, 1990,). Les valeurs mesurées pour l'IV_t dans notre étude étaient comprises dans la gamme observée en plantation chez trois clones de peupliers fertilisés par de l'azote ou du potassium en deuxième année de croissance (Guillemette & DesRochers, 2008). L'augmentation du nombre de SYL2 a conduit à l'augmentation de la profondeur du houppier relative chez Koster et Jean Pourtet. Une augmentation similaire avait été observée en réponse à l'augmentation du CO₂, et était associée à une amélioration de la croissance des arbres, une profondeur du houppier plus importante permettant une interception lumineuse plus efficace (Gielen *et al.*, 2002).

Dans notre étude, l'augmentation de la disponibilité en nutriments n'a pas modifié le taux de branchaison contrairement à une étude sur des peupliers fertilisés à l'azote (Coleman *et al.*, 2004). Cela souligne l'importance d'une fertilisation complète pour augmenter la croissance des arbres, le phosphore est par exemple reconnu pour augmenter la croissance aérienne et donc potentiellement l'investissement dans la sylleptie (Chapin *et al.*, 1983 ; Liang & Chang, 2004 ; Brown & van den Driessche, 2005). Malgré un taux de branchaison similaire, l'augmentation de la surface foliaire démontre qu'au-delà du volume de branches, c'est leur positionnement et la densité de feuilles qu'elles portent qui influencent le plus le LAI_{max}. La gamme d'augmentation des valeurs de LAI_{max} observée dans cette étude pour Dellinois et Skado était cohérente avec la littérature (Cooke *et al.*, 2005 ; Larchevêque *et al.*, 2011a). Si cette augmentation n'était pas significative pour les deux autres génotypes, une forte tendance en ce sens était tout de même présente. L'amélioration du rendement des arbres par l'augmentation de la disponibilité en nutriments passerait donc par une structuration de la

canopée visant à améliorer l'interception lumineuse sans pour autant modifier l'allocation de la biomasse entre les compartiments aériens (tige/branches).

3.4.2.3. Effet de l'augmentation de la disponibilité en nutriments en conditions hydriques limitantes

Le rendement des arbres durant la sécheresse n'était pas différent entre les deux niveaux de disponibilité en nutriments à l'exception du génotype Skado. Cette différence observée chez Skado était sans doute principalement liée aux différences de croissance initiales observées entre les quatre traitements. Le génotype Dellinois récemment homologué semble intéressant pour la culture en TtCR en conditions optimales, mais sa forte diminution de productivité en I- fait de lui l'un des génotypes les plus sensibles à la sécheresse de notre étude.

Contrairement à notre hypothèse, la diminution du RGR avec la sécheresse était moins importante chez les arbres fertilisés. Cela suggère que l'augmentation de la disponibilité en nutriments augmente la tolérance à la sécheresse, puisque les arbres sont plus à même de limiter leur chute de productivité (Monclus *et al.*, 2006). Des résultats similaires ont déjà pu être observés en réponse à l'augmentation de la disponibilité de certains nutriments. La fertilisation au phosphore a, par exemple, déjà été associée à une amélioration de la tolérance à la sécheresse chez l'aulne cultivés en pot (Tariq *et al.*, 2018). La fertilisation au potassium a également été associée à une augmentation de la tolérance à la sécheresse chez le maïs cultivé en pot (Zhang *et al.*, 2014). Une fertilisation à l'azote a amélioré la tolérance à la sécheresse des pins (Pharis & Kramer, 1964) et de la canne à sucre cultivée en pot (Dinh *et al.*, 2017). Une fertilisation complète azote-phosphore-potassium a également amélioré la tolérance à la sécheresse chez le pin (Allen & Maki, 1955). A l'opposé, un effet néfaste de la fertilisation à l'azote et/ou au phosphore sur la tolérance à la sécheresse a déjà été rapporté chez le douglas en plantation, chez l'eucalyptus et le pommier en pot ainsi que chez le soja en plantation

(Jacobs *et al.*, 2004 ; Graciano *et al.*, 2005 ; Lloyd *et al.*, 2006 ; Hansel *et al.*, 2017). Un effet négatif de la fertilisation au phosphore et au potassium a également été observé chez des eucalyptus en plantation (Battie-Laclau *et al.*, 2014a,b). L'amélioration de la tolérance à la sécheresse passerait par plusieurs mécanismes, dont la régulation des échanges de gaz et la modulation de l'allocation du carbone aux compartiments aérien et souterrain (Pallardy & Rhoads, 1997)

L'augmentation du taux d'azote foliaire a déjà été corrélé à une diminution de g_s lors d'une sécheresse chez un grand nombre de plantes fertilisées, que ce soit chez des plants de maïs (Wilkinson *et al.*, 2007), des pins (Ward *et al.*, 2015) ou des eucalyptus (Battie-Laclau *et al.*, 2014b). La forte régulation stomatique des arbres soumis à la sécheresse serait donc amplifiée par l'augmentation de la disponibilité en nutriments, cependant A n'est pas totalement dépendante de g_s , aussi la diminution des pertes en eau pourrait tout de même être associées à une augmentation de la productivité (Monclus *et al.*, 2005a,b). C'est ce que tendraient à confirmer nos mesures d'efficience d'utilisation de l'eau détaillées par la suite (*cf. Chapitre 3*).

Le rôle de l'augmentation de la disponibilité en nutriments sur l'augmentation de la croissance aérienne au détriment de la croissance souterraine est bien connu (Liu & Dickmann, 1993 ; Chen *et al.*, 1997 ; Ibrahim *et al.*, 1997). Une plus forte allocation du carbone au compartiment aérien peut se traduire par une plus grande surface foliaire totale, et donc par une plus grande surface d'échange susceptible d'augmenter les pertes en eau par transpiration (Jacobs *et al.*, 2004). À l'inverse, une plus faible allocation au système racinaire se traduit par une plus faible surface d'échange et des racines moins profondes qui réduisent la capacité des arbres à accéder à l'eau (Graciano *et al.*, 2005 ; Tariq *et al.*, 2017). C'est notamment ce qui a pu être observé avec une fertilisation à l'azote chez le pommier (Lloyd *et al.*, 2006) et chez le douglas (Jacobs *et al.*, 2004) durant une sécheresse. A l'inverse,

l'interaction entre une sécheresse et une fertilisation au phosphore a amélioré la croissance racinaire chez *Phoebe zhennan* (Lee & Wei) (Tariq *et al.*, 2017) et chez le tournesol (Ahmad *et al.*, 2014) améliorant du même fait leur tolérance à la sécheresse. La présence de phosphore dans la fertilisation complète utilisée dans notre étude pourrait avoir joué un rôle dans l'amélioration de la tolérance à la sécheresse des arbres en améliorant la prospection racinaire. Les effets sur la biomasse aérienne étaient plus variables.

L'architecture des arbres a été principalement affectée par la sécheresse, les structures de houppier observées en I-/F- ou en I-/F+ étaient très similaires (voir les phénogrammes, Fig. 3.9). Les variables de l'architecture du houppier que nous avons suivies dans le cadre de cette étude ne semblent pas pouvoir expliquer les différences observées pour la croissance et notamment sur le RGR entre les traitements I-/F- et I-/F+. La principale différence apportée par l'augmentation de la disponibilité en nutriments durant la sécheresse correspondait à une augmentation de la valeur des angles α , qui occasionnaient une forme plus horizontale du houppier. Cette faible modification pourrait expliquer en partie l'augmentation non significative des LAI_{max} entre le traitement I-/F- et le traitement I-/F+. Contrairement à ce que nous avons supposé, la chute de LAI_{max} occasionnée par la sécheresse n'a pas été compensée par l'augmentation de la disponibilité en nutriments. L'étude des angles d'insertion des feuilles et de leur répartition dans la canopée pourrait apporter un éclairage différent sur les relations entre l'augmentation de la productivité des arbres fertilisés et l'absence d'effet sur le LAI_{max} dans un contexte de sécheresse (Hagemeier & Leuschner, 2019).

La durée de saison de végétation n'a pas été affectée par l'interaction sécheresse \times fertilisation en GS2, à l'exception du géotype Skado qui a montré une saison de végétation légèrement raccourcie par un aoûtement plus précoce. Rien ne prouve que la durée de la saison de végétation ne puisse pas être affectée au cours des rotations successives, notamment vis-à-vis de l'aspect du débourrement plus précoce qui n'a pas pu être vérifié suite à la mise

en place tardive du différentiel d'irrigation. Des études complémentaires seront nécessaires afin d'approfondir cet aspect à moyen termes.

3.4.3. Croissance et tolérance à la sécheresse

Dans notre étude, aucune relation n'a pu être observée entre les capacités de croissance intrinsèque des génotypes et leur tolérance à la sécheresse. Les deux génotypes les plus productifs (c.à.d. Dellinois et Skado) étaient pour l'un le moins tolérant à la sécheresse et pour l'autre le plus tolérant à la sécheresse. Cela suggère que ces deux traits sont en partie découplés et qu'aucun antagonisme n'apparaît entre productivité intrinsèque et tolérance à la sécheresse contrairement à ce qui a déjà pu être observé chez des peupliers hybrides en serre (Brignolas *et al.*, 2000 ; Marron *et al.*, 2002, 2003).

La longueur des branches était linéairement, positivement et significativement corrélée au diamètre des branches dans l'ensemble des traitements et pour chacun des quatre génotypes, comme cela avait déjà été démontré chez le peuplier en plantation (Broeckx *et al.*, 2012b). L'indice volumique de tige était positivement et significativement corrélé à la profondeur absolue du houppier au sein de chaque génotype. Pour les génotypes intrinsèquement plus productifs, Dellinois et Skado, cela se traduisait par un faible nombre de branches très volumineuses, dispersée le long de la tige. Pour les génotypes moins productifs, Koster et Jean Pourtet, cela traduisait un grand nombre de branches, peu volumineuses et insérées de manière très rapprochées.

La profondeur absolue du houppier était également positivement et significativement corrélée au LAI_{max}. Cette corrélation est en lien avec le rôle de la sylleptie dans l'interception lumineuse (Dickmann *et al.*, 1990). Un plus grand nombre de branches et/ou une plus grande couverture de la tige par des branches permet une augmentation de la surface foliaire.

Les valeurs de LAI_{max} plus élevées chez Dellinois et Skado suggèrent que l'interception lumineuse est davantage modulée par la proportion de tige recouverte par des branches que par la quantité de branches. Une corrélation positive et significative a également été trouvée entre le LAI_{max} et la hauteur des arbres. Ces résultats confirment que le LAI est un déterminant important de la biomasse ligneuse (Heilman *et al.*, 1996 ; Pellis *et al.*, 2004b). Dans cette étude, les arbres présentant une profondeur absolue du houppier plus grande sont également plus productifs que les arbres présentant une profondeur du houppier plus faible, conformément à ce qui a déjà été montré chez le peuplier (Broeckx *et al.*, 2012b).

3.5. Conclusion et transition

Cette étude a permis de mettre en évidence une variabilité génotypique importante pour la croissance, le rendement, la phénologie végétative et l'architecture des peupliers. Les résultats montrent notamment que :

- (i) Comme attendu, une plus grande disponibilité en nutriments a amélioré la croissance et la productivité des arbres en condition hydrique non limitante. Néanmoins, contrairement à notre hypothèse de départ, une plus grande disponibilité en nutriments a également eu un effet bénéfique sur la croissance et la production de biomasse en condition de sécheresse modérée.
- (ii) La durée de saison de végétation et l'architecture du houppier n'ont été que peu modifiés par les différents traitements. Une importante diversité génotypique a toutefois été observée pour ces variables, et explique en partie la variabilité entre génotype observée pour le RGR.
- (iii) Les génotypes intrinsèquement plus productifs (Dellinois et Skado) ont tiré un plus grand bénéfice de l'augmentation de la disponibilité en éléments minéraux,

notamment en termes de rendement mais également en termes de LAI_{max} en condition de disponibilité en eau optimale.

- (iv) Aucune relation n'est apparue entre la productivité intrinsèque et la tolérance à la sécheresse des arbres.

Ces travaux ont été réalisés durant les deux premières années de la première rotation. Il est possible que l'effet bénéfique de la disponibilité en nutriments observé sous sécheresse soit un effet précoce et la poursuite de cette étude sur plusieurs rotations permettra de vérifier si cet effet perdure dans le temps ou si au contraire une plus forte disponibilité en nutriments peut être un facteur prédisposant à plus long terme. Il semble également important de vérifier si l'interaction entre la sécheresse et l'augmentation de la disponibilité en nutriments ne modifie par la mise en réserve du carbone au fil des rotations, car outre la résistance à la sécheresse, les capacités de résilience des arbres pourraient en être affectées (McDowell *et al.*, 2008). L'étude du compartiment racinaire devrait également être envisagée afin de répondre aux nombreuses suppositions abordées tout au long de ce chapitre.

Les travaux conduits dans ce premier chapitre démontrent qu'une plus forte disponibilité en nutriments peut améliorer la croissance des peupliers dans un contexte de sécheresse modérée. Certains nutriments, notamment l'azote, sont cependant connus pour augmenter la vulnérabilité à la cavitation de l'appareil vasculaire, ce qui pourrait modifier la tolérance intrinsèque à des sécheresses plus sévères. Dans le chapitre suivant, nous nous sommes donc intéressés à la résistance à la cavitation, aux marges de sécurité hydrauliques et aux liens avec la croissance. Les mesures ont été réalisées sur les mêmes géotypes et le même dispositif de pépinière que celui présenté dans le chapitre 1.

4

CHAPITRE 2 : EFFETS CROISÉS DE LA DISPONIBILITÉ EN EAU ET DE LA DISPONIBILITÉ EN NUTRIMENTS SUR LA VULNÉRABILITÉ À LA CAVITATION ET SUR LES RELATIONS AVEC LA CROISSANCE

4.1. Introduction

D'après la théorie de la tension-cohésion (Dixon & Joly, 1895), la sève brute circule sous tension dans les plantes, du sol vers l'atmosphère, sous l'effet de la vaporisation de l'eau au niveau des feuilles. La sève se trouve alors dans un état métastable puisque dans ces conditions la phase vapeur est thermodynamiquement plus stable que la phase liquide. Cet état instable rend les plantes vulnérables au phénomène de cavitation qui conduit à la formation d'embolie gazeuse et à la thrombose des éléments conducteurs du xylème (Tyree & Sperry, 1989 ; Tyree & Zimmermann, 2002). Il existe deux causes majeures d'embolie chez les plantes : l'alternance des cycles gel-dégel (embolie hivernale) et l'augmentation de la tension dans les colonnes de sève brute lors d'épisodes de sécheresse ou de canicule (embolie estivale) (Tyree & Sperry, 1989 ; Cruiziat *et al.*, 2002).

Chez les angiospermes l'embolie estivale est liée à l'entrée d'une bulle d'air au travers des pores de la paroi primaire des ponctuations vaisseau-vaisseau lorsque la tension de sève dépasse la force capillaire maintenant le ménisque air-eau en place (théorie 'du germe d'air' proposée par Zimmerman, 1983 ; Sperry & Tyree, 1988 ; Choat *et al.*, 2008). L'embolie rend les éléments conducteurs non fonctionnels et entraîne une diminution de la conductance hydraulique du xylème ; le pourcentage de perte de conductance hydraulique (PLC, Percent Loss of hydraulic Conductance) peut donc être utilisé comme un indicateur du taux d'embolie (Sperry *et al.*, 1988). La vulnérabilité à l'embolie estivale est classiquement évaluée au travers de courbes de vulnérabilité à la cavitation reliant la PLC (%) aux valeurs de tension xylémienne (MPa). Ces courbes de vulnérabilité à la cavitation sont très bien décrites par le modèle logistique à deux paramètres proposé par Pammenter & Vander Willigen (1998). Les paramètres obtenus après ajustement de ce modèle, notamment le potentiel hydrique du xylème occasionnant 50% de PLC (P_{50}), sont utilisés pour comparer la vulnérabilité à la cavitation entre organes, individus ou espèces. La P_{50} est le principal indicateur utilisé pour

caractériser la vulnérabilité à la cavitation des plantes dans la littérature (Maherali *et al.*, 2004 ; Lens *et al.*, 2016 ; Adams *et al.*, 2017).

Compte tenu de ses conséquences physiologiques, l'embolie estivale est loin d'être une routine chez les plantes (Cochard & Delzon, 2013) et la réversibilité de l'embolie *via* des mécanismes de re-saturation des vaisseaux *in planta* reste très largement discutée (Secchi & Zwieniecki, 2011, 2012 ; Cochard & Delzon, 2013). La régulation stomatique joue un rôle clé dans la limitation du développement de l'embolie au cours de l'installation de la sécheresse (Martin-StPaul *et al.*, 2017). Deux grandes stratégies de réponse stomatique à la sécheresse ont été définies par Tardieu & Simonneau (1998) en fonction de la capacité des plantes à découpler leur potentiel hydrique foliaire (Ψ_F , i.e. grandeur négative, qui représente l'énergie de la liaison de l'eau avec un milieu et permet de déterminer le sens de circulation de l'eau entre les différents organes de la plante), de la demande évaporative et du potentiel hydrique du sol (Ψ_{sol}). Les plantes dites isohydriques maintiennent un Ψ_F diurne élevé plus ou moins constant quelle que soit la valeur de Ψ_{sol} grâce à une fermeture stomatique généralement précoce. À l'inverse, les plantes dites anisohydriques tolèrent une diminution de Ψ_F lorsque Ψ_{sol} diminue, la fermeture stomatique survenant plus tardivement, et sont donc généralement considérées comme étant plus promptes à souffrir d'embolie. Cette vision dichotomique est cependant à nuancer, les plantes n'étant jamais définies par une anisohydrie ou une isohydrie stricte et se trouvant en réalité dans un continuum entre ces deux stratégies (Klein, 2014 ; Mencuccini *et al.*, 2015 ; Hochberg *et al.*, 2018).

La vulnérabilité à la cavitation des arbres montre une très grande variabilité entre espèces (Maherali *et al.*, 2004 ; Choat *et al.*, 2012). Des valeurs de P_{50} supérieures à -1 MPa ont été rapportées pour les espèces les plus sensibles (e.g. Hukin *et al.*, 2005) alors que la valeur la plus extrême (-18,8 MPa) a été rapportée chez un buisson des régions arides de l'Australie (Larter *et al.*, 2015). Le peuplier fait partie des espèces ligneuses les plus

vulnérables à la cavitation avec des valeurs de P_{50} souvent centrées autour de -1,5 MPa (Fichot *et al.*, 2015). Cependant, des variations importantes existent à la fois à l'échelle inter-spécifique et intra-spécifique (Fichot *et al.*, 2015).

La vulnérabilité à la cavitation varie également en fonction de l'environnement. La diminution de la disponibilité en eau induit presque systématiquement une augmentation de la résistance à la cavitation, cette réponse étant interprétée comme un moyen de résister à des tensions xylémiennes plus fortes (Hacke *et al.*, 2000 ; Ladjal *et al.*, 2005 ; Awad *et al.*, 2010 ; Fichot *et al.*, 2010, 2011). La teneur en éléments minéraux peut également moduler la résistance à la cavitation mais les effets semblent dépendre des éléments considérés. La fertilisation azotée diminue la résistance à la cavitation (Harvey & van den Driessche, 1997, 1999 ; Hacke *et al.*, 2010 ; Plavcová & Hacke, 2012 ; Plavcová *et al.*, 2013a). À l'inverse, l'apport de phosphore augmente la résistance à la cavitation (Houman *et al.*, 1991 ; Harvey & van den Driessche, 1997) alors que le potassium n'a aucun effet (Harvey & van den Driessche, 1999). Compte tenu du mécanisme d'embolie estivale (rupture capillaire au niveau des pores des ponctuations vaisseau-vaisseau), les modifications de résistance à la cavitation s'expliquent *a priori* par des modifications de l'ultrastructure des ponctuations. Cela a été confirmé pour les effets des nutriments (Harvey & van den Driessche, 1997) et de la lumière (Plavcová *et al.*, 2011) mais pas encore pour les effets de la sécheresse. Par ailleurs, la sécheresse conduisant généralement à une augmentation de l'embolie native (i.e. proportion de vaisseaux de xylème rendus non fonctionnels à cause de phénomène de cavitation) il est possible que l'effet d'acclimatation observé (augmentation de la résistance) soit en partie dû à un biais de mesure. En effet, les courbes de vulnérabilité construites à partir d'échantillons ayant souffert d'une sécheresse et présentant un certain degré d'embolie native peuvent en théorie être décalées vers des potentiels hydriques plus négatifs. Cette augmentation apparente de la résistance pourrait cependant ne pas être liée directement à de la plasticité phénotypique,

mais être simplement due au fait que les courbes de vulnérabilité sont dans ce cas précis réalisées à partir d'une sous-population de vaisseaux conducteurs encore fonctionnels au moment de l'échantillonnage (c.à.d. non embolisés) donc plus résistants. Conclure sur les effets de la disponibilité en eau sur la résistance à l'embolie estivale nécessite donc de s'assurer qu'aucune différence d'embolie native n'existe entre traitements.

Malgré la très grande variabilité inter-spécifique existant pour la vulnérabilité à la cavitation, la plupart des espèces quels que soient les biomes présentent des marges de sécurité hydraulique inférieures à 1 MPa et fonctionnent, de fait, proche de leur limite hydraulique (Choat *et al.*, 2012). Une plus forte résistance à l'embolie estivale doit donc avoir un coût, sinon toutes les espèces seraient résistantes. Les liens entre vulnérabilité à la cavitation et performance de croissance sont cependant très variables en fonction des échelles d'études inter- ou intra-spécifiques. Certaines ont montré une corrélation positive entre ces deux variables comme c'est le cas chez quatre clones d'eucalyptus de sept ans en plantation (Vander Willigen & Pammenter, 1998) ou encore chez deux génotypes de Cèdres en serre (Ducrey *et al.*, 2008). Les arbres plus vulnérables à la cavitation présentaient généralement une croissance plus forte. Cette corrélation a également été observée chez le peuplier (Cochard *et al.*, 2007). D'autres études n'ont pas pu mettre en évidence de relations (Hajek *et al.* 2014 ; Guet *et al.*, 2015b) alors que des relations négatives entre vulnérabilité à la cavitation et croissance ont également été observées (Harvey & van den Driessche, 1997 ; Fichot *et al.*, 2010, 2011).

À ce jour, aucune étude n'a évalué les effets conjoints de la disponibilité en eau et de la disponibilité en nutriments sur la vulnérabilité à la cavitation, les effets de chaque facteur appliqué individuellement semblant être antagonistes. L'objectif général, exposé dans ce chapitre, a donc été d'évaluer les effets interactifs de la disponibilité en eau et de la fertilité du sol sur la vulnérabilité à la cavitation et sur les relations avec les performances de croissance.

Les expériences ont été conduites en pépinière la deuxième année de plantation, sur quatre génotypes de peupliers cultivés à une densité de plantation équivalente à celle utilisée en taillis à très courte rotation, selon un plan d'expérience factoriel à deux modalités de disponibilité en eau × deux modalités de disponibilité en nutriments (dispositif 1, cf. section Matériels et Méthodes général p. 38). Nos hypothèses ont été les suivantes : (i) La sécheresse augmente la résistance à la cavitation mais l'augmentation de la disponibilité en nutriments altère cet effet ; (ii) L'augmentation de la résistance à la cavitation durant la sécheresse n'est pas liée à un artéfact de mesure mais traduit une réelle plasticité phénotypique ; (iii) Les arbres les plus résistants à la cavitation ont aussi une croissance plus faible.

4.2. Matériels et Méthodes

L'essentiel des mesures a été réalisé en 2017 lors de la première rotation de la plantation, sur quatre génotypes de peupliers (*P.nigra* cv. Jean Pourtet ; *P.deltoïdes* cv. Dellinois ; *P.deltoïdes* × *P.nigra* cv. Koster et *P.tricocarpa* × *P.maximowiczii* cv. Skado). Les abréviations correspondant aux quatre combinaisons de disponibilité en eau et de disponibilité en nutriments utilisées dans la suite du chapitre sont les suivantes : I+/F-, irrigué non fertilisé ; I+/F+, irrigué fertilisé ; I-/F-, non irrigué non fertilisé ; I-/F+, non irrigué fertilisé. Pour rappel, l'arrêt d'irrigation n'a été initié que lors de la deuxième année de croissance ; le différentiel de disponibilité en nutriments a lui été apporté au cours des deux années. Les informations détaillées sur le choix du matériel végétal, sur le dispositif expérimental et sur la conduite culturale sont données dans la section Matériels et Méthodes (page 38).

4.2.1. Potentiel hydrique minimum journalier du xylème

Le potentiel hydrique minimum journalier du xylème ($\Psi_{x-\min}$, MPa) a été évalué à quatre reprises durant l'été 2017 entre le 23 juin et le 23 août sur les mêmes arbres à chaque fois ($n = 64 = 4$ génotypes \times 4 traitements \times 4 blocs \times 1 individu). Une feuille mature de pleine lumière de chacun des 64 arbres a été sélectionnée et placée dans un sac zip-lock opaque hermétique en milieu de matinée, à 10 heures, heure locale, afin de stopper la transpiration foliaire et d'équilibrer le potentiel hydrique de la feuille avec celui de la tige. Les feuilles ont ensuite été échantillonnées entre 13 et 14 heures, heure locale. Pour l'échantillonnage, les feuilles ont été séparées de la tige et enfermées hermétiquement dans les sacs plastiques avant d'être immédiatement placées au froid dans une glacière. Les échantillons ainsi prélevés ont été transportés vers le laboratoire et traités dans les deux heures à l'aide d'une chambre à pression de Scholander (Scholander *et al.*, 1965, de type PMS 1000, Corvallis, Oregon, USA). Le potentiel hydrique des feuilles ainsi mesuré a été considéré comme le potentiel hydrique minimum journalier du xylème (Zhang *et al.*, 1997 ; Zhang *et al.*, 1998).



Photo : Mise en place d'une feuille dans la chambre à pression de Scholander et surveillance de l'apparition du ménisque de sève au sommet de la section du pétiole.

4.2.2. Vulnérabilité à la cavitation et marges de sécurité hydraulique

La vulnérabilité à la cavitation a été mesurée au début du mois d'octobre 2017 sur les mêmes individus que ceux échantillonnés pour $\Psi_{x-\min}$ ($n = 64 = 4$ génotypes $\times 4$ traitements $\times 4$ blocs $\times 1$ individu). Les mesures ont systématiquement été réalisées sur des branches de l'année situées dans le tiers supérieur de l'arbre. Les branches ont toutes été échantillonnées le même jour, tôt le matin. Toutes les feuilles ont été supprimées avant de sectionner les branches afin de limiter l'induction artificielle d'embolie. Les branches ont immédiatement été enveloppées dans du papier humide et conservées à 4°C dans des sacs opaques jusqu'à analyse. Juste avant les mesures, la partie supérieure des branches a été recoupée sous l'eau afin d'obtenir des segments de tige d'environ 40 cm. Les courbes de vulnérabilité ont été établies à l'aide de la technique Cavitron. Le principe consiste à générer une embolie progressive des vaisseaux de xylème en utilisant la force centrifuge d'un rotor (ici 40 cm) tout en mesurant simultanément la conductance hydraulique de l'échantillon alors que la sève est sous tension (Cochard, 2002 ; Cochard *et al.*, 2005). La conductance hydraulique mesurée à faible tension (-0,75 MPa) a été considérée comme la conductance hydraulique maximale de l'échantillon (k_{\max}). Le potentiel hydrique de l'échantillon a ensuite été diminué progressivement par paliers de 0,25 MPa en augmentant la vitesse de rotation du rotor. À chaque palier, la conductance hydraulique (k_n) a été mesurée à plusieurs reprises jusqu'à la stabilisation des valeurs puis le pourcentage de perte de conductance hydraulique (PLC, %) a été calculé comme suit :

$$PLC = (1 - k_n / k_{\max}) \times 100.$$

Cette procédure a été répétée jusqu'à atteindre au moins 90% de PLC. La vitesse du rotor était contrôlée par un tachymètre électronique (résolution de 10 tr / min). La relation entre les valeurs de PLC et de potentiel hydrique du xylème (Ψ_x) a été utilisée pour générer des

courbes de vulnérabilité pour chaque échantillon. Chaque courbe a été ajustée à la fonction sigmoïde suivante (Pammenter & van der Willigen, 1998) :

$$PLC = 100 / (1 + e^{(s/25 \times (\Psi_x - P_{50}))})$$

Où 'P₅₀' correspond à la valeur de potentiel hydrique du xylème entraînant une perte de conductance hydraulique de 50% et 's' correspond à la pente au point d'inflexion de la courbe (Cochard *et al.*, 2005).

Les marges de sécurité hydraulique (MS₅₀) ont été calculées pour chaque individu comme la différence entre Ψ_{x-min} et P₅₀ (Choat *et al.*, 2012). Le Ψ_{x-min} le plus faible pour chaque génotype et chaque traitement a été utilisé afin d'obtenir la MS₅₀ minimale au cours de la saison ; dans la plupart des cas, le Ψ_{x-min} utilisé a été celui mesuré le 23 juin 2017 à l'exception du génotype Jean Pourtet en condition I+/F+ mesuré le 23 août 2017. Plus les marges de sécurité sont faibles, plus les arbres fonctionnent proche de leur limite hydraulique ; des marges de sécurité négatives indiquent que les arbres souffrent d'embolie et fonctionnent à des potentiels hydriques incompatibles avec le maintien de l'intégrité de leur appareil vasculaire (Choat *et al.*, 2012).

4.2.3. Embolie native

L'embolie native a été mesurée sur les mêmes branches que celles collectées pour les mesures de vulnérabilité à la cavitation (n = 64 = 4 génotypes × 4 traitements × 4 blocs × 1 individu). Les mesures ont été réalisées à l'aide d'un embolie-mètre (appareil XYL'EM, Bronkhorst, Montigny-Les-Cormeilles, France) en suivant le protocole décrit par Barigah *et al.* (2013b). Cette méthode dite « hydraulique » est basée sur la mesure de la PLC (%) qui correspond au différentiel entre la conductance hydraulique au moment de la mesure et la conductance après resaturation des vaisseaux. Les mesures ont été effectuées à une température de 21°C. Des échantillons de branche de 10 cm de long ont été recoupés sous l'eau et immédiatement fixés

aux tubes reliés à l'appareil. La conductance initiale (k_i) a été mesurée à basse pression (0,001 MPa) à l'aide d'une solution dégazée de CaCl_2 à 1 mM et de KCl à 10 mM une fois le flux stabilisé. Les échantillons ont ensuite été perfusés avec la même solution à une pression de 0,2 MPa pendant 1 min 30 s jusqu'à stabilisation du flux afin d'éliminer l'air des vaisseaux de xylème embolisés, ce qui a permis de mesurer la conductance hydraulique maximale (k_{max}).

4.2.4. Estimation des performances de croissance

Durant l'année 2017, des suivis de la hauteur de la tige principale (H , cm) et du diamètre à 22 cm du sol (D , cm) ont été réalisés régulièrement sur un sous échantillon représentatif de la variabilité existante ($n = 576 = 4$ génotypes \times 4 traitements \times 4 blocs \times 9 arbres). À partir de ces mesures, et du calcul de l'indice volumique de tige ($IV_t = H \times D^2$, dm^3), les biomasses aériennes sèches ont été estimées à l'aide de relations allométriques détaillées dans le **Chapitre 1**. À partir des valeurs de biomasse aérienne sèche estimées, le taux de croissance relatif (RGR, $\text{g g}^{-1} \text{j}^{-1}$) a été calculé en utilisant les valeurs de biomasse estimées entre le 4 mai 2017 et le 1^{er} septembre 2017 dates correspondant au début et à la fin de la période de croissance pour les quatre génotypes. Les indicateurs de croissance retenus pour l'analyse afin d'évaluer les relations vulnérabilité/croissance étaient la hauteur de la tige fin 2017 (H , cm), l'indice volumique de tige (IV_t) produit sur l'année 2017 ainsi que le taux de croissance relatif (RGR).

4.2.5. Analyses statistiques

Les données ont été ajustées aux effets blocs et analysées avec le logiciel R Studio (Version 1.1.447 – © 2009-2018 RStudio, Inc.). Les données ont graphiquement été jugées conformes

aux hypothèses de normalité et d'homoscédasticité. Les tests statistiques ont été considérés comme significatifs quand $P < 0,05$.

L'analyse des effets liés aux facteurs 'disponibilité en eau' et 'fertilité' pour les données relatives aux P_{50} , aux MS_{50} , et à l'embolie native a été réalisée par analyse de variance (ANOVA) à deux facteurs pour chaque génotype. Ces analyses ont été faites à l'aide du modèle factoriel complet suivant : $Y_{ijk} = \mu + I_i + F_j + (I_i \times F_j) + \varepsilon_{ijk}$ où Y_{ijk} fait référence aux valeurs individuelles ajustées aux effets blocs, μ correspond à la moyenne générale, I_i est l'effet du facteur 'disponibilité en eau' I considéré comme fixe, F_j est l'effet du facteur 'fertilité' F considéré comme fixe, $(I_i \times F_j)$ est l'interaction entre les deux facteurs et ε_{ijk} la résiduelle. Pour les $\Psi_{x-\min}$, les ANOVA ont été réalisées à chaque date de mesure. Lorsqu'une interaction significative entre les deux facteurs a été identifiée, une analyse de variance à un facteur a été faite au sein de chacune des deux modalités de disponibilité en eau afin de caractériser spécifiquement l'effet de la disponibilité en nutriments.

L'ajustement des modèles sigmoïdes aux séries d'observations était de qualité correcte avec des coefficients de détermination (R^2) supérieurs à 0,84. Les observations de P_{50} moyennes en fonction des MS_{50} minimales ont été ajustées à des modèles de régressions linéaires. Ces analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel SigmaPlot® (version 12.0, 2011 Systat software, Inc.). Une inspection graphique et le calcul du coefficient de corrélation de Pearson ont été réalisés pour juger du lien entre les variables continues.

4.3. Résultats

4.3.1. Potentiel hydrique minimum de sève

La dynamique de $\Psi_{x-\min}$ au cours de l'été était globalement la même pour l'ensemble des génotypes (Fig. 4.1). Quel que soit le traitement et le génotype, les valeurs les plus faibles de $\Psi_{x-\min}$ ont systématiquement été observées à la première date (23 juin) lorsque Ψ_{base} était le plus faible, à l'exception du génotype Jean Pourtet pour le traitement I+/F+ (dernière date, 23 août) (Fig. 4.1). Un effet significatif de la disponibilité en eau a été enregistré pour l'ensemble des génotypes à chacune des dates de mesure, à l'exception une nouvelle fois de Jean Pourtet à la dernière date (Tableau 4.1) ; comme attendu, $\Psi_{x-\min}$ était plus faible pour la modalité I-, les valeurs ne descendant cependant jamais en deçà de -1,4 MPa (Fig. 4.1). Aucun effet significatif de l'augmentation de la disponibilité en nutriments n'a pu être observé à l'exception du génotype Skado à la deuxième date (6 juin) (Tableau 4.1). Aucune interaction disponibilité en eau \times augmentation de la disponibilité en nutriments n'a pu être détectée, indiquant que les effets de la sécheresse sur $\Psi_{x-\min}$ n'étaient pas influencés par le statut nutritif.

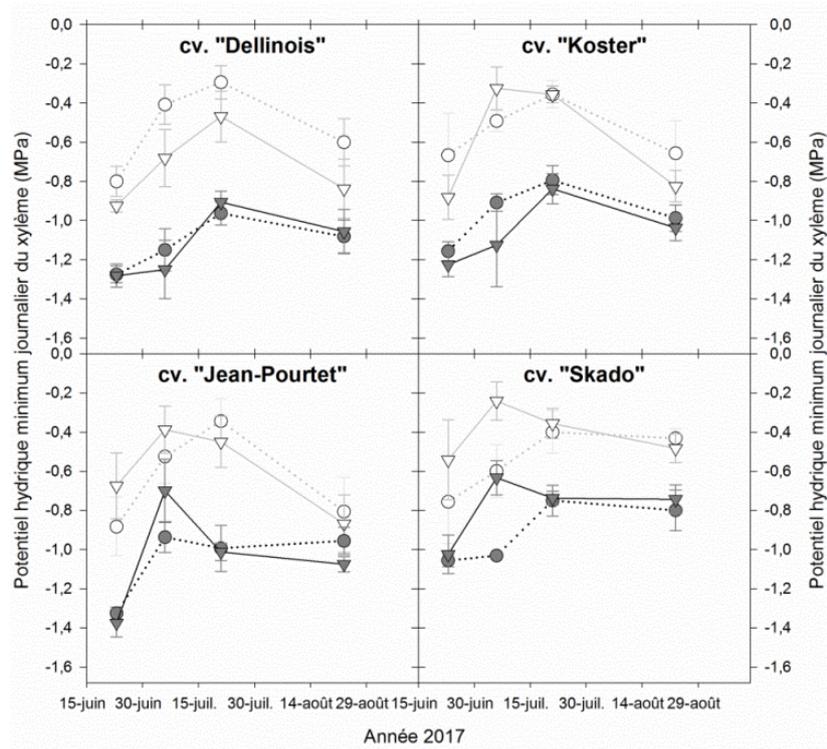


Figure 4.1. Variations saisonnières du potentiel hydrique minimum journalier du xylème (Ψ_{x-min} , MPa) durant la période estivale 2017. Les valeurs correspondent aux moyennes génotypiques par modalités \pm E.S. ($n = 4$). Symboles et couleurs : gris clair et symboles blancs, irrigué (I+) ; gris foncé et symboles pleins, non irrigué (I-) ; cercles et traits pointillés, non fertilisé (F-) ; triangles et traits pleins, fertilisé (F+).

Tableau 4.1. Potentiel hydrique minimum journalier du xylème ($\Psi_{x\text{-min}}$, MPa) au cours de l'été 2017 (moyennes \pm ES, $n = 4$) et résultats des analyses de variances à deux facteurs de l'effet de la disponibilité en eau (I à deux modalités, I- et I+), de la fertilisation (F à deux modalités, F- et F+) et de leur interaction (I \times F). Les lettres minuscules indiquent les résultats des tests post-hocs au sein d'un génotype pour une date donnée ; des lettres différentes indiquent des différences significatives entre modalités. La significativité des résultats d'analyse de variance a été signalée comme suit ; ns, non significatif ; $P < 0,05$ '*'; $P < 0,01$ '**', et $P < 0,001$ '***'.

		I+/F-	I+/F+	I-/F-	I-/F+	I	F	I \times F
23 juin	Dellinois	-0,80 \pm 0,08 ^(a)	-0,93 \pm 0,03 ^(a)	-1,28 \pm 0,04 ^(b)	-1,28 \pm 0,06 ^(b)	***	n.s.	n.s.
	Koster	-0,67 \pm 0,22 ^(a)	-0,88 \pm 0,11 ^(ab)	-1,16 \pm 0,05 ^(bc)	-1,23 \pm 0,06 ^(bc)	**	n.s.	n.s.
	Jean Pourtet	-0,88 \pm 0,15 ^(a)	-0,68 \pm 0,17 ^(a)	-1,33 \pm 0,03 ^(b)	-1,38 \pm 0,07 ^(b)	***	n.s.	n.s.
	Skado	-0,76 \pm 0,21 ^(a)	-0,54 \pm 0,20 ^(a)	-1,06 \pm 0,03 ^(a)	-1,03 \pm 0,10 ^(a)	*	n.s.	n.s.
06 juillet	Dellinois	-0,41 \pm 0,10 ^(a)	-0,68 \pm 0,15 ^(ab)	-1,15 \pm 0,11 ^(bc)	-1,25 \pm 0,15 ^(c)	***	n.s.	n.s.
	Koster	-0,49 \pm 0,05 ^(ab)	-0,33 \pm 0,11 ^(a)	-0,91 \pm 0,04 ^(bc)	-1,13 \pm 0,21 ^(c)	***	n.s.	n.s.
	Jean Pourtet	-0,53 \pm 0,14 ^(ab)	-0,39 \pm 0,12 ^(a)	-0,94 \pm 0,08 ^(b)	-0,70 \pm 0,16 ^(ab)	**	n.s.	n.s.
	Skado	-0,60 \pm 0,14 ^(a)	-0,24 \pm 0,10 ^(b)	-1,03 \pm 0,01 ^(c)	-0,63 \pm 0,09 ^(a)	***	**	n.s.
21 juillet	Dellinois	-0,29 \pm 0,09 ^(a)	-0,47 \pm 0,13 ^(a)	-0,96 \pm 0,06 ^(b)	-0,91 \pm 0,06 ^(b)	***	n.s.	n.s.
	Koster	-0,36 \pm 0,07 ^(a)	-0,36 \pm 0,04 ^(a)	-0,79 \pm 0,07 ^(b)	-0,84 \pm 0,08 ^(b)	***	n.s.	n.s.
	Jean Pourtet	-0,34 \pm 0,11 ^(a)	-0,45 \pm 0,13 ^(a)	-0,99 \pm 0,12 ^(b)	-1,01 \pm 0,04 ^(b)	***	n.s.	n.s.
	Skado	-0,40 \pm 0,11 ^(a)	-0,36 \pm 0,08 ^(a)	-0,75 \pm 0,08 ^(b)	-0,74 \pm 0,03 ^(b)	***	n.s.	n.s.
23 août	Dellinois	-0,60 \pm 0,12 ^(a)	-0,84 \pm 0,15 ^(ab)	-1,08 \pm 0,08 ^(b)	-1,06 \pm 0,11 ^(b)	**	n.s.	n.s.
	Koster	-0,66 \pm 0,16 ^(a)	-0,83 \pm 0,08 ^(ab)	-0,99 \pm 0,07 ^(ab)	-1,04 \pm 0,06 ^(b)	*	n.s.	n.s.
	Jean Pourtet	-0,81 \pm 0,17 ^(a)	-0,87 \pm 0,15 ^(a)	-0,96 \pm 0,07 ^(a)	-1,08 \pm 0,04 ^(a)	n.s.	n.s.	n.s.
	Skado	-0,43 \pm 0,05 ^(a)	-0,59 \pm 0,13 ^(ab)	-0,80 \pm 0,10 ^(b)	-0,74 \pm 0,07 ^(ab)	**	n.s.	n.s.

4.3.2. Vulnérabilité à la cavitation

Les courbes de vulnérabilité à la cavitation établies à l'aide du Cavitron montraient toutes des formes sigmoïdes avec des ajustements au modèle logistique chez les quatre génotypes dans les quatre traitements ($r^2 > 0,90$; Fig. 4.2). Des différences significatives de P_{50} entre génotypes n'ont pu être enregistrées que dans les traitements I+/F+ ($P = 0,048$) et I-/F- ($P = 0,010$) ; dans le premier cas, le génotype le plus résistant était Dellinois ($P_{50} = -2,18$ MPa) et le plus vulnérable était Jean Pourtet ($P_{50} = -1,87$ MPa) alors que dans le deuxième cas, le plus résistant était Skado ($P_{50} = -2,37$ MPa) et le plus vulnérable était Koster ($P_{50} = -2,12$ MPa) (Fig. 4.2 et 4.3).

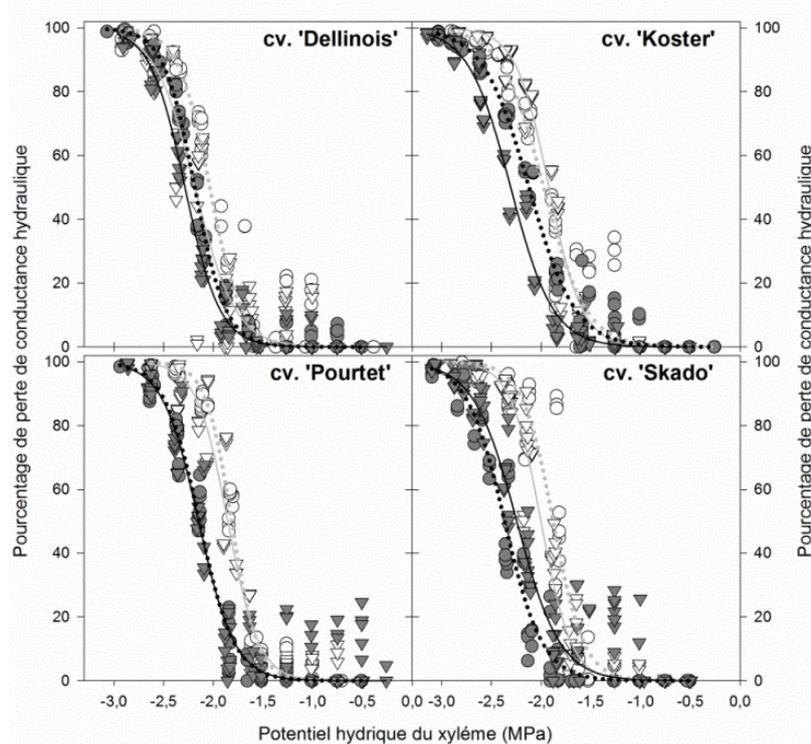


Figure 4.2. Courbes moyennes de vulnérabilité à la cavitation. Les valeurs correspondent aux moyennes intra-modalités par génotypes \pm E.S. ($n = 4$). Symboles et couleurs : gris clair et symboles vides, irrigué (I+) ; gris foncé et symboles pleins, non irrigué (I-) ; cercles et traits pointillés, non fertilisé (F-) ; triangles et traits pleins, fertilisé (F+).

Quelle que soit la modalité de disponibilité en nutriments (F+ ou F-), la sécheresse augmentait la résistance à la cavitation (Fig. 4.2 et 4.3) ; l'amplitude minimale de réponse (-

0,10 MPa) a été observée pour le génotype Dellinois dans la modalité F+ alors que l'amplitude maximale de réponse (-0,45 MPa) a été observée pour le génotype Skado dans la modalité F- (Fig. 4.3). L'effet de l'amendement sur la vulnérabilité à la cavitation était moins clair que l'effet de la disponibilité en eau et variait à la fois en fonction du génotype et de la disponibilité en eau (Fig. 4.3). Des différences significatives ont ainsi été observées uniquement chez Dellinois et Koster pour la modalité I- ; dans chacun des cas, les arbres fertilisés étaient plus résistants (Fig. 4.3).

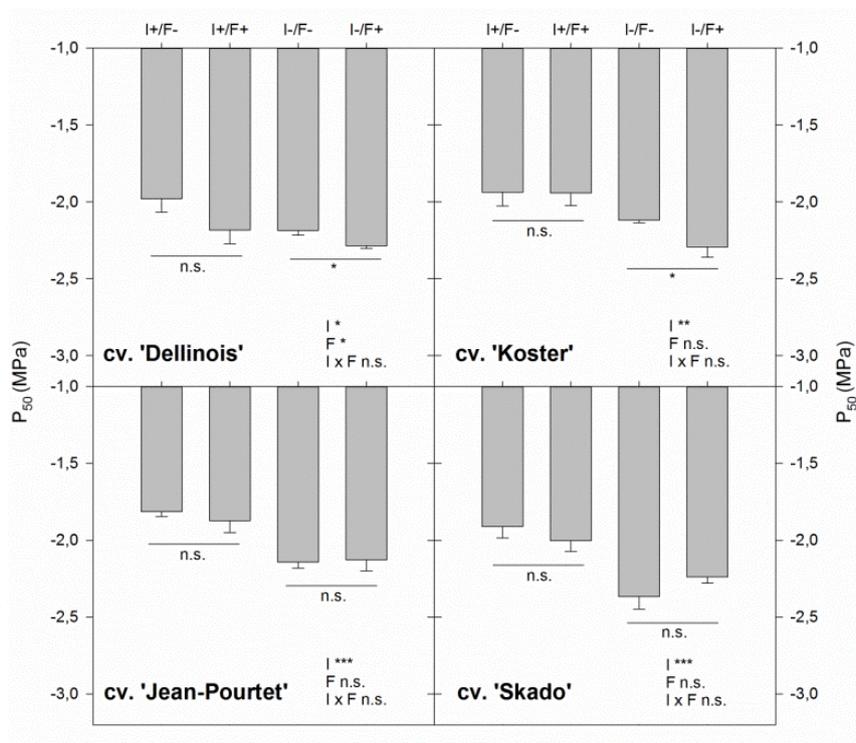


Figure 4.3. Vulnérabilité à la cavitation (P_{50} , MPa). Les valeurs correspondent aux moyennes intra-modalités par génotypes \pm E.S. ($n = 4$). Les valeurs de P_{50} ont été obtenues à partir des courbes de vulnérabilité ajustées au modèle de Pammenter et van der Willigen (1998) (voir le texte pour plus d'informations). Les effets de la disponibilité en eau (I, deux modalités I+ et I-), de la disponibilité en nutriments (F, deux modalités F+ et F-) et de leur interaction (I \times F) ont été analysés par analyse de variance à deux facteurs et leur significativité est indiquée en bas à droite des graphiques. L'effet de la disponibilité en nutriments au sein de chaque modalité de disponibilité en eau a également été testé par analyse de variance à un facteur (lignes horizontales). La significativité des analyses est indiquée comme suit : n.s., non significatif ; $P < 0,05$ '*'; $P < 0,01$ '**' et $P < 0,001$ '***'.

4.3.3. Embolie native

Les mesures d'embolie native (Fig. 4.4) effectuées en fin de saison de végétation au moment de l'échantillonnage pour la vulnérabilité à la cavitation n'ont pas dépassé 15%, valeur maximale enregistrée pour le génotype Koster dans le traitement I+/F+ (Fig. 4.4). Aucune différence significative entre génotypes n'a pu être enregistrée au sein de chaque traitement, à l'exception une nouvelle fois du traitement I+/F+ en raison de la valeur plus élevée observée chez Koster ($P=0,040$; Fig. 4.4). Aucun effet significatif de la disponibilité en eau ni de l'augmentation de la disponibilité en nutriments n'a pu être observé sur l'embolie native ($P<0,07$, Fig. 4.4).

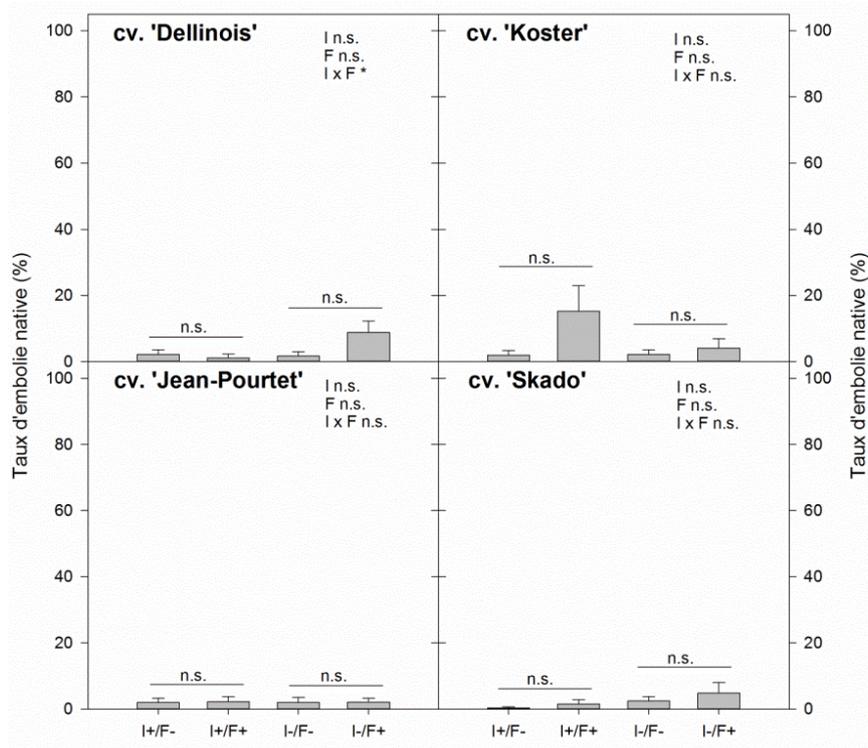


Figure 4.4. Taux d'embolie native mesurée en 2017. Les valeurs correspondent aux moyennes intra-modalités par génotypes \pm E.S. ($n = 4$). Les effets de la disponibilité en eau (I, deux modalités I+ et I-), de la disponibilité en nutriments (F, deux modalités F+ et F-) et de leur interaction ($I \times F$) ont été analysés par analyse de variance à deux facteurs et leur significativité est indiquée en haut à droite des graphiques. L'effet de la disponibilité en nutriments au sein de chaque modalité de disponibilité en eau a également été testé par analyse de variance à un facteur (lignes horizontales). La significativité des analyses est indiquée comme suit : ns, non significatif ; $P<0,05$ '*'; $P<0,01$ '**' et $P<0,001$ '***'.

4.3.4. Marges de sécurité hydraulique

Les marges de sécurité hydraulique (MS_{50}) présentées correspondent aux marges minimales enregistrées au cours de la saison, c'est-à-dire calculées à partir des valeurs minimales de $\Psi_{x-\min}$ (cf. **partie 4.3.1**). Toutes les MS_{50} étaient positives et étaient en moyenne situées aux alentours de 1 MPa (Fig. 4.5). Quel que soit le traitement, le génotype Skado présentait les marges de sécurité les plus élevées (1,29 MPa en moyenne) alors que le génotype Jean Pourtet présentait les marges les plus faibles (0,84 MPa en moyenne) (Fig. 4.5). Aucun effet significatif des traitements n'a été constaté sur les MS_{50} à l'exception du génotype Dellinois pour lequel les MS_{50} étaient plus faibles en condition I- (Fig. 4.5).

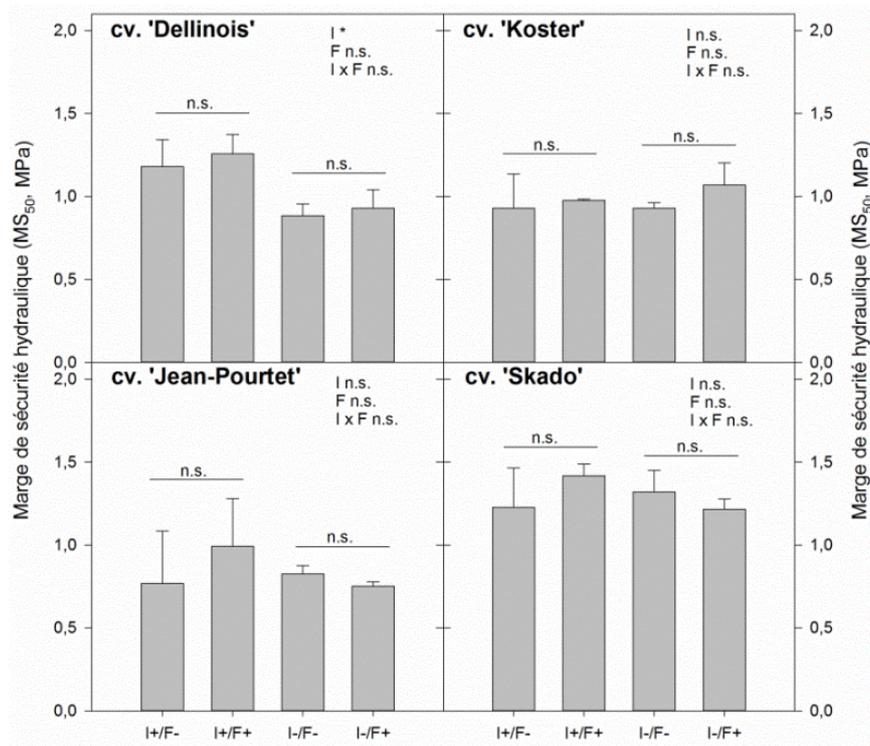


Figure 4.5. Marges de sécurité hydraulique (MS_{50} , MPa) minimales mesurées en 2017. Les valeurs correspondent aux moyennes intra-modalités par génotypes \pm E.S. ($n = 4$). Les valeurs ont été calculées à partir des $\Psi_{x-\min}$ les plus faibles enregistrés pour chaque génotype et chaque traitement durant la saison estivale 2017 (voir texte pour plus d'informations). Les effets de la disponibilité en eau (I, deux modalités I+ et I-), de la disponibilité en nutriments (F, deux modalités F+ et F-) et de leur interaction ($I \times F$) ont été analysés par analyse de variance à deux facteurs et leur significativité est indiquée en haut à droite des graphiques. L'effet de la disponibilité en nutriments au sein de chaque modalité de disponibilité en eau a également été testé par analyse de variance à un facteur (lignes horizontales). La significativité des analyses est indiquée comme suit : ns, non significatif ; $P < 0,05$ '*'; $P < 0,01$ '**' et $P < 0,001$ '***'.

Au sein de chaque traitement, les MS_{50} étaient positivement et significativement corrélées à $\Psi_{x\text{-min}}$ (Fig. 4.6), indiquant que le potentiel hydrique du xylème diminue, quand les marges de sécurité hydraulique sont étroites. Les MS_{50} étaient en revanche moins bien corrélées aux P_{50} , voir non corrélées (I-/F- ; Fig. 4.7), indiquant que la variabilité observée pour les MS_{50} était en grande partie due à la variabilité pour $\Psi_{x\text{-min}}$.

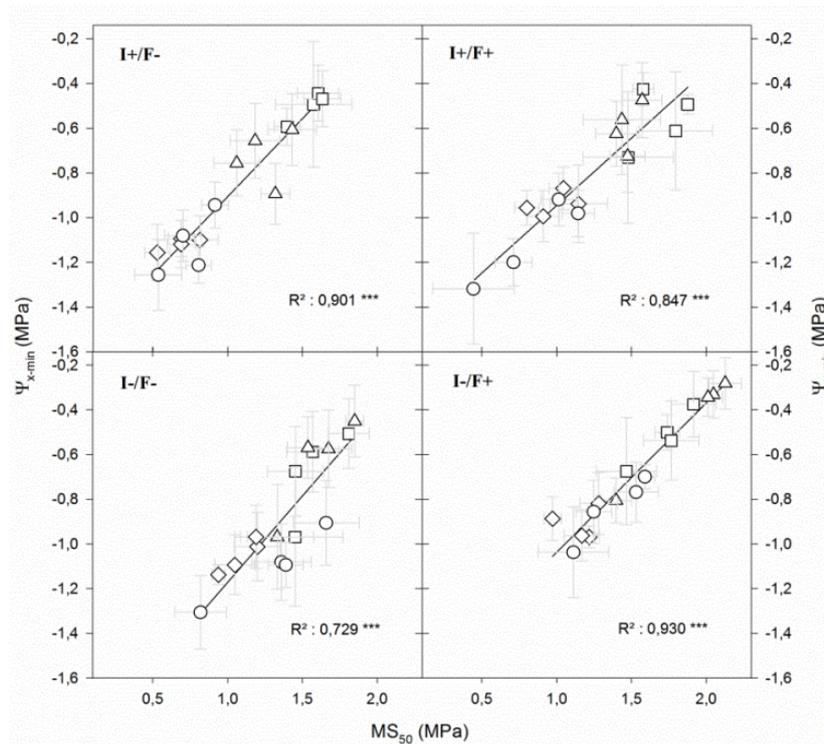


Figure 4.6. Relation entre le potentiel hydrique minimum du xylème ($\Psi_{x\text{-min}}$, MPa) et les marges de sécurité hydraulique (MS_{50} , MPa). Les valeurs correspondent aux moyennes génotypiques par modalité \pm E.S. ($n = 4$). Symboles : Dellinois \square , Kostet \triangle , Jean Pourtet \diamond , Skado \circ . La significativité des régressions linéaires est indiquée comme suit : $P < 0,001$ ‘***’.

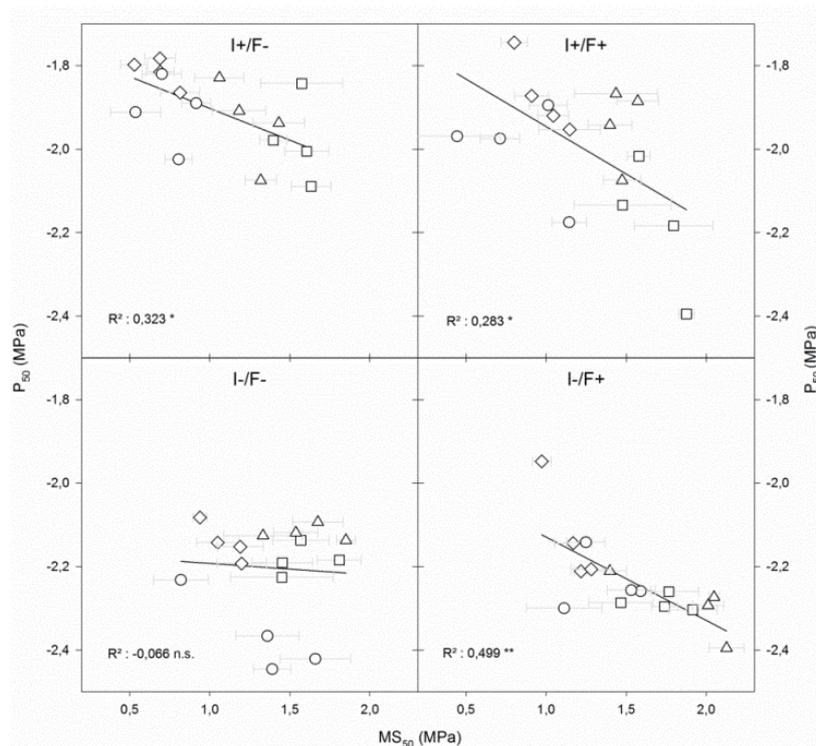


Figure 4.7. Relation entre le potentiel hydrique induisant 50% de PLC (P_{50} , MPa) et les marges de sécurité hydraulique (MS_{50} , MPa). Les valeurs correspondent aux moyennes génotypiques par modalité \pm E.S. ($n = 4$). Symboles : Dellinois \square , Koster \triangle , Jean Pourtet \diamond , Skado \circ . La significativité des régressions linéaires est indiquée comme suit : non significatif 'n.s.' ; $P < 0,05$ '*' et $P < 0,01$ '**'.

4.3.5. Relations avec la croissance

Aucune relation significative n'a pu être observée entre les variables relatives à la croissance (IV_t , H et RGR) et la résistance à la cavitation entre traitements au sein de chaque génotype (données non présentées). En travaillant sur les moyennes de l'ensemble des génotypes et des traitements, aucune corrélation significative entre les P_{50} ou les MS_{50} et la hauteur des arbres ou l'indice volumique de tige n'a pu être observée (Fig. 4.8). Cependant, une relation positive et significative a été détectée entre P_{50} et le RGR pour l'année 2017 (Fig. 4.8). En d'autres termes, les génotypes intrinsèquement plus résistants à la cavitation sont également ceux qui montrent le taux de croissance relatif le plus faible.

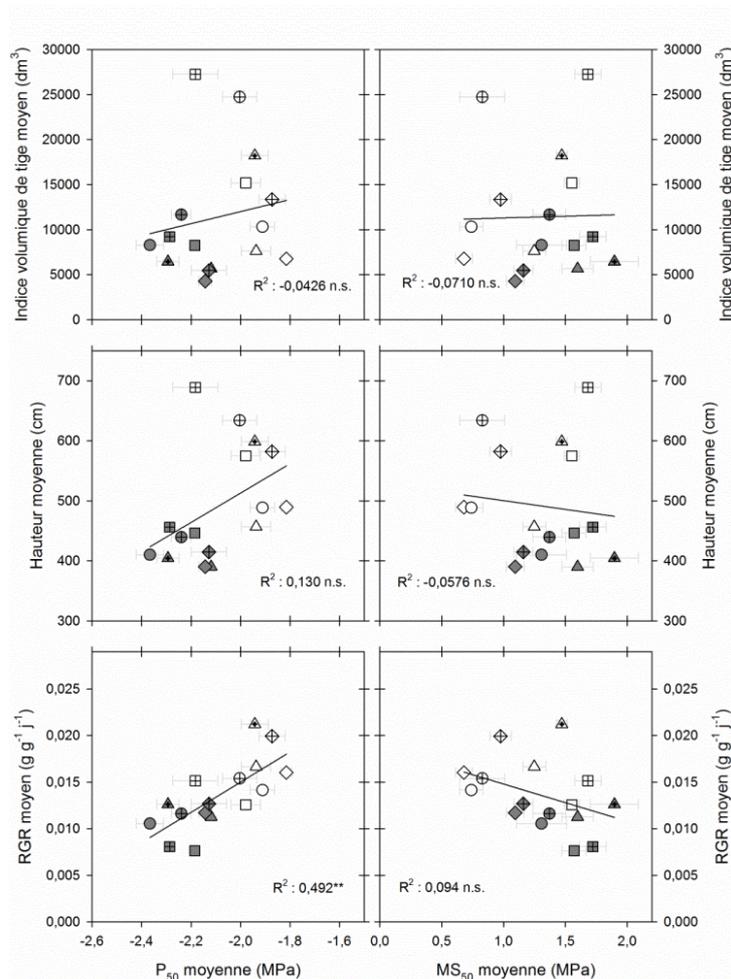


Figure 4.8. Relation entre le potentiel hydrique entraînant 50% d’embolie (P_{50} , MPa), les marges de sécurité hydrauliques (MS_{50} , MPa) et plusieurs indicateurs de croissance : indice volumique de la tige (IV_t , dm^3), hauteur de la tige à l’issue des deux années de croissance (H , cm) et taux de croissance relatif de l’année 2017 (RGR , $g\ g^{-1}\ j^{-1}$). Les points correspondent aux moyennes génotypiques par modalité (\pm ES, $n = 4$). Symboles : Dellinois \square , Koster \triangle , Jean Pourtet \diamond , Skado \circ . Blanc, irrigué (I+); Noir, non irrigué (I-); Vide, non fertilisé (F-) et Croix, fertilisé (F+). La significativité des régressions linéaires est indiquée comme suit : ns, non significatif ‘n.s.’ et $P < 0,01$ ‘**’.

4.4. Discussion

4.4.1. Variations entre génotypes en condition optimale de disponibilité en eau

(I+/F-)

En condition contrôle (irrigué non fertilisé, I+/F-), les génotypes différaient significativement pour leur vulnérabilité à la cavitation et la gamme de valeurs observée était en accord avec les

données déjà publiées sur peupliers confirmant la relative vulnérabilité des peupliers à l'embolie et à la sécheresse (Fichot *et al.*, 2015). Le génotype Jean Pourtet était le moins résistant à la cavitation ($P_{50} = -1,82 \pm 0,03$) bien que les valeurs de P_{50} trouvées étaient comprises dans la gamme de variabilité observée chez *Populus nigra* (entre -1,45 et -2,31 MPa, Guet *et al.*, 2015b ; De Baerdemaeker *et al.*, 2017). La valeur observée pour Koster ($P_{50} = -1,94 \pm 0,09$) était cohérente avec ce qui a été trouvé précédemment chez les hybrides *P. deltoides* × *P. nigra* (entre -1,50 MPa et -2,41 MPa, Cochard *et al.*, 1996 ; Fichot *et al.*, 2010) alors que le génotype Dellinois ($P_{50} = -1,98 \pm 0,09$) montrait une résistance à la cavitation supérieure à ce qui a déjà été rapporté chez *P. deltoides* (Cochard *et al.*, 1992 ; Tyree *et al.*, 1992). Le génotype Skado était quant à lui le plus résistant ($P_{50} = -1,99 \pm 0,07$ MPa), ce qui reste toutefois inférieur aux valeurs trouvées chez d'autres hybrides interspécifiques déjà étudiés (Awad *et al.*, 2010 ; Hacke *et al.*, 2010).

Les MS_{50} différaient aussi entre génotypes, une différence de 0,28 MPa étant observée entre les deux génotypes extrêmes Skado ($MS_{50} = 1,42 \pm 0,08$) et Jean Pourtet ($MS_{50} = 1,14 \pm 0,12$). La gamme de variabilité des MS_{50} était globalement plus faible que ce qui a déjà pu être trouvée chez des peupliers de différentes provenances en plantation (env. 0,9 MPa, Hajeck *et al.*, 2014) et bien plus faible que la variabilité interspécifique déjà observée (env. 14 MPa, Choat *et al.*, 2012). Selon Choat *et al.* (2012), une MS_{50} inférieure à 1 MPa est considérée comme une marge de sécurité étroite. Deux des quatre génotypes de notre étude présentent donc des MS_{50} étroites, mettant en avant leur fort risque de défaillance hydraulique lors d'aléas climatiques. Les valeurs de MS_{50} sont toutefois restées supérieures à zéro pour tous les génotypes, indiquant que les arbres ne semblent pas avoir eu à souffrir d'embolie.

4.4.2. Effets des traitements sur la vulnérabilité à la cavitation et les marges de sécurité

4.4.2.1. Effet de la sécheresse

La diminution de disponibilité en eau générée par l'arrêt d'irrigation en 2017 a conduit à une sécheresse pouvant être considérée comme modérée. En effet, bien que la croissance ait été impactée par la sécheresse (diminution de 45 % de la biomasse en moyenne, *cf.* Chapitre 1) aucun arrêt de croissance n'a pu être observé au cours de la saison de végétation (*cf.* Chapitre 1). Par ailleurs, les valeurs de Ψ_{base} et $\Psi_{\text{x-min}}$ ne sont pas descendues en dessous de -0,5 MPa et -1,4 MPa, respectivement, comme cela a déjà été observé dans une étude similaire sur peuplier en pépinière (Fichot *et al.*, 2010). La diminution de disponibilité en eau a systématiquement entraîné une augmentation de la résistance à la cavitation (diminution de P_{50} de l'ordre de 0,22 MPa en moyenne). De tels résultats ont déjà été observés chez de nombreuses espèces forestières (Tomasella *et al.*, 2017 ; Ladjal *et al.*, 2005 ; Beikircher & Mayr 2009) et chez le peuplier (Awad *et al.*, 2010 ; Fichot *et al.*, 2010 ; Plavcová & Hacke, 2012 ; Hajek *et al.*, 2014). De plus, l'amplitude de réponse était génotype-dépendante comme cela a déjà été observé dans la littérature (Fichot *et al.*, 2015), mais sans que cela ne soit lié de façon évidente au niveau de résistance intrinsèque en condition contrôle. Les génotypes Dellinois et Koster présentait une réponse plus faible (-0,15 MPa) par rapport aux génotypes Jean Pourtet et Skado (-0,32 et -0,49 MPa, respectivement). Les très faibles valeurs d'embolie native et l'absence d'effet traitement indiquent par ailleurs que les variations de P_{50} observées en réponse à la sécheresse dans notre étude étaient bien dues à de la plasticité phénotypique et non à un biais de mesure. L'embolie estivale étant associée au mécanisme du germe d'air (Tyree & Sperry, 1989), la plasticité de la résistance à la cavitation en réponse à l'environnement est généralement attribuée à des modifications de l'ultrastructure des ponctuations aux jonctions vaisseaux-vaisseaux (Plavcová *et al.*, 2011 ; Dusotoit-Coucaud *et*

al., 2014 ; Li *et al.*, 2016 ; Allario *et al.*, 2018). La diminution de résistance à la cavitation en réponse à l'ombrage a, par exemple, été directement attribuée à une augmentation de la porosité de la paroi primaire des ponctuations (Plavcová *et al.*, 2011). Cependant, à notre connaissance, aucune étude n'a pour l'instant démontré que l'acclimatation de la résistance à la cavitation en réponse à la sécheresse était bien due à des modifications ultrastructurales des ponctuations. D'autres corrélations développementales pourraient également expliquer de façon indirecte l'augmentation de résistance à la cavitation en réponse à la sécheresse. La sécheresse conduit généralement à la production de vaisseaux conducteurs plus petits (Fichot *et al.*, 2009, 2010). Or des vaisseaux de plus petite taille possèdent une surface absolue de ponctuation plus faible, donc un risque également plus faible de présenter un pore anormalement grand au sein des ponctuations (fréquence de présence très rare, hypothèse du 'rare pit' ; Wheeler *et al.*, 2005). Des études ultrastructurales sur nos échantillons permettraient de valider ou non ces hypothèses.

Bien que la résistance à la cavitation ait été augmentée en réponse à la sécheresse, les marges de sécurité hydraulique n'étaient que peu affectées à l'exception du génotype Dellinois pour lequel une diminution a été observée. La relative stabilité des MS₅₀ chez les autres génotypes résulte d'une diminution du potentiel hydrique foliaire de base lorsque la valeur de P₅₀ diminue (i.e. P₅₀ plus négative, arbres plus résistant à la cavitation). En d'autres termes, l'augmentation de la résistance à la cavitation en condition non-irriguée chez ces génotypes leur a permis de fonctionner à des valeurs de Ψ_{x-min} plus faibles. Cette acclimatation pourrait permettre aux arbres de maintenir un faible risque de dysfonctionnement hydraulique.

4.4.2.2. Effets de l'augmentation de la disponibilité en nutriments en conditions hydriques non limitantes

L'augmentation de la disponibilité en nutriments n'a eu aucun effet significatif sur la vulnérabilité à la cavitation en conditions hydriques non limitantes. Les effets de l'augmentation de la disponibilité en nutriments sur la vulnérabilité à la cavitation sont très variables dans la littérature et dépendent clairement du type de minéraux. La fertilisation azotée seule est connue pour diminuer la résistance et est associée à des modifications structurales du xylème chez le peuplier (Harvey & van den Driessche, 1997, 1999 ; Hacke *et al.*, 2010 ; Plavcová & Hacke, 2012 ; Plavcová *et al.*, 2013a). Au contraire, l'apport de phosphore tend à augmenter la résistance malgré des concentrations élevées en azote (Harvey & van den Driessche, 1997) alors que l'apport en potassium n'a pas d'effet (Harvey & van den Driessche, 1997). Une autre étude a rapporté une augmentation de la résistance à la cavitation chez six espèces tropicales exposées à une fertilisation N+P (Villagra *et al.*, 2013). La fertilisation utilisée dans notre étude étant de type NPK (21-6-8 à diffusion lente), l'absence d'effet pourrait en partie être expliquée par l'effet compensatoire de l'apport en phosphore vis-à-vis de l'apport en azote.

Les Ψ_{x-min} , et par conséquent les MS_{50} , n'ont pas non plus été affectés par l'augmentation de la disponibilité en nutriments de façon significative bien que les arbres fertilisés présentaient une biomasse plus élevée et une surface foliaire plus importante (*cf.* chapitre 1). Une surface foliaire plus importante peut conduire à une demande évaporative plus importante et un potentiel hydrique foliaire plus faible (Battie-Laclau *et al.*, 2014a). Cependant, certaines études ont montré que l'augmentation de la disponibilité en nutriments pouvait aussi diminuer la conductance stomatique (Ward *et al.*, 2015), ce qui permettrait de limiter les pertes en eau et ainsi tamponner la diminution de Ψ_{x-min} . Cette hypothèse a été

explorée dans le cadre de nos travaux, les résultats étaient très variables et dépendants du génotype, ils sont présentés par la suite (*cf.* **Chapitre 3**)

4.4.2.3. Effet de l'augmentation de la disponibilité en nutriments en conditions hydriques limitantes

Les effets de l'augmentation de la disponibilité en nutriments en conditions hydriques limitantes étaient légèrement différents de ceux observés en conditions non limitantes pour la P₅₀. Une augmentation de la résistance à la cavitation a ainsi été observée chez deux génotypes parmi les quatre étudiés, le pur *P. deltoides* Dellinois (-0.10 MPa) et l'hybride *P. deltoides* × *P. nigra* Koster (-0.18 MPa). Ces résultats suggèrent donc que les effets de l'augmentation de la disponibilité en nutriments sur la vulnérabilité à la cavitation dépendent non seulement du type de fertilisation, mais aussi du contexte de disponibilité en eau et du fond génétique. La raison pour laquelle certains génotypes répondent de façon positive, et d'autres non, reste à ce stade spéculative, mais il est probable que cela soit lié à des sensibilités différentes des métabolismes carboné et azoté entre les génotypes. La mise en place d'un xylème plus résistant représente un coût élevé dans l'allocation du carbone pour les arbres, surtout dans un contexte de sécheresse (Hacke *et al.*, 2001 ; Hölttä *et al.*, 2011). D'un point de vue appliqué, un statut nutritif amélioré *via* une disponibilité en nutriments plus importante pourrait compenser en partie ce coût, au moins chez ces deux génotypes, et conduire à une plasticité phénotypique plus importante et une plus forte résistance à la cavitation (P₅₀ plus négative).

4.4.3. Vulnérabilité à la cavitation, marges de sécurité hydraulique et croissance

Compte tenu du faible nombre de génotypes dans le dispositif expérimental (quatre), l'évaluation des liens entre résistance à la cavitation et croissance reste limitée. Afin de

maximiser la gamme de variations, nous avons fait le choix d'évaluer ces relations à l'échelle du génotype en combinant les quatre traitements et en utilisant des indicateurs de croissance intégrant des plages temporelles distinctes (hauteur finale à l'issue des deux saisons de végétation, indice volumique de tige en seconde saison, RGR durant la période de croissance active de la seconde saison). De façon intéressante, les seules relations significatives avec la P_{50} et la SM_{50} ont été obtenues avec le RGR, la variable de croissance intégrant le plus précisément la dynamique de croissance l'année des mesures, les arbres les plus résistants et présentant les marges de sécurité les plus importantes étant également les arbres présentant les taux de croissance les plus faibles. *A priori*, ces résultats vont dans le sens d'un compromis entre résistance à la cavitation et performance déjà observé chez les conifères (Ducrey *et al.*, 2008), les saules (Wikberg & Ögren, 2004) et même les peupliers (Cochard *et al.*, 2007 ; Awad *et al.*, 2010). Ce compromis serait lié au coût associé à l'élaboration d'un xylème plus résistant à la cavitation, potentiellement *via* une densité du bois plus importante donc un investissement plus important dans la construction de la paroi, ce qui dévierait une partie du carbone disponible pour la croissance (Hacke *et al.*, 2001). Cependant, d'autres études ont également rapporté l'absence de relation significative au sein d'une population de 33 génotypes de peuplier noir (*Populus nigra* ; Guet *et al.*, 2015b) voire des relations inverses inattendues chez des hybrides de peupliers (Fichot *et al.*, 2010 ; Arango-Velez *et al.*, 2011). Dans le cas de Fichot *et al.* (2010), il est à noter que les travaux avaient été réalisés sur des hybrides tous de fonds génétiques comparables bien que non apparentés (*P. deltoides* × *P. nigra*) et que les relations entre caractères avaient été évaluées par traitement. Cela souligne l'importance de l'homogénéité du fond génétique et des conditions expérimentales pour l'évaluation des relations fonctionnelles. L'utilisation de génotypes appartenant à des espèces ou des fonds génétiques très différents, dans des conditions expérimentales différentes, permet d'augmenter la gamme de variation disponible pour les caractères étudiés mais complexifie le

message physiologique. L'évaluation des liens entre vulnérabilité à la cavitation et croissance ainsi que l'influence des facteurs disponibilité en eau × disponibilité en nutriments sur ces relations pourraient être réalisées dans le futur sur un plus large spectre de génotypes appartenant à un même fond génétique.

4.5. Conclusions et transition

Les résultats de ce chapitre confirment la grande vulnérabilité à la cavitation du peuplier avec des P_{50} moyennes aux alentours de -2 MPa, mais mettent également en avant la variation génotypique et la plasticité phénotypique pour ce trait chez quatre génotypes de peupliers représentatifs de quatre fonds génétiques distincts. Les résultats montrent notamment que :

- (i) La sécheresse modérée conduit à une augmentation de la résistance à la cavitation. L'absence d'effet sécheresse sur l'embolie native démontre que les réponses observées ne sont pas un biais de mesure mais qu'elles traduisent une acclimatation du système vasculaire probablement au niveau de l'ultrastructure des ponctuations entre vaisseaux du xylème.
- (ii) Les effets de la disponibilité en nutriments sur la résistance à la cavitation dépendent à la fois du contexte hydrique et du génotype. Les effets significatifs ont systématiquement été observés en condition de sécheresse modérée, une plus forte disponibilité en nutriments tendant à augmenter la résistance à la cavitation.
- (iii) Tous traitements confondus, les arbres les plus résistants et présentant les marges de sécurité hydrauliques les plus importantes étaient aussi les moins productifs.

Des études anatomiques pourraient être envisagées afin d'identifier les bases ultrastructurales de l'acclimatation qui ne sont pas encore validées pour la réponse à la sécheresse. D'autres expériences sur un plus grand nombre de génotypes appartenant au(x)

même(s) fond(s) génétique(s) dans chacun des traitements permettrait également de mieux évaluer dans le futur les relations fonctionnelles entre vulnérabilité à la cavitation et croissance ainsi que l'influence des facteurs extérieurs sur ces relations.

Les deux premiers chapitres se sont focalisés sur les aspects de tolérance à la sécheresse, qu'elle soit abordée directement *via* l'analyse des performances de croissance ou indirectement *via* l'analyse de la résistance intrinsèque à la cavitation. L'efficacité d'utilisation de l'eau, qui correspond à l'optimisation des gains en carbone vis-à-vis des pertes en eau, représente cependant un autre aspect important du fonctionnement physiologique de l'arbre dans des contextes environnementaux changeants. Bien que le lien entre efficacité d'utilisation de l'eau et tolérance à la sécheresse chez le peuplier soit complexe, elle peut en partie y contribuer (Monclus *et al.*, 2006). Dans le chapitre suivant, nous nous sommes donc demandé dans quelle mesure l'augmentation des performances de croissance des arbres fertilisés en condition de sécheresse modérée pouvait être liée à une augmentation de leur efficacité d'utilisation de l'eau. Afin de répondre à cette question, nous avons quantifié l'efficacité d'utilisation de l'eau à différentes échelles de temps et d'espace *via* l'analyse de la composition isotopique en ^{13}C ($\delta^{13}\text{C}$) des feuilles, de la sève élaborée et du bois. Les mesures ont été réalisées sur les mêmes génotypes et le même dispositif de pépinière que celui présenté dans les chapitres 1 et 2.

5

CHAPITRE 3 : EFFETS CROISÉS DE LA DISPONIBILITÉ EN EAU ET DE LA DISPONIBILITÉ EN NUTRIMENTS SUR L'EFFICIENCE D'UTILISATION DE L'EAU ET SES RELATIONS AVEC LA CROISSANCE

5.1. Introduction

Chez les plantes, l'efficacité d'utilisation de l'eau (en anglais 'water-use efficiency', WUE) représente de façon générale le coût en eau associé à la fixation de carbone (Ehleringer, 1993). À l'échelle de la plante entière, pour des espèces végétales récoltées pour leur biomasse, WUE peut être définie comme le rapport entre la biomasse produite et les pertes en eau associées à la transpiration pendant le même laps de temps (efficacité de transpiration, TE ; Richards *et al.*, 2002). Cependant, la mesure de TE est généralement lourde d'un point de vue technique, et complexe en particulier en conditions extérieures. D'autres méthodes alternatives permettent néanmoins d'estimer WUE, de façon directe ou rétrospective, sur des pas de temps d'intégration variables allant de l'instantané à la semaine, le mois, la saison, voire l'année.

À l'échelle foliaire, WUE peut être évaluée de façon directe et instantanée par des mesures d'échanges de gaz foliaires. L'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau (WUE_i) est ainsi définie comme le rapport entre l'assimilation nette de CO_2 (A) et la conductance stomatique à la vapeur d'eau (g_s) (Condon *et al.*, 2002). Les mesures de WUE_i étant chronophages, WUE_i peut également être estimée de façon indirecte, rétrospective et intégrée en mesurant la composition isotopique en ^{13}C ($\delta^{13}C$) de la matière organique de la feuille (Farquhar *et al.*, 1982), $\delta^{13}C_{\text{Feuille}}$ intégrant globalement le temps de vie de la feuille soit plusieurs semaines. Il existe en effet deux isotopes stable du carbone le ^{12}C et le ^{13}C , l'isotope le plus abondant dans le CO_2 atmosphérique est le ^{12}C ($\approx 99\%$). Le ^{12}C diffuse plus facilement depuis l'atmosphère vers les sites enzymatiques de la RuBisCO et il y est préférentiellement fixé en raison d'un encombrement stérique moins important que le ^{13}C . Par conséquent, la matière organique des feuilles présente un appauvrissement en ^{13}C . La composition isotopique des échantillons est exprimée par rapport à un standard, le Vienna Pee Dee Bélemnite (un fossile calcaire du crétacé) selon la formule :

$$\delta_{\text{échantillon}} (\text{‰}) = [(R_{\text{échantillon}} - R_{\text{standard}}) / R_{\text{standard}}] \times 1000$$

Où $R_{\text{échantillon}}$ et R_{standard} représentent le ratio $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ de l'échantillon et du standard, respectivement (Craig, 1957). Les mesures de δ sont effectuées à l'aide d'un spectromètre de masse en analysant les ratios de $^{13}\text{CO}_2/^{12}\text{CO}_2$ produit par combustion des échantillons. La matière organique contenant moins de ^{13}C que le standard, les valeurs de δ sont négatives. Certaines études utilisent plutôt la discrimination isotopique vis-à-vis du ^{13}C (ou $\Delta^{13}\text{C}$) comme estimateur indirecte de WUE_i . Elle est calculée de la façon suivante :

$$\Delta (\text{‰}) = (\delta_{\text{air}} - \delta_{\text{échantillon}}) / [1 + (\delta_{\text{échantillon}} / 1000)]. \text{ Où } \delta_{\text{air}} = -8\text{‰}.$$

La relation linéaire et positive entre WUE_i et $\delta^{13}\text{C}_{\text{Feuille}}$ (et négative entre WUE_i et $\Delta^{13}\text{C}$) prédite par le modèle de Farquhar (Farquhar *et al.*, 1980, 1989) a été confirmée expérimentalement chez un grand nombre d'espèces ligneuses (par ex. chez le caféier, Meinzer *et al.*, 1990 ; chez le mélèze, Zhang *et al.*, 1994 ; chez le châtaignier, Lauteri *et al.*, 1997 ; et chez le chêne, Ponton *et al.*, 2002), dont le peuplier (Ripullone *et al.*, 2004 ; Monclus *et al.*, 2006 ; Fichot *et al.*, 2011 ; Rasheed *et al.*, 2012).

La composition isotopique en ^{13}C ($\delta^{13}\text{C}$) peut également être mesurée à partir d'autres supports biologiques que la matière organique de la feuille, comme par exemple les sucres simples ou l'amidon produits de façon journalière dans la feuille suite à la photosynthèse (Hobbie & Werner, 2004 ; Brandes *et al.*, 2006 ; Gessler *et al.*, 2007b ; Rasheed *et al.*, 2015), les composés carbonés transférés dans la sève élaborée (Pate & Arthur, 1998 ; Cernusak *et al.*, 2003 ; Damesin & Lelarge, 2003 ; Gessler *et al.*, 2004, 2007a), ou encore le bois et ses composants comme la cellulose (Leavitt & Long, 1982 ; Brandes *et al.*, 2007 ; Verlinden *et al.*, 2015b). Le signal isotopique obtenu à partir des sucres intègre généralement un pas de temps court de l'ordre de la journée pour les sucres simples à la semaine pour l'amidon (Cernusak *et al.*, 2003 ; Bögelein *et al.*, 2012). Le signal isotopique obtenu à partir de la sève élaborée intègre également un pas de temps de l'ordre de la semaine mais permet d'intégrer le

fonctionnement de l'ensemble du houppier, pas seulement de la feuille (Pate & Arthur, 1998 ; Keitel *et al.*, 2003 ; Gessler *et al.*, 2009 ; Merchant *et al.*, 2012 ; Bögelein *et al.*, 2019). Enfin, le signal isotopique obtenu à partir du bois permet potentiellement d'intégrer un pas de temps allant de la semaine à l'année, en fonction de la portion de bois étudié, et le fonctionnement de la plante entière (Saurer *et al.*, 1997 ; Leavitt, 2002 ; Helle & Schleser, 2004 ; Verlinden *et al.*, 2015b).

De nombreuses études ont évalué la variabilité génétique existante chez les arbres pour WUE_i essentiellement au travers de $\delta^{13}C$ mesuré dans les feuilles, le bois et les racines (Marron *et al.*, 2005 ; Monclus *et al.*, 2005a, 2006 ; Cernusak *et al.*, 2007b, 2011 ; Rasheed *et al.*, 2012). Une revue des années 70 basée sur des données obtenues à partir de 104 espèces appartenant à 60 familles a montré des variations interspécifiques pour les $\Delta^{13}C$ foliaires de l'ordre de 5,4‰ chez les gymnospermes, 8,1‰ chez les monocotylédones et 11,1‰ chez les dicotylédones (Smith & Epsen, 1971). Cette importante variabilité reflète la grande diversité d'activité physiologique entre les espèces ainsi que les conditions environnementales de leur milieu de vie. La discrimination isotopique peut alors être utilisée comme marqueur de comparaison de WUE_i entre espèces. À une autre échelle, la variabilité intra-spécifique existante pour les valeurs de $\delta^{13}C$ est assez logiquement plus faible que la variabilité interspécifique déjà observée. Chez le peuplier, les variations observées entre génotypes pour les $\delta^{13}C$ foliaires allait de 2,7‰ parmi une trentaine de clones de jeunes peupliers en plantation (Monclus *et al.*, 2006) à 6,2‰ parmi une trentaine de clones de jeunes peupliers en serre (Marron *et al.*, 2005). Cette variabilité pour WUE_i est contrôlée par des bases physiologiques différentes selon les fonds génétiques, une prévalence de A sur cette variabilité a été trouvée chez *P.deltoides* × *P.trichocarpa* (Monclus *et al.*, 2009), alors que chez des hybrides *P. deltoides* × *P.nigra* la variabilité de WUE_i est essentiellement contrôlée

par g_s (Monclus *et al.*, 2006). De ce fait, les facteurs environnementaux susceptibles de moduler g_s et/ou A peuvent également moduler WUE_i .

Les effets de l'environnement sur WUE_i ont été largement étudiés, notamment la disponibilité en eau et la disponibilité en éléments minéraux. La sécheresse conduit à une augmentation de $\delta^{13}C/WUE_i$ liée à la fermeture stomatique (Monclus *et al.*, 2006 ; DesRochers *et al.*, 2007 ; Xu *et al.*, 2008 ; Chamaillard *et al.*, 2011). Les effets de la disponibilité en nutriments sur WUE sont plus variables. Les arbres poussant sur des sites plus riches présentent généralement une plus forte efficacité, bien qu'il soit souvent difficile de séparer les effets de la disponibilité en éléments minéraux de ceux de la disponibilité en eau (contexte pédoclimatique) ou les effets individuels des principaux éléments minéraux (voir par ex. Toillon *et al.*, 2013a ; Verlinden *et al.*, 2015b). L'ajout d'azote augmente généralement WUE_i bien que la réponse puisse être espèce- ou génotype-dépendante (Harvey & van den Driessche, 1999 ; Ripullone *et al.*, 2004 ; DesRochers *et al.*, 2006, 2007 ; Cernusak *et al.*, 2007b ; Garrish *et al.*, 2010). Cette augmentation est la plupart du temps expliquée par l'action favorable de l'azote sur les capacités photosynthétiques (Liu & Dickmann, 1996 ; Wang *et al.*, 1998 ; Harvey & van den Driessche, 1999 ; Verlinden *et al.*, 2015b) bien qu'elle puisse être due dans certains cas à une diminution de la conductance stomatique (DesRochers *et al.*, 2006). DesRochers *et al.* (2006) rapportent également une augmentation des valeurs de $\delta^{13}C$ en réponse au potassium mais pas au phosphore, suggérant un rôle du potassium sur l'augmentation de la concentration en calcium foliaire qui pourrait entraîner, en synergie avec l'acide abscissique, la fermeture stomatique (De Silva *et al.*, 1985). Ces résultats concordent avec ceux trouvés par Harvey et van den Driessche (1999) sur des peupliers en pot fertilisés au potassium, puis par Verlinden *et al.* (2015b) sur des peupliers en plantation se développant sur un site contenant plus de potassium qui démontraient une limitation de la transpiration avec l'augmentation de la disponibilité en K. Les effets combinés de la sécheresse et de

l'augmentation de la disponibilité en nutriments sur WUE restent cependant très variables. En effet, en plantation lors d'une interaction entre une sécheresse induite par une exclusion de pluie et une fertilisation N-P-K, l'amélioration de WUE n'a été significative que chez deux des quatre espèces étudiées (Dijkstra *et al.*, 2016). Les effets combinés d'une sécheresse (à 33% de la c.c.) et d'une fertilisation azotée n'ont pas affecté WUE chez la canne à sucre en pot (Dinh *et al.*, 2017), de la même manière, chez le hêtre en pot, WUE n'a pas été affectée par l'interaction entre une fertilisation azotée et une sécheresse (à 10% d'humidité volumique). A l'inverse chez des peupliers hybrides cultivés en pot, une fertilisation azotée couplée à une sécheresse sévère (arrêt d'irrigation) a amélioré WUE (Liu & Dickmann, 1996). C'est également ce qui a été observé chez des jeunes eucalyptus cultivés en pot qui ont été fertilisés au phosphore et soumis à une sécheresse (potentiel hydrique du sol à -0,8 MPa) alors que la fertilisation azotée n'avait pas démontré d'effet sur WUE (Graciano *et al.*, 2005). La réponse de WUE aux effets combinés de la sécheresse et de l'augmentation de la disponibilité en nutriments semble être espèce-dépendante mais également dépendante des éléments minéraux apportés par la fertilisation (Liu & Dickmann, 1996 ; Cernusak *et al.*, 2009 ; Dietze *et al.*, 2016 ; Dijkstra *et al.*, 2016).

L'étude des relations entre WUE, croissance et tolérance à la sécheresse présente un intérêt à la fois sur les plans fondamental et appliqué. Sur le plan fondamental, ces caractères complexes sont contrôlés par un grand nombre de déterminants morphologiques et physiologiques, entre autres les capacités photosynthétiques et l'assimilation nette de CO₂, la régulation stomatique, l'allocation en carbone entre compartiments, *etc...* La caractérisation des relations entre ces caractères peut permettre d'appréhender quels sont les déterminants les plus importants et dans quelles conditions environnementales (Verlinden *et al.*, 2015b). Sur le plan appliqué, la compréhension des relations WUE-croissance-tolérance est également importante dans une perspective d'amélioration génétique, l'absence de corrélation négative

entre caractères pouvant signifier la possibilité d'améliorer un caractère sans effet négatif sur les autres. Les travaux sur peupliers ont montré que la variation génétique pour WUE était principalement associée à la composante transpiration et régulation stomatique (DesRochers *et al.*, 2006 ; Monclus *et al.*, 2006 ; Fichot *et al.*, 2010, 2011 ; Rasheed *et al.*, 2015). WUE est loin d'être associée de façon systématique à la croissance, les relations étant environnement-dépendantes, mais aucune relation défavorable n'a jamais été rapportée (Ripullone *et al.*, 2004 ; Zhang *et al.*, 2004 ; Marron *et al.*, 2005 ; Monclus *et al.*, 2005b, 2006, 2009 ; Bonhomme *et al.*, 2008 ; Fichot *et al.*, 2010 ; Chamaillard *et al.*, 2011 ; Rasheed *et al.*, 2012 ; Toillon *et al.*, 2013a,b ; Guet *et al.*, 2015a) et ce quel que soit le pas de temps d'intégration des variables utilisées pour caractériser WUE ou la croissance (Verlinden *et al.*, 2015b). Enfin, WUE n'est pas une composante simple et directe de la tolérance à la sécheresse, qu'elle soit modérée ou sévère (Monclus *et al.*, 2006 ; Fichot *et al.*, 2010 ; Guet *et al.*, 2015b).

L'objectif général de ce chapitre était d'évaluer les effets interactifs de la disponibilité en eau et de la fertilité du sol sur WUE mesurée à différentes échelles de temps et d'espace et sur les liens avec la croissance. Les expériences ont été conduites en pépinière durant la seconde année de croissance, sur quatre génotypes de peupliers cultivés à une densité de plantation équivalente à celle utilisée en taillis à très courte rotation, selon un plan d'expérience factoriel à deux modalités de disponibilité en eau × deux modalités de disponibilité en nutriments (dispositif 1, *cf.* section Matériels et Méthodes général p. 38). Nos hypothèses étaient les suivantes : (i) La sécheresse et l'augmentation de la disponibilité en nutriments, notamment en azote, augmente WUE chez les peupliers ; (ii) les signaux $\delta^{13}\text{C}$ mesurés à différentes échelles (feuille, sève élaborée, bois de l'année) sont bien corrélés à WUE_i au travers des différents génotypes et des modalités ; et (iii) quelles que soient les modalités, il n'existe pas de relation antagoniste entre WUE, croissance et tolérance à la sécheresse.

5.2. Matériels et méthodes

5.2.1. Matériel végétal et plan d'expérience

Les expériences ont été réalisées en pépinière en 2017, c.à.d. au cours de la seconde année de croissance de la première rotation de la plantation, sur quatre géotypes de peupliers (*P.nigra* cv. Jean Pourtet ; *P.deltoides* cv. Dellinois ; *P.deltoides* × *P.nigra* cv. Koster et *P.tricocarpa* × *P.maximowiczii* cv. Skado). Les abréviations correspondant aux quatre combinaisons de disponibilité en eau et de disponibilité en nutriments utilisés dans la suite du chapitre sont les suivantes : I+/F-, irrigué non fertilisé ; I+/F+, irrigué fertilisé ; I-/F-, non irrigué non fertilisé ; I-/F+, non irrigué fertilisé. Pour rappel, l'arrêt d'irrigation n'a été initié que lors de la deuxième année de croissance ; le différentiel de disponibilité en nutriments a lui été apporté au cours des deux années. Les informations détaillées sur le choix du matériel végétal, sur le dispositif expérimental et sur la conduite culturale sont données dans la section Matériels et Méthodes général (page 38).

5.2.2. Échantillonnage, analyse élémentaire (N) et composition isotopique ($\delta^{13}\text{C}$) de la sève élaborée, des feuilles et du bois

Afin d'évaluer la dynamique saisonnière de WUE, des collectes de sève élaborée ont été effectuées à cinq dates durant la saison de végétation 2017 : 22 mai, 13 juin, 11 juillet, 16 août et 21 septembre, notées date 1 à 5 dans la suite du chapitre. Les collectes ont été réalisées sur un arbre de chaque sous-bloc monoclonaux sélectionnés aléatoirement à chaque date ($n = 64 = 4$ géotypes × 4 traitements × 4 blocs × 1 individu). Le prélèvement de la sève élaborée a été effectué selon la méthode décrite par Scartazza *et al.* (2004) et modifiée par Gessler *et al.* (2004). À 9h00 (GMT/UTC+2), une incision de 2cm de longueur et de 1 cm de largeur a été

pratiquée dans l'écorce à la base de la tige principale des arbres, de sorte à former une languette d'écorce toujours reliée à l'arbre par sa partie supérieure (Photo). Cette languette a été plongée dans un tube Eppendorf contenant 1,5 mL d'eau Milli-Q®. L'ensemble a été fixé au tronc et laissé à diffuser durant 7 heures. Cette technique a déjà été validée sur peuplier et a montré qu'aucun agent chélateur type EDTA n'était nécessaire en solution pour éviter la fermeture des tubes criblés (Bonhomme *et al.*, 2008). Après récupération des tubes, la solution a été filtrée sur membrane millipore Millex-HV® (PVDF 0,45µm). Les filtrats ont ensuite été placés dans des microcapsules en étain, séchés à l'étuve à 65°C jusqu'à complète évaporation puis micropesés avant analyse de la composition isotopique ($\delta^{13}\text{C}_{\text{sève}}$).



Photo : Technique de récupération de la sève phloémienne selon la méthode décrite par Scartazza *et al.* (2004) et modifié par Gessler *et al.* (2004).

Des collectes de feuilles ont également été réalisées aux dates 1, 3 et 5 sur les mêmes individus que ceux échantillonnés pour la sève élaborée. Les feuilles récoltées étaient systématiquement des feuilles matures de pleine lumière situées sur la tige principale de l'année ($n = 64 = 4 \text{ génotypes} \times 4 \text{ traitements} \times 4 \text{ blocs} \times 1 \text{ individu}$). Après avoir scanné les feuilles, cinq disques calibrés de 2 cm de diamètre ont été découpés dans le limbe des feuilles avant d'être séchés à l'étuve à 65°C pendant 72h et pesés. Les disques de feuille secs ont

permis de calculer la surface massique foliaire (SLA, $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$), puis ils ont été broyés en fine poudre ($<200\mu\text{m}$) à l'aide d'un broyeur à billes (Retsch MM400, Hann, Germany). Cette poudre a ensuite été utilisée pour les micropesées en capsules en étain avant analyse de la composition isotopique ($\delta^{13}\text{C}_{\text{feuille}}$).

À la fin de la saison de végétation (hiver 2017), un échantillon de tige a été prélevé sur chacun des arbres utilisés pour les échantillonnages de sève élaborée et de feuilles présentées ci-dessus ($n = 64 = 4 \text{ génotypes} \times 4 \text{ traitements} \times 4 \text{ blocs} \times 1 \text{ individu}$). Le prélèvement a été effectué à la base de la pousse principale de l'année 2017. L'écorce et la moelle ont été retirées avant de sécher les échantillons à l'étuve à 65°C jusqu'à la stabilisation de la masse des échantillons. Le bois a ensuite été broyé à l'aide d'un broyeur à billes et la poudre fine a été utilisée pour les micropesées en capsules en étain avant analyse de la composition isotopique ($\delta^{13}\text{C}_{\text{bois}}$).

Les mesures de $\delta^{13}\text{C}$ ont été réalisées à la plateforme SilvaTech de l'INRA de Nancy à l'aide d'un spectromètre de masse (IRMS, Delta S, Finnigan MAT, Bremen, Germany) couplé à un Analyseur Élémentaire (EA, Carlo Erba, Milan, Italy). Les concentrations en azote (N_{masse}) sont exprimées par unité de masse (mg g^{-1}).

5.2.3. Échanges de gaz foliaires

Les mesures d'échanges de gaz ont été réalisées au cours de la période estivale de début juillet à début août 2017 à l'aide d'un analyseur de gaz infrarouge portable (LI-6400 XT, Li-cor Biosciences Inc., Lincoln, NE, États-Unis). Elles ont été effectuées sur des feuilles matures de pleine lumière de rang 16 à partir du sommet de la tige, situées sur la tige principale des mêmes individus que ceux échantillonnés pour les mesures de $\delta^{13}\text{C}$ ($n = 64 = 4 \text{ génotypes} \times 4 \text{ traitements} \times 4 \text{ blocs} \times 1 \text{ individu}$). Les feuilles ont d'abord été acclimatées dans la chambre

de mesure pendant 10 min à une concentration référence de CO₂ ambiant de 400 ppm, une température de bloc constante de 25°C et une densité de flux de photon dans le PAR de 1500 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$. Les valeurs de conductance stomatique (g_s , $\text{mmol s}^{-1} \text{m}^{-2}$) et d'assimilation nette de CO₂ (A , $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$) ont été enregistrées à l'issue des 10 min, une fois le plateau d'assimilation atteint et ont été considérées comme les valeurs à saturation ($g_{s\text{-sat}}$, A_{sat}). L'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau à saturation ($WUE_{i\text{-sat}}$, $\mu\text{mol mol}^{-1}$) a été calculée comme le ratio entre A_{sat} et $g_{s\text{-sat}}$. La réponse de l'assimilation nette à la concentration en CO₂ intracellulaire (C_i) a ensuite été évaluée au travers de courbes « A- C_i » en faisant varier la concentration ambiante en CO₂ selon les paliers suivants : 400, 200, 50, 100, 200, 300, 400, 500, 600, 800 et 1000 ppm. Ces données ont été ajustées au modèle de photosynthèse de Farquhar *et al.* (1980) à l'aide de la procédure sur tableur fournie par Sharkey *et al.* (2007) et modifiée par Bellasio *et al.* (2016) et ont permis d'extraire la vitesse maximale de carboxylation ($V_{c\text{max}}$, $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

5.2.4. Indicateurs de croissance et de tolérance à la sécheresse

L'amplitude de chute du RGR durant la sécheresse a été utilisée comme indicateur de tolérance à la sécheresse des arbres. Elle permet d'évaluer la capacité des arbres à maintenir un niveau de productivité élevé durant la contrainte (Passioura, 2002), et a été calculé comme le ratio :

$$\frac{\text{RGR}_{I+} - \text{RGR}_{I-}}{\text{RGR}_{I+}} \times 100$$

Où Le RGR_{I+} correspond aux valeurs de RGR estimées pour les arbres en condition I+ et RGR_{I-} aux valeurs de RGR estimées pour les arbres en conditions I-, pour chaque génotype et pour chacune des deux modalités de disponibilité en nutriments.

Les potentiels hydriques du xylème occasionnant 50% de PLC (P_{50} , MPa) ont également été utilisés comme indicateur de tolérance à la sécheresse (cf. **chapitre 2**). Ils permettent d'évaluer la capacité des arbres à résister à la cavitation durant la contrainte. Les P_{50} ont été extraites des courbes de vulnérabilité à la cavitation individuelles établies sur un sous-échantillon représentatif de la variabilité existante ($n = 64 = 4$ géotypes \times 4 traitements \times 4 blocs \times 1 arbre).

Ces indicateurs de tolérance à la sécheresse ont été comparés aux valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{Bois}}$ qui donnent accès à un pas de temps d'intégration plus important, ici la saison de croissance 2017, et aux modifications physiologique de l'ensemble de l'arbre (Verlinden *et al.*, 2015b).

5.2.5. Analyses statistiques

Les données ont été ajustées aux effets blocs et analysées avec le logiciel R Studio (Version 1.1.447 – © 2009-2018 RStudio, Inc.). Les données ont été jugées graphiquement conformes aux hypothèses de normalité et d'homoscédasticité. Les tests statistiques ont été considérés comme significatifs quand $P < 0,05$.

L'analyse des effets liés aux facteurs 'disponibilité en eau' et 'disponibilité en nutriments' pour les données relatives à SLA, N_{masse} , LA, A_{sat} , $g_{\text{s-sat}}$, $\text{WUE}_{i\text{-sat}}$ et $\delta^{13}\text{C}$ a été réalisée par analyse de variance (ANOVA) à deux facteurs pour chaque géotype. Ces analyses ont été faites à l'aide du modèle factoriel complet suivant: $Y_{ijk} = \mu + I_i + F_j + (I_i \times F_j) + \varepsilon_{ijk}$ où Y_{ijk} fait référence aux valeurs individuelles ajustées aux effets blocs, μ correspond à la moyenne générale, I_i est l'effet du facteur 'disponibilité en eau' i considéré comme fixe, F_j est l'effet du facteur 'fertilité' j considéré comme fixe, $(I_i \times F_j)$ est l'interaction entre les deux facteurs et ε_{ijk} la résiduelle. Lorsqu'une interaction significative entre les deux facteurs a été identifiée, une analyse de variance à un facteur a été faite au sein de chacune des deux

modalités de disponibilité en eau afin de caractériser spécifiquement l'effet de la disponibilité en nutriments.

Les relations entre variables ont été explorées par régression linéaire. Les ajustements ont été réalisés à l'aide du logiciel SigmaPlot (version 12.0, 2011 Systat software, Inc.). Une inspection graphique et le calcul du coefficient de corrélation de Pearson ont été réalisés pour juger du lien entre les variables continues.

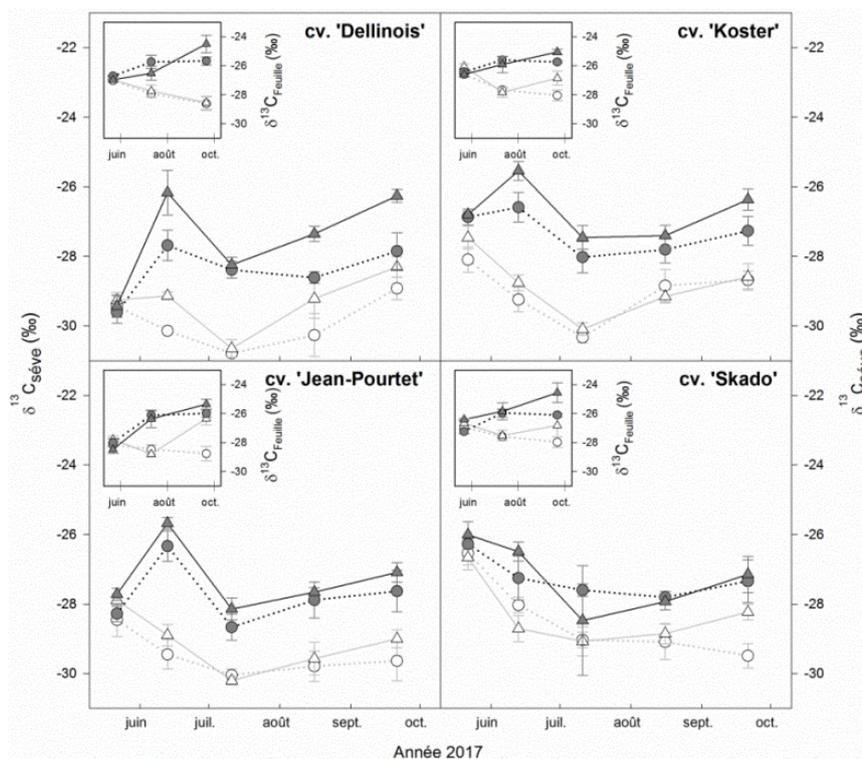


Figure 5.1. Dynamique de $\delta^{13}\text{C}$ mesurés dans les échantillons de sève phloémienne et de feuille durant la saison estivale 2017. Les points correspondent aux moyennes intra-modalités par géotype (\pm ES, $n = 4$) calculées *via* les mesures effectuées sur les échantillons de sève (grands cadres) et de feuille (petits cadres en haut à gauche). Symboles : Blancs, irrigué (I+) ; Gris, sécheresse (I-) ; Cercles, non fertilisé (F-) et triangles, fertilisé (F+).

5.3. Résultats

5.3.1. Composition isotopique de la sève ($\delta^{13}\text{C}_{\text{sève}}$), des feuilles ($\delta^{13}\text{C}_{\text{feuille}}$) et du bois ($\delta^{13}\text{C}_{\text{bois}}$)

En conditions irriguées, $\delta^{13}\text{C}_{\text{sève}}$ présentait un patron saisonnier similaire entre géotypes : les valeurs diminuaient globalement jusqu'en juillet puis remontaient progressivement vers la fin de saison (Fig. 5.1). L'effet de l'augmentation de la disponibilité en nutriments n'était que très ponctuel, $\delta^{13}\text{C}_{\text{sève}}$ étant moins négatif en condition fertilisée (juin pour Dellinois, $P < 0,001$; septembre pour Skado, $P = 0,013$). En condition non irriguée, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{sève}}$ étaient moins négatives quel que soit le géotype. Le patron saisonnier était aussi légèrement différent : une augmentation entre mai et juin était observée chez tous les géotypes sauf Skado, le minimum saisonnier étant toujours observé en juillet à l'exception de Dellinois (mai ; Fig. 5.1). L'effet de l'augmentation de la disponibilité en nutriments était également très ponctuel et restreint au géotype Dellinois, $\delta^{13}\text{C}_{\text{sève}}$ étant moins négatif en condition fertilisé (F+) (août $P = 0,002$, septembre $P = 0,017$). En moyenne sur la saison, le géotype Dellinois présentait les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{sève}}$ les plus basses et Skado les plus élevées (Fig. 5.2).

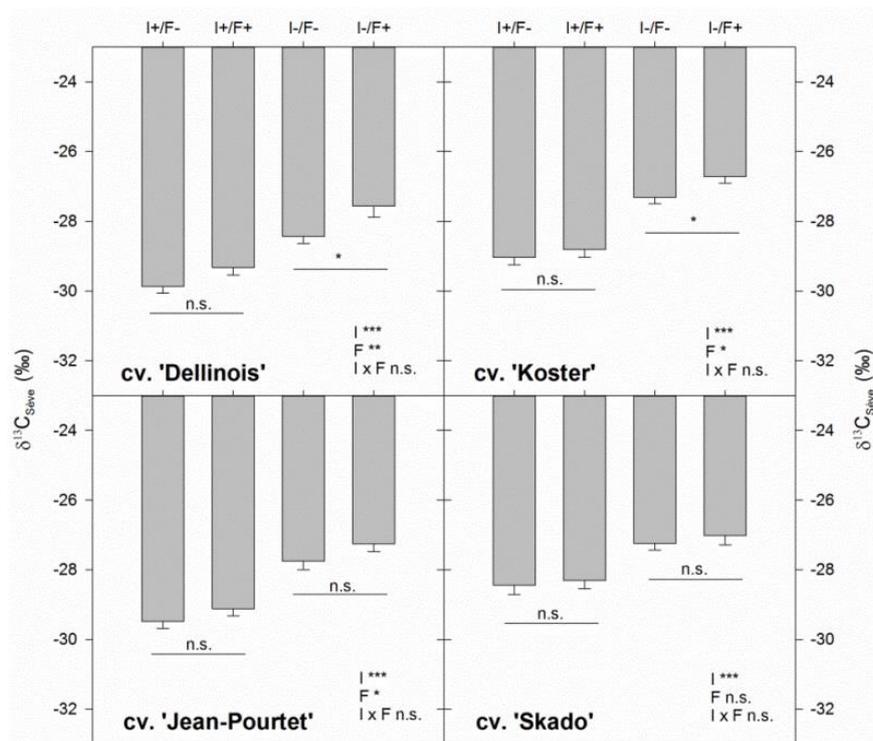


Figure 5.2. Effet de l'irrigation et de la fertilisation sur les moyennes saisonnières de $\delta^{13}\text{C}$ pour les échantillons de sève. Les histogrammes correspondent aux moyennes intra-modalités par génotype \pm E.S. ($n = 4$). Les effets de la disponibilité en eau (I, deux modalités I+ et I-), de la disponibilité en nutriments (F, deux modalités F+ et F-) et de leur interaction (I \times F) ont été analysés par analyse de variance à deux facteurs et leur significativité est indiquée en bas à droite des graphiques. L'effet de la disponibilité en nutriments au sein de chaque modalité de disponibilité en eau a également été testé par analyse de variance à un facteur (lignes horizontales). La significativité des analyses est indiquée comme suit : $P > 0,05$ non significatif 'n.s.' ; $P < 0,05$ '*'; $P < 0,01$ '**' et $P < 0,001$ '***'.

À l'échelle foliaire, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{feuille}}$ étaient moins négatives que $\delta^{13}\text{C}_{\text{sève}}$ (Fig. 5.1). Les patrons saisonniers n'étaient pas systématiquement corrélés de façon évidente à ceux observés sur sève, notamment en conditions non irriguées (Fig. 5.1). En début de saison (mai), les valeurs ne différaient pas entre modalités d'irrigation mais divergeaient ensuite entre juillet et septembre, les valeurs étant moins négatives en conditions I- (Fig. 5.1). Les effets de l'augmentation de la disponibilité en nutriments sur $\delta^{13}\text{C}_{\text{feuille}}$ étaient également ponctuels, les valeurs étant systématiquement moins négatives en conditions F+ lorsque l'effet était significatif (Dellinois mai en condition non irriguée $P = 0.006$; Koster mai en condition irriguée $P = 0.022$ et septembre en condition non irriguée $P = 0.009$; Jean Pourtet septembre en condition irriguée $P = 0.008$; Skado mai et septembre en condition non irriguée $P < 0.001$

et $P = 0.042$) (Fig. 5.1). Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{feuille}}$ moyennées sur les trois dates d'échantillonnage (mai-juillet-septembre) étaient corrélées positivement avec les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{sève}}$ moyennées sur les cinq dates d'échantillonnage (mai-juin-juillet-août-septembre) (Fig. 5.3 et 5.4).

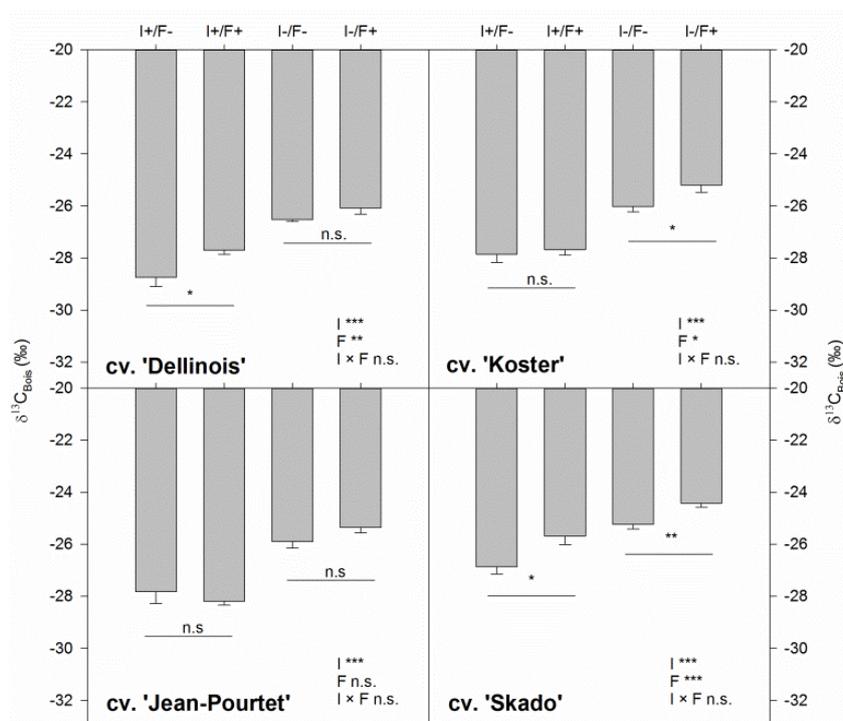


Figure 5.3. Effet de l'irrigation et de la fertilisation sur les moyennes saisonnières de $\delta^{13}\text{C}$ pour les échantillons de bois. Les histogrammes correspondent aux moyennes intra-modalités par génotype \pm E.S. ($n = 4$). Les effets de la disponibilité en eau (I, deux modalités I+ et I-), de la disponibilité en nutriments (F, deux modalités F+ et F-) et de leur interaction ($I \times F$) ont été analysés par analyse de variance à deux facteurs et leur significativité est indiquée en bas à droite des graphiques. L'effet de la disponibilité en nutriments au sein de chaque modalité de disponibilité en eau a également été testé par analyse de variance à un facteur (lignes horizontales). La significativité des analyses est indiquée comme suit : $P > 0,05$ non significatif 'n.s.' ; $P < 0,05$ '*'; $P < 0,01$ '**' et $P < 0,001$ '***'.

Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{bois}}$ étaient en moyenne moins négatives que $\delta^{13}\text{C}_{\text{sève}}$ mais comparables à $\delta^{13}\text{C}_{\text{feuille}}$, et $\delta^{13}\text{C}_{\text{bois}}$ était corrélé linéairement et positivement à $\delta^{13}\text{C}_{\text{sève}}$ et $\delta^{13}\text{C}_{\text{feuille}}$ (Fig. 5.4 et 5.5). Tout comme pour la sève et la matière organique des feuilles, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{bois}}$ étaient moins négatives en conditions I- (Fig. 5.5). Les effets de la fertilisation étaient dépendants du génotype et de la disponibilité en eau, l'augmentation de la disponibilité en nutriments augmentant $\delta^{13}\text{C}_{\text{bois}}$ systématiquement lorsque l'effet était

significatif : en condition I+, Dellinois et Skado présentait un effet significatif alors qu'en condition I-, il s'agissait de Koster et Skado, Skado étant donc le seul à répondre dans chaque modalité (Fig. 5.5).

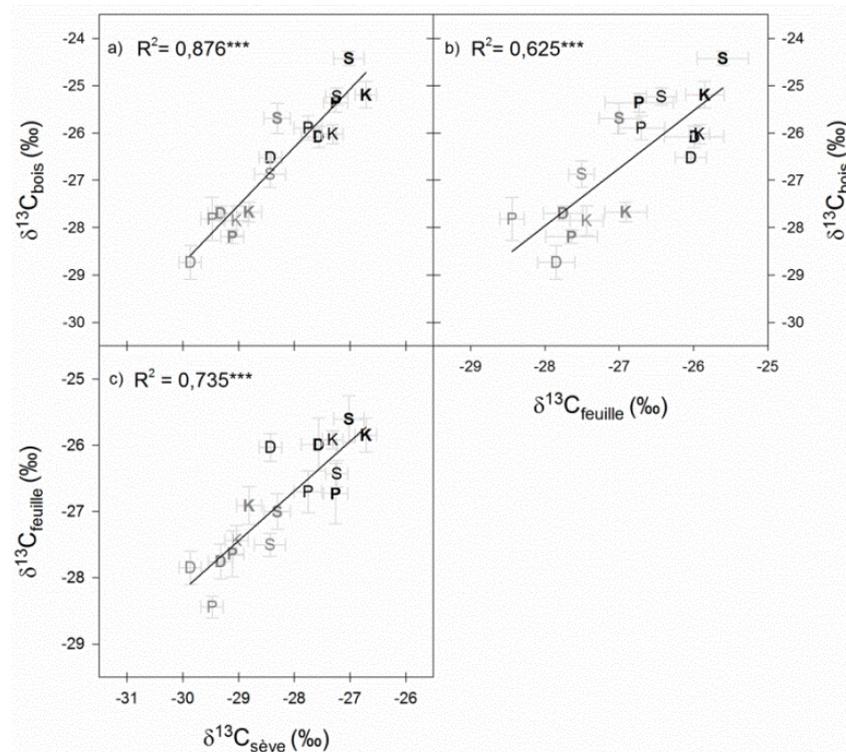


Figure 5.4. Relation de la composition isotopique du carbone $\delta^{13}\text{C}$ dans trois compartiments (a) Bois vs. Sève, (b) Bois vs. Feuille, (c) Sève vs. Feuille. Les points correspondent aux moyennes génotypiques et intra-modalités par compartiment toutes dates confondues (1 date pour le bois, 3 pour les feuilles et 5 pour la sève) \pm E.S. ($n = 4$). Symbole : Gris, irrigué (I+); Noir, non irrigué (I-); En gras, fertilisé (F+); D, Dellinois; K, Koster; P, Jean Pourtet et S, Skado. Les coefficients de corrélations (R^2) et les régressions linéaires associées sont présentés en haut à gauche avec leur seuil de significativité, ici $P < 0,001$ '***'.

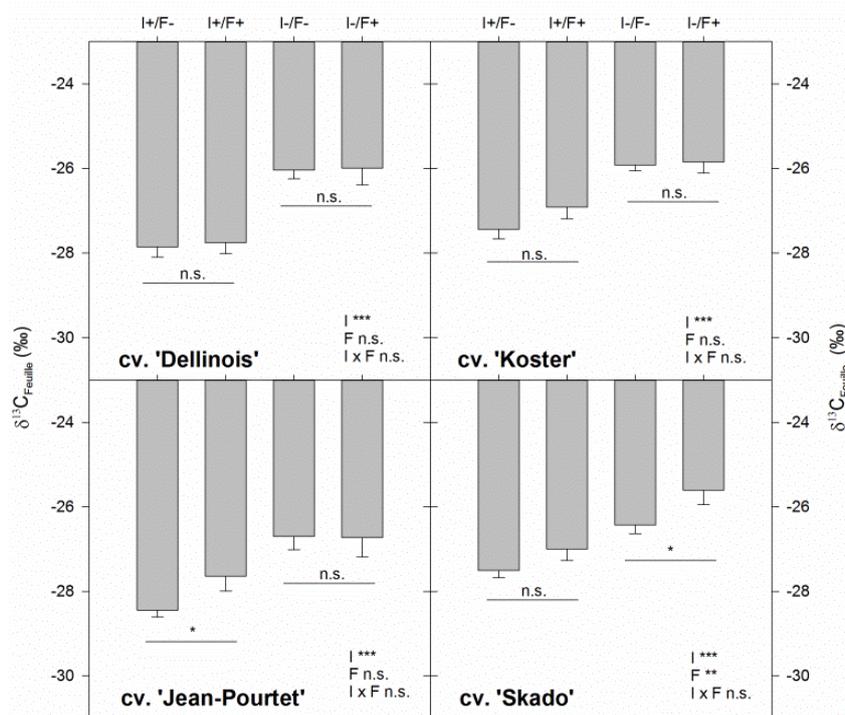


Figure 5.5. Effet de l'irrigation et de la fertilisation sur les moyennes saisonnières de $\delta^{13}\text{C}$ pour les échantillons de feuille. Les histogrammes correspondent aux moyennes intra-modalités par génotype \pm E.S. ($n = 4$). Les effets de la disponibilité en eau (I, deux modalités I+ et I-), de la disponibilité en nutriments (F, deux modalités F+ et F-) et de leur interaction (I \times F) ont été analysés par analyse de variance à deux facteurs et leur significativité est indiquée en bas à droite des graphiques. L'effet de la disponibilité en nutriments au sein de chaque modalité de disponibilité en eau a également été testé par analyse de variance à un facteur (lignes horizontales). La significativité des analyses est indiquée comme suit : $P > 0,05$ non significatif 'n.s.' ; $P < 0,05$ '*'; $P < 0,01$ '***' et $P < 0,001$ '****'.

5.3.2. Échanges de gaz foliaires et relations $\text{WUE}_i\text{-}\delta^{13}\text{C}$

Les valeurs d'échanges de gaz foliaires (A_{sat} , $g_{\text{s-sat}}$, $\text{WUE}_{i\text{-sat}}$), des paramètres photosynthétiques estimés (V_{cmax}), de teneurs massiques en azote (N_{masse}) et de surface massique (SLA) sont présentées pour chaque génotype dans les figures 5.6 à 5.9. Pour chaque modalité, des différences significatives entre génotypes étaient trouvées pour toutes les variables à l'exception du SLA et de V_{cmax} ($P=0,911$ et $P=0,235$ respectivement). En moyenne, les valeurs les plus élevées pour A_{sat} et $g_{\text{s-sat}}$ étaient observées chez Jean Pourtet et les plus basses chez Dellinois. Les valeurs moyennes de $\text{WUE}_{i\text{-sat}}$ les plus élevées étaient retrouvées chez Koster et les plus faibles chez Jean Pourtet.

L'effet de l'augmentation de la disponibilité en nutriments sur N_{masse} était systématique en condition I+, les valeurs étant plus élevées suite à la fertilisation (Fig. 5.6-5.9) ; en condition non irriguée, l'effet de l'augmentation de la disponibilité en nutriments sur N_{masse} était significatif uniquement chez Skado (Fig. 5.6-5.9). Aucun effet de l'augmentation de la disponibilité en nutriments n'était significatif sur le SLA et V_{cmax} quel que soit la disponibilité en eau ou le génotype (Fig. 5.6-5.9). Les effets de l'augmentation de la disponibilité en nutriments sur A_{sat} et $g_{\text{s-sat}}$ étaient fonction de la disponibilité en eau et du génotype, $g_{\text{s-sat}}$ ayant tendance à répondre davantage que A_{sat} . En condition I+, l'augmentation de la disponibilité en nutriments ne modifiait pas de façon significative A_{sat} mais entraînait une augmentation de $g_{\text{s-sat}}$ chez Dellinois et une diminution chez Skado (Fig. 5.6-5.9). En condition I-, l'augmentation de la disponibilité en nutriments augmentait A_{sat} et $g_{\text{s-sat}}$ chez Dellinois, augmentait uniquement $g_{\text{s-sat}}$ chez Koster, diminuait A_{sat} et $g_{\text{s-sat}}$ chez Jean Pourtet alors qu'aucun effet significatif n'était visible chez Skado (Fig. 5.6-5.9). Tout comme pour A_{sat} et $g_{\text{s-sat}}$, les effets de l'augmentation de la disponibilité en nutriments sur $WUE_{\text{i-sat}}$ étaient variables bien que généralement plus marqués. Une augmentation était observée chez Skado et Jean Pourtet, quelle que soit la disponibilité en eau, alors qu'une diminution était observée chez Dellinois (Fig. 5.6-5.9) ; chez Koster, l'augmentation de la disponibilité en nutriments diminuait $WUE_{\text{i-sat}}$ uniquement en condition non irriguée (Fig. 5.6-5.9).

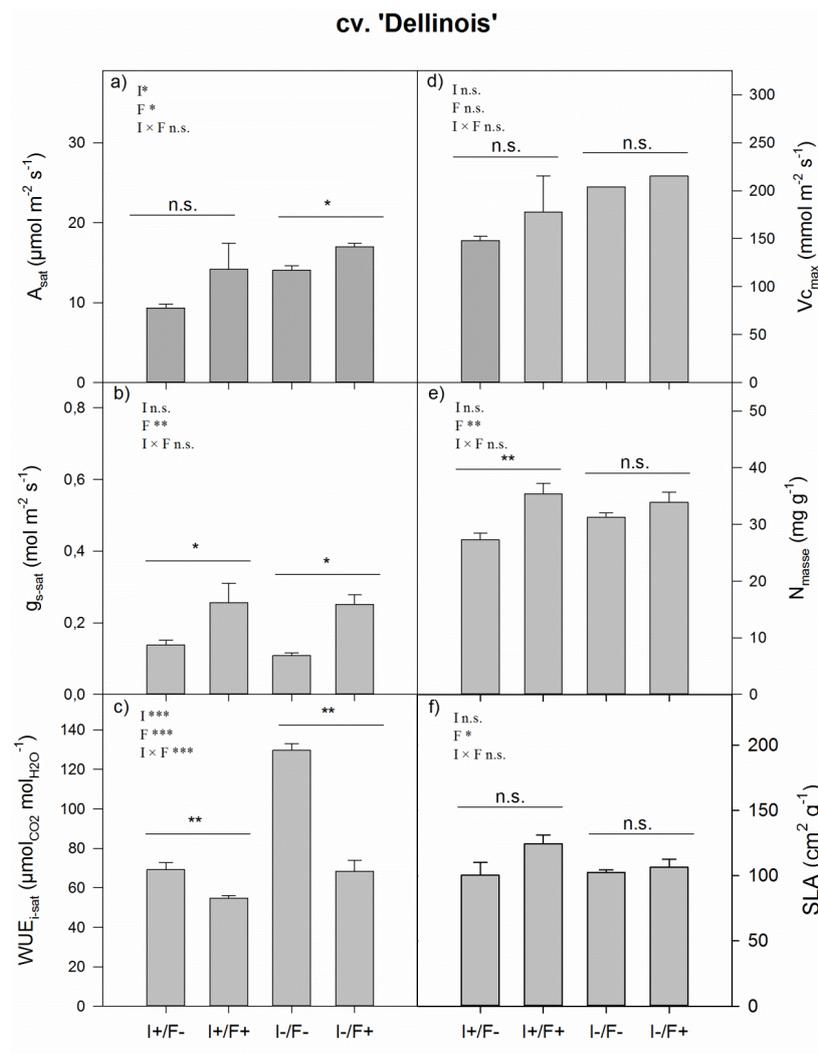


Figure 5.6. Effet de l'irrigation et de la fertilisation sur les principales variables de la physiologie foliaire mesurées en juillet 2017, chez le génotype Dellinois. (a) Assimilation nette de CO_2 en condition de PAR saturant (A_{sat}) ; (b) Conductance stomatique en condition de PAR saturant ($g_{\text{s-sat}}$) ; (c) L'efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque en condition de PAR saturant ($WUE_{\text{I-sat}}$) ; (d) la vitesse de carboxylation maximale (V_{Cmax}) ; (e) la proportion d'azote dans la matière sèche de feuille des échantillons de la date 2 en juillet (N_{masse}) et (f) la surface massique des échantillons de feuille de la date 2 (SLA). Les histogrammes correspondent aux moyennes intra-modalités par génotype \pm E.S. ($n = 4$). Les effets de la disponibilité en eau (I, deux modalités I+ et I-), de la disponibilité en nutriments (F, deux modalités F+ et F-) et de leur interaction (I \times F) ont été analysés par analyse de variance à deux facteurs et leur significativité est indiquée en haut à gauche des graphiques. L'effet de la disponibilité en nutriments au sein de chaque modalité de disponibilité en eau a également été testé par analyse de variance à un facteur (lignes horizontales La significativité des analyses est indiquée comme suit : non significatif 'n.s.' ; $P < 0,05$ '*' ; $P < 0,01$ '**' et $P < 0,001$ '***').

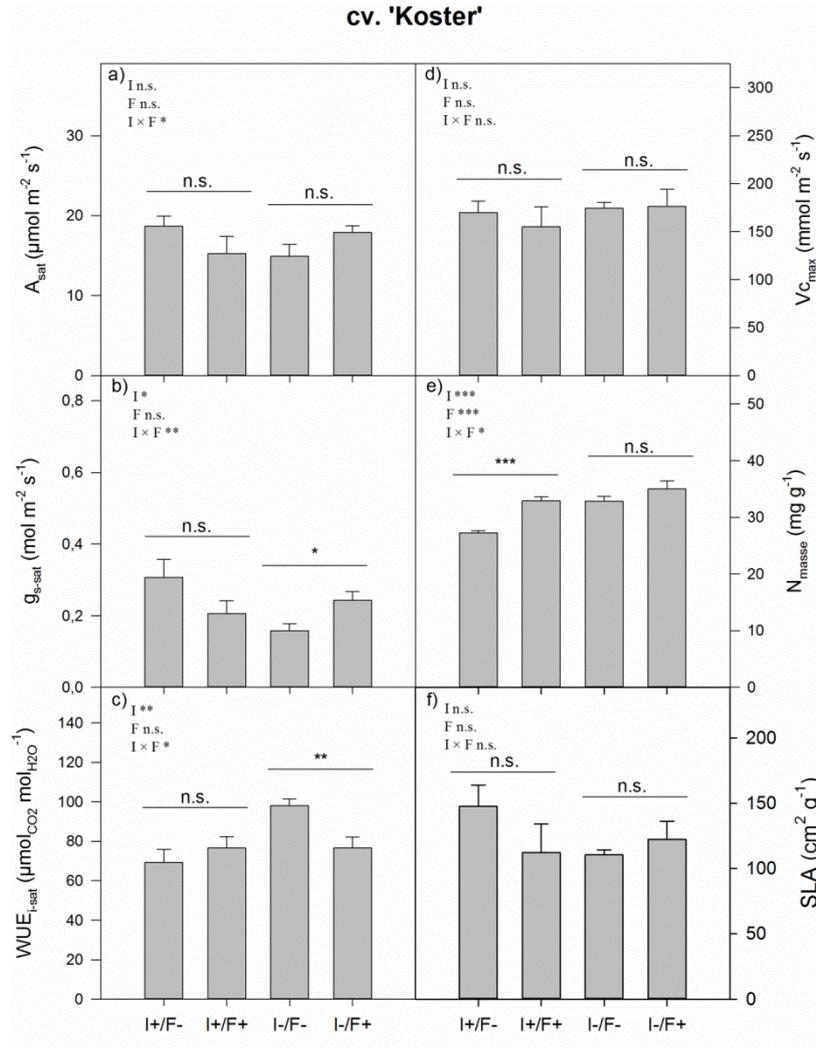


Figure 5.7. Effet de l'irrigation et de la fertilisation sur les principales variables de la physiologie foliaire mesurées en juillet 2017, chez le génotype Koster. (a) Assimilation nette de CO_2 en condition de PAR saturant (A_{sat}) ; (b) Conductance stomatique en condition de PAR saturant ($g_{\text{s-sat}}$) ; (c) L'efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque en condition de PAR saturant ($WUE_{\text{I-sat}}$) ; (d) la vitesse de carboxylation maximale (V_{Cmax}) ; (e) la proportion d'azote dans la matière sèche de feuille des échantillons de la date 2 (N_{masse}) et (f) la surface massique des échantillons de feuille de la date 2 (SLA). Les histogrammes correspondent aux moyennes intra-modalités par génotype \pm E.S. ($n = 4$). Les effets de la disponibilité en eau (I, deux modalités I+ et I-), de la disponibilité en nutriments (F, deux modalités F+ et F-) et de leur interaction ($I \times F$) ont été analysés par analyse de variance à deux facteurs et leur significativité est indiquée en haut à gauche des graphiques. L'effet de la disponibilité en nutriments au sein de chaque modalité de disponibilité en eau a également été testé par analyse de variance à un facteur (lignes horizontales). La significativité des analyses est indiquée comme suit : $P > 0,05$ non significatif 'n.s.' ; $P < 0,05$ '*' ; $P < 0,01$ '**' et $P < 0,001$ '***'.

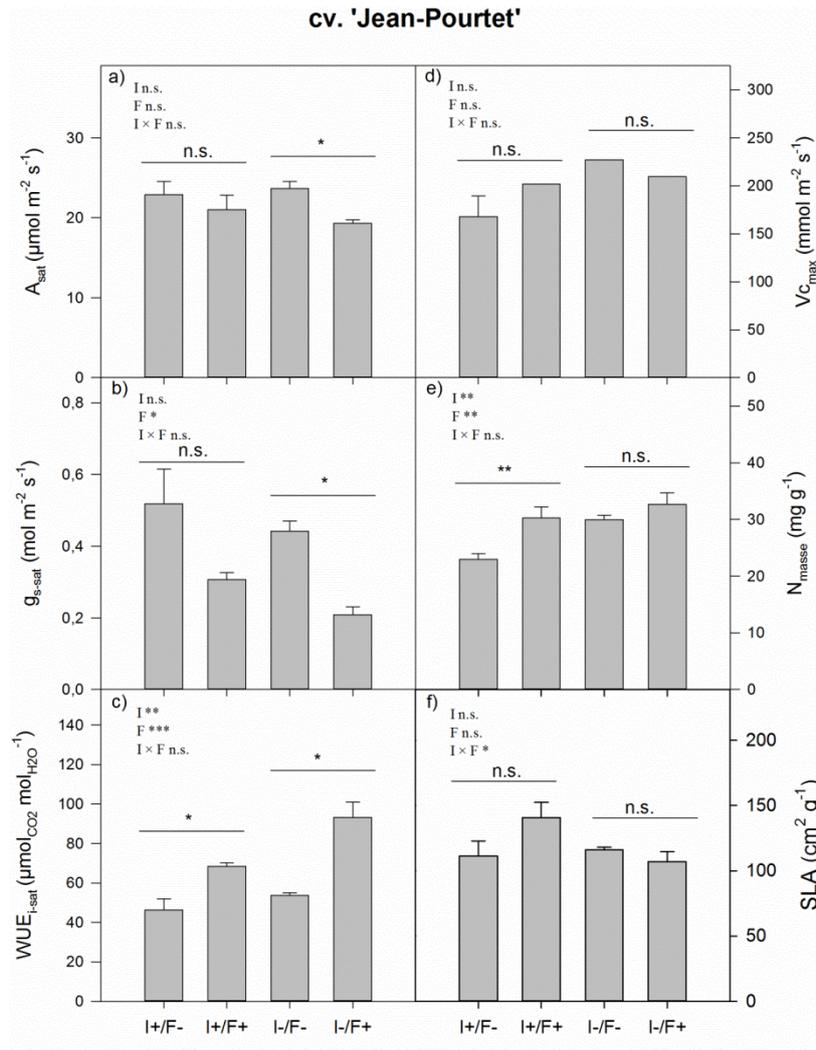


Figure 5.8. Effet de l'irrigation et de la fertilisation sur les principales variables de la physiologie foliaire mesurées en juillet 2017, chez le génotype Jean Pourtet. (a) Assimilation nette de CO_2 en condition de PAR saturant (A_{sat}) ; (b) Conductance stomatique en condition de PAR saturant (g_{s-sat}) ; (c) L'efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque en condition de PAR saturant (WUE_{I-sat}) ; (d) la vitesse de carboxylation maximale ($V_{c_{max}}$) ; (e) la proportion d'azote dans la matière sèche de feuille des échantillons de la date 2 (N_{masse}) et (f) la surface massique des échantillons de feuille de la date 2 (SLA). Les histogrammes correspondent aux moyennes intra-modalités par génotype \pm E.S. ($n = 4$). Les effets de la disponibilité en eau (I, deux modalités I+ et I-), de la disponibilité en nutriments (F, deux modalités F+ et F-) et de leur interaction ($I \times F$) ont été analysés par analyse de variance à deux facteurs et leur significativité est indiquée en haut à gauche des graphiques. L'effet de la disponibilité en nutriments au sein de chaque modalité de disponibilité en eau a également été testé par analyse de variance à un facteur (lignes horizontales). La significativité des analyses est indiquée comme suit : $P > 0,05$ non significatif 'n.s.' ; $P < 0,05$ '*' ; $P < 0,01$ '**' et $P < 0,001$ '***'.

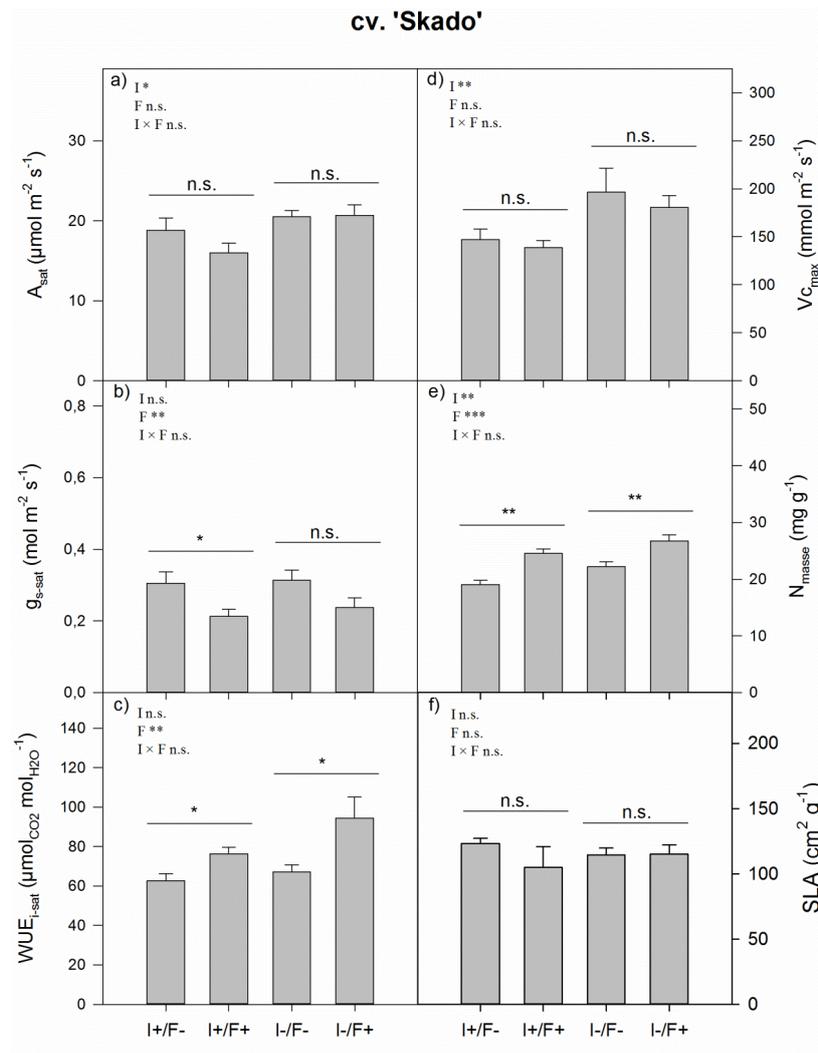


Figure 5.9. Effet de l'irrigation et de la fertilisation sur les principales variables de la physiologie foliaire mesurées en juillet 2017, chez le génotype Skado. (a) Assimilation nette de CO_2 en condition de PAR saturant (A_{sat}) ; (b) Conductance stomatique en condition de PAR saturant ($g_{\text{s-sat}}$) ; (c) L'efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque en condition de PAR saturant ($WUE_{\text{I-sat}}$) ; (d) la vitesse de carboxylation maximale (V_{Cmax}) ; (e) la proportion d'azote dans la matière sèche de feuille des échantillons de la date 2 (N_{masse}) et (f) la surface massique des échantillons de feuille de la date 2 (SLA). Les histogrammes correspondent aux moyennes intra-modalités par génotype \pm E.S. ($n = 4$). Les effets de la disponibilité en eau (I, deux modalités I+ et I-), de la disponibilité en nutriments (F, deux modalités F+ et F-) et de leur interaction (I \times F) ont été analysés par analyse de variance à deux facteurs et leur significativité est indiquée en haut à gauche des graphiques. L'effet de la disponibilité en nutriments au sein de chaque modalité de disponibilité en eau a également été testé par analyse de variance à un facteur (lignes horizontales). La significativité des analyses est indiquée comme suit : $P > 0,05$ non significatif 'n.s.' ; $P < 0,05$ '*' ; $P < 0,01$ '**' et $P < 0,001$ '***'.

Les valeurs de WUE_{i-sat} étaient reliées positivement aux valeurs de $\delta^{13}C$, de plus fortes valeurs de WUE_{i-sat} étant associées à des valeurs de $\delta^{13}C$ plus élevées (Fig. 5.10). Cependant, seules les relations avec $\delta^{13}C_{sève}$ et $\delta^{13}C_{feuille}$ étaient significatives, la plus forte relation étant observée pour $\delta^{13}C_{feuille}$ (Fig. 5.10).

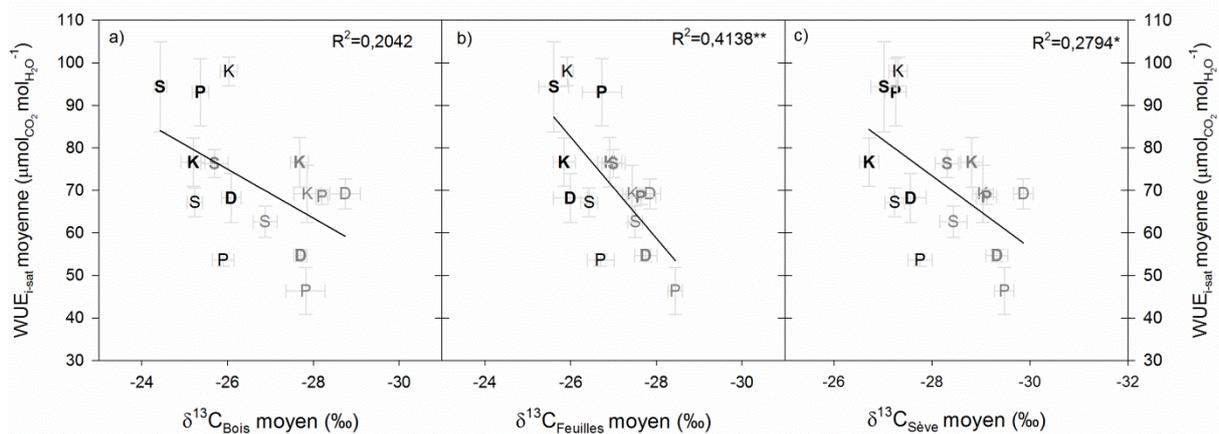


Figure 5.10. Relations entre WUE_{i-sat} et $\delta^{13}C$ dans les trois compartiments : (a) Bois ; (b) Feuille et (c) Sève. Les points correspondent aux moyennes génotypiques et intra-modalités par compartiments \pm E.S. ($n = 4$). Symbole : Gris, irrigués (I+); Noir, non irrigués (I-); En gras, fertilisé (F+); D, Dellinois ; K, Koster ; P, Jean Pourtet et S, Skado. Les coefficients de corrélations (R^2) et les régressions linéaires associées sont présentés en haut à gauche avec leur seuil de significativité, ici : $P < 0,05$ ‘*’ et $P < 0,01$ ‘**’.

5.3.3. Relations entre WUE, croissance et tolérance à la sécheresse

Les relations entre WUE et croissance sont présentées au travers de $\delta^{13}C_{bois}$, le marqueur de WUE_i intégrant la saison entière, et le taux de croissance relatif (RGR), le marqueur de croissance intrinsèque intégrant également la saison entière, pour lequel des effets des traitements ont été caractérisés au préalable dans le **Chapitre 1** (Fig. 5.11). Seules deux relations significatives ont pu être observées, la première en modalité irriguée et fertilisée (I+/F+) montrait un compromis entre efficacité d'utilisation de l'eau et croissance lorsque les arbres étaient fertilisés. La seconde en modalité non irriguée et non fertilisée (I-/F-) montrait une corrélation positive entre WUE et croissance, cependant dans ce dernier cas, la relation était essentiellement liée à deux nuages de points indépendants (Fig. 5.11).

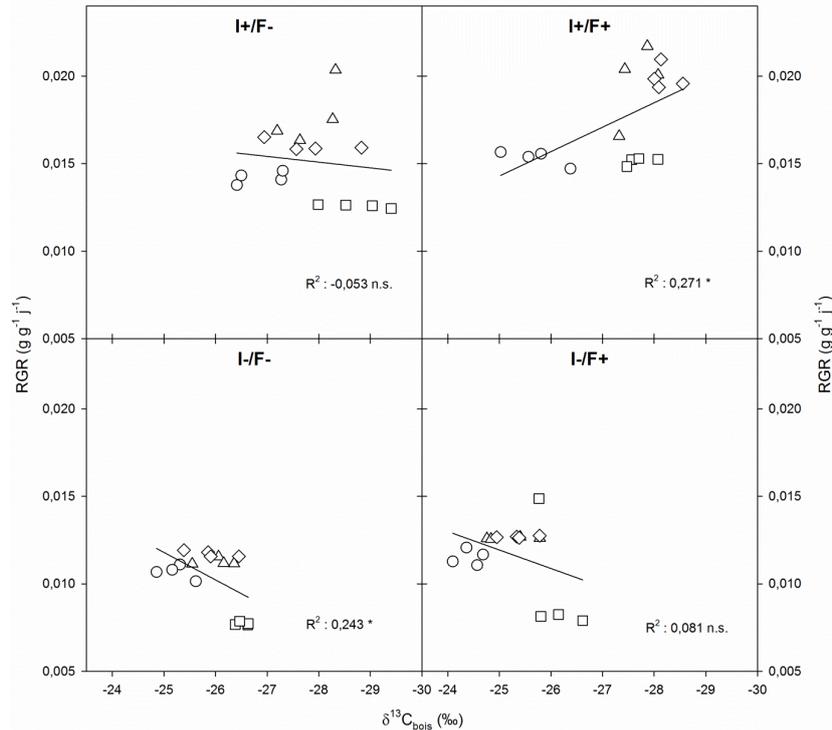


Figure 5.11. Relations entre les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{Bois}}$ et de RGR. Symboles : Dellinois, \square ; Koster, Δ ; Jean Pourtet, \diamond et Skado, \circ . Les coefficients de corrélations (R^2) et les régressions linéaires associées sont présentés avec leur seuil de significativité, ici : non significatif 'n.s.' et $P < 0,05$ '*'.

Les relations entre WUE et tolérance à la sécheresse sont présentées une nouvelle fois au travers de $\delta^{13}\text{C}_{\text{bois}}$, le marqueur de WUE_i intégrant la saison entière, et d'une part au travers de l'amplitude de chute du taux de croissance relatif (pourcentage de chute de RGR par rapport aux arbres en modalité I+), le marqueur de la capacité des arbres à maintenir leur performance de croissance durant la contrainte (Fig. 5.12). D'autre part, au travers des potentiels hydriques du xylème occasionnant 50% de PLC (P_{50} , MPa), le marqueur de la capacité de résistance des arbres à la cavitation (Fig. 5.13). WUE était corrélé positivement et significativement avec la chute de RGR utilisée en tant que marqueur de tolérance à la sécheresse pour les deux modalités de disponibilité en nutriments (Fig. 5.12). Aucune relation significative n'a pu être observée entre WUE et P_{50} utilisé en tant que marqueur de tolérance à la sécheresse, à l'exception de la modalité non irriguée et non fertilisée (I-/F-) ; la corrélation

dans ce dernier cas était positive, l'efficacité d'utilisation de l'eau et la résistance à la cavitation augmentaient conjointement (Fig. 5.13).

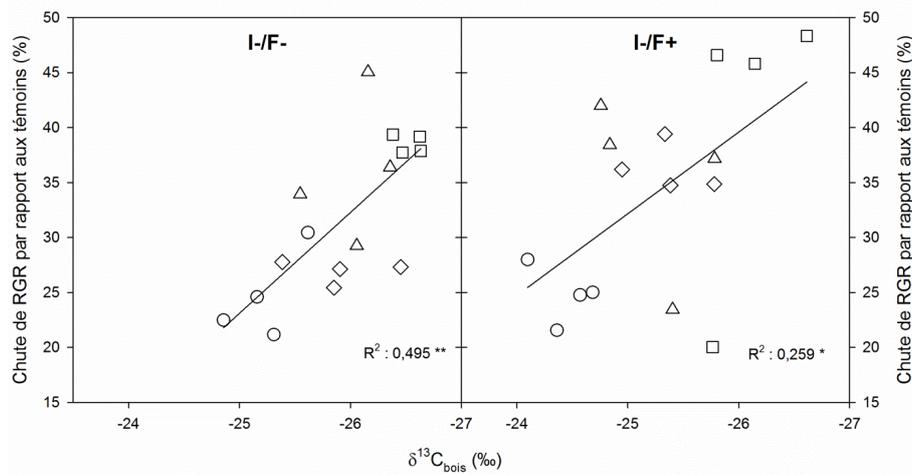


Figure 5.12. Relations entre les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{Bois}}$ et les chutes de RGR par rapport aux témoins. Symboles : Dellinois, \square ; Koster, Δ ; Jean Pourtet, \diamond et Skado, \circ . Les coefficients de corrélations (R^2) et les régressions linéaires associées sont présentés avec leur seuil de significativité, ici : $P < 0,05$ ‘*’ et $P < 0,01$ ‘**’.

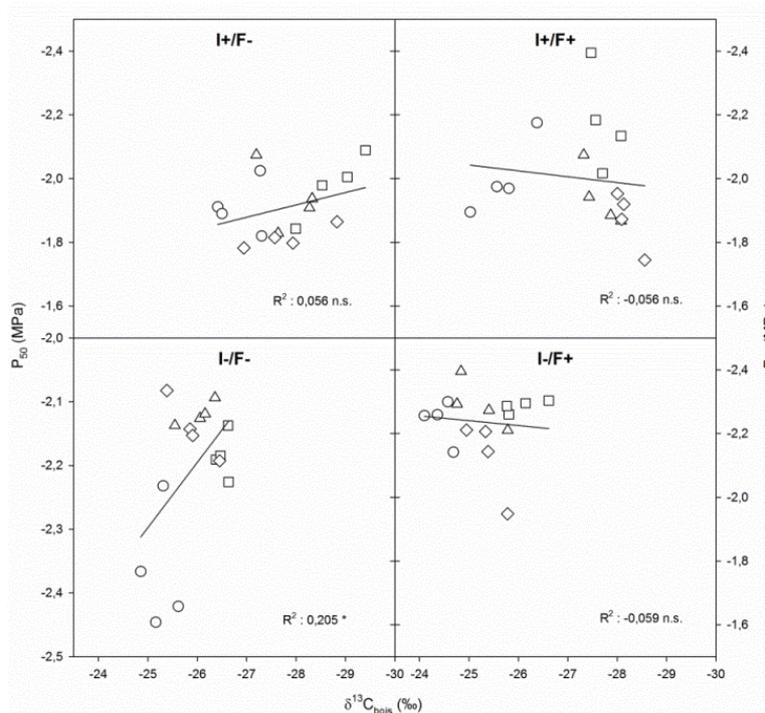


Figure 5.13. Relations entre les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{Bois}}$ et les valeurs de P_{50} . Symboles : Dellinois, \square ; Koster, Δ ; Jean Pourtet, \diamond et Skado, \circ . Les coefficients de corrélations (R^2) et les régressions linéaires associées sont présentés avec leur seuil de significativité, ici : non significatif ‘n.s.’ et $P < 0,05$ ‘*’.

5.4. Discussion

5.4.1. Différences entre géotypes en condition optimale de disponibilité en eau (I+/F-)

Une variabilité génotypique importante a été trouvée dans cette étude pour WUE_i , estimée de manière directe *via* les échanges de gaz ou de manière indirecte *via* $\delta^{13}C$. Les valeurs observées pour A_{sat} , g_{s-sat} et WUE_{i-sat} étaient dans l'ensemble comparables à ce qui a été publié précédemment chez des peupliers en plantation *P.deltoides* \times *P.nigra* (Monclus *et al.*, 2006 ; Fichot *et al.*, 2010, 2011), *P.trichocarpa* \times *P.maximowiczii* (Broeckx *et al.*, 2014b ; Verlinden *et al.*, 2015b), *P.nigra* (Chamaillard *et al.*, 2011) et *P.deltoides* (Cooper *et al.*, 2003). Les valeurs de $\delta^{13}C$ variaient dans une gamme allant de 1 à 1,9‰ entre géotypes selon le compartiment étudié, en accord avec les gammes de variations mesurées sur le peuplier en plantation dans d'autres études (Monclus *et al.*, 2006 ; Fichot *et al.*, 2010).

Une corrélation positive a été détectée entre WUE_{i-sat} et $\delta^{13}C$ pour les compartiments feuille et sève (Monclus *et al.*, 2006 ; Fichot *et al.*, 2011 ; Dijkstra *et al.*, 2016). Le fait que cette corrélation ne soit pas significative dans le compartiment bois peut s'expliquer de différentes manières. Les valeurs de WUE_{i-sat} proviennent de mesures faites sur un pas de temps court de l'ordre d'une vingtaine de minutes pour chaque série de mesures et réparties ponctuellement sur une courte période de la saison de croissance, entre le 3 juillet et le 4 août 2017. Elles reflètent la physiologie foliaire à l'instant de la mesure, alors que les valeurs de $\delta^{13}C_{bois}$ reflètent une intégration temporelle de WUE_i sur toute la saison dans notre cas. De plus, les mesures d'échanges de gaz ont été réalisées en condition saturante de PAR et en condition optimales de VPD, conditions qui ne reflètent pas le fonctionnement ambiant des feuilles tout au long de la saison de croissance. Malgré tout, comme toutes les mesures ont été effectuées dans ces conditions constantes, les variations dans la physiologie foliaire ne peuvent être attribuées qu'aux variations génotypiques et aux traitements.

5.4.2. Effet des traitements sur l'efficience d'utilisation de l'eau et ses déterminants

5.4.2.1. Effets de la sécheresse

En accord avec la littérature, une grande plasticité phénotypique a été trouvée pour les variables suivies chez les quatre génotypes, relatives à l'efficience d'utilisation de l'eau et la tolérance à la sécheresse (Silim *et al.*, 2009 ; Fichot *et al.*, 2010). Comme nous pouvions nous y attendre, la sécheresse impliquait une augmentation de WUE_{i-sat} (Monclus *et al.*, 2006 ; DesRochers *et al.*, 2007 ; Xu *et al.*, 2008 ; Ward *et al.*, 2015). Cette augmentation est le résultat d'une diminution de g_s (Escalona *et al.*, 1999 ; Cochard *et al.*, 2002 ; Bartlett *et al.*, 2016 ; Jones *et al.*, 2016). Elle est aussi le résultat de la minimisation des pertes en eau est rendue possible chez le peuplier par la réduction de la surface foliaire avec la création de nouvelles feuilles plus petites, le ralentissement de la production de feuilles ou encore par l'abscission des feuilles déjà mise en place (Gebre *et al.*, 1998 ; Regier *et al.*, 2009). Enfin, le développement d'un système racinaire plus profond a déjà été décrit pour augmenter l'accessibilité à l'eau (Tardieu, 2011), comme c'est le cas chez des peupliers hybrides en pot (Jones *et al.*, 2016) et chez d'autres plantes comme le haricot (White *et al.*, 1990). Dans notre étude, la sécheresse a entraîné une augmentation de A chez Dellinois et Skado, suggérant un investissement plus important de l'azote foliaire dans la machinerie photosynthétique (Field & Mooney, 1986 ; Evans, 1989 ; Cano *et al.*, 2013). Cependant cette augmentation de A n'était pas associée à une augmentation de N_{masse} durant la sécheresse chez Dellinois, il pourrait alors s'agir d'un ajustement intrinsèque au génotype *via* une augmentation de l'assimilation par unité de surface (Soolanayakanahally *et al.*, 2009). Aucun effet de la disponibilité en eau sur g_{s-sat} n'était visible, à l'exception d'une diminution de g_s chez Koster durant la sécheresse.

La sécheresse a systématiquement amélioré l'efficience d'utilisation de l'eau estimée à partir de $\delta^{13}C$ (Siegwolf *et al.*, 2001). Ces résultats sont en accord avec l'observation générale

que WUE augmente avec l'augmentation de la demande évaporative et/ou la diminution de la disponibilité en eau, et illustrent une nouvelle fois la stratégie de régulation hydrique du peuplier résultant de la sensibilité élevée des stomates à la sécheresse (Regier *et al.*, 2009 ; Silim *et al.*, 2009).

La concentration massique d'azote dans les feuilles (N_{masse}) a été améliorée par la sécheresse comme cela a été démontré dans un grand nombre d'études (Cernusak *et al.*, 2009 ; Dinh *et al.*, 2017 ; Sardans *et al.*, 2017), à l'exception du génotype Dellinois pour lequel aucun effet significatif n'a été observé. Cela pourrait avoir un lien avec la diminution de la surface foliaire (i.e. concentration identique de N pour une surface inférieure, Hoang *et al.*, 2018). Des résultats contraires ont aussi été retrouvés chez des peupliers en plantations (Monclus *et al.*, 2006, 2009) bien que parfois la sécheresse n'ait pas affectée N_{masse} (Chamaillard *et al.*, 2011). A l'inverse des résultats contrastés sur N_{masse} , les effets de la sécheresse sur le SLA sont habituellement très constants dans la littérature puisqu'une diminution de la disponibilité en eau entraîne généralement une diminution du SLA chez le peuplier (Marron *et al.*, 2003 ; Samuelson *et al.*, 2007 ; Chamaillard *et al.*, 2011). Toutefois, la sécheresse n'a pas affecté le SLA dans notre étude, confirmant que l'intensité de la sécheresse n'était pas suffisante (sécheresse modérée, cf. **Chapitre 1**) pour affecter cet indicateur de réponse à la sécheresse.

5.4.2.2. Effets de l'augmentation de la disponibilité en nutriments en conditions hydriques non limitantes

En conditions hydriques non limitantes, la fertilisation NPK (21-6-8) a améliorée $g_{\text{s-sat}}$ pour deux des quatre génotypes et n'a eu aucun effet sur A_{sat} . Certaines études ont rapporté une diminution de g_{s} chez des sapins de Douglas en pot fertilisés uniquement au phosphore (Dosskey *et al.*, 1993), ou chez des pommiers fertilisés à l'azote (Lloyd *et al.*, 2006).

Cependant, la majorité des études rapportent plutôt une augmentation de g_s avec la fertilisation azotée, comme c'est le cas chez des plants de canne à sucre en pot (Dinh *et al.*, 2017), chez plusieurs espèces tropicales (Cernusak *et al.*, 2007a), chez des Pins (Villar-Salvador *et al.*, 2005) et chez des peupliers hybrides en pot (Liu & Dickmann, 1996). Une fertilisation complète (NPK) a également entraîné une augmentation de g_s chez des peupliers deltoïdes de 2 ans en plantation (Samuelson *et al.*, 2007). En parallèle, des études ont montré une augmentation de A chez des plants de peupliers hybrides en pot avec une fertilisation phosphorée (Gan *et al.*, 2015), ou avec une fertilisation azotée (Liu & Dickmann, 1996). L'augmentation de la disponibilité en nutriments a été associée à une augmentation de A chez une espèce de grandes cultures (Tournesol ; Ahmad *et al.*, 2014). Toutefois, une diminution de A avec la fertilisation azotée a déjà été rapportée chez des plants de canne à sucre en pot (Dinh *et al.*, 2017), chez des plants de pommier (Lloyd *et al.*, 2006), ou chez des plants de peupliers (Harvey & van den Driessche, 1999 ; DesRochers *et al.*, 2007). L'augmentation des échanges de gaz avec l'augmentation de la disponibilité en nutriments est le résultat d'une stratégie visant à optimiser la croissance et le développement aérien des plantes, en l'absence de limitation par les éléments minéraux. A l'inverse, leur diminution avec l'augmentation de la disponibilité en nutriments peut résulter d'un ajustement des échanges de gaz par unité de surface de feuille. Cependant, les quatre géotypes présentaient une diminution d'un même ordre de grandeur de leur LAI_{max} durant la sécheresse (Indice de surface foliaire maximale *cf.* **Chapitre 1**).

Globalement, les effets de l'augmentation de la disponibilité en nutriments sur $\delta^{13}C$ en condition hydrique non limitante n'étaient pas très marqués. Néanmoins, lorsqu'ils étaient significatifs, WUE était systématiquement augmentée. Des études permettent de constater l'amélioration de WUE avec l'augmentation de la disponibilité en minéraux, comme c'est le cas chez le blé (Wang *et al.*, 2017), chez la canne à sucre (Dinh *et al.*, 2017), chez le pin

(Ward *et al.*, 2015), chez le chêne (Welander & Ottoson, 2000) et chez des hybrides de peuplier (Samuelson *et al.*, 2007 ; Verlinden *et al.*, 2015b). Une corrélation positive a d'ailleurs été observée entre WUE et N_{masse} (Ripullone *et al.*, 2004) ou entre $\delta^{13}\text{C}_{\text{feuille}}$ et N_{masse} (Verlinden *et al.*, 2015b), elle s'expliquerait par l'augmentation du taux d'assimilation en raison de l'investissement accru en azote dans l'appareil photosynthétique (Liu & Dickmann, 1996 ; Harvey & van den Driessche, 1999). L'action du phosphore et du potassium pourraient également permettre de diminuer la perte en eau par transpiration et les dommages liés à la dessiccation dans les feuilles (Harvey & van den Driessche, 1999 ; Xu *et al.*, 2000 ; Cao *et al.*, 2011). D'autres études ont montré l'effet inverse, avec un effet négatif de la fertilisation azotée sur WUE, comme c'est le cas chez le pin et le chêne (Guehl *et al.*, 1995 ; Korol *et al.*, 1999), ou chez l'eucalyptus (Hubbard *et al.*, 2004). Cet effet négatif pourrait être directement relié au rôle de l'azote dans l'accroissement des parties aériennes au détriment de la biomasse souterraine, conduisant à une demande en eau supérieure à la quantité d'eau accessible (Lloyd *et al.*, 2006).

L'augmentation de la disponibilité en nutriments a systématiquement augmenté la proportion d'azote foliaire dans notre étude, comme cela a fréquemment été rapporté chez le peuplier, que ce soit par une fertilisation à l'azote (Ripullone *et al.*, 2004 ; Cooke *et al.*, 2005 ; Euring *et al.*, 2012 ; Meng *et al.*, 2018), une fertilisation azote-potassium (Samuelson *et al.*, 2007) ou une fertilisation au phosphore (Gan *et al.*, 2015). Dans le cas d'une fertilisation azotée, avec l'augmentation de la disponibilité en azote dans le sol une augmentation de la proportion des racines fines a déjà été observée, ces racines fines possèdent plus de surface d'échange susceptible d'absorber l'azote (Coleman *et al.*, 2004). La fertilisation P augmente également N_{masse} en augmentant l'assimilation de l'azote, par l'accroissement de la biomasse racinaire et en améliorant la disponibilité en azote du sol (Sardans *et al.*, 2017). La fertilisation K augmente la concentration en azote des plantes en augmentant l'activité nitrate

réductase dans leurs tissus (Zhang *et al.*, 2014). Quel que soit le génotype, l'augmentation de la disponibilité en nutriments n'a pas eu d'effet sur le SLA dans notre étude. Une augmentation du SLA liée à la diminution de l'épaisseur et/ou la densité des feuilles a pourtant déjà été observée chez le chêne fertilisé à l'azote (Kachout *et al.*, 2017), chez des herbacées fertilisées à l'azote (Knops & Reinhart, 2000), ou chez 243 espèces (herbacées, plantes fourragère et fabacées) de prairie naturelle fertilisées avec un mélange : azote-phosphore ou azote-phosphore-potassium (Firn *et al.*, 2019). Néanmoins, dans d'autres études, l'augmentation de la disponibilité en nutriments n'a pas affectée le SLA, que ce soit chez le chêne fertilisé à l'azote (Salifu *et al.*, 2007) ou chez sept espèces d'arbres tropicaux fertilisés à l'azote, ou au phosphore ou au potassium (Santiago *et al.*, 2012).

5.4.2.3. Effets de l'augmentation de la disponibilité en nutriments en conditions hydriques limitantes

Les effets de l'augmentation de la disponibilité en nutriments en conditions hydriques limitantes sur les échanges de gaz étaient fortement génotype-dépendants. Les valeurs de A_{sat} et $g_{\text{s-sat}}$ ont augmenté avec l'augmentation de la disponibilité en nutriments durant la sécheresse chez Dellinois, seul $g_{\text{s-sat}}$ a augmenté chez Koster et les deux ont diminué chez Jean Pourtet. Cette diminution des échanges de gaz pourrait être le résultat d'une fermeture stomatique plus importante en réponse aux deux facteurs cumulés. Une diminution de A et de g_{s} a été observée chez des arbres en pot lors d'une interaction entre sécheresse et augmentation de la disponibilité en nutriments, notamment chez la canne à sucre fertilisée à l'azote (Dinh *et al.*, 2017), chez des peupliers hybrides fertilisés à l'azote (Liu & Dickmann, 1996), chez des eucalyptus fertilisés soit à l'azote, soit au phosphore (Graciano *et al.*, 2005) ou chez des aulnes fertilisés au phosphore (Tariq *et al.*, 2018). Durant la sécheresse, l'augmentation de la disponibilité en nutriments a diminué $WUE_{i\text{-sat}}$ chez Dellinois et Koster,

alors que l'effet inverse a été observé chez les deux autres géotypes. Ces résultats suggèrent deux stratégies opposées de gestion de la sécheresse, la première plutôt anisohydrique visant à maintenir un certain niveau d'assimilation en permettant une diminution du potentiel hydrique et la seconde plutôt isohydrique visant à limiter en priorité la diminution du potentiel hydrique des peupliers quitte à limiter fortement l'assimilation du CO₂ (Hochberg *et al.*, 2018).

Contrairement à ces effets divergents observés sur WUE_{i-sat}, l'effet de l'augmentation de la disponibilité en nutriments en condition hydrique limitante sur WUE_i estimée *via* δ¹³C était positive, bien que les différences ne soient significatives que ponctuellement. Une augmentation de WUE par la fertilisation azotée pour des arbres soumis à une sécheresse a déjà été observée chez des peupliers en pot (Liu & Dickmann, 1996). Cette amélioration était due à la plus forte disponibilité en azote entraînant une plus grande assimilation du P et du K eux même favorisant la fermeture stomatique. L'interaction entre la sécheresse et la fertilisation phosphorée a également amélioré WUE chez des plants d'eucalyptus en pot (Graciano *et al.*, 2005). Cette amélioration pourrait être associée à un effet bénéfique du P sur la croissance racinaire (Tariq *et al.*, 2017) et sur l'accumulation de solutés limitants les pertes en eau par des ajustements osmotiques (Tariq *et al.*, 2018). Une amélioration de WUE obtenue *via* δ¹³C foliaire a également été rapportée en réponse à une sécheresse chez des eucalyptus et des pins cultivés en pot et fertilisés à l'azote (Dijkstra *et al.*, 2016). Elle a été associée à un effet additif des deux facteurs individuels sur WUE. D'autres études n'ont pas montré d'effet de l'augmentation de la disponibilité en nutriments sur WUE lors d'une sécheresse, c'est notamment le cas chez le hêtre cultivé en pot et fertilisé à l'azote (Dziedek *et al.*, 2016), où chez deux des trois espèces tropicales cultivées en pot et fertilisées en N-P-K (15-9-12 ; Cernusak *et al.*, 2009).

L'augmentation de la disponibilité en nutriments a améliorée N_{masse} uniquement chez Skado durant la sécheresse. Aucun effet supplémentaire de l'interaction sécheresse ×

augmentation de la disponibilité en nutriments n'a été observé sur le SLA. Une autre étude n'a pas permis de constater d'effet de la fertilisation sur le SLA durant une sécheresse (Dziedek *et al.*, 2016). Une augmentation du SLA a pourtant déjà été constatée en réponse à une fertilisation complète durant une sécheresse chez deux des trois espèces tropicales cultivées en pot (Cernusak *et al.*, 2009), cette augmentation reflétait une réponse opportuniste à la disponibilité en minéraux qui avait lieu en parallèle d'autres réponses déjà évoquées comme l'ajustement du ratio S :R (biomasse aérienne/biomasse racinaire, cf. **Chapitre 1**).

5.4.3. Efficience d'utilisation de l'eau, croissance et tolérance à la sécheresse

La relation entre WUE et performance de croissance est connue pour différer entre espèces. Selon Fardusi *et al.* (2016), et d'après l'hypothèse de Farquhar *et al.* (1982), la productivité des plantes et leur WUE peuvent être corrélées à plusieurs niveaux, mais la nature de cette relation dépend principalement du terme le plus important du ratio A / g_s . Par exemple ; (i) lorsqu'une WUE plus élevée est associée à une augmentation de A, des relations positives avec la croissance sont attendues ; (ii) inversement, si une WUE plus élevée implique un contrôle stomatique plus étroit, WUE a tendance à être inversement corrélée à la croissance. Dans notre étude, un compromis entre WUE et croissance exprimée au travers du RGR a été mis en évidence en traitement I+/F+. Condon et Richards (1993) ont proposé une explication à ce compromis, en effet, lorsque les conditions de croissance sont optimales l'amélioration de WUE n'est ni nécessaire ni bénéfique en terme de compétitivité pour les plantes. Un tel compromis a déjà été rapporté chez des eucalyptus et des peupliers en plantations (Pita *et al.*, 2001 ; Dillen *et al.*, 2008). En traitement I-/F-, une corrélation positive a été constatée bien qu'elle semblait principalement liée aux très faibles valeurs de RGR mesurée chez Dellinois. Une corrélation similaire a déjà été observée chez le peuplier (Zhang *et al.*, 2004). Dans les autres traitements, aucun lien n'a pu être mis en évidence dans entre le niveau d'efficience

d'utilisation de l'eau des arbres et leurs performances de croissance. Ces résultats suggèrent que dans ces traitements, WUE et la croissance sont au moins en partie découplées, comme cela a déjà été observé chez des peupliers hybrides en plantation (Rae *et al.*, 2004 ; Monclus *et al.*, 2005a,b, 2009 ; Bonhomme *et al.*, 2008 ; Fichot *et al.*, 2010 ; Toillon *et al.*, 2013a).

L'efficacité d'utilisation de l'eau reflète le niveau de compromis réalisé entre la maximisation des gains en carbone associés à l'assimilation du CO₂ et la minimisation des pertes en eau associés à la transpiration. (i) Si l'on considère que la tolérance à la sécheresse correspond à une limitation de la chute de productivité en réponse à une contrainte hydrique modérée (Passioura, 2002), alors WUE pourrait être une composante incontournable de la tolérance à la sécheresse. Dans notre étude des corrélations positives ont été trouvées entre WUE et la tolérance à la sécheresse exprimée comme le pourcentage de chute de RGR entre modalités I+ et I-. De la même manière des corrélations positives entre WUE et tolérance à la sécheresse ont été mises en évidence chez l'eucalyptus (Blake & Suiter Filho, 1988) et l'épicéa (Sun *et al.*, 1996). Chez le Peuplier aucun lien direct n'avait été mis en évidence entre WUE et tolérance jusqu'à récemment, suggérant que ces traits étaient bien découplés chez le peuplier (Monclus *et al.*, 2006 ; Fichot *et al.*, 2010 ; Chamaillard *et al.*, 2011). À présent une WUE élevée et une tolérance à la sécheresse élevée sont des traits recherchés pour la sélection de nouveaux clones de peuplier (Jones *et al.*, 2016). (ii) Si l'on considère que la tolérance à la sécheresse correspond à une augmentation de la résistance à la cavitation, et que la P₅₀ définit les limites de fonctionnement hydraulique en liens avec les propriétés structurales du xylème, il n'existe aucune raison physiologique pour que WUE soit reliée à la résistance à la cavitation. Le sens de la relation entre WUE et P₅₀ dépend donc d'une part de l'existence d'une relation entre la résistance à la cavitation et les propriétés hydrauliques de la plante qui influencent les flux d'eau à l'échelle foliaire, et d'autre part, de l'intensité de la relation entre g_s et A ainsi que du terme le plus important dans le ratio A / g_s (Fichot *et al.*, 2015). Dans

notre étude, une corrélation positive a pu être observée en traitement I-/F- indiquant que les arbres les plus efficaces pour leur utilisation de l'eau étaient également les plus résistants à la cavitation. Une corrélation positive entre WUE et P_{50} a d'ailleurs déjà été observée chez le pin sylvestre (Martínez-Vilalta *et al.*, 2009). Dans les autres traitements cependant, aucune relation n'a pu être observée entre WUE et P_{50} comme cela a été constaté précédemment chez le peuplier faux-tremble (Schreiber *et al.*, 2011).

5.5. Conclusion et transition

Les résultats de ce chapitre confirment la variabilité génotypique du fonctionnement foliaire et de l'efficacité d'utilisation de l'eau chez le peuplier. Les variations génotypiques pour ces traits étaient cohérentes avec ce qui a précédemment été observé. Les résultats montrent notamment que :

- (i) Comme attendu, la sécheresse a augmenté WUE et l'augmentation de la disponibilité en nutriments a également augmenté WUE, les valeurs les plus fortes ayant été observées pour la modalité croisée sécheresse × fertilisation lorsque les différences étaient significatives.
- (ii) Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ étaient corrélées positivement aux valeurs d'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau (WUE_i) estimées par échange de gaz foliaires, quels que soient le compartiment considéré, validant une nouvelle fois le potentiel d'utilisation de $\delta^{13}\text{C}$ comme marqueur rétrospectif de WUE à différentes échelles de temps et d'espace.
- (iii) L'augmentation de l'efficacité d'utilisation de l'eau suite à l'augmentation de la disponibilité en nutriments en contexte de sécheresse modérée n'était pas systématiquement significative et dépendait des génotypes. Par conséquent, l'augmentation de l'efficacité d'utilisation de l'eau n'est pas le seul facteur explicatif

des effets bénéfiques d'une plus grande disponibilité en nutriments sur la croissance des arbres soumis à une sécheresse.

- (iv) Aucune relation n'a pu être établie entre WUE et tolérance à la sécheresse exprimée comme la résistance à la cavitation, à l'exception d'une corrélation positive dans la condition I-/F-. Les arbres les plus efficaces dans ce traitement étaient également les plus résistants à la cavitation. Contrairement à notre hypothèse, une corrélation positive et significative a pu être établie entre WUE et tolérance à la sécheresse exprimée comme la limitation de la chute de productivité, les arbres les plus efficaces étant également les plus tolérants à la sécheresse quelle que soit la modalité de fertilité.

D'avantage de recherches seront nécessaires afin d'améliorer la compréhension des mécanismes sous-jacents affectés par l'augmentation de la disponibilité en nutriments et la sécheresse, notamment au niveau des aspects de la morphologie et du fonctionnement foliaire (*i.e.* la densité stomatique, résistance mésophyllienne...), de la morphologie et du fonctionnement racinaire, mais également au niveau de l'allocation et de la mise en réserve du carbone dans le compartiment souterrain et dans leur rôle sur l'acclimatation des arbres à moyen terme lors d'une sécheresse modérée.

Les travaux présentés dans les chapitres 1, 2 et 3 ont été conduits en pépinière en contexte de sécheresse modérée afin d'aborder les processus d'acclimatation dans des conditions proches des conditions « naturelles ». L'induction d'une sécheresse létale dans ces conditions extérieures est néanmoins difficile voire impossible à mettre en œuvre sur le court terme. Les mécanismes de mortalité liés à la sécheresse et l'influence du statut nutritif sur la dynamique de réponse ont donc été étudiés à partir d'un dispositif en serre permettant le contrôle et l'induction des intensités de sécheresse et sont présentés dans le chapitre suivant.

Le dispositif, constitué de 320 plants, comprenait six traitements correspondant à la combinaison entre deux modalités de disponibilité en azote et trois modalités de disponibilité en eau. Les mesures se sont attachées à caractériser les mécanismes impliqués dans la mortalité des arbres, les dysfonctionnements hydrauliques d'une part et l'épuisement des réserves d'autre part et à déterminer l'impact de la disponibilité en azote sur ces mécanismes.

6

CHAPITRE 4 : EFFETS DU STATUT NUTRITIF AZOTÉ SUR LA DYNAMIQUE DES DYSFONCTIONNEMENTS HYDRAULIQUES ET DES RÉSERVES CARBONÉES DANS DES CONTEXTES DE SÉCHERESSES MODÉRÉE OU SÉVÈRE

6.1. Présentation synthétique de l'article

Covariation entre dysfonctionnements hydrauliques du xylème et épuisement des réserves dans des contextes de sécheresse contrastés et effets de la disponibilité en azote

Laure Bouyer, Cécile Vincent-Barbaroux, Isabelle Le Jan, Alain Delaunay, Lorène Marchand, Muriel Feinard-Duranceau, Aurélien Sallé, Hervé Cochard, Tété Barigah, Franck Brignolas and Régis Fichot

Prochainement soumis pour publication à la revue New Phytologist

Contexte, problématique et objectif : L'embolie massive du xylème et l'épuisement des réserves sont considérés comme les deux principaux facteurs de mortalité chez les arbres en réponse à la sécheresse. Les études rapportant la dynamique conjointe de ces deux processus demeurent cependant très limitées, en particulier à l'échelle intraspécifique, et on ignore dans quelle mesure la disponibilité en nutriments modifie leur contribution relative. Cette étude visait à évaluer (i) la dynamique temporelle de l'embolie du xylème et des concentrations en glucides non-structuraux dans des contextes de sécheresse modérée ou sévère, et (ii) les effets de la disponibilité en azote chez une essence particulièrement sensible à la sécheresse, le peuplier.

Stratégie : Les expériences ont été réalisées en 2016 en serre sur deux génotypes de peupliers, Koster (*P.deltoides* × *P.nigra*) et Skado (*P.trichocarpa* × *P.maximowiczii*), contrastés pour leurs performances de croissance (Broeckx *et al.*, 2015 ; Verlinden *et al.*, 2015a). Trois cent vingt boutures enracinées dans des pots de 10 L ont été attribuées à six traitements distincts correspondant à une combinaison de trois modalités de disponibilité en eau (contrôle, sécheresse modérée, sécheresse sévère) et de deux modalités de disponibilité en azote (0.5 vs. 10 mM d'ammonitrate dans une solution nutritive complète). La croissance, la

nécrose et les échanges de gaz ont été suivis deux fois par semaine. L'allocation du carbone entre compartiments, le fonctionnement hydraulique, la vulnérabilité du xylème à la cavitation et les concentrations en glucides non-structuraux (NSC) ont été mesurés à six reprises au cours de l'expérience, jusqu'à mortalité en condition de sécheresse sévère.

Résultats : En condition hydrique non limitante (capacité au champ), Skado présentait une croissance plus élevée que Koster et bénéficiait le plus de l'apport d'azote. En réponse à une sécheresse sévère (arrêt total d'arrosage) un arrêt de croissance rapide a été observé, Skado se montrant plus sensible que Koster ; cet arrêt de croissance était indépendant de l'apport d'azote. En réponse à une sécheresse modérée (25% de la capacité au champ) l'arrêt de croissance a été observé plus tardivement pour les deux géotypes et était retardé par l'apport d'azote.

En condition hydrique non limitante, l'assimilation nette de CO₂ (A_{net}) était plus élevée chez Koster quel que soit le traitement azoté tandis qu'un apport d'azote augmentait l'assimilation nette uniquement chez Skado. La conductance stomatique (g_s) était plus élevée chez Koster et était augmentée pour les deux géotypes par l'apport d'azote. En réponse à la sécheresse, A_{net} et g_s chutaient mais de manière plus marquée en condition sévère particulièrement chez Skado pour lequel l'apport d'azote augmentait la valeur de ces paramètres. Les marges de sécurité carbonées établies à partir du différentiel entre la date d'arrêt des échanges de gaz et la date d'arrêt de croissance, étaient positives chez Koster et négatives chez Skado et ce, indépendamment de l'apport d'azote. La sécheresse a induit une chute de feuilles dont l'ampleur était liée à l'intensité de la contrainte et accélérée par la fertilisation.

Les deux géotypes présentaient une résistance à la cavitation comparable et l'apport d'azote diminuait leur résistance dans les deux cas. En condition hydrique non limitante, les

deux géotypes présentaient une perte de conductance hydraulique (PLC) inférieure à 20% et ce, indépendamment de l'apport d'azote. La sécheresse sévère a augmenté la PLC à des valeurs supérieures à 90% pour les deux géotypes et la disponibilité en azote n'a globalement pas affectée cette dynamique.

En condition hydrique non limitante, la concentration en amidon augmentait au cours du temps dans tous les organes ; l'apport d'azote diminuait cette fonction de stockage dans tous les compartiments chez Skado mais uniquement dans les feuilles chez Koster. Les effets de la sécheresse modérée dépendaient clairement des géotypes et de la disponibilité en azote. En condition de sécheresse sévère, l'amidon diminuait systématiquement, atteignant des valeurs proches de zéro ; la dynamique de cette variation étant géotype dépendante. La dynamique des variations de PLC exprimée en fonction des variations des NSC par rapport à leur contrôle en condition de sécheresse sévère montrait clairement une corrélation entre les deux phénomènes.

Conclusion : Cette étude est une illustration de la covariance temporelle entre les dysfonctionnements hydrauliques du xylème et l'épuisement des réserves glucidiques en réponse à des sécheresses d'intensités variées ; elle donne également un exemple de la façon dont ces relations sont modulées par la disponibilité en azote. A l'issue de ce travail, il semblerait qu'associer la capacité des géotypes à résister à la cavitation d'une part, à la capacité des géotypes à limiter leur chute des NSC d'autre part, puisse expliquer, au moins pour partie, la variabilité génétique observée et être utilisée dans la sélection de géotypes d'intérêt agronomique dans le contexte climatique actuel.

1 **6.2. Co-occurrence of carbon starvation with xylem hydraulic failure during**
2 **drought-induced mortality and effects of nitrogen availability**

3
4 Authors :

5 Laure Bouyer¹, Cécile Vincent-Barbaroux¹, Isabelle Le Jan¹, Alain Delaunay¹, Lorène
6 Marchand^{1#}, Muriel Feinard-Duranceau¹, Aurélien Sallé¹, Hervé Cochard², Tété Barigah²,
7 Franck Brignolas¹ and Régis Fichot^{1*}

8
9 Affiliations :

10 ¹ Université d'Orléans LBLGC EA 1207, INRA USC 1328, Orléans F-45067, France

11 ² INRA UMR 547 PIAF, Clermont Université, Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand F-
12 63000, France

13 [#] Present address : CNRS UMR 6553 ECOBIO, Université de Rennes 1, F-35042 Rennes,
14 France

15
16
17 * Corresponding author :

18 Régis Fichot, Université d'Orléans LBLGC EA1207, INRA USC 1328, Orléans F-45067,
19 France, regis.fichot@univ-orleans.fr

20

21 **Summary**

22 • Xylem hydraulic failure and carbon starvation are regarded as the two main mechanisms of
23 drought-induced tree mortality. However, data reporting the concurrent dynamics of both
24 processes remain scarce, especially at within-genus or within-species levels, and it is
25 unknown how their relative contribution might be affected by nutrient availability.

26 • We compared the dynamics of growth rates, leaf gas exchange, xylem hydraulic dysfunction
27 and non-structural carbohydrates (NSC) concentrations in two poplar (*Populus* spp.)
28 genotypes subjected to a combination of two nitrogen supplies (High vs. Low) and two
29 drought intensities (non-lethal vs. lethal).

30 • Lethal drought induced progressive xylem hydraulic failure and NSC depletion. Nitrogen
31 addition primarily affected NSC dynamics, but not xylem embolism despite higher intrinsic
32 vulnerability. Non-lethal drought did not lead to NSC depletion but decreased NSC storage in
33 both leaves and in woody tissues, especially under higher N availability.

34 • Our findings show that carbon starvation and xylem hydraulic failure coincided in time in a
35 highly drought sensitive species and that N availability primarily affected NSC dynamics.
36 Accounting for within-genus and within-species variation holds promises for a better
37 understanding of drought-response strategies.

38 **Introduction**

39 Increasing forest die-off has been reported in all forest biomes during the last three decades,
40 extreme drought and heat waves being among the most likely causes (Allen *et al.*, 2010;
41 Anderegg *et al.*, 2016). Such climate extremes, which are predicted to increase both in
42 severity and frequency in the future (Dai, 2013), could have profound effects on Earth's
43 forests with direct implications for biodiversity, terrestrial carbon cycle and ecosystem
44 services (Adams *et al.*, 2012; Wang *et al.*, 2012; Anderegg *et al.*, 2013a). Understanding the
45 physiological mechanisms leading to drought-induced tree mortality and identifying the suite
46 of traits that can be useful for modeling processes is therefore a key challenge (McDowell *et*
47 *al.*, 2008).

48 Two main, possibly interdependent, physiological mechanisms have been proposed to
49 explain drought-induced tree mortality: hydraulic failure and carbon starvation (McDowell *et*
50 *al.*, 2008). Hydraulic failure corresponds to the severe loss of xylem function thereby
51 impairing plant water transport and tissue hydration. It typically occurs because of air bubbles
52 creating embolism of xylem conducting elements as a result of low soil moisture and/or high
53 atmospheric evaporative demand during drought (Sperry & Tyree, 1988; Tyree & Sperry,
54 1989). The extent of xylem drought-induced embolism is typically assessed by measuring the
55 percent loss of xylem hydraulic conductance (PLC) (Sperry, Donnelly & Tyree, 1988; Sperry
56 & Tyree, 1988). On the other hand, carbon starvation is defined as the outcome of insufficient
57 carbon supply from current photosynthesis and available storage to sustain the metabolism,
58 regeneration, or defense necessary for immediate survival (McDowell, 2011; Wiley &
59 Helliker, 2012). Carbon starvation is typically evaluated through measurements of non-
60 structural carbon compounds among which non-structural carbohydrates (NSC) are the most
61 frequently used proxies (Dietze *et al.*, 2014; Hartmann & Trumbore, 2016).

62 Xylem loss of function represents a direct limit to drought tolerance (Brodribb &
63 Cochard 2009; Blackman *et al.* 2009). Lethal thresholds in Angiosperms are close to 90% loss
64 in xylem hydraulic conductance (Barigah *et al.*, 2013b; Urli *et al.*, 2013) and consistent
65 experimental evidence supports the role of hydraulic failure in drought induced tree mortality
66 (Hoffmann *et al.*, 2011; Anderegg *et al.*, 2012, 2013b, 2015; Barigah *et al.*, 2013b; Nardini *et*
67 *al.*, 2013; Adams *et al.*, 2017; Blackman *et al.*, 2019). The implication of carbon starvation in
68 drought-induced mortality has been more debated (McDowell & Sevanto, 2010; Sala, Piper &
69 Hoch, 2010; Sala, Woodruff & Meinzer, 2012; Hartmann, 2015). Lethal drought generally
70 does not lead to complete NSC depletion and responses may depend on species,
71 organs/tissues, and drought dynamics (Galiano *et al.*, 2011; Adams *et al.*, 2013; Galvez *et al.*,
72 2013; Hartmann *et al.*, 2013a, b; Mitchell *et al.*, 2013; O'Brien *et al.*, 2014, 2015; Sevanto *et*
73 *al.*, 2014; Piper & Fajardo, 2016; Dai *et al.*, 2017; Blackman *et al.*, 2019). However, studies
74 manipulating tree carbon balance through reduced atmospheric CO₂ or shading, without
75 altering xylem water transport, have reported non-zero NSC concentrations at mortality
76 indicating that carbon starvation may actually occur without complete NSC exhaustion
77 (Hartmann *et al.*, 2013a; Sevanto *et al.*, 2014; Wiley *et al.*, 2017). In addition, if hydraulic
78 failure seems ubiquitous across species while carbon starvation does not seem to have the
79 potential to cause tree mortality on its own (Adams *et al.*, 2017), both processes may be
80 interrelated (McDowell *et al.*, 2011; Hartmann *et al.*, 2013a) and might co-occur at mortality
81 (see Adams *et al.*, 2017 for a wide-scale analysis across taxa). However, although high
82 temporal resolution data from drought initiation to mortality may be available for either
83 hydraulic failure (e.g. Barigah *et al.*, 2013b) or NSC concentrations alone (e.g. Adams *et al.*,
84 2013; Hartmann *et al.*, 2013a,b), combined data remain surprisingly limited (see Adams *et al.*,
85 2017). Concurrent measurements at the individual scale of both xylem hydraulics and NSC
86 contents in a dynamic context under lethal drought may help evaluating the importance of

87 carbon starvation in tree mortality and its relative contribution as compared to hydraulic
88 failure.

89 In addition to water availability, terrestrial vegetation is often limited by nutrients
90 (Craine *et al.*, 2012; Fisher *et al.*, 2012). Nutrient availability influences tree growth, forest
91 productivity and ecosystem processes (Janssens *et al.*, 2010; Vicca *et al.*, 2012; Fernández-
92 Martínez *et al.*, 2014). However, research on the effects of tree nutrient status on drought
93 responses remains surprisingly limited, especially in a context of mortality (Royo & Knight,
94 2012; Sergent, Rozenberg & Breda, 2014). The conceptual framework for drought-induced
95 tree mortality mechanisms initially proposed by McDowell *et al.* (2008) has thus been
96 recently expanded to account for possible nutrient impacts (Gessler, Schaub & McDowell,
97 2017). Following this framework, nutrient availability may affect drought responses, survival
98 and recovery (i) before drought occurs through predisposing effects, (ii) during drought, and
99 (iii) once drought is alleviated (Gessler, Schaub & McDowell, 2017). Experimental evidence
100 comforting the role of nutrient status as a modulator of drought-induced tree mortality
101 mechanisms is however lacking.

102 Most studies have examined inter-species differences in plant functional traits with the
103 aim of linking physiological variation in drought resistance to ecological strategies (Maherali
104 *et al.*, 2004; Engelbrecht *et al.*, 2007; Bartlett, Scoffoni & Sack, 2012; Bartlett *et al.*, 2014,
105 2016; Anderegg & Hillerislambers, 2016; Anderegg *et al.*, 2016; Martínez-Vilalta *et al.*,
106 2016; Adams *et al.*, 2017). The comparison of species with contrasting growth and hydraulic
107 regulation has proved useful in characterizing ‘typical’ drought response strategies and the
108 possible interplay between mortality mechanisms (Mitchell *et al.*, 2013; 2014; O’Brien *et al.*,
109 2014, 2015; Blackman *et al.*, 2019). Species with profligate water use and narrow hydraulic
110 safety margins are thus supposed to be primarily predisposed to hydraulic dysfunction while
111 species with conservative water status would tend to be primarily prone to carbon starvation,

112 although a continuum of responses probably lies in between (Klein *et al.*, 2014; Mencuccini *et*
113 *al.*, 2015). Whether this framework is physiologically translatable at smaller scales such as
114 within-genus or within-species remains however unknown. Within-genus or within-species
115 variation in plant traits have been historically less studied although it might be of ecologically
116 relevant magnitudes (Niinemets, 2015; Anderegg, 2015). Within-genus and within-species
117 variation has already been reported in plant hydraulic traits (Ladjal *et al.*, 2005; Choat *et al.*,
118 2007; Martínez-Vilalta *et al.*, 2009; Herbette *et al.*, 2010; Fichot *et al.*, 2010; Schreiber *et al.*,
119 2011; Wortemann *et al.*, 2011; Schreiber, Hacke & Hamann, 2015).

120 In this paper, we investigated the concurrent dynamics of hydraulic dysfunction and
121 NSC depletion under moderate (non-lethal) and severe (lethal) drought intensities, and
122 assessed how nitrogen availability, one of the most limiting nutrients, might affect the
123 dynamics of both processes. The experiments were conducted on two poplar genotypes
124 contrasting for growth and water use. Poplars (*Populus* spp.) represent an attractive and
125 valuable forest resource under temperate latitudes because of high juvenile growth rates
126 (Dillen *et al.*, 2011). This comes however at the cost of a generally high sensitivity to drought,
127 although significant variations can be expected within genus, within species and in response
128 to abiotic factors such as nutrient availability (Fichot *et al.*, 2015). We hypothesized that (i)
129 under lethal drought, poplars would die from hydraulic failure without NSC depletion, (ii)
130 nitrogen enhances vulnerability to cavitation (Hacke *et al.*, 2010) and decreases the time to
131 hydraulic failure, (iii) nitrogen increases nutrient status and favors NSC storage, thus
132 decreasing the risks of carbon starvation under drought.

133

134 **Materials and methods**

135 *Plant material and growing conditions*

136 The experiment was carried out under controlled conditions in greenhouse facilities at the
137 INRA (Institut National de la Recherche Agronomique) research center of Orléans (France)
138 between February and September 2016. Three hundred and twenty cuttings of two poplar
139 genotypes (*P. deltoides* Bartr. (ex Marsh.) × *P. nigra* L. cv. “Koster” and *P. trichocarpa* Torr
140 & Gray (ex Hook) × *P. maximowiczii* Henry cv. “Skado”) were used. The two genotypes
141 were chosen based on contrasting growth physiologies and commercial importance for poplar
142 cultivation in Western Europe at the time of the experiment. ‘Skado’ generally exhibits
143 superior biomass production (Broeckx *et al.*, 2012a; Toillon *et al.*, 2013a; Verlinden *et al.*,
144 2015a), lower stomatal conductance and higher water-use efficiency than ‘Koster’ (Broeckx
145 *et al.*, 2015; Verlinden *et al.*, 2015b). ‘Koster’ is one of the most widely planted cultivar in
146 classic poplar cultivation because of its general adaptability to a wide range of pedoclimatic
147 conditions while ‘Skado’ is increasingly used in short-rotation forestry.

148 Cuttings were rooted in February 2016 in 10L pots filled with a potting soil
149 (Klasmann® RHP 25-564, pH = 5.8) complemented with Osmocote® PG Mix (1 kg/m³ of N-
150 P-K 80/35/60) to promote growth during the first three months. Cuttings were all well watered
151 and grown in a heated greenhouse under the following standard growing conditions:
152 photoperiod 16/8 (day/night, h), air temperature cycles 20/15 (day/ night, °C), and daily PPFD
153 of 950 $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$. As of May 2016, potted saplings were transferred to an unheated
154 glasshouse, from then on receiving natural daylight and following the natural photoperiod
155 until the end of the experiment.

156 *Experimental design*

157 Six treatments corresponding to a combination of three levels of water availability and two
158 levels of N supply were applied. Six sampling dates, hereafter referred as t_0 to t_5 , were
159 anticipated and distributed along the experiment from May 30 to September 5 2016 for each
160 treatment (total experiment duration of 98 days; see Fig. 1). At each sampling date, five
161 saplings per genotype and per treatment were harvested ($n = 60$ saplings per date, *i.e.* 2
162 genotypes \times 5 replicates \times 3 levels of water availability \times 2 levels of N supply), with the
163 exception of the first sampling date before drought initiation (t_0) for which there was only one
164 level of water availability ($n = 20$ saplings, *i.e.* 2 genotypes \times 5 replicates \times 2 levels of N
165 supply \times 1 level of water availability). Saplings were randomly distributed in five randomized
166 blocks within the greenhouse such that one sapling per genotype per treatment was sampled in
167 each block at each sampling date.

168 Water treatments corresponded to ‘Well-watered’ (W, *i.e.* control), ‘Moderate water deficit’
169 (M) and ‘Severe water deficit’ (S). Volumetric soil water content (SWC) was measured in the
170 pots every two days using a Time Domain Reflectometry (TDR) probe (ThetaProbe, type
171 ML2x, Delta T, Cambridge, U.K.); individual values corresponded to the average of three
172 readings distributed equally around the rhizosphere. Values of SWC at time i (SWC_i) were
173 converted to soil relative extractable water (REW_i , %) using the following equation: $REW_i =$
174 $(SWC_i - SWC_{wp}) / (SWC_{fc} - SWC_{wp}) \times 100$ where SWC_{fc} and SWC_{wp} correspond to the
175 SWC at field capacity and at the wilting point, respectively. Saplings of the W treatment were
176 kept irrigated close to field capacity during the whole experiment using an automatic drip
177 irrigation system connected to two tensiometers (model INT4, Kriwan Industrie-Electronik
178 GmbH, Germany) installed in well-watered pots of each genotype and changed from one pot
179 to another every two days to ensure representativeness. Water deficit (M and S treatments)
180 was initiated on 30 May 2016 (t_0). Saplings under moderate water deficit were maintained

181 around a target value of 15% REW by adding controlled amounts of water to each individual
182 sapling every two days based on individual TDR measurements. Saplings under severe water
183 deficit were stopped irrigated for the whole duration of the experiment with the final aim of
184 reaching xylem hydraulic failure.

185 The N-treatment corresponded to a differential N supply. The treatment was initiated
186 three weeks prior to drought initiation (t_0) in order to stimulate N-induced acclimation of plant
187 physiology, morphology and anatomy. Fertilization was supplied every two days as 400 ml of
188 either 0.5 or 10 mM NH_4NO_3 (Low-N and High-N treatments, respectively) in a complete
189 nutrient solution prepared at 1 g.L^{-1} according to manufacturer's instructions (PlantProd® 0-
190 15-40). Levels of N fertilization were chosen based on data published for N-fertilizing
191 experiments on young potted poplars and can be interpreted as adequate vs. high-N supply
192 (Cooke *et al.*, 2003; Hacke *et al.*, 2010; Plavcová *et al.*, 2013a). From the time of drought
193 initiation (t_0), N supply ceased *de facto* for the S treatment as irrigation was stopped. The
194 differential N supply was maintained for the W and M treatments until the end of the
195 experiment in order to maintain differences between Low-N and High-N treatments.

196

197 *Growth and carbon allocation*

198 We measured stem height (cm) and stem diameter at 22 cm above ground (mm) twice a week
199 during the whole experiment using a telescopic ruler and a digital caliper, and assessed the
200 biomass of the main plant compartments at each destructive sampling date. The above-ground
201 compartment was divided into the main stem, sylleptic branches and leaves. Total leaf area
202 was obtained from all scanned leaves analyzed with the ImageJ software (Schneider *et al.*,
203 2012). Root systems were carefully extracted from pots and washed with water to remove
204 remaining substrate. The different organs were then oven-dried at 105°C for 72 hours and

205 individually weighed to obtain the respective biomass (g). Leaf mass ratio (LMR) was
206 calculated as the ratio of leaf dry biomass to total plant dry biomass.

207 We developed allometric relationships relating aboveground woody biomass (AWB,
208 stem plus branches) to a combination of stem height and stem diameter so that woody
209 biomass could be estimated retrospectively during the whole course of the experiment from
210 simple growth measurements. For each genotype and each N treatment, the following model
211 was adjusted to the data: $AWB = a \times (\text{height} \times \text{stem diameter}^2)^2 + b \times (\text{height} \times \text{stem}$
212 $\text{diameter}^2)$ with R^2 values higher than 0.94.

213

214 *Leaf gas exchange measurements*

215 Leaf gas exchange measurements were all performed using a LI-6400 open path
216 photosynthesis system (Li-Cor, Lincoln, NE, USA) equipped with a LED light source (LI-
217 6400-02B). All measurements were systematically taken on fully mature leaves in the top
218 third of the plant. A-light and A-C_i curves were built prior to drought initiation in order to
219 characterize intrinsic genotypic differences and N-related effects on leaf physiology ($n = 5$ per
220 treatment). The maximum net assimilation rate under light saturating conditions (A_{\max} , μmol
221 $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) was derived from A-light curves; the maximum carboxylation rate (V_{cmax} , $\mu\text{mol} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
222 and the maximum rate of electron transport (J_{\max} , $\mu\text{mol} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) were derived from A-C_i
223 curves (see Supplementary Information). From the time of drought initiation, net CO₂
224 assimilation rate (A_{net} , $\mu\text{mol} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and stomatal conductance to water vapour (g_s , $\text{mol} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
225 were measured at least bi-weekly for all six treatment combinations in order to characterize
226 the dynamic response of the genotypes ($n = 5$ per treatment). The saplings measured were
227 each time randomly chosen among the five blocks (*i.e.* one sapling per genotype per treatment
228 per block). Measurements were performed at a saturating PPFD of $2000 \mu\text{mol} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, an

229 ambient CO₂ concentration of 400 ppm, a constant block temperature of 25°C and a reference
230 VPD maintained close to 1kPa (1.44 ± 0.04, mean ± SE across dates).

231

232 *Minimum stem xylem water potential*

233 The daily minimum water potential of stem xylem sap (Ψ_{x-min} , Mpa) was assessed on the days
234 prior to destructive harvests for each sampled sapling ($n = 5$ per treatment). A healthy mature
235 leaf was selected and placed in dark plastic zip bags early in the morning to prevent
236 transpiration and promote equilibrium with the stem axis. Leaves were then sampled at 1 PM,
237 local time. At that time, the water potential of the enclosed, non-transpiring leaves was taken
238 as the daily minimum water potential experienced by the stem xylem sap. Sampled leaves
239 were immediately enclosed in the zip bags, placed in a cool box before being transported to a
240 nearby laboratory and processed within two hours using a Scholander pressure chamber
241 (Scholander *et al.*, 1965).

242

243 *Stem native steady-state embolism*

244 Native steady-state embolism of stems was measured at each destructive sampling date ($n = 5$
245 per treatment) using a xylem embolism-meter (XYL'EM apparatus, Bronkhorst, Montigny-
246 Les-Cormeilles, France). Native embolism was measured as the percent loss of hydraulic
247 conductance (PLC, %). Leaves of all sampled saplings were first removed in the early
248 morning by detaching petioles from the main stem and branches. The stem was then cut at the
249 base, wrapped in moist towel, enclosed in black plastic bags and brought back to the
250 laboratory for immediate hydraulic conductance measurements. Stem pieces 10 cm-long were
251 cut under water approx. 25 cm from the stem base and fitted to the water-filled tubing.

252 Measurements were carried out at a controlled temperature of 21°C. Initial conductance (k_i)
253 was measured under low pressure (1kPa) on samples perfused with a degassed solution of
254 1mM CaCl₂ and 10mM KCl once the flow had stabilized. Samples were then flushed using
255 the same solution at a pressure of 2 bars for 1 min 30 sec until flow stabilization to remove air
256 from embolized xylem vessels and measure maximum hydraulic conductance (k_{max}). Values
257 of k_i and k_{max} were used to calculate the PLC as follows: $PLC = (1 - k_i/k_{max}) \times 100$.

258

259 *Stem xylem vulnerability to cavitation*

260 Stem xylem vulnerability to cavitation was assessed prior to drought initiation (t_0) on well-
261 watered saplings only ($n = 5$ per treatment) in order to characterize intrinsic genotypic
262 differences and N-related effects on xylem safety. Measurements were performed using the
263 Cavitron technique (Cochard, 2002; Cochard *et al.*, 2005) which is well-suited for poplars
264 (Fichot *et al.*, 2015). Stem samples 80 cm-long were taken from the upper stem portion,
265 transported under the same conditions as described above and stored in a cold room at 4°C
266 before being processed within one week. Calibrated samples of 0.7-0.8 cm in diameter were
267 recut under water and placed on a custom-built rotor of 40 cm. Maximal conductance (k_{max})
268 was determined by setting the xylem tension (Ψ_x) to a reference value (-0.75 Mpa);
269 preliminary experiments showed that there was no significant difference in k_{max} when
270 beginning at less negative Ψ_x values. Afterwards, Ψ_x was set to gradually more negative
271 values by 0.25 Mpa increments. For each step, the hydraulic conductance (k_Ψ) was repeatedly
272 measured until stabilization and the PLC was computed as $PLC = (1 - k_\Psi/k_{max}) \times 100$. This
273 procedure was repeated until PLC reached at least 90%. Rotor velocity was monitored with an
274 electronic tachymeter (10 rpm resolution). The dependence of PLC upon xylem pressure was
275 used to generate vulnerability curves for each stem segment.

276 *Non-structural carbohydrate (NSC) concentrations*

277 We assessed soluble sugars (SS) and starch (St) concentrations at each destructive sampling
278 date for each sampled sapling ($n = 5$ per treatment) on the following tissue compartments:
279 main stem, coarse roots and mature leaf. Sampling was systematically performed in the
280 morning. For woody compartments, 5-cm samples of basal stem and coarse root were
281 collected. For the leaf compartment, 10 leaf disks (2 cm in diameter) were punched from a
282 fully mature illuminated leaf. All samples were immediately frozen in liquid nitrogen and
283 stored at -20°C before being processed. Samples were freeze-dried and ground to a fine
284 powder using a ball mill (Retsch MM400). Non-structural carbohydrates were extracted and
285 analyzed as described in Sallé et al. (2018). Extractions were performed in duplicate from 20
286 mg of powder suspended in 1 ml 80% boiling ethanol for 10 min. The extracts were
287 centrifuged at $21000\times g$ for 10 min. The supernatant was used for SS and the pellet for St
288 analyses.

289 Soluble sugars concentration was assessed by colorimetric assay using the resorcinol sulfuric
290 acid method (Monsigny *et al.* 1988), adapted for microplates (Sallé *et al.* 2018). For each
291 sample, 5 μl of supernatant, 20 μl of resorcinol (6 mg/ml) and 115 μl of 75% H_2SO_4 were
292 deposited in 96-well microplates. The solutions were homogenized by shaking, heated at
293 90°C in an oven during 30 min, and then kept at room temperature in the dark during 30 min.
294 The absorbance was read at 480 nm with a $\mu\text{Quant}^{\text{TM}}$ microplate reader (Bio-Tek Instruments,
295 Inc., Winooski, USA). Glucose was used as a standard. Blanks, standards and samples were
296 assayed in triplicate. Starch concentration was assessed with a total starch assay kit
297 (Megazyme[®]) based on colorimetric reaction after enzymatic hydrolysis of starch into
298 glucose, as described by McCleary *et al.* (1997). For each sample, SS and St concentrations
299 (mg. g^{-1}) were computed as the average of six readings (2 extractions \times 3 technical replicates).

300 *Stem necrosis*

301 The extent of stem necrosis was monitored once a week for the M and S treatments from the
302 time of drought initiation until the end of the experiment. All saplings were attributed a score
303 from 0 to 4 (0, no visible symptom; 1, necrosis covering 25% of the stem surface area; 2,
304 50%; 3, 75%; 4, 100%).

305

306 *Statistical analyses*

307 Relationships between days of drought and net assimilation rates under severe water deficit
308 were fitted for each genotype and each N level using a three-parameter sigmoidal regression
309 function of the form $y = \frac{a}{1 + \exp(-(\frac{DOY-b}{c}))}$ where y is the net assimilation rate, and a , b and c
310 are parameters specific to each regression; the point of zero photosynthesis was derived by
311 solving for the days of drought where the response variable was 5% of the maximum
312 (Mitchell *et al.*, 2014). The same model was fitted to above-ground woody biomass estimates
313 and the point of zero growth was derived by solving for the days of drought where the
314 response variable was 95% of the maximum. Because midday leaf water potential was not
315 systematically available at each date leaf gas exchange were measured, carbon safety margins
316 (Mitchell *et al.*, 2014) were simply expressed in days and computed as the difference between
317 the timing of growth cessation and the timing of leaf gas exchange cessation. Xylem
318 vulnerability curves were fitted to the following sigmoid function (Cochard *et al.* 2007):
319 $PLC = \frac{100}{1 + \exp(\frac{s}{25}(\Psi_x - P_{50}))}$, where Ψ_x corresponds to the xylem tension (Mpa), P_{50} is the xylem
320 tension causing 50% loss of conductance (Mpa) and s is a slope parameter (%. Mpa⁻¹). Values
321 of P_{50} were used as proxies for vulnerability to xylem cavitation.

322 Sigmoid regressions were fitted using SigmaPlot 12 (Systat Software, San Jose, CA). All
323 other statistical analyses were performed using the R software (R Core Team (2018). R: A
324 language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing,
325 Vienna, Austria). All tests were considered significant at $P < 0.05$. For variables assessed
326 before drought initiation (A_{\max} , V_{\max} , J_{\max} , P_{50}), the effect of N-fertilization was assessed
327 using two-way analysis of variance (ANOVA) using block and N-treatment as main factors
328 and including the interaction. The effects of water deficit on variables during the course of the
329 experiment were evaluated, for each genotype and each N level separately, using three-way
330 ANOVA using block, date and water treatment as main factors and including all possible
331 interactions. The effects of N-fertilization on variables during the course of the experiment
332 were evaluated, for each genotype and each watering regime separately, using three-way
333 ANOVA using block, date and N treatment as main factors and including all possible
334 interactions.

335

336 **Results**

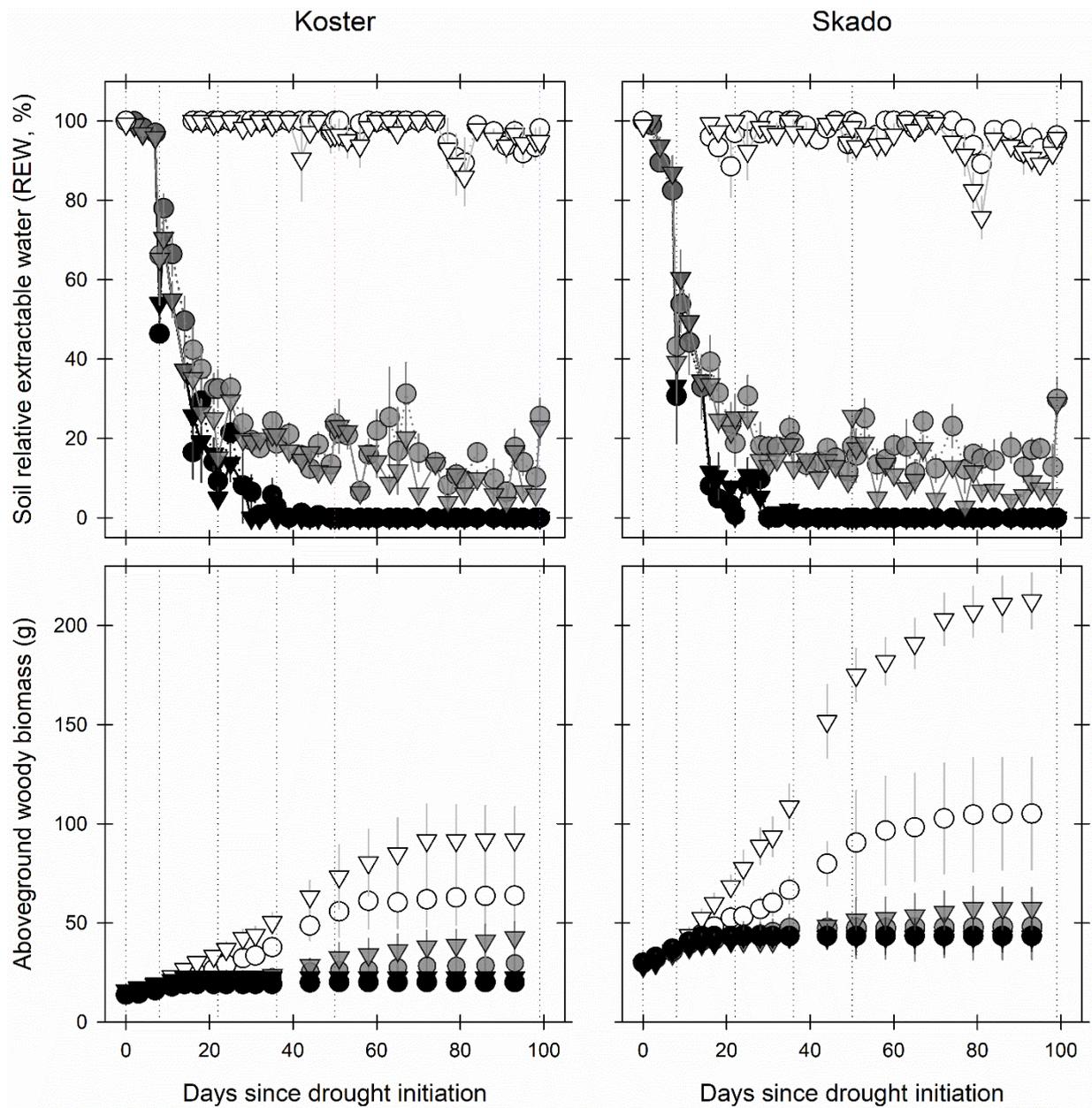
337 *Soil water content*

338 Soil water content of well-watered plants remained close to field capacity during the whole
339 experiment (Fig. 1). Conversely, soil REW of droughted plants decreased rapidly in both
340 genotypes because of irrigation cessation (Fig. 1). Soil REW under moderate and severe water
341 deficit followed the same trajectory during 18 d, after what REW kept decreasing under
342 severe water deficit until it reached near-zero values after 35 d while it was maintained around
343 15% under moderate water deficit (Fig. 1). There was no significant effect of N supply on
344 REW irrespective of the watering regime and of the genotype throughout the experiment.

345

346 *Growth*

347 Under well-watered conditions, both genotypes had stopped growing at the end of the
348 experiment (Fig.1). ‘Skado’ exhibited higher growth than ‘Koster’ and benefited the most
349 from N addition (Fig. 1, Table 1). Growth cessation occurred rapidly under severe water
350 deficit, ‘Skado’ being more sensitive than ‘Koster’, but was not significantly influenced by N
351 supply (estimated 95% realized biomass at 20 and 17 d post-drought initiation for Low-N and
352 High-N ‘Koster’, respectively, 14 and 15 d post-drought initiation for Low-N and High-N
353 ‘Skado’, respectively) (Fig. 1). Growth cessation occurred less rapidly under moderate water
354 deficit and was significantly delayed by N addition in both ‘Koster’ (estimated 95% realized
355 biomass at 35 d and 60 d post-drought initiation for Low-N and High-N treatments,
356 respectively, $P = 0.021$) and ‘Skado’ (31 and 52 d post-drought initiation for Low-N and
357 High-N treatments, respectively, $P = 0.040$) (Fig. 1). Final biomass were drastically reduced
358 because of water deficit while N supply only had marginal effects in both drought treatments
359 (Table 1).



360
361

362 **Figure 1.** Time course of soil relative extractable water (REW) ($n = 5$ for well-watered plants, $n = 25$ for droughted plants),
 363 and above-ground woody biomass (variable n , from 30 at t_0 to 5 at t_5) during the drought experiment for the two poplar
 364 genotypes 'Koster' and 'Skado'. Circles, Low-N treatment; triangles, High-N treatment. White symbols, well-watered; grey
 365 symbols, moderate water deficit; black symbols, severe water deficit. Error bars represent standard errors. Vertical dotted
 366 lines indicate the dates of destructive samplings during the experiment (t_0 - t_5 , see materials and methods section for additional
 367 information).

368

369 **Table 1.** Biomass allocations between compartments, shoot:root ratio (S:R) and leaf mass ratio (LMR) for the two poplar genotypes ‘Koster’ and ‘Skado’ at the beginning (t_0) and at the end (t_5)
 370 of the drought experiment ($n = 5$ per treatment, means \pm SE). W, well-watered condition; M, moderate water deficit; S, severe water deficit. Different letters indicate significant differences ($P <$
 371 0.05) among treatments within a genotype following post-hoc pairwise comparisons (Tukey HSD test); upper case letters for comparisons at t_0 , lower case letters for comparisons at t_5 .

	Stem biomass (g)	Branch biomass (g)	Root biomass (g)	Leaf biomass (g)	S:R	LMR
<i>‘Koster’</i>						
t_0 W Low-N	13.6 \pm 3.1 A	0.2 \pm 0.1 A	4.2 \pm 1.5 A	12.1 \pm 3.1 A	3.78 \pm 0.59 A	0.40 \pm 0.02 A
t_0 W High-N	14.9 \pm 3.0 A	0.4 \pm 0.2 A	3.4 1.3 A	12.5 \pm 2.1 A	5.59 \pm 1.08 A	0.42 \pm 0.02 A
t_5 W Low-N	62.9 \pm 5.2 a	3.5 \pm 1.8 ab	44.2 \pm 6.4 a	44.4 \pm 4.0 a	1.46 \pm 0.14 c	0.29 \pm 0.01 a
t_5 W High-N	71.0 \pm 9.9 a	13.4 \pm 6.6 a	42.2 \pm 7.2 a	42.1 \pm 4.5 a	1.73 \pm 0.14 c	0.26 \pm 0.02 ab
t_5 M Low-N	29.6 \pm 5.1 bc	0.2 \pm 0.2 b	15.6 \pm 2.9 b	10.4 \pm 2.3 b	1.93 \pm 0.19 bc	0.18 \pm 0.02 bc
t_5 M High-N	39.3 \pm 5.3 b	8.6 \pm 3.8 ab	9.7 \pm 0.9 b	9.6 \pm 2.9 b	4.10 \pm 0.42 bc	0.14 \pm 0.05 c
t_5 S Low-N	17.5 \pm 2.4 c	0.1 \pm 0.1 ab	2.8 \pm 0.7 b	0.4 \pm 0.2 b	7.10 \pm 1.57 b	0.02 \pm 0.01 d
t_5 S High-N	18.2 \pm 1.3 c	0.9 \pm 0.6 ab	1.4 \pm 0.1 b	0.5 \pm 0.2 b	13.40 \pm 1.10 a	0.02 \pm 0.01 d
<i>‘Skado’</i>						
t_0 W Low-N	23.4 \pm 6.7 A	0.1 \pm 0.2 A	5.9 \pm 2.1 A	22.0 \pm 8.3 A	4.27 \pm 0.41 A	0.41 \pm 0.02 A
t_0 W High-N	36.7 \pm 2.6 A	0.0 \pm 0.0 A	8.2 \pm 1.8 A	33.6 \pm 2.6 A	4.94 \pm 0.76 A	0.43 \pm 0.01 A
t_5 W Low-N	110.6 \pm 27.2 b	0.3 \pm 0.3 a	69.7 \pm 17.3 b	59.4 \pm 13.4 b	1.59 \pm 0.07 c	0.25 \pm 0.01 a
t_5 W High-N	218.1 \pm 11.1 a	0.1 \pm 0.1 a	113.9 \pm 15.9 a	109.4 \pm 6.6 a	2.01 \pm 0.24 c	0.25 \pm 0.01 a
t_5 M Low-N	39.5 \pm 13.0 c	0.0 \pm 0.1 a	16.5 \pm 4.8 c	16.4 \pm 5.5 c	2.38 \pm 0.24 c	0.23 \pm 0.03 a
t_5 M High-N	57.2 \pm 10.3 c	1.2 \pm 1.3 a	17.8 \pm 3.5 c	22.7 \pm 5.5 c	3.45 \pm 0.71 c	0.23 \pm 0.04 a
t_5 S Low-N	37.0 \pm 6.6 c	0.0 \pm 0.0 a	5.6 \pm 0.9 c	1.4 \pm 0.4 c	6.60 \pm 0.73 b	0.04 \pm 0.01 b
t_5 S High-N	26.3 \pm 5.2 c	0.0 \pm 0.0 a	2.5 \pm 0.6 c	0.9 \pm 0.3 c	10.84 \pm 0.93 a	0.04 \pm 0.01 b

372 *Leaf gas exchange and leaf shedding*

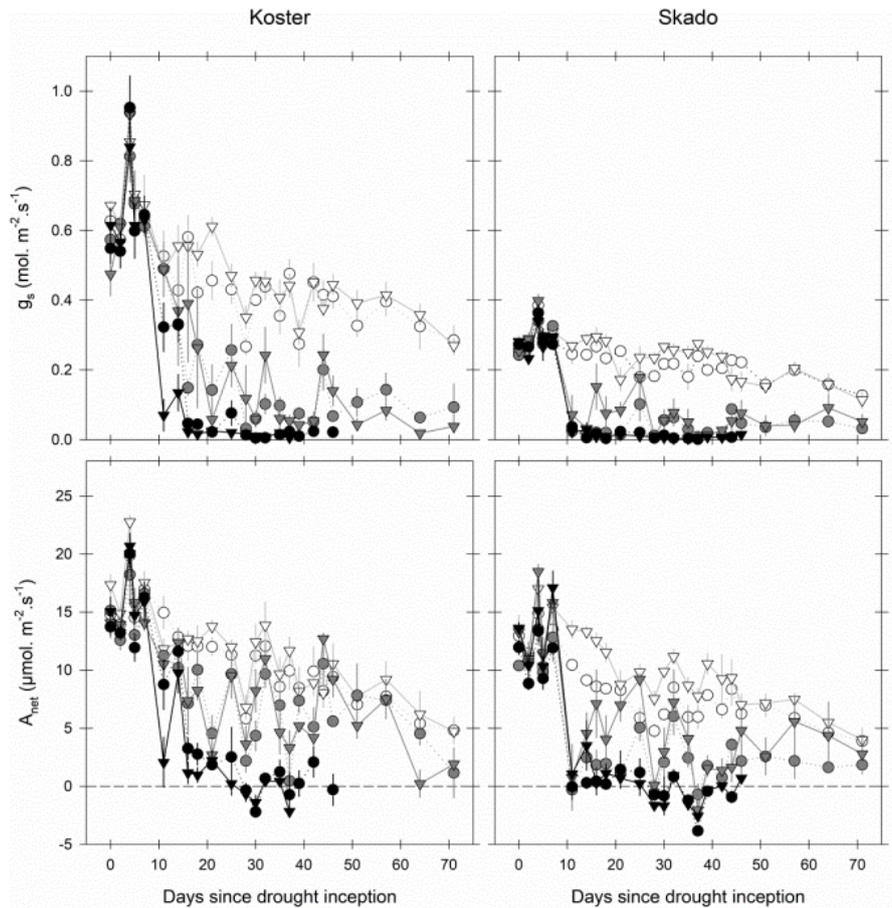
373 Pre-drought A_{\max} in the low-N treatment was higher in ‘Koster’ than in ‘Skado’ while there
 374 was no genotypic difference for V_{cmax} and J_{\max} (Table 2, Sup. Fig. 1); photosynthetic
 375 parameters were significantly increased by N addition only in ‘Skado’ (Table 2; Sup. Fig. 1).
 376 Under well-watered conditions, A_{net} was overall higher in ‘Koster’ during the course of the
 377 experiment in both N treatments ($P < 0.001$) while N supply had a significant and positive
 378 effect on A_{net} only in ‘Skado’ ($P < 0.001$) (Fig. 2). The same trends were overall observed for
 379 g_s , ‘Koster’ exhibiting much higher values than ‘Skado’ ($P < 0.001$ for both N treatments),
 380 but N supply had a positive effect in both genotypes ($P = 0.025$ for ‘Koster’ and $P = 0.014$ for
 381 ‘Skado’).

382
 383 **Table 2.** Photosynthetic parameters derived from A-Ci and A-Light curves for the two poplar genotypes (n = 5 per treatment,
 384 means \pm SE). Values were obtained on well-watered saplings before drought onset. A_{\max} , maximum light-saturating net CO₂
 385 assimilation rate; V_{cmax} , maximum carboxylation rate; J_{\max} , maximum rate of electron transport. Indications under bracket
 386 indicate the effect of N-fertilization; ns, not significant; * 0.05 < P < 0.01; ** 0.01 < P < 0.001.

	A_{\max} ($\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$)	V_{cmax} ($\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$)	J_{\max} ($\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$)
<i>‘Koster’</i>			
Low-N	21.7 \pm 1.2	80.2 \pm 6.7	143.4 \pm 7.1
High-N	20.8 \pm 3.7 (ns)	92.3 \pm 14.2 (ns)	166.3 \pm 15.9 (ns)
<i>‘Skado’</i>			
Low-N	14.2 \pm 0.3	80.2 \pm 8.0	129.7 \pm 8.4
High-N	18.8 \pm 2.1 (*)	108.4 \pm 6.9 (*)	168.4 \pm 9.1 (**)

387
 388 In droughted plants, A_{net} and g_s started to drop after 197pprox.. 10 d once SWC had
 389 dropped below 25% (197pprox.. 40% of field capacity, Fig. 1 & 2). Under moderate water
 390 deficit, gas exchange rates then oscillated at intermediate values (Fig. 2). ‘Koster’ was less
 391 impacted than ‘Skado’ (32% and 34% vs. 71% and 60% for A_{net} in Low-N and High-N
 392 treatments, respectively; 64 % and 64 % vs. 82 % and 72 % for g_s in Low-N and High-N
 393 treatments, respectively) and therefore still exhibited higher gas exchange rates over the

394 course of the experiment ($P < 0.001$) (Fig. 2). Nitrogen supply had a significant and positive
395 effect on gas exchange rates only in ‘Skado’ ($P = 0.004$ for A_{net} and $P = 0.049$ for g_s) (Fig. 2).
396 Under severe water deficit, gas exchange rates reached minimum values and N-fertilization
397 had variable effects over the course of the experiment (interaction $P < 0.034$, Fig. 2). ‘Skado’
398 reached minimum baseline values at a more rapid pace than ‘Koster’ (estimated 5% of
399 maximum A_{net} at 9 d vs. 11 d post-drought initiation for ‘Skado’ Low-N and High-N
400 treatments, respectively; 23 d vs. 19 d post-drought initiation for ‘Koster’ Low-N and High-N
401 treatments, respectively) (Fig. 2, Sup. Fig. 2). The correspondence between the dates of gas
402 exchange cessation and the dates of growth cessation differed between genotypes. The slow-
403 growing genotype ‘Koster’ exhibited positive carbon safety margins (2.7 vs. 2.0 days for
404 Low-N and High-N treatments, respectively) indicating that growth cessation had occurred
405 before gas exchange cessation; in contrast, the fast-growing genotype ‘Skado’ exhibited
406 negative carbon safety margins (-4.6 vs. -3.8 days for Low-N and High-N treatments,
407 respectively) indicating that gas exchange cessation had occurred before growth cessation.

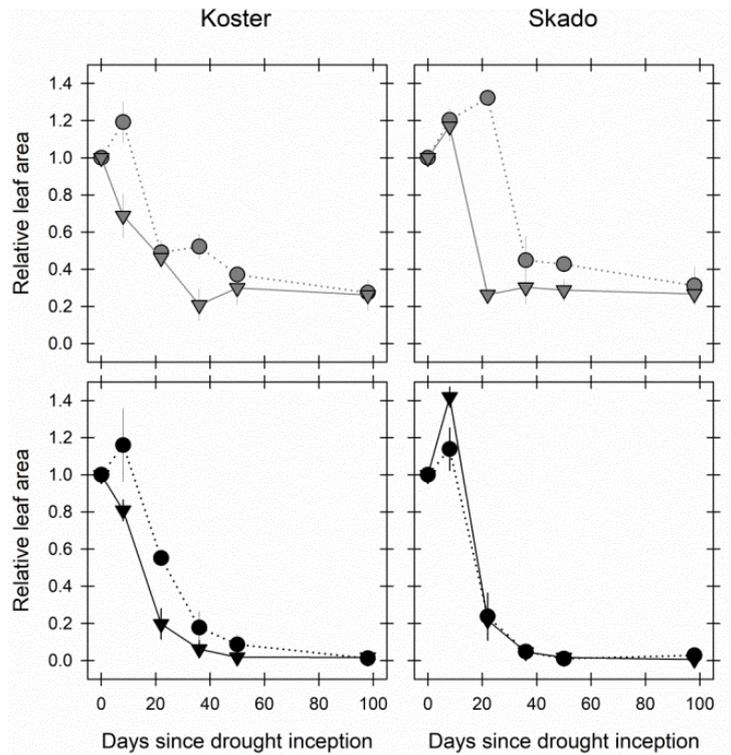


408

409 **Figure 2.** Time course of leaf gas exchange (n = 5) for the two poplar genotypes ‘Koster’ and ‘Skado’. Circles and dotted
 410 lines, Low-N treatment; triangles and solid lines, High-N treatment. White symbols, well-watered; grey symbols, moderate
 411 water deficit; black symbols, severe water deficit. Error bars represent standard errors. The horizontal dashed line indicates
 412 zero assimilation.

413

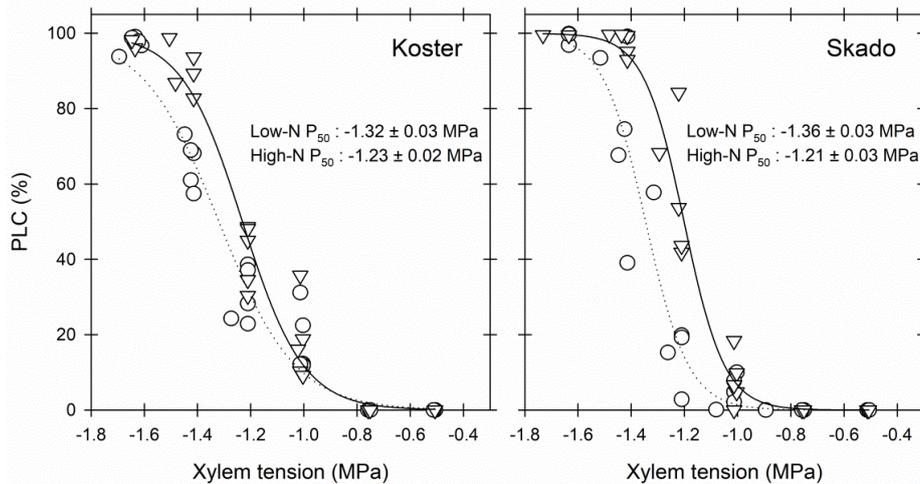
414 Leaf shedding occurred rapidly in droughted plants (Fig. 3). Under moderate water
 415 deficit, total leaf area declined progressively before eventually stabilizing at approx. 30%
 416 of control plants in both genotypes (Fig. 3); interestingly, the relative decline in total leaf area
 417 was faster in fertilized trees of both genotypes (Fig. 3). Under severe water deficit, total leaf
 418 area declined until it reached zero values (Fig. 3); the tendency of N addition to accelerate leaf
 419 shedding was however only visible in ‘Koster’ (Fig. 3).



420
 421 **Figure 3.** Time course of total leaf area (n = 5) under moderate water deficit (grey symbols) or severe water deficit (black
 422 symbols) relative to well-watered control condition for the two poplar genotypes ‘Koster’ and ‘Skado’. Values are computed
 423 relative to the respective N treatment (Low-N vs. High-N). Circles and dotted lines, Low-N treatment; triangles and solid
 424 lines, High-N treatment. Error bars represent standard errors.
 425

426 *Stem hydraulics and necrosis*

427 Pre-drought vulnerability curves indicated that both genotypes were equally resistant to
 428 cavitation. Both genotypes responded significantly to N supply ($P < 0.017$), trees from the
 429 High-N treatment being more vulnerable (Fig. 4).



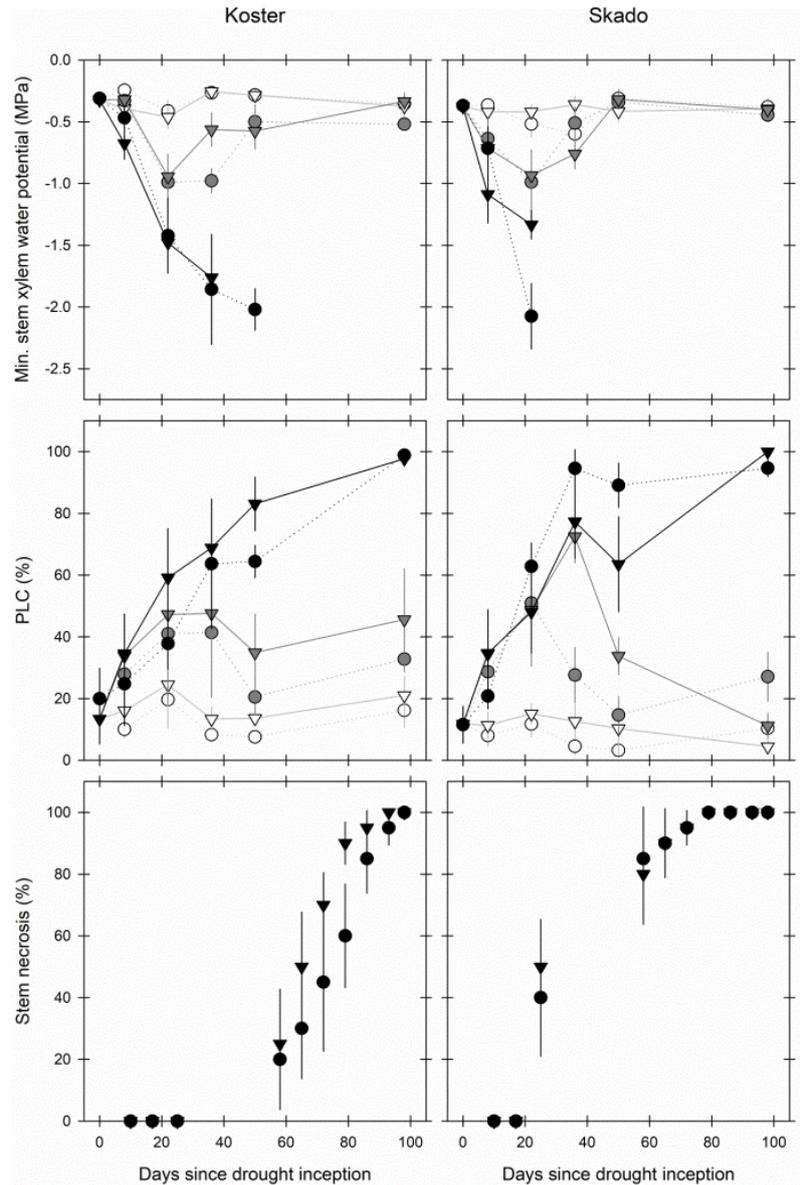
430
 431 **Figure 4.** Average stem vulnerability curves before drought initiation (t_0) for the two poplar genotypes 'Koster' and 'Skado'.
 432 Circles and dotted lines, Low-N treatment; triangles and solid lines, High-N treatment. PLC, percent loss of hydraulic
 433 conductance.

434

435 Midday xylem water potential ($\Psi_{x-\min}$) was not significantly affected by N supply,
 436 irrespective of the watering regime and the genotype (Fig. 5). Under well-watered conditions,
 437 native PLC was maintained at baseline values between 10 and 20% in both genotypes and was
 438 not significantly affected by N supply (Fig. 5), in line with values of $\Psi_{x-\min}$ remaining close to
 439 or above -0.5 Mpa during the whole experiment (Fig. 5). Under moderate water deficit, $\Psi_{x-\min}$
 440 reached low peak values between t_2 and t_3 around -1 Mpa before getting back to higher values
 441 similar to well-watered plants (Fig. 5). In line with this, native PLC increased to intermediate
 442 values, especially between t_2 and t_4 (Fig. 5). Genotypes showed comparable PLC and N
 443 supply had no significant effect over the course of the experiment (Fig. 5). Under severe water
 444 deficit, $\Psi_{x-\min}$ dropped progressively as drought increased (Fig. 5) and native PLC increased
 445 until the end of the experiment in both genotypes reaching more than 90% at t_5 (Fig. 5).
 446 Genotypes still showed comparable PLC values and N supply had no significant effect,
 447 although there was a significant date \times N interaction in 'Skado' ($P < 0.001$, Fig. 5).

448

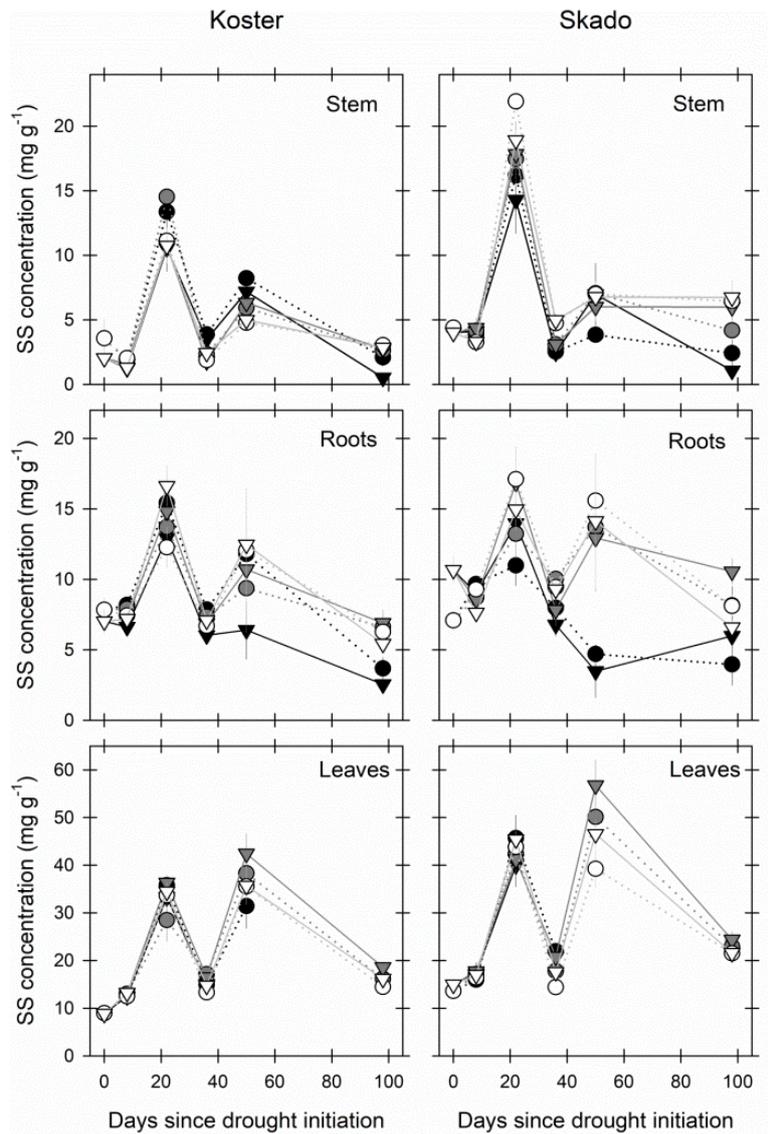
449 Stem necrosis occurred only under severe water deficit. Necrotic symptoms appeared
 450 earlier in ‘Skado’ than in ‘Koster’ but progressed steadily towards 90-100% at t_5 (Fig. 5).
 451 Nitrogen fertilization had a significant effect in ‘Koster’ only ($P = 0.041$), saplings from the
 452 High-N treatment showing earlier necrosis (Fig. 5).



453
 454 **Figure 5.** Time course of minimum stem water potential (Ψ_{x-min} , $n = 5$), percent loss of hydraulic conductance (PLC, $n = 5$)
 455 and necrosis ($n = 5$) for the two poplar genotypes ‘Koster’ and ‘Skado’. Circles and dotted lines, Low-N treatment; triangles
 456 and solid lines, High-N treatment. White symbols, well-watered; grey symbols, moderate water deficit; black symbols, severe
 457 water deficit. Error bars represent standard errors. Missing values for Ψ_{x-min} under severe water deficit (t_4 and t_5) were due to
 458 the absence of sufficient leaf material (leaf shedding).
 459

460 *Non-structural carbohydrates*

461 SS concentrations were highly variable depending on sampling dates but did not show any
462 clear temporal trend (Fig. 6). Under moderate water deficit, SS concentrations were not
463 significantly different from SS concentrations in control plants over the course of the
464 experiment ($P > 0.294$; Fig. 6). Under severe water deficit, SS concentrations in the roots of
465 “Koster” (High-N treatment) and “Skado” (Low-N treatment) were significantly different
466 from SS concentrations in control plants over the course of the experiment ($P = 0.044$ and $P =$
467 0.002 , respectively), but this was mainly due to lower values at t_4 and to a lesser extent at t_5
468 (Fig. 6). There was no significant effect of N supply on SS concentration irrespective of the
469 watering regime, the compartment and the genotype (Fig. 6).



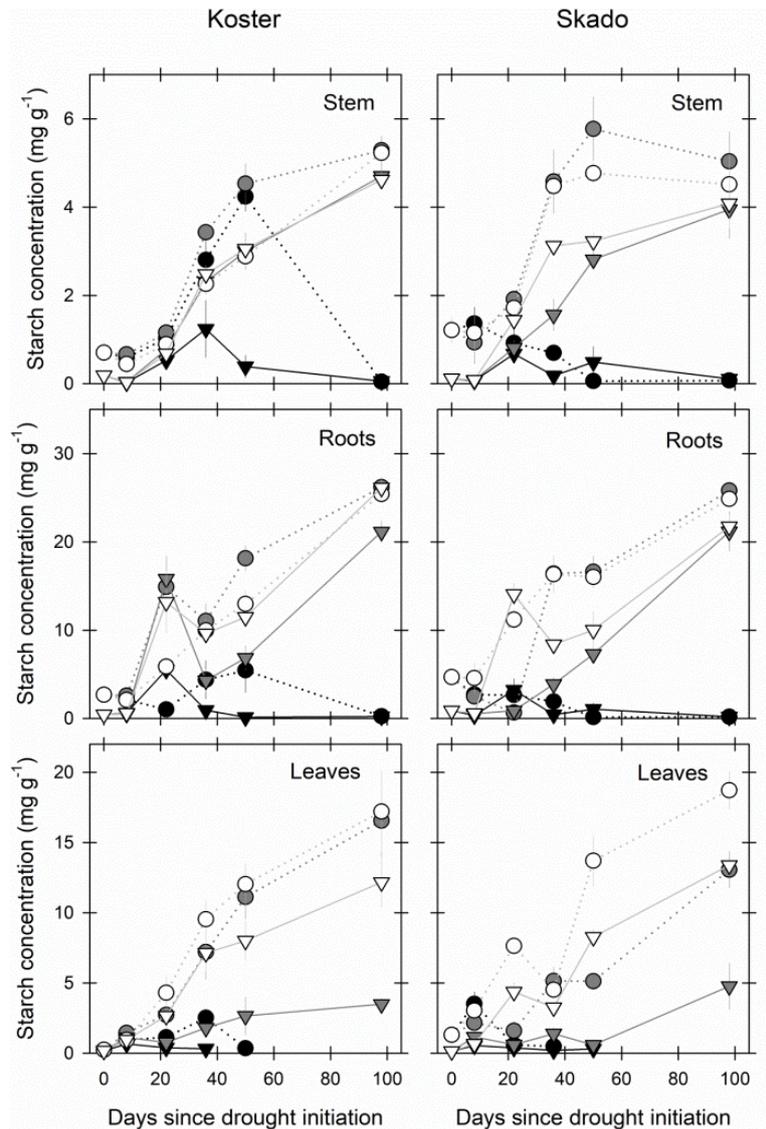
470

471 **Figure 6.** Time course of soluble sugars (SS) concentrations (n = 5) for the two poplar genotypes ‘Koster’ and ‘Skado’ in the
 472 main organs. Circles and dotted lines, Low-N treatment; triangles and solid lines, High-N treatment. White symbols, well-
 473 watered; grey symbols, moderate water deficit; black symbols, severe water deficit. Error bars represent standard errors.
 474 Missing values for the leaf compartment under severe water deficit (t_4 and t_5) were due to insufficient leaf material because of
 475 leaf shedding.

476

477

478 Starch concentrations increased with time under control and moderate water deficit
479 conditions irrespective of the N treatment, the compartment and the genotype (Fig. 7); the
480 relative contribution of St to whole-plant NSCs thus increased with time, on average from 7
481 and 9% at t_0 for “Koster” and “Skado”, respectively, to 65 and 52% at t_5 , respectively (Fig.
482 7). Under control conditions, N addition decreased St concentration in all compartments in
483 “Skado” while in “Koster” the effect was only significant in leaves (Fig. 7). The effects of
484 moderate water deficit on St depended clearly on both N supply and genotypes. Under Low-
485 N, moderate drought increased St in the stem and roots of “Koster” ($P = 0.008$ and 0.002 ,
486 respectively) while leaves did not respond significantly (Fig. 7); in contrast, moderate drought
487 had no significant effect on stem and roots of “Skado” but leaves exhibited lower St
488 concentrations ($P < 0.001$; Fig. 7). Under High-N, moderate drought had no significant effect
489 on stem and roots of “Koster” but decreased St in leaves ($P < 0.001$; Fig. 7); in contrast,
490 moderate drought decreased St in all organs in “Skado” ($P < 0.018$; Fig. 7). In contrast to
491 well-watered and moderate water deficit, St concentrations under severe water deficit
492 decreased between t_0 and t_5 ultimately reaching near-zero values (Fig.7). The temporal
493 dynamic was however distinct between genotypes, ‘Koster’ showing a transient increase in
494 starch in woody tissues, especially in the Low-N treatment between t_3 and t_4 , while this
495 pattern could not be observed in ‘Skado’ (Fig. 7). In “Koster”, N supply had a significant
496 effect only in stem ($P = 0.002$), mainly because of the transient increase observed between t_3
497 and t_4 in the Low-N treatment (Fig. 7). In “Skado”, the effect of N supply was significant
498 only in leaves ($P = 0.004$) while a significant interaction date \times N supply was recorded for
499 stem and roots ($P = 0.001$ and 0.003 , respectively) (Fig. 7).



500

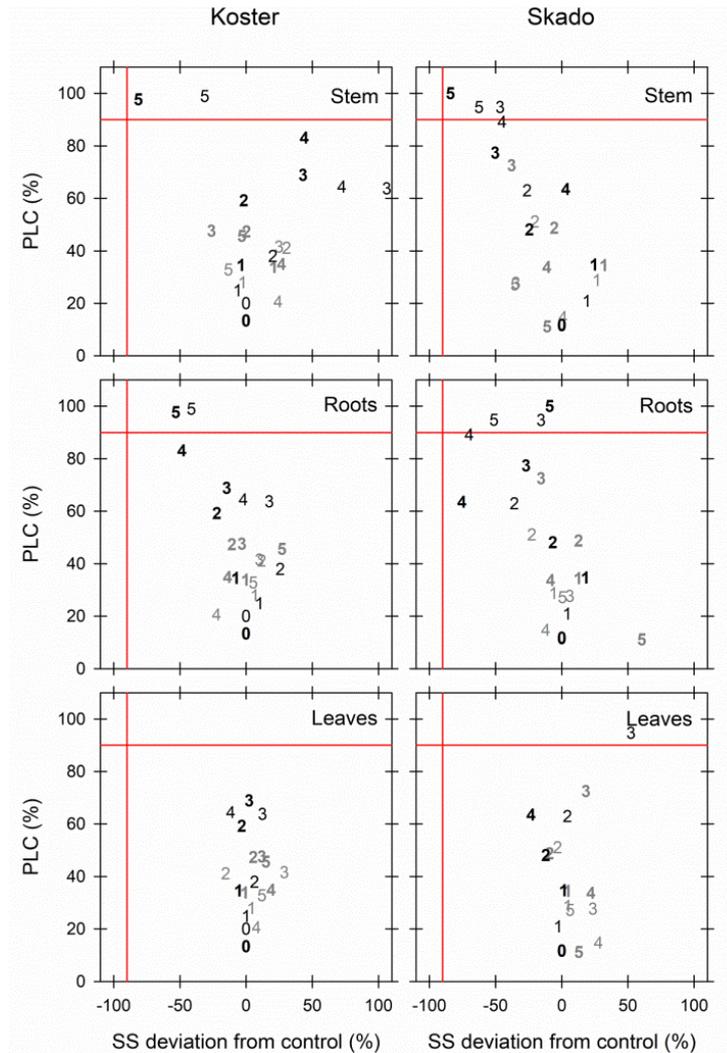
501 **Figure 7.** Time course of starch concentrations (n = 5) for the two poplar genotypes ‘Koster’ and ‘Skado’ in the main organs.
 502 Circles and dotted lines, Low-N treatment; triangles and solid lines, High-N treatment. White symbols, well-watered; grey
 503 symbols, moderate water deficit; black symbols, severe water deficit. Error bars represent standard errors. Missing values for
 504 the leaf compartment under severe water deficit (t₄ and t₅) were due to insufficient leaf material because of leaf shedding.

505

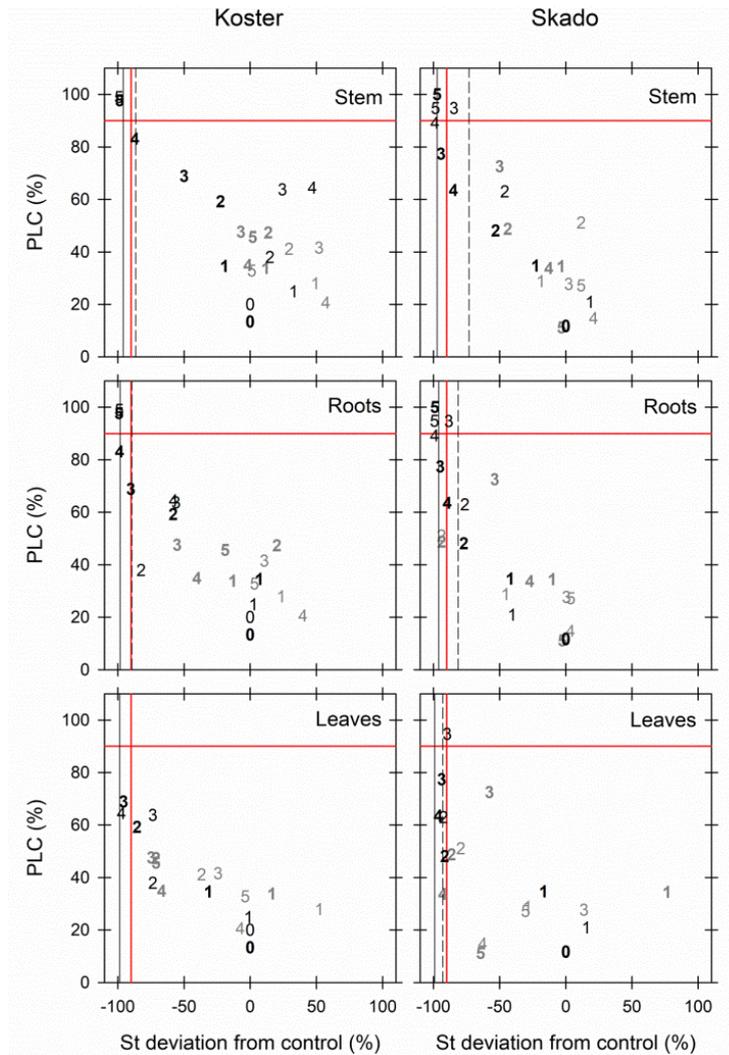
506 *Covariation between hydraulic failure and NSC deviation from control under severe water*
 507 *deficit*

508 Plotting PLC as a function of NSC deviation from control revealed the concurrent dynamics
 509 of hydraulic failure and NSC depletion under severe drought (Fig. 8 & 9). Overall, SS were
 510 not much responsive to drought, especially in leaves (Fig. 8). In all cases, SS deviation from
 511 control never exceeded 85% even when PLC indicated hydraulic failure (Fig. 8). Starch was

512 much more responsive to drought and deviation from control values was progressive and
 513 coincided with progressive embolism (Fig. 9). Starch depletion (*i.e.* decrease below initial t_0
 514 values) was only effective in the final stages of drought but at the time of complete hydraulic
 515 failure, NSC deviation from control ranged between -98.7 and -99.1% in ‘Koster’ and
 516 between -97.3 and -99.2% in ‘‘Skado’’ (Fig. 9).



517
 518 **Figure 8.** Temporal dynamics of stem percent loss of hydraulic conductance (PLC, $n = 5$) as a function of soluble sugars (SS)
 519 deviation from control ($n = 5$) in response to drought for the two poplar genotypes ‘Koster’ and ‘Skado’ in the main organs.
 520 Numbers represent the sampling dates during the drought experiment (t_0 - t_5 , see Materials and Methods section for additional
 521 information). Grey symbols, moderate water deficit; black symbols, severe water deficit. Not bold, Low-N treatment; bold
 522 High-N treatment. Red lines indicate 90% thresholds and define the zone of co-occurrence between hydraulic failure and
 523 carbon starvation (Adams *et al.* 2017). Normalized deviation values from control were calculated as the difference between
 524 the treatment value and the control value divided by the control value. Missing values for the leaf compartment (t_4 and t_5)
 525 were due to insufficient leaf material because of leaf shedding.



526

527 **Figure 9.** Temporal dynamics of stem percent loss of hydraulic conductance (PLC, $n = 5$) as a function of starch (St)
 528 deviation from control ($n = 5$) in response to drought for the two poplar genotypes ‘Koster’ and ‘Skado’. Numbers represent
 529 the sampling dates during the drought experiment (t_0 - t_5 , see Materials and Methods section for additional information). Grey
 530 symbols, moderate water deficit; black symbols, severe water deficit. Not bold, Low-N treatment; bold, High-N treatment.
 531 Red lines indicate 90% thresholds and define the zone of co-occurrence between hydraulic failure and carbon starvation
 532 (Adams et al. 2017). Black lines indicate thresholds corresponding to effective St depletion as compared to initial t_0 values
 533 (dotted lines, Low-N; solid lines, High-N).

534

535 Discussion

536 *Dynamics of hydraulic failure and NSC concentrations under contrasting drought intensities*

537 The contrasting drought treatments applied in our experiment had contrasting effects on tree
 538 water and carbon balance. Moderately droughted saplings only showed intermediate stem

539 PLC, had intermediate leaf gas exchange, kept growing although slowly for most of the
540 experiment and remained apparently healthy (i.e. no necrotic symptoms) in spite of important
541 leaf shedding during the first stages of drought establishment which probably enabled long-
542 term acclimation. In contrast, severely droughted saplings rapidly ceased leaf gas exchange,
543 stopped growing and progressively reached the point of hydraulic failure. Although we did
544 not directly address mortality in our experiment by rewatering droughted plants and
545 evaluating post-drought recovery, we believe that saplings under severe drought had reached
546 the point of death by the end of the experiment for the following reasons. First, saplings
547 exhibited more than 95% loss in stem hydraulic conductivity. The hydraulic threshold to
548 mortality in Angiosperms is thought to be close to 90% (Brodribb & Cochard, 2009; Urli *et*
549 *al.*, 2013) and dehydration experiments on young potted poplars have indicated close
550 agreement between this threshold and mortality rates (Barigah *et al.*, 2013a). Second, stems
551 and most importantly buds of both genotypes exhibited complete necrosis by the end of the
552 experiment. The maintenance of bud integrity is critical to drought survival, especially in
553 resprouting species such as poplars. Comparable drought experiments on poplars saplings
554 have shown that buds ceased metabolic activity and were completely dead after 60 days of
555 irrigation cessation, which coincided with complete stem hydraulic failure (Barigah *et al.*,
556 2013b). Stem resprouting in our experiment was therefore unlikely. Last, root biomass was
557 drastically reduced at the end of the experiment because of extensive fine root decomposition,
558 and both coarse roots and fine roots were completely dark-coloured suggesting that
559 resprouting from roots was also unlikely (Wiley *et al.*, 2017). We therefore consider hereafter
560 that our moderate drought treatment corresponded to a non-lethal drought while our severe
561 drought treatment corresponded to a lethal drought.

562 Non-lethal drought had marginal effects on NSC dynamics. Storage function in
563 perennial tissues was maintained as St concentrations increased with time and were

564 comparable to control plants at the end of the 98-days drought experiment. Coordinated
565 adjustments between C supply (*e.g.* reduced net CO₂ assimilation rate, reduced leaf area
566 through leaf shedding) and C demand (reduced growth) probably helped in maintaining the
567 relative homeostasis observed (Klein *et al.*, 2014). Drought effects on leaf NSC were slightly
568 different. St concentrations also increased with time but tended to be reduced as compared to
569 control plants. St reduction in leaves but not in perennial compartments in response to drought
570 has already been reported in other fast-growing species such as eucalypts (Mitchell *et al.*,
571 2013). However, since we did not observe a concomitant increase in leaf SS, leaf St depletion
572 in our case was probably not directly involved in leaf osmotic adjustment. On the other hand,
573 drought frequently inhibits mitochondrial respiration at the root and whole-plant level, while
574 the effects on mature leaves are much more variable (Atkin & Macherel, 2009). Findings on
575 two eucalypt species have confirmed that leaf dark respiration remained unchanged under
576 drought, although net CO₂ assimilation rates were greatly reduced (Mitchell *et al.*, 2013). The
577 ongoing respiratory demand of mature leaves may therefore explain why storage tended to be
578 reduced in leaves in response to non-lethal drought in contrast to woody compartments.

579 In contrast to non-lethal drought, lethal drought led to massive NSC depletion in both
580 above-ground and below-ground perennial compartments, with particularly high deviation
581 values from controls (-87 to -95% at the whole plant level) as compared to those compiled in
582 Adams *et al.* (2017). Conclusions relative to leaves were hampered by leaf shedding that had
583 occurred before the final drought stages. Reduced NSC at mortality is not universal and seems
584 more common in Gymnosperms than Angiosperms (see Adams *et al.*, 2017 for a multi-
585 experiment analysis), possibly because of the wider hydraulic safety margins found in
586 Gymnosperms relative to Angiosperms (Choat *et al.*, 2012; Johnson *et al.*, 2012).
587 Conservative hydraulic regulation of water status combined with low-intensity/long duration
588 water deficit are also thought to promote carbohydrate depletion (Mitchell *et al.*, 2013;

589 Sevanto *et al.*, 2014). Our findings demonstrate, however, that fast-growing, highly
590 vulnerable Angiosperm species with small hydraulic safety margins such as poplars (Fichot *et*
591 *al.*, 2015) can also exhibit rapid, severe drought-induced NSC depletion at mortality. This also
592 challenges the idea that young potted seedlings or saplings are more prone to die quickly from
593 hydraulic failure because of limited root volume and limited access to water (Adams *et al.*,
594 2017). Allocation, storage and remobilization processes under stress in young saplings are
595 presumably different from those in mature trees, although direct comparisons remain scarce
596 and challenging (Hartmann *et al.*, 2018; Li *et al.*, 2018). Smaller, younger, plants are likely to
597 have access to smaller pools of NSC as compared to mature trees and may be more prone to
598 fast carbohydrate depletion, especially pioneering fast-growing species with a high C demand
599 such as poplars.

600 Although severely depleted, NSC did not reach zero values at mortality. Root NSC
601 were in the range of 2.8-4.7 mg.g⁻¹ and were systematically higher than stem NSC that were
602 in the range of 0.6-2.5 mg.g⁻¹. Although direct comparisons of absolute NSC concentrations
603 between studies should be made with caution (Quentin *et al.*, 2015), these values fit well with
604 other reports including poplars (Galvez *et al.*, 2013; Wiley *et al.*, 2017). Incomplete
605 carbohydrate depletion at mortality has already been reported in response to lethal drought
606 (Galiano *et al.*, 2011; Adams *et al.*, 2013; Galvez *et al.*, 2013; Hartmann *et al.*, 2013a,b;
607 Mitchell *et al.*, 2013; Sevanto *et al.*, 2014; Dai *et al.*, 2017). Other studies only manipulating
608 tree carbon balance through reduced atmospheric CO₂ or shading, without altering xylem
609 water transport, have also reported non-zero NSC concentrations at mortality indicating that
610 carbon starvation can actually occur without complete NSC exhaustion (Hartmann *et al.*,
611 2013a; Sevanto *et al.*, 2014; Wiley *et al.*, 2017). Our findings suggest that carbon starvation
612 co-occurred with xylem hydraulic failure during drought-induced tree mortality and confirm

613 the idea of persisting minimum reserve thresholds that may vary depending on organs
614 (Hartmann *et al.*, 2013b; Wiley *et al.*, 2017).

615 Non-zero NSC values at mortality were mostly explained by remaining SS.
616 Incomplete SS depletion would be compatible with the maintenance of a refractory
617 carbohydrate pool involved in non-metabolic processes such as the regulation of cell osmotic
618 balance (Adams *et al.*, 2013). In contrast, St was consistently and almost completely depleted
619 at mortality in both roots and stems (-97 to -99% deviation from controls) and could not be
620 detected in a few individual replicates indicating that complete St depletion did occur. Leaves,
621 when still present, also suffered important St depletion at the stage preceding mortality (-89 to
622 -97% deviation from controls). Shade-induced carbon stress yielded similar results in aspen
623 (*Populus tremuloides* Michx.), St showing complete exhaustion while SS remained
624 substantially above zero (Wiley *et al.*, 2017), suggesting that St depletion may be seen as a
625 general hallmark of carbon starvation under both non-drought and drought conditions, at least
626 in poplars. The effects of lethal drought on St concentrations in other species are highly
627 variable (Hartmann *et al.*, 2013 a, b; Mitchell *et al.*, 2013; Adams *et al.*, 2013; Dickman *et al.*,
628 2015; Piper *et al.*, 2016; Blackman *et al.*, 2019) but to our knowledge our study is the first one
629 to report such massive starch depletion. Differences in experimental conditions among
630 studies, especially the timing of drought progression, may also partly explain the diversity of
631 responses found in the literature. Fast drought generally promotes hydraulic dysfunction and
632 phloem transport failure thereby limiting NSC access and consumption during drought
633 (Hartmann *et al.*, 2013a; Sevanto *et al.* 2014). Surprisingly, although the timing of our lethal
634 drought treatment was consistent with other drought experiments (e.g. Mitchel *et al.*, 2013;
635 Sevanto *et al.*, 2014; Blackmann *et al.*, 2019) and despite the fact that mortality coincided
636 with xylem hydraulic failure, the huge and consistent starch depletion we observed among
637 organs suggests that St remained accessible for metabolism during most of our experiment.

638 Drought-induced changes in NSC are typically quantified either as the percent change
639 relative to pre-drought conditions (e.g. Mitchell *et al.*, 2013, Sevanto *et al.*, 2014, Dickman *et*
640 *al.*, 2015) or as the percent deviation from control treatment at the time of mortality (e.g.
641 Adams *et al.*, 2017). The comparison of post-drought to pre-drought conditions gives an
642 overview of NSC dynamics over the course of the experiment such as whether NSC have
643 been used or stored, processes that are not directly visible when using NSC deviation from
644 control at one time. Indeed, negative values of NSC deviation do not necessarily reflect NSC
645 depletion with time *per se* since large deviations actually can be entirely driven by large
646 differences between control and treated trees without NSC decrease in time (for instance,
647 increased storage in control trees *vs.* constant basal value in treated trees). In their meta-
648 analysis, Adams *et al.*, (2017) noted that the degree and direction of change from pre-drought
649 to mortality were not always in agreement with NSC deviation from control, especially in
650 Angiosperms, then using NSC deviation as the main metric for evaluating the reduction in
651 NSC related to carbon starvation (see additional discussion in Adams *et al.*, 2017). As both
652 expressions actually provide different information on NSC dynamics, we believe however
653 that both should be combined to infer on the physiological relevance of NSC dynamics. By
654 expanding the framework of Adams *et al.*, (2017) to a dynamic context at the individual level
655 (from drought onset to mortality), we showed that NSC deviation from control, especially the
656 most responsive fraction St , coincided with hydraulic dysfunction and that St depletion did
657 occur in the final stages of lethal drought. Although our study was not strictly designed to test
658 whether carbon starvation is a direct cause of mortality during drought, the tight covariation
659 observed between NSC deviation from control, NSC depletion and hydraulic failure as lethal
660 drought progressed corroborates the fact that carbon starvation may act in parallel of
661 hydraulic failure, at least in some species.

662

663 *N-induced adjustments in xylem hydraulics, NSC and interactive effects with drought*

664 N addition increased xylem vulnerability to cavitation in agreement with previous reports
665 (Harvey & van den Driessche, 1997, 1999; Hacke *et al.*, 2010). Although not addressed in our
666 study, such phenotypic adjustments were likely explained by xylem ultrastructural
667 acclimation underpinned by N-induced changes in the transcriptome of developing xylem
668 (Plavcová *et al.*, 2013a). However, contrary to our expectations, increased vulnerability to
669 cavitation did not translate into significantly faster hydraulic failure as drought progressed.
670 The amplitude of phenotypic plasticity we observed for P_{50} was low (0.10 to 0.15 Mpa) but
671 comparable to previous works (Harvey & van den Driessche, 1997, 1999; Hacke *et al.*, 2010;
672 Plavcová *et al.*, 2013a) and in line with the idea that phenotypic plasticity for cavitation
673 resistance remains somewhat limited (Lamy *et al.*, 2014; Fichot *et al.*, 2015). Small N-
674 induced variations in P_{50} may therefore partly explain why N-fertilization had no recordable
675 effect on the dynamics of hydraulic dysfunction. A second reason might relate to leaf
676 shedding. Early leaf shedding, as observed in our experiment, is common for drought-
677 sensitive riparian species such as poplars (Rood *et al.*, 2000; Giovannelli *et al.*, 2007; Galvez
678 *et al.*, 2011; Barigah *et al.*, 2013b). Interestingly, the relative decline in total leaf area tended
679 to be faster in fertilized trees. Therefore, reducing the transpiring demand may have partly
680 helped buffering Ψ_{x-min} thereby compensating for the higher vulnerability to cavitation.
681 Altogether, our findings indicate that morphological adjustments such as modifications of the
682 leaf transpiring area to sapwood conducting area ratio are prevalent for the adjustment of the
683 hydraulic system (Martínez-Vilalta *et al.*, 2009) and have the potential to buffer limited
684 environmental-induced variations of vulnerability to cavitation at the individual level.

685 N addition had no effect on SS concentrations regardless of organs and water
686 availability. In contrast, N addition generally decreased St concentrations, especially under
687 control and non-lethal drought conditions, probably reflecting increased carbohydrate

688 allocation to support increased growth and associated metabolic costs such as respiration (Li
689 *et al.*, 2015). These findings contrast with a recent meta-analysis showing that N addition
690 tends to increase SS in wood and to decrease SS in roots and leaves, especially in
691 Angiosperms, while St tends to be unaffected (Li *et al.*, 2018). As St concentrations were
692 generally lower for the High-N/non-lethal drought treatment as compared to control and Low-
693 N/non-lethal drought treatments, this suggest that higher N availability has the potential to
694 strengthen the negative effects of long-term moderate drought on C storage. Although not
695 tested in our experiment, this may predispose trees to higher risks of carbon starvation in case
696 of subsequent droughts that are severe enough to induce NSC depletion.

697 The effect of N addition on St concentrations under lethal drought conditions was less
698 clear although transitorily notable in the stem and roots of the genotype “Koster”, N addition
699 also decreasing storage. The concurrent dynamics of PLC and St deviation remained however
700 poorly affected by N addition (with the exception of “Koster” stem) and, most importantly,
701 St concentrations at mortality were not significantly different between N treatments
702 suggesting that N nutritional status had no profound effect on the mortality dynamics under
703 severe drought. One month of pre-drought N addition may not have been sufficient to
704 simulate a long-term high-N trajectory, although stem vulnerability to cavitation and St
705 concentrations in perennial organs were already altered at the time of drought initiation.
706 However, as the time to death depends on initial NSC concentrations (O’Brien *et al.*, 2014), it
707 is possible that the minor differences observed at the time of drought initiation for St
708 concentrations, in combination with low early season values, were not sufficient to produce a
709 detectable differential response. We also acknowledge that other nutrients such as phosphorus
710 or potassium have the potential to modulate drought responses, either alone or in combination
711 with others (*e.g.* Harvey & van den Driessche, 1997, 1999; Battie-Laclau *et al.*, 2014a, b;
712 Christina *et al.*, 2015), although nitrogen is the most limiting nutrient. Additional experiments

713 are clearly needed to test the separate and interactive effects of nutrients in a context of
714 drought-induced tree mortality.

715

716 *Relevance of genotypic variations*

717 Although being members of the same genus, the two hybrid genotypes studied had profound
718 genetic differences (*P. deltoides* × *P. nigra* cv. “Koster” vs. *P. trichocarpa* × *P.*
719 *maximowiczii* cv. “Skado”) that were initially expected to translate into different drought
720 response strategies. The genotypes however differed primarily in growth and leaf gas
721 exchange rates, but not in xylem hydraulics. “Skado” displayed a higher leaf area and was
722 intrinsically more productive than “Koster” as already reported (Verlinden *et al.*, 2015b),
723 total leaf area being the main driver of poplar juvenile growth (Marron *et al.*, 2005). As the
724 most productive genotype, “Skado” benefited most from N addition but also showed earlier
725 growth cessation in response to drought. In contrast, both genotypes showed similar
726 vulnerability to cavitation and comparable leaf-level water-use efficiency despite lower gas
727 exchange rates in “Skado” (Broeckx *et al.*, 2014a; Bloemen *et al.*, 2016). As NSCs represent
728 the balance between assimilation, metabolism, export and storage of carbon across different
729 source and sink tissues, genotypic variations were thus primarily reflected in NSC dynamics,
730 especially St, rather than in hydraulic dynamics.

731 A transient increase in St concentration was observed in the roots of “Koster” under
732 non-lethal drought condition, regardless of N availability, 216pprox.. 20 days after drought
733 initiation. Transient peaks in C compounds during early phases of drought are often
734 interpreted as a decoupling between source and sink activities such that early growth cessation
735 but continued (albeit lower) photosynthesis can lead to an accumulation of C compounds
736 (Hummel *et al.*, 2010; Muller *et al.*, 2011; Mitchell *et al.*, 2014). Of the two genotypes,

737 “Koster” exhibited the largest C safety margins, mainly because of delayed effects of
738 drought on net assimilation rates in comparison to “Skado”, which would be compatible with
739 the transient increase in St. It was however surprising that this increase was not observed in
740 the stem. Our estimations of C safety margins were indeed based on aboveground growth not
741 root growth. However, root growth has been shown to be less sensitive to drought than stem
742 growth in *Populus euphratica* (Bogeat-Triboulot *et al.*, 2007) which, if applicable, should
743 typically lead to smaller C safety margins in roots and should thus mitigate the increase in St
744 concentration. Besides the transient increase in St under non-lethal drought, St in the stem and
745 roots of “Koster” also showed a differential response to N addition under lethal drought.
746 Before dropping to near-zero values at the end of the experiment, an increase in St was thus
747 observed under Low-N until 217pprox.. 50 days while St remained at basal values under
748 High-N, differences between N treatments being of the same order in stem and roots (3.9 and
749 5.3 mg.g⁻¹ respectively). This transient differential response was not observed in “Skado”,
750 suggesting that the effects of N availability on drought responses are genotype-specific.
751 Further research evaluating at a high temporal resolution genetic variations in the levels of
752 (a)synchrony between aboveground and belowground growth cessation in relation to
753 photosynthesis and respiration will be valuable to get a comprehensive view of how important
754 within-species variation in NSC dynamics can be for drought responses under contrasting
755 stress intensities.

756

757 *Conclusions*

758 Our study provided a detailed picture of the concurrent dynamics of hydraulic dysfunction
759 and NSC contents under contrasting drought levels, and of how N availability might affect
760 these processes. Although poplars are among the most vulnerable woody plants to drought-
761 induced cavitation (Fichot *et al.*, 2015) and are as such expected to die primarily from xylem

762 hydraulic failure (Barigah *et al.*, 2013b), we showed that severe NSC depletion co-occurred
763 with hydraulic failure under short lethal drought. The tight relationship between progressive
764 starch depletion and xylem embolism strengthens the potential role of carbon starvation in
765 drought-induced tree mortality, at least in combination with hydraulic failure. Differences in
766 drought-response strategies between genotypes were primarily related to NSC dynamics but
767 were not as obvious as when comparing contrasting species, although the genotypes studied
768 were unrelated inter-specific hybrids. However, intraspecific variation in hydraulic traits such
769 as P_{50} can be substantial (Anderegg *et al.*, 2015), including in pure poplar species (Fichot *et*
770 *al.*, 2015; Guet *et al.*, 2015) although it remains unknown whether this can translate into
771 differences in time-to-death. Intraspecific variation in key traits related to C dynamics is
772 comparatively less studied. A larger scale phenotyping of plant dry-down time in combination
773 with key traits related to hydraulics and C dynamics would be thus valuable to evaluate the
774 ecological significance of genetic variation in drought-response strategies and how this might
775 be exploited in genetic selection for species of agronomic interest. Although higher N
776 availability did not affect strongly the dynamic of mortality processes under lethal drought,
777 owing in part to plastic adjustments, our findings suggest that higher N availability may
778 decrease C storage under non-lethal moderate drought possibly predisposing trees to higher
779 risks of carbon starvation, at least at a young age. Such long-term legacy effects on C balance
780 remain to be tested in a context of recurrent and/or lethal droughts and the transposition to
781 mature trees remains a great challenge. Finally, although the roles of nutrients on plant
782 physiology are generally well known, further research addressing their effects and their
783 interaction in space and time are clearly needed within the explicit framework of drought-
784 induced tree mortality.

785

786 **References**

787 *[Les références sont présentées p224]*

788 **Acknowledgements**

789 This research has received funding from the Région Centre-Val de Loire (project 2E-BioPop,
790 no. 2017-00116950). LB received a Ph.D. grant from the French ministry of higher education,
791 research and innovation.

792

793 **Author contributions**

794 RF and FB planned and designed the research. LB conducted the experiments. CVB, LM, and
795 AS helped with carbohydrate analyses. HC and TB helped with hydraulic measurements. LB,
796 CVB, ILJ, AD, LM, MFD and RF participated to data collection. LB and RF analysed the
797 data and wrote the first draft of the manuscript. All authors contributed to the final version of
798 the manuscript.

799 **List of supplementary material**

800 **Sup. Information.** Detailed procedure for the establishment of A-Ci and A-PPFD curves

801 **Sup. Fig. 1.** A-Ci and A-PPFD curves under control conditions for the two poplar genotypes
802 under Low-N (circles) and High-N treatments (triangles)

803 **Sup. Fig. 2.** Fitted model for the estimation of the point of zero photosynthesis under severe
804 drought in the two poplar genotypes under Low-N (circles) and High-N (triangles)

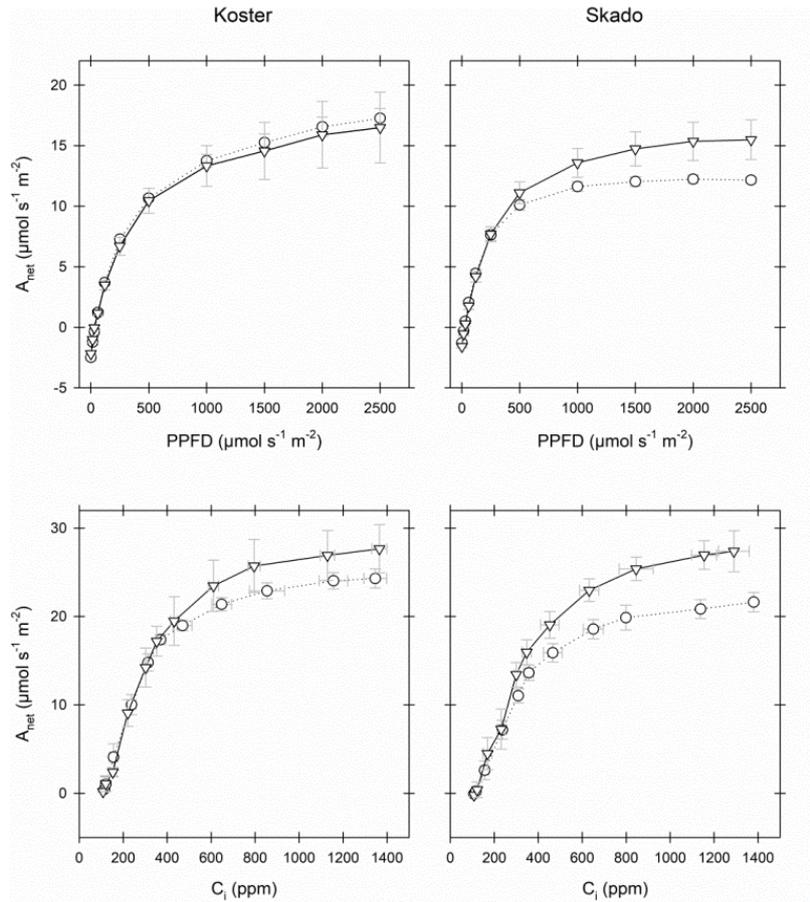
805

806 **Sup. Information.**

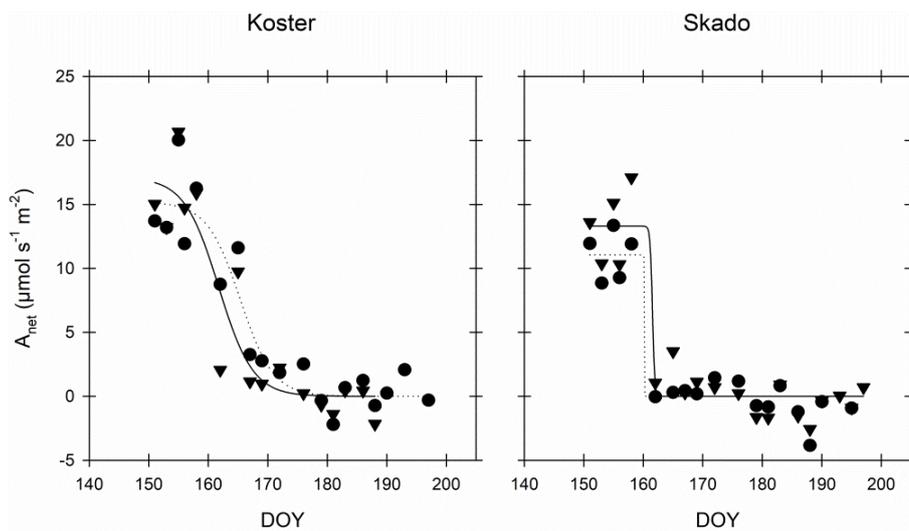
807 *Detailed procedure for the establishment of A-C_i and A-PPFD curves*

808 The response of leaf photosynthesis to varying light intensities (A-light curves) was obtained
809 by measuring leaf net assimilation rate at the following photosynthetic photon flux densities
810 (PPFD): 2500, 2000, 1500, 1000, 500, 250, 120, 60, 30, 15 and 0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Leaves were
811 first acclimated in the chamber at an ambient CO₂ concentration of 400 ppm before launching
812 the auto program once the net assimilation rate had stabilized. A minimum of 2 min of leaf
813 equilibration was set at each step before data were logged. All measurements were performed
814 at a constant block temperature of 25°C and a reference VPD close to 1kPa (1.28 ± 0.06 ,
815 mean \pm SE). A-light curves were then fitted and processed using the routine developed by
816 Lobo et al. (2013) and used to estimate the maximum rate of photosynthesis (A_{max}).

817 The response of leaf photosynthesis to varying intercellular CO₂ concentrations (A-C_i curves)
818 was obtained by measuring leaf net assimilation rate at the following external CO₂
819 concentrations: 400, 300, 250, 150, 100, 50, 500, 750, 1000, 1250 and 1500 ppm (Broeckx et
820 al. 2014). Measurements were performed at a saturating PPFD of 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Leaves
821 were first acclimated in the chamber at an ambient CO₂ concentration of 400 ppm for a
822 minimum of 10 min before launching the auto program once the net assimilation rate had
823 stabilized. Leaves were allowed to equilibrate for at least 3 min at each step before data were
824 logged. All measurements were performed at a constant block temperature of 25°C and a
825 reference VPD close to 1kPa (1.10 ± 0.05 , mean \pm SE). A-C_i curves were then fitted and
826 processed using the routine developed by Sharkey et al. (2007) based on the biochemical
827 photosynthesis model of Farquhar et al. (1980) and were used to estimate the maximum
828 carboxylation rate (V_{cmax} , $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$) and the maximum rate of electron transport (J_{max} ,
829 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$).



830
 831 **Figure S1.** A-Ci and A-PPFD curves under control conditions for the two poplar genotypes under Low-N (circles) and High-
 832 N treatments (triangles).
 833



834
 835 **Figure S2.** Fitted model for the estimation of the point of zero photosynthesis under severe drought in the two poplar
 836 genotypes under Low-N (circles) and High-N (triangles).
 837

7

CONCLUSION GÉNÉRALE, LIMITES ET PERSPECTIVES

L'objectif général de ma thèse était d'évaluer l'impact de la disponibilité en nutriments sur le fonctionnement hydrique et carboné de génotypes de peupliers dans des contextes de disponibilité en eau contrastés. Les expérimentations ont été menées à partir de deux dispositifs expérimentaux distincts et complémentaires faisant varier artificiellement l'apport en eau et en nutriments. Le premier dispositif, en pépinière, a permis d'aborder des aspects d'acclimatation dans un contexte de sécheresse modérée au champ, à des échelles variées de temps et d'espace et sur des caractères clés du fonctionnement hydrique et carboné de l'arbre comme la physiologie foliaire, la vulnérabilité à la cavitation ou encore l'architecture et les déterminants de la production de biomasse annuelle (**Chapitres 1, 2 et 3**). Le deuxième dispositif, en serre, a permis d'aborder les limites de fonctionnement et les mécanismes impliqués dans la mortalité dans un contexte de sécheresse sévère (**Chapitre 4**). Ces travaux ont été réalisés au sein de l'axe « Ecophysiologie » de l'équipe ARCHE du Laboratoire de Biologie des Ligneux et des Grandes Cultures, en collaboration avec l'unité expérimentale « Génétique et Biomasse Forestières » (GBFor) du centre INRA Centre-Val de Loire et l'unité mixte de recherche « Physiologie Intégrative de l'Arbre en Environnement Fluctuant » (PIAF) du centre INRA de Clermont-Ferrand. Dans cette partie, les résultats majeurs sont d'abord restitués de façon synthétique. Les limites de mon travail ainsi que plusieurs perspectives de recherche envisageables à court et moyen termes sont ensuite évoquées.

7.1. Résultats majeurs

7.1.1. Une disponibilité en nutriments plus importante augmente la croissance et l'efficacité d'utilisation de l'eau en conditions hydriques limitantes

Les peupliers font partie des essences ligneuses les plus sensibles à la sécheresse mais sont généralement très plastiques en réponse aux variations de l'environnement (Lefèvre *et al.*, 2015). Nos résultats ont confirmé une plasticité phénotypique importante pour la croissance,

le rendement et l'efficacité d'utilisation de l'eau en réponse à une disponibilité en nutriments et à une disponibilité en eau variable chez les quatre génotypes de peuplier étudiés (**Chapitre 1 et 3**). En conditions hydriques non limitantes, en pépinière, Dellinois et Skado présentaient les biomasses aériennes les plus importantes, suivis par Koster et enfin Jean Pourtet, et ce quelle que soit la modalité de disponibilité en nutriments (**Chapitre 1**). En serre, le génotype Skado présentait à nouveau une croissance et une production de biomasse totale plus élevée que Koster (**Chapitre 4**).

En conditions hydriques limitantes, la croissance était ralentie et la productivité des arbres amoindrie (-30% en moyenne sur les rendements en biomasse aérienne, **Chapitre 1**). Cependant, l'augmentation de la disponibilité en nutriments a amélioré la croissance chez les quatre génotypes (Zabek, 1995 ; **Chapitre 1 et 4**). Une plus forte disponibilité en azote a également retardé de plus de 20 jours l'arrêt de croissance des arbres soumis à un déficit hydrique modéré (**Chapitre 4**). Ces résultats sont contraires à certaines études (Jacobs *et al.*, 2004 ; Lloyd *et al.*, 2006) et suggèrent que l'augmentation de la disponibilité en nutriments n'était pas nécessairement un facteur prédisposant les arbres à une diminution de leur tolérance à la sécheresse, tout du moins pas sur le pas-de-temps et dans les conditions de sécheresse étudiés dans le cadre de cette thèse (**Chapitre 1**).

La diminution de disponibilité en eau et l'augmentation de la disponibilité en nutriments ont tous les deux augmenté l'efficacité d'utilisation de l'eau (WUE), les deux traitements combinés ayant généralement eu un effet synergique (**Chapitre 3**). Cependant, aucune corrélation n'a pu être établie entre croissance et WUE dans notre étude en accord avec des études précédentes (Rae *et al.*, 2004 ; Monclus *et al.*, 2005a,b, 2009 ; Bonhomme *et al.*, 2008 ; Fichot *et al.*, 2010 ; Toillon *et al.*, 2013a). Si l'augmentation de la disponibilité en nutriments en conditions hydriques limitantes a bien eu des effets positifs à la fois sur la croissance et WUE, cette relation positive provenait probablement davantage de

l'amélioration découplée des deux variables par des facteurs communs, comme par exemple la modulation de l'allocation du carbone aux compartiments aérien et souterrain (Pallardy & Rhoads, 1997). Les travaux réalisés précédemment sur peupliers ont en effet montré que l'amélioration de WUE n'était pas une composante directe de la tolérance à la sécheresse, même si elle peut en partie y contribuer (Monclus *et al.*, 2006 ; Fichot *et al.*, 2010 ; Chamaillard *et al.*, 2011).

7.1.2. Une disponibilité en nutriments plus importante n'augmente pas nécessairement les risques de dysfonctionnements hydrauliques

La vulnérabilité à la cavitation représente une limite physiologique à la circulation de la sève brute en phase liquide et peut être considérée comme un bon indicateur du niveau de tolérance à la sécheresse (Brodribb & Cochard, 2009 ; Barigah *et al.*, 2013b ; Urli *et al.*, 2013). Les résultats obtenus dans le cadre du **Chapitre 4** ont confirmé qu'une plus grande disponibilité en azote augmentait la vulnérabilité à la cavitation chez les deux géotypes étudiés (Koster et Skado), en accord avec la littérature (Harvey & van den Driessche, 1997, 1999 ; Hacke *et al.*, 2010 ; Plavcová & Hacke, 2012 ; Plavcová *et al.*, 2013a). Une telle plasticité pourrait donc être *a priori* un facteur prédisposant lors de la survenue d'un épisode de sécheresse. L'amplitude de réponse observée demeurerait néanmoins limitée (entre un et deux dixièmes de MPa pour la P_{50}) et nos résultats montrent que ces modifications ne conduisent pas nécessairement à une mort plus rapide lors d'un épisode de sécheresse soudain. La faible amplitude des variations explique peut-être en partie l'absence de différences détectables dans la dynamique des dysfonctionnements. Cependant, nos résultats montrent également que d'autres ajustements plastiques comme une chute plus précoce des feuilles pourraient permettre de compenser la vulnérabilité accrue en diminuant la surface transpirante. La faible plasticité phénotypique de la vulnérabilité à la cavitation en réponse à l'apport d'azote,

combiné à l'existence d'ajustements morphologiques tampons, semblent indiquer qu'*a priori* la disponibilité en nutriments, tout du moins en azote, n'a qu'un impact limité sur les risques de dysfonctionnements hydrauliques et de mortalité associés.

Contrairement aux effets de l'apport d'azote seul, nos résultats ont montré que l'apport d'une fertilisation complète au champ n'augmentait pas la vulnérabilité à la cavitation ni ne diminuait les marges de sécurité hydraulique (**Chapitre 2**). La vulnérabilité à la cavitation avait même tendance à diminuer en condition hydrique limitante (**Chapitre 2**). Ces résultats peuvent notamment s'expliquer par les effets possiblement antagonistes entre éléments minéraux, le phosphore ayant par exemple tendance à diminuer la vulnérabilité à la cavitation en présence d'azote (Harvey & van den Driessche, 1997). Dans tous les cas, nos résultats confirment l'idée qu'une augmentation de la disponibilité en nutriments n'a pas nécessairement un effet prédisposant à la sécheresse *via* une augmentation de la vulnérabilité à la cavitation.

7.1.3. L'épuisement des réserves carbonées coïncide avec l'embolie massive du xylème en cas de sécheresse létale

Les peupliers font partie des arbres les plus vulnérables à la cavitation (Fichot *et al.*, 2015) et présentent des marges de sécurité hydraulique relativement faibles (de l'ordre de 1 MPa dans notre étude en pépinière, ou moins, voir Fichot *et al.*, 2010). Les courbes de vulnérabilité sont généralement abruptes, indiquant que l'embolie a lieu dans une gamme de potentiels hydriques restreinte (Fichot *et al.*, 2015). Les dysfonctionnements hydrauliques sont donc *a priori* le premier facteur de risque de mortalité chez ces espèces (Barigah *et al.*, 2013b).

Les résultats du **Chapitre 4** ont confirmé chez les deux génotypes étudiés une embolie massive du xylème de la tige (> 95%) à mortalité. Cependant, nos résultats ont également montré une diminution progressive des composés carbonés de nature glucidique dans les

tissus ligneux, notamment l'amidon, jusqu'à l'épuisement quasi-total lors des dernières phases de sécheresse. L'originalité de ce résultat tient surtout dans l'aspect dynamique. L'essentiel des études évaluant le rôle potentiel de l'épuisement des réserves carbonées dans la mortalité s'est jusqu'à présent contenté de comparer les teneurs en composés entre arbres sains et arbres morts au stade final de sécheresse ou entre l'état initial et final (Anderegg *et al.*, 2012 ; Mitchell *et al.*, 2013, 2014 ; Sevanto *et al.*, 2014 ; Duan *et al.*, 2014 ; Dickman *et al.*, 2015 ; Piper & Fajardo, 2016 ; Blackman *et al.*, 2019), ou n'a pas mesuré en parallèle l'embolie native (Hartmann *et al.*, 2013a, b ; O'Brien *et al.*, 2015). Pour la première fois, en se basant sur le cadre conceptuel fourni par la méta-analyse de Adams *et al.* (2017), nous avons montré que les deux processus décrits comme causes principales de mortalité en sécheresse (dysfonctionnements hydrauliques et épuisement des réserves) co-variaient au cours du temps de sorte qu'à mortalité, l'épuisement de l'amidon coïncidait avec l'embolie massive du xylème. Même si notre expérience ne permet pas de juger du rôle direct des processus dans la survenue de la mortalité, cette covariation au cours du temps renforce l'importance physiologique que pourrait jouer l'épuisement des réserves carbonées en parallèle des dysfonctionnements hydrauliques.

A mortalité, les teneurs en sucres non structuraux (NSCs) n'étaient toutefois pas égales à zéro, principalement à cause de la persistance d'un pool réfractaire de sucres solubles probablement impliqué dans la régulation osmotique cellulaire. L'amidon semble donc être un meilleur marqueur de la réponse à la sécheresse en termes de métabolisme carboné. Les teneurs en NSCs à mortalité étaient par ailleurs plus élevées dans les racines en comparaison de la tige, confirmant ainsi l'idée de l'existence de seuils persistants, variables en fonction des organes (Wiley *et al.*, 2017).

Nos travaux illustrent également l'importance de prendre en compte la variabilité existante pour le déphasage des processus d'arrêt de croissance et de fixation du carbone pour

mieux appréhender la dynamique d'utilisation des réserves, notamment lors de phases précoces de sécheresse. Le géotype Koster, qui s'arrêtait de pousser avant même l'arrêt de la photosynthèse, présentait un pic transitoire de mise en réserve dans les compartiments pérennes. Au contraire, le géotype Skado, qui s'arrêtait de pousser après l'arrêt de la photosynthèse, ne présentait pas ce pic transitoire. De façon intéressante, l'apport d'azote semblait avoir des effets inverses sur ces processus en fonction du géotype.

7.1.4. Une plus grande disponibilité en azote peut diminuer la mise en réserve glucidique

L'apport d'azote n'a eu globalement aucun effet sur les teneurs en sucres solubles quelle que soit la disponibilité en eau (**Chapitre 4**). L'effet sur les teneurs en amidon, bien que variable en fonction des organes, des géotypes, de la disponibilité en eau et de la chronologie de réponse, était en revanche négatif, lorsque significatif, conduisant à une diminution de la mise en réserve.

En condition hydrique non limitante, nos résultats montrent que la diminution de la fonction stockage dans les organes pérennes (tige et racines) en réponse à l'apport d'azote était effective uniquement chez le géotype présentant la plus forte croissance et bénéficiant le plus de la fertilisation (« Skado » ; **Chapitre 4**). Cela suggère que les géotypes intrinsèquement plus productifs pourraient être ceux qui bénéficient davantage d'une plus grande disponibilité en nutriments, mais que cet effet stimulant viendrait aux dépens d'une diminution de la mise en réserve. Ce phénomène a déjà été observé et correspond à deux stratégies de croissance et de fonctionnement distinctes des arbres selon la disponibilité en azote. La première en condition limitante en azote aura tendance à favoriser le stockage sous forme d'amidon par « sécurité » afin de pouvoir pallier une diminution de la disponibilité en minéraux pour la croissance (Granda & Camarero, 2017). La seconde en condition optimale

de disponibilité en azote aura tendance à favoriser la croissance aérienne et donc la compétitivité de l'arbre au détriment de la mise en réserve (Lindroth *et al.*, 2002).

En condition de sécheresse modérée, bien que la fonction stockage ait continué au cours de l'expérience, les teneurs en amidon de la modalité fertilisé étaient généralement plus faibles que la modalité non fertilisé ainsi que les témoins irrigués quels que soient les compartiments et les géotypes (à l'exception de la tige chez « Koster »). En condition de sécheresse sévère, l'effet n'était que transitoirement visible chez Koster. L'ensemble de ces résultats suggèrent néanmoins qu'une plus grande disponibilité en azote pourrait accentuer les effets négatifs de la sécheresse sur la mise en réserve en augmentant davantage la fonction puits (respiration de maintenance associée à une plus grande biomasse) en comparaison de la fonction source (diminution de la surface foliaire suite à la chute des feuilles).

7.2. Limites et perspectives

7.2.1. Caractériser les effets à long terme d'une plus grande disponibilité en nutriments dans un contexte de sécheresse

Les expérimentations menées en pépinière au cours de cette thèse ont été conduites sur de jeunes arbres, le plan factoriel complet disponibilité en nutriments × disponibilité en eau n'ayant été appliqué qu'en deuxième année (**Chapitre 1, 2 et 3**). Il est possible que l'effet bénéfique de l'apport en nutriments en condition de sécheresse modérée soit un effet précoce. Prolonger l'expérimentation sur les rotations suivantes permettra de vérifier si cet effet perdure ou si au contraire il peut devenir prédisposant sur le long terme. Par ailleurs, le niveau de sécheresse appliqué était très modéré puisque Ψ_{base} n'a jamais été inférieur à -0,5 MPa et la croissance n'a jamais été interrompue (**Chapitre 1**). Fin 2018, un système d'exclusion de pluie a donc été installé dans les deux parcelles non-irriguées en pépinière, avec pour objectif d'intercepter environ 25% des précipitations annuelles et de générer ainsi une sécheresse plus

sévère. Ce dispositif, en continuant à être exploité, permettra, à plus long terme, d'évaluer les effets cumulés de sécheresses répétées sur le fonctionnement hydrique et carboné, dans des contextes de disponibilité en nutriments variés. Le suivi de la dynamique de croissance devra être maintenu et pourrait être accompagné d'un suivi de la dynamique saisonnière d'embolie native afin de le mettre en parallèle de la vulnérabilité à la cavitation et des marges de sécurité hydraulique. Des mesures de flux de sève pourraient également être envisagées. Elles permettraient notamment d'évaluer le fonctionnement stomatique à des échelles de temps et d'espace plus intégrées. Ensuite, le dosage des réserves glucidiques mais aussi lipidiques et azotées pourrait apporter des informations complémentaires sur le rôle de la disponibilité en nutriments dans la gestion des réserves de l'arbre durant un déficit hydrique.

L'absence de prise en compte du compartiment racinaire dans nos travaux en pépinière n'a pas permis de répondre à toutes les questions concernant les modifications d'allocation du carbone. Des mesures à l'échelle de ce compartiment pourront être envisagées, comme par exemple des mesures de la dynamique saisonnière du turnover des racines fines ou encore l'étude des profils d'exploration (Berhongeray *et al.*, 2012, 2013). Il pourrait également être envisager d'étudier la dynamique d'absorption des éléments minéraux, notamment de l'azote, au travers d'approches de marquage isotopique ou encore par la technique d'Epstein (1972) qui peut être réalisée sur quelques racines excisées. Cette technique donne accès aux paramètres cinétiques de l'absorption des racines échantillonnées. Cependant, les mécanismes biotiques tels que les associations mycorhiziennes et plus généralement, l'activité biologique de la rhizosphère représentent une part non négligeable dans la régulation de l'absorption racinaire en milieu naturel (Clarkson, 1985).

Le dispositif en pépinière offre d'ailleurs la possibilité d'évaluer les effets de l'apport en nutriments sur le microbiome racinaire. En effet, la modification des éléments minéraux du sol peut provoquer des changements dans les interactions microbiennes et la dynamique des

communautés. Ces changements peuvent entraîner des rétroactions sur la disponibilité des nutriments *via* les ratios stœchiométriques (Zechmeister-Boltenstern *et al.*, 2015). Il serait donc intéressant de déterminer dans quelle(s) mesure(s) la modification des communautés pourrait participer à l'amélioration des performances de croissance aérienne observée en condition sécheresse *via* une augmentation de la disponibilité en nutriments, la facilitation de l'accès aux nutriments, ou la modification des ratios stœchiométriques (Ali *et al.*, 2009 ; Deveau, 2016 ; Uroz *et al.*, 2016 ; Colin *et al.*, 2017 ; Shinde *et al.*, 2017). Cette évaluation pourrait se faire par la méthode de séquençage haut débit et être complétée au travers de l'étude des ratios stœchiométriques, qui semble nécessaire à la compréhension de la dynamique des éléments C, N et P dans la rhizosphère des plantes (Mooshammer *et al.*, 2012).

7.2.2. Caractériser les bases ultrastructurales liées à l'acclimatation de la vulnérabilité à la cavitation

Nos travaux ont démontré que la vulnérabilité à la cavitation variait en réponse à la sécheresse mais également en réponse à la disponibilité en nutriments (Harvey & Van Den Driessche, 1999). Les résultats divergents observés entre les effets de l'apport d'azote seul en serre (**Chapitre 4**) et de ceux de l'apport d'azote-phosphore-potassium en pépinière (**Chapitre 2**) démontrent la nécessité d'aller plus loin afin de mieux comprendre les effets interactifs entre éléments minéraux ainsi que les effets stœchiométriques.

Compte tenu du mécanisme de la vulnérabilité à la cavitation, nous pouvons supposer que l'acclimatation de la vulnérabilité à la cavitation est liée à des modifications de l'ultrastructure des ponctuations (Wheeler *et al.*, 2005 ; Choat *et al.*, 2008 ; Jansen *et al.*, 2009 ; Plavcová *et al.*, 2013b ; Li *et al.*, 2016). On peut toutefois supposer que les bases de l'acclimatation sont différentes en réponse à la diminution de la disponibilité en eau ou en

réponse à l'augmentation de la disponibilité en nutriments. Comme tous les génotypes n'ont pas répondu de la même manière en pépinière, et que nous disposons d'échantillons de bois qui n'ont pas encore été analysés, cela constitue une bonne opportunité pour répondre à cette question. La mise en place d'un protocole couplant microscopie électronique, cryogénie et analyse d'image décrit par Jansen *et al.* (2009), pourrait être envisagé en se focalisant dans un premier temps sur les échantillons des deux génotypes hybrides. Ce protocole pourrait permettre de caractériser les modifications à l'origine de la plasticité phénotypique pour l'ultrastructure du xylème. Si les premiers résultats étaient concluants l'expérience pourrait ensuite être étendue à l'ensemble des échantillons.

7.2.3. L'épuisement des réserves est-il réellement une cause de mortalité en cas de sécheresse sévère et une plus grande disponibilité en nutriments module-t-elle ce risque ?

Une limite directe de notre étude en serre tient au fait que la mortalité n'a pas directement été évaluée, cette limite étant toutefois commune à bon nombre d'autres études (Galiano *et al.*, 2012 ; Li *et al.*, 2015 ; Kono *et al.*, 2019). La seule façon d'évaluer directement la mortalité consiste à évaluer la capacité de reprise des arbres après réarrosage (débourrement puis croissance) (Barigah *et al.*, 2013b ; Urli *et al.*, 2013). Les autres métriques comme le suivi des symptômes nécrotiques, de la chute des feuilles ou encore de la respiration (Li *et al.*, 2015 ; Dai *et al.*, 2017 ; Wiley *et al.*, 2017 ; Kono *et al.*, 2019) demeurent des mesures indirectes de mortalité. Dans notre étude, tous les organes ont systématiquement été échantillonnés afin de mesurer les teneurs en réserves ce qui rendait impossible le réarrosage. Il aurait donc fallu prévoir le double d'arbres, dont une moitié dédiée aurait été soumise au réarrosage et à

l'évaluation des pourcentages de mortalité à chaque date de collecte. Cela n'était toutefois pas envisageable dans le cadre de mon travail.

Contrairement à ce que nous avons supposés en travaillant sur le peuplier, connu pour être sensible aux dysfonctionnements hydrauliques, nos données montrent que l'épuisement des réserves en amidon coïncide avec l'embolie massive du xylème dans un contexte de sécheresse sévère. Elles suggèrent également qu'une plus grande disponibilité en azote diminue la mise en réserve, ce qui pourrait prédisposer les arbres à un risque accru de mortalité en cas de sécheresse. Le rôle des autres éléments minéraux (notamment phosphore et potassium) sur la mise en réserve durant la sécheresse n'a cependant pas été étudié dans le cadre de nos travaux mais pourra être envisagée. Parallèlement à cela, notre étude ne permet pas de démontrer le rôle direct de l'épuisement des réserves dans la mortalité des arbres. Un premier pas pourrait être fait en induisant artificiellement une variation du niveau des réserves en soumettant les arbres à un apport différentiel de nutriments et à une sécheresse modérée sur un pas de temps assez long comme par exemple une saison de végétation entière. Ces mêmes individus pourraient ensuite être soumis à une sécheresse létale l'année suivante afin d'évaluer dans quelle mesure le temps nécessaire pour arriver à mortalité serait corrélé aux niveaux de réserves intrinsèques. D'autre part, il pourrait être intéressant d'élargir notre étude aux autres formes de réserves carbonées comme les lipides mais également aux composés azotés (protéines et acides aminés, NSNC). Le dosage des réserves azotées a été initié dans le cadre de cette thèse et sera poursuivi afin de compléter nos résultats.

Nos travaux ont illustré l'importance des marges de sécurité carbonée, prenant en compte le déphasage entre les fonctions sources et les fonction puits liés à la croissance, dans la compréhension de la dynamique des réserves sous contrainte hydrique. Ces marges de sécurité carbonées, lorsqu'elle peuvent être exprimées en MPa (Mitchell *et al.*, 2014), représentent le miroir des marges de sécurité hydraulique associées au fonctionnement

hydrique de l'arbre (Choat *et al.*, 2012). La variabilité existante pour ces marges de sécurité carbonées n'est cependant que très peu documentée pour l'instant, de même que l'influence possible des facteurs abiotiques comme le statut nutritif. Des travaux permettant d'évaluer cette variabilité sur un échantillon plus large de géotypes pourrait être envisagés afin de la mettre en regard de la variabilité existante pour les marges de sécurité hydraulique et de voir dans quelle mesure ces deux caractères covarient et peuvent être explicatifs du niveau de tolérance à la sécheresse.

7.2.4. Dans quelle mesure les stratégies de réponse à la sécheresse observées à l'échelle interspécifique sont-elles applicables à l'échelle intraspécifique ?

L'essentiel des travaux sur la réponse à la sécheresse et la mortalité des arbres a été réalisé à l'échelle interspécifique (Maherali *et al.*, 2004 ; Engelbrecht *et al.*, 2007 ; Mitchell *et al.*, 2013), l'idée étant généralement d'identifier des grands « types » de stratégies de réponse et de les relier à l'écologie des espèces dans le but de prédire les effets des changements climatiques futurs sur les écosystèmes terrestres (Soudziloskaia *et al.*, 2013). On raisonne donc souvent sur la dualité (1) espèce à croissance faible, à marges de sécurité hydrauliques importantes, susceptible à l'épuisement des réserves *vs.* (2) espèce à croissance rapide, à marges de sécurité hydrauliques faibles, susceptible aux dysfonctionnements hydrauliques, bien qu'en réalité on sache qu'il existe un réel continuum dans les réponses (Hartmann *et al.*, 2013a ; Mitchell *et al.*, 2013, 2014 ; Mencuccini *et al.*, 2015 ; Hochberg *et al.*, 2018). En comparaison, la composante intraspécifique est bien moins étudiée, mais la revue de Anderegg *et al.*, (2015) montre que les variations intraspécifiques pour des caractères clés du fonctionnement hydraulique, notamment chez les Angiospermes, pourraient être prise en compte afin d'améliorer les modèles de prédiction. Dans le cas de notre étude, notamment au **Chapitre 4**, nous n'avons pas réellement abordé la variabilité intraspécifique car bien

qu'étant resté au sein du genre *Populus*, nous avons utilisé des génotypes hybrides de fonds génétiques distincts. Toutefois des études ont déjà montré que des caractères hydrauliques tels que la vulnérabilité à la cavitation varient chez le peuplier (Guet *et al.*, 2015b), ou chez d'autres espèces (Neufeld *et al.*, 1992 ; Wortemann *et al.*, 2011 ; Lamy *et al.*, 2014). La caractérisation à l'échelle intraspécifique, notamment chez *P.nigra* qui est très étudié au sein du laboratoire en tant qu'espèce endémique, de certains aspects clés du fonctionnement carboné comme les niveaux seuils de NSCs à mortalité (Wiley *et al.*, 2017), ou encore les marges de sécurité carbonées évoquées précédemment (Mitchell *et al.*, 2014), en parallèle des caractères hydrauliques, permettrait d'avoir une vision plus globale de la diversité de réponses et d'évaluer dans quelle mesure les grandes « stratégies » observées à l'échelle interspécifique sont également applicables à l'échelle intraspécifique.

VALORISATION DES TRAVAUX

Communications orales :

Présentation au laboratoire 2015 : Modulation du fonctionnement hydrique et carboné en réponse à l'interaction sécheresse × fertilisation du sol chez le peuplier

Xylem International Meeting 2017 : Impact of nitrogen nutritional status on the dynamics of xylem hydraulic failure and non-structural carbohydrates under moderate and severe droughts in fast-growing trees (Populus spp.)

Présentation au laboratoire 2017 : Impact du statut nutritif azoté sur la dynamique des dysfonctionnements hydrauliques et des réserves carbonées lors de sécheresses d'intensités variables

Climate Change and Water 2018 : Impact of nitrogen nutritional status on the dynamics of hydraulic failure and non-structural carbohydrates under moderate and severe drought in fast-growing trees Populus spp.

Posters :

29eme Colloque Biotechnocentre édition 2016 : Impact de la nutrition azotée sur la dynamique de réponse à la sécheresse chez une espèce à croissance rapide : le peuplier

IUFRO Workshop on water use efficiency 2017 : Impact of nitrogen nutritional status on the dynamics of xylem hydraulic failure and non-structural carbohydrates under moderate and severe droughts in fast-growing trees (Populus spp.)

30eme Colloque Biotechnocentre édition 2017 : Impact du statut nutritif azoté sur la dynamique des dysfonctionnements hydrauliques et de l'épuisement des réserves sous des conditions d'irrigations contrastées chez des arbres à croissance rapide (*Populus* spp.)

Wood formation and tree adaptation to climate 2018 : Impact of nitrogen nutritional status on the dynamics of xylem hydraulic failure and non-structural C and N compounds under moderate and severe droughts in *Populus* spp.)

Article prochainement soumis : Co-occurrence of carbon starvation with xylem hydraulic failure during drought-induced mortality and effects of nitrogen availability

8

RÉFÉRENCES



- Adams** H.D., Luce C.H., Breshears D.D., Allen C.D., Weiler M., Hale C., Smith A.M.S. and Huxman A.E. (2012). Ecohydrological consequences of drought- and infestation-triggered tree die-off: insights and hypotheses. *Ecohydrology* 5: 145-159.
- Adams** H.D., Germino M.J., Breshears D.D., Barron-Gafford G.A., Guardiola-Claramonte M., Zou C.B. and Huxman T.E. (2013). Nonstructural leaf carbohydrate dynamics of *Pinus edulis* during drought-induced tree mortality reveal role for carbon metabolism in mortality mechanism. *New Phytologist* 197: 1142–1151.
- Adams** H.D., Zeppel M.J.B., Anderegg W.R.L., Hartmann H., *et al.* (2017). A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. *Nature Ecology and Evolution* 1: 1285–1291.
- Agreste** 2012. Memento filière forêt-bois. Ministère de l’Agriculture et de l’Agroalimentaire, Service de la statistique et de la prospective.
- Agreste** 2016. Récolte de bois et production de sciages en 2016. Agreste Primeur 348.
- Ahmad** R., Waraich E.A., Ashraf M.Y., Ahmad S. and Aziz T. (2014). Does nitrogen fertilization enhance drought tolerance in sunflower? a review. *Journal of Plant Nutrition* 37(6): 942-963.
- Ali** M.A., Louche J., Legname E., Duchemin M. and Plassard C. (2009). *Pinus pinaster* seedlings and their fungal symbionts show high plasticity in phosphorus acquisition in acidic soils. *Tree Physiology* 29: 1587–1597.
- Allario** T., Tixier A., Awad H., Lemaire C., Brunel N., Badel E., Barigah T.S., Julien J.L., Peyret P., Mellerowicz E.J., Cochard H. and Herbette S. (2018). PtxtPME1 and homogalacturonans influence xylem hydraulic properties in poplar. *Physiologia Plantarum* 163(4): 502-515.
- Allen** C.D. (2009). Le dépérissement des forêts dû au climat: un phénomène planétaire croissant ? *Adaptation au changement climatique, Unasylva* 231/232(60) : 43-49.

- Allen** C.D., Macalady A.K., Chenchouni H., Bachelet D., *et al.* (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.
- Allen** R.M. and Maki T.E. (1955). Response of longleaf pine seedlings to soils and fertilizers. *Soil Science* 79: 359-362.
- Amigues** J.P., Debaeke P., Itier B., Lemaire G., Seguin B., Tardieu F. and Thomas A. (éditeurs) (2006). Sécheresse et agriculture. Réduire la vulnérabilité de l'agriculture à un risque accru de manque d'eau. Expertise scientifique collective, synthèse du rapport, INRA (France), 72 p
- Anderegg** W.R.L., Berry J.A. and Field C.B. (2012). Linking definitions, mechanisms, and modeling of drought-induced tree death. *Trends in Plant Science* 17(12) 693-700.
- Anderegg** W.R.L., Kane J.M. and Anderegg L.D.L. (2013a). Consequences of widespread tree mortality triggered by drought and temperature stress. *Nature Climate Change* 3: 30-36.
- Anderegg** L.D.L., Anderegg W.R.L., Abatzoglou J., Hausladen A.M. and Berry J.A. (2013b). Drought characteristic's role in widespread aspen forest mortality across Colorado, USA. *Global Change Biology* 19(5): 1526-1537.
- Anderegg** W.R.L. (2015). Spatial and temporal variation in plant hydraulic traits and their relevance for climate change impacts on vegetation. *New Phytologist* 205: 1008-1014.
- Anderegg** W.R.L., Flint A., Huang C-y., Flint L., Berry J.A., Davis F.W., Sperry J.S. and Field C.B. (2015). Tree mortality predicted from drought-induced vascular damage. *Nature Geoscience* 8: 367–371.
- Anderegg** L.D.L., HilleRisLambers J. (2016). Drought stress limits the geographic ranges of two tree species *via* different physiological mechanisms. *Global Change Biology* 22(3): 1029-1045.
- Anderegg** W.R.L., Kein T., Bartlett M., Sack L., Pellegrini A.F.A., Choat B. and Jansen S. (2016). Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of

drought-induced tree mortality across the globe. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113(18): 5024-5029.

Arango-Velez A., Zwiazek J.J., Thomas B.R. and Tyree M.T. (2011). Stomatal factors and vulnerability of stem xylem to cavitation in poplars. *Physiologia Plantarum* 143: 154–165.

Ashraf M. and O’Leary J.W. (1996). Effect of drought stress on growth, water relations and gas exchange of two lines of sunflower differing in degree of salt tolerance. *International Journal of Plant Science* 157: 729–732.

Atkin O.K. and Macherel D. (2009). The critical role of plant mitochondria in orchestrating drought tolerance. *Annals of Botany* 103: 581–597.

Awad H., Barigah T., Badel E., Cochard H. and Herbette S. (2010). Poplar vulnerability to xylem cavitation acclimates to drier soil conditions. *Physiologia Plantarum* 139: 280–288.

B

Badeau V., Dupouey J.L., Cluzeau C. and Drapier J. (2007). Aires potentielles de répartition des essences forestières d’ici 2100. In : Forêts et milieux naturels face aux changements climatiques. INRA-ONF, pp. 62-66.

Baker D.G., Sharratt B.S., Chiang H.C., Zandlo J.A. and Ruschy D.L. (1984). Base temperature selection for the prediction of European corn borer instars by the growing degree day method. *Agricultural and Forest Meteorology* 32: 55-60.

Barigah T.S., Saugier B., Mousseau M., Guittet J. and Ceulemans R. (1994). Photosynthesis, leaf area and productivity of 5 poplar clones during their establishment year. *Annals of Forest Science* 51: 613-625.

Barigah T.S., Bonhomme M., Lopez D., Traore A., Douris M., Venisse J-S., Cochard H. and Badel E. (2013a). Modulation of bud survival in *Populus nigra* sprouts in response to water stress-induced embolism. *Tree Physiology* 33(3): 261-74.

Barigah T.S., Charrier O., Douris M., Bonhomme M., Herbette S., Améglio T., Fichot R., Brignolas F. and Cochard H. (2013b). Water stress-induced xylem hydraulic failure

is a causal factor of tree mortality in beech and poplar. *Annals of Botany* 112: 1431–1437.

Bartlett M.K., Scoffoni C., and Sack L. (2012). The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. *Ecology Letters* 15: 393–405.

Bartlett M.K., Zhang Y., Kreidler N., Sun S., Ardy R., Cao K., and Sack L. (2014). Global analysis of plasticity in turgor loss point, a key drought tolerance trait. *Ecology letters* 17(12): 1580-1590.

Bartlett M.K., Klein T., Jansen S., Choat B. and Sack L. (2016). The correlations and sequence of plant stomatal, hydraulic, and wilting responses to drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 113(46): 13098-13103.

Bastien J-C., Berthelot A., Brignolas F., Marron N., Maury S., Bodineau G., Gauvin J., Toillon J., Dallé E., Delaunay A., Le Jan I., Charnet F., Maine P. and Merzeau D., (2015). Augmenter le niveau de production de biomasse des cultures ligneuses dédiées ou semi-dédiées. Principaux enseignements du projet SYLVABIOM. *Revue Forestière Française* LXVII, 3: 249-262.

Battaglia M., Cherry M.L., Beadle C.L., Sands P.J. and Hingston A. (1998). Prediction of leaf area index in eucalypt plantations: effects of water stress and temperature. *Tree Physiology* 18: 521-528.

Battie-Laclau P., Laclau J-P., Beri C., Mietton L., Muniz M.A., Arenque B.C., Piccolo M.C., Jordan-Meille L., Bouillet J-P. and Nouvellon Y. (2014a). Photosynthetic and anatomical responses of *Eucalyptus grandis* leaves to potassium and sodium supply in a field experiment. *Plant, Cell and Environment* 37: 70–81.

Battie-Laclau P., Laclau J-P., Domec J-C., Christina M., Bouillet J-P, Piccolo M.C., Goncalves L.M., Moreira R.M., Krusche A.V., Bouvet J-M. and Nouvellon Y. (2014b). Effects of potassium and sodium supply on drought-adaptive mechanisms in *Eucalyptus grandis* plantations. *New Phytologist* 203: 401–413.

Beikircher B. and Mayr S. (2009). Intraspecific differences in drought tolerance and acclimation in hydraulics of *Ligustrum vulgare* and *Viburnum lantana*. *Tree Physiology* 29: 765–775.

- Bellasio** C., Beerling D.J. and Griffiths H. (2015). An Excel tool for deriving key photosynthetic parameters from combined gas exchange and chlorophyll fluorescence: theory and practice. *Plant, Cell and Environment* 39(6): 1180-1197.
- Benzian** B., Brown R.M. and Freeman S.C.R. (1974). Effect of late-season top-dressings of N (and K) applied to conifer transplants in the nursery on their survival and growth on British forest sites. *Forestry* 47: 153-184.
- Berhongaray** G., King J.S., Janssens I.A. and Ceulemans, R. (2012). An optimized fine root sampling methodology balancing accuracy and time investment. *Plant Soil* 366: 351–361.
- Berhongaray** G., Janssens I.A., King J.S. and Ceulemans R. (2013). Fine root biomass and turnover of two fast-growing poplar genotypes in a short-rotation coppice culture. *Plant Soil* 373: 269–283.
- Berhongaray** G., Verlinden M.S., Broeckx L.S. and Ceulemans R. (2014). Changes in belowground biomass after coppice in two *Populus* genotypes. *Forest Ecology and Management* 337: 1–10.
- Berhongaray** G., M. Cotrufo F.M, Janssens I.A. and Ceulemans R. (2018). Below-ground carbon inputs contribute more than above-ground inputs to soil carbon accrual in a bioenergy poplar plantation. *Plant and Soil* 434(1-2): 363–378.
- Berthelot** A. and Gavaland A. (2007). Produire de la biomasse avec des taillis de peupliers. FCBA, Informations-Foret 4-2007, fiche 760.
- Blackman** C.J., Brodribb T.J. and Jordan G.J. (2009). Leaf hydraulics and drought stress: response, recovery and survivorship in four woody temperate plant species. *Plant, Cell and Environment* 32(11): 1584-1595.
- Blackman** C.J., Creek D., Maier C., Aspinwall M.J., et al. (2019). Drought response strategies and hydraulic traits contribute to mechanistic understanding of plant dry-down to hydraulic failure. *Tree Physiology* 39(6): 910-924.
- Blake** T.J. and Suiter Filho W. (1988). Drought tolerance, growth partitioning and vigor in eucalypt seedlings and rooted cuttings. *Tree Physiology* 4: 325-335.

- Bloemen J.**, Vergeynst L.L., Overlaet-Michiels L. and Steppe K. (2016). How important is woody tissue photosynthesis in poplar during drought stress? *Trees* 30: 63–72.
- Blum A.** and Sullivan C.Y. (1986). The comparative drought resistance of land races of sorghum and millet from dry and humid regions. *Annals of Botany* 57: 835–846.
- Bögelein R.**, Hassdenteufel M., Thomas F.M. and Werner W. (2012). Comparison of leaf gas exchange and stable isotope signature of water-soluble compounds along canopy gradients of co-occurring Douglas-fir and European beech. *Plant, Cell and Environment* 35: 1245–1257.
- Bögelein R.**, Lehmann M.M. and Thomas F.M. (2019). Differences in carbon isotope leaf-to-phloem fractionation and mixing patterns along a vertical gradient in mature European beech and Douglas fir. *New Phytologist* 222(4): 1803-1815.
- Bogeat-Triboulot M-B.**, Brosché M., Renaut J., Jouve L., Le Thiec D., Fayyaz P., Vinocur B., Witters E., Laukens K., Teichmann T., Altman A., Hausman J.-F., Kangasjärvi J. and Dreyer E. (2006). Gradual soil water depletion results in reversible changes of gene expression, protein profiles, ecophysiology and growth performance in *Populus euphratica*, a poplar growing in arid regions. *Plant Physiology* 143: 876–892.
- Bogeat-Triboulot M.B.**, Brosche M., Renaut J., Jouve L., Le Thiec D., Fayyaz P., Vinocur B., Witters E., Laukens K. and Teichmann T. (2007). Gradual soil water depletion results in reversible changes of gene expression, protein profiles, ecophysiology, and growth performance in *Populus euphratica*, a poplar growing in arid regions. *Plant Physiology* 143: 876–892.
- Bollmark L.**, Sennerby-Forsse L. and Ericsson T. (1999). Seasonal dynamics and effects of nitrogen supply rate on nitrogen and carbohydrate reserves in cutting-derived *Salix viminalis* plants. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 85–94.
- Bonhomme L.**, Barbaroux C., Monclus R., Morabito D., Berthelot A., Villar M., Dreyer E. and Brignolas F. (2008). Genetic variation in productivity, leaf traits and carbon isotope discrimination in hybrid poplars cultivated on contrasting sites. *Annals of Forest Science* 65: 503- 512.
- Bradshaw A.D.** (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13: 115–155.

- Brandes E.**, Kodama N., Whittaker K., Weston C., Rennenberg H., Keitel C., Adams M.A. and Gessler A. (2006). Short-term variation in the isotopic composition of organic matter allocated from the leaves to the stem of *Pinus sylvestris*: effects of photosynthetic and postphotosynthetic carbon isotope fractionation. *Global Change Biology* 12: 1922–1939.
- Brandes E.**, Wenninger J., Koeniger P., Schindler D., Rennenberg H., Leibundgut C., Mayer H. and Gessler A. (2007). Assessing environmental and physiological controls over water relations in a Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stand through analyses of stable isotope composition of water and organic matter. *Plant, Cell and Environment* 30: 113–127.
- Bréda N.**, Huc R., Granier A. and Dreyer E. (2006). Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science* 63: 625–644.
- Brignolas F.**, Thierry C., Guerrier G. and Boudouresque E. (2000). Compared water deficit response of two *Populus × euramericana* clones, Luisa Avanzo and Dorskamp. *Annals of Forest Science* 57: 261-266.
- Brodrribb T.J.** and Cochard H. (2009). Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. *Plant Physiology* 149: 575–584.
- Broeckx L.S.**, Verlinden M.S. and Ceulemans R. (2012a). Establishment and two-year growth of a bioenergy bioenergy plantation with fast-growing *Populus* trees in Flanders (Belgium): effects of genotype and former land use. *Biomass and Bioenergy* 42: 151-163.
- Broeckx L. S.**, Verlinden M. S., Vangronsveld J. and Ceulemans R. (2012b). Importance of crown architecture for leaf area index of different *Populus* genotypes in a high-density plantation. *Tree Physiology* 32: 1214–1226.
- Broeckx L.S.**, Fichot R., Verlinden M.S. and Ceulemans R. (2014a). Seasonal variations in photosynthesis, intrinsic water-use efficiency and stable isotope composition of poplar leaves in a short-rotation plantation. *Tree Physiology* 34: 701-715.
- Broeckx L.S.**, Verlinden M.S., Berhongaray G., Zona D., Fichot R. and Ceulemans R. (2014b). The effect of a dry spring on seasonal carbon allocation and vegetation

dynamics in a poplar bioenergy plantation. *Global Change Biology Bioenergy* 6(5): 473-487.

Broeckx L.S., Vanbeverem S.P.P., Verlinden M.S. and Ceulemans R. (2015). First vs. second rotation of a poplar short rotation coppice: leaf area development, light interception and radiation use efficiency. *iForest – Biogeosciences and Forestry* 8: 565-573.

Brown K.R. and van den Driessche R. (2005). Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on the growth and nutrition of hybrid poplars on Vancouver Island. *New Forest* 29: 89–104.

C

Callahan H.S., Pigliucci M. and Schlichting C.D. (1997). Developmental phenotypic plasticity: Where ecology and evolution meet molecular biology. *Bioessays* 19: 519-525.

Cano F.J., Sánchez-Gómez D., Rodríguez-Calcerrada J., Warren C.R., Gil L. and Aranda I. (2013). Effects of drought on mesophyll conductance and photosynthetic limitations at different tree canopy layers. *Plant, Cell and Environment* 36: 1961–1980.

Cao S., Feng Q., Su Y., Chang Z. and Xi H. (2011). Research on the water use efficiency and foliar nutrient status of *Populus euphratica* & *Tamarix ramosissima* in the extreme arid region of China. *Environmental Earth Sciences* 62: 1597–1607.

Čehulić I., Sever K., Katičić Bogdan I., Jazbec A., Škvorc Ž. and Bogdan S. (2019). Drought Impact on Leaf Phenology and Spring Frost Susceptibility in a *Quercus robur* L. Provenance Trial. *Forests* 10(1): 50.

Cernusak L.A., Arthur D.J., Pate J.S. and Farquhar G.D. (2003). Water relations link carbon and oxygen isotope discrimination to phloem sap sugar concentration in *Eucalyptus globulus*. *Plant Physiology* 131: 1544–1554.

Cernusak L.A., Aranda J., Marshall J.D. and Winter K. (2007a). Large variation in whole-plant water-use efficiency among tropical tree species. *New Phytologist* 173: 294–305.

- Cernusak** L.A., Winter K., Aranda J., Turner B. and Marshall J. (2007b). Transpiration efficiency of a tropical pioneer tree (*Ficus insipida*) in relation to soil fertility. *Journal of Experimental Botany* 58: 3549–3566.
- Cernusak** L.A., Winter K. and Turner B.L. (2009). Physiological and isotopic ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$) responses of three tropical tree species to water and nutrient availability. *Plant, Cell and Environment* 32: 1441–1455.
- Cernusak** L.A., Hutley L.B., Beringer J., Holtum J.A.M. and Turner B.L. (2011). Photosynthetic physiology of eucalypts along a sub-continental rainfall gradient in northern Australia. *Agricultural and Forest Meteorology* 151: 1462–1470.
- Ceulemans** R., Stettler R.F., Hinckley T.M., Isebrands J.G. and Heilman P.E. (1990). Crown architecture of *Populus* clones as determined by branch orientation and branch characteristics. *Tree Physiology* 7: 157-167.
- Ceulemans** R., Scarascia-Mugnozza G.E., Wiard B.M., Braatne J.H., Hinckley T.M., Stettler R.F., Isebrands J.G. and Heilman P.E. (1992). Production physiology and morphology of *Populus* species and their hybrids grown under short rotation. I. Clonal comparisons of 4-year growth and phenology. *Canadian Journal of Forest Research* 22: 1937-1948.
- Chamaillard** S., Fichot R., Vincent-Barbaroux C., Bastien C., Depierreux C., Dreyer E., Villar M. and Brignolas F. (2011). Variations in bulk leaf carbon isotope discrimination, growth and related leaf traits among three *Populus nigra* L. populations. *Tree Physiology* 31: 1076–1087.
- Chapin** F.S., Tryon P.R. and Van Cleve K. (1983). Influence of phosphorus on growth and biomass distribution of Alaskan taiga tree seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* 13: 1092–1098.
- Chen** J.M., Rich P.M., Gower S.T., Norman J.M. and Plummer S. (1997). Leaf area index of boreal forests- Theory, techniques, and measurements. *Journal of geophysical research* 102: 29429-29443.
- Choat** B., Sack L. and Holbrook N.M. (2007). Diversity of hydraulic traits in nine *Cordia* species growing in tropical forests with contrasting precipitation. *New Phytologist* 175(4): 686-698.

- Choat B.**, Cobb A.R. and Jansen S. (2008). Structure and function of bordered pits: new discoveries and impacts on whole-plant hydraulic function. *New Phytologist* 177: 608–625.
- Choat B.**, Jansen S., Brodribb T.J., Cochard H., Delzon S., Bhaskar R., Bucci S.J., Field T.S., Gleason S.M., Hacke U.G., *et al.* (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491: 752- 756.
- Christina M.**, Le Maire G., Battie-Laclau P., Nouvellon Y., Bouillet J-P., Jourdan C., De Moraes Gonçalves J.L. and Laclau J-P. (2015). Measured and modeled interactive effects of potassium deficiency and water deficit on gross primary productivity and light-use efficiency in *Eucalyptus grandis* plantations. *Global Change Biology* 21(5): 2022–2039.
- Clarkson D.T.** (1985). Factors affecting mineral acquisition by plants. *Annual Review of Plant Physiology* 36: 77-115.
- Cochard H.**, Cruziat P. and Tyree M.T. (1992). Use of positive pressures to establish vulnerability curves. Further support for the air-seeding hypothesis and implications for pressure-volume analysis. *Plant Physiology* 100: 205–209.
- Cochard H.**, Ridolfi M. and Dreyer E. (1996). Responses to water stress in an ABA-unresponsive hybrid poplar (*Populus koreana* × *trichocarpa* cv. Peace) II. Hydraulic properties and xylem embolism. *New Phytologist* 134: 455–461.
- Cochard H.** and Granier A. (1999). Fonctionnement hydraulique des arbres forestiers. *Revue Forestière Française* 2.
- Cochard H.** (2002). A technique for measuring xylem hydraulic conductance under high negative pressures. *Plant, Cell and Environment* 25: 815–819.
- Cochard H.**, Coll L., Leroux X. and Améglio T. (2002). Unravelling the effects of plant hydraulics on stomatal closure during water stress in walnut. *Plant Physiology* 128: 282– 290.
- Cochard H.**, Damour G., Bodet C., Tharwat I., Poirier M. and Améglio T. (2005). Evaluation of a new centrifuge technique for rapid generation of xylem vulnerability curves. *Physiologiae Plantarum* 124: 410–418.

- Cochard** H., Casella E. and Mencuccini M. (2007). Xylem vulnerability to cavitation varies among poplar and willow clones and correlates with yield. *Tree Physiology* 27: 1761–1767.
- Cochard** H., Barigah S.T., Kleinhentz M. and Eshel A. (2008). Is xylem cavitation resistance a relevant criterion for screening drought resistance among *Prunus* species? *Journal of Plant Physiology* 165: 976–982.
- Cochard** H. and Delzon S. (2013). Hydraulic failure and repair are not routine in trees. *Annals of Forest Science* 70: 659–661.
- Coleman** M.D., Friend A.L. and Kern C.C. (2004). Carbon allocation and nitrogen acquisition in a developing *Populus deltoides* plantation. *Tree Physiology* 24: 1347–1357.
- Colin** Y., Nicolitch O., van Nostrand J.D., Zhou J.Z., Turpault M.P. and Uroz S. (2017). Taxonomic and functional shifts in the beech rhizosphere microbiome across a natural soil toposequence. *Scientific Report* 7(1): 9604.
- Condon** A.G. and Richards R.A. (1993). Exploiting genetic variation in transpiration efficiency in wheat: an agronomic view. In: Ehleringer JR, Hall AE and Farquhar GD (Eds) *Stable Isotopes and Plant Carbon-Water Relations*, pp 435–450. Academic Press, San Diego
- Condon** A.G., Richards R.A., Rebetzke G.J. and Farquhar G.D. (2002). Improving intrinsic water-use efficiency and crop yield. *Crop Science* 42: 122–131.
- Cooke** J.E.K., Brown K.A., Wu R. and Davis J.M. (2003). Gene expression associated with N-induced shifts in resource allocation in poplar. *Plant, Cell and Environment* 26: 757–770.
- Cooke** J.E.K., Martin T.A. and Davis J.M. (2005). Short-term physiological and developmental responses to nitrogen availability in hybrid poplar. *New Phytologist* 167: 41–52.
- Cooper** D.J., D’Amico D.R. and Scott M.L. (2003). Physiological and morphological response patterns of *Populus deltoides* to alluvial groundwater pumping. *Environmental Management* 31: 215–226.

- Corcuera** L., Camarero J.J. and Gil-Pelegrin E. (2004). Effects of a severe drought on *Quercus ilex* radial growth and xylem anatomy. *Trees* 18: 83–92.
- Craig** H. (1957). Isotopic standards for carbon and oxygen and correction factors for mass spectrometric analysis of carbon dioxide. *Geochimica and Cosmochimica Acta* 12: 133-149.
- Craine** J.M., Engelbrecht B.M.J., Lusk C.H., McDowell N.G. and Poorter H. (2012). Resource limitation, tolerance, and the future of ecological plant classification. *Frontiers in Plant Science* 3: 246.
- Cregger** M.A., McDowell N.G., Pangle R.E., Pockman W.T. and Classen A.T. (2014). The impact of precipitation change on nitrogen cycling in a semi-arid ecosystem. *Functional Ecology* 28: 1534–1544.
- Cruziat** P. and Tyree M.T. (1990). La montée de la sève dans les arbres. *La Recherche* 21 : 406–414.
- Cruziat** P., Améglio T. and Cochard H. (2001). La cavitation : un mécanisme perturbant la circulation de l'eau chez les végétaux. *Mécanique and Industries* 2(4): 289–298.
- Cruziat** P., Cochard H. and Améglio T. (2002). Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Annals of Forest Science* 59: 723–752.
- Curran** P.J. and Williamson H.D. (1987). Airborne MSS data to estimate GLAI. *International Journal of Remote Sensing* 8: 57-74.

D

- Dai** A. (2013). Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climate Change* 3(1): 52–58.
- Dai** Y., Wang L. and Wan X. (2017). Relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality caused by drought. *AoB PLANTS* 10(1): plx069.
- Damesin** C. and Lelarge C. (2003). Carbon isotope composition of current-year shoots from *Fagus sylvatica* in relation to growth, respiration and use of reserves. *Plant, Cell and Environment* 26: 207–219.

- De Baerdemaeker** N.J.F., Salomon R.L., De Roo L. and Steppe K. (2017). Sugars from woody tissue photosynthesis reduce xylem vulnerability to cavitation. *New Phytologist* 216: 720–727.
- De Barba** D., Rossi S., Deslauriers A. and Morin H. (2016). Effects of soil warming and nitrogen foliar applications on bud burst of black spruce. *Trees -Structure and Function-* 30: 87–97.
- De Silva** D.L.R., Hetherington A.M. and Mansfield T.A. (1985). Synergism between calcium ions and abscisic acid in preventing stomatal opening. *New Phytologist* 100: 473–482.
- Delzon** S., Douthe C., Sala A. and Cochard H. (2010). Mechanism of water-stress induced cavitation in conifers: bordered pit structure and function support the hypothesis of seal capillary-seeding. *Plant, Cell and Environment* 33: 2101–2111.
- Delzon** S., Urli M., Samalens J-C., Lamy J-B., Lischke H., Sin F., Zimmermann N.E. and Porté A.J. (2013). Field evidence of colonisation by holm oak, at the northern margin of its distribution range, during the anthropocene period. *PLoS ONE* 8(11): e80443.
- DesRochers** A., van den Driessche R. and Thomas B.R. (2006). NPK fertilization at planting of three hybrid poplar clones in the boreal region of Alberta. *Forest Ecology and Management* 232: 216–225.
- DesRochers** A., van den Driessche R. and Thomas B.R. (2007). The interaction between nitrogen source, soil pH, and drought in the growth and physiology of three poplar clones. *Canadian Journal of Botany* 85(11): 1046–1057.
- Devakumar** A.S., Sathik M.B.M., Jacob J., Annamalainathan K., Gawai Prakash P. and Vijayakumar K.R. (1998). Effects of atmospheric and soil drought on growth and development of *Hevea brasiliensis*. *Journal of Rubber Research* 1: 190-198.
- Devakumar** A.S., Gawai Prakash P., Sathik M.B.M. and Jacob J. (1999). Drought alters the canopy architecture and micro-climate of *Hevea brasiliensis* trees. *Trees* 13: 161-167.
- Devaux** J.P. and Le Bourhis M. (1978). La limite septentrionale du pin d'Alep en France. Etude dendroclimatique de l'impact des froids exceptionnels, *Biologie Ecologie méditerranéenne* 4(5): 133-158.

- Deveau** A. (2016). How does the tree root microbiome assemble? Influence of ectomycorrhizal species on *Pinus sylvestris* root bacterial communities. *Environmental Microbiology* 18(5): 1303-1305.
- Dickman** L.T., McDowell N.G, Sevanto S., Pangle R.E., and Pockman W.T. (2015). Carbohydrate dynamics and mortality in a piñon-juniper woodland under three future precipitation scenarios. *Plant, Cell and Environment* 38: 729–739.
- Dickmann** D.I., Michael D.A., Isebrands J.G. and Westin S. (1990). Effects of leaf display on light interception and apparent photosynthesis in two contrasting *Populus* cultivars during their second growing season. *Tree Physiology* 7: 7-20.
- Dickmann** D.I. and Kuzovkina J. (2008). Poplars and willows of the world, with emphasis on sylviculturally important species. In *Poplars and Willows; trees for society and the environment* (eds J.G. Isebrands & J. Richardson), pp. 8–91. FAO/IPC (Food and Agricultural Organization of the United Nations / International Poplar Commission), Rome, Italy.
- Dietze** M.C., Sala A., Carbone M.S., Czimczik C.I., Mantooth J.A., Richardson A.D., and Vargas R. (2014). Nonstructural Carbon in Woody Plants. *Annual Review of Plant Biology* 65: 2.1–2.21
- Dijkstra** F.A., Carrillo Y., Aspinwall M.J., Maier C., Canarini A., Tahaei H., Choat B. and Tissue D.T. (2016). Water, nitrogen and phosphorus use efficiencies of four tree species in response to variable water and nutrient supply. *Plant and Soil* 406(1-2): 187–199.
- Dillen** S.Y., Marron N., Koch B. and Ceulemans R. (2008). Genetic variation of stomatal traits and carbon isotope discrimination in two hybrid poplar families (*Populus deltoides* “S9-2” × *P. nigra* “Ghoy” and *P. deltoides* “S9-2” × *P. trichocarpa* “V24”). *Annals of Botany* 102: 399–407.
- Dillen** S.Y., Marron N., Sabatti M., Ceulemans R. and Bastien C. (2009). Relationships among productivity determinants in two hybrid poplar families grown during three years at two contrasting sites. *Tree Physiology* 29: 975-987.

- Dillen** S.Y., El Kasmioui O., Marron N., Calfapietra C. and Ceulemans R. (2011). Poplar. In Energy Crops (eds N.G. Halford & A. Karp), pp. 275–300. RSC Publishing, Cambridge.
- Dinh** T.H., Watanabe K., Takaragawa H., Nakabaru M. and Kawamitsu Y. (2017). Photosynthetic response and nitrogen use efficiency of sugarcane under drought stress conditions with different nitrogen application levels. *Plant Production Science* 20(4): 412-422.
- Dixon** H.H. and Joly J. (1895). On the ascent of sap. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 186: 563–576.
- Dosskey** M.G., Boersma L. and Linderman R.G. (1993). Effect of phosphorus fertilization on water stress in Douglas fir seedlings during soil drying. *Plant and Soil* 150: 33-39.
- Dreyer** E., Bogeat-Triboulot M.B., Le Thiec D., Guehl J.M., Brignolas F., Villar M., Bastien C., Martin F. and Kohler A. (2004). Drought tolerance of poplars: can we expect to improve it? *Biofutur* 247: 54–58.
- Duan** H, Duursma R.A., Huang G., Smith R., Choat B., O’Grady A.P. and Tissue D.T. (2014). Elevated [CO₂] does not ameliorate the negative effects of elevated temperature on drought-induced mortality in *Eucalyptus radiata* seedlings. *Plant, Cell and Environment* 37: 1598-1613.
- Ducrey** M., Huc R., Ladjal M. and Guehl J-M. (2008). Variability in growth, carbon isotope composition, leaf gas exchange and hydraulic traits in the eastern Mediterranean cedars *Cedrus libani* and *C. brevifolia*. *Tree Physiology* 28: 689-701.
- Dufrêne** E. and Bréda N. (1995). Estimation of deciduous forest leaf area index using direct and indirect methods. *Oecologia* 104: 156-162.
- Dusotoit-Coucaud** A., Brunel N., Tixier A., Cochard H. and Herbette S. (2014). Hydrolase treatments help unravel the function of intervessel pits in xylem hydraulics. *Physiologia Plantarum* 150: 388–396.
- Dziedek** C., von Oheimb G., Calvo L., Fichtner A., Kriebitzsch W.U., Marcos E., Pitz W.T. and Hardtle W. (2016). Does excess nitrogen supply increase the drought sensitivity of European beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings? *Plant Ecology* 217: 393–405.

E

- Ehleringer J.R.** (1993). Carbon and water relations in desert plants : an isotopic perspective. Eds Ehleringer J.R., Hall A.E. et Farquhar G.D., *Stable Isotopes and Plant Carbon-water relations*, pp. 155-172, Academic Press. San diego, U.S.A.
- Eilmann B.** and Rigling A. (2012). Tree-growth analyses to estimate tree species' drought tolerance. *Tree Physiology* 32: 178–187.
- Engelbrecht B.M.J.**, Comita L.S., Condit R., Kursar T.A., Tyree M.T., Turner B.L. and Hubbell S.P. (2007). Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature* 447: 80–82.
- Epstein E.** (1972). *Mineral nutrition of plants: principles and perspectives*. 412pp.
- Escalona J.M.**, Flexas J. and Medrano H. (1999). Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis under water stress in field-grown grapevines. *Australian Journal of Plant Physiology* 26: 421–433.
- Euring D.**, Lofke C., Teichmann T. and Polle A. (2012). Nitrogen fertilization has differential effects on N allocation and lignin in two *Populus* species with contrasting ecology. *Trees* 26: 1933–1942.
- Evans J.R.** (1989). Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia* 78: 9-19.

F

- Fabbrini F.**, Gaudet M., Bastien C., Zaina G., Harfouche A., Beritognolo I., Marron N., Morgante M., Scarascia-Mugnozza G. and Sabatti M. (2012). Phenotypic plasticity, QTL mapping and genomic characterization of bud set in black poplar. *BMC Plant Biology* 12: 47.
- Facciotto G.**, Bergante S., Alasia F., Alasia O., Allasia E., Bertaina F., Pignatti G. and Pontuale G. (2018). Performances of 22 poplar genotypes selected in Europe in four different environments of Italy. CREA Council for Agricultural Research and Economics Research, Centre for Forestry and Wood.

- Fardusi M.J.**, Ferrio J.P., Comas C., Voltas J., Resco de Dios V. and Serrano L. (2016). Intra-specific association between carbon isotope composition and productivity in woody plants: A meta-analysis. *Plant Science* 251: 110-118.
- Farquhar G. D.** (1980). Carbon isotope discrimination by plants: effects on carbon dioxide concentration and temperature *via* the ratio of intercellular and atmospheric CO₂ concentrations. In 'Carbon Dioxide and Climate: Australian Research'. (Eds. G. I. Pearman.) pp. 105-10. (Aust.Acad. Sci.: Canberra.).
- Farquhar G.D.**, O'Leary M.H. and Berry J.A. (1982). On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology* 9: 121-137.
- Farquhar G.D.**, Hubick K.T., Condon A.G. and Richards R.A. (1989). Carbon isotope fractionation and plant water-use efficiency. P. W. Rundel *et al.* (eds.), *Stable Isotopes in Ecological Research*.
- Fernández-Martínez M.**, Vicca S., Janssens I.A., Sardans J., Luysaert S., Campioli M., Chapin F.S., Ciais P., Malhi Y., Obersteiner M., *et al.* (2014). Nutrient availability as the key regulator of global forest carbon balance. *Nature Climate Change* 4: 471-476.
- Fichot R.**, Laurens F., Monclus R., Moreau A., Pilate G. and Brignolas F. (2009). Xylem anatomy correlates with gas exchange, water-use efficiency and growth performance under contrasting water regimes: evidence from *Populus deltoides* × *Populus nigra* hybrids. *Tree Physiology* 29: 1537–1549.
- Fichot R.** (2010). Variabilité structurale et fonctionnelle du xylème et plasticité en réponse à la sécheresse chez le peuplier. PhD. Université d'Orléans.
- Fichot R.**, Barigah T., Chamaillard S., Le Thiec D., Laurens F., Cochard H. and Brignolas F. (2010). Common trade-offs between xylem resistance to cavitation and other physiological traits do not hold among unrelated *Populus deltoides* × *Populus nigra* hybrids. *Plant, Cell and Environment* 33: 1553–1568.
- Fichot R.**, Chamaillard S., Depardieu C., Le Thiec T., Cochard H., Barigah T.S. and Brignolas F. (2011). Hydraulic efficiency and coordination with xylem resistance to cavitation, leaf function, and growth performance among eight unrelated *Populus deltoides* × *Populus nigra* hybrids. *Journal of Experimental Botany* 62: 2093-2106.

- Fichot R.**, Brignolas F., Cochard H. and Ceulemans R. (2015). Vulnerability to drought-induced cavitation in poplars: synthesis and future opportunities. *Plant, Cell and Environment* 38(7): 1233–1251.
- Field C.B.** and Mooney H.A. (1986). The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In: Givnish T.J. (Ed.), *Response of Plants to Multiple Stresses*. Cambridge University Press, p. 25-55.
- Firn J.**, McGree M.J., Harvey E. & Flores-Moreno H., Schuetz M., Buckley Y., Borer E., Seabloom E., La Pierre K., Macdougall A., Prober S., Stevens J.C., Sullivan L., Porter E., Ladouceur E., Allen C., Moromizato H.K., Morgan W.J., Harpole W. and Risch A. (2019). Leaf nutrients, not specific leaf area, are consistent indicators of elevated nutrient inputs. *Nature Ecology and Evolution* 3(3): 400–406.
- Fisher J.B.**, Badgley G. and Blyth E. (2012). Global nutrient limitation in terrestrial vegetation. *Global Biogeochemical Cycles* 26(3): 9.
- Flink M.**, Pettersson R. and Andrén O. (1995). Growth dynamics of winter wheat in the field with daily fertilization and irrigation. *Journal of Agronomy and Crop Science* 174: 239-252.

G

- Galiano L.**, Martinez-Vilalta J. and Lloret F. (2011). Carbon reserves and canopy defoliation determine the recovery of Scots pine 4 yr after a drought episode. *New Phytologist* 190: 750–59.
- Galiano L.**, Martínez-Vilalta J., Sabaté S. and Lloret F. (2012). Determinants of drought effects on crown conditions and their relationship with depletion of carbon reserves in a Mediterranean holm oak forest. *Tree Physiology* 32: 478–479.
- Galvez D.A.**, Landhäusser S.M. and Tyree M.T. (2011). Root carbon reserve dynamics in aspen seedlings: does simulated drought induce reserve limitation? *Tree Physiology* 31: 250–257.
- Galvez D.A.**, Landhäusser S.M. and Tyree M.T. (2013). Low root reserve accumulation during drought may lead to winter mortality in poplar seedlings. *New Phytologist* 198: 139–148.

- Gan H.**, Jia Y. Jia J., Wang X., Li H., Shi W., Peng C., Polle A. and Luo Z-B. (2015). Phosphorus and nitrogen physiology of two contrasting poplar genotypes when exposed to phosphorus and/or nitrogen starvation. *Tree Physiology* 36: 22–38.
- Garrish V.**, Cernusak L.A., Winter K. and Turner B.L. (2010). Nitrogen to phosphorus ratio of plant biomass versus soil solution in a tropical pioneer tree, *Ficus insipida*. *Journal of Experimental Botany* 61: 3735–3748.
- Gebre G.M.**, Tschaplinski T.J., Tuskan G.A. and Todd D.E. (1998). Clonal and seasonal differences in leaf osmotic potential and organic solutes of five hybrid poplar clones grown under field conditions. *Tree Physiology* 18: 645–652.
- Gessler A.**, Rennenberg H. and Keitel C. (2004). Stable isotope composition of organic compounds transported in the phloem of European beech - Evaluation of different methods of phloem sap collection and assessment of gradients in carbon isotope composition during leaf-to-stem transport. *Plant Biology* 6: 721-729.
- Gessler A.**, Keitel C., Kodama N., Weston C., Winters A.J., Keith H., Grice K., Leuning R. and Farquhar G.D. (2007a). $\delta^{13}\text{C}$ of organic matter transported from the leaves to the roots in *Eucalyptus delegatensis* – short-term variations and relation to respired CO_2 . *Functional Plant Biology* 34: 692–706.
- Gessler A.**, Peuke A.D., Keitel C. and Farquhar G.D. (2007b). Oxygen isotope enrichment of organic matter in *Ricinus communis* during the diel course and as affected by assimilate transport. *New Phytologist* 174: 600–613.
- Gessler A.**, Brandes E., Buchmann N., Helle G., Rennenberg H. and Barnard R.L. (2009). Tracing carbon and oxygen isotope signals from newly assimilated sugars in the leaves to the tree-ring archive. *Plant, Cell and Environment* 32: 780–795.
- Gessler A.**, Schaub M. and McDowell N.G. (2017). The role of nutrients in drought-induced tree mortality and recovery. *New Phytologist* 214: 513–520.
- 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. Cambridge University Press, Cambridge, Royaume-Uni et New York (État de New York), États-Unis d'Amérique ed.

- GIEC**, 2007: Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, Pachauri, R.K and Reisinger, A. (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 104 pp.
- GIEC**, 2018: Global warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty [V. Masson-Delmotte, P. Zhai, H. O. Pörtner, D. Roberts, J. Skea, P.R. Shukla, A. Pirani, W. Moufouma-Okia, C. Péan, R. Pidcock, S. Connors, J. B. R. Matthews, Y. Chen, X. Zhou, M. I. Gomis, E. Lonnoy, T. Maycock, M. Tignor, T. Waterfield (eds.)].
- Gielen B.**, Calfapietra C., Claus A., Sabatti M. and Ceulemans R. (2002). Crown architecture of *Populus* spp. is differentially modified by free-air CO₂ enrichment (POPFACE). *New Phytologist* 153: 91–99.
- Giovannelli A.**, Deslauriers A., Fragnelli G., Scaletti L., Castro G., Rossi S. and Crivellaro A. (2007). Evaluation of drought response of two poplar clones (*Populus × canadensis* Mönch ‘I-214’ and *P. deltoides* Marsh. ‘Dvina’) through high resolution analysis of stem growth. *Journal of Experimental Botany* 58(10): 2673-2683.
- Graciano C.**, Guiamét J.J. and Goya J.F. (2005). Impact of nitrogen and phosphorus fertilization on drought responses in *Eucalyptus grandis* seedlings. *Forest Ecology and Management* 212: 40–49.
- Granda E.** and Camarero J.J. (2017). Drought reduces growth and stimulates sugar accumulation: new evidence of environmentally driven non-structural carbohydrate use. *Tree Physiology* 37(8): 997–1000.
- Granier A.** (1985). Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Annales des sciences forestières, INRA/EDP Sciences* 42(2) : 193-200.
- Guehl J-M.**, Fort C. and Ferhi A. (1995). Differential response of leaf conductance, carbon isotope discrimination and water-use efficiency to nitrogen deficiency in maritime pine and pedunculate oak plants. *New Phytologist* 131: 149–157.

Guet J., Fabbrini F., Fichot R., Sabatti M., Bastien C. and Brignolas F. (2015a). Genetic variation for leaf morphology, leaf structure and leaf carbon isotope discrimination in European populations of black poplar (*Populus nigra* L.). *Tree Physiology* 35(8): 850-863.

Guet J., Fichot R., Lédée C., Laurans F., Cochard H., Delzon S., Bastien C. and Brignolas F. (2015b). Stem xylem resistance to cavitation is related to xylem structure but not to growth and water-use efficiency at the within-population level in *Populus nigra* L. *Journal of Experimental Botany* 66(15): 4643-52.

Guillemette T. and DesRochers A. (2008). Early growth and nutrition of hybrid poplars fertilized at planting in the boreal forest of western Quebec. *Forest Ecology and Management* 255: 2981–2989.

H

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

Hacke U.G., Sperry J.S., Pockman W.T., Davis S.D. and McCulloh K.A. (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressures. *Oecologia* 126: 457–461.

Hacke U.G., Plavcová L., Almeida-Rodriguez A., King-Jones S., Zhou W. and Cooke J.E.K. (2010). Influence of nitrogen fertilization on xylem traits and aquaporin expression in stems of hybrid poplar. *Tree Physiology* 30: 1016–1025.

Hagemeier M. and Leuschner C. (2019). Functional crown architecture of five temperate broadleaf tree species: vertical gradients in leaf morphology, leaf angle, and leaf area density. *Forests* 10: 265.

Hajek P., Leuschner C., Hertel D., Delzon S. and Schuldt B. (2014). Trade-offs between xylem hydraulic properties, wood anatomy and yield in *Populus*. *Tree Physiology* 34(7): 744-56.

Hallé F., Oldeman R.A.A. and Tomlinson P.B. (1978). Tropical trees and forests: An architectural analysis. *The Journal of Ecology* 68(1): 340.

- Hansel** F.D., Amado T.J.C., Ruiz Diaz D.A., Rosso L.H.M., Nicoloso F.T. and Schorr M. (2017). Phosphorus fertilizer placement and tillage affect soybean root growth and drought tolerance. *Agronomy Journal* 109: 2936–2944.
- Hansen** E.A. (1994). A guide for determining when to fertilize hybrid poplar plantations. Research Paper NC-319. St. Paul, MN: U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station.
- Hartmann** H., Ziegler W., Kollé O. and Trumbore S. (2013a). Thirst beats hunger – declining hydration during drought prevents carbon starvation in Norway spruce saplings. *New Phytologist* 200: 340–349.
- Hartmann** H., Ziegler W. and Trumbore S. (2013b). Lethal drought leads to reduction in nonstructural carbohydrates in Norway spruce tree roots but not in the canopy. *Functional Ecology* 27: 413–427.
- Hartmann** H. (2015). Carbon starvation during drought-induced tree mortality – are we chasing a myth? *Journal of Plant Hydraulics* 2: e-005.
- Hartmann** H. and Trumbore S. (2016). Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees – from what we can measure to what we want to know. *New Phytologist* 211: 386–403.
- Hartmann** H., Moura C.F., Anderegg W.R.L., Huehr N.K. *et al.* (2018). Research frontiers for improving our understanding of drought-induced tree and forest mortality. *New Phytologist* 218(1): 15–28.
- Harvey** H.P. and van den Driessche R. (1997). Nutrition, xylem cavitation and drought resistance in hybrid poplar. *Tree Physiology* 17: 647–654.
- Harvey** H.P. and van den Driessche R. (1999). Nitrogen and potassium effects on xylem cavitation and water-use efficiency in poplars. *Tree Physiology* 19: 943–950.
- Hatta** H., Honda H. and Fisher J.B. (1999). Branching principles governing the architecture of *Cornus kousa* (Cornaceae). *Annals of Botany* 84: 183–193.
- Heilman** P.E., Hinckley T.M., Roberts D.A. and Ceulemans R. (1996). Production physiology. In: Stettler RF, Bradshaw HD, Heilman PE, Hinckley TM (eds.) *Biology of Populus and its Implications for Management and Conservation. Part II, Chapter 18*. NRC Research Press, Ottawa, ON. 459–489.

- Helle G.** and Schleser G.H. (2004). Beyond CO₂-fixation by Rubisco – an interpretation of C-13/C-12 variations in tree rings from novel intra-seasonal studies on broad-leaf trees. *Plant, Cell and Environment* 27: 367–380.
- Herbette S** and Cochard H. (2010). Calcium is a major determinant of xylem vulnerability to cavitation. *Plant Physiology* 153: 1–8.
- Herbette S.**, Wortemann R., Awad H., Huc R., Cochard H. and Barigah T.S. (2010). Insights into xylem vulnerability to cavitation in *Fagus sylvatica* L.: phenotypic and environmental sources of variability. *Tree Physiology* 30(11): 1448-1455.
- Hoang D.T.**, Hiroo T. and Yoshinobu T. (2018). Nitrogen use efficiency and drought tolerant ability of various sugarcane varieties under drought stress at early growth stage. *Plant Production Science* 22(2): 250-261.
- Hobbie E.A.** and Werner R.A. (2004). Intramolecular, compoundspecific, and bulk carbon isotope patterns in C₃ and C₄ plants: a review and synthesis. *New Phytologist* 161: 371–385.
- Hoch G.**, Richter A. and Körner C. (2003). Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. *Plant, Cell and Environment* 26: 1067–1081.
- Hochberg U.**, Rockwell F.E., Holbrook N.M. and Cochard H. (2018). Iso/Anisohydry: a Plant–Environment interaction rather than a simple hydraulic trait. *Trends Plant Science* 23(2): 112-120.
- Hoffmann W.A.**, Marchin R.M., Abit P. and Lau O.L. (2011). Hydraulic failure and tree dieback are associated with high wood density in a temperate forest under extreme drought. *Global Change Biology* 17: 2731–2742.
- Hogg E.H.**, Brandt J.P. and Kochtubajda B. (2002). Growth and dieback of Aspen forests in northwestern Alberta, Canada, in relation to climate and insects. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 823–832.
- Hölttä T.**, Mencuccini M. and Nikinmaa E. (2011). A carbon cost–gain model explains the observed patterns of xylem safety and efficiency. *Plant, Cell and Environment* 34: 1819–1834.
- Horn H.S.** (1972). The adaptive geometry of trees. *Science* 176(4035): 660-661.

Houman, F., Fei H.M., Godbold D.L., Majcherczyk A., Shasheng W. and Wang S. (1991). Polyamines in leaves and roots of *Populus maximowiczii* grown in differing levels of potassium and phosphorus. *Canadian Journal of Forest Research* 21: 1748–1751.

Howe G.T., Saruul P., Davis J. and Chen T.H.H. (2000). Quantitative genetics of bud phenology, frost damage and winter survival in an F2 family of hybrid poplar. *Theoretical and Applied Genetics* 101: 632–642.

Hubbard R.M., Ryan M.G., Giardina C.P. and Barnard H. (2004). The effect of fertilization on sap flux and canopy conductance in a *Eucalyptus saligna* experimental forest. *Global Change Biology* 10: 427–436.

Hukin D., Cochard H., Dreyer E., Le Thiec D. and Bogeat-Triboulot M.B. (2005). Cavitation vulnerability in roots and shoots: does *Populus euphratica* Oliv., a poplar from arid areas of Central Asia, differ from other poplar species? *Journal of Experimental Botany* 56: 2003-2010.

Hummel I., Pantin F., Sulpice R., Piques M., *et al.* (2010). *Arabidopsis* plants acclimate to water deficit at low cost through changes of carbon usage: an integrated perspective using growth, metabolite, enzyme, and gene expression analysis. *Plant Physiology* 154: 357–372.

I

Ibrahim L., Proe M.F. and Cameron A.D. (1997). Main effects of nitrogen supply and drought stress upon whole-plant carbon allocation in poplar. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 1413–1419.

Ibrahim M.H., Jaafar H.Z., Rahmat A. and Rahman Z.A. (2011). The relationship between phenolics and flavonoids production with total non-structural carbohydrate and photosynthetic rate in *Labisia pumila* Benth. under high CO₂ and nitrogen fertilization. *Molecules* 16: 162–174.

Idso S.B., Jackson R.D. and Reginato R.J. (1978). Extending the “degree day” concept of plant phenological development to include water stress effects. *Ecology* 59: 431-433.

J

Jacobs D., Rose R., Haase D. and Alzugaray P. (2004). Fertilization at planting impairs root system development and drought avoidance of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) seedlings. *Annals of Forest Science* 61 (7): 643-651.

- Jansen S.**, Choat B. and Pletsers A. (2009). Morphological variation of intervessel pit membranes and implications to xylem function in angiosperms. *American Journal of Botany* 96: 409–419.
- Janssens I.A.**, Dieleman W., Luyssaert S., Subke J-A., Reichstein M., Ceulemans R., Ciais P., Dolman A.J., Grace J., Matteucci G., *et al.* (2010). Reduction of forest soil respiration in response to nitrogen deposition. *Nature Geoscience* 3: 315-322.
- Jia Y.** and Gray V.M. (2004). Interrelationships between nitrogen supply and photosynthetic parameters in *Vicia faba* L. *Photosynthetica* 41(4): 605-610.
- Johnson D.M.**, McCulloh K.A., Woodruff D.R. and Meinzer F.C. (2012). Hydraulic safety margins and embolism reversal in stems and leaves: Why are conifers and angiosperms so different? *Plant Science* 195: 48– 53.
- Jones H.G.** (1987). Breeding for stomatal characters. In: Zeiger E, Farquar G, eds. *Stomatal function*. Stanford, CA: Stanford University Press, 431-443.
- Jones T.**, McIvor I. and McManus M. (2016). Drought tolerance and water-use efficiency of five hybrid poplar clones. In: *Integrated nutrient and water management for sustainable farming*. (Eds L.D. Currie and R.Singh). Occasional Report No. 29. Fertilizer and Lime Research Centre, Massey University, Palmerston North, New Zealand. 13 pages.
- Jonckheere I.**, Fleck S., Nackaerts K., Muys B., Coppin P., Weiss M. and Baret F. (2004). Review of methods for in situ leaf area index determination. Part I. Theories, sensors and hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology* 121: 19–35.

K

- Kachout S.S.**, Rzigui T., Ennajah A., Baraket M., Baaziz K.B., Alibi W. and Nasr Z. (2017). Does nitrogen treatment affect leaf photosynthetic traits of cork oak (*Quercus suber* L.) populations? *Journal of Fundamentals of Renewable Energy and Applications* 7: 230.
- Keitel C.**, Adams M.A., Holst T., Matzarakis A., Mayer H., Rennenberg H. and Gessler A. (2003). Carbon and oxygen isotope composition of organic compounds in the

phloem sap provides a short-term measure for stomatal conductance of European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Plant, Cell and Environment* 26: 1157–1168.

Klein T. (2014). The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviors. *Functional Ecology* 28: 1313–1320.

Klein T., Hoch G., Yakir D. and Kömer C. (2014). Drought stress, growth and nonstructural carbohydrate dynamics of pine trees in a semi-arid forest. *Tree Physiology* 34: 981–992.

Knops J.M.H. and Reinhart K. (2000). Specific leaf area along a nitrogen fertilization gradient. *The American Midland Naturalist* 144(2): 265-272.

Kono Y., Ishida A., Saiki S.T., Yoshimura K., Dannoura M., Yazaki K., Kimura F., Yoshimura J. and Aikawa S. (2019). Initial hydraulic failure followed by latestage carbon starvation leads to drought-induced death in the tree *Trema orientalis*. *Communication Biology* 2: 8.

Korol R.L., Kirschbaum M.U.F., Farquhar G.D. and Jeffreys M. (1999). Effects of water status and soil fertility on the C-isotope signature in *Pinus radiata*. *Tree Physiology* 19: 551–562.

Kula E., Pešlová A. and Martinek P. (2012). Effects of nitrogen on growth properties and phenology of silver birch (*Betula pendula* Roth). *Journal of Forest science* 58(9): 391–399.

Kuster T., Dobbertin M., Günthardt-Goerg M., Schaub M. and Arend M. (2014). A phenological timetable of oak growth under experimental drought and air warming. *PLoS ONE* 9(2): e89724.

L

Ladjal M., Huc R. and Ducrey M. (2005). Drought effects on hydraulic conductivity and xylem vulnerability to embolism in diverse species and provenances of Mediterranean cedars. *Tree Physiology* 25: 1109 –1117.

- Lagomarsino** A., Moscatelli M.C., Hoosbeek M.R., De Angelis P. and Grego S. (2008). Assessment of soil nitrogen and phosphorous availability under elevated CO₂ and N-fertilization in a short rotation poplar plantation. *Plant Soil* 308: 131–147.
- Lamy** J.B., Delzon S., Bouche P.S., Alia R., Vendramin G.G., Cochard H. and Plomion C. (2014). Limited genetic variability and phenotypic plasticity detected for cavitation resistance in a Mediterranean pine. *New Phytologist* 201: 874–886.
- Larcher** W. (2003). *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York
- Larchevêque** M., Desrochers A. and Larocque G. (2011a). Comparison of manure compost and mineral fertilizer for hybrid poplar plantation establishment on boreal heavy clay soils. *Annals of Forest Science* 68: 849–860.
- Larchevêque** M., Maurel M., Desrochers A. and Larocque G.R. (2011b). How does drought tolerance compare between two improved hybrids of balsam poplar and an unimproved native species? *Tree Physiology* 31: 240–249.
- Larter** M., Brodribb T.J., Pfautsch S., Burlett R., Cochard H. and Delzon S. (2015). Extreme aridity pushes trees to their physical limits. *Plant Physiology* 168: 804–807.
- Lasa** B., Jauregui I., Aranjuelo I., Sakalauskiene S. and Aparicio-Tejo P.M. (2016). Influence of stage of development in the efficiency of nitrogen fertilization on poplar. *Journal of Plant Nutrition* 39(1): 87-98.
- Lauteri** M., Scartazza A., Guido M.C. and Brugnoli E. (1997). Genetic variation in photosynthetic capacity, carbon isotope discrimination and mesophyll conductance in provenances of *Castanea sativa* adapted to different environments. *Functional Ecology* 11: 675–683.
- Leavitt** S.W. and Long A. (1982). Evidence for ¹³C/¹²C fractionation between tree leaves and wood. *Nature* 298: 742-743.
- Leavitt** S.W. (2002). Prospects for reconstruction of seasonal environment from tree-ring δ¹³C: baseline findings from the Great Lakes area, USA. *Chemical Geology* 192 : 47–58.

- Lefèvre F.** (2012). Les ressources génétiques, un réservoir pour les services de production et une dynamique pour la gestion des incertitudes. *Revue Forestière Française*, 64 : 235-242.
- Lefèvre F., Fady B., Jean F., Davi H., Pichot C. and Oddou-Muratorio S.** (2015). Les processus biologiques de réponse des arbres et forêts au changement climatique : adaptation et plasticité phénotypique. *Innovations Agronomiques* 47: 63-79.
- Lemée G.** (1978). Actions de la sécheresse sur les végétaux. *Bull. Soc. Ecophysiol.* 3(1): 5-11.
- Lens F., Picon-Cochard C., Delmas C.E.L., Signarbieux C., Buttler A., Cochard H., Jansen S., Chauvin T., Chacon Doria L., del Arco M. and Delzon S.** (2016). Herbaceous angiosperms are not more vulnerable to drought-induced embolism than angiosperm trees. *Plant Physiology* 172: 661–667.
- Levitt J.** (1980). *Plant responses to environmental stress. Vol. 2. Water, Radiation, Salt, and Other Stresses*, Academic Press, New York.
- Li S., Feifel M., Karimi Z., Schuldt B., Choat B. and Jansen S.** (2015). Leaf gas exchange performance and the lethal water potential of five European species during drought. *Tree Physiology* 36: 179–192.
- Li S., Klepsch M., Jansen S., Schmitt M., Lens F., Karimi Z., Schuldt B., Espino S. and Schenk H.J.** (2016). Intervessel pit membrane thickness as a key determinant of embolism resistance in angiosperm xylem. *IAWA Journal* 37: 152–171.
- Li M.H., Jiang Y., Wang A., Li X., et al.** (2018). Active summer carbon storage for winter persistence in trees at the cold alpine treeline. *Tree Physiology* 9: 1345–1355.
- Liang, H. and Chang S.X.** (2004). Response of trembling aspen and hybrid aspens to phosphorus and sulfur fertilization in a Gray Luvisol: growth and nutrient uptake. *Canadian Journal of Forest Research* 34: 1391–1399.
- Liberloo M., Lukac M., Calfapietra C., Hoosbeek M.R., Gielen B., Miglietta F., Scarascia-Mugnozza G.E. and Ceulemans R.** (2009). Coppicing shifts CO₂ stimulation of poplar productivity to above-ground pools: a synthesis of leaf to stand level results from the POP/EUROFACE experiment. *New Phytologist* 182: 331–346.

- Lieth H.** (1974). Phenology and Seasonality Modelling. *Ecological studies* 8: 444.
- Lindroth R.L., Osier T.L., Barnhill H.R.H. and Wood. S.A.** (2002). Effects of genotype and nutrient availability on phytochemistry of trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) during leaf senescence. *Biochemical Systematics and Ecology* 30: 297–307.
- Liu Z. and Dickmann D.I.** (1993). Responses of two hybrid *Populus* clones to flooding, drought, and nitrogen availability. II. Gas exchange and water relations. *Canadian Journal of Botany* 71: 927–938.
- Liu Z. and Dickmann D.I.** (1996). Effects of water and nitrogen interaction on net photosynthesis, stomatal conductance, and water-use efficiency in two hybrid poplar clones. *Physiologia Plantarum* 97: 507–512.
- Lloyd J.E., Herms D.A., Rose M.A. and van Wagoner J.** (2006). Fertilization rate and irrigation scheduling in the nursery influence growth, insect performance, and stress tolerance of ‘sutyzam’ crabapple in the landscape. *HortScience* 41(2): 442–445.
- Ludovisi R., Tauro F., Salvati R., Khoury S., Scarascia Mugnozza G. and Harfouche A.** (2017). UAV-based thermal imaging for high-throughput field phenotyping of black Poplar response to drought. *Frontiers in plant science* 8: 1681.

M

- Maherali H., Pockman W.T. and Jackson R.B.** (2004). Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology* 85: 2184–2199.
- Manabe S. and Wetherald R.T.** (1967). Thermal equilibrium of the atmosphere with a given distribution of relative humidity. *Journal of Atmospheric Science* 24(3): 241-259.
- Marron N., Delay D., Petit J.M., Dreyer E., Kahlem G., Delmotte F.M. and Brignolas F.** (2002). Physiological traits of two *Populus* × *euramericana* clones, Luisa Avanzo and Dorskamp, during a water stress and re-watering cycle. *Tree Physiology* 22: 849–858.
- Marron N., Dreyer E., Boudouresque E., Delay D., Petit J-M., Delmotte FM. and Brignolas F.** (2003). Impact of successive drought and re-watering cycles on growth and

specific leaf area of two *Populus × canadensis* (Moench) clones, 'Dorskamp' and 'Luisa_Avanzo'. *Tree Physiology* 23: 1225-1235.

Marron N., Villar M., Dreyer E., Delay D., Boudouresque E., Petit J-M., Delmotte F.M., Guehl J.M. and Brignolas F. (2005). Diversity of leaf traits related to productivity in 31 *Populus deltoides × Populus nigra* clones. *Tree Physiology* 25: 425-435.

Marron N., Storme V., Dillen S.Y., Bastien C., Ricciotti L., Salani F., Sabatti M., Rae A.M., Ceulemans R. and Boerjan W. (2010). Genomic regions involved in productivity of two interspecific poplar families in Europe. 2. Biomass production and its relationships with tree architecture and phenology. *Tree Genetics and Genomes* 6: 533–554.

Martin-StPaul N.K., Delzon S. and Cochard H. (2017). Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure. *Ecology letters* 20: 11.

Martínez-Vilalta J., Cochard H., Mencuccini M., Sterck F., *et al.* (2009). Hydraulic adjustments of Scots pine across Europe. *New Phytologist* 184: 353-364.

Martínez-Vilalta J., Sala A., Asensio D., Galiano L., Hoch G., Palacio S., Piper F.I. and Lloret F. (2016). Dynamics of non-structural carbohydrates in terrestrial plants: a global synthesis. *Ecological Monographs* 86(4): 495–516.

Maximov N.A. (1929). The plant in relation to water. R.H. Yapp, eds., Allen and Unwin, London.

McCleary B.V., Gibson T.S., and Mugford D.C. (1997). Measurement of total starch in cereal products by amyloglucosidase- α -amylase method: Collaborative study. *Journal of AOAC International* 80: 571-579.

McDowell N., Pockman W.T., Allen C.D., Breshears D.D., Cobb N., Kolb T., Plaut J., Sperry J., West A., Williams D.G. and 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.

McDowell N.G. and Sevanto S. (2010). The mechanisms of carbon starvation: how, when, or does it even occur at all? *New Phytologist* 186: 264-266.

- McDowell** N.G. (2011). Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiology* 155: 1051–1059.
- McDowell** N.G., Beerling D.J., Breshears D.D., Fisher R.A., Raffa K.F. and Stitt M. (2011). The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. *Trends in Ecology and Evolution* 26: 523–532.
- Meinzer** F.C., Goldstein G. and Grantz D.A. (1990). Carbon isotope discrimination in coffee genotypes grown under limited water supply. *Plant Physiology* 92: 130–135.
- Mencuccini** M., Minunno F., Salmon Y. and Mart J. (2015). Coordination of physiological traits involved in drought-induced mortality of woody plants. *New Phytologist* 208: 396–409.
- Meng** S., Wang S., Quan J., Su W., Lian C., Wang D., Xia X. and Yin W. (2018). Distinct carbon and nitrogen metabolism of two contrasting poplar species in response to different N supply levels. *International Journal Molecular Sciences* 19: 2302.
- Merchant** A, Buckley T.N, Pfautsch S, Turnbull T.L, Samsa G.A and Adams M.A. (2012). Site-specific responses to short-term environmental variation are reflected in leaf and phloem-sap carbon isotopic abundance of field grown *Eucalyptus globulus*. *Physiologia Plantarum* 146: 448–459.
- Mitchell** P.J., O’Grady A.P., Tissue D.T., White D.A., Ottenschlaeger M.L. and Pinkard E.A. (2012). Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality. *New Phytologist* 197(3): 862-872.
- Mitchell** P.J., O’Grady A.P., Tissue D.T., White D.A., Ottenschlaeger M.L. and Pinkard E.A. (2013). Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality. *New Phytologist* 197: 862–872.
- Mitchell** P.J., O’Grady A.P., Tissue D.T., Worledge D. and Pinkard E.A. (2014). Coordination of growth, gas exchange and hydraulics define the carbon safety margin in tree species with contrasting drought strategies. *Tree Physiology* 34: 443-458.

- Monclus R.**, Dreyer E., Delmotte F.M., Villar M., Delay D., Boudouresque E., Petit J-M., Marron N., Bréchet C. and Brignolas F. (2005a). Productivity, leaf traits and carbon isotope discrimination in 29 *Populus deltoides* × *P. nigra* clones. *New Phytologist* 167: 53-62.
- Monclus R.**, Dreyer E., Villar M., Delmotte F.M., Delay D., Petit J-M., Barbaroux C., Le Thiec D., Bréchet C. and Brignolas F. (2005b). Impact of drought on productivity and water use efficiency in 29 genotypes of *Populus deltoides* × *Populus nigra*. *New Phytologist* 169: 765-777.
- Monclus R.**, Dreyer E., Villar M., Delmotte F.M., Delay D., Petit J-M., Barbaroux C., Le Thiec D., Bréchet C. and Brignolas F. (2006). Impact of drought on productivity and water use efficiency in 29 genotypes of *Populus deltoides* × *Populus nigra*. *New Phytologist* 169: 765-777.
- Monclus R.**, Villar M., Barbaroux C., Bastien C., Fichot R., Delmotte F.M., Delay D., Petit J-M., Bréchet C., Dreyer E. and Brignolas F. (2009). Productivity, water-use efficiency and tolerance to moderate water deficit correlate in 33 poplar genotypes from a *Populus deltoides* × *Populus trichocarpa* F1 progeny. *Tree Physiology* 29: 1329-1339.
- Monsigny M.**, Petit C., and Roche A.C. (1988). Colorimetric determination of neutral sugars by a resorcinol sulfuric acid micromethod. *Analytical Biochemistry* 175: 525-530.
- Mooshammer M.**, Wanek W., Schneckner J., Wild B., Leitner S., Hofhansl F., Blochl A., Hammerle I., Frank A.H., Fuchslueger L., Keiblinger K.M., Zechmeister-Boltenstern S. and Richter A. (2012). Stoichiometric controls of nitrogen and phosphorus cycling in decomposing beech leaf litter. *Ecology* 93: 770-782.
- Muller B.**, Pantin F., Génard M., Turc O., Freixes S., Piques M. and Gibon Y. (2011). Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs. *Journal of Experimental Botany* 62(6): 1715–1729.
- Murray F.W.** (1967). On the computation of saturation vapor pressure. *Journal of Applied Meteorology and climatology* 6 : 203-204.

N

- Nardini** A., Battistuzzo M. and Savi T. (2013). Shoot desiccation and hydraulic failure in temperate woody angiosperms during an extreme summer drought. *New Phytologist* 200: 322–329.
- Navarro-Cerrillo** R.M., Rodriguez-Vallejo C., Silveiro E., Hortal A., Palacios-Rodriguez G. Duque-Lazo J. and Camarero J.J. (2018). Cumulative drought stress leads to a loss of growth resilience and explains higher mortality in planted than in naturally regenerated *pinus pinaster* stands. *Forests* 9(6): 358.
- Neufeld** H.S., Grantz D.A., Meinzer F.C., Goldstein G., Crisosto G.M. and Crisosto C. (1992). Genotypic variability in vulnerability of leaf xylem to cavitation in water-stressed and well-irrigated sugarcane. *Plant Physiology* 100: 1020-1028.
- Nitsch** J.P. (1957). Growth responses of woody plants to photoperiodic *stimuli*. *Proceedings of the American Society for Horticultural Science* 70: 512–525.
- Nitsch** J.P. (1966). Photopériodisme et dormance chez les végétaux ligneux. *Bulletin de la Société Botanique de France* 113(1): 55-66.
- Niinemets** Ü. and Lukjanova A. (2003). Total foliar area and average leaf age may be more strongly associated with branching frequency than with leaf longevity in temperate conifers. *New Phytologist* 158: 75–89.
- Niinemets** Ü. (2015). Is there a species spectrum within the world-wide leaf economics spectrum? Major variations in leaf functional traits in the Mediterranean sclerophyll *Quercus ilex*. *New Phytologist* 205: 79–96.

O

- O'Brien** M.J., Leuzinger S., Philipson C.D., Tay J. and Hector A. (2014). Drought survival of tropical tree seedlings enhanced by non-structural carbohydrate levels. *Nature Climate Change* 4: 710–714.
- O'Brien** M.J., Burslem D.F.R.P., Caduff A., Tay J. and Hector A. (2015). Contrasting nonstructural carbohydrate dynamics of tropical tree seedlings under water deficit and variability. *New Phytologist* 205: 1083–1094.

P

- Pallardy S.G.** and Rhoads J.L. (1997). Drought effects on leaf abscission and leaf production in *Populus* clones. In: Pallardy SG, Cecich RA, Garrett HE, Johnson PS, eds. Proceedings 11th central hardwood forest conference. North Central Forest Experiment Station, general technical report, NC-188. Washington, DC, USA: US Department of Agriculture, Forest Service 374–384.
- Pammenter N.W.** and Vander Willigen C. (1998). A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree Physiology* 18: 589-593.
- Pan J.**, Jacobs D.F. and Li G. (2017). Combined effects of short-day treatment and fall fertilization on growth, nutrient status, and spring bud break of *Pinus tabulaeformis* seedlings. *iForest* 10: 242-249.
- Passioura J.B.** (2002). Soil conditions and plant growth. *Plant, Cell and Environment* 25: 311-318.
- Pate J.** and Arthur D. (1998). $\delta^{13}\text{C}$ analysis of phloem sap carbon: novel means of evaluating seasonal water stress and interpreting carbon isotope signatures of foliage and trunk wood of *Eucalyptus globulus*. *Oecologia* 117: 301-311.
- Pauley S.S.** and Perry T.O. (1954). Ecotypic variation of the photoperiodic response in *Populus*. *Journal of the Arnold Arboretum, Harvard University* 35: 167–188.
- Pearson R.G.** (2006). Climate change and the migration capacity of species. *Trends in Ecology and Evolution* 21(3): 111-113.
- Pellis A.**, Laureysens I. and Ceulemans R. (2004a). Genetic variation of the bud and leaf phenology of seventeen poplar clones in a short rotation coppice culture. *Plant Biology* 6(1): 38-46.
- Pellis A.**, Laureysens I. and Ceulemans R. (2004b). Growth and production of a short rotation coppice culture of poplar I. Clonal differences in leaf characteristics in relation to biomass production. *Biomass and Bioenergy* 27: 9-19.

- Pérez-Cruzado** C., Sanchez-Ron D., Rodríguez-Soalleiro R., Hernández M.J., Sánchez-Martín M.M., Cañellas I. and Sixto H. (2013). Biomass production assessment from *Populus spp.* short-rotation irrigated crop in Spain. *GCB Bioenergy* 6(4): 312-326.
- Pharis** R.P. and Kramer P.J. (1964). The effects of nitrogen and drought on loblolly pine seedlings. 1. Growth and composition. *Forest Science* 10: 143-150.
- Piper** F.I. and Fajardo A. (2016). Carbon dynamics of *Acer pseudoplatanus* seedlings under drought and complete darkness. *Tree Physiology* 36: 1400–1408.
- Piper** F.I., Viñeola B., Linares J., Camarero J., Cavieres L. and Fajardo A. (2016). Mediterranean and temperate treelines are controlled by different environmental drivers. *Journal of Ecology* 104(3): 691-702.
- Pita** P., Soria F., Canas I., Toval G. and Pardos J.A. (2001). Carbon isotope discrimination and its relationship to drought resistance under field conditions in genotypes of *Eucalyptus globulus* Labill. *Forest Ecology and Management* 141: 211–221.
- Plavcová** L., Hack U.G. and Sperry J.S. (2011). Linking irradiance-induced changes in pit membrane ultrastructure with xylem vulnerability to cavitation. *Plant, Cell and Environment* 34: 501–513.
- Plavcová** L. and Hacke U.G. (2012). Phenotypic and developmental plasticity of xylem in hybrid poplar saplings subjected to experimental drought, nitrogen fertilization, and shading. *Journal of Experimental Botany* 63: 6481–6491.
- Plavcová** L., Hacke U.G., Almeida-Rodríguez A.M., Li E. and Douglas C.J. (2013a). Gene expression patterns underlying changes in xylem structure and function in response to increased nitrogen availability in hybrid poplar. *Plant, Cell and Environment* 36: 186–199.
- Plavcová** L., Jansen S., Klepsch M. and Hacke U.G. (2013b). Nobody's perfect: can irregularities in pit structure influence vulnerability to cavitation? *Frontier in Plant Science* 4(4): 1-6.
- Pockman** W.T., Sperry J.S. and O'Leary J.W. (1995). Sustained and significant negative water pressure in xylem. *Nature* 378: 715–716.

Ponton S., Dupouey J., Breda N. and Dreyer E. (2002). Comparison of water use efficiency of seedlings from two sympatric oak species: genotype \times environment interactions. *Tree Physiology* 22: 413–422.

Q

Quentin A.G., Pinkard E.A., Ryan M.G., Tissue D.T. et al. (2015). Non-structural carbohydrates in woody plants compared among laboratories. *Tree Physiology* 35: 1146–1165.

R

Rae A.M., Robinson K.M., Street N.R. and Taylor G. (2004). Morphological and physiological traits influencing biomass productivity in short-rotation coppice poplar. *Canadian Journal of Forest Research* 34: 1488–1498.

Rasheed F., Richard B., Le Thiec D., Montpied P., Paillassa E., Brignolas F. and Dreyer E. (2011). Time course of $\Delta^{13}\text{C}$ in poplar wood: genotype ranking remains stable over the life cycle in plantations despite some differences between cellulose and bulk wood. *Tree Physiology* 31: 1183–1193.

Rasheed F., Dreyer E., Richard B., Brignolas F., Montpied P. and Le Thiec D. (2012). Genotype differences in ^{13}C discrimination between atmosphere and leaf matter match differences in transpiration efficiency at leaf and whole-plant levels in hybrid *Populus deltoides* \times *nigra*. *Plant, Cell and Environment*. 36: 87–102.

Rasheed F., Dreyer E., Richard B., Brignolas F., Brendel O. and Le Thiec D. (2015). Vapour pressure deficit during growth has little impact on genotypic differences of transpiration efficiency at leaf and whole-plant level: an example from *Populus nigra* L. *Plant, Cell and Environment* 38: 670–684.

Rathcke B. and Lacey E.P. (1985). Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 16: 179–214.

Regier N., Streb S., Coccozza C., Schaub M., Cherubini P., Zeeman S.C. and Frey B. (2009). Drought tolerance of two black poplar (*Populus nigra* L.) clones: contribution of

carbohydrates and oxidative stress defence. *Plant, Cell and Environment*. 32: 1724–1736.

Reichstein M., Bahn M., Ciais P., Frank D., Mahecha M.D., Seneviratne S.I., Zscheischler J., Beer C., Buchmann N., Frank D.C., Papale D., Rammig A., Smith P., Thonicke K., van der Velde M., Vicca S., Walz A. and Wattenbach M. (2013). Climate extremes and the carbon cycle. *Nature* 500: 287–295.

Remphrey W.R. and Powell G.R. (1985). Crown architecture of *Larix laricina* saplings: sylleptic branching on the main stem. *Canadian Journal of Botany* 63: 1296–1302.

Ren P., Emanuele Z., Sergio R., Franco B. Peter P. and Eryuan L. (2019). Growth rate rather than growing season length determines wood biomass in dry environments. *Agricultural and Forest Meteorology* 271: 46-53.

Richards R.A., Rebetzke G.J., Condon A.G. and van Herwaarden A.F. (2002). Breeding opportunities for increasing the efficiency of water use and crop yield in temperate cereals. *Crop Science* 42: 111–121.

Riom J. (1994). Le dépérissement du pin maritime dans le Sud-Est de la France au cours des années 1960-1970. Le rôle de la cochenille *Matsucoccus feytaudi*, *Revue Forestière Française* 5(46): 437-445.

Ripullone F., Lauteri M., Grassi G., Amato M. and Borghetti M. (2004). Variation in nitrogen supply changes water-use efficiency of *Pseudotsuga menziesii* and *Populus* × *euroamericana*: a comparison of three approaches to determine water-use efficiency. *Tree Physiology* 24: 671–679.

Ritchie G.A. and Hinckley T.M. (1975). The pressure chamber as an instrument for ecological research. *Advances in Ecological Research* 9: 165–254.

Rivas R., Frosi G., Ramos D.G., Pereira S., Benko-Iseppon A.M. and Santos M.G. (2017). Photosynthetic limitation and mechanisms of photoprotection under drought and recovery of *Calotropis procera*, an evergreen C3 from arid regions. *Plant Physiology and Biochemistry* 118: 589-599.

Rohde A., Storme V., Jorge V., Gaubet M., Vitacolonna N., Fabbrini F., Ruttink T., Zaina G., Marron N., Dillen S., Steenackers M., Sabatti M., Morgante M., Boerjan W. and

Bastien C. (2010). Bud set in poplar – genetic dissection of a complex trait in natural and hybrid populations. *New Phytologist* 189: 106-121.

Rohde A., Bastien C. and Boerjan W. (2011). Temperature signals contribute to the timing of photoperiodic growth cessation and bud set in poplar. *Tree Physiology* 31: 472-482.

Rood S.B., Patiño S., Coombs K. and Tyree M.T. (2000). Branch sacrifice: cavitation-associated drought adaptation of riparian cottonwoods. *Trees* 14: 248–257.

Rönnerberg-Wästljung A.C. and Gullberg U. (1999). Genetics of breeding characters with possible effects on biomass production in *Salix viminalis* (L.). *Theoretical and Applied Genetics* 98: 531-540.

Rubert-Nason K.F., Couture J.J., Gryzmala E.A., Townsend P.A. and Lindroth R.L. (2017). Vernal freeze damage and genetic variation alter tree growth, chemistry, and insect interactions. *Plant, Cell and Environment* 40: 2743– 2753.

Royo A.A. and Knight K.S. (2012). White ash (*Fraxinus americana*) decline and mortality: The role of site nutrition and stress history. *Forest Ecology and Management* 286: 8-15.

S

Sala A., Piper F.I. and Hoch G. (2010). Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. *New Phytologist* 186: 274–281.

Sala A., Woodruff D.R. and Meinzer F.C. (2012). Carbon dynamics in trees: feast or famine? *Tree Physiology* 32: 764–775.

Salifu K.F., Aposto K.G., Jacobs D.F. and Anisul Islam M. (2007). Growth, physiology, and nutrient retranslocation in nitrogen-15 fertilized *Quercus rubra* seedlings. *Annals of Forest Science* 65: 101.

Sallé A., Jerger R., Vincent-Barbaroux C., Baubet O., Dahuron D., Bourgerie S. and Lieutier F. (2018). Tree-killing aphid dramatically reduces bark contents in carbohydrates and nitrogen compounds. *Forest Ecology and Management* 407(1): 23-30.

- Samuelson** L.J., Stokes T.A. and Coleman M.D. (2007). Influence of irrigation and fertilization on transpiration and hydraulic properties of *Populus deltoides*. *Tree Physiology* 27: 765–774.
- Sardans** J., Grau O., Chen H.Y.H., Janssens I.A., Ciais P., Piao S. and Peñuelas J. (2017). Changes in nutrient concentrations of leaves and roots in response to global change factors. *Global Change Biology* 23: 3849–3856.
- Sharkey** T.D., Bernacchi C.J., Farquhar G.D. and Singsaas E.L. (2007). Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C3 leaves. *Plant, Cell and Environment* 30: 1035–1040.
- Santiago** L.S., Wright S.J., Harms K.E., Yavitt J.B., Korine C., Garcia M.N. and Turner B.L. (2012). Tropical tree seedling growth responses to nitrogen, phosphorus and potassium addition. *Journal of Ecology* 100: 309-316.
- Saurer** M., Aellen K. and Siegwolf R. (1997). Correlating $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ in cellulose of trees. *Plant, Cell and Environment* 20: 1543–1550.
- Sauter** J.J., Vancleve B. and Wellenkamp S. (1989). Ultrastructural and biochemical results on the localization and distribution of storage proteins in a poplar tree and in twigs of the other tree species. *Holzforschung* 43: 1-6.
- Scarascia-Mugnozza** G.E., Isebrands J.G., Hinckley T.M. and Stettler R.F. (1989). Dynamics of light interception, leaf area and biomass production in *Populus* clones in the establishment year. *Annals of Forest Science* 49: 515-518.
- Scarascia-Mugnozza** G.E., Ceulemans R., Heilman P.E., Isebrands J.G., Stettler R.F. and Hinckley T.M. (1997). Production physiology and morphology of *Populus* species and their hybrids grown under short rotation. II. Biomass components and harvest index of hybrid and parental species clones. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 285-294.
- Scarascia-Mugnozza** G.E., Hinckley T.M., Stettler R.F., Heilman P.E. and Isebrands J.G. (1999). Production physiology and morphology of *Populus* species and their hybrids grown under short rotation. III. Seasonal carbon allocation patterns from branches. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 1419-1432.

- Scartazza** A., Mata C., Matteucci G., Yakir D., Moscatello S. and Brugnoli E. (2004). Comparisons of $\delta^{13}\text{C}$ of photosynthetic products and ecosystem respiratory CO_2 and their responses to seasonal climate variability. *Oecologia* 140: 340-351.
- Schmidt** A., Poulain M., Klein D., Krause K., Peña-Rojas K., Schmidt H. and Schulte A. (2009). Allometric above-belowground biomass equations for *Nothofagus pumilio* (Poepp. Endl.) natural regeneration in the Chilean Patagonia. *Annals of Forest Science* 66: 513.
- Schneider** C.A., Rasband W.S. and Eliceiri K.W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods* 9: 671–675.
- Scholander** P.F., Hammel H.T., Bradstreet E.D. and Hemmingsen E.A. (1965). Sap pressures in vascular plants. *Science* 148: 339–346.
- Schreiber** S.G., Hacke U.G., Hamann A. and Thomas B.R. (2011). Genetic variation of hydraulic and wood anatomical traits in hybrid poplar and trembling aspen. *New Phytologist* 190: 150-160.
- Schreiber** S.G., Hacke U.G. and Hamann A. (2015). Variation of xylem vessel diameters across a climate gradient: insight from a reciprocal transplant experiment with a widespread boreal tree. *Functional Ecology* 29(11): 1392-1401.
- Secchi** F. and Zwieniecki M.A. (2011). Sensing embolism in xylem vessels: the role of sucrose as a trigger for refilling. *Plant, Cell and Environment* 34: 514–524.
- Secchi** F. and Zwieniecki M.A. (2012). Analysis of xylem sap from functional (nonembolized) and nonfunctional (embolized) vessels of *Populus nigra*: chemistry of refilling. *Plant Physiology* 160: 955–964.
- Sergent** A-S., Breda N., Sanchez Rodriguez L., Bastien J-C. and Rozenberg P. (2014). Coastal and interior Douglas-fir provenances differ in growth performance and response to drought episodes at adult age. *Annals of Forest Science* 71(6): 709–720.
- Sevanto** S., McDowell N.G., Dickman L.T., Pangle R. and Pockman W.T. (2014). How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant, Cell and Environment* 37: 153–161.

- Shinde S.**, Naik D. and Cumming J.R. (2017). Carbon allocation and partitioning in *Populus tremuloides* are modulated by ectomycorrhizal fungi under phosphorus limitation.
- Siegwolf R.T.W.**, Matyssek R., Saurer M., Maurer S., Gunthardt-Goerg M.S., Schmutz P. and Bucher J.B. (2001). Stable isotope analysis reveals differential effects of soil nitrogen and nitrogen dioxide on the water use efficiency in hybrid poplar leaves. *New Phytologist* 149: 233–246.
- Silim S.**, Nash R., Reynard D., White B. and Schroeder W. (2009). Leaf gas exchange and water potential responses to drought in nine poplar (*Populus spp.*) clones with contrasting drought tolerance. *Trees* 23: 959–969.
- Smith B.N.** and Epstein S. (1971). Two categories of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios for higher plants. *Plant Physiology* 47: 380-384.
- Soolanayakanahally R.Y.**, Guy R.D., Silim S.N., Drewes E.C. and Schroeder W.R. (2009). Enhanced assimilation rate and water use efficiency with latitude through increased photosynthetic capacity and internal conductance in balsam poplar (*Populus balsamifera* L.). *Plant, Cell and Environment* 32: 1821–1832.
- Soudzilovskaia N.A.**, Elumeeva T.G., Onipchenko V.G., Shidakov I.I., Salpagarova F.S., Khubiev A.B., Tekeev D.K. and Cornelissen J.H.C. (2013). Functional traits predict relationship between plant abundance dynamic and long-term climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110(45): 18180-18184.
- Sperry J.S.**, Donnelly J.R. and Tyree M.T. (1988). A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell and Environment* 11: 35–40.
- Sperry J.S.** and Tyree M.T. (1988). Mechanism of water stress-induced xylem embolism. *Plant Physiology* 88: 581–587.
- Sperry J.S.**, Saliendra N.Z., Pockman W.T., Cochard H., Cruiziat P., Davis S.D., Ewers F.W. and Tyree M.T. (1996). New evidence for large negative xylem pressures and their measurement by the pressure chamber method. *Plant, Cell and Environment* 19: 427–436.
- Stanton B.J.** (2009). The domestication and conservation of *Populus* genetic resources (Chapter 4a). In: *Poplars and willows in the world: meeting the needs of society and*

the environment. Eds. Isebrands J.G. & Richardson J. FAO/IPC (Food and Agricultural Organization of the United Nations / International Poplar Commission), Rome, Italy. 86p.

Stettler R.F., Fenn R.C., Heilman P.E., and Stanton B.J. (1988). *Populus trichocarpa* × *P. deltoides* hybrids for short-rotation culture: variation patterns and 4-year field performance. *Canadian Journal of Forest Research* 18: 745-753.

Stettler R.F., Zsuffa L. and Wu R. (1996). The role of hybridization in the genetic manipulation of *Populus*. In *Biology of Populus and its implications for Management and Conservation* (eds R.F. Stettler, H.D. Bradshaw Jr., P.E. Heilman & T.M. Hinckley), pp. 87–112. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada

Stoneman G.L., Crombie D.S., Whitford K., Hingston F.J., Giles R., Portlock C.C., Galbraith J.H. and Dimmock G.M. (1996). Growth and water relations of *Eucalyptus marginata* (jarrah) stands in response to thinning and fertilization. *Tree Physiology* 16: 267–274.

Sun ZJ., Livingston N.J., Guy R.D. and Ethier G.J. (1996). Stable carbon isotopes as indicators of increased water use efficiency and productivity in white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) seedlings. *Plant, Cell and Environment* 19: 887–894.

T

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

Tardieu F. (2011). Any trait or trait-related allele can confer drought tolerance: just design the right drought scenario. *Journal of Experimental Botany* 63: 25–31.

Tardieu F. (2016). Too many partners in root-shoot signals. Does hydraulics qualify as the only signal that feeds back over time for reliable stomatal control? *New Phytologist* 212: 802–804.

Tariq A., Pan K., Olatunji O.A., Graciano C., Li Z., Sun F., Sun X., Song D., Chen W., Zhang A., Wu X., Zhang L., Mingrui D., Xiong Q. and Liu C. (2017). Phosphorous

application improves drought tolerance of *Phoebe zhennan*. *Frontiers in Plant Science* 8: 1561.

Tariq A., Pan K., Olatunji O.A., Graciano C., Li Z., Sun F., Zhang L., Wu X., Chen W., Song D., Huang D., Xue T. and Zhang A. (2018). Phosphorous fertilization alleviates drought effects on *Alnus cremastogyne* by regulating its antioxidant and osmotic potential. *Nature Scientific Reports* 8: 5644.

Tilman D. (1987). On the meaning of competition and the mechanisms of competitive superiority. *Functional Ecology* 1: 304–315.

Toillon J., Fichot R., Dallé E., Berthelot A., Brignolas F. and Marron N. (2013a). Planting density affects growth and water-use efficiency depending on site in *Populus deltoides* × *P. nigra*. *Forest Ecology and Management* 304: 345-354.

Toillon J., Rollin B., Dallé E., Feinard-Duranceau M., Bastien J-C., Brignolas F. and Marron N. (2013b). Variability and plasticity of productivity, water-use efficiency, and nitrogen exportation rate in *Salix* short rotation coppice. *Biomass and Bioenergy* 56: 392-404.

Toillon J., Dallé E., Bodineau G., Berthelot A., Bastien J-C., Brignolas F. and Marron N. (2016). Plasticity of yield and nitrogen removal in 56 *Populus deltoides* × *P. nigra* genotypes over two rotations of short-rotation coppice. *Forest Ecology and Management* 375: 55–65.

Tomasella M., Beikircher B., Häberle K.-H., Hesse B., Kallenbach C., Matyssek R. and Mayr S. (2017). Acclimation of branch and leaf hydraulics in adult *Fagus sylvatica* and *Picea abies* in a forest through-fall exclusion experiment. *Tree Physiology* 38(2): 198-211.

Trifilò P., Casolo V., Raimondo F., Petrusa E., Boscutti F., Lo Gullo M.A. and Nardini A. (2017). Effects of prolonged drought on stem non-structural carbohydrates content and post-drought hydraulic recovery in *Laurus nobilis* L.: The possible link between carbon starvation and hydraulic failure. *Plant Physiology and Biochemistry* 120: 232–241.

Turok J., Lefèvre F., Cagelli L. and De Vries S. (1996). *Populus nigra* network. Report of the second meeting, Casale Monferrato (Italy) 10-12 Sep 1995. International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy, p26.

Tuskan G.A., DiFazio S., Jansson S., Bohlmann J., Grigoriev I., Hellsten U., Putnam N., *et al.* (2006). The Genome of Black Cottonwood, *Populus trichocarpa* (Torr. & Gray). *Science* 313: 1596–1604.

Tyree M.T. and Sperry J.S. (1989). Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 40: 19-36.

Tyree M.T., Alexander J. and Machado J.L. (1992). Loss of hydraulic conductivity due to water stress in intact juveniles of *Quercus rubra* and *Populus deltoides*. *Tree Physiology* 10: 411–415.

Tyree M.T. and Zimmermann M. (2002). *Xylem Structure and the Ascent of Sap*, 2nd edn. Springer-Verlag, Berlin, Germany.

U

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

Uroz S., Buee M., Deveau A., Mieszkin S. and Martin F. (2016). Ecology of the forest microbiome: Highlights of temperate and boreal ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry* 103: 471-488.

V

Valladares F., Gianoli E. and Gómez J.M. (2007). Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist* 176: 749-763.

Vanbeverem S.P.P., Broeckx L.S., Verlinden M., Sarzi Falchi I., Zenone T. and Ceulemans R. (2013). Evolution of leaf area index (LAI) during four years (two rotations) of a SRC poplar plantation. Conference: Integrating biological, environmental and technical aspects for sustainable biomass production with fast growing tree species.

At: Freising, Germany, Centre of excellence PLECO, Department of Biology, University of Antwerp.

- Vanbeverem S.P.P.**, Bloemen J., Balzarolo M., Broeckx L.S., Sarzi-Falchi I., Verlinden M.S. and Ceulemans R. (2016). A comparative study of four approaches to assess phenology of *Populus* in a short-rotation coppice culture. *iForest Biogeosciences and Forestry* 9: 682-689.
- Van den Driessche R.** (1985). Late season fertilization, mineral nutrient reserves, and retranslocation in planted Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) seedlings. *Forest Science* 31: 485-496.
- Van den Driessche R.**, Rude W. and Martens L. (2003). Effect of fertilization and irrigation on growth of aspen (*Populus tremuloides* Michx.) seedlings over three seasons. *Forest Ecology and Management* 186: 381–389.
- Vander Willigen C.** and Pammenter N.W. (1998). Relationship between growth and xylem hydraulic characteristics of clones of *Eucalyptus spp.* at contrasting sites. *Tree Physiology* 18: 595–600.
- Vartanian N.** and Lemée G. (1984). La notion d'adaptation à la sécheresse, *Bulletin de la Société Botanique de France. Actualités Botaniques* 131(1) : 7-15.
- Vennetier M.** (2012). Changement climatique et dépérissements forestiers : causes et conséquences. *Changement climatique et modification forestière, CNRS* 22: 50-60.
- Vennetier M.**, Girard F., Taugourdeau O., Cailleret M., Caraglio Y., Sabatier S-A., Ouarmim S., Didier C. and Thabeet A. (2013). Climate change impact on tree architectural development and leaf area. *Climate Change - Realities, Impacts Over Ice Cap, Sea Level and Risks*, Bharat Raj Singh, IntechOpen.
- Verlinden M.S.**, Broeckx L.S., Van den Bulcke J., Van Acker J. and Ceulemans R. (2013). Comparative study of biomass determinants of 12 poplar (*Populus*) genotypes in a high-density short-rotation culture. *Forest Ecology and Management* 307: 101–111.
- Verlinden M.S.**, Broeckx L.S. and Ceulemans R. (2015a). First vs. second rotation of a poplar short rotation coppice: Above-ground biomass productivity and shoot dynamics. *Biomass and Bioenergy* 73: 174-185.

- Verlinden** M.S., Fichot R., Broeckx L.S., Vanholme B., Boerjan W. and Ceulemans R. (2015b). Carbon isotope compositions ($\delta^{13}\text{C}$) of leaf, wood and holocellulose differ among genotypes of poplar and between previous land uses in a short-rotation biomass plantation. *Plant, Cell and Environment* 38: 144–156.
- Vicca** S., Luyssaert S., Peñuelas J., Campioli M., Chapin F.S., Ciais P., Heinemeyer A., Högberg P., Kutsch W.L., Law B.E., *et al.* (2012). Fertile forests produce biomass more efficiently. *Ecology Letters* 15(6): 520–526.
- Villagra** M., Campanello P.I., Montti L. and Goldstein G. (2013). Removal of nutrient limitations in forest gaps enhances growth rate and resistance to cavitation in subtropical canopy tree species differing in shade tolerance. *Tree Physiology* 33: 285–296.
- Villar-Salvador** P., Puértolas J. Peñuelas J.L. and Planelles R. (2005). Effect of nitrogen fertilization in the nursery on the drought and frost resistance of Mediterranean forest species. *Investigación agraria. Sistemas y recursos forestales* 14(3): 408-418.

W

- Wang** J.R., Hawkins C.D.B. and Letchold T. (1998). Photosynthesis, water and nitrogen use efficiencies of four paper birch (*Betula papyrifera*) populations grown under different soil moisture and nutrient regimes. *Forest Ecology and Management* 112: 233–244.
- Wang** L., Wang S., Chen W., Li H. and Deng X. (2017). Physiological mechanisms contributing to increased water-use efficiency in winter wheat under organic fertilization. *PLoS ONE* 12(6) : e0180205.
- Wang** W., Peng C., Kneeshaw D.D., Larocque G.R. and Luo Z. (2013). Drought-induced tree mortality: ecological consequences, causes, and modeling. *Environmental Reviews* 20(2): 109-121.
- Wang** Y.P. and Jarvis P.G. (1990). Influence of crown structural properties on PAR absorption, photosynthesis, and transpiration in Sitka spruce: application of a model (MAESTRO). *Tree Physiology* 7: 297–316.

- Ward** E.J., Domec J-C., Laviner M.A., Fox T.R. Sun G. McNullty S., King J. and Noormets A. (2015). Fertilization intensifies drought stress: Water use and stomatal conductance of *Pinus taeda* in a midrotation fertilization and throughfall reduction experiment. *Forest Ecology and Management* 355: 72-82.
- Watterston** K.G., Leaf A.L. and Engelken J.H. (1963). Effect of N, P, and K fertilization on yield and sugar content of sap of Sugar Maple trees. *Soil, Science society of America Journal* 27(2): 236-238.
- Weih** M. (2009). Genetic and environmental variation in spring and autumn phenology of biomass willows (*Salix spp.*): effects on shoot growth and nitrogen economy. *Tree Physiology* 29: 1479–1490.
- Welander** N.T. and Ottosson B. (2000). The influence of low light, drought and fertilization on transpiration and growth in young seedlings of *Quercus robur* L. *Forest Ecology and Management* 127: 139-151.
- Wheeler** J.K., Sperry J.S., Hacke U.G. and Hoang N. (2005). Inter–vessel pitting and cavitation in woody *Rosaceae* and other vesselled plants: a basis for a safety versus efficiency trade–off in xylem transport. *Plant, Cell and Environment* 28: 800–812.
- White** J.W., Castillo J.A. and Ehleringer J.R. (1990). Associations between productivity, root growth and carbon isotope discrimination in *Phaseolus vulgaris* under water deficit. *Australian Journal of Plant Physiology* 17: 189–198.
- Wikberg** J. and Ögren E. (2004). Interrelationships between water use and growth traits in biomass-producing willows. *Trees* 18: 70–76.
- Wiley** E. and Helliker B. (2012). A re-evaluation of carbon storage in trees lends greater support for carbon limitation to growth. *New Phytologist* 195: 285–289
- Wiley** E., Hoch G. and Landhäusser S.M. (2017). Dying piece by piece: carbohydrate dynamics in aspen (*Populus tremuloides*) seedlings under severe carbon stress. *Journal of Experimental Botany* 68(18): 5221-5232.
- Wilkinson** S., Bacon M. A. and Davies W.J. (2007). Nitrate signalling to stomata and growing leaves: interactions with soil drying, ABA, and xylem sap pH in maize. *Journal of Experimental Botany* 58: 1705–1716.

Wortemann R., Herbette S., Barigah T.S., Fumanal B., Alia R., Ducousso A., Gomory D., Roeckel-Drevet P. and Cochard H. (2011). Genotypic variability and phenotypic plasticity of cavitation resistance in *Fagus sylvatica* L. across Europe. *Tree Physiology* 31: 1175–1182.

Wu R. and Stettler R.F. (1996). The genetic resolution of juvenile canopy structure and function in a three-generation pedigree of *Populus*. *Trees* 11: 99-108.

Wu R. and Stettler R.F. (1998). Quantitative genetics of growth and development in *Populus*. III. Phenotypic plasticity of crown structure and function. *Heredity* 81: 299-310.

X

Xiao L., Liu G., Li P. and Xue S. (2017). Nitrogen addition has a stronger effect on stoichiometries of non-structural carbohydrates, nitrogen and phosphorus in *Bothriochloa ischaemum* than elevated CO₂. *Plant Growth Regulation* 83: 325–334.

Xu X., Peng G., Wu C., Korpelainen H. and Li C. (2008). Drought inhibits photosynthetic capacity more in females than in males of *Populus cathayana*. *Tree Physiology* 28: 1751–1759.

Xu Z.H., Saffigna P.G., Farquhar G.D., Simpson J.A., Haines R.J., Walker S., Osborne D.O. and Guinto D. (2000). Carbon isotope discrimination and oxygen isotope composition in clones of the F1 hybrid between slash pine and Caribbean pine in relation to tree growth, water-use efficiency and foliar nutrient concentration. *Tree Physiology* 20: 1209–1218.

Y

Yang F. and Miao L-F. (2010). Adaptive responses to progressive drought stress in two poplar species originating from different altitudes. *Silva Fennica* 44(1): 23–37.

Z

- Zabek** L.M. (1995). Optimum fertilization of hybrid poplar plantations in coastal British Columbia. PhD. B.S.A., the University of British Columbia, Vancouver, Canada.
- Zanewich** K.P., Pearce D.W. and Rood S.B. (2018). Heterosis in poplar involves phenotypic stability: cottonwood hybrids outperform their parental species at suboptimal temperatures. *Tree Physiology* 38: 789–800.
- Zechmeister-Boltenstern** S., Keiblinger K.M., Mooshammer M., Peñuelas J., Richter A., Sardans J. and Wanek W. (2015). The application of ecological stoichiometry to plant–microbial–soil organic matter transformations. *Ecological Monographs* 85: 133-155.
- Zeleznik** J.D. (2007). Effects of apical meristem loss on sylleptic branching and growth of hybrid poplar. *Biomass and Bioenergy* 31: 453-459.
- Zhang** H., Simmonds L.P., Morison J.I.L. and Payne D. (1997). Estimation of transpiration by single trees: comparison of sap flow measurements with a combination equation. *Agricultural and Forest Meteorology* 87: 155-169.
- Zhang** H., Morison J.I.L. and Simmonds L.P. (1998). Transpiration and water relations of poplar trees growing close to the water table. *Tree Physiology* 19: 563-573.
- Zhang** J., Fins L. and Marshall J. (1994). Stable carbon isotope discrimination, photosynthetic gas exchange, and growth differences among western larch families. *Tree Physiology* 14: 531–539.
- Zhang** L., Gao M., Li S. Alva A.K. and Ashraf M. (2014). Potassium fertilization mitigates the adverse effects of drought on selected *Zea mays* cultivars. *Turkish Journal of Botany* 38: 713-723.
- Zhang** X., Zang R. and Li C. (2004). Population differences in physiological and morphological adaptations of *Populus davidiana* seedlings in response to progressive drought stress. *Plant Science* 166: 791–797.
- Zimmermann** M.H. (1983). Xylem structure and the ascent of sap. Springer-Verlag, New York, USA, 143p.

AUTRES SOURCES

- **Article euronews.com** 09/09/2015 : Cop21, 200 ans d’histoire du changement climatique. Consulté le 03/07/2018. <https://fr.euronews.com/2015/09/09/cop21-200-ans-d-histoire-du-changement-climatique>

- **Commission internationale du peuplier** 2016. <https://docplayer.fr/56834361-Commission-nationale-du-peuplier-de-france-periode.html>

Laure Bouyer

Impact de la disponibilité en nutriments sur le fonctionnement hydrique et carboné de peupliers dans des contextes de sécheresse variés

La disponibilité en eau et en nutriments sont deux facteurs limitant la croissance et la productivité des forêts. Malgré un historique important de travaux sur le rôle physiologique des principaux éléments minéraux, l'impact du statut nutritif des arbres sur leur capacité de réponse à la sécheresse demeure très largement inconnu. Cette thèse visait à évaluer le rôle de la disponibilité en nutriments sur des caractères clés indicateurs du fonctionnement hydrique et carboné comme la croissance et ses déterminants architecturaux, l'efficacité d'utilisation de l'eau (WUE), la vulnérabilité à la cavitation ou encore les teneurs en glucides non structuraux, en réponse à des sécheresses d'intensités variées chez le peuplier. Deux dispositifs expérimentaux complémentaires ont été support des expériences, l'un en serre et l'autre en pépinière, et les travaux se sont concentrés sur un maximum de quatre géotypes sélectionnés pour leur comportement contrasté en termes de croissance et de régulation stomatique. Les résultats majeurs sont les suivants : 1) une disponibilité en nutriments plus importante augmente la croissance et WUE en conditions hydriques limitantes, 2) une disponibilité en nutriments plus importante n'augmente pas nécessairement les risques de dysfonctionnements hydrauliques, 3) l'épuisement des réserves carbonées, notamment de l'amidon, coïncide avec l'embolie massive du xylème à mortalité en cas de sécheresse sévère, et 4) une plus grande disponibilité en azote diminue la mise en réserve glucidique, notamment en condition de sécheresse modérée. Cette étude illustre pour la première fois de façon explicite la covariance au cours du temps entre les dysfonctionnements hydrauliques et l'épuisement des réserves chez une essence à croissance rapide très vulnérable à la sécheresse, et donne un exemple de la façon dont ces relations sont modulées par la disponibilité en nutriments.

Mots clés : architecture du houppier, azote, croissance, composition isotopique en ^{13}C , dysfonctionnements hydrauliques, échanges de gaz foliaires, efficacité d'utilisation de l'eau, épuisement des réserves, glucides non-structuraux, nutriments, phénologie végétative, peuplier, potentiel hydrique, productivité, tolérance à la sécheresse, vulnérabilité à la cavitation du xylème.

The role of nutrient availability in water and carbon relations of poplars under varying drought intensities

The availability of water and nutrients are two main factors limiting tree growth and forest productivity. Despite the strong legacy of research on forest nutrition, the role of nutrients in modulating tree drought responses remains largely unknown. This thesis aimed to evaluate the role of nutrient availability on key traits related to water and carbon relations such as growth and its determinants, water-use efficiency (WUE), vulnerability to cavitation, or non-structural carbohydrate (NSC) contents, in poplars under contrasting drought intensities. Research experiments relied on two complementary experimental designs, one in a greenhouse and the other in an outdoor common garden, and considered a maximum of four genotypes primarily selected for their contrasting growth and stomatal regulation. The main findings are as follows: 1) a higher nutrient availability increases growth and WUE under moderate drought, 2) a higher nutrient availability does not necessarily increase the risk of xylem hydraulic failure, 3) NSC depletion, in particular starch, co-occurs with massive xylem embolism under lethal drought, and 4) a higher nutrient availability reduces NSC storage, especially under moderate drought. This study shows for the first time the temporal covariance between the dynamics of xylem hydraulic failure and carbon starvation in a fast-growing but highly vulnerable tree species, and gives an example of how these relationships are modulated by nutrient availability.

Keywords: crown architecture, nitrogen, growth, ^{13}C isotope composition, hydraulic failure, leaf gas exchange, water-use efficiency, carbon starvation, non-structural carbohydrates, nutrients, bud phenology, poplar, water potential, productivity, drought tolerance, xylem vulnerability to drought-induced cavitation.