



AVERTISSEMENT

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

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

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

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

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

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

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

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

INRA
C. de Rech. Forestières de Nancy
Unité Ecophysiologie Forestière
Equipe Sol et Nutrition
54280 Champenoux

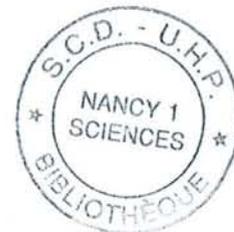
Université Henri Poincaré - Nancy I
Faculté des Sciences
BP 239
54506 Vandoeuvre-les-Nancy cedex

Thèse de l'Université Henri Poincaré - Nancy I

U.F.R. : Sciences et Techniques Biologiques

Ecole doctorale : Biologie et Santé

Spécialité : Biologie Forestière



**Ecophysiologie comparée de plants de chêne pédonculé
(*Quercus robur* L.) et de chêne sessile (*Quercus petraea*
(Matt.) Liebl.) soumis à deux contraintes racinaires
successives : hypoxie et sécheresse.**

**Application à la mise en valeur forestière
des pélosol-pseudogleys.**

**Service Commun de la Documentation
de l'Université Henri Poincaré - NANCY 1**

B.I.U. Sciences

Rue du Jardin Botanique

54600 VILLERS-LES-NANCY (FRANCE)

présentée par

Pierre-André WAGNER

Soutenue publiquement le 20 décembre 1996 devant la commission d'examen :

Jury : MM. P. Dizengremel
M. Gaiffe
F.A. Daudet
M. Bonneau
G. Colin
G. Lévy

Pr Université de Nancy I
M. C. Université de Franche-Comté
D.R. INRA Clermont Ferrand
D.R. INRA Nancy
ICGREF. ONF Velaine en Haye
D.R. INRA Nancy

Président
Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur
Examineur

REMERCIEMENTS

Ce travail n'a pu être réalisé que grâce à l'aide morale, technique, scientifique et financière de nombreuses personnes. Je tiens ici à leur adresser tous mes remerciements.

Mr P. Dizengremel, Professeur à l'Université de Nancy I, qui a accepté de présider le Jury.

Mme M. Gaiffe, Maître de Conférence à l'Université de Franche-Comté et Mr. F.A. Daudet, Directeur de Recherche à l'INRA de Clermont Ferrand qui ont accepté d'être les rapporteurs de ma thèse et qui ont été très attentifs à mon travail.

Messieurs G. Colin, Ingénieur en Chef du GREF et Directeur de la STIR Nord-Est de L'Office Nationale des Forêts, M. Bonneau, Directeur de Recherche à l'INRA de Nancy et G. Lévy, Directeur de Recherche à l'INRA de Nancy, qui ont accepté de faire parti du Jury.

Messieurs G. Lévy et H. Frochot qui ont dirigé ce travail, sachant se montrer disponibles pour résoudre avec moi les aspects scientifiques.

Monsieur E. Dreyer, Directeur de Recherche à L'INRA de Nancy, qui a encadré une partie importante de mes travaux y compris lorsque le PAM vint à pamer.

Monsieur G. Aussenac, qui m'a intégré au sein de l'Unité d'Écophysiologie Forestière et qui a suivi attentivement l'évolution de mon travail.

Monsieur G. Colin de l'Office National des Forêts, qui a été attentif à l'intérêt sylvicole de ce travail et qui en a suivi l'aboutissement.

Monsieur Y. Lefèvre pour son aide très précieuse tout au long notre travail d'équipe, notamment pour la récolte, l'exploitation et l'interprétation des données.

Monsieur D. Himbert pour son aide technique également très précieuse lorsqu'il a bombé, surfacé, pesé, mesuré, remesuré, creusé, sué.

Monsieur F. Willm qui m'a appris à licorer.

Les stagiaires qui ont directement participé à ce travail et qui m'ont apporté leur amitié et leur soutien : Philippe Durand, Eric Magnier et Morizio Longo.

Je tiens à remercier les très nombreuses personnes qui ont participé à cette oeuvre pour leur disponibilité, leur aide, mais aussi pour leur bonne humeur et leur amitié.

Je tiens à remercier l'Office National des Eaux et Forêts qui a financé une partie de ce travail.

Enfin je remercie les deux personnes qui me sont les plus chères, ma femme Nathalie et notre fille Maurine pour tout ce qu'elles m'ont apporté lors de ces années.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	1
CHAPITRE I.....	5
Réponses de plants de chêne sessile et de chêne pédonculé à la succession de l'ennoyage et de la sécheresse en conditions naturelles	5
I. INTRODUCTION	6
II. MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	7
1. Matériel végétal	7
2. Dispositif expérimental.....	7
2.1. Description.....	7
2.2. Traitements.....	9
3. Paramètres mesurés.....	11
3.1. Mesures sur la totalité du dispositif.....	11
3.2. Suivis écophysologiques sur six placeaux	11
III. RÉSULTATS.....	14
1. Caractéristiques climatiques et périodes de stress hydrique (ennoyage ou sécheresse) de 1991 à 1995.....	14
2. Variations des conditions de milieu au sein du dispositif et choix des blocs en vue d'étudier l'influence de l'ennoyage.....	15
2.1. Intensité de l'ennoyage.....	16
2.2. Facteurs expliquant les variations d'intensité d'ennoyage.....	17
3. Enracinement des plants.....	18
4. Suivi écophysologique des plants en 1994 sur une fraction du dispositif.....	19
4.1. Intensité de l'ennoyage.....	19
4.2. Déficit hydrique du sol.....	19
4.3. Potentiel hydrique de base des plants	20
4.4. Croissance en hauteur des plants.....	20
5. Suivi annuel des plants sur l'ensemble du dispositif	23
5.1. Comparaison de la mortalité des deux espèces fin 1991, après deux saisons de végétation.....	23
5.2. Croissance en diamètre et en hauteur des plants de 1991 à 1995.....	24

IV. DISCUSSION	29
1. Caractérisation des contraintes subies par les plants sur pélosol-pseudogley et leurs conséquences sur la croissance en hauteur (exemple de 1994)	29
1.1. Effet de l'élimination de la végétation sur l'humidité du sol et le potentiel de base des plants	29
1.2. Effet de l'ennoyage sur les relations hydriques sol-plants	30
1.3. Effet de la position topographique sur l'intensité de l'ennoyage et de la sécheresse édaphique	30
1.4. Conséquences de la succession ennoyage-sécheresse sur l'élongation des premières et deuxièmes pousses	31
2. Influence de l'ennoyage et de la sécheresse sur la mortalité fin 1991 et sur l'accroissement réalisé après cinq années de conditions climatiques variées	32
2.1. Sans modification du milieu traitement témoin	32
2.2. Effet d'une atténuation de la sécheresse édaphique par le traitement paillage ...	33
2.3. Amélioration de la croissance due au paillage par rapport au témoin	
2.4. Conclusions pratiques concernant l'utilisation du paillage	35
2.5. Effet d'une atténuation de la sécheresse édaphique par le traitement herbicide	35
3. Conclusions de l'expérimentation de Sierck	36
CHAPITRE II	38
Réaction à la succession de l'ennoyage et de la sécheresse chez des plants de chêne sessile et de chêne pédonculé en conditions contrôlées	38
I. INTRODUCTION	39
II. MATERIEL ET METHODES	40
1. Matériel végétal utilisé	40
2. Dispositif expérimental	40
3. Paramètres mesurés	41
3.1. Humidité volumique du sol	41
3.2. Potentiel hydrique du sol	42
3.3. Croissance en hauteur et en diamètre des plants	42
3.4. Système racinaire	42
3.5. Potentiel hydrique de base des plants	43
3.6. Les échanges gazeux	43
III. RESULTATS	45
1. Évolution de l'humidité volumique et du potentiel hydrique du sol	45
1.1. Humidité volumique du sol	45
1.2. Potentiel hydrique du sol	45

2. Croissance en hauteur.....	46
2.1. Pendant l'ennoyage (deuxième pousse).....	46
2.2. Croissance en hauteur après ennoyage (troisième pousse) et en absence de sécheresse.....	47
2.3. Croissance en hauteur après ennoyage (troisième pousse) et pendant la sécheresse.....	49
2.4. Croissance cumulée de deuxième, troisième et quatrième pousse.....	52
2.5. Croissance en diamètre.....	53
3. État du système racinaire après l'ennoyage.....	53
3.1. Nombre total de racines fines en relation avec la profondeur après un mois d'ennoyage.....	53
3.2. Pourcentage de racines vivantes après ennoyage.....	54
4. Relations hydriques.....	54
4.1. Évolution du potentiel hydrique de base.....	54
4.2. Évolution de la conductance stomatique.....	55
5. Assimilation nette de CO ₂	56
IV. DISCUSSION.....	58
1. Pendant l'ennoyage (effets directs de l'hypoxie).....	58
1.1. Effets d'un ennoyage total.....	58
1.2. La différence de croissance entre les deux espèces est-elle atténuée à ennoyage partiel ?.....	58
2. Après réessuyage du sol (effets à moyen terme de l'ennoyage en absence de sécheresse).....	60
3. Réaction à la sécheresse seule.....	60
4. Influence de l'ennoyage sur la réponse à la sécheresse.....	61
5. Effets cumulés de l'ennoyage et de la sécheresse sur la croissance annuelle des deux espèces.....	62
CHAPITRE III.....	63
Réponse de l'appareil photosynthétique à l'hypoxie en interaction avec l'intensité lumineuse.....	63
I. INTRODUCTION.....	64
II. MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	65
1. Matériel végétal utilisé.....	65
2. Protocole réalisé en 1994.....	65
3. Protocole suivi en 1995.....	67
4. Paramètres mesurés.....	68
4.1. Potentiel hydrique de base des plants.....	68
4.2. Les échanges gazeux (A et gws).....	68
4.3. La capacité photosynthétique maximale (A max).....	68

4.4. La teneur foliaire en chlorophylle a et b.....	69
4.5. La fluorescence.....	69
4.6. Biomasses et surfaces foliaires	72
III. RÉSULTATS.....	74
1ère partie (expérimentation de 1994).....	74
1. Biomasses	74
1.1 Biomasses de la partie aérienne.....	74
1.2 Biomasses racinaires.....	74
2. Relations hydriques.....	75
2.1 Potentiel hydrique de base	75
2.2 Conductance stomatique pour la vapeur d'eau (gws).....	75
3. Photosynthèse	77
3.1. Assimilation nette de CO ₂	77
3.2. Capacité photosynthétique maximale (A max.).....	78
4. Teneur foliaire en chlorophylle.....	78
5. Fluorescence.....	79
5.1. Efficacité maximale du photosystème II (Fv/Fm) (mesurée en fin de nuit)	79
5.2. Efficacité du photosystème II ($\Delta F/F_m'$) (mesurée en cours de journée).....	80
2ème partie (expérimentation de 1995)	82
1. Biomasses	82
1.1 Biomasses de la partie aérienne.....	82
1.2 Biomasses de la partie racinaire.....	83
2. Fractions de pivot vivantes après ennoyage	83
3. Signes extérieurs de dessèchement des feuilles et relations hydriques.....	84
3.1. Signes extérieurs de dessèchement des feuilles.....	84
3.2. Évolution du potentiel hydrique de base des plants après l'ennoyage.....	85
3.3. Évolution de la conductance stomatique pour la vapeur d'eau (gws).....	85
4. Évolution de l'assimilation nette de CO ₂	86
5. Évolution de la teneur foliaire en chlorophylle a et b	86
IV. DISCUSSION	87
1. Effets de l'ennoyage à intensité lumineuse importante.....	87
1.1. Effet de l'ennoyage sur la biomasse aérienne et racinaire	87
1.2. Influence de l'ennoyage sur les relations hydriques et l'assimilation de CO ₂	88
1.3. Influence de l'ennoyage sur les capacités photosynthétiques des plants	90
2. Effet de la lumière sur la réponse des plants à l'ennoyage.....	91
2.1. Sur la biomasse , A et gws	91
2.2. Sur l'efficacité photochimique des photosystèmes II.....	92
V. CONCLUSION	94

CONCLUSION GÉNÉRALE	95
1. Rappel des objectifs	95
2. Réponses globale des plants à la succession de l'envoyage et de la sécheresse en conditions naturelles	95
3. Réponses des plants à l'envoyage	96
4. Réponses des plants à la sécheresse	97
5. Réaction à la succession de l'envoyage et de la sécheresse.....	98
6. Comparaison du comportement des deux espèces sur différents types de sols à forte hydromorphie superficielle. Contribution à l'autécologie des deux espèces.....	99
7. Conseils pratiques aux sylviculteurs	100
7.1. Choix de l'espèce sur pélosol-pseudogley.....	100
7.2. Traitements permettant d'atténuer les deux stress.....	101
BIBLIOGRAPHIE.....	102

INTRODUCTION

Parmi les sols à hydromorphie temporaire, les sols à pseudogley sont caractérisés par la présence d'un horizon relativement argileux plus ou moins proche de la surface, qui provoque deux stress successifs au cours d'une même saison de végétation : un ennoyage des racines suivi d'une sécheresse.

Tout d'abord, durant tout l'hiver et une partie du printemps, les eaux de précipitation s'accumulent au dessus du plancher argileux et forment une nappe parfois très proche de la surface. Dans ces conditions, l'air est chassé des pores du sol et les racines se retrouvent dans un milieu appauvri en oxygène (hypoxie) voir totalement dépourvu d'oxygène (anoxie). Le métabolisme de toute la plante est alors profondément bouleversé, entraînant des réductions de croissance aérienne, des dégradations du système racinaire, voire des mortalités, la réaction étant plus ou moins marquée selon les espèces (KOSLOWSKI, 1982). L'intensité de l'ennoyage dépend notamment du type de pseudogley rencontré :

- plus l'horizon argileux apparaît à faible profondeur, plus la nappe est souvent proche de la surface.
- plus la texture de l'horizon supérieur est fine, plus les mouvements latéraux de la nappe sont limités, ce qui l'appauvrit en oxygène et la fait stagner plus longtemps.

Ensuite pendant l'été, la sécheresse peut être plus ou moins marquée, là encore, selon le type de pseudogley. En effet, les racines colonisent essentiellement l'horizon de surface, l'horizon argileux sous-jacent étant difficile à prospecter. Plus cet horizon apparaît à faible profondeur, plus le volume de sol prospecté est faible. Pour les arbres, la réserve en eau disponible est alors peu importante et la sécheresse peut être ressentie d'autant plus durement que le développement racinaire a déjà été limité par l'ennoyage.

Dans ces conditions, ces sols peuvent poser de graves problèmes de survie et de croissance des arbres à l'état juvénile comme à l'état adulte (LÉVY, 1986).

L'un des cas les plus difficiles à traiter est celui des pélosol-pseudogleys, dont l'horizon imperméable apparaît à moins de 30 cm de la surface : l'ennoyage et la sécheresse y sont particulièrement intenses. Les pélosol-pseudogleys occupent d'importantes surfaces forestières dans l'Est de la France, où le chêne pédonculé semble l'espèce largement dominante, mais sa croissance y est très faible (BELGRAND et LÉVY, 1985).

Comment améliorer la productivité de ces sols ? Deux types de possibilités peuvent être envisagées.

La première serait de réaliser un travail du sol, soit par fossés (LÉVY, 1972), soit par billons pour drainer et ainsi limiter l'intensité de l'ennoyage. Ces techniques représentent cependant un investissement lourd et ne sont efficaces sur pélosol-pseudogley que si le sol est suffisamment en pente.

Par ailleurs, il est possible que le chêne pédonculé ait été artificiellement favorisé par l'homme sur pélosol pseudogley, comme cela semble le cas sur pseudogley podzolique (BECKER et LÉVY, 1983a) et dans de nombreuses stations éloignées de son optimum écologique (RAMEAU, 1990). Dans cette hypothèse, une deuxième solution serait de planter des espèces mieux adaptées que le chêne pédonculé aux contraintes particulièrement fortes des pélosol-pseudogleys. De nombreux essais d'implantation de résineux déjà réalisés sur ces sols permettent de conseiller notamment le pin sylvestre, dont la croissance est relativement honorable et la mortalité faible même sans assainissement (7% selon BELGRAND et LÉVY, 1985). Par contre peu de résultats sont actuellement disponibles concernant les feuillus. Le chêne rouge se comporte relativement bien sur pseudogley-podzolique (BELGRAND, 1983), mais cela semble lié à la texture grossière de l'horizon de fluctuation de la nappe, qui limite l'intensité de l'ennoyage : dès que la texture devient plus fine, sur d'autres pseudogley acides, le chêne rouge a une croissance très médiocre. Il n'est donc pas possible de l'envisager sur pélosol-pseudogley, l'horizon où fluctue la nappe étant de texture fine (limono-argileuse). Il en est de même pour l'alisier torminal, dont le comportement à l'état adulte sur sol à pseudogley est moins bon que celui du chêne pédonculé (LÉVY *et al*, 1993).

Parmi les autres feuillus envisageables sur pélosol-pseudogley, le chêne sessile semble actuellement le mieux placé pour remplacer le chêne pédonculé peu productif. Tout d'abord, en peuplements adultes sur pseudogleys acides, sa croissance radiale est très supérieure à celle du chêne pédonculé (de 27 % selon BECKER et LÉVY, 1986). Ce résultat a été confirmé et expliqué par une étude menée dans le centre et l'ouest de la France, également en peuplements adultes, sur une large gamme de sols comprenant surtout des pseudogleys acides : plus le sol est pauvre chimiquement et surtout plus il se dessèche fortement en été, plus la croissance radiale du pédonculé est inférieure à celle du sessile (LÉVY, BECKER et DUHAMEL, 1992).

Le chêne pédonculé serait donc plus sensible que le chêne sessile à la sécheresse estivale, ce qui expliquerait sa moins grande vigueur sur pseudogley acide. Cette hypothèse est en accord avec les observations qui ont suivi la forte vague de dépérissements dans la chênaie française vers la fin des années 1970, notamment en forêt de Tronçais (BECKER et LÉVY, 1983a) sur pseudogley podzolique : la sécheresse exceptionnelle de 1976 a déclenché une forte mortalité chez le chêne pédonculé et non chez le chêne sessile pourtant présent dans les mêmes stations. Une telle différence de comportement a été confirmée à l'état juvénile (VIVIN *et al*, 1993), mais reste à l'heure actuelle relativement peu expliquée sur le plan physiologique : les deux espèces ont une stratégie de tolérance à la sécheresse très semblable, en terme de transpiration (BREDA *et al*, 1993) et d'efficacité de l'eau (EPRON et DREYER, 1993). Toutefois, lors d'une sécheresse, la sensibilité à la cavitation est moins prononcée chez le chêne sessile que chez le chêne pédonculé (COCHARD *et al*, 1992).

Ainsi sur pseudogley acide, le meilleur comportement du chêne sessile par rapport au chêne pédonculé semble bien dû à une meilleure résistance à la sécheresse. Cependant, il n'est pas possible d'extrapoler ce résultat aux pélosol-pseudogleys, car l'intensité de l'ennoyage est plus forte, du fait de la texture plus fine de l'horizon de fluctuation de la nappe. Or le chêne sessile est précisément plus sensible à l'ennoyage que le chêne pédonculé. En effet, BELGRAND (1983) a montré chez des semis que le développement de racines très poreuses dans la partie de sol non ennoyée était plus important chez le chêne pédonculé que chez le

chêne sessile. Or le développement de ces racines dites "d'adaptation" semble d'autant plus important que l'espèce est tolérante à l'ennoyage, comme cela a été montré par LAAN *et al* (1991), en comparant chez le genre *Rumex* plusieurs espèces plus ou moins tolérantes à l'hypoxie. Par ailleurs, ces racines d'adaptation ont été observées chez de nombreuses autres espèces réputées tolérantes à l'hypoxie (KOZLOWSKI, 1982). De plus, BELGRAND (1983) a également montré que l'hypertrophie des lenticelles et l'augmentation de la porosité racinaire étaient moins développées chez le chêne sessile que chez le chêne pédonculé, permettant une moins bonne oxygénation des racines ennoyées depuis les parties aériennes. Cela pourrait expliquer que la biomasse racinaire soit plus fortement diminuée par l'hypoxie chez le chêne sessile que chez le chêne pédonculé (LÉVY, BECKER et GARREAU, 1986). Par conséquent, sur pélosol-pseudogley où l'ennoyage est souvent très intense, le système racinaire du chêne sessile risque d'être plus fortement dégradé par l'hypoxie que celui du chêne pédonculé. Si c'est le cas, le chêne sessile devra faire face à la sécheresse avec un système racinaire plus affaibli, c'est-à-dire avec un volume de sol exploré plus réduit que celui du chêne pédonculé. Il n'est pas certain que cela soit compensé par sa meilleure résistance intrinsèque à la sécheresse. La réaction à la sécheresse serait-elle modulée par la sensibilité à l'ennoyage ? Outre les conséquences de l'ennoyage sur le système racinaire, celles qui ont lieu au niveau de l'appareil photosynthétique sont encore mal connues. La fermeture des stomates est une des réponses les plus précoces à l'ennoyage et entraîne une diminution de la photosynthèse (PEZESHKI et CHAMBERS, 1986). DREYER *et al* (1991) ont montré que cela avait lieu de façon comparable chez le chêne sessile et le chêne pédonculé. D'après ces auteurs, des mécanismes non stomatiques pourraient également expliquer une part de cette limitation de la photosynthèse, comme une diminution de l'activité de la Ribulose 1-5 biphosphate (PESESHKI, 1993). En plantation, c'est-à-dire en pleine lumière, cette réduction de l'assimilation du CO₂ en réponse à l'ennoyage a lieu alors que l'appareil photosynthétique des plants est soumis à de fortes intensités lumineuses. Au niveau des chloroplastes, cette forte quantité d'énergie incidente risque d'endommager gravement les photosystèmes II (POWLES, 1984), si elle n'est pas suffisamment dissipée par une autre voie que la photosynthèse. Cette hypothèse a été testée chez le chêne sessile dans le cas d'une sécheresse, qui provoque également une diminution de la conductance stomatique, donc une diminution de photosynthèse (EPRON, DREYER et BREDA, 1992). Il s'avère que l'intégrité de l'appareil photosynthétique de cette espèce ne subit aucun dommage permanent. Toutefois dans le cas de l'ennoyage, des substances toxiques émises en réaction à l'hypoxie sont susceptibles d'interagir avec les fortes intensités lumineuses et de provoquer ainsi des dégradations au niveau de l'appareil photosynthétique qui n'ont pas lieu dans le cas d'une sécheresse. La réaction à l'ennoyage est-elle accentuée à de fortes intensités lumineuses comme celles qui règnent au-dessus d'une plantation ? Existe-t-il des différences de réaction entre les deux espèces au niveau de l'appareil photosynthétique ?

Ainsi, sur pélosol-pseudogley où les intensités de l'ennoyage et de la sécheresse sont particulièrement fortes, quelle serait la résultante sur le comportement des deux espèces de la succession des deux stress ? La meilleure résistance à la sécheresse du chêne sessile suffirait-elle pour compenser sa moins bonne résistance à l'ennoyage ? Justifie-t-elle son installation en remplacement du chêne pédonculé peu productif ?

Afin de répondre à ces questions, nous comparerons dans un premier temps le comportement du chêne sessile et du chêne pédonculé en plantation sur pélosol-pseudogley dans les conditions naturelles. Cette comparaison sera réalisée soit sans modification du milieu, soit en atténuant la sécheresse estivale par deux traitements : l'application de désherbant ou de paillage plastique. En effet, Les herbacées colonisent rapidement ce type de sol dès l'ouverture du couvert (BECKER et LÉVY, 1983b), et concurrencent fortement les plants vis-à-vis de l'eau (COLLET, 1994). L'application d'herbicide ou de paillage plastique permet d'éliminer cette concurrence, donc d'augmenter la quantité d'eau disponible pour les plants (FROCHOT et LÉVY, 1986). Le paillage permet en outre de réduire l'évaporation directe à partir du sol. L'intérêt de ce type de dispositif est d'être dans les conditions rencontrées par le sylviculteur. En revanche, elle laisse l'expérimentateur entièrement tributaire des conditions météorologiques, au risque de ne pas obtenir les deux stress successifs de façon suffisamment intense, ou à des intensités peu représentatives des conditions moyennes compte-tenu du court laps de temps de l'étude.

Aussi dans un deuxième temps, nous nous placerons en conditions contrôlées et nous soumettrons les plants à des niveaux élevés des deux stress, toujours en comparant la réaction des deux espèces. Afin de rester le plus proche possible des conditions naturelles, l'expérimentation sera réalisée sur des plants déjà installés depuis un an et dans des grandes cuves lysimétriques remplies d'un sol brun. Ce dispositif devrait permettre également de bien comprendre l'influence de chacun des deux stress sur la réponse globale des plants: nous séparerons d'une part les effets ressentis pendant ou après l'ennoyage et d'autre part les effets de l'ennoyage et de la sécheresse. Nous pourrions notamment vérifier si la sensibilité à l'ennoyage conditionne ou non la réponse à la sécheresse.

Enfin dans un troisième temps, toujours en conditions contrôlées, nous étudierons les conséquences de l'ennoyage sur l'état de l'appareil photosynthétique de chaque espèce et nous chercherons à répondre aux questions suivantes : les fortes intensités lumineuses comme celles qui règnent au-dessus d'une plantation sont-elles susceptibles d'accentuer la réaction des plants à l'ennoyage ? Provoquent-elles des dégradations irréversibles de l'appareil photosynthétique en interaction avec l'ennoyage ? La plus grande sensibilité du chêne sessile à l'ennoyage se traduit-elle à ce niveau par une réponse différente de celle du chêne pédonculé ? Pour cela, nous utiliserons des techniques récentes de fluorescence, permettant en parallèle avec les techniques d'échanges gazeux, d'analyser finement le fonctionnement de l'appareil photosynthétique à l'échelle des photosystèmes II (SCHREIBER *et al*, 1994). Le comportement du chêne rouge (*Quercus rubra*) sera également comparé à celui des deux autres chênes : cette espèce connue pour sa sensibilité à l'ennoyage (BELGRAND, 1983 ; DREYER, 1994) servira de référence.

CHAPITRE I

Réponses de plants de chêne sessile et de chêne pédonculé à la succession de l'envoyage et de la sécheresse en conditions naturelles

I. INTRODUCTION

Dans cette première partie nous avons comparé le comportement écophysologique et la croissance de jeunes plants de chêne sessile et de chêne pédonculé, en conditions naturelles sur pélosol-pseudogley. Comme nous l'avons dit précédemment, ces sols sont caractérisés par deux contraintes particulièrement intenses, qui se succèdent au cours d'une même année : l'engorgement et la sécheresse. Il a été montré par ailleurs que le chêne sessile est plus résistant à la sécheresse que le chêne pédonculé, à l'état adulte (BECKER et LÉVY, 1983a ; LÉVY, BECKER et DUHAMEL, 1992) comme à l'état juvénile (VIVIN *et al*, 1993). Par contre, il est aussi plus sensible à l'engorgement (BELGRAND, 1983 ; LÉVY, BECKER et GARREAU, 1986). Quelle serait donc la résultante de la succession des deux stress sur le comportement relatif des deux espèces ? La meilleure résistance intrinsèque du chêne sessile à la sécheresse suffirait-elle pour lui permettre malgré sa moins bonne résistance à l'engorgement, un meilleur comportement que celui du chêne pédonculé ? Sur un plan pratique, l'installation du chêne sessile est-elle envisageable pour remplacer le chêne pédonculé peu productif sur ces sols ? Pour répondre à ces questions, nous avons tout d'abord comparé le comportement des deux espèces sans modifier le milieu. Puis, nous avons cherché à atténuer la sécheresse estivale, afin de mieux comprendre l'influence de ce stress sur le comportement relatif des deux espèces. Pour cela, nous avons appliqué deux autres traitements permettant d'éliminer la concurrence herbacée à proximité des plants selon deux techniques : soit en appliquant un herbicide, soit en installant une bande de paillage plastique noir sur la ligne de plantation. En effet, la concurrence herbacée est souvent très forte sur sols hydromorphes après ouverture du couvert (LÉVY, FROCHOT et BECKER, 1990) et représente le facteur essentiel de la compétition pour l'eau (FROCHOT, 1990 ; COLLET, 1994). Cependant l'évapotranspiration d'un tapis dense d'herbacées est susceptible d'abaisser le niveau de la nappe. De ce fait, la suppression de la végétation qui est censée améliorer la quantité d'eau disponible pour les plants (rôle positif en période de sécheresse) risque également de provoquer une remontée de la nappe, c'est-à-dire d'accentuer l'intensité de l'engorgement. La comparaison des niveaux de nappe entre ces deux traitements et un témoin (aucune intervention sur le milieu) devrait permettre de vérifier si c'est le cas ou non. De même l'intensité de la sécheresse a été quantifiée dans tous les traitements. Le comportement des plants des deux espèces a ainsi été suivi pendant cinq années, de 1991 à 1995.

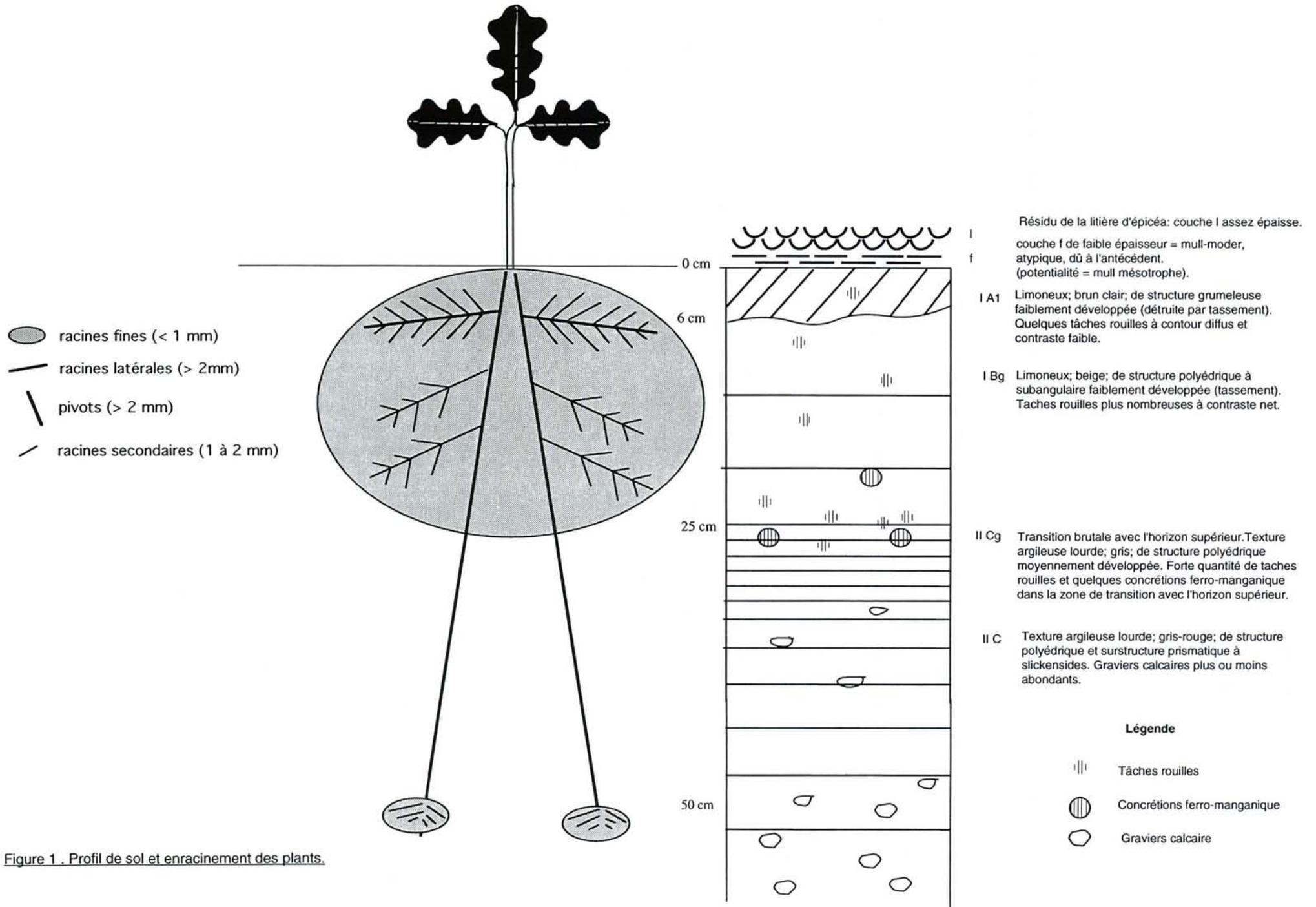


Figure 1 . Profil de sol et enracinement des plants.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. Matériel végétal

Des plants de deux ans de chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) et de chêne pédonculé (*Quercus robur* L.) ont été installés sur le terrain en mars 1990. Les provenances choisies sont issues de la région du dispositif expérimental, le nord-est de la France, afin qu'elles soient le plus possible adaptées aux conditions climatiques de l'essai :

- forêt communale de Balschwiller (Haut Rhin), pour le chêne sessile,
- forêt domaniale de Lisle (Meuse) pour le chêne pédonculé.

Ces plants, issus de la pépinière de Wadel Wininger (Haut Rhin) étaient âgés de deux ans en mars 1990, lors de la plantation.

2. Dispositif expérimental

2.1. Description

2.1.1. Situation et historique

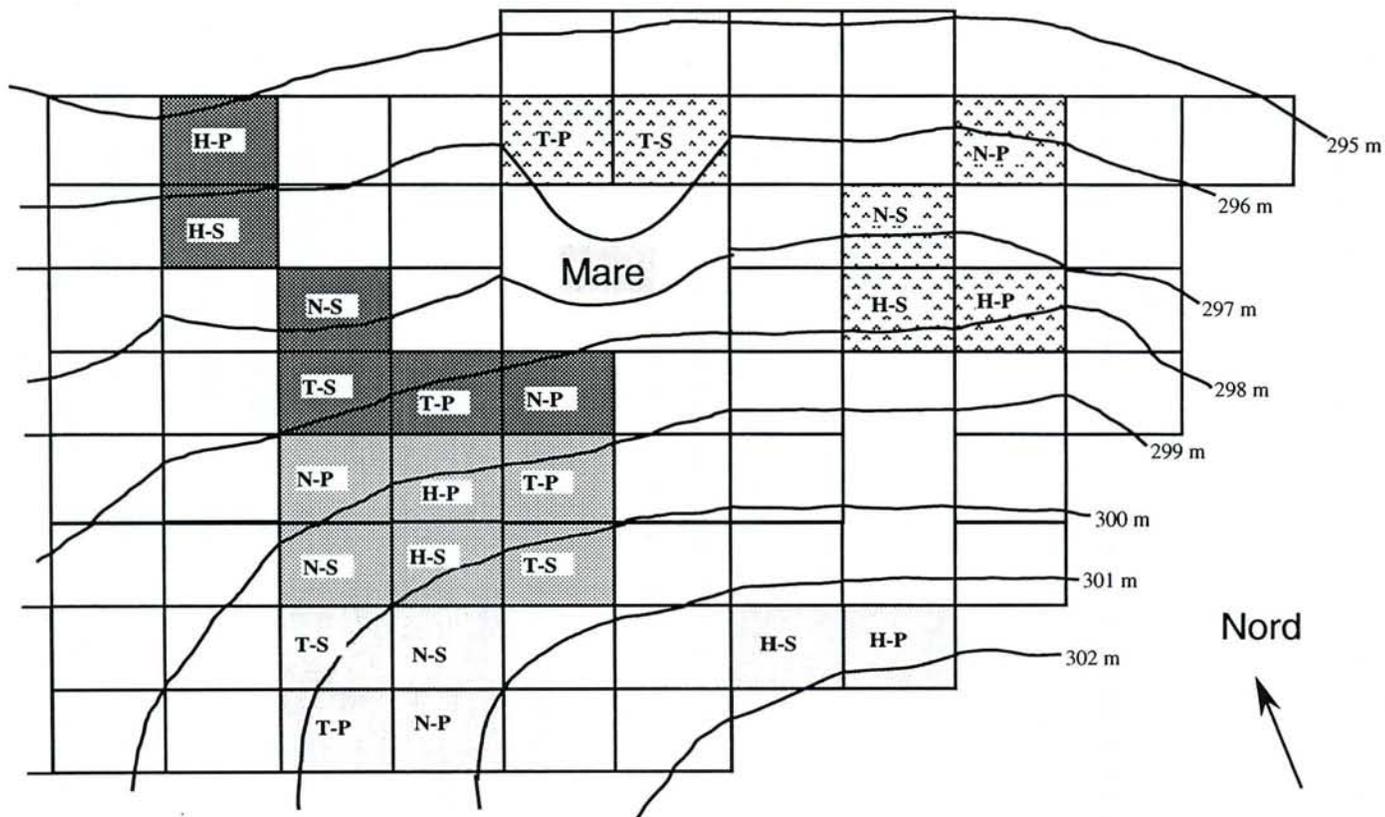
Le dispositif a été installé en mars 1990 en collaboration avec L'Office National des Forêt (division de Thionville), sur environ 4 hectares dans la forêt domaniale de Sierck-les-Bains (parcelle 15b) en Moselle (57). Le peuplement antérieur était une pessière d'épicéas commun (*Picea abies* Karst.) exploitée pendant l'été 1989.

2.1.2. Caractéristiques du sol (figure 1)

a/. Description

La roche mère est une marne du Keuper (Trias), appelée souvent "marne bariolée" du fait de sa couleur qui peut passer du gris-bleu au beige puis au rouge selon la profondeur considérée. Le sol du dispositif est constitué d'une couche de limon de moins de 30 cm d'épaisseur, (horizons IA1 et IBg) qui repose sur un horizon fortement argileux IICg. C'est par définition un pélosol-pseudogley. Les phénomènes d'oxydoréduction, responsables de la redistribution du fer et du manganèse, provoquent la formation de taches rouilles, de zones plus décolorées et parfois de concrétions ferro-manganiques. Ces traces d'hydromorphie superficielle caractéristiques des pseudogleys sont la conséquence de l'ennoyage temporaire.

Dans notre cas, l'épaisseur maximale de limons se trouve dans la partie topographiquement inférieure du dispositif.



- Bloc A
- Bloc B
- Bloc C
- Bloc D

A = bloc A ; B = bloc B ; C = bloc C ; D = bloc D.
 S = sessile ; P = pédonculé.
 T = témoins ; H = herbicide ; N = paillage.

Echelle 1/1000
 (équidistance = 1 mètre)

Figure 2. Dispositif expérimental (forêt domaniale de Sierck-les-Bains).

Les cadres représentent un plateau élémentaire de 15 m sur 20 m où ont été planté 100 individus d'une espèce, d'un traitement et d'un bloc donnés, sur 5 lignes espacées de 3 m, les plants étant espacés de 1 m sur la ligne.

Le dénivelé entre deux courbes de niveau successives est de 1m.

Les cadres sans indication sont les plateaux des autres traitements qui n'ont pas été utilisés pour l'analyse.

Il existe différents types de pélosol-pseudogley, selon le caractère brutal ou non de la transition entre l'horizon limoneux de surface et l'horizon fortement argileux. C'est quand cette transition est brutale, ce qui est le cas ici d'après nos observations de profil de sol, que le sol est le plus défavorable : cela augmente le caractère imperméable du sol et constitue un obstacle plus important à l'enracinement. C'est dans ce type de pélosol-pseudogley que les deux stress sont les plus importants.

b/. Caractéristiques physico-chimiques du sol

Les échantillons ont été prélevés en juillet 1991 et analysés par le laboratoire I.N.R.A. d'Arras.

L'analyse granulométrique (tableau 1) montre bien qu'il y a une forte différence de texture qui apparaît entre l'horizon I(B)g et IICg (horizons classés suivant le triangle des textures de JAMAGNE). Au delà de 45 cm, le pourcentage d'argile reste élevé mais tend à diminuer au profit des limons grossiers et du sable.

Tableau 1. Analyse granulométrique du sol. Sol prélevé dans le placeau témoin du bloc B.

HORIZON	Argile %	Limons fins %	Limons gros %	Sables fins %	Sables gros %	Classement des textures
IA1	27,4	48,4	17,9	3,6	2,7	Limono-argileux
I(B)g (10-20 cm)	23,9	47,9	16,2	4,6	7,4	Limono-argileux
IICg (25-40 cm)	64,2	23,7	6,5	3,5	2,1	Argile lourde
IIC (>45 cm)	55,2	19,8	12,1	7,4	5,5	Argile lourde

L'analyse des éléments minéraux majeurs (tableau 2) montre que le sol est bien pourvu en éléments minéraux, ce qui ne signifie pas pour autant que les plants ne subissent pas des carences qui peuvent apparaître après un ennoyage prolongé notamment concernant l'azote comme cela a été constaté chez l'épicéa (LÉVY, 1981) et chez le chêne pédonculé (BELGRAND, 1983).

Tableau 2. Analyse minérale du sol. Sol prélevé dans le placeau témoin du bloc B.

HORIZONS	Matière orga. %	C %	N%	C/N	pH	Ca (meq)	Mg (meq)	K (meq)	P2O5 ‰ (1)
A1	9,36	5,44	0,37	14,74	5,3	7,7	4,69	0,53	0,16
25-40					8,1	16,2	20,16	0,69	0,17

(1) méthode DUCHAUFOR

2.1.3. Plan d'expérience (figure 2)

Il s'agit d'un dispositif à quatre blocs. Il est situé sur une pente de 5%, aussi les blocs ont-ils été disposés perpendiculairement au sens de la pente, afin de prendre en compte le facteur topographique dont l'influence sur les fluctuations de la nappe a été observée par ailleurs (CLAUDE, 1986). Chaque bloc comporte trois traitements répartis au hasard et chaque traitement est scindé en deux placeaux unitaires (un

placeau par espèce). Un placeau unitaire mesure 15x20 m et compte 100 individus d'une espèce. La ligne, installée dans le sens est/ouest, comporte 20 plants espacés d'un mètre. L'interligne est de trois mètres afin de permettre le passage mécanique d'engins pour l'entretien du dispositif. La plantation comporte environ 3300 plants à l'hectare. Une clôture préserve les plants des dégâts dus aux chevreuils.

2.1.4. Pureté des placeaux

Pour s'assurer qu'il n'y a pas mélange d'espèce dans chaque placeau, chaque individu a été identifié selon des critères morphologiques résumés dans le tableau ci-dessous et sélectionnés d'après BADEAU (1990). La certitude d'appartenance à une espèce n'est acquise que lorsque les feuilles présentent plusieurs critères de l'espèce. Une vue globale de la feuille (longueur du pétiole, nombre de lobes) suffit généralement pour distinguer l'espèce. Toutefois, en cas de litige, la pilosité à la base du limbe et la présence de nervures intercalaires semblent être les critères les plus fiables pour les provenances étudiées. Tous les individus n'appartenant pas à l'espèce désirée pour un placeau donné ont été repérés et écartés lors de l'exploitation des données.

Les critères d'identification utilisés sont les suivants :

Critère	pédonculé	sessile
Longueur du pétiole	court	long
Nombre de lobes	< ou = à 10 (en général)	>12
Nervure intercalaire	Présente	Absente en général
Intersection de la nervure principale et des nervures secondaires	Glabre	Pubescent

La pureté des placeaux de chênes pédonculés n'était en moyenne que de 86%. Ce pourcentage relativement faible est dû à l'absence de tri en pépinière. Quant aux placeaux de chênes sessile, la pureté moyenne était de 96% un premier tri ayant eu lieu en pépinière selon les critères décrits ci-dessus.

2.2. Traitements

2.2.1. Témoin (T)

Dans ce traitement, il n'y a aucune modification du milieu : les plants sont donc en présence de la végétation herbacée, qui a un effet globalement défavorable sur la croissance des plants, la compétition pour l'eau étant le facteur limitant majeur une fois les plants installés (FROCHOT, 1990 ; COLLET, 1994), malgré un effet d'abri latéral qui diminue l'évapotranspiration des plants. COLLET (1994) a également montré que la végétation herbacée exerçait un fort effet dépressif sur les plants lors de leur installation, indépendamment

de la compétition pour l'eau. Dans notre dispositif, cette végétation accompagnatrice est composée notamment de deux graminées *Calamagrostis epigeios* et *Deschampsia coespitosa*.

2.2.2. Contrôle de la concurrence herbacée par traitement herbicide (H)

Ce traitement a permis d'éliminer en grande partie la végétation herbacée et donc la compétition pour l'eau. Bien qu'une flore de substitution se soit installée, notamment *Epilobium angustifolium* et *Cirsium arvense*, sa densité était très réduite par rapport à la végétation présente dans le traitement témoin. L'opération consiste à pulvériser de l'herbicide (glyphosate en 1991, 1992 et 1993, atrazine en 1994) dirigé au pied des plants sur une largeur de 1 m le long de la ligne de plants. L'herbicide n'a pas été appliqué lors de la première année de végétation en 1990, parce que la végétation herbacée était alors peu présente (élimination récente du peuplement précédent). Ensuite, il a été appliqué chaque année de 1991 à 1994, mais à des moments différents de la période de végétation : avant la fin de la période d'élongation en hauteur (1992 et 1994) ou après (1991 et 1993). En 1995, le traitement n'a pas été renouvelé, car l'effet de la dernière application (mars 1994) était encore très visible.

La méthode détaillée chaque application d'herbicide est donné en annexe 1.

2.2.3. Contrôle de la concurrence herbacée et de l'évaporation par paillage plastique (N)

Le paillage plastique, autre moyen d'élimination de la concurrence herbacée, agit également par réduction de l'évaporation à la surface du sol. Cette méthode très répandue en cultures maraîchères et fruitières reste encore très marginale en milieu forestier où les conditions (sol moins meuble, présence de souches, ...) rendent la pose du plastique plus difficile. Nous avons mis en place juste après la plantation en mars 1990, un film plastique noir (polyéthylène) du type Agri polyane de 80 microns d'épaisseur et de 1,2 m de largeur, réduite à environ 90 cm une fois ses bords enfouis dans le sol. Contrairement à ce qui est fait en cultures maraîchères, le plastique a été posé après la plantation et non avant : cette dernière méthode obligerait à faire un trou trop grand dans le paillage lors de la plantation. Des études sur le merisier (FROCHOT et LÉVY, 1980) ont montré que le gain de croissance avec paillage était même supérieur à celui obtenu avec l'herbicide. Parmi les avantages de ce traitement, il y a réduction de l'évaporation de l'eau du sol. De plus le plastique crée une barrière physique qui évite le phénomène de battance dû à l'action mécanique des pluies (très fréquent sur ces limons dans le cas d'un sol nu). La recharge en eau sous plastique s'effectue latéralement du fait de l'imperméabilité du film. Par contre ce paillage peut favoriser les populations de petits rongeurs qui font beaucoup de dégâts dans ce type de plantation. Sur le dispositif, nous avons été obligés de contrôler les populations de rongeurs par piégeage.

Sur le plan pratique, la pose mécanisée reste difficile en ambiance forestière du fait des souches. La pose manuelle, utilisée pour notre dispositif est coûteuse en main d'oeuvre.

3. Paramètres mesurés

Le dispositif a été exploité à deux échelles, différentes par la fréquence des mesures et la taille des échantillons.

3.1. Mesures sur la totalité du dispositif

3.1.1. Fluctuations de la nappe perchée

Les fluctuations de la nappe au cours du temps ont été suivies à l'aide de piézomètres installés sur le dispositif. Les piézomètres sont des tubes en PVC de 80 mm de diamètre et de 50 cm de longueur, perforés sur toute leur hauteur par des traits horizontaux. Ils ont été installés dans un trou creusé à la tarière, puis calés à l'aide de graviers. La profondeur d'apparition de l'horizon II Cg qui constitue le plancher de la nappe a été notée dans chaque cas.

Trois à quatre piézomètres ont été répartis pour chaque plateau unitaire du dispositif. Les mesures ont été réalisées de façon régulière (2 à 3 fois par semaine) en mars, avril et mai 1994.

3.1.2. La mortalité

La mortalité a eu lieu essentiellement en 1990, année de la plantation. Cependant fin 1990 beaucoup de plants étaient à un stade critique sans qu'il soit possible de dire s'ils allaient mourir ou reprendre l'année suivante. Pour cette raison nous avons préféré faire le bilan de la mortalité une année plus tard, fin 1991. Les années suivantes, notamment fin 1993, la mortalité des plants a été essentiellement due à un facteur biotique : de nombreux plants ont été rongés à leur base, très certainement par des campagnols.

3.1.3. Croissance annuelle en hauteur et en diamètre

La croissance annuelle en hauteur et en diamètre a été mesurée sur la totalité des plants du dispositif. Pour le diamètre, la mesure a été faite 5 cm au dessus du sol.

3.2. Suivis écophysiologicals sur six plateaux

Les suivis écophysiologicals les plus complets ont été réalisés en 1992 et 1994. Seuls les résultats de 1994 seront présentés dans ce travail, car l'année 1994 est celle dont les conditions climatiques répondaient le mieux à nos objectifs : l'ennoyage et la sécheresse ont tous deux été très marqués lors de cette année, contrairement à 1992. Le type de mesures réalisés imposait un nombre de blocs, de traitements et de plants restreints. Pour les deux espèces de chêne nous avons suivi les plateaux des traitements et des blocs suivants :

traitements herbicide et témoin du bloc B,

traitement herbicide du bloc D.

Cela représente donc 6 plateaux unitaires.

3.2.1. Contraintes du milieu

a/. Fluctuation de la nappe

Les mesures de fluctuation de nappe étant réalisées sur l'ensemble du dispositif (voir paragraphe 3.1.1), elles comprennent bien entendu les mesures réalisées dans les six placeaux du suivi écophysologique.

b/. Potentiel hydrique du sol

Le sol a été prélevé à 5, 10, 30, 50 et 70 cm de profondeur à l'aide de la tarière à environ 20 cm des plants suivis. Trois prélèvements pour chacun des six placeaux unitaires ont été ainsi réalisés lors de l'été 1994 entre le 22 juin et le 4 août, période pendant laquelle les précipitations ont été très faibles et la demande climatique forte. Les échantillons de sol ont été pesés puis placés à l'étuve à 105°C pendant 48 heures et pesés à nouveau afin de déterminer l'humidité pondérale HP par la formule :

$$HP = (\text{poids frais} - \text{poids sec}) / \text{poids sec} \times 100$$

Le potentiel hydrique du sol (Ψ_{sol}) a ensuite été calculé en utilisant la relation $\Psi_{\text{sol}} = f(\text{humidité pondérale})$ établie au laboratoire sur échantillons de sol non remaniés (conservation de la structure et donc de la porosité) selon la méthode décrite par BEAUMONT, LAPEYRONNIE et TEISSIER (1979). Cette méthode a été récemment comparée à la méthode sur échantillons remaniés (BRÉDA, GRANIER et GRAS, 1996). Cette relation $\Psi_{\text{sol}} = f(HP)$ a été établie pour chacune des cinq profondeurs de prélèvement et individuellement pour les traitements herbicide du bloc B, témoin du bloc B et herbicide du bloc D où sont situés les plants suivis (LONGO, 1994).

3.2.2. Comportement des plants

a/. Potentiel hydrique de base des feuilles

Il représente le travail à fournir pour faire passer à l'état libre l'eau liée au tissu végétal par des forces osmotiques (dus aux solutés présents dans la vacuole) et de turgescence (pression de la paroi pectocellulosique). Il a été mesuré sur les feuilles au moyen de la pompe à pression de Scholander. En fin de nuit, ou après un temps suffisant sans transpiration, le potentiel hydrique des feuilles est en équilibre avec celui du sol (potentiel de base ou Ψ_b). Sa mesure traduit alors le niveau de contrainte subi par le plant (AUSSENAC et GRANIER, 1978).

Cinq plants par placeau unitaire ont ainsi été mesurés aux mêmes dates que les prélèvements de sol réalisés pour calculer le potentiel hydrique du sol. De plus, ces prélèvements de sol ont été effectués précisément à proximité de trois des cinq plants suivis par placeau unitaire dans le but de pouvoir comparer potentiel hydrique des plants et potentiel hydrique du sol aux différentes profondeurs. Par ailleurs, les plants étaient déjà suffisamment grands et les feuilles coupées pour les mesures ne représentaient qu'un faible

pourcentage du feuillage total de chacun de ces plants. Il est donc peu probable que l'ablation des feuilles ait perturbé la croissance.

b/. Rythmes de croissance

La croissance en hauteur de la pousse dominante a été mesurée une fois par semaine au cours de l'été 1994 sur 20 plants choisis au hasard dans chacun des six placeaux unitaires retenus. Parmi ces 20 plants figurent les 5 plants choisis pour les mesures de potentiel hydrique de base.

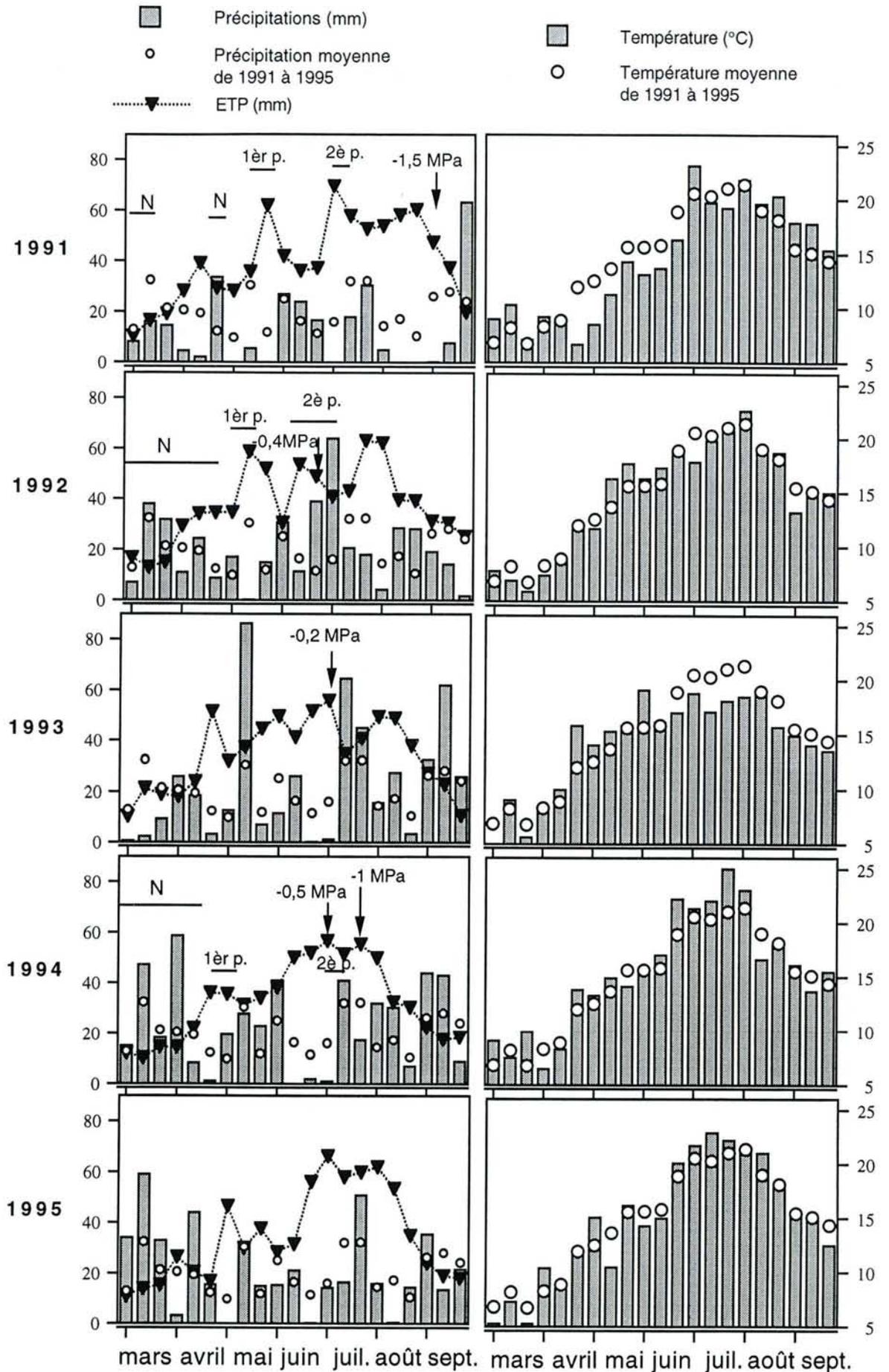


Figure 3. Précipitations, ETP et températures moyennes par décade.

Les périodes de croissance en hauteur sont également indiquées (1er p. pour première pousse et 2è p. pour deuxième pousse). Les périodes où la nappe s'est formée sont indiquées par la lettre N (aucune mesure n'a été faite en 93 et 95).

III. RÉSULTATS

1. Caractéristiques climatiques et périodes de stress hydrique (ennoyage ou sécheresse) de 1991 à 1995 : comparaison entre les cinq années étudiées

La figure 3 montre les précipitations, la demande climatique représentée par l'évapotranspiration potentielle (ETP de Penmann) et les températures moyennes par décade (période de 10 jours) de mars à septembre. Par ailleurs, parmi les observations réalisées sur le dispositif nous avons signalé :

- les périodes pendant lesquelles une nappe superficielle a été observée.
- l'intensité de la plus forte sécheresse enregistrée au cours de chaque été, indiquée par les potentiels hydriques de base.

Aucune observation de terrain n'a été réalisée en 1995 (seules les données climatiques sont présentées). En 1993 les fluctuations de la nappe n'ont pas été suivies.

- En 1991, les précipitations en avril et mai ont été trop faibles pour qu'il y ait une nappe prolongée : une nappe n'a été observée que quelques jours en avril. Si l'ennoyage a été peu intense, en revanche le manque de précipitation de juillet à septembre associé à une forte demande climatique ont provoqué une forte sécheresse qui s'est accentuée au cours de cette période : le potentiel de base des plants témoins a atteint en moyenne $-1,5$ MPa le 10 septembre.

- En 1992, les précipitations de fin d'hiver ont été suffisantes pour que la nappe soit présente jusque fin avril, juste avant le débourrement des plants. En été les écarts entre précipitation et ETP n'ont pas été suffisamment importants pour engendrer un fort stress hydrique, le potentiel hydrique de base n'ayant jamais été inférieur à $-0,4$ MPa.

- En 1993, le suivi régulier de la nappe n'a pas été réalisé, mais compte tenu des précipitations importantes en mai, la nappe a dû être présente même après le débourrement qui a lieu habituellement entre fin avril et début mai. Par contre en été les températures ont été nettement plus basses que la moyenne et en juillet l'ETP a même été inférieure aux précipitations : la sécheresse a été modérée, le potentiel hydrique de base n'ayant jamais été inférieur à $-0,2$ MPa.

- En 1994, les précipitations ont été suffisamment abondantes début avril pour qu'une nappe se maintienne à moins de 10 cm de la surface jusque mi avril peu avant le débourrement des plants. En été, la très faible quantité de précipitation du 10 juin au 10 juillet associée à une forte demande climatique ont provoqué une forte sécheresse : le potentiel de base des plants témoins a atteint en moyenne $-1,0$ MPa le 28 juillet.

- En 1995, les précipitations relativement importantes mi avril ont certainement été suffisantes pour que la nappe soit présente. Pour l'été nous ne disposons d'aucune mesure de potentiel de base, mais il y a eu une période prolongée de déficit en précipitation de fin juin à fin août : il est probable que les plants aient subi un stress hydrique relativement fort en août.

Tableau 3. Intensité des deux stress hydriques rencontrés sur le pélosol-pseudogley étudié : ennoyage et sécheresse

L'intensité de la sécheresse est indiquée par le potentiel de base moyen (Pb) le plus faible de la saison, mesuré dans le traitement témoin. L'intensité de l'ennoyage est considérée comme forte lorsque la nappe est à moins de 10 cm de profondeur pendant plusieurs jours successifs. Pour 1993 et 1995, l'intensité indiquée est une estimation, déduite des déficits hydriques et des précipitations par comparaison avec les autres années.

		1991	1992	1993	1994	1995
ennoyage racinaire de printemps	période	quelques jours fin avril	jusqu'au 24 avril	jusque mi avril puis quelques jours en mai	jusqu'au 20 avril	en avril et en mai
	phénologie		juste avant débourrement		juste avant débourrement	
	intensité	faible	forte	supposée forte d'après les précipitations	forte	forte d'après les précipitations
sécheresse édaphique d'été	période	juillet à sept.	fin juillet	juin	juin et juillet	juillet août
	phénologie	croissance en diamètre			2è pousse	croissance en diamètre
	intensité	forte (Pb = -15 bars)	faible (Pb = -4 bars)	faible (Pb = -2 bars)	forte (Pb = -10 bars)	forte d'après les déficits en précipitation

Par ailleurs des gelées tardives ont eu lieu :

- en 1991, le 17 avril alors que 90 % des plants avaient débourré, détruisant la première pousse. Le 16 mai 90% des plants avaient à nouveau débourré.

- en 1995, le 15 mai. Aucune information n'est disponible sur l'état des plants à cette date, mais il est fort probable qu'ils étaient tous débourrés et les dégâts ont probablement été importants.

Le tableau 3 résume les conditions climatiques rencontrées en terme d'intensité des deux stress hydriques, ennoyage et sécheresse.

C'est en 1992 et 1994 que le plus d'informations ont été recueillies sur le dispositif. Toutefois, c'est en 1994 que l'intensité de l'ennoyage et de la sécheresse ont été les plus fortes. C'est donc 1994 qui a été retenue pour illustrer au mieux l'influence de la succession ennoyage-sécheresse sur le comportement des deux chênes.

2. Variations des conditions de milieu au sein du dispositif et choix des blocs en vue d'étudier l'influence de l'ennoyage

Pour étudier l'influence de la sécheresse sur le comportement des plants, nous disposons de l'effet des traitements, précisément choisis pour atténuer l'intensité de la sécheresse. Leur principaux effets détaillés dans le chapitre Matériel et méthodes sont rappelés succinctement ici :

- dans le traitement témoin où aucune intervention n'a été faite sur le milieu, la sécheresse édaphique sera la plus forte car les plants sont en compétition pour l'eau avec la végétation adventice, facteur qui limite le plus fortement la croissance des jeunes arbres plantés sur pseudogley (BECKER et LÉVY, 1983b ; COLLET, 1994).

- dans le traitement paillage, la sécheresse édaphique sera atténuée d'une part par élimination de la végétation herbacée et donc de la compétition pour l'eau, et d'autre part par réduction de l'évaporation de l'eau du sol.

- de même dans le traitement herbicide, la végétation adventice sera éliminée et par conséquent la sécheresse édaphique atténuée.

Ainsi, la comparaison entre témoin (sécheresse forte) et paillage (sécheresse atténuée) ou entre témoin et herbicide (sécheresse atténuée) permettra d'analyser l'effet d'une atténuation de la sécheresse édaphique sur le comportement des deux espèces.

Par contre, aucun traitement n'a d'influence sur l'intensité d'ennoyage, mais nous disposons de l'hétérogénéité naturelle du régime de nappe qui existe au sein du dispositif. Afin de différencier les niveaux d'ennoyage et d'étudier leurs effets, il nous faut définir un indice d'intensité d'ennoyage.

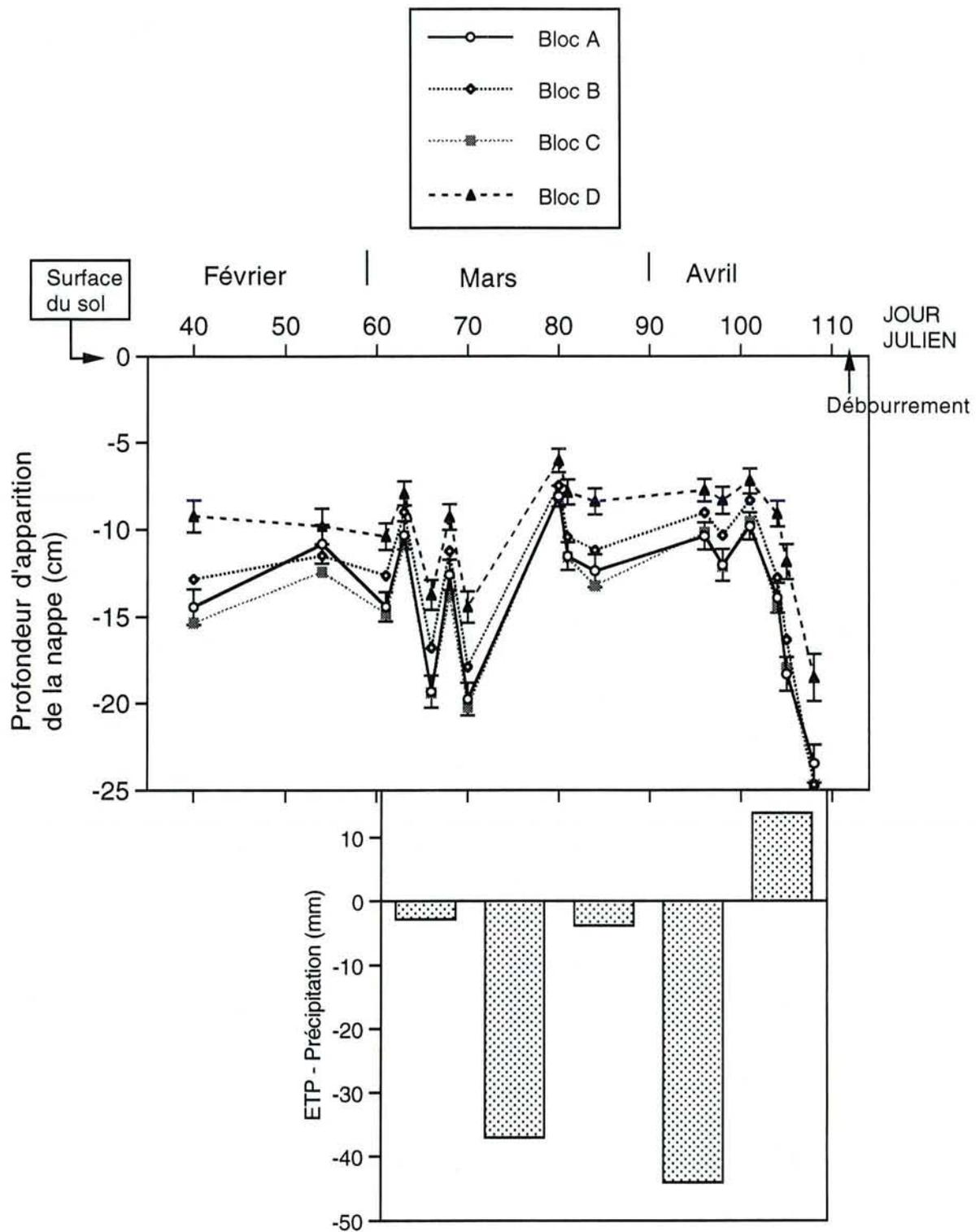


Figure 4a. Evolution de la profondeur d'apparition de la nappe dans chaque bloc. Pour l'axe des ordonnées, zéro correspond à la surface du sol et la partie située sous chaque courbe correspond à la portion de sol ennoyée. A 25 cm de profondeur apparaît l'horizon fortement argileux. Chaque point est la moyenne de 18 à 20 emplacements équipés chacun d'un piézomètre permettant la mesure. Les barres d'erreur représentent les erreurs standards. La partie inférieure de la figure montre la différence ETP - P par décade.

2.1. Intensité de l'ennoyage

2.1.1. Choix de l'indice

Concernant les termes utilisés, nous appellerons "profondeur de la nappe", la distance entre la surface du sol et le niveau supérieur de la nappe repéré par les piézomètres. Pour estimer l'intensité de l'ennoyage il est important de tenir compte non seulement de la profondeur de la nappe, mais également de la durée pendant laquelle cette nappe est présente : plus la nappe est proche de la surface et plus elle est durable dans le temps, plus l'intensité de l'ennoyage est forte. Pour intégrer au mieux ces deux facteurs (profondeur et durée) nous avons retenu l'indice suivant : profondeur moyenne de la nappe pendant la période du 25/3/94 au 11/4/94. Cette période a été choisie pour deux raisons : en 1994 la nappe a été particulièrement tardive (voir partie 1) et sur l'ensemble des mesures effectuées, c'est pendant cette période que la nappe a été la plus proche de la surface (voir figure 4a).

Cet indice devrait nous permettre de caractériser les différences d'intensité d'ennoyage qui existent au sein du dispositif :

tout d'abord les différences entre les blocs (paragraphe 1.1.2.)

puis les différences au sein des blocs (différences entre traitements au sein d'un bloc ; paragraphe 1.1.3).

2.1.2. Différences d'intensité d'ennoyage inter-blocs (figure 4b)

L'ennoyage a été significativement plus intense dans le bloc D que dans les blocs A et C, le bloc B étant intermédiaire entre ces deux extrêmes. La différence entre le bloc le plus fortement ennoyé (bloc D) et le bloc le moins fortement ennoyé (A ou C) est de 3 cm. Cette différence peut sembler faible pour pouvoir provoquer chez les plants des différences de comportement liées à l'ennoyage. Cependant des études antérieures ont montré que des différences de profondeur de nappe de cet ordre (quelques cm) pouvaient engendrer des réactions très différentes chez les deux espèces (LÉVY, BECKER et GARREAU, 1986). Il est donc envisageable d'utiliser la variation qui existe entre les blocs pour étudier l'effet de l'ennoyage chez les deux espèces. Quels blocs allons nous choisir ? Le classement des blocs de l'ennoyage le plus intense au moins intense est le suivant :

bloc D > bloc B > bloc A = bloc C

A l'évidence le bloc D sera retenu par la suite pour étudier le comportement des deux espèces à intensité d'ennoyage relativement forte. Par opposition, il faut maintenant sélectionner un bloc où l'intensité d'ennoyage est plus modérée. Il faut donc choisir entre les blocs A et C : l'intensité d'ennoyage moyenne est proche dans les deux blocs, ce n'est donc pas un critère de choix. Voyons l'hétérogénéité dans chacun des blocs afin de choisir le plus homogène des deux.

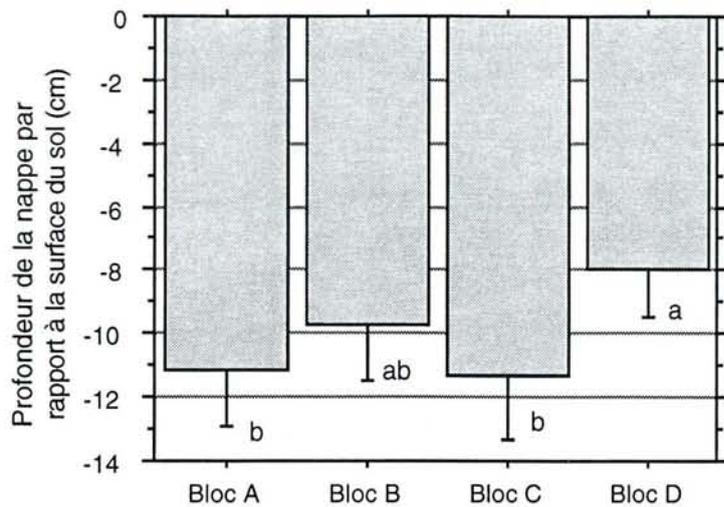


Figure 4b. Profondeur moyenne de la nappe du 25/3 au 11/4 1994.

Moyennes calculées sur 17 à 20 piézomètres par bloc. Les barres d'erreur sont les intervalles de confiance de la moyenne à 95 %. Les lettres indiquent les différences significatives (test de la PPDS à 5%), suite à l'analyse de variance réalisée sur le facteur bloc dont l'effet est significatif ($P=0,028$).

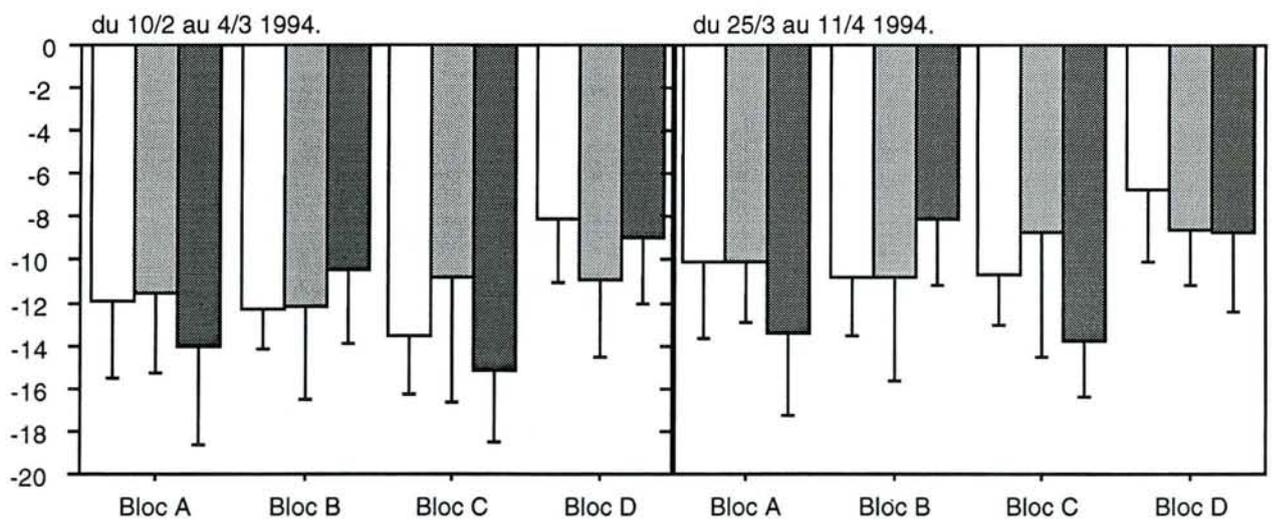


Figure 4c. Profondeur moyenne de la nappe (cm). herbicide, paillage, témoin. Les barres d'erreur sont les intervalles de confiance de la moyenne à 95%.

2.1.3. Différences d'intensité d'ennoyage intra-blocs (figure 4c)

Dans le bloc C, pendant la période du 25/3 au 11/4/94, l'hétérogénéité est plus grande que dans le bloc A et le bloc A est le seul où l'intensité de l'ennoyage tend à être inférieure (profondeur de la nappe plus forte) à celle du bloc D pour tous les traitements. C'est donc le bloc A qui sera choisi pour caractériser une intensité d'ennoyage "modérée". Notons que ce terme "modérée" est relatif : l'intensité d'ennoyage est effectivement significativement plus faible dans le bloc A que dans le bloc D, mais l'intensité d'ennoyage y est déjà forte par rapport à ce qu'elle est sur d'autres sols que le pélosol-pseudogley. Les termes suivants seront utilisés par la suite :

- intensité d'ennoyage la moins forte (bloc A),
- pour une intensité d'ennoyage très forte (bloc D),
- enfin lorsque l'on considérera l'ensemble des quatre blocs, cela représentera une intensité d'ennoyage moyenne (moyenne des blocs A, B, C et D) pour une parcelle située sur pélosol-pseudogley et comportant des situations topographiques variées.

Nous analyserons par la suite l'effet de ces trois intensités d'ennoyage sur le comportement des deux espèces.

2.2. Facteurs expliquant les variations d'intensité d'ennoyage

2.2.1. Variations inter-bloc

a/. La profondeur d'apparition de l'horizon argileux

Les différences entre blocs ne sont pas dues à des différences de profondeur à laquelle apparaît la couche de sol fortement argileuse, bien que cette couche soit directement responsable de la formation de la nappe : cette profondeur a une valeur moyenne très proche de 22,5 cm quel que soit le bloc. Dans la gamme des 75 mesures réalisées sur les quatre blocs, comprises entre 14 et 32 cm, il n'existe aucune relation significative avec la profondeur de nappe ($R^2 = 0,01$ pour la relation entre profondeur de nappe et profondeur de la couche d'argile).

b/. La position topographique

Par contre, l'intensité d'ennoyage semble fortement dépendante de la situation topographie, comme cela a été observé par d'autres auteurs sur ce type de sol (CLAUDE, 1986) :

- Le bloc D est situé en bas de pente sur un replat (voir plan du dispositif). De ce fait, non seulement il reçoit l'eau de drainage latéral provenant de la pente, mais en plus la nappe y stagne plus longtemps que dans les autres blocs : le 19 avril (jour 109 de l'année 1994) la nappe était encore présente vers 18 cm de profondeur dans le bloc D alors qu'elle était absente ailleurs (figure 4a).

- Le bloc B est situé dans la pente : il reçoit les eaux de drainage provenant du plateau mais elles y stagnent moins que dans le bloc D du fait de la pente.

- Le bloc A est situé sur le plateau juste avant la pente qui entraîne le drainage de la nappe et limite de ce fait l'intensité de l'ennoyage.

- Enfin la position topographique du bloc C est moins facile à caractériser, ce bloc étant plus dispersé que les trois autres au sein du dispositif.

2.2.2. Variations intra-bloc

L'hétérogénéité intra-bloc serait-elle due à un effet des traitements sur la profondeur de nappe ? En effet dans l'hypothèse où la transpiration des herbacées est capable d'éliminer en partie la nappe, l'intensité d'ennoyage devrait être plus faible dans le traitement témoin que dans les traitements où la végétation adventice a été supprimée (herbicide et paillage). La comparaison des différences intra-bloc entre deux périodes de l'année 1994 (figure 4c) montre que cela est peu probable : une période pendant laquelle la végétation adventice a une activité et une transpiration réduite, donc non susceptible d'éliminer la nappe (10/2 au 4/3) et une période pendant laquelle la transpiration des herbacées serait suffisante pour éliminer la nappe (25/3 au 11/4). Il apparaît que les différences de profondeur de nappe entre traitements sont restés pratiquement les mêmes d'une période à l'autre pour un bloc donné : il semble donc que ces variations de profondeur de nappe ne soient pas dues à la transpiration de la végétation herbacée. Ces différences intra-blocs sont plus probablement attribuables, au moins partiellement, à la microtopographie qui selon les cas accentue le drainage ou au contraire le ralentit.

2.2.3. Variations dans le temps

Ce sont des facteurs externes au dispositif, notamment les facteurs climatiques comme la différence entre la demande climatique (ETP) et les précipitations qui permettent d'expliquer les fluctuations de la nappe dans le temps (figure 4a) : c'est précisément pendant la décennie où les précipitations ont été inférieures à la demande climatique (différence ETP - P positive) que la nappe a diminué le plus fortement (à partir du jour 100).

3. Enracinement des plants

L'enracinement que nous avons observé pour les deux espèces dépend étroitement des caractéristiques des différents horizons. Nos observations *in situ* sur environ cinq plants par espèce ont été réalisées lors de l'été 1994 par des fosses creusées à proximité des plants à l'aide d'une pelle mécanique. Pour les deux espèces nous avons constaté les points suivants (figure 1) :

- la grande majorité des racines se trouve dans l'horizon limoneux, c'est-à-dire dans les 25 premiers centimètres du sol. De nombreuses racines de 2 à 5 mm de diamètre et de plusieurs dizaines de centimètres de long partent horizontalement principalement dans les 10 premiers centimètres du sol.
- quelques racines pérennes de type pivot de 2 à 5 mm de diamètre descendent à travers l'horizon fortement argileux sous-jacent le long des limites entre les éléments de la surstructure prismatique, précisément où apparaissent les fentes de retrait en été.

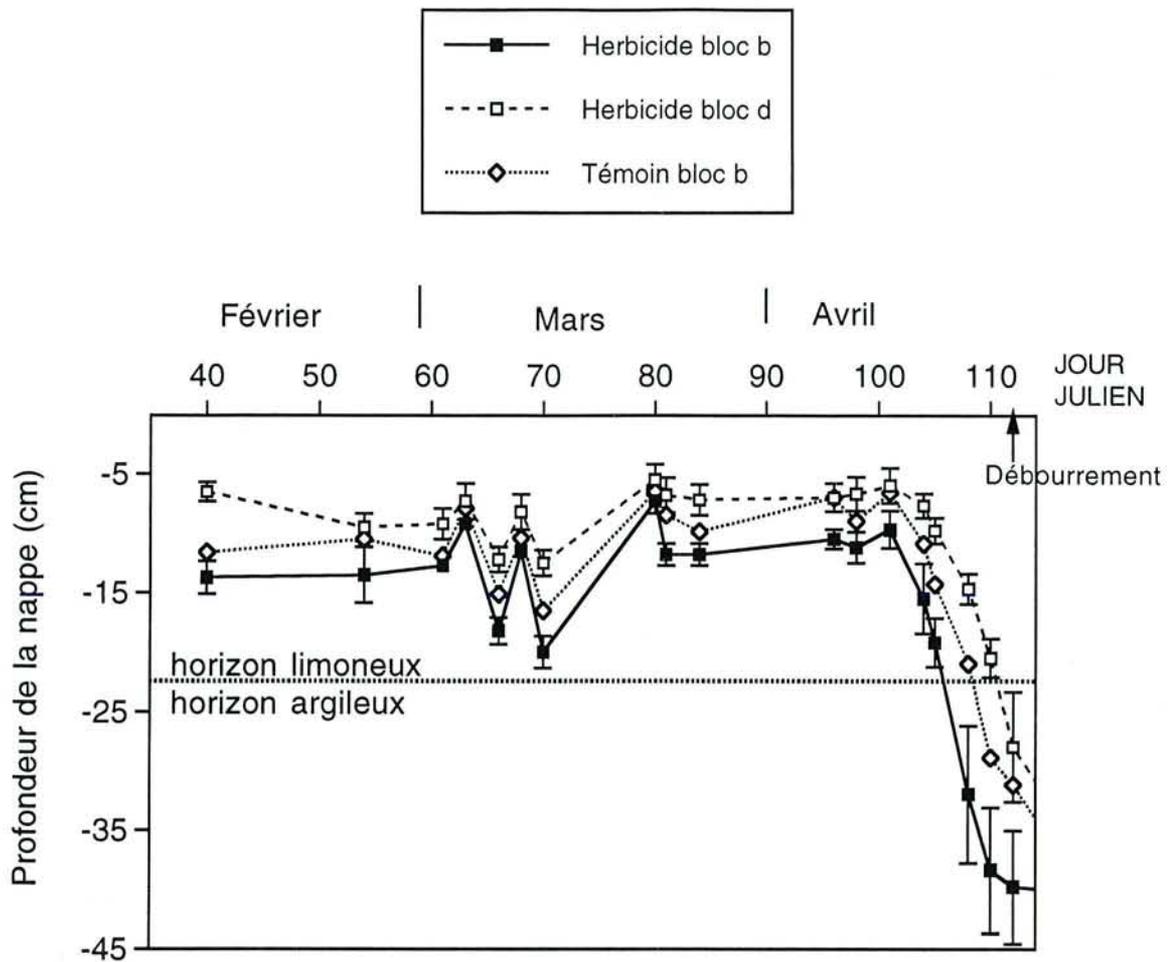


Figure n° 5. Evolution de la profondeur de la nappe.
 Chaque point est la moyenne de six à huit emplacements équipés chacun d'un piézomètre permettant la mesure. Les barres d'erreur représentent les écarts types.

- arrivées vers 70 cm de profondeur et plus, dans un horizon moins argileux, elles se ramifient en de très fines racines qui tapissent abondamment la surface des éléments structuraux de cet horizon.

Les informations recueillies ne suffisent malheureusement pas pour préciser s'il existe ou non des différences d'enracinement entre les deux chênes. Des observations du même type avaient déjà été réalisées pour ces deux espèces (BRÉDA *et al*, 1994), mais il s'agissait d'arbres adultes et d'un sol où la différence de texture entre les horizons de surface et les couches plus profondes était nettement moins forte qu'ici donc moins difficile à pénétrer pour les racines.

4. Suivi écophysiological des plants en 1994 sur une fraction du dispositif

Ce paragraphe présente les résultats réalisés sur un nombre de plants restreint imposé par le type et la fréquence des mesures réalisées (potentiel hydrique de base des plants, suivi des rythmes de croissance, etc.). Par rapport aux autres années, 1994 est celle dont les conditions répondent le mieux à ce que nous attendions : un ennoyage et une sécheresse de forte intensité au cours de la même saison de végétation (voir paragraphe 1). Dans ce paragraphe nous présenterons les observations réalisées lors de cette année particulièrement propice à l'expression d'éventuelles différences de comportement entre les deux chênes étudiés lors d'une succession ennoyage-sécheresse. Nous avons vu qu'il était intéressant d'utiliser les différences d'intensité d'ennoyage entre bloc A et bloc D pour étudier l'effet de l'hypoxie sur le comportement des plants, ce qui sera fait ultérieurement lors de l'analyse des accroissements mesurés annuellement sur la totalité du dispositif. Cela n'a cependant pas été le cas lors du suivi écophysiological de 1994, les différences d'ennoyage inter-bloc n'étant alors encore pas analysées : ce sont les blocs B et D qui ont été choisis.

4.1. Intensité de l'ennoyage

D'après la figure 5, une nappe superficielle a été observée jusqu'au 20 avril (jour 110), dont la profondeur moyenne a fluctué entre 7 et 20 cm. La nappe la plus superficielle a été observée entre le 20 mars (jour 79) et le 11 avril (jour 101) et elle était encore présente dans les placeaux herbicide du bloc D lorsque le débourrement des plants a commencé le 21 avril (jour 111).

Dans les placeaux herbicide du bloc D, les plants des deux espèces ont subi un ennoyage nettement plus sévère que dans le bloc B, la nappe y étant plus proche de la surface et plus durable que dans le bloc B. Les plants des placeaux témoins du bloc B ont subi un ennoyage d'une intensité intermédiaire entre celles des deux placeaux herbicides.

4.2. Déficit hydrique du sol

Dans le traitement témoin du bloc B (figure 6), dans la couche de limon le potentiel hydrique du sol a fortement diminué dès le 22 juin (jour 173) jusqu'au 28 juillet (jour 209), atteignant -1,7 et -1,3 MPa à 5 et 10 cm de profondeur. Même la couche argileuse sous-jacente s'est desséchée entre ces deux dates pour

Potentiel hydrique du sol (MPa)

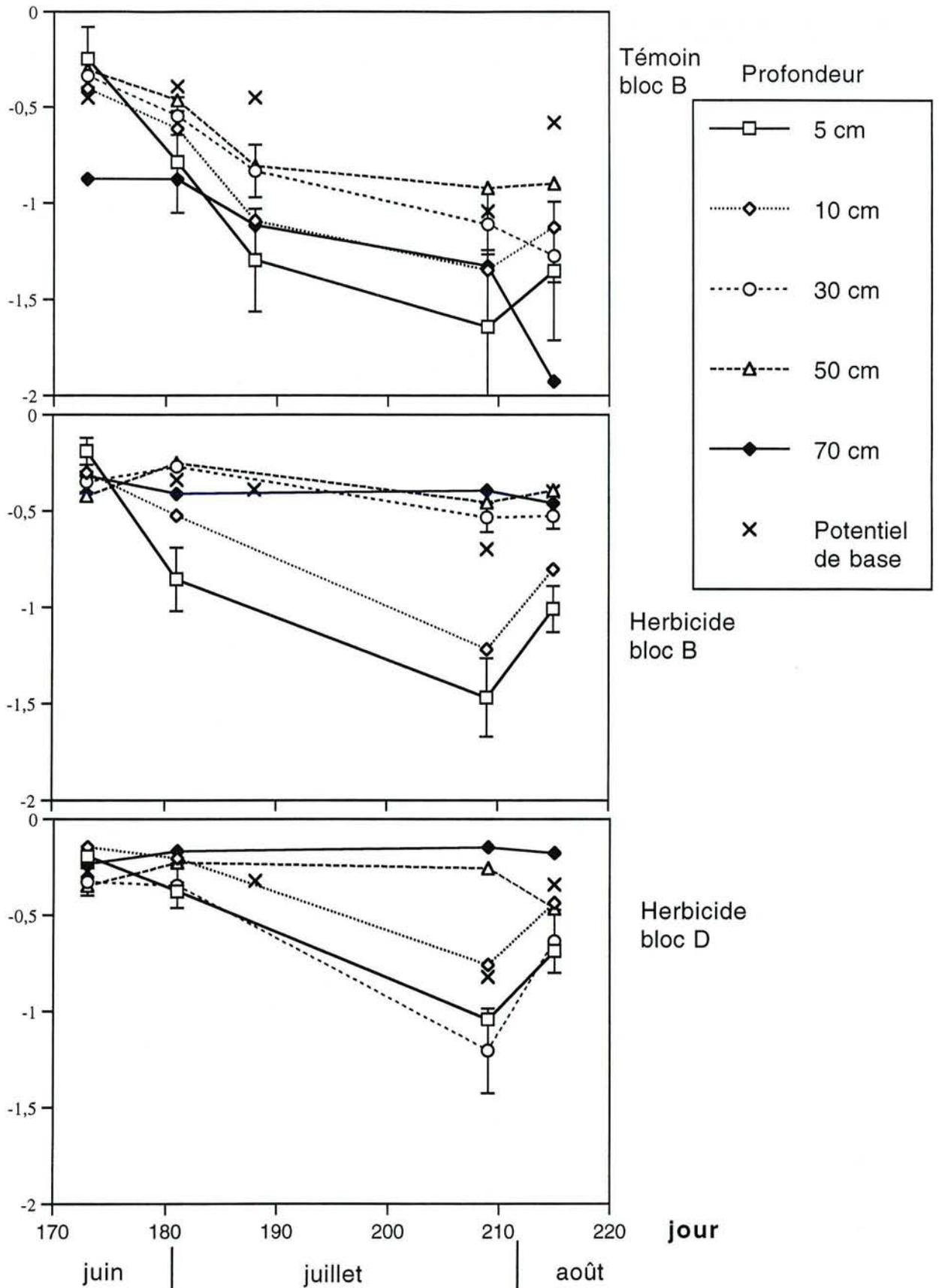


Figure 6. Evolution du potentiel hydrique du sol et du potentiel de base moyen par traitement durant l'été 1994.

Les barres d'erreur sont les écarts-types. Un point représente la moyenne de 6 mesures.

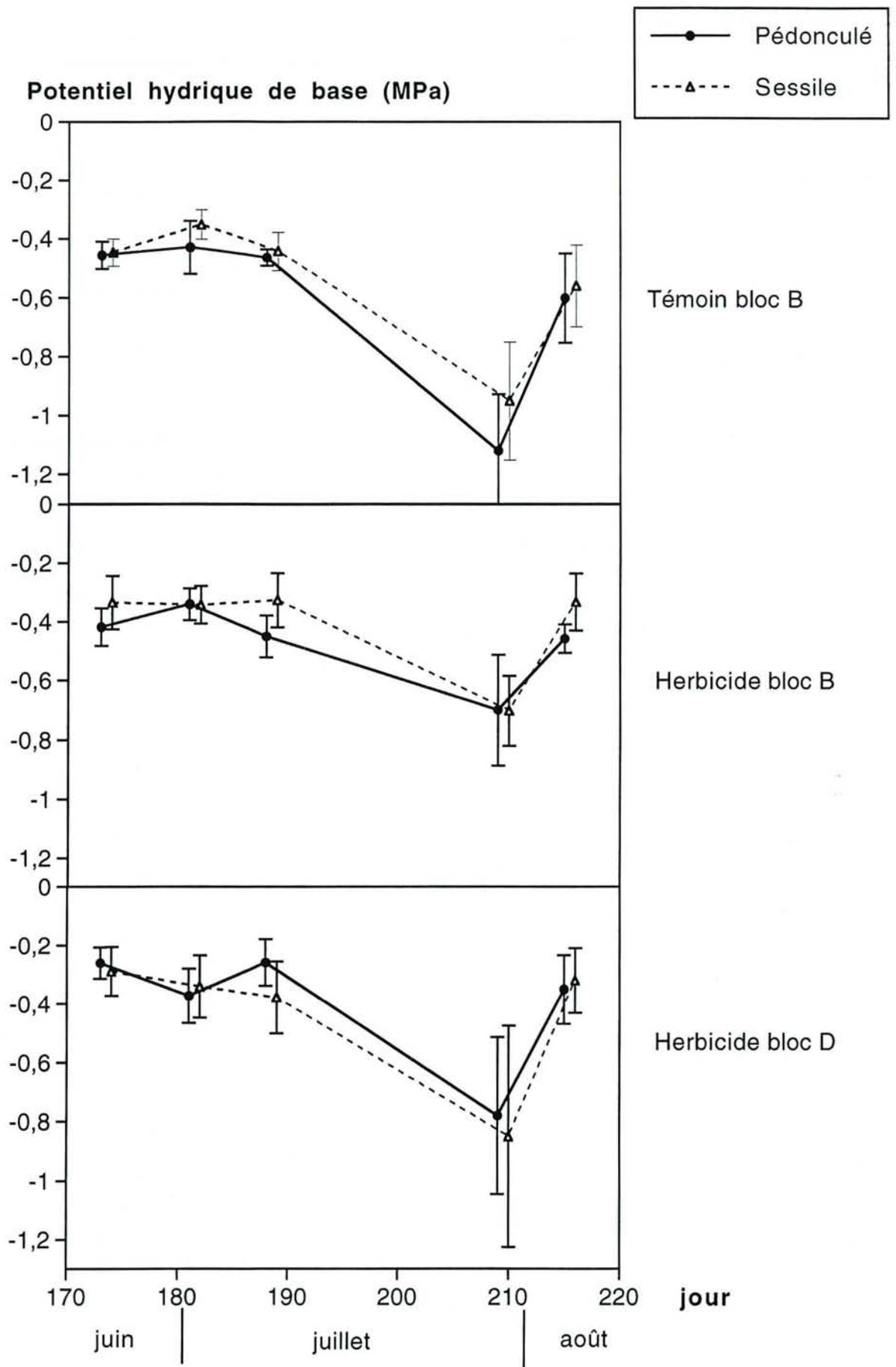


Figure 7. Potentiel hydrique de base des plants.

Chaque point est la moyenne de 5 mesures. Les barres d'erreur sont les écarts types.

atteindre -0,8 et -1,0 MPa le 28 juillet (jour 209) à 50 et 30 cm de profondeur. Après cette date, l'horizon limoneux (profondeurs de 5 et 10 cm) s'est réhumecté et seul l'horizon le plus profond s'est fortement desséché à 70 cm.

Dans le traitement herbicide du bloc B, l'horizon limoneux (prélèvements à 5 et 15 cm) se dessèche aussi rapidement que dans le témoin, mais se ré humecte plus vite entre le 28 juillet (jour 209) et le 4 août (jour 216) et contrairement au témoin le sol ne se dessèche presque pas aux trois niveaux de prélèvement situés dans les horizons argileux (à 30, 50 et 70 cm de profondeur).

Pour le traitement herbicide du bloc D, le sol se dessèche encore moins fortement que dans le traitement herbicide du bloc B : le 28 juillet (jour 209) à 5 et 10 cm de profondeur les valeurs sont respectivement de -1,1 et -0,7 MPa dans le bloc D, alors qu'elles atteignent -1,5 et -1,2 MPa dans le bloc B. Le dessèchement a été plus rapide dans le bloc D uniquement à 30 cm de profondeur : à cette profondeur le sol y est encore limoneux et l'enracinement doit donc y être beaucoup plus fort que dans le bloc B, ce qui explique un dessèchement plus rapide.

Ainsi le dessèchement du sol a été le plus important dans le plateau témoin du bloc B, moins fort dans le plateau herbicide du bloc B et encore moins fort dans le plateau herbicide du bloc D.

4.3. Potentiel hydrique de base des plants

Dans le bloc B, entre le 22 juin et le 7 juillet (jours 173 et 188), le potentiel de base des plants était proche de -0,4 MPa pour les deux espèces dans le témoin comme dans l'herbicide (figure 7). Ensuite, entre le 7 et le 28 juillet (jours 188 et 209), le potentiel de base a diminué, atteignant pour les plants témoins -0,9 et -1,1 MPa (sessile et pédonculé respectivement ; différence non significative au seuil de 5%), et seulement -0,7 MPa pour les plants des deux espèces dans le traitement herbicide. Le 4 août (jour 216), le potentiel était remonté vers -0,6 MPa dans le témoin et -0,4 MPa dans l'herbicide.

Dans le bloc D, les valeurs de potentiel de base du traitement herbicide ont été les mêmes que celles observées dans l'herbicide du bloc B, et il n'y a pas eu non plus de différence entre espèces.

Nous retiendrons donc que :

- pour un traitement donné, il n'y a pas eu de différence de potentiel de base entre espèces.
- le dessèchement du sol a été plus fortement ressenti par les plants témoins que par les plants des deux plateaux herbicides.
- pour le traitement herbicide à une date donnée il n'y a pas de différence de potentiel de base entre les bloc B et D, ceci quelle que soit l'espèce.

4.4. Croissance en hauteur des plants

Dans ce paragraphe, nous allons comparer les différences de croissance dans les plateaux de statuts hydriques différents caractérisés précédemment :

- entre deux plateaux ayant subi des ennoyages de même intensité mais des sécheresses édaphiques différentes (plateaux Témoin et Herbicide du bloc B, symbolisés TB et HB),

Figure n° 8a.
Élongation de la première pousse (mm) sur l'ensemble des 20 plants suivis.

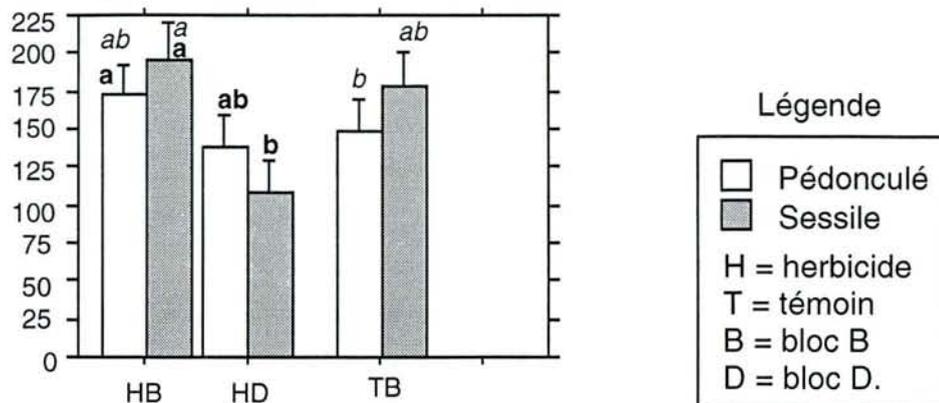


Figure n° 8b.
Élongation de la deuxième pousse (mm) sur l'ensemble des 20 plants suivis.

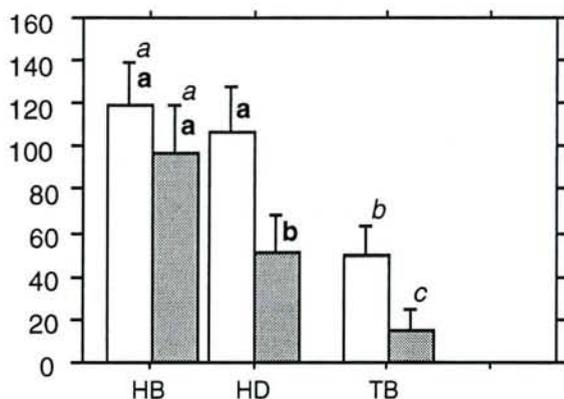


Figure n° 8c.
Élongation de la deuxième pousse (mm) des plants ayant effectivement réalisé une deuxième pousse.

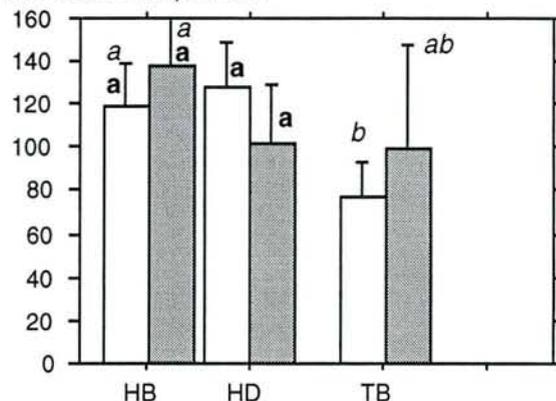


Figure n° 8d.
Accroissement en hauteur (mm)
(élongation totale : 1ère et 2ème pousse) sur l'ensemble des 20 plants.

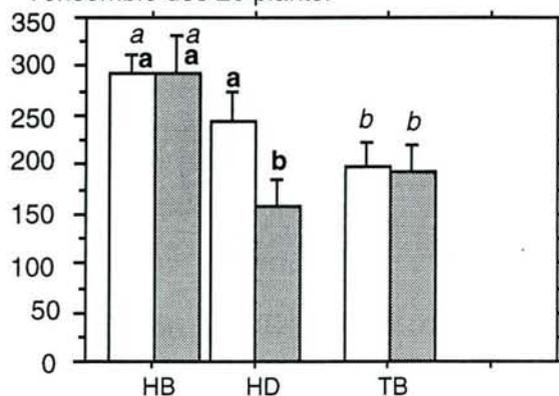


Figure 8. Effet de l'ennoyage et de la sécheresse sur l'élongation de première et deuxième pousse (en mm).

Les lettres résultent du calcul de la PPDS au seuil de 5% qui suit un test F significatif (lettres en gras pour les comparaisons concernant HB et HD = **effet ennoyage** ; lettres en italique pour les comparaisons concernant HB et TB = **effet sécheresse**).

Les barres d'erreur sont les erreurs types. Les moyennes sont calculées sur les 20 plants suivis par plateau sauf pour la figure 8c où les effectifs varient entre 3 et 20.

- et entre deux placeaux dont l'un a subi une sécheresse édaphique d'intensité plus forte mais un ennoyage nettement moins sévère que l'autre (placeaux Herbicide respectivement du bloc B et du bloc D, symbolisés HB et HD).

L'objectif est de savoir si une espèce réagit plus que l'autre en terme de croissance à une variation d'intensité de l'un ou l'autre des deux stress édaphiques.

4.4.1. Première pousse (figure 8a)

Tout d'abord signalons que la totalité des plants des deux espèces ont réalisé une première pousse, quelle que soit la modalité.

Quelle que soit l'espèce, il n'y a aucune différence significative de croissance entre le témoin TB et l'herbicide HB. Cela s'explique du fait qu'il n'y a pas eu de sécheresse édaphique pendant cette période et par conséquent la compétition pour l'eau avec les plantes herbacées a été réduite.

Par contre, la comparaison entre les placeaux HB et HD montre que chez le sessile la croissance a été significativement plus faible à plus forte intensité d'ennoyage alors que ça n'a pas été le cas chez le pédonculé.

4.4.2. Deuxième pousse (figure 8b)

Tout d'abord, il est important de souligner que cette deuxième pousse a eu lieu précisément pendant une période de fort déficit hydrique du sol :

- . le nombre maximum de plants en croissance a été observé pour les deux espèces entre le 30 juin (jour 181) et le 7 juillet (jour 188) quelle que soit la modalité (figure 9).

- . entre ces deux dates, le potentiel hydrique du sol (figure 6) a diminué significativement dans le témoin à toutes les profondeurs (figure 6). Dans l'herbicide, malgré l'absence de mesure d'humidité du sol le 7 juillet (jour 188), il semble que la même tendance ait eu lieu au moins dans le limon où sont situées la plupart des racines.

Pour les deux espèces dans le bloc B, il y a eu une élévation significativement plus faible dans le témoin que dans l'herbicide et cette différence a été plus forte chez le sessile que chez le pédonculé.

Par ailleurs, la comparaison des placeaux HB et HD montre que chez le sessile il y a eu une élévation plus faible des plants ayant subi un ennoyage de plus forte intensité au printemps (placeau HD). Cela n'a pas été le cas chez le pédonculé.

Cependant cette moyenne était calculée sur la totalité des 20 plants suivis par modalité, y compris ceux qui n'ont pas réalisé de deuxième pousse. Si on calcule la moyenne uniquement sur les plants ayant effectivement réalisé une deuxième pousse, il n'y a plus aucune différence entre espèces pour une modalité donnée. Ainsi la différence d'élévation de deuxième pousse entre espèces (figure 8b) serait due à un plus grand nombre de pédonculés ayant réalisé ce deuxième flush. C'est effectivement le cas : plus le nombre de plants ayant réalisé une deuxième pousse est élevé (tableau 4), plus l'élévation moyenne de la deuxième pousse est importante (figure 8b).

**% de plants en croissance
(2ème pousse)**

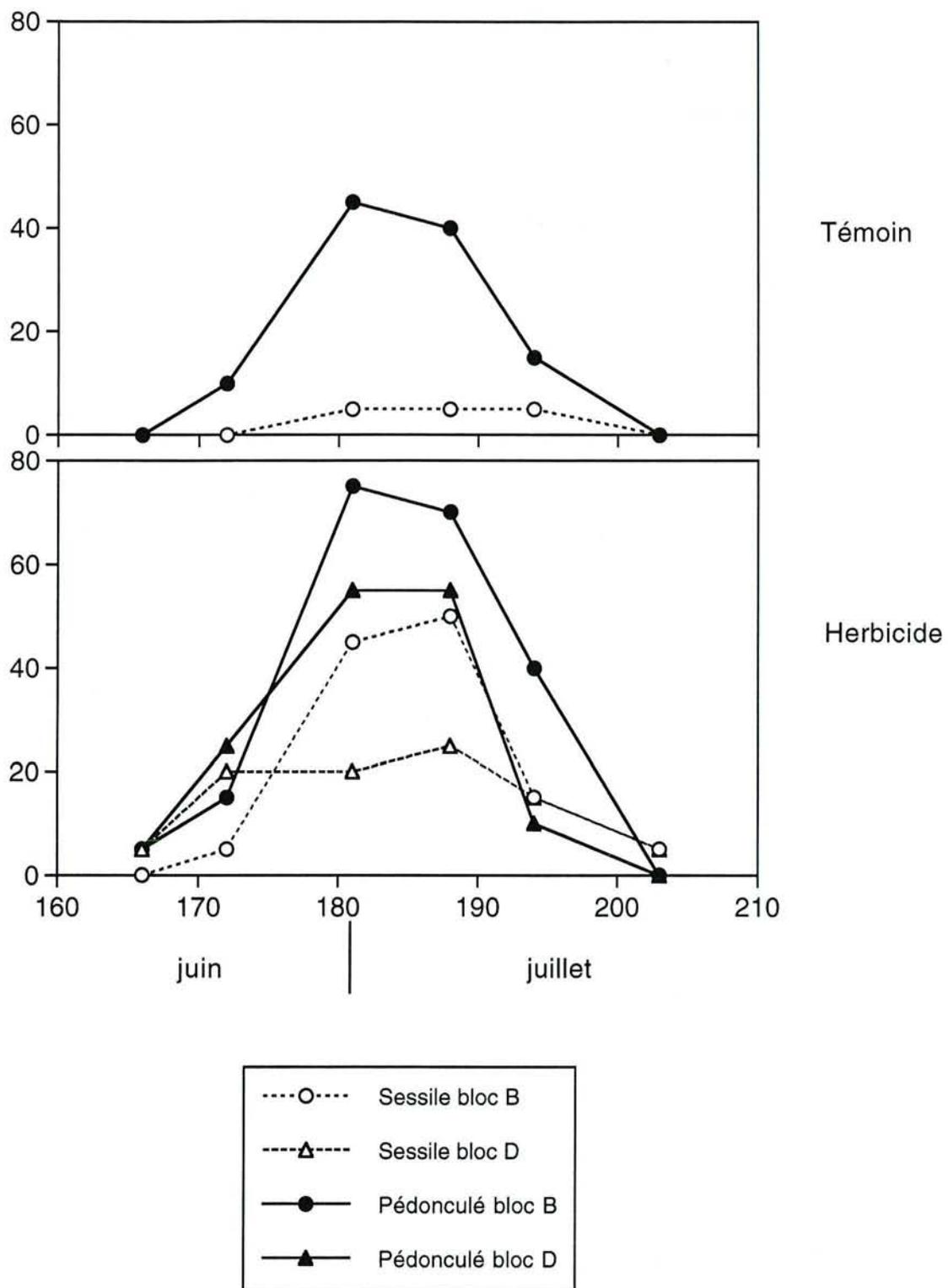


Figure 9. Pourcentage de plants en croissance (2ème pousse) au cours de l'été 1994. Les pourcentages sont calculés sur 20 plants.

Tableau 4. Nombre de plants ayant réalisé une deuxième pousse sur les 20 plants suivis pendant la saison 1994.

Entre parenthèse est indiquée la diminution (du nombre de plants ayant réalisé une 2^e pousse) en % par rapport à la modalité Herbicide du bloc B utilisée comme référence (valeur en gras).

		Témoin (T)	Herbicide (H)
Pédonculé	bloc B	13 (-35%)	20
	bloc D		17 (-15%)
Sessile	bloc B	3 (-80%)	14
	bloc D		10 (-30%)

Dans le bloc B, chez les deux espèces le nombre de plants ayant réalisé une deuxième pousse a été plus faible dans le témoin que dans l'herbicide, mais cette différence a été beaucoup plus forte chez le sessile (-80% dans le témoin par rapport à l'herbicide) que chez le pédonculé (-35%).

Malgré une intensité de sécheresse moindre dans le traitement herbicide du bloc D par rapport au traitement herbicide du bloc B, il y a également eu une diminution du nombre de plants ayant réalisé une deuxième pousse chez les deux espèces, à nouveau plus forte chez le sessile que chez le pédonculé.

4.4.3. Accroissement total (première plus deuxième pousse)

En 1994, il n'y a pas eu de troisième pousse. Ainsi la somme des deux premières pousses correspond à l'accroissement total de l'année (figure 8d). Ainsi sur l'ensemble de l'année, des différences significatives d'accroissement total ont lieu entre :

- les traitements herbicide et témoin du bloc B. L'amélioration de l'alimentation en eau par suppression de la végétation apporte un gain de croissance similaire pour les deux espèces.

- le plateau HB et HD uniquement chez le sessile. La croissance a été significativement plus faible dans le plateau HD où l'intensité de l'ennoyage est la plus forte.

- le sessile et le pédonculé dans le traitement herbicide du bloc D, c'est-à-dire à très forte intensité d'ennoyage, cela en faveur du pédonculé.

Service Commun de la Conservation
 de l'Université Henri Poincaré - 2007
 B.I.U. Sciences
 Rue du Jardin Botanique
 54000 VILLERS-LES-NANCY (FRANCE)

Tableau 5. Pourcentage de mortalité après deux saisons de végétation (fin 1991).

S = sessile ; P = pédonculé.

le test du Chi-deux indique les différences significatives (*) ou non (NS).

		moy ABCD	Bloc A	Bloc D
Témoin	P	30,0	27,0	19,0
	S	33,0	24,0	49,0
≠ entre S et P			NS (062)	* (<0,0001)
Paillage	P	17,0	18,0	24,0
	S	17,0	5,0	34,0
≠ entre S et P			* (0,0016)	NS (0,12)

5. Suivi annuel des plants sur l'ensemble du dispositif

Ce paragraphe présente la mortalité et le cumul sur cinq ans de la croissance en hauteur et en diamètre mesurées annuellement sur la totalité des plants disponibles.

5.1. Comparaison de la mortalité des deux espèces fin 1991, après deux saisons de végétation (tableau 5)

Concernant le traitement herbicide, il n'a été appliqué pour la première fois qu'en juillet 1991 et la végétation était donc semblable à celle des témoins jusqu'à cette date. Les effets du traitement sur l'amélioration du niveau hydrique du sol n'ont pu se faire sentir au plus tôt qu'au milieu de l'été, c'est-à-dire trop tardivement pour réduire la mortalité. Pour cette raison, seuls les résultats des traitements témoin et paillage sont présentés ici.

5.1.1. Sans modification du milieu (traitement témoin)

Pour une intensité d'ennoyage moyennement forte (mortalité moyenne sur l'ensemble des 4 blocs), il n'y a pas de différence de mortalité entre les deux espèces (tableau 5) : pour les deux espèces près de 30% des plants sont morts pendant les deux premières années après plantation, soit un taux de reprise de 70%.

A intensité d'ennoyage modérée (bloc A), il n'y a pas eu de différence de mortalité entre les deux espèces, alors que pour une intensité d'ennoyage très forte (bloc D) la mortalité du sessile a été beaucoup plus importante que celle du pédonculé.

Quelle a été l'influence de l'augmentation de l'intensité d'ennoyage sur la mortalité des deux espèces ? D'une intensité d'ennoyage modérée (bloc A), à une intensité d'ennoyage moyennement forte (moyenne des 4 blocs) puis très forte (bloc D) :

- la mortalité du sessile a augmenté, passant de 24 % à 33 % puis à 49 % respectivement.
- Au contraire, la mortalité du pédonculé a eu tendance à diminuer, passant de 27 % à 30 % puis à 19 % respectivement.

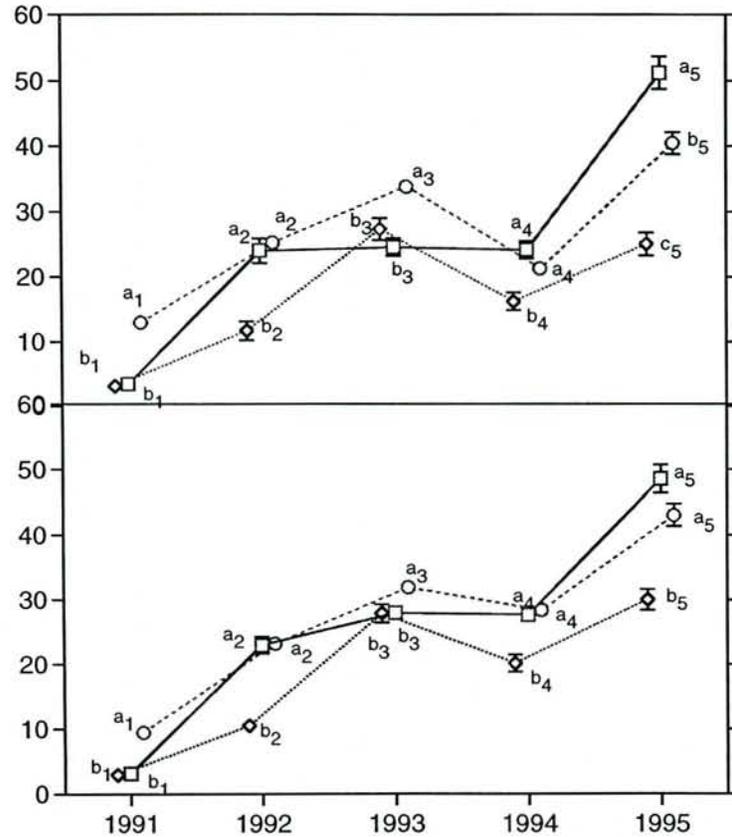
Ainsi, il semble que le sessile soit sensible à l'augmentation de l'intensité d'ennoyage pour le critère survie ce qui n'est pas le cas du pédonculé.

5.1.2. Avec atténuation de la sécheresse édaphique par le paillage

A intensité d'ennoyage modérée (bloc A), la mortalité a été nettement plus faible chez le sessile que chez le pédonculé.

Par rapport au témoin, la mortalité a été significativement diminuée pour les deux espèces dans le traitement paillage. Cela montre que la sécheresse a été à l'origine de la mortalité dans ce bloc. Cependant cette diminution de la mortalité dans le paillage par rapport au témoin a été beaucoup plus forte chez le sessile que chez le pédonculé.

Accroissement en hauteur (cm)



Accroissement en diamètre (mm)

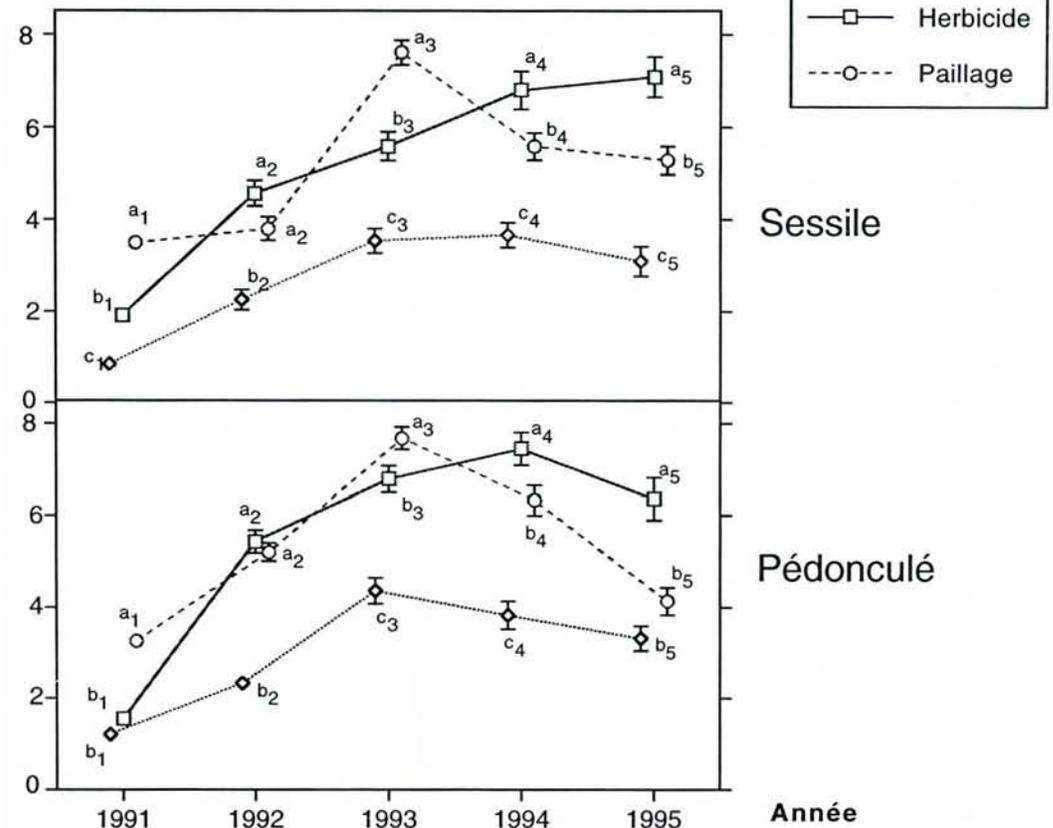


Figure 10. Comparaison des accroissements annuel en hauteur et en diamètre entre les traitements. Chaque point est la moyenne des 4 blocs et représente environs 200 individus. Les barres d'erreur sont les erreurs standards. Les lettres avec l'indice de l'année indiquent le classement des moyennes obtenu par le test de Scheffé au seuil de 5 % effectué après un test F significatif (analyse de variance sur l'effet traitement).

La mortalité pour une intensité d'ennoyage moyennement forte (moyenne des quatre blocs) a été de 17% pour les deux espèces.

Par rapport au témoin, dans le traitement paillage la mortalité a donc diminué presque de moitié, et cette diminution est aussi importante chez le sessile que chez le pédonculé.

Pour l'intensité de l'ennoyage la plus forte (bloc D), c'est l'inverse qui s'est produit : la mortalité a été plus faible chez le pédonculé que chez le sessile. Cela s'explique du fait que parallèlement à l'augmentation de l'intensité d'ennoyage entre bloc A et bloc D, il y a une augmentation significative de la mortalité chez le sessile et non chez le pédonculé.

Par rapport au témoin, la mortalité a été fortement diminuée dans le traitement paillage uniquement chez le sessile : le paillage n'a semble-t-il pas profité au pédonculé, mais sa mortalité est restée malgré cela nettement inférieure à celle du sessile.

L'effet de l'intensité d'ennoyage est à nouveau ressenti chez le sessile et non chez le pédonculé comme c'était qualitativement le cas sans paillage : selon l'intensité d'ennoyage, du bloc A au bloc D en passant par la moyenne des quatre blocs, la mortalité du sessile passe de 5 % à 17 % puis à 34 % alors que la mortalité du pédonculé varie peu.

5.2. Croissance en diamètre et en hauteur des plants de 1991 à 1995

Dans un premier temps, nous analyserons l'effet des traitements sur la croissance annuelle de façon globale (moyenne des quatre blocs). Ensuite nous verrons les accroissements cumulés des deux espèces de 1991 à 1995 en faisant varier, comme pour la mortalité, l'intensité de la sécheresse d'une part (sécheresse édaphique atténuée ou non) et de l'ennoyage d'autre part (bloc A, moyenne des quatre blocs et bloc D).

5.2.1. Accroissements annuels et comparaison entre les traitements (figure 10)

Dans le traitement témoin, pour les deux espèces la croissance en hauteur annuelle a été de plus en plus forte de 1991 à 1993, puis elle a baissé nettement en 1994 pour augmenter à nouveau en 1995. La croissance en diamètre a subi le même ralentissement en 1994, qui s'est poursuivi en 1995.

Dans le traitement paillage, pour les deux espèces, l'évolution des accroissements en hauteur a été semblable à celle du témoin, mais les accroissements une année donnée ont toujours été significativement supérieurs à ceux du témoin. De la même façon, le paillage a permis chaque année une amélioration de l'accroissement en diamètre par rapport au témoin, sauf en 1995 pour le pédonculé, mais son évolution montre une tendance à réduire son avantage sur le témoin lors des deux dernières années pour les deux espèces.

Tableau 6. Accroissements cumulés en diamètre de 1991 à 1995 (mm).

		moy ABCD	Bloc A	Bloc D	≠ entre A et D
Témoin	P	15,1	14,8	14,2	NS (0,76)
	S	12,7	15,5	6,2	* (<0,0001)
	≠ entre P et S	NS (0,1)	NS (0,69)	* (<0,0001)	
Paillage	P	26,7	27,6	30,0	NS (0,26)
	S	25,2	28,8	21,3	* (0,0002)
	≠ entre P et S	NS (0,4)	NS (0,5)	* (0,0002)	
(N-t)/t	P	80,4	87,0	111,3	
	S	119,5	85,9	243,9	
Herbicide	P	27,8	28,9	25,5	NS (0,1)
	S	24,0	25,2	13,1	* (0,0001)
	≠ entre P et S	NS (0,14)	NS (0,11)	* (0,0001)	
(H-t)/t	P	85,9	95,7	79,6	
	S	92,1	62,1	111,3	

Tableau 7. Accroissements cumulés en hauteur de 1991 à 1995 (cm).

		moy ABCD	Bloc A	Bloc D	≠ entre A et D
Témoin	P	91,6	97,5	79,1	NS (0,09)
	S	79,4	103,3	46,8	* (<0,0001)
	≠ entre P et S	NS (0,15)	NS (0,57)	* (0,005)	
Paillage	P	135,6	141,1	142,2	NS (0,91)
	S	130,3	157,0	115,0	* (0,0002)
	≠ entre P et S	NS (0,63)	NS (0,9)	* (0,01)	
(N-t)/t	P	51,9	44,7	79,8	
	S	73,8	51,9	145,5	
Herbicide	P	130,6	141,8	113,7	* (0,005)
	S	118,9	134,4	72,8	* (0,0001)
	≠ entre P et S	NS (0,61)	NS (0,50)	* (0,002)	
(H-t)/t	P	43,8	45,5	43,8	
	S	51,8	30,0	55,3	

Dans le traitement herbicide, les années où l'application du désherbant a été faite suffisamment tôt dans la saison de végétation (1992, 1994 et 1995), l'accroissement en hauteur comme en diamètre ont été significativement supérieurs à ceux du témoin pour les deux espèces. Les dernières années, en 1994 et 1995, par rapport au témoin, l'amélioration de l'accroissement en diamètre due à l'herbicide a été supérieure à l'amélioration due au paillage, alors qu'elles étaient égales en 1992.

Les années où le désherbant a été appliqué plus tardivement (vers le 10 juillet, en 1991 et 1993), seul l'accroissement en diamètre est supérieur à celui du témoin tout en étant inférieur à celui du paillage, mais avec une exception en 1991 : l'accroissement en diamètre a bien été supérieur dans l'herbicide par rapport au témoin chez le sessile, mais ça n'a pas été le cas chez le pédonculé.

5.2.2. Accroissements cumulés en diamètre et en hauteur de 1991 à 1995 (tableaux 6 et 7)

a/. Sans modification du milieu (traitement témoin)

Pour une intensité d'ennoyage modérée (bloc A), il n'y a eu aucune différence significative d'accroissement en diamètre ou en hauteur entre les deux espèces, mais on note tout de même une tendance en faveur du sessile.

Par contre, pour une intensité d'ennoyage moyennement forte (accroissements moyens sur l'ensemble des quatre blocs) les accroissements en diamètre comme en hauteur ont eu tendance à être plus importants chez le pédonculé que chez le sessile, bien que ces différences ne soient pas significatives.

Enfin, pour une intensité d'ennoyage très forte (bloc D), les accroissements en diamètre et en hauteur ont été très significativement plus importants chez le pédonculé que chez le sessile.

Ainsi, nous constatons que d'une intensité d'ennoyage modérée (bloc A) à une intensité d'ennoyage moyennement forte (moyenne des quatre blocs) puis très forte (bloc D),

- l'accroissement cumulé en diamètre du pédonculé ne varie pas, alors que celui du sessile est devenu significativement plus faible, passant de 15,5 à 12,7 puis à 6,2 mm.

- l'accroissement en hauteur des deux espèces a eu tendance à diminuer, mais cette diminution n'a été significative que chez le sessile (103,3 à 79,4 puis 46,8 cm).

Ainsi l'augmentation de l'intensité d'ennoyage entre le haut de pente (bloc A) et le bas de pente (bloc D) affecte fortement l'accroissement du sessile alors que celui du pédonculé y est peu sensible, et cela sans autre modification du milieu. Nous avons montré que les effets de l'ennoyage peuvent se répercuter sur la croissance en hauteur pendant une période de sécheresse édaphique (voir paragraphe 3.4). Cette différence de comportement entre les deux espèces existe-t-elle toujours si le déficit hydrique du sol est atténué ?

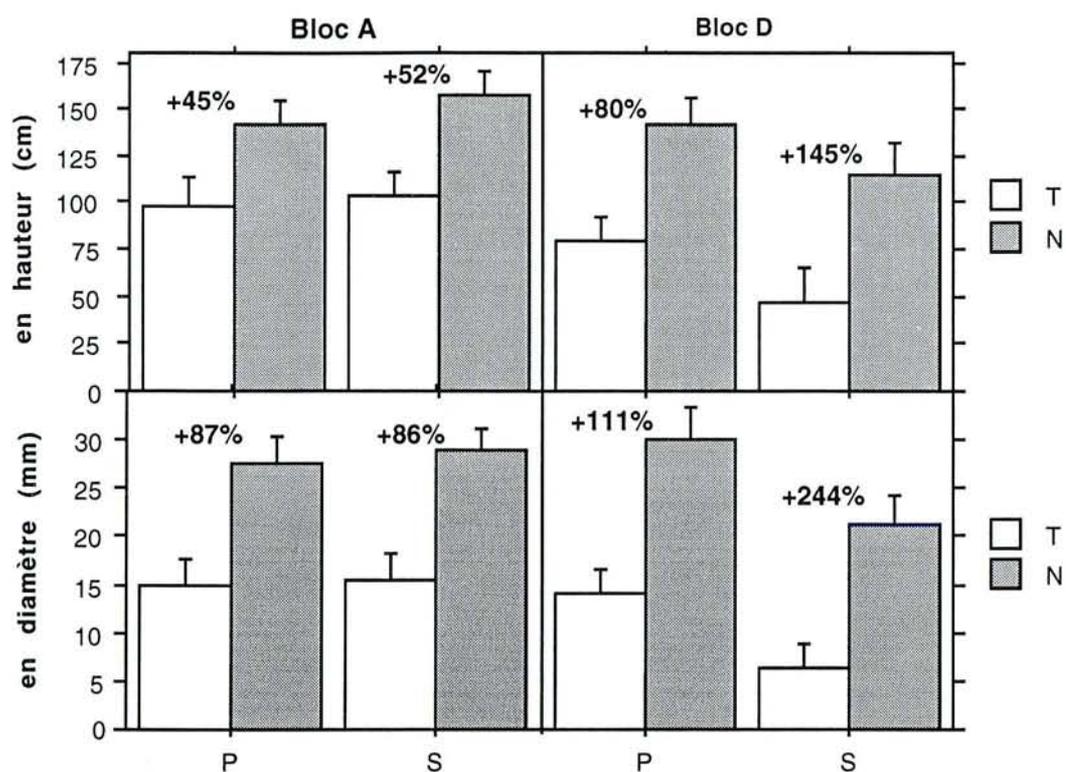


Figure 11. Accroissements cumulés de 1991 à 1995 en hauteur et en diamètre dans les blocs A et D. Les barres d'erreur sont les intervalles de confiance de la moyenne à 95%. T = témoin ; N = paillage ; P = pédonculé ; S = sessile. Les pourcentages représentent l'amélioration due paillage par rapport au témoin (rapport $(N - T) / T \times 100$).

b/. Avec atténuation de la sécheresse édaphique (traitement paillage)

A intensité d'ennoyage modérée (bloc A), l'accroissement en diamètre du sessile a été identique à celui du pédonculé et l'accroissement en hauteur a même eu tendance à être plus important chez le sessile que chez le pédonculé.

Pour une intensité d'ennoyage moyennement forte (moyenne des quatre blocs A, B C et D), l'accroissement des deux espèces n'a pas été significativement différent, en diamètre comme en hauteur.

Enfin, pour une intensité d'ennoyage très forte (bloc D), l'accroissement du pédonculé a été supérieur à celui du sessile, en diamètre comme en hauteur.

On constate une fois de plus, que d'une intensité d'ennoyage modérée (bloc A), à une intensité d'ennoyage moyennement forte (moyenne des blocs A, B ,C et D) puis très forte (bloc D),

- l'accroissement en diamètre du pédonculé a été le même, alors que celui du sessile a nettement diminué, passant de 28,8 à 25,2 puis à 21,3 mm.

- Il en a été de même pour l'accroissement en hauteur qui est passé chez le sessile de 157 à 130 puis à 115 cm.

Ainsi malgré l'atténuation de la sécheresse édaphique par le paillage, l'augmentation de l'intensité d'ennoyage entre le haut de pente (bloc A) et le bas de pente (bloc D) affecte toujours l'accroissement du sessile, alors que celui du pédonculé n'y est pas du tout sensible.

c/. Amélioration de la croissance par le paillage par rapport au témoin

(analyse du rapport $\frac{N - T}{T} \times 100$ où N symbolise le traitement paillage et T le traitement témoin. Tableaux 6 et

7 ; figure 11).

Pour une intensité d'ennoyage modérée (bloc A), il y a eu une forte augmentation de l'accroissement en diamètre comme en hauteur. Cette amélioration a été équivalente chez les deux espèces pour l'accroissement en diamètre (+86%) comme pour l'accroissement en hauteur (+48% environ).

Pour une intensité d'ennoyage moyennement forte (moyenne des 4 blocs) par rapport au témoin, il y a également eu une augmentation importante de l'accroissement en diamètre et de l'accroissement en hauteur chez les deux espèces. Cette amélioration a eu tendance à être plus importante chez le sessile que chez le pédonculé, pour le diamètre comme pour la hauteur.

Si l'intensité d'ennoyage est très forte (bloc D), il y a une amélioration très importante de la croissance en diamètre comme en hauteur par le paillage. Cette amélioration a été environ deux fois plus importante chez le sessile que chez le pédonculé en diamètre comme en hauteur.

Chez le sessile, l'amélioration de la croissance par le paillage a été d'autant plus importante que l'intensité d'ennoyage subi par les plants était forte, cela en diamètre comme en hauteur. Chez le pédonculé cette tendance a été nettement moins importante.

Ainsi, l'atténuation de la sécheresse édaphique a permis une amélioration de la croissance chez les deux espèces, à la fois sur la diamètre et la hauteur. Cette amélioration a été équivalente entre les deux espèces pour un ennoyage modéré, mais beaucoup plus importante chez le sessile pour un ennoyage plus intense (figure 11).

En d'autre termes, l'atténuation de la sécheresse profite d'autant plus au sessile que cette espèce subit un ennoyage fort, mais c'est surtout lorsqu'on passe à la position topographique la plus ennoyée (bloc D) que l'amélioration de croissance devient nettement plus importante :

- pour le diamètre, le rapport (N-T)/T passe de 85,8 à 98,4 entre intensité d'ennoyage modérée (bloc A) et une intensité moyenne (moyenne des quatre blocs), pour augmenter ensuite très brutalement à 243% à forte intensité d'ennoyage (bloc D).

- pour la hauteur il en est de même, (N-T)/T passant de 51,9 à 73,8 puis à 145,5 %.

Chez le pédonculé cette influence de l'ennoyage est beaucoup moins forte et si il y a aussi une augmentation de l'amélioration de (N-T)/T quand l'intensité d'ennoyage augmente, elle n'est pas aussi brutale que chez le sessile mais plus régulière comme on le voit pour la hauteur : elle passe de 44,7 à 51,9 puis à 79,8.

d/. Avec une atténuation de la sécheresse édaphique par le traitement herbicide

Les résultats présentés ici pour le traitement herbicide ne sont pas directement comparables à ceux obtenus avec le paillage, puisque l'effet de l'herbicide n'a pas été permanent (recolonisation progressive les années où il a été appliqué tardivement) contrairement à celui du paillage. Il est cependant intéressant, ne serait-ce que d'un point de vue pratique, de voir si ces résultats vont dans le même sens ou non que ceux obtenus avec le paillage.

A intensité d'ennoyage modérée (bloc A) comme à intensité d'ennoyage moyennement forte (moyenne des quatre blocs), l'accroissement en diamètre et l'accroissement en hauteur ont été très voisins entre les deux espèces. Par contre, à très forte intensité d'ennoyage (bloc D), l'accroissement en diamètre comme l'accroissement en hauteur ont été meilleurs chez le pédonculé que chez le sessile. Cela s'explique du fait que parallèlement à l'augmentation d'ennoyage entre bloc A et bloc D, l'accroissement cumulé en diamètre n'a que légèrement diminué chez le pédonculé, alors qu'il a diminué beaucoup plus fortement chez le sessile. Nous constatons la même chose pour l'accroissement en hauteur. Ces résultats vont donc dans le même sens que ceux obtenus avec le témoin et le paillage et confirment la sensibilité à l'ennoyage nettement plus marquée chez le sessile.

Sur le plan pratique, l'amélioration de l'accroissement en diamètre et en hauteur dans le traitement herbicide par rapport au témoin (rapport $\frac{H-T}{T} \times 100$, où H symbolise le traitement herbicide et T le traitement témoin) a également permis une forte amélioration de la croissance, comparable à celle due au paillage pour une intensité d'ennoyage modérée (bloc A) ou moyenne (moyenne des blocs A, B, C et D), ce qui montre bien

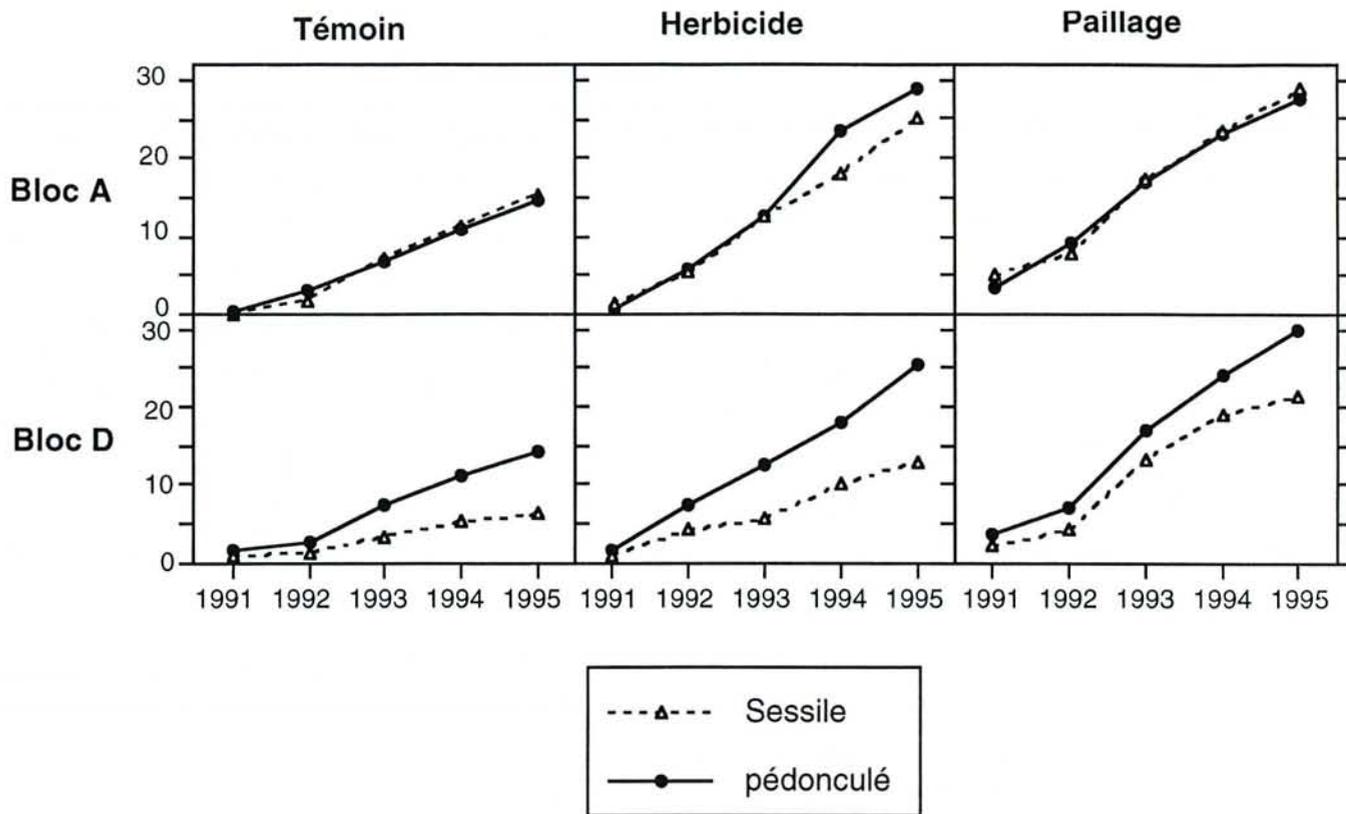


Figure 12. Evolution de 1991 à 1995 de l'accroissement cumulé en diamètre (en mm).
Chaque point représente la moyenne d'environ 50 individus.

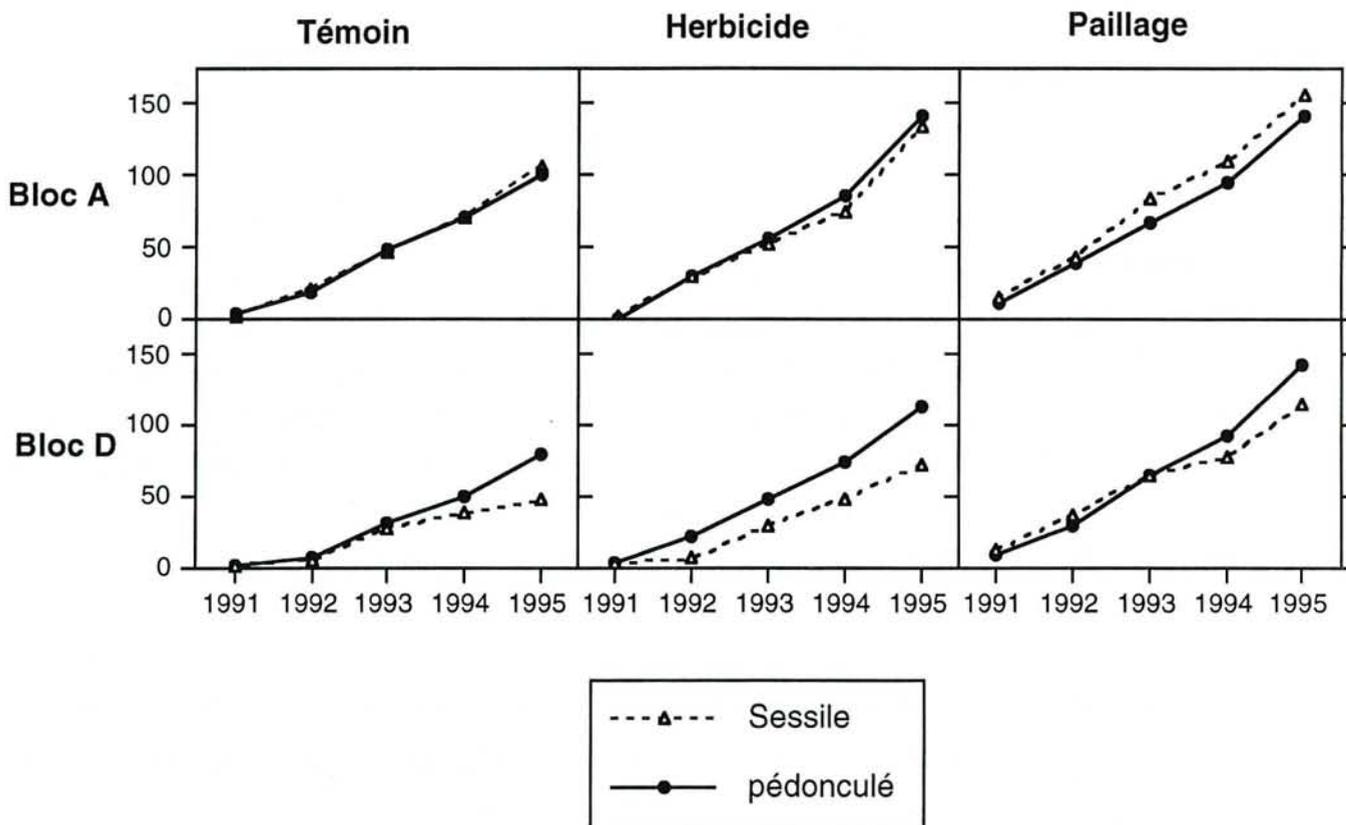


Figure 13. Evolution de 1991 à 1995 de l'accroissement cumulé en hauteur (en cm).
Chaque point représente la moyenne d'environ 50 individus.

l'efficacité de ce traitement. Par contre cette amélioration a été moins importante que celle due au paillage à forte intensité d'ennoyage (bloc D).

5.2.3. Évolution des accroissements cumulés de 1991 à 1995 (figures 12 et 13)

Les différences d'accroissement entre les deux espèces constatées précédemment sont-elles due à une année particulière (intensité de stress très forte par exemple) ou bien sont-elles le résultat d'une tendance qui se confirmerait au cours du temps sur l'ensemble de la période observée ?

Quel que soit le traitement, on constate que les différences d'accroissement annuel entre les deux espèces sont faibles ou nulles à intensité d'ennoyage modérée (bloc A), alors qu'à très forte intensité d'ennoyage (bloc D), la différence d'accroissement en faveur du pédonculé s'accroît d'année en année. C'est donc la deuxième hypothèse qui doit être retenue : il s'agit d'une tendance qui se confirme au cours du temps.

IV. DISCUSSION

1. Caractérisation des contraintes subies par les plants sur pélosol-pseudogley et leurs conséquences sur la croissance en hauteur (exemple de 1994)

1.1. Effet de l'élimination de la végétation sur l'humidité du sol et le potentiel de base des plants

Rappelons que le potentiel de base est un indicateur de l'intensité de la sécheresse subie par les plants : il est atteint lorsqu'il y a équilibre entre le potentiel hydrique de l'arbre et celui du sol où sont situées les racines (HINCKLEY et RITCHIE, 1973 ; *in* AUSSENAC et GRANIER, 1978), équilibre obtenu après une période suffisamment longue sans transpiration. Ainsi l'évolution des potentiels de base en 1994 montre que les plants autour desquels la végétation concurrente a été éliminée (placeau HB) ont subi une sécheresse moins intense que les plants témoins (placeau TB) : dans le placeau désherbé HB, les potentiels hydriques de base des plants sont restés plus élevés que dans le placeau témoin TB. Ce résultat est bien expliqué par l'évolution du potentiel hydrique du sol aux différentes profondeurs où sont présentes les racines :

- l'élimination des espèces herbacées autour des plants (placeau HB) a fortement atténué le dessèchement du sol par rapport au témoin (placeau TB), mais uniquement dans les horizons argileux (30, 50 et 70 cm de profondeur) et non dans les horizons limoneux (25 premiers centimètres).

- précisément, à 50 et 70 cm de profondeur les plants ont développé un réseau de racines fines et sont donc susceptibles d'y prélever de l'eau disponible. En effet, BRÉDA *et al* (1994) ont montré que le potentiel hydrique de base était le plus proche du potentiel hydrique du sol de la couche enracinée la mieux pourvue en eau disponible, qui n'est pas forcément la couche la plus enracinée.

Le fait que le sol dans le traitement herbicide soit aussi sec en surface (horizon limoneux des 25 premiers centimètres) que dans le témoin, mais soit plus humide en profondeur (30 à 70 cm), peut s'expliquer de la façon suivante :

- dans le traitement témoin, la végétation concurrente coloniserait surtout les 25 premiers cm mais également les horizons fortement argileux entre 25 et 70 cm de profondeur.

- dans l'herbicide, l'élimination de cette végétation concurrente permettrait au système racinaire du chêne de recoloniser facilement la place disponible dans les horizons limoneux, d'où un dessèchement aussi fort des 25 premiers centimètres. Par contre, cette recolonisation n'aurait pas eu lieu dans les horizons fortement argileux, moins propices au développement racinaire. La densité racinaire y serait donc moins forte que dans le témoin, d'où un dessèchement également moins fort.

L'objectif d'atténuer la sécheresse par élimination des plantes herbacées concurrentes a donc été atteint. L'effet du paillage sur l'humidité du sol n'a pas été mesuré en 1994. Des résultats antérieurs sur ce même

dispositif (WAGNER, 1991) ont montré qu'il atténuait aussi le dessèchement du sol, moins efficacement toutefois que l'herbicide probablement parce que contrairement à l'herbicide, il empêcherait la réhumectation du sol en surface lors de faibles précipitations.

1.2. Effet de l'ennoyage sur les relations hydriques sol-plants

Au plus fort de la sécheresse observée en 1994 (le 28 juillet, jour 209), le potentiel hydrique de base des plants tendait à être plus proche du potentiel hydrique du sol :

- à 5 et 10 cm de profondeur dans le plateau ayant subi la plus forte intensité d'ennoyage (plateau HD),
- et entre 30 et 70 cm de profondeur dans le plateau ayant subi la moins forte intensité d'ennoyage (plateau HB).

Comment expliquer une telle différence entre ces deux plateaux ?

Nous avons vu qu'il existait un réseau de fines racines entre 50 et 70 cm de profondeur dans les horizons fortement argileux. Ces racines, compte tenu de leur faible diamètre sont certainement des racines annuelles qui se développeraient chaque année une fois l'hypoxie terminée. Ce renouvellement ne peut pas être aussi bon à forte intensité d'ennoyage (comme c'est le cas dans le plateau HD), qu'à intensité d'ennoyage moins forte (plateau HB) : cela expliquerait que les plants se rééquilibrent plus facilement dans les horizons de surface (0 à 25 cm) dans le plateau HD, leur système racinaire fin étant peut-être détruit en profondeur (40 à 70 cm), alors que les plants du plateau HB semblent bénéficier de l'eau disponible de ces horizons profonds. Il n'est cependant pas possible de dire s'il existe des différences entre espèces quant à cette viabilité des racines fines en profondeur.

1.3. Effet de la position topographique sur l'intensité de l'ennoyage et de la sécheresse édaphique

Nous avons vu que les différences d'intensité d'ennoyage au sein du dispositif étaient bien expliquées par la position topographique .

Il semble que ces différences d'intensités d'ennoyage aient des conséquences sur l'intensité de la sécheresse du sol en été. En effet, d'après les potentiels hydriques du sol, le dessèchement estival du sol a été moins intense en bas de pente où l'ennoyage était plus intense (plateau HD), qu'en milieu de pente où l'ennoyage était moins intense (plateau HB). D'une manière générale, il est fort probable que la sécheresse soit moins intense en bas de pente (correspondant au bloc D), cela pour deux raisons :

- en bas de pente la nappe séjourne plus longtemps, retardant du même coup le dessèchement du sol,
- en été les pluies d'orage sont souvent violentes et une partie de ces précipitations a tendance à ruisseler en surface vers le bas de pente qui bénéficie donc d'un apport d'eau supplémentaire par rapport au haut de pente.

Par conséquent, le dessèchement du sol a dû être le plus fort en haut de pente où l'ennoyage a été le moins durable (bloc A) et les plants exposés à une demande climatique plus forte. Pour interpréter les différences de croissance entre les deux espèces, il sera donc essentiel de tenir compte de ces différences

marquées d'intensité des deux stress entre ces deux positions topographiques opposées, haut de pente (bloc A) et bas de pente (bloc D).

1.4. Conséquences de la succession ennoyage-sécheresse sur l'élongation des premières et deuxième pousses

Nous avons vu pour 1994 que l'ennoyage affectait beaucoup plus fortement l'élongation totale du sessile (longueur de première et de deuxième pousse) que celle du pédonculé (figure 8d). Ce résultat obtenu pour un échantillon d'une vingtaine de plants par modalité suivis pendant toute la saison de végétation 1994 a été confirmé sur l'ensemble des plants (30 sessiles et 47 pédonculés) par la mesure d'accroissement annuel. Cette différence d'accroissement annuel en hauteur en défaveur du sessile semble résulter principalement de deux effets de l'ennoyage :

- Tout d'abord, l'élongation de la première pousse a été significativement limitée chez le sessile et non chez le pédonculé à forte intensité d'ennoyage (figure 8a). La nappe était encore présente un jour seulement avant le début du débourrement et par conséquent il s'agirait d'un effet direct de l'ennoyage sur la croissance. Cela confirme les résultats d'études antérieures qui ont montré que le pédonculé était moins sensible à l'ennoyage que le sessile en terme de croissance aérienne (LÉVY, BECKER et GARREAU, 1986).

- Ensuite, parallèlement à l'augmentation de l'intensité de l'ennoyage (entre le plateau HB et le plateau HD), on constate une diminution plus importante du nombre de plants ayant développé une deuxième pousse chez le sessile (-30%) que chez le pédonculé (-15%).

Comment expliquer cette différence entre les deux espèces du nombre de plants ayant développé une deuxième pousse ?

1. Est-elle liée à une réponse directe de l'espèce à la sécheresse ? D'autres travaux ont effectivement montré que la sécheresse limitait le nombre de pousses chez les deux espèces (COLLET et FROCHOT, 1996), mais cette étude ne permettait pas la comparaison entre les deux espèces, qui étaient présentes sur des dispositifs différents. Par ailleurs, sans ennoyage préalable il a été montré que c'était la croissance en hauteur du pédonculé qui était plus affectée que celle du sessile par la sécheresse et non l'inverse comme c'est le cas ici (VIVIN, AUSSÉNAC et LÉVY, 1993). Cette hypothèse semble donc peu probable.

2. Le pédonculé serait-il en croissance avant la sécheresse et le sessile pendant la sécheresse ? Cela n'a pas été le cas, le nombre maximum de plants en croissance ayant été observé pour les deux espèces aux mêmes dates, entre le 30 juin (jour 181) et le 7 juillet (jour 188) quelle que soit la modalité.

3. Est-elle due à un effet indirect de l'ennoyage ressenti par les plants à l'occasion d'une sécheresse édaphique ? En effet des études antérieures sur des semis des deux espèces ont montré que le système racinaire du pédonculé était nettement mieux adapté à l'ennoyage que celui du sessile (BELGRAND, 1983). Par ailleurs, d'autres travaux ont montré que la biomasse racinaire du sessile était plus affectée par l'ennoyage que le pédonculé (LÉVY, BECKER et GARREAU, 1986). Ainsi sur notre dispositif, les conditions d'ennoyage rencontrées rendraient possible l'hypothèse suivante en défaveur du sessile : le volume de sol exploité par les racines serait plus fortement réduit par l'ennoyage chez le sessile qui

disposerait donc de moins d'eau disponible en période de sécheresse que le pédonculé pour réaliser une deuxième pousse. Cette hypothèse sera désignée par la suite comme "hypothèse d'effet indirect".

Selon cette hypothèse, si cet effet indirect de l'ennoyage ne s'exprime qu'en présence de sécheresse, la différence en faveur du pédonculé devrait être plus grande pour un déficit hydrique plus intense. Effectivement, à intensité d'ennoyage égale, parallèlement à l'augmentation d'intensité de la sécheresse (entre placeaux HB et TB), on constate une diminution du nombre de plants ayant développé une deuxième pousse nettement plus importante chez le sessile (-80%) que chez le pédonculé (-35%).

Ainsi, l'ennoyage limite plus fortement la croissance annuelle en hauteur du sessile que celle du pédonculé. D'une part la limitation d'élongation de la première pousse semble bien être due à des effets directs de l'ennoyage. D'autre part, les résultats suggèrent un effet indirect de l'ennoyage, attribuable à une limitation du développement racinaire, qui conduit à une réduction de la capacité du plant à émettre une deuxième pousse en période de déficit hydrique du sol (hypothèse d'effet indirect).

Cependant, cette différence de croissance en hauteur en faveur du pédonculé a été mise en évidence en 1994, année caractérisée par un ennoyage et une sécheresse particulièrement intenses comparée aux autres années. Existe-t-il également des différences de comportement entre espèces sur l'accroissement cumulé de cinq années (1991 à 1995) qui représentent des intensités d'ennoyage et de sécheresse variées (voir tableau 3) ? De plus cette différence observée sur l'accroissement en hauteur se retrouve-t-elle pour l'accroissement en diamètre ? Les observations faites sur la mortalité vont-elles dans le même sens que celles faites sur les accroissements ? Enfin l'hypothèse d'effet indirect est-elle compatible avec l'ensemble de ces résultats ?

2. Influence de l'ennoyage et de la sécheresse sur la mortalité fin 1991 et sur l'accroissement réalisé après cinq années de conditions climatiques variées

2.1. Sans modification du milieu : traitement témoin

Pour une intensité d'ennoyage modérée (haut de pente ; bloc A), il n'y a eu aucune différence significative entre les deux espèces. Le comportement du sessile a même eu tendance à être meilleur que celui du pédonculé, cela pour les trois critères considérés (croissance cumulée de 1991 à 1995 en hauteur ou en diamètre et mortalité). Ce n'est pas l'ennoyage qui permet d'expliquer cette tendance, car le sessile serait alors plus défavorisé que le pédonculé. Si ce n'est pas l'ennoyage, seule la sécheresse qui précisément est plus intense dans ce haut de pente qu'ailleurs pourrait expliquer cette tendance. Le sessile serait donc moins sensible à la sécheresse que le pédonculé, cela pour un ennoyage d'intensité modérée qui affecte probablement moins le développement du système racinaire que dans les autres conditions topographiques. Ce résultat est donc compatible avec l'hypothèse d'effet indirect.

Au contraire, pour une intensité d'ennoyage de plus en plus forte (moyenne des quatre blocs puis bas de pente correspondant au bloc D), le comportement du pédonculé est devenu nettement meilleur que celui

du sessile selon les trois mêmes critères. L'analyse des résultats a montré qu'une telle inversion de tendance était due à une sensibilité à l'ennoyage nettement plus grande chez le sessile que chez le pédonculé.

Ces résultats vont dans le même sens que ceux du suivi écophysiological de 1994 et confortent par conséquent l'hypothèse d'effets indirects émise précédemment : au delà d'une certaine intensité d'ennoyage, le système racinaire du sessile serait plus fortement affecté par l'hypoxie que celui du pédonculé, à tel point que le sessile devienne plus sensible à la sécheresse que le pédonculé et d'autant plus que l'ennoyage est plus intense.

Sur le plan pratique, sans intervention sur le milieu, ces résultats montrent qu'il est nécessaire d'éviter d'installer du chêne sessile sur pélosol-pseudogley dans les situations topographiques qui accentuent l'intensité d'ennoyage (bas de pente, replat, fond de vallon), alors que le pédonculé pourra convenir, même si on peut s'attendre à ce que sa croissance y soit moins bonne qu'en situation topographique mieux drainante. En haut de pente, avec un comportement au moins aussi bon que le pédonculé, le sessile pourra y être installé, en particulier si l'on souhaite diversifier les espèces. Si le sylviculteur est amené à faire un choix entre les deux espèces sans pouvoir dire si la situation topographique est favorable ou non au sessile, il pourra se reporter aux résultats moyens que nous avons observés sur l'ensemble des quatre blocs et représentant donc un ensemble de situations topographiques variées : ces résultats indiquent que le pédonculé tend à mieux se comporter que le sessile et que c'est donc le pédonculé qu'il faudra choisir, ce qui évitera également les risques de mortalité importante du sessile dans les situations topographiques défavorables.

2.2. Effet d'une atténuation de la sécheresse édaphique par le traitement paillage

L'atténuation de la sécheresse a-t-elle modifié le comportement relatif des deux espèces par rapport à ce qui a été observé sans intervention (témoin) ?

Pour une intensité d'ennoyage modérée par rapport au reste du dispositif (bloc A), le comportement du sessile tend à être meilleur que celui du pédonculé pour les trois critères retenus. Cela confirme donc la tendance observée en absence d'intervention (témoin). En effet, avec le paillage la mortalité a été réduite à 5% des plants seulement chez le sessile, alors qu'elle atteint encore 18 % chez le pédonculé et la différence d'accroissement en hauteur est nettement en faveur du sessile (significative au seuil de 9%). Ainsi dans les conditions d'ennoyage et de sécheresse du bloc A, malgré l'atténuation de la sécheresse par le paillage, le bilan reste un peu plus favorable au sessile :

la nappe ne réduirait pas suffisamment son système racinaire pour que la sécheresse l'affecte plus que le pédonculé, au contraire. Il est probable que la croissance du sessile soit inférieure à celle du pédonculé en période d'ennoyage et que ce soit le contraire pendant la sécheresse.

Cette explication conforte celle formulée pour le témoin et l'hypothèse d'effet indirect.

Pour une intensité d'ennoyage de plus en plus forte (moyenne des quatre blocs puis bloc D), c'est le comportement du pédonculé qui est devenu significativement meilleur que celui du sessile, quel que soit le critère considéré. Comme c'était le cas sans intervention (témoin), on constate ici la même inversion de tendance en faveur du pédonculé. Cela s'explique de la même façon que dans le traitement témoin : les comparaisons entre bloc A et bloc D montrent que l'augmentation d'intensité d'ennoyage entre haut et bas de pente a eu un effet négatif chez le sessile et non chez le pédonculé quel que soit le critère considéré. Ainsi les observations réalisées dans le traitement paillage confirment celles réalisées dans le témoin et confortent à nouveau l'hypothèse d'effet indirect.

2.3. Amélioration de la croissance due au paillage par rapport au témoin : rapport (N-T)/T.

L'intérêt du rapport (N-T)/T est qu'il donne une bonne représentation du gain de croissance attribuable au paillage (symbolisé N) en comparaison du témoin (symbolisé par T) où la végétation herbacée est présente. Il montre sans ambiguïté le gain de croissance obtenu avec le paillage et attribuable à l'atténuation du dessèchement du sol. Par ailleurs, plus la croissance des plants est sensible à la sécheresse, plus l'atténuation de ce stress par le paillage devrait permettre une amélioration de croissance par rapport au témoin et donc plus le rapport (N-T)/T devrait être élevé. Or nous avons supposé que l'augmentation de l'intensité d'ennoyage entre bloc A et bloc D provoquait indirectement une augmentation de la sensibilité des plants à la sécheresse par réduction du développement racinaire et cela principalement chez le sessile (hypothèse d'effet indirect). Si c'est bien le cas, le rapport (N-T)/T devrait lui aussi augmenter entre bloc A et bloc D, ce que nous allons maintenant vérifier.

Pour une intensité d'ennoyage modérée (haut de pente ; bloc A), (N-T)/T a été aussi important pour les deux espèces : les deux espèces souffrent autant de la sécheresse l'une que l'autre dans cette position topographique. L'hypothèse suggérée serait la suivante : le système racinaire du pédonculé serait peu voire pas du tout affecté à cette intensité d'ennoyage alors que celui du sessile le serait sensiblement plus, mais ces dégâts seraient compensés par de meilleures capacités à réagir à la sécheresse.

Au contraire, pour une intensité d'ennoyage très forte (bas de pente ; bloc D), le rapport (N-T)/T a été environ deux fois plus fort chez le sessile en hauteur comme en diamètre : chez le sessile, ses meilleures capacités à réagir à la sécheresse suggérées précédemment semblent ici insuffisantes pour compenser l'atteinte portée au système racinaire par l'ennoyage, atteinte probablement beaucoup importante que chez le pédonculé.

Pour les deux espèces entre le haut et le bas de la pente il y a eu une forte augmentation du rapport (N-T)/T, indiquant une augmentation de la sensibilité des plants à la sécheresse en terme de croissance, mais bien plus importante chez le sessile que chez le pédonculé. L'augmentation d'intensité de l'ennoyage, allant dans ce même sens (du haut vers le bas de la pente), il est très probable qu'elle soit responsable de cette

augmentation de sensibilité à la sécheresse : le système racinaire des deux espèces a certainement été affecté par l'ennoyage, mais celui du sessile bien plus que celui du pédonculé et cela d'autant plus que l'intensité d'ennoyage est forte. Ainsi, à forte intensité d'ennoyage, certainement du fait d'un système racinaire plus affaibli que celui du pédonculé, la sensibilité du sessile à la sécheresse devient plus grande que celle du pédonculé, alors que ses capacités intrinsèques à résister à la sécheresse sont bien plus importantes en sol non hydromorphe. Sur pélosol-pseudogley, dans les conditions topographiques du bloc A, où la nappe est relativement moins drastique, l'enracinement du sessile n'est sans doute que moyennement affecté : sa bien meilleure résistance intrinsèque à la sécheresse par rapport au pédonculé se manifeste alors, mais légèrement et de façon pas toujours significative.

2.4. Conclusions pratiques concernant l'utilisation du paillage

Tout d'abord, le paillage en atténuant la sécheresse édaphique du sol permet une forte amélioration de la croissance au cours des cinq premières années qui suivent l'année de transplantation et une forte diminution de la mortalité, quelle que soit l'espèce et la position topographique considérée. Toutefois, l'effet bénéfique du paillage sur la croissance est d'autant plus fort que l'intensité d'ennoyage est forte, c'est-à-dire en bas de pente, et la position topographique est donc un critère à prendre en considération pour décider de l'utilisation du plastique. Mais en plus, même en haut de pente, il améliore la croissance en diamètre des deux espèces de 86 % ! Cependant compte tenu du coût élevé de son installation, surtout en terrain accidenté ou trop ensouché, il reste à calculer sa rentabilité. Quant au choix de l'espèce, il dépend entièrement, comme en absence d'intervention (témoin) de la situation topographique :

- En position topographique favorisant un drainage plus rapide de la nappe (haut de pente), la différence de comportement entre les deux espèces étant légère, les deux espèces peuvent être installées, mais il est possible de favoriser le sessile dont le comportement a eu tendance à être légèrement meilleur que celui du pédonculé. Le paillage n'apporte donc ici aucune modification à ce qui avait été conseillé en absence d'intervention (témoin) quant au choix de l'espèce.

- En position topographique favorisant une nappe plus superficielle (bas de pente, replat, fond de vallon), le pédonculé conviendra beaucoup mieux que le sessile, dont la croissance reste moins bonne et la mortalité plus forte, et l'application du paillage permettra d'améliorer fortement sa croissance en hauteur et en diamètre (respectivement de 111 % et de 80 % dans les conditions de notre dispositif !).

2.5. Effet d'une atténuation de la sécheresse édaphique par le traitement herbicide

Rappelons tout d'abord que l'atténuation de la sécheresse édaphique par l'herbicide ne profite à la croissance en hauteur que si l'herbicide est appliqué suffisamment tôt avant les périodes d'élongation en hauteur des plants, ce qui n'a pas été le cas en 1991 et 1993. Par conséquent, il serait très délicat de comparer les effets sur la croissance de l'herbicide et ceux du paillage dont l'action a été continue sur les cinq années étudiées. Toutefois nous allons voir si les résultats obtenus pour le traitement herbicide confortent l'hypothèse d'effet indirect validée précédemment pour les traitements témoin et paillage. Seuls deux critères seront retenus (les accroissements en hauteur et en diamètre), la mortalité fin 1991 étant

semblable à celle observée pour le témoin : l'herbicide n'a été appliqué qu'en juillet 1991 et avant cette date les plants étaient donc dans les mêmes conditions que les témoins.

Conformément aux observations faites dans le témoin et dans le paillage :

- pour une intensité d'ennoyage relativement modérée pour un sol pélosol-pseudogley, il n'y a aucune différence significative d'accroissement en hauteur comme en diamètre entre les deux espèces,
- alors que pour une intensité d'ennoyage très forte, les accroissements ont été significativement plus importants chez le pédonculé, en hauteur comme en diamètre.

On constate une fois de plus le même retournement de situation en faveur du pédonculé entre le haut (bloc A) et le bas de pente (bloc D) qui s'explique également de la même façon : la diminution de croissance entre bloc A et bloc D est nettement plus importante chez le sessile que chez le pédonculé, du fait d'une plus grande sensibilité du sessile à l'augmentation de l'intensité d'ennoyage qui a lieu du bloc A au bloc D. Ce résultat confirme les résultats précédents (témoin et paillage) et conforte à nouveau l'hypothèse d'effet indirect.

Par ailleurs, quelles que soient l'espèce et l'intensité d'ennoyage considérées, l'atténuation de la sécheresse par l'herbicide a permis une nette amélioration de la croissance en hauteur et encore plus de la croissance en diamètre (rapport (H-T)/T). Ces résultats confirment donc ceux du rapport (N-T)/T.

Sur le plan pratique, l'utilisation de l'herbicide peut apporter d'importants gains de croissance comme il a été dit pour le paillage. Dans notre essai, son effet sur la diminution de la mortalité initiale n'a pas été testé. Cependant compte tenu de l'efficacité de ce traitement à atténuer la sécheresse édaphique, efficacité légèrement supérieure à celle du paillage (WAGNER, 1991), il est fort probable que ce traitement limite lui aussi la mortalité de façon significative. L'avantage par rapport au paillage est que son application coûte moins cher mais en contre partie, son effet est moins durable si elle n'est pas renouvelée. Si le sylviculteur opte pour une seule application pour faciliter l'installation des plants, c'est certainement lors de l'année de plantation qu'elle aura le plus d'effets.

3. Conclusions de l'expérimentation de Sierck

Sur les sols où l'ennoyage est moins intense que sur pélosol-pseudogley (nappe moins superficielle et moins durable) voire totalement absente, la croissance radiale du sessile à l'état adulte est beaucoup moins affectée par la sécheresse que celle du pédonculé (LÉVY, BECKER et DUHAMEL, 1992). A l'état juvénile, la croissance aérienne du sessile est également moins sensible à la sécheresse que celle du pédonculé (VIVIN, AUSSÉNAC et LÉVY, 1993). Par contre, la réaction directe à l'ennoyage est plus favorable pour le pédonculé que pour le sessile (BELGRAND, 1983 ; LÉVY, BECKER et GARREAU, 1986).

Sur pélosol-pseudogley, sol sur lequel les deux stress se succèdent et sont particulièrement intenses surtout si la limite texturale est brutale, le comportement relatif des deux espèces en terme de croissance et de mortalité dépend de l'intensité d'ennoyage subie, elle-même dépendante de la situation topographique :

- A intensité d'envoyage relativement modérée (haut de pente), les deux espèces ont un comportement très proche, en terme de mortalité initiale et de croissance en hauteur et en diamètre, avec un léger avantage en faveur du sessile dont la meilleure résistance à la sécheresse se manifeste encore, bien que son système racinaire soit vraisemblablement déjà affecté par l'hypoxie.

-A plus forte intensité d'envoyage (bas de pente), le comportement du sessile devient beaucoup moins bon que celui du pédonculé du fait d'une sensibilité à l'envoyage nettement plus forte. Cette sensibilité plus forte du sessile se traduit directement par une moins bonne élongation de la première pousse pendant ou peu après l'envoyage et indirectement par une moins bonne capacité à émettre une deuxième pousse en période de sécheresse.

Il apparaît ainsi qu'à forte intensité d'envoyage la croissance aérienne du sessile devient plus sensible à la sécheresse que celle du pédonculé alors que c'est l'inverse qui est observé habituellement. Cela serait dû à un système racinaire plus fortement affecté par l'envoyage, réduisant plus le volume de sol exploité par les racines chez le sessile, qui bénéficierait donc de nettement moins d'eau disponible pour sa croissance que le pédonculé.

CHAPITRE II

Réaction à la succession de l'envoyage et de la sécheresse chez des plants de chêne sessile et de chêne pédonculé en conditions contrôlées

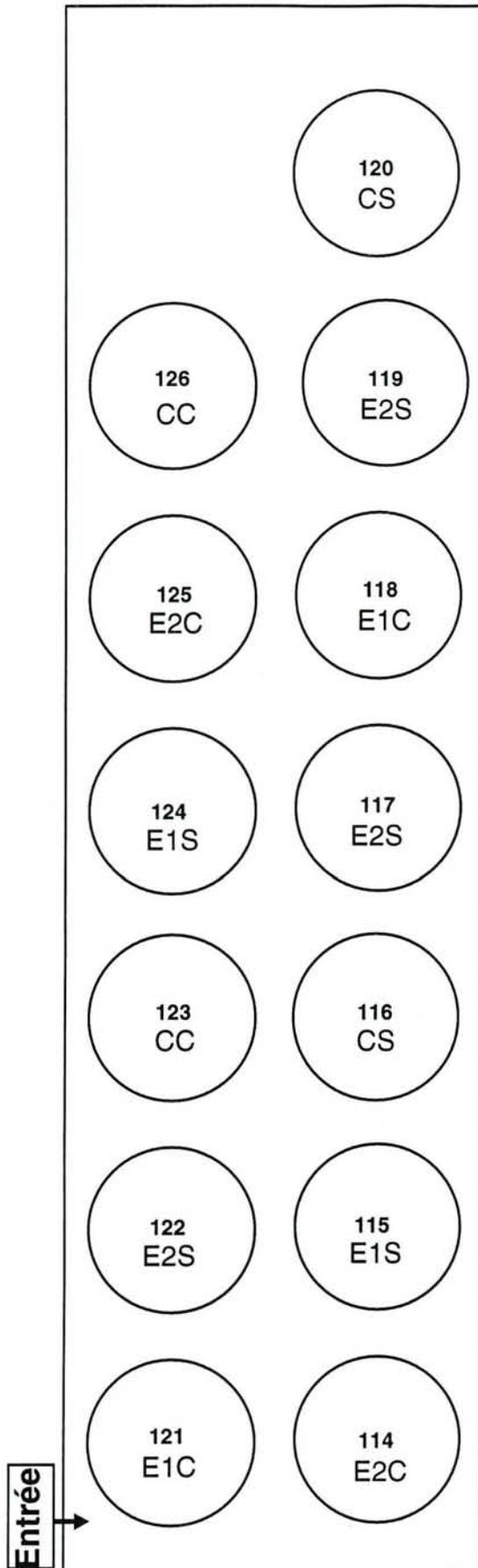
I. INTRODUCTION

Lors de l'expérimentation en conditions naturelles à Sierck, la croissance du chêne sessile a été plus affectée par la sécheresse que celle du chêne pédonculé à la suite d'un ennoyage de forte intensité, alors que la tendance contraire était observée lors d'une sécheresse précédée d'un ennoyage moins intense. Nous avons observé qu'à très forte intensité d'ennoyage, en bas de pente, la sensibilité à la sécheresse du chêne sessile semblait accentuée contrairement à celle du chêne pédonculé. Un système racinaire plus affecté par l'ennoyage chez le sessile que chez le pédonculé pouvait expliquer ce résultat ; toutefois, aucune observation sur l'état du système racinaire n'avait pu être réalisée pour valider cette hypothèse. Les objectifs de cette expérimentation sont alors :

- de confirmer en conditions contrôlées le résultat de Sierck, de nombreux facteurs du milieu et leurs éventuelles influences sur le comportement des deux espèces n'ayant pas pu être contrôlées ni quantifiés.
- de déterminer si des dégradations du système racinaire dues à l'ennoyage peuvent être à l'origine de la différence de comportement des deux espèces vis-à-vis de la sécheresse.
- de mieux comprendre l'influence de l'ennoyage d'une part et de la sécheresse d'autre part, sur la croissance des deux espèces soumises à la succession des deux stress.

Pour cela nous avons cultivé des plants des deux espèces en grandes cases de végétation sous abris-serre. Deux types d'ennoyage du sol, soit partiel, soit total ont été imposés, suivis de deux vagues de sécheresse. Le comportement des plants a été analysé par des mesures phénologiques et écophysiologicalues.

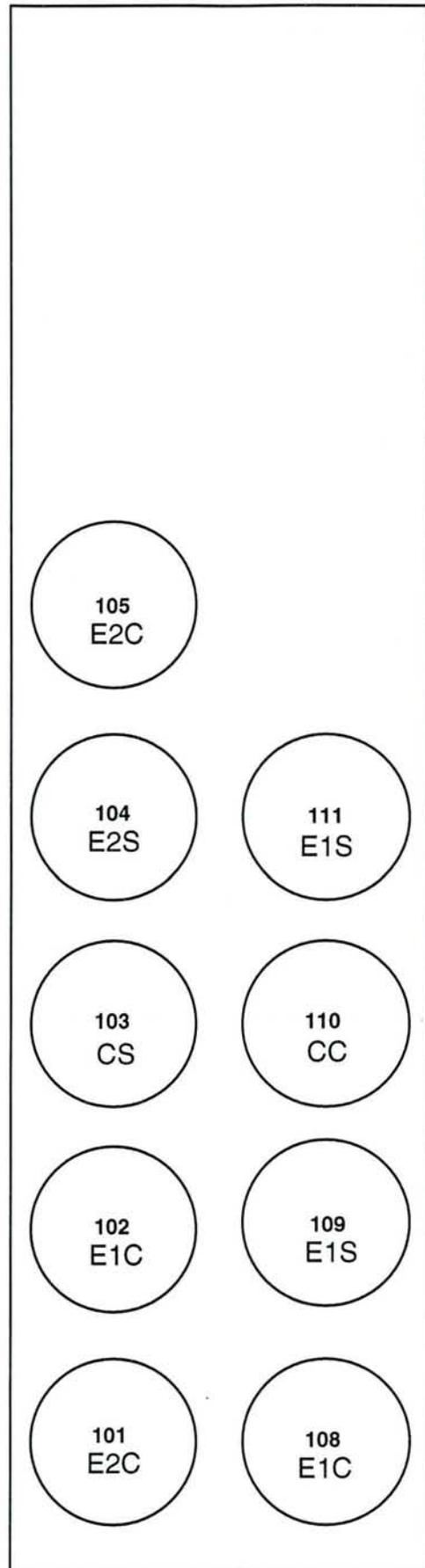
Abris-serre n°1



Légende :

E1	--> ennoyage à 0 cm
E2	--> ennoyage à -7 cm
S	--> sécheresse
C	--> capacité au champ

Abris-serre n°2



Exemple : E2S --> ennoyage à -7 cm
suivi d'une sécheresse

Figure 1 : Répartition des traitements

II. MATERIEL ET METHODES

1. Matériel végétal utilisé

Les deux espèces étudiées sont le chêne pédonculé (*Quercus robur*) et le chêne sessile (*Quercus petraea*).

Les plants, âgés de trois ans ont été plantés dans les cuves un an avant le début de l'expérimentation et maintenus pendant cette période d'acclimatation en conditions non limitantes. Dans chacune des cuves, les deux espèces sont présentes, cependant chacune d'elles occupe un côté bien défini : l'espèce ayant en principe la plus forte croissance juvénile (en l'occurrence le pédonculé) a été plantée au nord, afin d'éviter un ombrage du sessile.

L'utilisation de grands plants en grand nombre dans chaque cuve (17 par espèce) a été choisie pour que la biomasse aérienne transpirante soit suffisante afin d'atteindre durant l'été un niveau de sécheresse suffisamment élevé. Les plants utilisés sur le dispositif ont été élevés à la pépinière du Cemagref de Guéméné Penfao en Bretagne.

2. Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental se trouve à proximité du CRF de Nancy. Il se compose de 22 cuves enterrées ayant un diamètre de 144 cm et une profondeur d'environ 100 cm (figure 1). Chaque cuve construite en polypropylène noir possède un système de vidange qui permet d'évacuer les eaux de drainage (figure 3).

L'ensemble des cuves se trouve sous abris-serres depuis le 20 juin 1993 (fin de la première pousse). Les serres largement ouvertes aux extrémités et sur les flans permettent de supprimer l'arrivée des eaux météorites tout en conservant une ventilation suffisante, évitant ainsi une augmentation de la température lors des fortes chaleurs. L'ensemble du dispositif est clôturé afin d'éviter les dégâts de gibier (proximité de la forêt).

Le substrat utilisé provient d'un mélange des horizons A1 et (B) d'un sol brun de la forêt d'Amance. Sa texture est équilibrée (limono-argilo-sableuse) et la richesse chimique est généralement satisfaisante pour ce type de sol. Les bonnes propriétés physiques de ce sol (texture et structure), éviteront des phénomènes de battance lors des changements de régime hydrique.

Afin d'appliquer une succession ennoyage puis sécheresse, le calendrier adopté est le suivant (figure 2) :

- l'enneigement a débuté pendant la période de repos entre la première et la deuxième pousse, le 25 mai et il a pris fin le 24 juin 1993. Les traitements suivants ont été appliqués :
 - un témoin maintenu à la capacité au champ (symbole C),
 - un ennoyage total du sol (nappe jusqu'en surface ; symbole E1),
 - un ennoyage partiel du sol (nappe maintenue à 7 cm de la surface; symbole E2).

Tableau 1. Récapitulatif des traitements

Période d'ennoyage			Période de sécheresse		
Code	Traitement		Code	Traitement	Nbre de répétitions
C	Témoin: absence de stress sol normalement aéré et arrosé. (maintenu à la capacité au champ)	6	CC	maintenu à la capacité au champ.	3
			CS	Témoin mis en sécheresse.	3
E1	Ennoyage fort (jusqu'en surface).	8	E1 C	Ennoyage mis à la capacité au champ.	4
			E1 S	Ennoyage mis en sécheresse. 2 stress consécutifs.	4
E2	Ennoyage modéré (à -7 cm sous la surface du sol). (1)	8	E2 C	Ennoyage mis à la capacité au champ.	4
			E2 S	Ennoyage mis en sécheresse. 2 stress consécutifs.	4

(1) *Nappe maintenu par un système de trop plein*

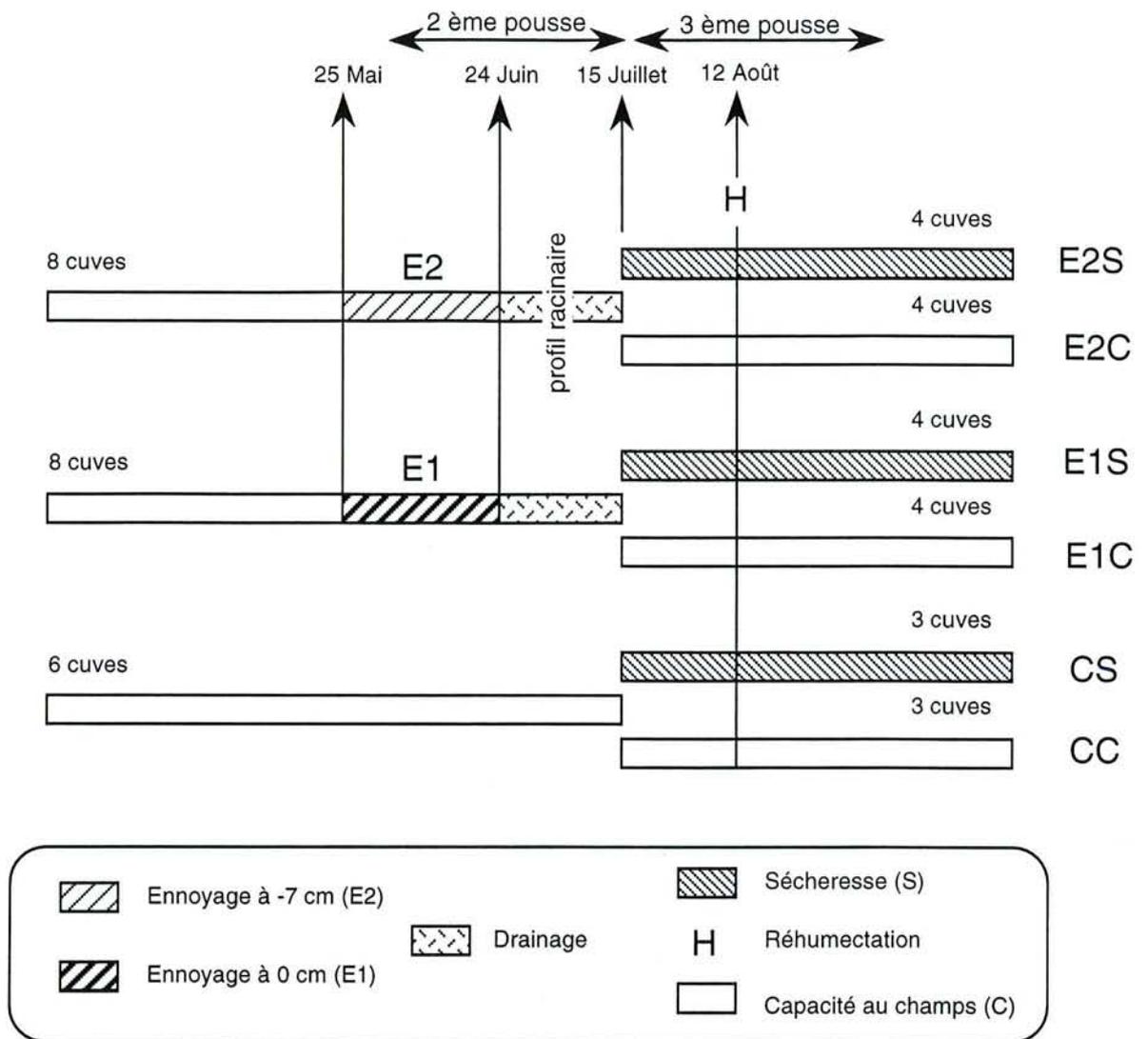


Figure 2. Calendrier des traitements en cuve.

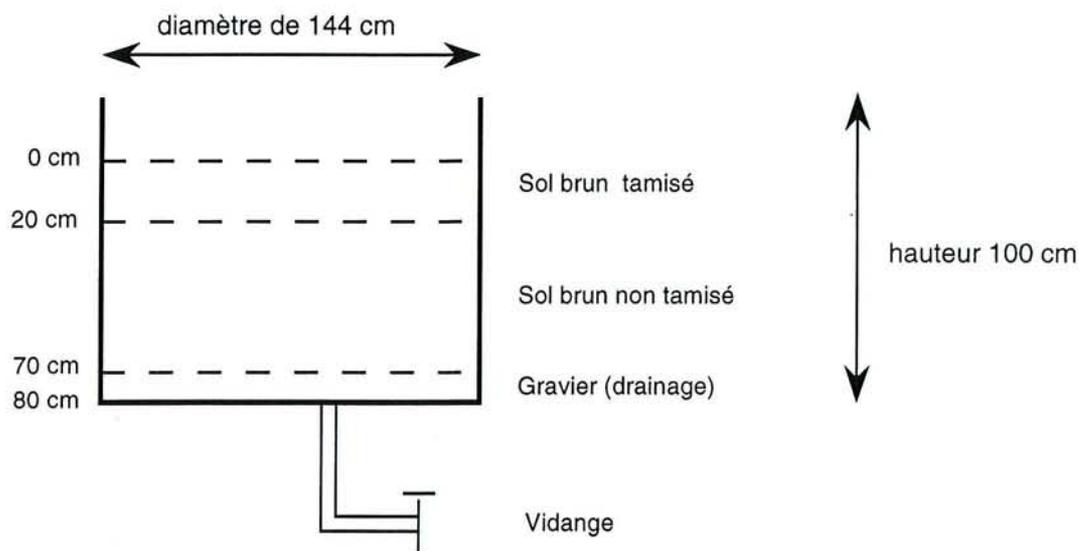


Figure 3. Schéma d'une cuve

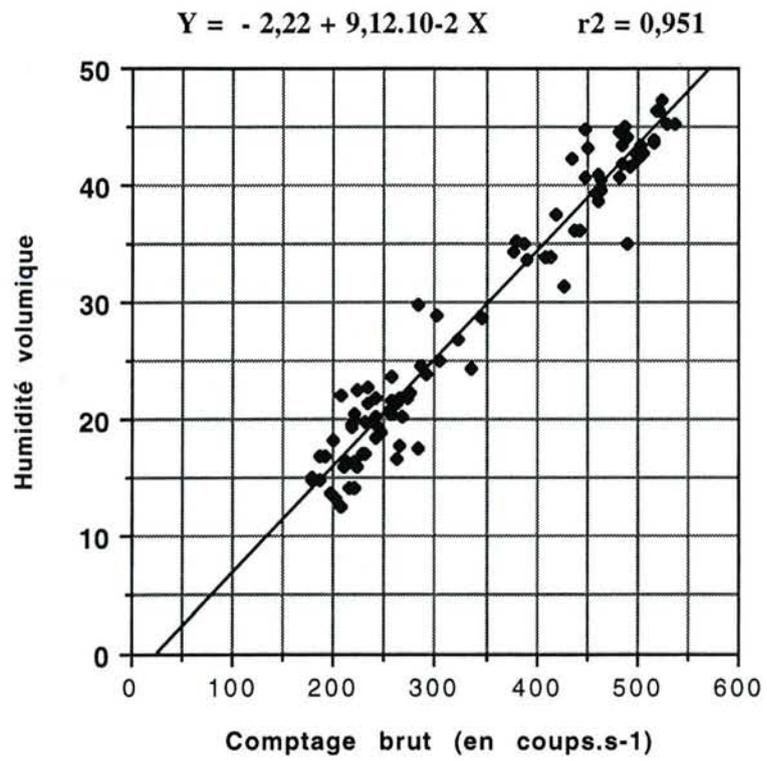


Figure 4. Étalonnage de la sonde à neutron SOLO 25 : humidité volumique en fonction du comptage brut.

- Une phase de transition d'environ un mois a suivi, pendant laquelle le sol a été normalement aéré et arrosé (capacité au champ).
- Une première vague de sécheresse a été ensuite imposée sur la moitié des cuves pour chacun des trois traitements précédents, portant le nombre de traitements à six (figure 2 et tableau 1). Elle a commencé vers le 15 juillet et s'est poursuivie jusqu'au 12 août (symbole S).
- Le sol a alors été ramené à la capacité au champ pour toutes les cuves et une deuxième vague de sécheresse a été imposée du 24 août au 29 septembre. Le sol a été ensuite maintenu à la capacité au champ jusqu'à la fin de la saison.
- Chaque cuve a donc subi deux traitements successifs. Le récapitulatif apparaît sur le tableau 1.

3. Paramètres mesurés

3.1. Humidité volumique du sol

L'humidité volumique représente le pourcentage du volume d'eau rapporté au volume de sol sec. Nous l'avons mesurée par une sonde à neutron (solo 25, Nardeux, France) constituée d'une source de neutrons rapide et d'un compteur de neutrons lents. Dans toutes les cuves, un tube d'accès en aluminium a été implanté dans le sol permettant de placer la source radioactive de la sonde à la profondeur désirée. Les neutrons rapides émis par cette source sont ralentis par les noyaux des atomes d'hydrogène du sol, c'est à dire essentiellement ceux de l'eau du sol. Ils sont ensuite rétrodiffusés, détectés et comptés par l'appareil. Ce comptage, encore appelé comptage brut est proportionnel à l'humidité volumique du sol selon une relation du type :

$$\text{Humidité volumique du sol} = \mathbf{a} \times \text{comptage brut} + \mathbf{b} \quad (1)$$

Pour déterminer les coefficients a et b de cette relation, un étalonnage a été réalisé sur toute une gamme d'humidité du sol des cuves selon les étapes suivantes :

1. mesure de l'humidité pondérale du sol (poids frais - poids sec / poids sec x 100) à 20, 30 et 45 cm de profondeur par prélèvements à la tarière.
2. pose du tube d'accès en aluminium de la sonde solo dans le trou effectué.
3. mesure de la densité apparente du sol aux mêmes profondeurs à l'aide d'une sonde gamma (solo 40, Nardeux, France). Ce gammadensimètre mesure les photons gamma rétrodiffusés par le sol ; du fait de l'absorption par la matrice solide, le rayonnement gamma est d'autant plus faible que le sol est dense (BONNEAU et SOUCHIER, 1994).
4. comptage brut mesuré aux mêmes profondeurs par la sonde à neutron solo 25.
5. Les étapes 1 et 2 permettent alors de calculer l'humidité volumique par la relation :
Humidité Volumique = Humidité Pondérale x Densité apparente

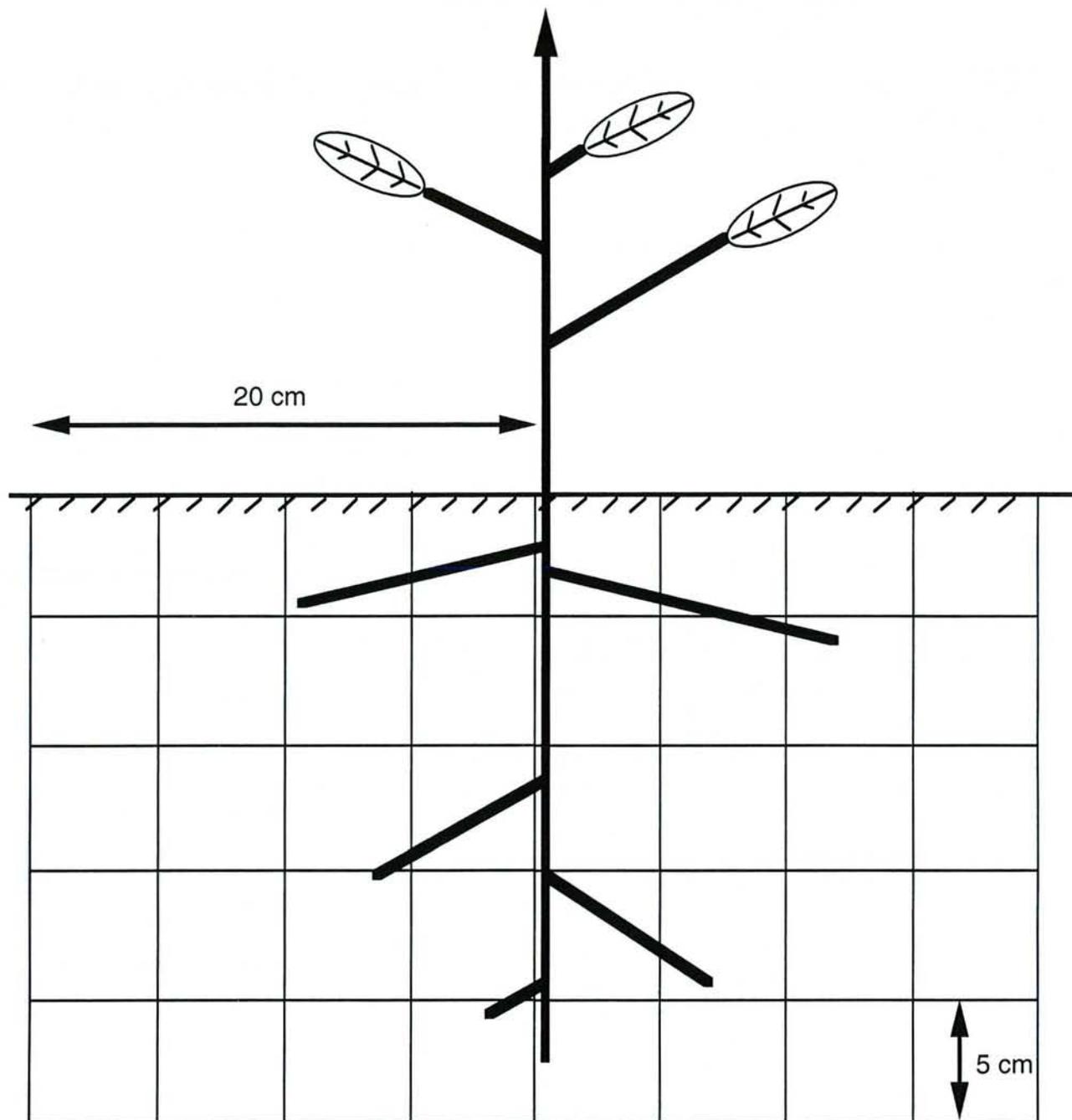


Figure 4 bis. Technique utilisée pour estimer la densité des racines fines par profondeur. Une maille carrée de 5 cm de côté est plaquée sur un profil vertical du sol et centrée sur l'axe du plant pour le comptage des racines.

5. On peut alors tracer le nuage de points de la relation humidité volumique = f(comptage brut) et par régression linéaire calculer les coefficients a et b de l'équation (1). Nous avons obtenus la relation suivante (figure 4) :

$$\text{Humidité volumique du sol} = -2,22 + 0,0912 \times \text{Comptage brut. (2)}$$

Il suffit ensuite de réaliser un simple comptage brut à l'aide de la sonde à neutron solo 25 pour calculer l'humidité volumique. Les comptages bruts ont été effectués tous les deux jours environ, à 20, 30 et 45 cm de profondeur dans toutes les cuves pour tous les traitements et convertis en humidité volumique par la formule (2).

3.2. Potentiel hydrique du sol

Dans la gamme allant de 0 à 0,08 MPa, le potentiel hydrique du sol a été mesuré à l'aide de tensiomètres (DTE 1000 Nardeux, France), installés à 15, 30, 45 et 55 cm de profondeur au milieu d'une cuve de chacun des traitements CS, E2S et E1S.

Pour les potentiels inférieurs à 0,1 MPa, des microsyncromètres à effet Peltier (PCT-55-15-SF, Wescor inc., USA) ont été installés à proximité des tensiomètres.

3.3. Croissance en hauteur et en diamètre des plants

Un suivi rythmique de la croissance sur six plants par espèce et pour chacun des six traitements a été réalisé afin de situer dans le temps les périodes d'élongation et de repos des pousses successives. En fin de saison de végétation, la hauteur de chaque pousse effectuée pendant l'année a été mesurée pour l'ensemble des plants sur la pousse dominante.

Le diamètre à la base de la première pousse de l'année a été mesuré à la même date afin d'estimer l'accroissement en diamètre réalisé pendant l'ensemble de la saison de végétation.

3.4. Système racinaire

3.4.1. Densité racinaire par profondeur

La densité des racines a été estimée par comptage deux semaines après la fin de l'ennoyage sur une cuve témoin et sur une cuve ayant subi un ennoyage partiel. Pour cela, un profil a été réalisé sur chacune de ces cuves en vidant la moitié de la cuve et en comptant les racines dans l'axe du plant par tranche de 10 cm de profondeur et de 40 cm de large (20 cm de part et d'autre de l'axe du plant ; figure 4bis). Une maille carrée de 5 cm sur 5 cm a été fixée sur le profil afin de faciliter le comptage. Ce comptage n'a pu être réalisé que sur seulement deux plants par espèce dans les deux traitements choisis (le témoin et l'ennoyage partiel).

3.4.2. Pourcentage de racines vivantes après ennoyage

Afin d'estimer le pourcentage de racines vivantes après l'ennoyage, un test de viabilité a été réalisé. Pour cela, nous avons prélevé entre 15 et 25 cm de profondeur, sur chacun des deux plants choisis pour le

comptage, un tronçon de quelques cm de 50 racines fines dans le traitement E2 et 20 dans le témoin. Ces morceaux ont été aussitôt placés à l'obscurité dans une solution à $0,1 \text{ g.l}^{-1}$ de tétrazolium (triphényl chlorure 2, 3, 5) pendant 48 heures. Puis la zone cambiale de chaque morceau de racine a été observée à la loupe binoculaire : le tétrazolium interagit avec les processus de réduction des cellules vivantes qui se colorent en rouge. Il est ainsi possible de distinguer les racines vivantes (colorées en rouge) des racines mortes.

3.5. Potentiel hydrique de base des plants

Les mesures de potentiel hydrique de base des plants ont été réalisées sur 5 plants par espèce et par traitement tous les 3 à 5 jours. La technique utilisée est celle de la bombe à pression de Scholander, comme au chapitre I.

3.6. Les échanges gazeux

3.6.1. Principe et expression de la transpiration (E) et de l'assimilation nette de CO_2 (A)

Les échanges gazeux, qui ont été mesurés entre la feuille et l'air, correspondent à deux flux :

- un flux sortant de vapeur d'eau, la transpiration (E)
- un flux entrant de CO_2 , l'assimilation nette de CO_2 (A), bilan de l'entrée de CO_2 par photosynthèse et des sorties par respiration et photorespiration.

Pour quantifier les flux de ces deux gaz, il faut prendre en compte les résistances à leur diffusion rencontrées entre la feuille et l'air ambiant : une résistance au niveau de la couche d'air laminaire qui balaye la surface des feuilles, appelée résistance de la couche d'air limite (R_a), et une résistance au niveau de l'ostiole des stomates, plus ou moins ouverte, appelée résistance stomatique (R_s). La somme de ces deux résistances donne la résistance totale à la diffusion du gaz considéré entre l'air et la feuille (additivité des résistances placées en série).

Pour exprimer E et A, chaque résistance est remplacée par son inverse, la conductance ($g = 1/R$), soit g_w la conductance totale pour la vapeur d'eau et g_c la conductance totale pour le CO_2 . Les relations obtenues sont les suivantes (CAEMMERER et FARQUHAR, 1981) :

$$E = g_w (w_i - w_a) + (w_i + w_a)E/2 \quad (1) \text{ et}$$

$$A = g_c (C_a - C_i) + (C_a + C_i)E/2 \quad (2) \text{ où :}$$

g_w : conductance totale pour la vapeur d'eau

g_c : conductance totale pour le CO_2

w_i : fraction molaire de vapeur d'eau dans la cavité sous-stomatique

w_a : fraction molaire de vapeur d'eau dans l'air

C_i : fraction molaire de CO_2 dans la cavité sous-stomatique

C_a : fraction molaire de CO_2 dans l'air.

L'ensemble des équations utilisées dans les calculs sont rappelées dans Li-6200 Technical Reference (1987) et dans LEUNING & SANDS (1989).

3.6.2. Calcul de la conductance stomatique pour la vapeur d'eau : gws

Dans cette étude, c'est la conductance stomatique pour la vapeur d'eau (gws) qui a été utilisée pour caractériser le comportement hydrique des plants au lieu de E. Il est possible de calculer gws en transformant

la relation (1) pour exprimer la conductance totale $g_w = \frac{E \left[1 - \frac{w_i + w_a}{2} \right]}{w_i - w_a}$ et sachant que l'additivité des résistances à la diffusion de la vapeur d'eau s'écrit $\frac{1}{g_w} = \frac{1}{g_{ws}} + \frac{1}{g_{wa}}$ où gwa la conductance de la couche

d'air limite pour la vapeur d'eau, qui dépend de la forme et de la surface des feuilles. Afin de déterminer gwa, il a fallu mesurer l'évaporation de feuilles de buvard humide ayant la forme d'une feuille de chêne, et de surface variable (gamme comprise entre 10 et 40 cm²) pour obtenir la relation (DREYER, communication personnel) : $g_{wa} = 3,2 - 1,47 \log S$, où S est la surface foliaire en cm² et où gwa est exprimée en mol.m⁻².s⁻¹.

3.6.3. Protocole

Lorsque l'ensoleillement était important au cours des journées de mesure du potentiel hydrique de base des plants, nous avons également mesuré sur les mêmes plants la conductance stomatique pour la vapeur d'eau (gws) et la photosynthèse (A). Une feuille mature bien exposée a été placée dans la chambre transparente de 4144 cm³ de la Licor 6200 pendant 18 secondes, entre 11 et 13 heure solaire lors de journées sans nuage, lorsque l'intensité lumineuse est maximale. La feuille repérée est récoltée en fin d'expérience pour déterminer sa surface par le planimètre (ΔT Area Meter, MK2), gws et A étant exprimés par unité de surface et de temps.

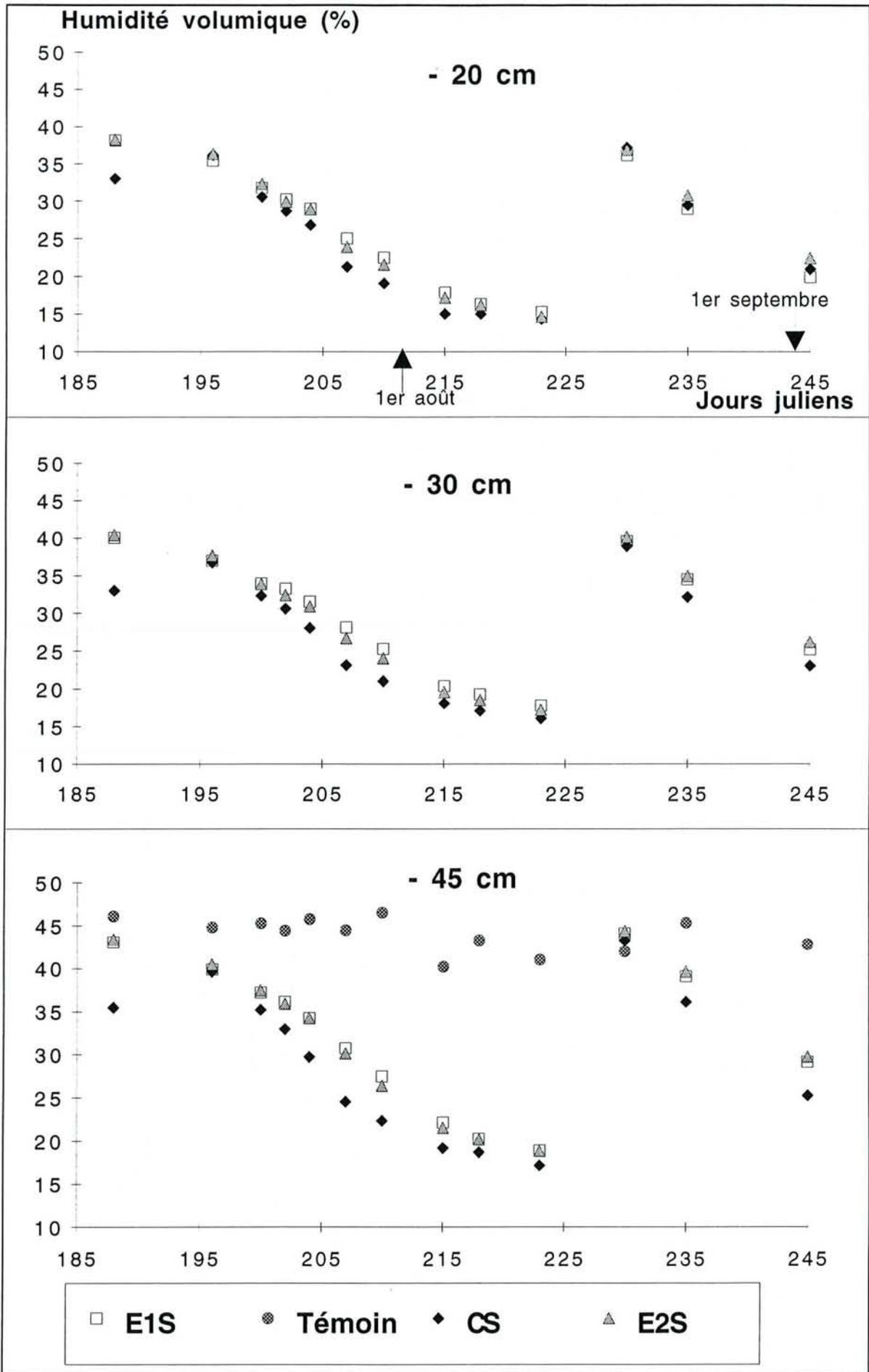


Figure 5. Evolution de l'humidité volumique du sol à différentes profondeurs. Chaque point est la moyenne de 3 à 4 mesures.

III. RESULTATS

1. Évolution de l'humidité volumique et du potentiel hydrique du sol

1.1. Humidité volumique du sol (figure 5)

Dans le traitement témoin, l'humidité volumique du sol a été maintenue à environ 45% quelle que soit la profondeur.

Dans le traitement CS, l'humidité du sol a commencé à diminuer rapidement à toutes les profondeurs vers le 15 juillet (jour 196), cela jusqu'au 3 août (jour 215). Ensuite le dessèchement du sol a été moins rapide. Lors du dernier jour de cette première période de sécheresse, le 12 août (jour 224), l'humidité volumique était proche de 16 % à toutes les profondeurs. Le 18 août (jour 230), l'humidité a été ramenée à 45% à toutes les profondeurs, par réarrosage des cuves. Une deuxième période de sécheresse a commencé ensuite, qui s'est prolongée jusqu'au 28 septembre (jour 271). Puis le sol a été à nouveau arrosé et remis à la capacité au champ.

Dans les traitements E2S et E1S, l'évolution de l'humidité du sol a été très similaire. Cependant par rapport au traitement CS, elle a été moins rapide dans le traitement E2S et encore moins rapide dans le traitement E1S, cela à toutes les profondeurs. Le classement de la sécheresse la plus forte à la moins forte est donc le suivant :

$$\text{CS} > \text{E2S} > \text{E1S}$$

1.2. Potentiel hydrique du sol

Seul les traitements E1S et CS seront traités dans ce chapitre, les micropsychromètres installés dans le traitement E2S n'ayant malheureusement pas fonctionné. Par ailleurs, les mesures n'ont pu être réalisées que lors de la première phase de dessèchement, entre le 7 juillet et le 12 août (jours 188 à 224).

D'après les valeurs données par nos tensiomètres (figure 6), la diminution du potentiel hydrique du sol a commencé vers le 15 juillet (jour 196) dans les deux traitements CS et E1S, comme c'était le cas pour l'humidité volumique (paragraphe précédent). Le 26 juillet (jour 207), le potentiel avait atteint 0,1 MPa à presque toutes les profondeurs dans les deux traitements.

Au delà de -0,1 MPa, ce sont les valeurs données par les micropsychromètres qui permettent de suivre la suite du dessèchement du sol (figure 7). Lors de plusieurs journées, la mesure à certaines profondeurs a été impossible, probablement du fait de gradients thermiques trop forts, d'où les points manquants.

Dans le traitement CS, comme l'indiquaient les tensiomètres, c'est effectivement à partir du 26 juillet (jour 207) que le potentiel hydrique du sol a chuté en dessous de -0,1 MPa à toutes les profondeurs. D'après les mesures des 4 et 6 août (jours 216 et 218), le dessèchement semble avoir été plus rapide vers la surface (à -15 cm) qu'en profondeur.

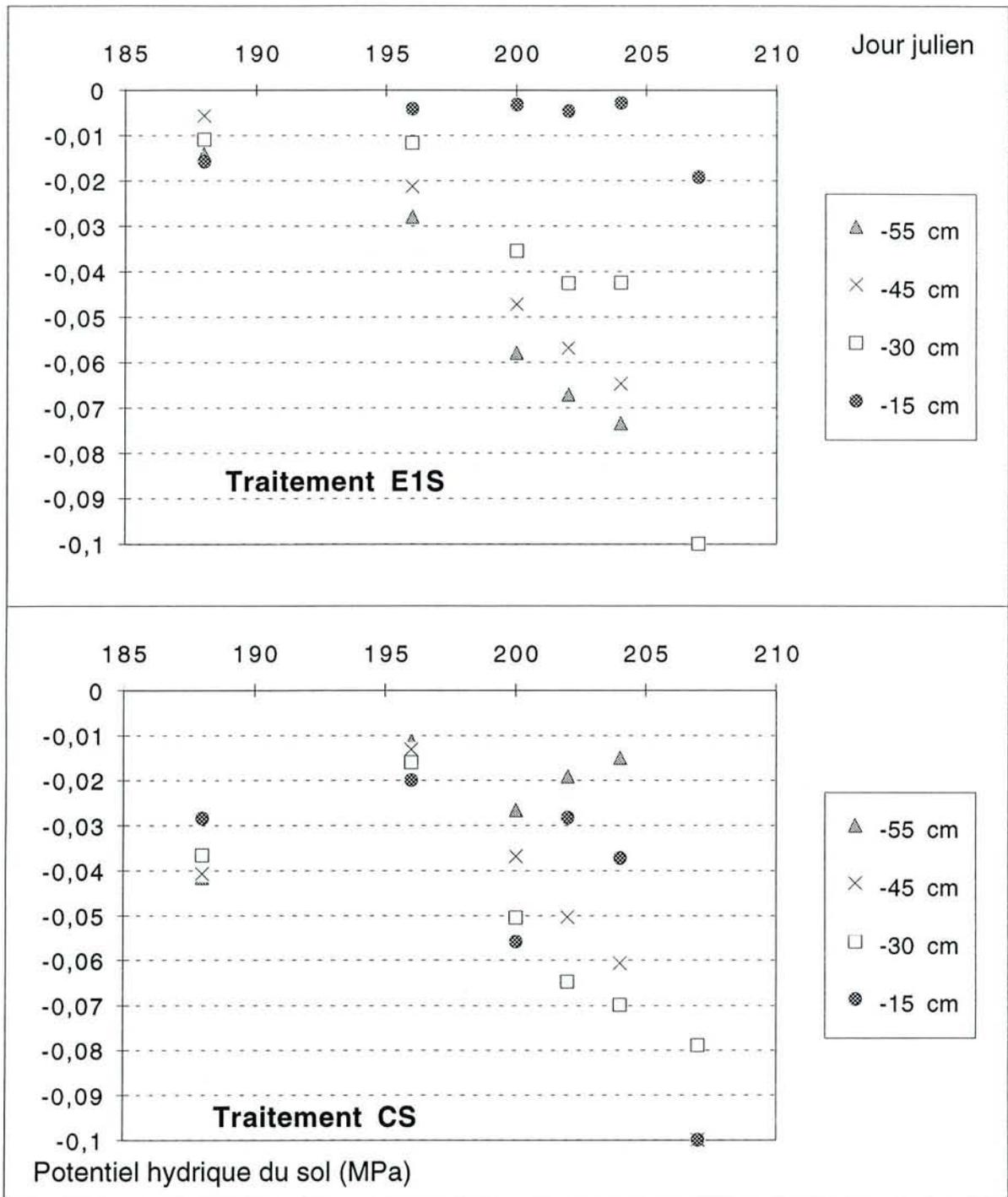


Figure 6. Evolution du potentiel hydrique du sol entre le 4 et le 29 juillet (jour 185 à 210). Mesure effectuée par des tensiomètres.

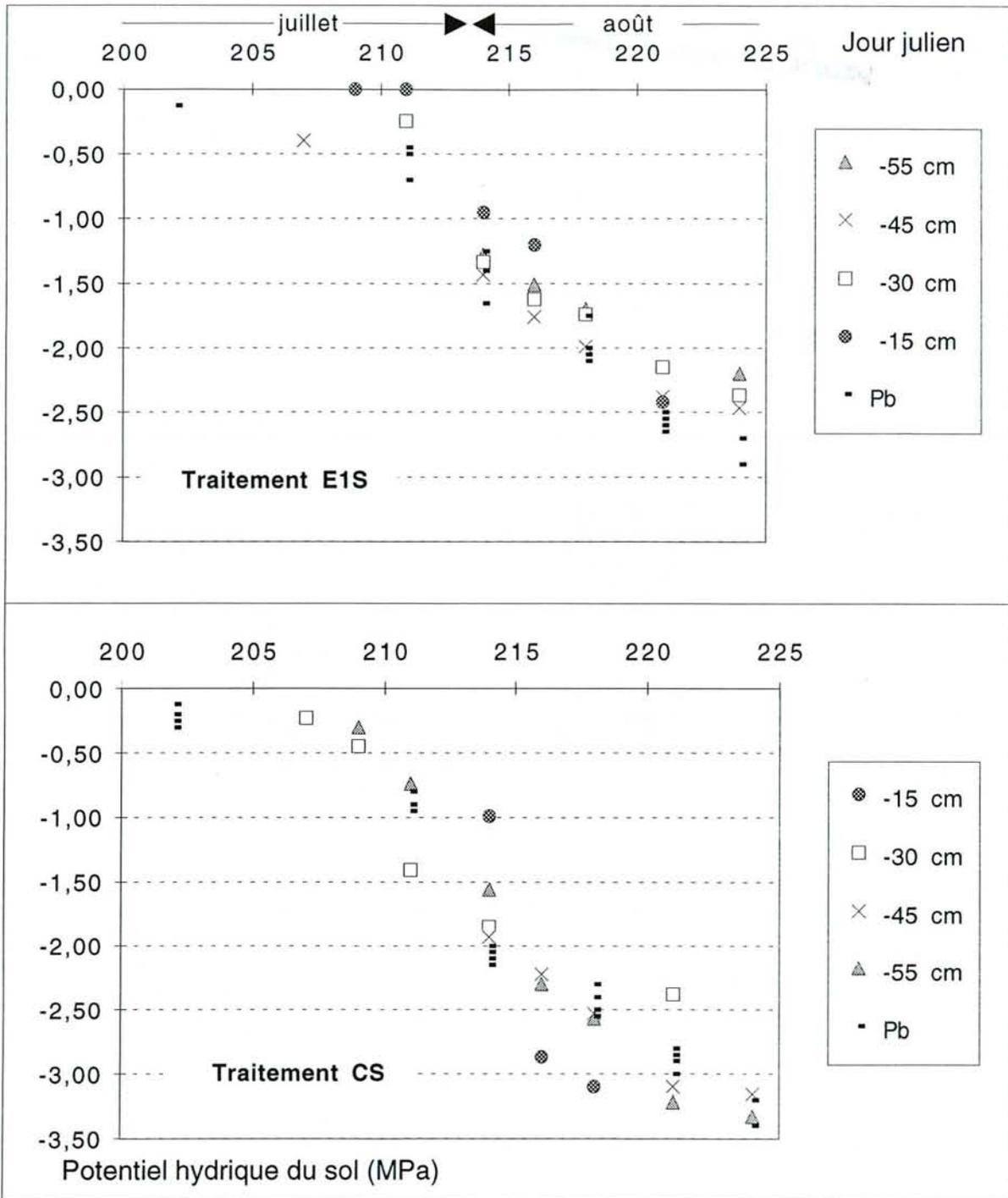


Figure 7. Evolution du potentiel hydrique du sol mesuré par des micropsychromètres à différentes profondeurs.

Le potentiel hydrique de base des plants, Pb est également indiqué. Chaque point représente une mesure.

Service Commun de la Documentation
de l'Université Henri Poincaré - NANCY 1
B.I.U. Sciences
Rue du Jardin Botanique
54000 VILLERS-LES-NANCY (FRANCE)

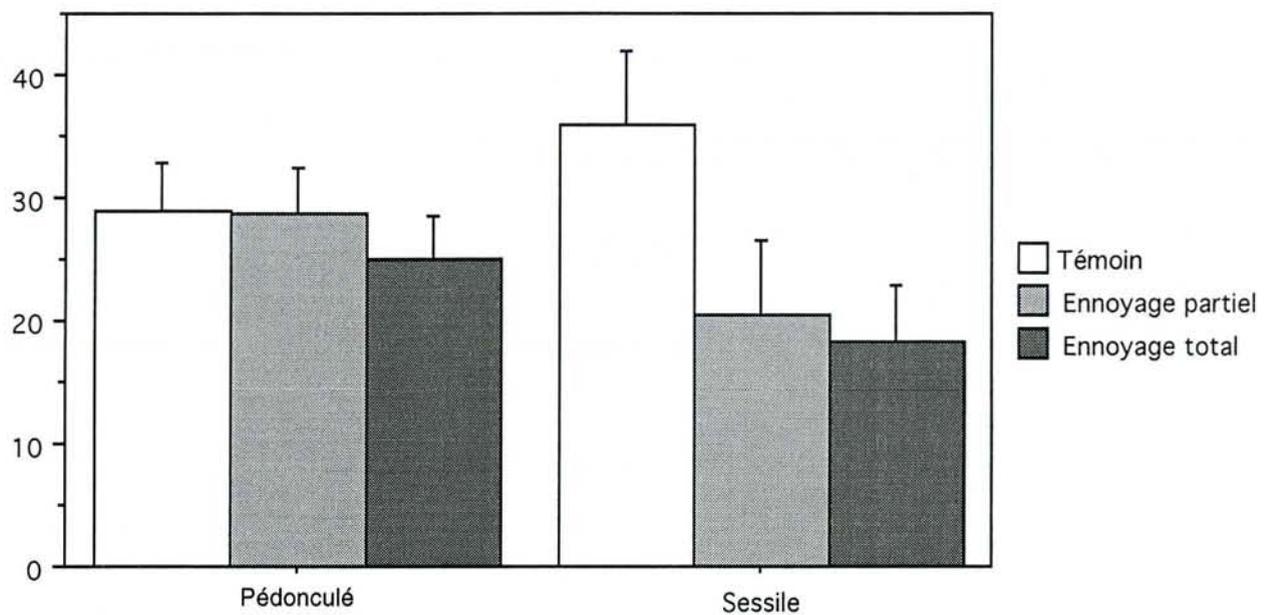


Figure 8. Croissance en hauteur des plants pendant l'ennoyage (hauteur moyenne de deuxième pousse (cm)). Les effectifs sont compris entre 32 et 81. Les barres d'erreur sont les intervalles de confiance de la moyenne à 95%.

Dans le traitement E1S, quelle que soit la date et la profondeur considérées, le dessèchement du sol a été moins important que dans le traitement CS, ce qui correspond bien aux mesures d'humidité volumique.

2. Croissance en hauteur

2.1. Pendant l'ennoyage (deuxième pousse)

La deuxième pousse a eu lieu simultanément pour les deux espèces entre le 6 juin et le 15 juillet (jours 157 à 196), c'est-à-dire en partie pendant l'ennoyage qui a eu lieu du 25 mai au 24 juin. L'élongation des plants a donc pu être directement affectée par l'hypoxie.

2.1.1. Pourcentage de plants ayant réalisé une deuxième pousse

Chez le sessile, 100% des plants témoins ont réalisé une deuxième pousse. Par contre, ce pourcentage a été légèrement réduit chez les plants ennoyés, d'autant plus nettement que l'ennoyage était intense :

- 94% pour un ennoyage partiel (E2) et
- 91% pour un ennoyage total (E1).

Chez le pédonculé tous les plants ont réalisé une deuxième pousse quel que soit le traitement.

2.1.2. Longueur de la deuxième pousse

Seuls les plants ayant poussé sont pris en compte dans les moyennes présentées (figure 8). Comme la quasi totalité des plants ont réalisé une deuxième pousse (paragraphe précédent), les résultats obtenus ici sont très proches de ceux calculés sur l'ensemble des plants.

Pour les plants de pédonculé soumis à un ennoyage total, l'élongation de la deuxième pousse a été diminuée de 13 % par rapport à celle des témoins. Cet effet négatif de l'hypoxie n'a pas été observé dans le cas de l'ennoyage partiel.

Chez le sessile, l'élongation de la deuxième pousse a été fortement réduite par l'ennoyage, qu'il soit jusqu'en surface (-38%) ou à 7 cm de la surface (-44%).

Dans le traitement témoin, l'élongation de la deuxième pousse a été plus importante chez le sessile que chez le pédonculé. Cela peut s'expliquer du fait d'un avantage initial pour le sessile, dont la hauteur en fin de saison 1992 faisait en moyenne 30 cm de plus que celle du pédonculé.

Malgré cet avantage initial, l'élongation de la deuxième pousse chez le sessile a été beaucoup plus fortement affectée par l'ennoyage que chez le pédonculé :

- à ennoyage partiel, la croissance du pédonculé a été identique à celle du témoin, alors que chez le sessile, elle a été inférieure de 44% à celle du témoin.
- à ennoyage total, la croissance du pédonculé a été légèrement affectée (-12%), mais toujours moins que celle du sessile.

Tableau 2. Pourcentage de plants ayant réalisé une troisième pousse

(calculé sur l'effectif indiqué en italique, qui est le nombre total de plants suivis par traitement)

traitement	pédunculé		sessile	
	pourcentage	<i>effectif</i>	pourcentage	<i>effectif</i>
CC	62	<i>29</i>	77	<i>22</i>
CS	15	<i>27</i>	29	<i>17</i>
E2C	74	<i>27</i>	44	<i>16</i>
E2S	37	<i>27</i>	56	<i>18</i>
E1C	85	<i>27</i>	69	<i>16</i>
E1S	58	<i>55</i>	30	<i>27</i>

2.1.3. Conclusions concernant la deuxième pousse :

i/ L'effet direct de l'ennoyage se traduit plus par une réduction de l'élongation que par une diminution de la capacité des plants à réaliser une pousse (la deuxième en l'occurrence).

ii/ En terme de croissance en hauteur, le sessile est nettement plus sensible à l'ennoyage que le pédonculé. Seul un ennoyage total a affecté la croissance en hauteur du pédonculé mais nettement moins que chez le chêne sessile

2.2. Croissance en hauteur après ennoyage (troisième pousse) et en absence de sécheresse (traitements CC, E2C et E1C)

La troisième pousse a eu lieu au même moment pour les deux espèces, du 22 juillet au 24 août (jours 203 à 236), précisément pendant la sécheresse (la première des deux vagues de sécheresse).

2.2.1. Pourcentage de plants ayant réalisé une troisième pousse (tableau 2)

Chez le pédonculé, les plants ayant subi un ennoyage ont été plus nombreux à développer une troisième pousse que les témoins, et même d'autant plus nombreux que l'ennoyage était intense :

- seulement 62% des témoins ont développé une troisième pousse contre
- 74 % des plants à ennoyage partiel et
- 85% à ennoyage total.

Chez le sessile, la capacité d'émettre une troisième pousse a été réduite chez les plants ayant subi un ennoyage par rapport au témoin. Cet effet négatif et indirect de l'ennoyage a été plus important après un ennoyage partiel qu'après un ennoyage total.

Cela n'aurait pas eu lieu chez le sessile moins sensible à la sécheresse et plus sensible à l'hypoxie que le pédonculé.

Dans les conditions normales (témoin à capacité au champ n'ayant pas subi d'ennoyage), tous les plants n'ont pas réalisé une troisième pousse, mais seulement 62% d'entre eux chez le pédonculé et 77% chez le sessile. Cette différence peut s'expliquer par la plus grande vigueur initiale du sessile, conformément à ce qui a été dit pour l'élongation de la deuxième pousse des témoins. Il est également probable que les plants témoins aient manqué d'eau (arrosage insuffisant pour maintenir la capacité au champ). Ce début de sécheresse aurait été plus fortement ressenti par le pédonculé que par le sessile moins sensible à ce stress. En absence de sécheresse, pour le pédonculé la capacité à émettre une troisième pousse a été plus importante chez les plants ayant subi un ennoyage, alors que c'est le contraire qui a été observé chez le sessile. En absence de sécheresse, les arrières effets de l'ennoyage semblent donc profiter au pédonculé alors qu'ils sont encore néfastes au sessile.

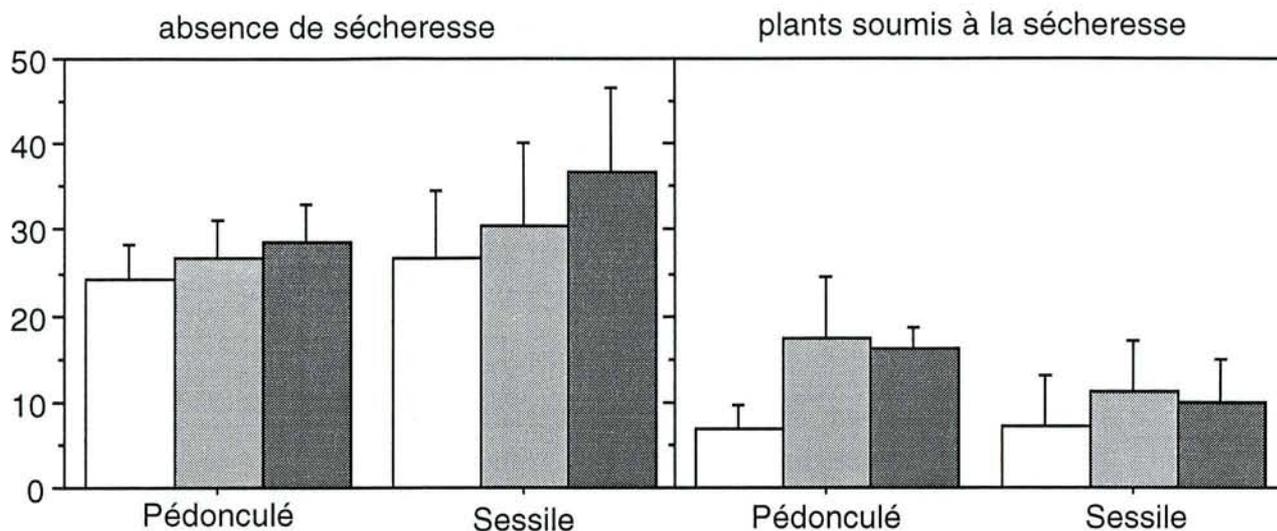


Figure 9. Croissance en hauteur moyenne (cm) pendant la période de sécheresse (troisième pousse). Seuls les plants ayant effectivement poussé sont pris en compte. Les effectifs sont compris entre 4 et 32. Les barres d'erreur représentent les intervalles de confiance de la moyenne à 95%.

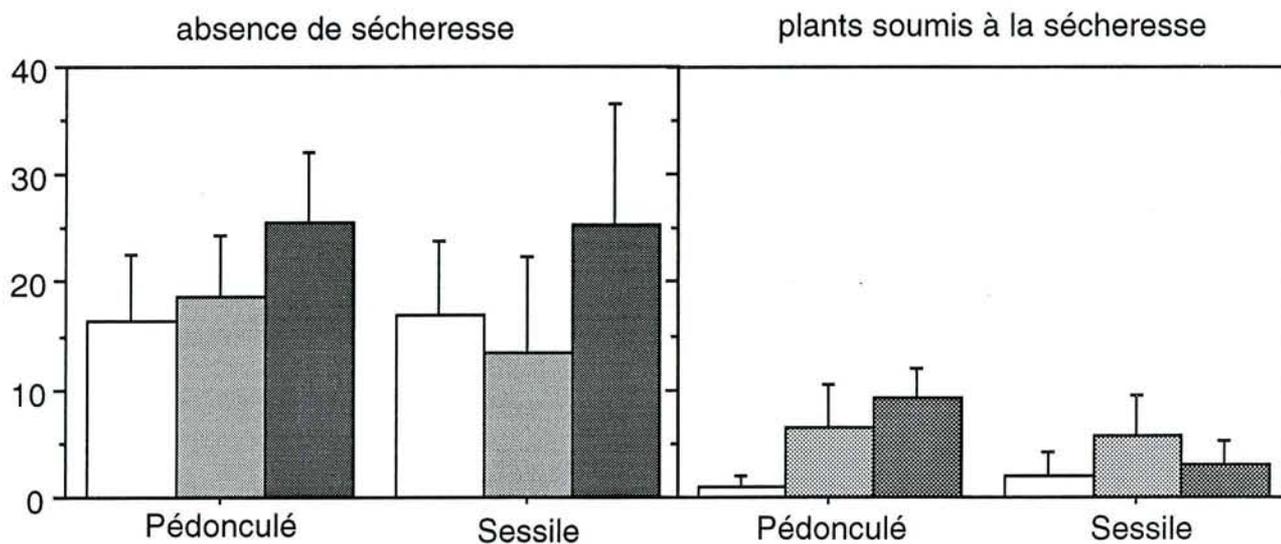
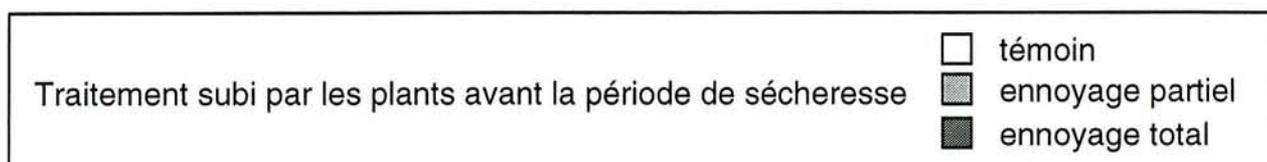


Figure 9 bis. Croissance en hauteur moyenne de l'ensemble des plants (cm) pendant la période de sécheresse (troisième pousse).

Les effectifs sont compris entre 16 et 55.

Les barres d'erreur représentent les intervalles de confiance de la moyenne à 95%.

2.2.2. Élongation de la troisième pousse des plants en croissance (figure 9)

Seuls les plants ayant poussé sont pris en compte dans les moyennes présentées dans ce paragraphe.

Chez le pédonculé, comme c'était le cas pour la capacité à émettre une troisième pousse, l'élongation a été la meilleure chez les plants ayant subi un ennoyage, cela d'autant plus que l'ennoyage était intense :

la croissance a été de 24,2 cm sans ennoyage préalable,
de 26,6 cm après un ennoyage partiel
et de 28,6 cm après un ennoyage total.

Chez le sessile, il en a été de même, les plants ayant d'autant mieux poussé qu'ils ont subi un ennoyage intense :

la croissance a été de 26,6 cm sans ennoyage préalable
de 30,6 cm avec un ennoyage partiel
et de 36,7 cm avec un ennoyage total.

Comparaison entre les deux espèces.

Dans les conditions idéales de croissance (traitement CC), l'élongation de la troisième pousse a été très proche entre les deux espèces (24,2 cm pour le pédonculé et 26,6 cm pour le sessile). Dans le traitement E1C l'amélioration de l'élongation par rapport au témoin CC a été plus importante chez le sessile (+38%) que chez le pédonculé (+18%). Dans le traitement E2C il en a été de même, l'élongation a été améliorée par rapport au témoin de 15% chez le sessile et de 10% chez le pédonculé.

2.2.3. Élongation de la troisième pousse calculée sur la totalité des plants

Rappelons que la troisième pousse a eu lieu au même moment pour les deux espèces pendant la période de sécheresse.

Chez le pédonculé, le nombre de plants présentant une troisième pousse (tableau 2) et son élongation (figure 9) ont été plus importantes chez les plants ennoyés un mois auparavant que chez les témoins. Ces arrière effets ont été d'autant plus importants que l'ennoyage était intense : il en résulte que l'élongation moyenne de troisième pousse calculée cette fois sur la totalité des plants* a été supérieure de 57 % dans le traitement E1C et de 13% dans le traitement E2C par rapport au témoin CC (figure 9bis).

* Cette nouvelle variable intègre donc les deux variables utilisées jusqu'à présent :

. la capacité d'émettre une troisième pousse estimée par le nombre de plants ayant émis la troisième pousse.
. élongation de troisième pousse calculée uniquement sur les plants ayant effectivement réalisé cette troisième pousse.

Par contre, pour le sessile, dans les traitements E1C et E2C, seule l'élongation de la troisième pousse a été supérieure par rapport au témoin CC (figure 9), la capacité d'émettre cette troisième pousse étant au contraire diminuée. De ces deux arrière effets contradictoires de l'ennoyage, il résulte :

- après ennoyage total, une amélioration de 50% de l'élongation moyenne de la troisième pousse (calculée sur la totalité des plants, figure 9bis) par rapport au témoin CC,
- après ennoyage partiel, aucune différence par rapport à CC, les deux effets s'étant annulés.

Une explication à ces résultats surprenants (effet positif de l'ennoyage sur la croissance, une fois le sol réessuyé !) sera proposée en discussion (paragraphe 2, intitulé "Après réessuyage du sol, effets à moyen terme de l'ennoyage en absence de sécheresse").

2.3. Croissance en hauteur après ennoyage (troisième pousse) et pendant la sécheresse

Rappelons tout d'abord un point important : la troisième pousse a eu lieu précisément pendant la sécheresse pour les deux espèces, du 22 juillet au 24 août (jours 203 à 236). Or l'intensité de la sécheresse a été beaucoup moins forte dans les cuves où le sol a été ennoyé (traitement E1S et E2S) que dans les cuves n'ayant pas subi d'ennoyage (traitement CS). Ce simple fait pourrait expliquer que la troisième pousse, soit plus fortement affectée dans le traitement CS par rapport aux traitements E1S et E2S (figure 9 et 9bis), cela quelle que soit l'espèce considérée. On ne peut donc pas affirmer que l'ennoyage préalable limite les effets négatifs de la sécheresse sur la croissance en hauteur, mais simplement que l'ennoyage préalable limite l'intensité de la sécheresse. Pour mieux rechercher une éventuelle influence de l'ennoyage sur la réponse à la sécheresse, nous proposons par conséquent de comparer l'effet sur la croissance en hauteur :

- de la **sécheresse sans ennoyage préalable** (différence CC - CS)
- avec celui de la **sécheresse précédée d'un ennoyage total** (différence E1C - E1S)
- puis avec celui de la **sécheresse précédée d'un ennoyage partiel** (différence E2C - E2S).

Nous suivrons donc ce raisonnement pour les trois paramètres retenus dans les paragraphes qui suivent (paragraphes 2.3.1 à 2.3.3).

2.3.1. Pourcentage de plants ayant réalisé une troisième pousse (tableau 2)

Tout d'abord, chez le pédonculé, la sécheresse a fortement diminué le nombre de plants présentant une troisième pousse, mais cette réduction a été moins importante chez les plants ayant subi un ennoyage partiel et encore moins importante chez les plants ayant subi un ennoyage total :

alors que quatre fois moins de plants ont réalisé une troisième pousse dans le traitement CS par rapport au témoin CC,

c'est seulement deux fois moins entre les traitements E2S et E2C,

et 1,5 fois moins entre les traitements E1S et E1C.

Chez le sessile, le nombre de plant ayant réalisé une troisième pousse a été divisé par 2,7 suite à la sécheresse (traitement CS par rapport au témoin CC). Cette réduction a été un peu moins importante chez

les plants ayant subi un ennoyage total au préalable (2,3 fois moins dans le traitement E1S par rapport au témoin E1C).

Par contre, il est surprenant que l'effet inverse ait eu lieu dans le traitement E2S, où 1,3 fois plus de plants ont réalisé une troisième pousse que dans le traitement E2C.

Comparaison entre les deux espèces.

En absence d'ennoyage préalable, le pédonculé a été plus affecté par la sécheresse que le sessile : le nombre de plants présentant une troisième pousse a été divisé par 4 chez le pédonculé et seulement par 2,7 chez le sessile.

Au contraire, lorsque les plants ont subi un ennoyage total, c'est le sessile qui a été le plus affecté par la sécheresse : 2,3 fois moins de plants ont réalisé une troisième pousse, contre seulement 1,5 fois moins chez le pédonculé.

Ainsi, alors que le comportement du sessile semble moins sensible que le pédonculé à la sécheresse seule, c'est l'inverse qui se produit quand les plants ont subi un ennoyage préalable. Cela est logique connaissant la sensibilité respective des deux espèces à chacune des deux contraintes.

2.3.2. Élongation de la troisième pousse des plants en croissance (figure 9)

Chez le pédonculé, la sécheresse a été plus fortement ressentie chez les plants n'ayant pas subi d'ennoyage : leur croissance a été réduite de 73%, alors que celle des plants ayant subi un ennoyage total n'a été réduite que de 44% et celle des plants ayant subi un ennoyage partiel de 35%. La sécheresse a donc été ressentie presque aussi fortement dans les traitements E1S et E2S, et beaucoup plus fortement dans le traitement CS. Ces résultats vont dans le même sens que pour le nombre de plants présentant une troisième pousse.

Chez le sessile, l'élongation de la troisième pousse a été fortement réduite par la sécheresse (-74 % par rapport au témoin). Cette réduction a été aussi forte que les plants aient subi ou non un ennoyage total. Dans le cas d'un ennoyage partiel, la croissance a été également très affectée (-63% par rapport au témoin), mais moins que dans le cas d'un ennoyage total ainsi que dans celui de l'absence de nappe.

En absence d'ennoyage préalable, la sécheresse a limité l'élongation de la troisième pousse aussi fortement chez les deux espèces. Par contre, dans le cas où les plants ont subi un ennoyage total ou partiel un mois auparavant, le pédonculé a moins souffert de la sécheresse que le sessile.

2.3.3.Élongation de la troisième pousse calculée sur la totalité des plants (figure 9 bis)

Tout d'abord chez le pédonculé, la capacité à émettre une troisième pousse et son élongation ont été limitées beaucoup plus par la sécheresse sans ennoyage préalable (traitement CS par rapport à son témoin

CC) que par la sécheresse précédée d'un ennoyage total (traitement E1S par rapport à son témoin E1C). Cela se traduit par une réduction de 95% de l'élongation de la troisième pousse dans le premier cas (sécheresse non précédée d'un ennoyage, traitement CS par rapport à son témoin CC), contre seulement 64% dans deuxième cas (sécheresse précédée d'un ennoyage total, traitement E1S par rapport à son témoin E1C). A nouveau, il apparaît que l'atténuation de la sécheresse observées dans les cuves ennoyées au préalable (traitement E1S) ait permis une meilleure croissance du pédonculé. Ainsi, la croissance du pédonculé pendant la sécheresse dépendrait plus de l'intensité de la sécheresse en cours, que de la présence ou de l'absence d'ennoyage un mois plus tôt. En d'autres termes, chez le pédonculé, ce seraient les effets directs de la sécheresse qui expliqueraient les différences de croissance entre traitements plus que les éventuels arrière effets de l'ennoyage.

Par contre, les résultats obtenus chez le sessile sont très différents : tant en terme de capacité à émettre une troisième pousse que de capacité d'élongation, la croissance a été aussi fortement limitée par la sécheresse précédée d'un ennoyage total (traitement E1S) que par la sécheresse seule (traitement CS). La sécheresse provoque ainsi une réduction identique de l'élongation de la troisième pousse calculée pour l'ensemble des plants (-88%), qu'il y ait eu ennoyage préalable (E1S) ou non (CS). Pourtant la sécheresse a été nettement plus intense pour les plants n'ayant pas subi d'ennoyage (traitement CS) : l'atténuation de la sécheresse observée dans les cuves ennoyées au préalable (traitement E1S) n'a donc pas profité au sessile. Il est probable qu'un arrière effet de l'ennoyage ressenti lors de la sécheresse explique ce comportement, ce qui sera commenté lors de la discussion.

De même, la comparaison entre les deux espèces montre une inversion de tendance très nette du comportement chez le sessile :

- dans le cas de la sécheresse non précédée d'un ennoyage, le sessile tend à être légèrement moins sensible que le pédonculé (diminutions entre CC et CS de 88% pour le sessile et de 95% pour le pédonculé).

- Au contraire, dans le cas de la sécheresse précédée d'un ennoyage total, le sessile est plus affecté que le pédonculé (diminutions ente E1C et E1S toujours de 88% pour le sessile et seulement de 64% pour le pédonculé).

Enfin dans le cas de la sécheresse précédée d'un ennoyage partiel, l'élongation de troisième pousse sur l'ensemble des plants a été autant limitée chez une espèce que chez l'autre (diminutions entre E2C et E2S de 58% pour le sessile et de 65% pour le pédonculé).

hauteur (en cm)

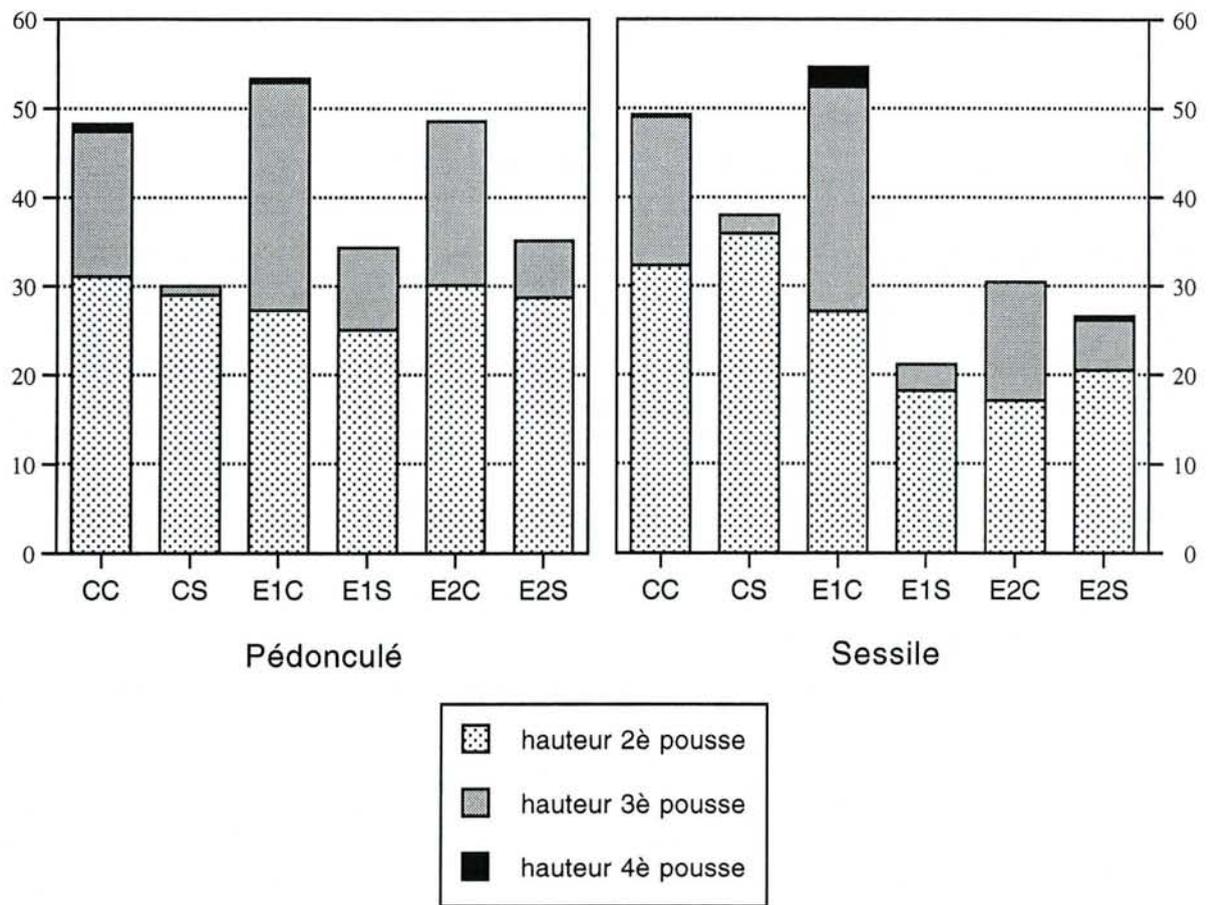


Figure 10. Contribution de la deuxième, troisième et quatrième pousse à la croissance en hauteur pendant l'envoyage (2^e pousse) et la sécheresse (3^e et 4^e pousses) pour l'ensemble des plants.

2.4. Croissance cumulée de deuxième, troisième et quatrième pousse

La première pousse n'a pas été incluse dans le cumul car elle a eu lieu avant le début de l'ennoyage : seule la croissance ayant eu lieu pendant l'ennoyage (2^e pousse) puis la sécheresse (3^e et 4^e pousses) nous intéresse en terme de réaction des plants à l'un ou l'autre des stress.

Signalons tout d'abord que la contribution de la quatrième pousse a été négligeable, voire inexistante dans la croissance totale, quel que soit le traitement considéré (figure 10). Cela est dû au fait qu'elle a concerné très peu de plants (tableau 3).

Tableau 3. Pourcentage de plants ayant réalisé une quatrième pousse

(calculé sur l'effectif indiqué en italique, qui est le nombre total de plants suivis par traitement).

traitement	pédonculé		sessile	
	pourcentage	<i>effectif</i>	pourcentage	<i>effectif</i>
CC	10	<i>3</i>	4,5	<i>1</i>
CS	0	<i>0</i>	0	<i>0</i>
E2C	0	<i>0</i>	0	<i>0</i>
E2S	0	<i>0</i>	5,5	<i>1</i>
E1C	4	<i>1</i>	12,5	<i>2</i>
E1S	0	<i>0</i>	0	<i>0</i>

2.4.1. Effet de l'ennoyage seul (figure 11)

Chez le pédonculé, par rapport au traitement témoin, la croissance en hauteur a été identique dans le traitement ennoyage partiel et légèrement supérieure dans le traitement ennoyage total.

Chez le sessile, la croissance en hauteur a aussi été légèrement supérieure dans le traitement E1C par rapport au témoin CC. Par contre, elle a été inférieure de 40% par rapport au témoin CC dans le traitement E2C.

Dans le traitement témoin, la croissance en hauteur a été très comparable entre les deux espèces (48 cm pour le pédonculé et 49 cm pour le sessile).

La légère amélioration de croissance entre le traitement E1C et le traitement CC a également été très voisine pour les deux espèces (+10% chez le pédonculé et +11% chez le sessile). Cet effet positif de l'ennoyage peut paraître surprenant, mais il s'agit ici de la croissance totale de l'année (exceptée la première pousse) :

le développement de la deuxième pousse a certes été limité par l'ennoyage total chez les deux espèces (traitement E1 par rapport au témoin C), mais celui de la troisième pousse a été amélioré une fois les conditions non limitantes revenues et le bilan est globalement positif (figure 10). Comment expliquer une telle amélioration ? Il est possible que l'arrosage ait été insuffisant. La sécheresse aurait alors touché en premier le traitement CC dont le dessèchement serait plus rapide, puis E2C et enfin E1C. Il ne s'agirait donc pas d'une "amélioration", mais d'un artefact dû à une sécheresse ponctuelle et imprévue.

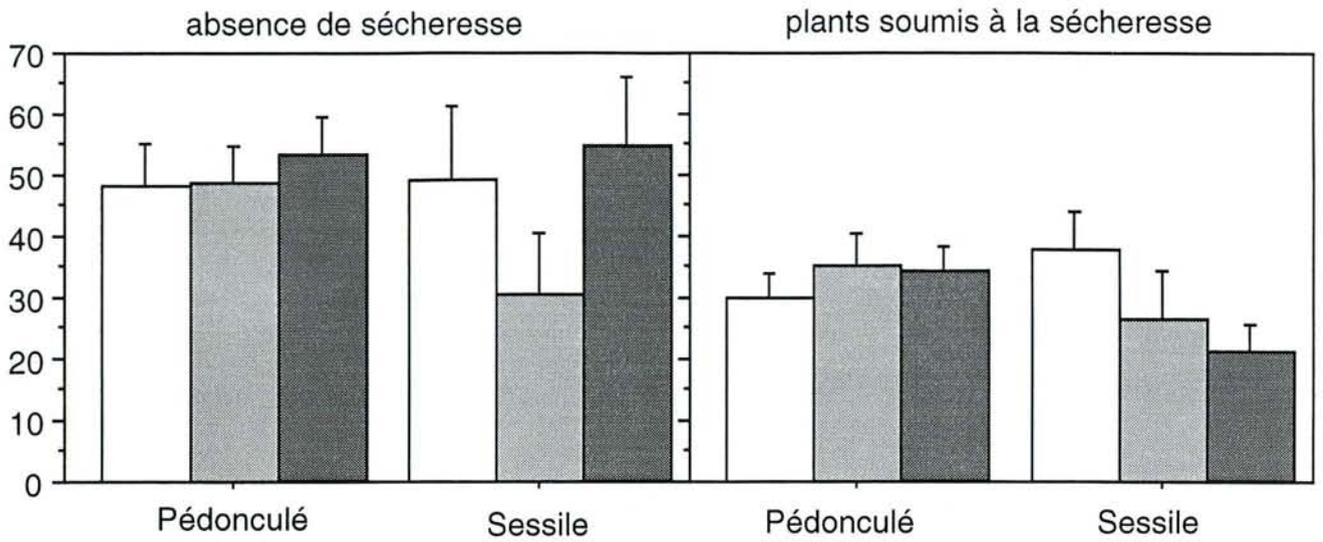


Figure 11. Elongation cumulée de deuxième, troisième et quatrième pousses de l'ensemble des plants (en cm). Les effectifs sont compris entre 16 et 55. Les barres d'erreur sont les intervalles de confiance de la moyenne à 95%.

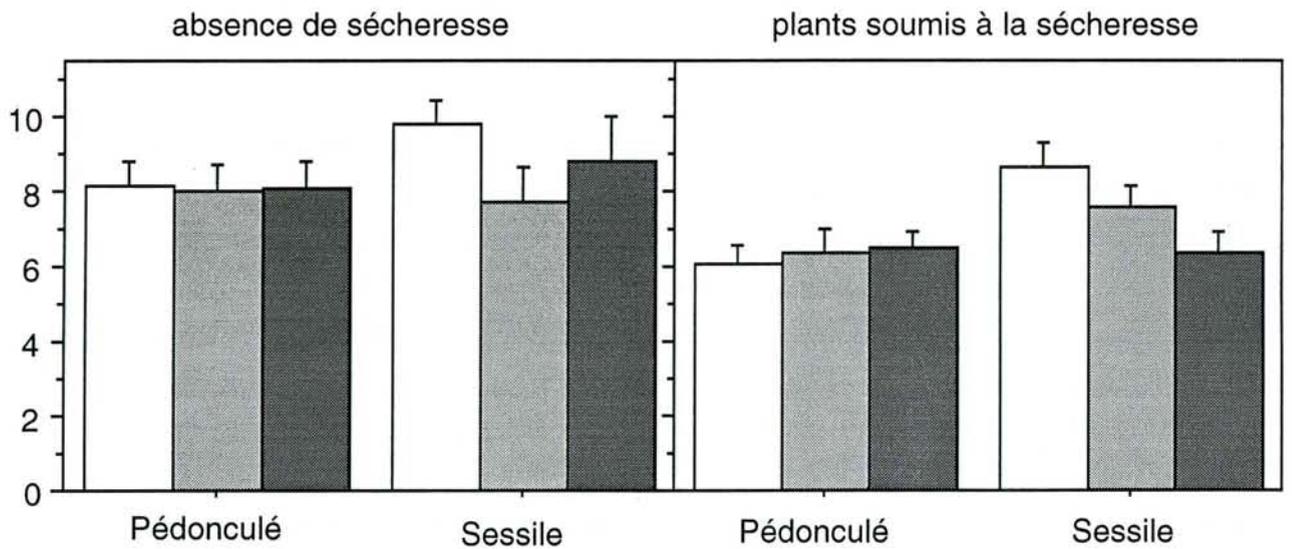
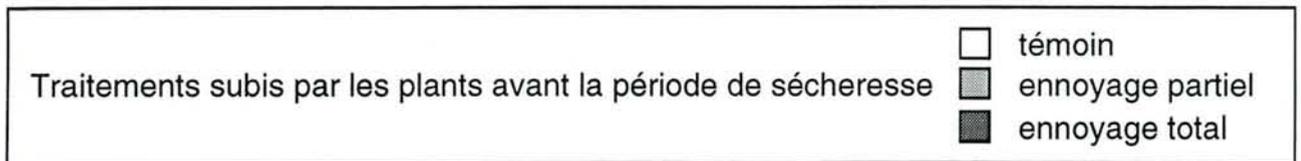


Figure 12. Accroissement annuel en diamètre (en mm). Les effectifs sont compris entre 16 et 55. Les barres d'erreur représentent les intervalles de confiance de la moyenne à 95%.

2.4.2. Effets cumulés de l'ennoyage et de la sécheresse (figure 11)

Une différence fondamentale apparaît clairement entre les deux espèces. En effet, alors qu'en absence d'ennoyage préalable la sécheresse a été ressentie plus fortement chez le pédonculé que chez le sessile (respectivement -38 % et -23 % dans le traitement CS par rapport à CC), c'est le contraire qui se produit si la sécheresse est précédée d'un ennoyage total : -68 % chez le sessile contre seulement -36 % chez le pédonculé dans le traitement E1S par rapport à E1C.

Cette inversion dans le comportement du sessile est due au fait que sa croissance en hauteur a été beaucoup plus affectée par la sécheresse précédée d'un ennoyage total que par la sécheresse seule. Ce n'est pas le cas chez le pédonculé dont la croissance a été affectée aussi fortement par la sécheresse qu'il y ait eu ou non un ennoyage total au préalable.

2.5. Croissance en diamètre (figure 12)

2.5.1. Effet de l'ennoyage seul;

Chez le pédonculé, il n'y a eu aucune différence de croissance en diamètre entre les traitements E2C, E1C et CC : l'ennoyage partiel ou total n'a donc eu aucun effet sur la croissance annuelle en diamètre.

Chez le sessile, par rapport au traitement témoin, la croissance en diamètre a eu tendance à être légèrement plus faible dans E1C et nettement plus faible dans le traitement E2C. Il semble donc que l'ennoyage tende à limiter sa croissance en diamètre.

2.5.2. Effet cumulé de l'ennoyage et de la sécheresse

La sécheresse sans ennoyage préalable a été plus fortement ressentie chez le pédonculé (-25 % dans le traitement CS par rapport au témoin CC) que chez le sessile (-12 %). Au contraire, la sécheresse précédée d'un ennoyage total a été plus fortement ressentie chez le sessile (-28 % dans le traitement E1S par rapport au témoin E1C) que chez le pédonculé (19 %). A nouveau on constate que le sessile a ressenti plus fortement la sécheresse précédée d'un ennoyage total que la sécheresse seule : sa sensibilité à la sécheresse a donc été accentuée par l'ennoyage préalable, ce qui n'a pas été le cas du pédonculé. Ce résultat est conforme à celui obtenu dans le cas de la croissance en hauteur.

3. État du système racinaire après l'ennoyage

Compte tenu du caractère destructif de ce type d'observation et l'expérimentation n'étant pas terminée, il n'a été réalisé que dans le traitement E2 et dans le témoin C.

3.1. Nombre total de racines fines en relation avec la profondeur après un mois d'ennoyage (figure 13)

Sont considérées comme racines fines celles dont le diamètre est inférieur ou égal à 1 mm. Elles représentent 89 % des racines, les 1 % restants étant des racines de diamètre compris entre 1 et 5 mm (10 %) et les plus grosses, de diamètre supérieur à 5 mm (1 %).

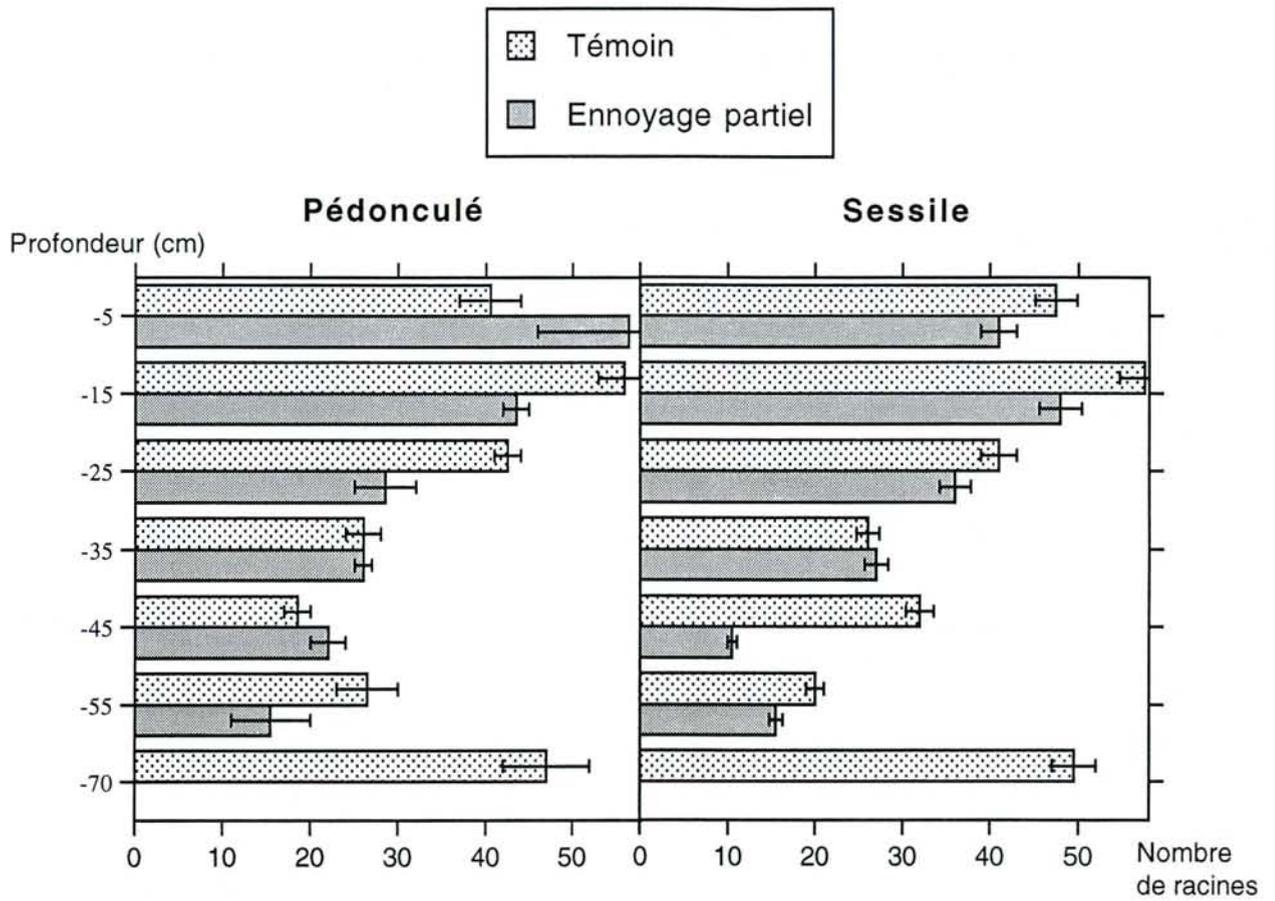


Figure 13 . Nombre total de racines fines (diamètre inférieur à 1 mm) par profondeur, deux semaines après la fin de l'ennoyage.

Chaque rectangle représente la moyenne pour deux plants du nombre de racines comptées sur une surface de 200 cm² par plant (10 cm de profondeur et 10 cm de part et d'autre du plant). Les barres d'erreurs sont les erreurs standards.

Chez les deux espèces, le nombre total de racines fines (incluant les vivantes et les mortes) était inférieur dans le traitement ennoyage par rapport au témoin à toutes les profondeurs (sauf vers -35 cm pour les deux espèces et vers -45 cm pour le pédonculé où il n'y avait aucune différence entre traitement) : le développement des racines a donc été limité par l'ennoyage chez les deux espèces. Toutefois le faible nombre de répétitions ne permet pas de mettre en évidence de différence significative statistiquement parlant entre les deux espèces.

Dans le gravier, vers 70 cm de profondeur, un grand nombre de racines s'étaient développées. Dans le traitement ennoyage, toutes ces racines étaient très fortement nécrosées et cassaient facilement, étant considérées comme mortes, elles n'ont pas été comptées.

Dans le compartiment sol, de 0 à 65 cm de profondeur, il n'était pas possible lors du comptage de distinguer facilement les racines mortes des vivantes, elles ont donc toutes été comptées. Le test au tétrazolium (paragraphe suivant) a alors été réalisé afin d'estimer le pourcentage de racines mortes sur ce nombre total de racines.

3.2. Pourcentage de racines vivantes après ennoyage (tableau 4)

Tableau 4. Pourcentage de racines vivantes deux semaines après la fin de l'ennoyage (test au tétrazolium).

traitement	chêne pédonculé		chêne sessile	
	pourcentage	effectif total	pourcentage	effectif total
CC	100%	<i>20</i>	100%	<i>20</i>
E2	92%	<i>50</i>	68%	<i>60</i>

Ce test a été effectué sur des racines de 1 mm de diamètre prélevées entre 15 et 25 cm de profondeur. Le pourcentage est calculé par rapport à l'effectif total indiqué en italique. Après un mois d'ennoyage, seulement 8% des racines fines sont mortes chez le pédonculé alors que le sessile a perdu 32% de ses racines fines. Il apparaît donc clairement que le système racinaire du sessile a été plus fortement affecté après l'ennoyage que celui du pédonculé.

4. Relations hydriques

4.1. Évolution du potentiel hydrique de base (Ψ_b ; figures 14)

Pendant la période d'ennoyage, celui-ci n'a pas affecté le Ψ_b qui est resté proche de - 0,1 MPa pendant les 30 jours d'hypoxie quels que soient l'espèce et le traitement considéré.

Il en a été de même pendant la période de capacité au champ qui a suivi l'ennoyage, y compris dans les traitements E1 et E2 : malgré 30 jours d'ennoyage, les plants n'ont pas souffert d'importante difficulté d'alimentation en eau.

Ensuite, dans les traitements où l'arrosage a été stoppé (CS, E2S et E1S) le Ψ_b a commencé à diminuer entre le 21 juillet (jour 202) et le 30 juillet (jour 211).

Quels que soient le traitement et la date considérés, il n'y a plus eu aucune différence entre les deux espèces qui ont donc subi une contrainte de même intensité (N.B. : les deux espèces ont été plantées en

Potentiel hydrique
de base (MPa)

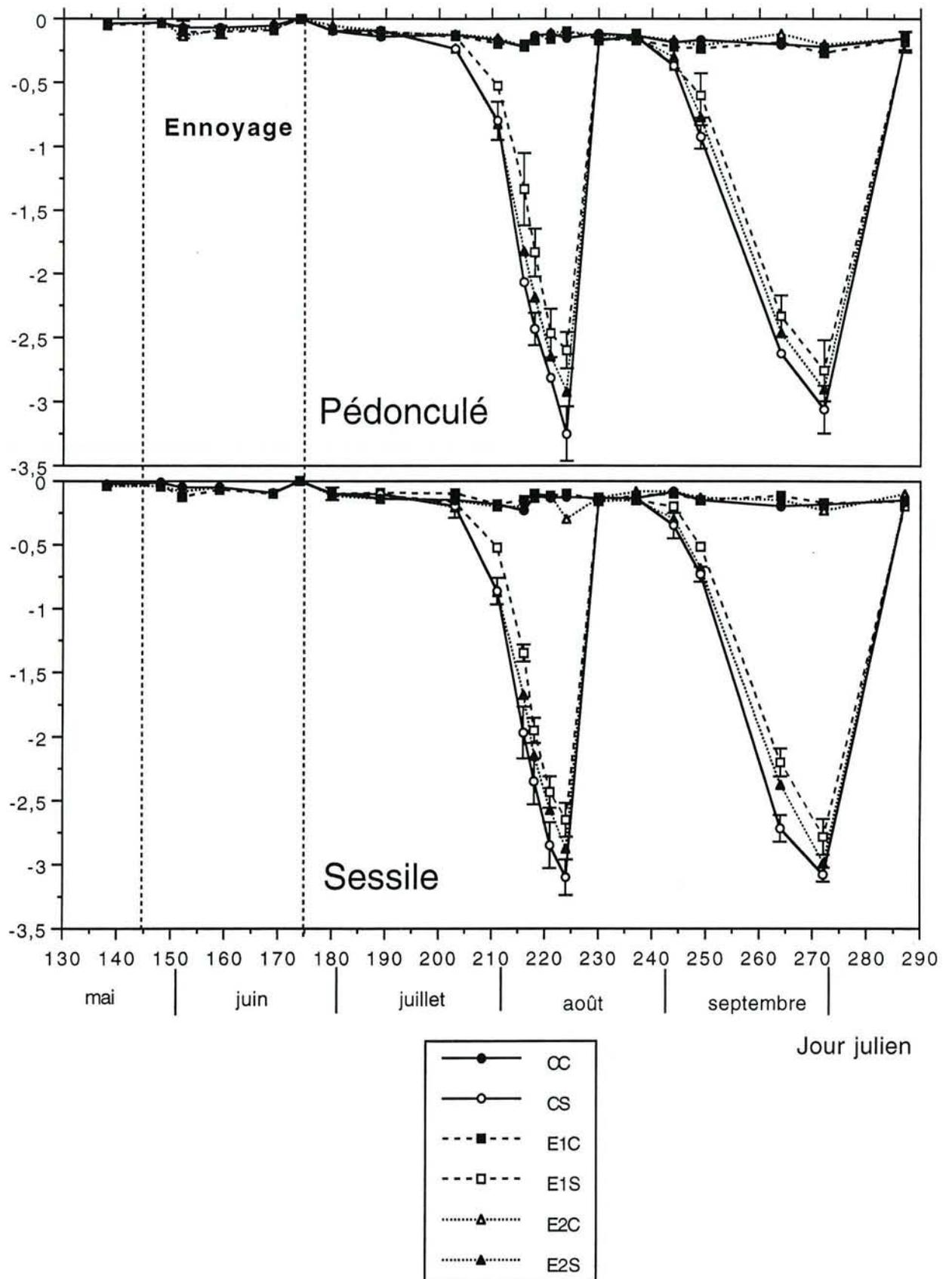


Figure 14. Evolution du potentiel de base des plants. Chaque point représente la moyenne de cinq mesures et les barres d'erreur représentent les écart types.

mélange dans chaque cuve précisément dans cet objectif). Les commentaires qui suivent sont donc valables pour les deux espèces.

Les potentiels de base atteints le 12 août (jour 224) alors que la contrainte était à son maximum d'intensité sont les suivants :

- ⇒ -3,2 MPa dans le traitement CS
- ⇒ -2,9 MPa dans le traitement E2S
- ⇒ -2,6 MPa dans le traitement E1S

Cet ordre correspond exactement à celui indiqué précédemment par l'humidité volumique du sol.

Ensuite le Ψ_b a augmenté jusqu'à - 0,1 MPa suite au réarrosage du sol ramené à la capacité au champ

Le Ψ_b a de nouveau chuté à partir du 1 septembre (jour 244) suite à l'arrêt de l'arrosage dans les mêmes traitements (CS, E2S et E1S) : à nouveau, la diminution du Ψ_b a été la plus rapide dans CS, l'intensité de la contrainte atteignant -3,0 MPa le 29 septembre. Le dessèchement a été moins rapide dans E2S et encore moins dans E1S, la contrainte atteignant respectivement -2,9 MPa et -2,75 MPa. Enfin le Ψ_b a atteint en novembre -0,2 MPa suite au réarrosage. Le sol a été ensuite maintenu à capacité au champ.

4.2. Évolution de la conductance stomatique (gws ; figure 15)

Chez le pédonculé, après trois semaines d'ennoyage total (le 18 juin, jour 169), gws avait diminué de 54% par rapport au témoin. Cette diminution a eu lieu également à ennoyage partiel mais elle n'a été que de 32%.

Chez le sessile, le 18 juin, après trois semaines d'ennoyage, la conductance stomatique avait diminué presque aussi fortement à ennoyage total (-47% par rapport au témoin) qu'à ennoyage partiel (-55%).

Ainsi, la fermeture des stomates en réaction à l'hypoxie a été comparable chez les deux espèces à ennoyage total. Par contre, à ennoyage partiel elle a été nettement moins forte chez le pédonculé que chez le sessile.

Puis, chez les deux espèces, après un mois de récupération (le 21 juillet), la conductance stomatique gws était toujours nettement inférieure dans le traitement ennoyage total par rapport au témoin. Dans le traitement ennoyage partiel gws n'était que légèrement inférieure par rapport au témoin. Ces écarts entre traitements étaient très proches chez les deux espèces :

- 37% pour le pédonculé et -40% pour le sessile suite à l'ennoyage total,
- 19% pour le pédonculé et -16% pour le sessile suite à l'ennoyage partiel.

Les effets de l'ennoyage se sont donc fait ressentir relativement longtemps après la fin de l'hypoxie. Les écarts entre traitements étaient tout de même moins importants le 21 juin qu'un mois plus tôt : cette réouverture progressive des stomates a été comparable chez les deux espèces à ennoyage partiel, mais plus rapide chez le pédonculé que chez le sessile à ennoyage total (figure 15).

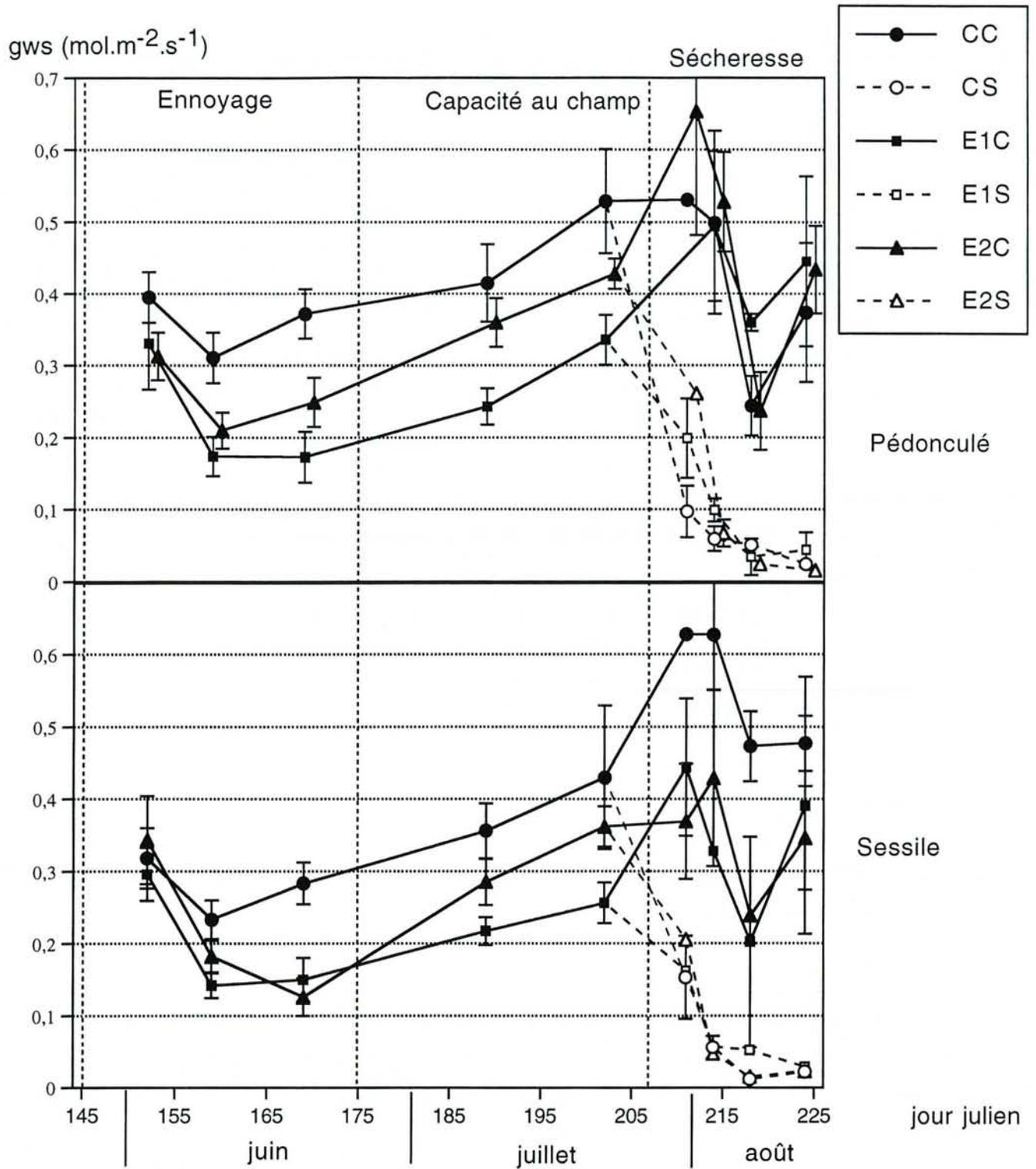


Figure 15. Evolution de la conductance stomatique (gws en mol.m⁻².s⁻¹). Chaque point représente la moyenne de 4 à 6 valeurs. Les barres d'erreurs représentent les erreurs standards.

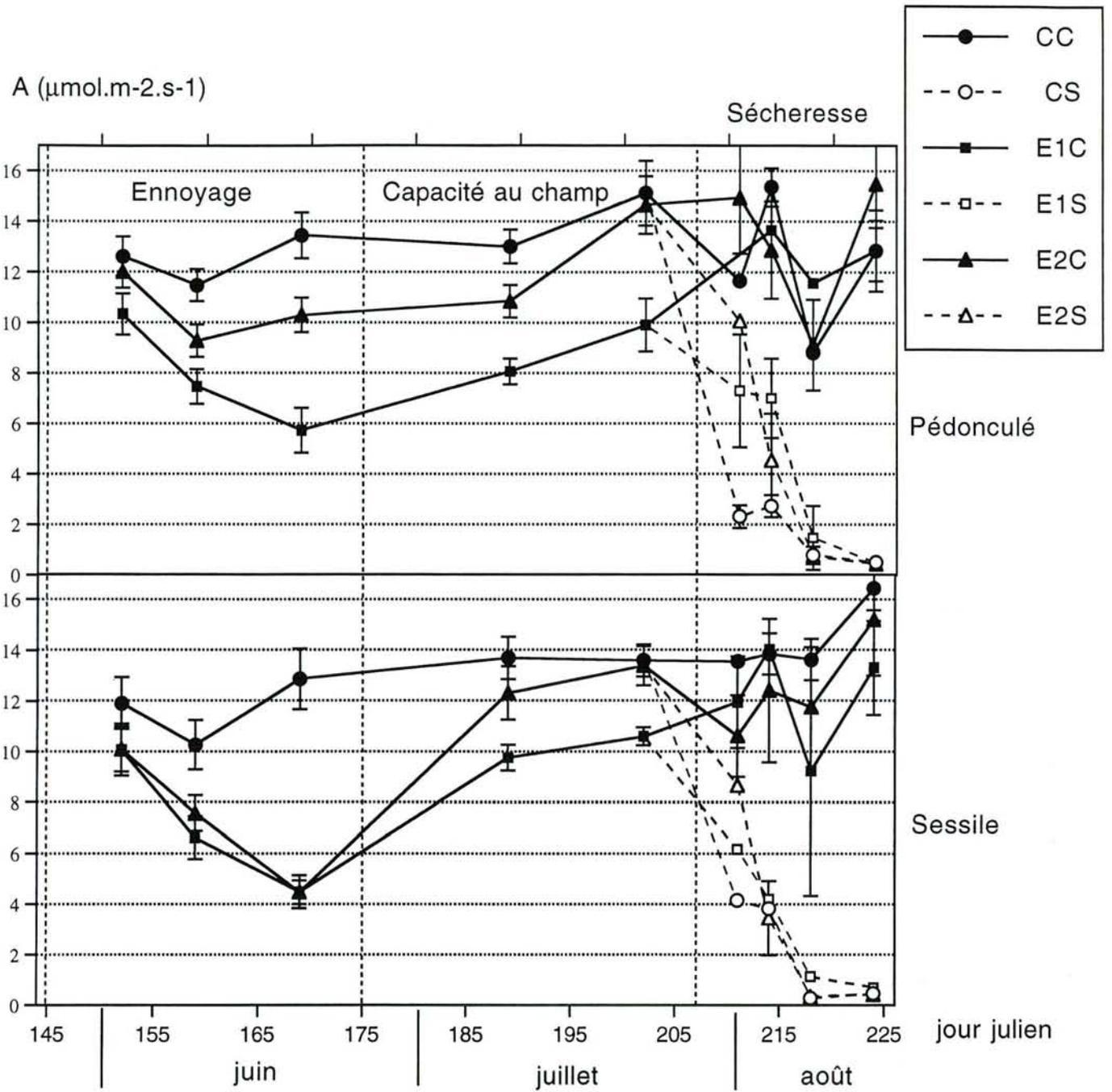


Figure 16. Evolution de la photosynthèse. Chaque point représente la moyenne de 4 à 6 valeurs. Les barres d'erreur sont les erreurs standards.

Ensuite, chez les 2 espèces, dans le traitement CS, gws a fortement chuté dès le début de la sécheresse entre le 21 juillet et le 30 juillet. Cette chute a été moins rapide dans le traitement E1S. Ce classement étant le même que celui obtenu avec le Ψ_b et l'humidité volumique, il semble bien que la fermeture des stomates a été d'autant plus rapide que la sécheresse a été rapide.

Le 12 août, juste avant réarrosage, chez les 2 espèces gws était proche de $0,03 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ dans les trois traitements CS, E2S et E1S, au lieu de $0,4 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ environ dans les trois traitements maintenus à la capacité au champ (CC, E2C et E1C).

Par ailleurs, chez le pédonculé, pour les plants non soumis à la sécheresse (traitements E2C et E1C), gws était égale sinon supérieure au témoin depuis le 2 août, indiquant que les arrière effets de l'ennoyage n'étaient plus ressentis en terme de conductance stomatique. Il s'est donc écoulé un peu plus d'un mois, du 24 juin au 2 août, avant que ces arrière effets sur gws disparaissent. Par contre chez le sessile cette récupération n'était toujours pas complètement réalisée le 12 août : les conséquences de l'ennoyage partiel ou total sur la conductance stomatique ont été ressenties plus longtemps chez le sessile que chez le pédonculé.

Les mesures d'échanges gazeux ont été réalisées jusqu'au 12/8/93 et non pendant la deuxième vague de sécheresse qui a débuté à partir du 1/9/93.

5. Assimilation nette de CO_2 (A)

Pendant la période d'ennoyage, chez le pédonculé, par rapport au témoin le taux de photosynthèse A a nettement diminué en réaction à l'ennoyage (figure 16). Cette diminution a été plus forte à ennoyage total (-57% le 18 juin) qu'à ennoyage partiel (-23 %), comme c'était le cas pour la conductance stomatique gws.

Par contre chez le sessile, la diminution de A a été aussi forte à ennoyage partiel qu'à ennoyage total (-65% par rapport au témoin). Ce résultat va lui aussi dans le même sens que celui obtenu dans le cas de la conductance stomatique.

Pendant la période de transition, chez les deux espèces, le 21 juillet, il n'y avait plus aucune différence de photosynthèse entre les plants ayant subi un ennoyage partiel et les témoins. Par contre, chez les plants ayant subi un ennoyage total, A était toujours nettement inférieure par rapport au témoin, chez le sessile (-22%), comme chez le pédonculé (-34%).

Enfin, pendant la période de sécheresse, chez les deux espèces, la photosynthèse a fortement diminué dès le début de la sécheresse dans le traitement CS. Conformément aux résultats sur gws, cette diminution a été moins rapide dans le traitement E2S et encore moins rapide dans le traitement E1S. En fin de sécheresse, le 12 août, A était très faible, proche de $0,5 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ dans ces trois traitements et pour les deux espèces, au lieu de $14 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ environ pour les plants témoins (traitements CC, E2C et E1C).

Par ailleurs, chez le pédonculé, pour les plants des traitements E2C et E1C, A était égale sinon supérieure au témoin CC depuis le 6 août : il aura donc fallu plus de 40 jours (du 24 juin au 6 août), pour que les arrière effets de l'ennoyage sur la photosynthèse disparaissent.

Chez le sessile, cette récupération ne semblait pas encore totalement acquise, A étant encore nettement inférieure dans le traitement E1C par rapport au témoin les 6 et 12 août. La limitation de la photosynthèse suite à l'ennoyage a donc été ressentie plus longtemps chez le sessile que chez le pédonculé, comme c'était le cas pour la conductance stomatique.

IV. DISCUSSION

1. Pendant l'ennoyage (effets directs de l'hypoxie)

1.1. Effets d'un ennoyage total

La croissance des deux espèces a été réduite pendant l'ennoyage total, mais cet effet a été beaucoup plus important chez le chêne sessile que chez le chêne pédonculé :

- le nombre de plants ayant réalisé la deuxième pousse a été diminué de 10% chez le chêne sessile et n'a pas été réduit chez le chêne pédonculé,

- l'élongation de la deuxième pousse a été réduite de 38% chez le chêne sessile et seulement de 13% chez le chêne pédonculé.

LÉVY, BECKER et GARREAU, (1986) avaient également constaté une diminution de la croissance aérienne en réaction à l'ennoyage plus forte chez le chêne sessile que chez le chêne pédonculé. D'autres auteurs ont montré que l'hypoxie limitait la croissance des feuilles, des tiges et des racines, y compris chez des espèces très tolérantes à l'ennoyage comme *Fraxinus pennsylvanica* (SENA GOMES et KOSLOWSKI, 1980).

Comment expliquer une telle différence observée entre les deux espèces dans notre cas ?

L'ennoyage total a provoqué une fermeture des stomates relativement proche chez les deux espèces (-47% chez le chêne sessile et -54% chez le chêne pédonculé) sans que le potentiel de base des plants soit affecté. Cette réaction à l'ennoyage est souvent l'une des plus précoces et a été également observée chez ces deux espèces par DREYER, COLIN-BELGRAND et BIRON, (1991). Dans notre cas elle peut expliquer, au moins en partie, la diminution de photosynthèse observée en réaction à l'hypoxie, l'évolution de ces deux paramètres étant très semblable. Par ailleurs cette diminution de photosynthèse a été relativement proche chez les deux espèces (-65% chez le chêne sessile et -57% chez le chêne pédonculé). Elle ne permet donc pas d'expliquer la différence de croissance en faveur du chêne pédonculé. Une réponse sera proposée au paragraphe suivant.

1.2. La différence de croissance entre les deux espèces est-elle atténuée à ennoyage partiel ?

Non, au contraire, la différence en faveur du chêne pédonculé a été encore plus importante. Cela est dû au fait que chez le chêne pédonculé, la croissance n'a pas du tout été affectée à ennoyage partiel, alors que chez le chêne sessile elle a été autant affectée qu'à ennoyage total. Chez le chêne pédonculé la diminution de gws a été environ deux fois moins importante que chez le chêne sessile, d'où une photosynthèse également deux fois plus élevée ($10 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) que chez le chêne sessile ($4,5 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), ce qui est bien en accord avec la différence de croissance en faveur du chêne pédonculé. En d'autres termes, le fait de laisser les sept premiers centimètres du sol normalement aérés suffirait au pédonculé pour qu'il réalise

une croissance proche de celle du témoin, ce qui n'est pas le cas du chêne sessile. Cette différence de comportement en faveur du chêne pédonculé pourrait s'expliquer par sa meilleure adaptation racinaire à l'hypoxie, comme l'a montré BELGRAND (1983) : le développement des adaptations racinaires à l'ennoyage (lenticelles, racines blanches dites "d'adaptation" et porosité racinaire) observées sur des semis ennoyés était plus important chez le chêne pédonculé que chez le chêne sessile. Nos observations réalisées deux semaines après la fin de l'ennoyage ont révélé chez les deux espèces un fort développement des lenticelles au dessus du collet et quelques racines blanches dans les premiers centimètres du sol qui n'étaient pas ennoyés, mais sans qu'il soit possible de dire s'il y avait une différence entre espèces (seulement deux individus observés par espèce). Le comptage de l'ensemble des racines à différentes profondeurs semble montrer que la croissance racinaire a été moins importante à ennoyage partiel que dans le témoin. PEZESHKI (1991) a observé que la croissance racinaire était stoppée par l'hypoxie chez d'autres espèces de chênes, qu'elles soient sensibles à l'ennoyage (*Q. falcata* var *pagodaefolia*), ou tolérantes (*Q. lyrata*). Nos observations n'ont toutefois pas permis de mettre en évidence une éventuelle différence entre espèces (là encore seulement deux individus par espèce). Par contre, le test de viabilité effectué sur un nombre important de racines fines (de diamètre inférieur à 1 mm, qui représentent 89% de l'ensemble des racines, tous diamètres confondus), prélevées vers 15 cm de profondeur révèle une différence très nette entre les deux espèces :

la mortalité des racines a été nettement plus forte chez le chêne sessile (32 % étaient nécrosées) que chez le chêne pédonculé (8% seulement).

Ainsi, le système racinaire du chêne sessile a beaucoup plus souffert de l'ennoyage que celui du chêne pédonculé. LÉVY, BECKER et GARREAU, (1986) ont également observé que la biomasse racinaire du chêne sessile était plus affectée par l'ennoyage que celle du chêne pédonculé. Le prélèvement en éléments nutritifs nécessaires à la croissance étant dépendant de la faculté d'absorption et de la densité de racines vivantes (BOWEN et NAMBIAR, 1984), il a donc été plus fortement limité chez le chêne sessile. Cela pourrait expliquer que la croissance aérienne soit plus affectée par l'ennoyage chez le chêne sessile. En effet, d'autres travaux ont montré que l'ennoyage pouvait provoquer une diminution significative des teneurs foliaires en azote chez *Picea abies* (LÉVY, 1981), mais également chez *Quercus robur* (COLIN-BELGRAND, DREYER et BIRON, 1991). Cela pourrait s'expliquer soit par un manque d'azote assimilable dans le sol suite à une forte dénitrification due au manque d'oxygène (LÉVY, 1981), soit par une atteinte du système racinaire qui deviendrait inapte à prélever l'azote du sol comme l'on suggéré MEYER *et al* (1986) pour des plants de coton (*Gossypium hirsutum*) soumis à ennoyage. Conformément à cette deuxième hypothèse, DREW (1991) rapporte que l'hypoxie peut provoquer une perte de la sélectivité membranaire lors de l'absorption racinaire, ce qui engendrerait une mauvaise nutrition de la plante. De même, THOMAS, BIRNER et STEUDLE (1993) ont montré que l'anoxie provoquait chez le maïs une diminution irréversible de la perméabilité racinaire, non seulement aux solutés, mais également à l'eau.

2. Après réessuyage du sol (effets à moyen terme de l'ennoyage en absence de sécheresse)

La croissance en hauteur de la troisième pousse a démarré vers le 22 juillet, un mois après la fin de l'ennoyage. Or pour les deux espèces, elle a été plus élevée chez les plants ayant subi un ennoyage total E1C, que dans le témoin CC, de 50 % chez le chêne sessile et de 57 % chez le chêne pédonculé.

Une telle augmentation de croissance semble contradictoire avec les niveaux d'assimilation de CO₂ encore inférieurs dans le traitement E1C d'environ 40 % à ceux du témoin, cela pour les deux espèces (mesures réalisées sur les feuilles matures de la deuxième pousse). Comment expliquer ce résultat ?

GARDINER et HODGES (1996) ont également observé une augmentation du diamètre pendant l'ennoyage chez des plants de *Quercus lyrata* et *Quercus laurifolia*, espèces réputées tolérantes à l'hypoxie. Ces auteurs ont attribué cette augmentation à une hypertrophie de la tige. Cependant cette hypothèse n'est pas envisageable pour expliquer l'augmentation de la croissance en hauteur qui suit l'ennoyage. Parmi les autres hypothèses envisageables, une relocalisation des réserves carbonées pourrait expliquer ce phénomène, d'autant plus que les plants sont relativement grands après quatre années passées en conditions non limitantes et donc bien pourvus en sucre de réserves. Enfin, il est possible qu'un arrosage insuffisant dans le traitement témoin CC ait occasionné une légère sécheresse, suffisante pour limiter la croissance en hauteur de la troisième pousse. Dans l'hypothèse où cette sécheresse a eu lieu, elle aura été moins forte dans les traitements E1C et E2C par rapport au témoin CC, comme nous l'avons constaté pour les traitements E1S et E2S par rapport à CS. Nous avons déjà montré sur le dispositif de Sierck qu'une sécheresse de très faible intensité suffisait effectivement pour réduire la croissance des plants (DURAND, 1992). Cette "amélioration" de la croissance constatée dans les traitements E1C et E2C par rapport au témoin CC serait alors un artefact. Elle doit donc être considérée avec beaucoup de prudence.

3. Réaction à la sécheresse seule

Pendant la sécheresse, l'élongation de la troisième pousse des plants ayant poussé a été autant affectée chez le chêne sessile que chez le chêne pédonculé (respectivement -74% et -73% dans le traitement CS par rapport au témoin CC). Par contre, le pourcentage de plants ayant réalisé une troisième pousse a été plus fortement réduit par la sécheresse chez le chêne pédonculé (de 4 fois) que chez le chêne sessile (de 2,7 fois). La résultante de ces deux résultats est donc légèrement en faveur du chêne sessile : la croissance de la troisième pousse (calculée cette fois sur l'ensemble des plants) a été plus fortement réduite chez le chêne pédonculé (-95%) que chez le chêne sessile (-88%). Cette tendance en faveur du chêne sessile a été confirmée sur la croissance annuelle en diamètre, à nouveau plus fortement réduite chez le chêne pédonculé (+25%) que chez le chêne sessile (-12%).

Ces résultats vont dans le même sens que ceux de VIVIN, AUSSENAC et LÉVY (1993) : au cours d'une phase de dessèchement du sol, l'élongation en hauteur diminue brutalement chez le chêne pédonculé pour une intensité de -0,6 MPa. Chez le chêne sessile cela se produit pour une intensité plus forte, de -0,9 MPa. De plus, selon ces mêmes auteurs, pour des potentiels hydriques de sol de plus de -3,6 MPa et allant

jusque - 5,0 MPa, la mortalité était plus importante chez le chêne pédonculé (18%) que chez le chêne sessile (5,6%). Cette sensibilité plus forte du chêne pédonculé à des sécheresses de fortes intensités pourrait s'expliquer par une sensibilité à la cavitation plus importante que chez le chêne sessile (COCHARD *et al*, 1992) : 50 % des pousses de un an avaient cavité chez le chêne pédonculé lorsque leur potentiel hydrique atteignait -2,7 MPa. Cela n'avait lieu chez le chêne sessile qu'à - 3,3 MPa.

Dans notre cas, les potentiels hydriques du sol étaient toujours supérieurs ou égaux à -3,2 MPa et aucune mortalité n'a été constatée lors de l'expérimentation, ni lors de l'année qui a suivi, tous les arbres ayant débourré. La diminution de la conductance stomatique (gws) et de la photosynthèse (A) en réaction à la sécheresse a été similaire pour les deux espèces, comme l'avaient constaté VIVIN, AUSSENAC et LÉVY (1993).

4. Influence de l'ennoyage sur la réponse à la sécheresse

Tout d'abord, il faut rappeler que la sécheresse a été la plus forte dans le traitement CS (sécheresse seule), puis moins forte dans le traitement E2S (sécheresse précédée d'un ennoyage partiel) et encore moins forte dans le traitement E1S (sécheresse précédée d'un ennoyage total), comme le montrent les résultats d'humidité volumique et de potentiel hydrique du sol. Cela serait dû aux trois effets suivants de l'ennoyage sur les plants, effets qui mènent tous à un prélèvement de l'eau du sol moins important :

- croissance en hauteur réduite, d'où surface foliaire et donc transpiration réduite,
- conductance stomatique plus faible, d'où transpiration plus faible,
- nombre de racines plus faible, d'où prélèvement d'eau moindre.

Par ailleurs, il est également probable que la nappe ait tassé le sol. Cela réduirait la porosité de gravitation, mais augmenterait la porosité de capillarité, aboutissant à une meilleure rétention d'eau donc à un dessèchement moins rapide du sol.

Pendant la période où la sécheresse a été appliquée, la capacité de croissance en hauteur a été estimée par l'élongation de la troisième pousse des plants ayant effectivement poussé. En absence de sécheresse, elle a été très voisine chez les deux espèces (24 cm chez le chêne pédonculé et 26,6 cm chez le chêne sessile). Il en a été de même pendant la sécheresse seule (traitement CS) : 6,8 cm chez le chêne pédonculé et 7 cm chez le chêne sessile. Par contre, pendant la sécheresse précédée d'un ennoyage total, la capacité de croissance a été plus faible chez le chêne sessile que chez le chêne pédonculé : 10 cm chez le chêne sessile contre 16 cm chez le chêne pédonculé.

De même, la capacité d'émettre une troisième pousse (estimée par le pourcentage de plants ayant réalisé la troisième pousse) a été plus réduite chez le chêne sessile que chez le chêne pédonculé dans le cas de la sécheresse précédée d'un ennoyage total (seulement 30 % des sessiles ont débourré contre 58 % chez le chêne pédonculé), alors que c'était l'inverse lors d'une sécheresse seule (30 % chez le chêne sessile contre 15 % chez le chêne pédonculé).

Ces deux résultats vont dans le même sens. En effet, d'une part la croissance du chêne sessile a été autant affectée par la sécheresse seule que par la sécheresse précédée d'un ennoyage total. D'autre part la croissance du chêne pédonculé a été nettement moins affectée par la sécheresse précédée d'un ennoyage total. Cela semble logique pour le chêne pédonculé puisque la sécheresse a été moins forte

lorsqu'elle était précédée d'un ennoyage, comme le montrent les valeurs d'humidité volumique et de potentiel hydrique du sol. Par contre le chêne sessile n'a pas profité de cette atténuation de la sécheresse due à l'ennoyage : chez cette espèce, la mortalité des racines fines due à l'ennoyage a été quatre fois plus importante que chez le chêne pédonculé après l'ennoyage. Le chêne sessile a alors dû faire face à la sécheresse avec un système racinaire nettement plus affaibli que celui du chêne pédonculé, donc moins apte à répondre à la demande en eau et en éléments nutritifs nécessaires à la croissance. Concernant la capacité à prélever de l'eau, les valeurs de potentiel de base ont été identiques pour les deux espèces lors de la sécheresse précédée d'un ennoyage total et proches des valeurs de potentiel hydrique du sol. Le chêne sessile n'a donc pas eu plus de difficultés que le chêne pédonculé pour se rééquilibrer avec les réserves en eau du sol pendant la nuit. Cela pourrait s'expliquer du fait qu'il reste tout de même 68% de racines vivantes chez le chêne sessile : cette quantité est certainement suffisante pour permettre au plant de se rééquilibrer avec les réserves en eau du sol après une nuit sans transpiration. Toutefois au cours de la nuit, il est probable que l'équilibre soit atteint plus rapidement chez le chêne pédonculé grâce à un système racinaire en meilleur état. Pour cette même raison, il est également fort probable que l'alimentation en eau au cours de la journée a été plus difficile chez le chêne sessile que chez le chêne pédonculé.

5. Effets cumulés de l'ennoyage et de la sécheresse sur la croissance annuelle des deux espèces

Il est apparu que la diminution de croissance annuelle due à la succession de l'ennoyage total et de la sécheresse a été plus forte chez le chêne sessile que chez le chêne pédonculé pour la hauteur cumulée (-57% dans le traitement E1S par rapport au témoin CC contre -29% chez le pédonculé) et pour le diamètre (-35% chez le sessile contre -21% chez le pédonculé).

Ainsi il apparaît nettement que les effets cumulés de l'ennoyage et de la sécheresse ont été plus néfastes au chêne sessile qu'au chêne pédonculé, alors que l'effet de la sécheresse seule est bien plus néfaste au chêne pédonculé (voir paragraphe 3). Cela s'explique par une plus forte sensibilité du chêne sessile à l'ennoyage. En effet, non seulement le chêne sessile est plus affecté pendant l'hypoxie que le chêne pédonculé selon l'ensemble des critères testés (paragraphe 1), mais en plus les conséquences de l'ennoyage sur la réponse à la sécheresse sont plus néfastes chez le chêne sessile. Notamment le système racinaire a été beaucoup plus dégradé pendant l'ennoyage chez le chêne sessile que chez le chêne pédonculé.

CHAPITRE III

Réponse de l'appareil photosynthétique à l'hypoxie en interaction avec l'intensité lumineuse

I. INTRODUCTION

L'une des réactions les plus précoces à l'ennoyage racinaire est la fermeture des stomates, observée chez de nombreuses espèces dont le chêne sessile et le chêne pédonculé (DREYER, COLIN-BELGRAND et BIRON, 1991 et nos résultats du chapitre II). Comme c'est le cas lors d'une sécheresse édaphique, cette fermeture des stomates limite la photosynthèse du fait d'une entrée réduite de CO₂ atmosphérique dans les feuilles. L'énergie lumineuse incidente n'est alors plus suffisamment dissipée par voie photochimique, mais beaucoup plus sous forme de chaleur, ce qui peut endommager gravement le fonctionnement des photosystèmes II. Ces perturbations sont d'autant plus fortes que l'intensité lumineuse est forte, ce qui est le cas en conditions naturelles. Il a été montré dans le cas d'une sécheresse que des mécanismes efficaces de protection évitent de telles conséquences chez le sessile et le pédonculé (EPRON, DREYER et BREDA, 1992). Cela reste cependant à montrer dans le cas d'un ennoyage racinaire qui contrairement à la sécheresse induit l'accumulation de substances toxiques (notamment l'éthanol issu de la fermentation, voie de substitution pour la production d'ATP dans les cellules racinaires privées d'oxygène) qui pourraient sensibiliser l'appareil photosynthétique et rendre inefficaces ces mécanismes de protection contre l'excès de lumière incidente. Dans ce chapitre, il s'agit donc de vérifier si de fortes intensités lumineuses peuvent accentuer la sensibilité à l'ennoyage, en précisant notamment si les photosystèmes II sont affectés. Pour cela, nous analyserons la réaction à l'ennoyage des deux espèces, d'une part à intensité lumineuse normale et d'autre part à intensité lumineuse atténuée. Les deux espèces seront également comparées avec le chêne rouge : cette espèce, connue pour sa sensibilité à l'ennoyage (BELGRAND, 1983) servira de référence.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. Matériel végétal utilisé

Les trois espèces de chêne sélectionnées pour cette étude sont les suivantes :

le chêne sessile *Quercus petraea* [Matt.] Liebl., provenance de Saint Dizier (Haute Marne, France)

le chêne pédonculé *Quercus robur* (L.), provenance de Manoncourt en Woivre (Meurthe et Moselle, France).

le chêne rouge d'Amérique *Quercus rubra* (L.), provenance de Creutzwald (Moselle, France).

Cette expérience a été réalisée une première fois en 1994, puis répétée en 1995 avec des modifications qui seront précisées dans le paragraphe 3.

2. Protocole réalisé en 1994

L'objectif de ce chapitre III étant d'étudier les éventuelles interactions entre l'ennoyage et l'intensité lumineuse, nous avons placé des semis des trois espèces soit en situation d'ennoyage, soit en absence d'ennoyage (témoins), cela à deux intensités lumineuses : une intensité lumineuse forte et une intensité lumineuse modérée. Les deux facteurs ennoyage et lumière ainsi combinés représentent donc 4 traitements. Le protocole détaillé est présenté ci-dessous.

Le 3 mai 1994, des glands conservés à -1° C ont été écorcés, placés dans l'eau à 20° C saturée en oxygène par bullage (système à aquarium) pendant 24 h, afin d'obtenir une germination homogène. Puis les glands ont été mis à germer dans des pots de 5 litres contenant 2 cm de graviers recouverts de 4 litres d'un sol brun forestier de texture équilibrée limono-argilo-sableuse sans fertilisation (même substrat que pour l'expérimentation en cuve de 1993). L'excès d'arrosage était évacué par un tuyau en plastique de 30 cm de long et de 8 mm de diamètre perçant chaque pot à sa base. Pour chaque espèce 20 pots ont été préparés ainsi, à raison de 3 glands d'une même espèce par pot, et placés dans une serre éclairée naturellement.

Un arrosage automatique par capillaire à raison de 160 ml par pot 2 fois par jour a permis de maintenir le sol à la capacité au champ.

Le 4 juillet, une ombrière (maillage de 1 cm de côté en plastique vert) a été placée au dessus et tout autour de la moitié du dispositif. Les deux traitements ainsi obtenus ont été appelés "Lumière" et "Ombre" et désignés respectivement par les symboles L et O.

Les paramètres microclimatiques de ces traitements (intensité lumineuse, température de l'air, humidité relative, déficit de pression de vapeur d'eau) ont été enregistrés pour chaque plant, lors de belles journées, au moyen du système portable licor 6200, lors des mesures d'échanges gazeux. Le tableau 1 résume ces conditions microclimatiques :

Tableau n°1. Caractéristiques microclimatiques des deux modalités Lumière (L) et Ombre (O).

Les valeurs de ce tableau ont été calculées sur l'ensemble des mesures d'échanges gazeux réalisées sur les trois espèces de chênes lors de cinq journées bien ensoleillées (les 4, 9, 16, et 22 août et le 3 septembre) vers midi solaire (n = 166 pour L et n = 170 pour O).

paramètre climatique	caractéristique par traitement	traitement Lumière (L)	traitement Ombre (O)	test F de comparaison entre L et O
Intensité lumineuse ($\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	moyenne	740	250	p < 0,0001
	écart type	220,5	108,9	
	différence O - L (% rapport à L)	- 64 %		
Température de l'air (°C)	moyenne	29	28,3	p = 0,014
	écart type	2,6	2,6	
Déficit de pression de vapeur d'eau (mbar.bar ⁻¹)	moyenne	20,7	18,73	p = 0,0001
	écart type	3,5	2,6	
	différence O - L (% rapport à L)	- 9,5 %		

Le principal effet de l'ombrière était bien celui désiré : une diminution de 64 % de l'intensité lumineuse.

On observe également :

- une diminution de près de 10 % de la sécheresse de l'air, exprimée ici par le déficit de pression de vapeur d'eau.
- une légère diminution de température de 0,7 °C.

Soulignons le fait que l'intensité lumineuse égale à 740 $\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$ dans le traitement L était déjà limitée de plus de 50 % par rapport à l'intensité lumineuse extérieure.

Le 8 août, un mois après avoir placé l'ombrière, alors que la croissance aérienne des semis était définitivement arrêtée pour les trois espèces (une pousse pour le chêne rouge et deux pousses pour le chêne sessile et le chêne pédonculé), le sol de la moitié des pots a été ennoyé jusqu'en surface dans les deux traitements L et O. Pour cela, l'extrémité du tuyau de drainage des pots concernés a été fixée sur la face extérieure du pot à la même hauteur que la surface du sol. Nous avons ainsi obtenu quatre traitements :

- Ennoyage jusqu'en surface (symbole E) sans ombrière (symbole L pour lumière)
- Ennoyage jusqu'en surface (E) et ombrière (symbole O pour ombre)
- Capacité au champ (symbole C) sans ombrière (L)
- Capacité au champ (C) et ombrière (O)

Les symboles utilisés pour désigner ces traitements sont regroupés dans le tableau suivant :

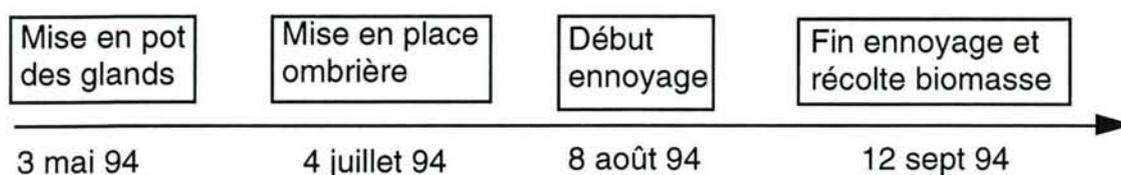
Tableau n°2. Symboles par traitement.

	sans ombrière, soit 100% de la lumière	avec ombrière, soit 36% de la lumière
Ennoyage du sol	LE	OE
Capacité au champ	LC	OC

L'analyse statistique des paramètres microclimatiques (intensité lumineuse, température de l'air, humidité relative, déficit de pression de vapeur d'eau) a montré que pour un traitement considéré les trois espèces de chêne étaient dans des conditions tout à fait comparables.

Le 12 septembre, le sol a été réessuyé après un mois d'ennoyage et les plants récoltés afin de mesurer leur biomasse.

Le déroulement de l'expérimentation a donc été le suivant :



3. Protocole suivi en 1995

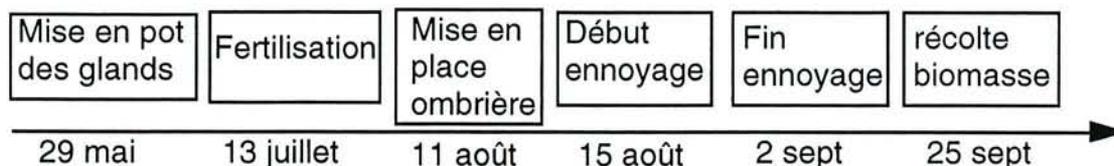
La même expérimentation a été reproduite en 1995 pour compléter les résultats de 1994 en recherchant à améliorer le protocole pour répondre aux questions suivantes :

- 1/ quelle est la vitesse de réaction des espèces à l'ennoyage lors de la première semaine de stress ?
- 2/ obtient-on les mêmes résultats en fertilisant le sol afin d'éliminer le risque de carence minérale ?
- 3/ obtient-on les mêmes résultats en supprimant la période d'adaptation des plants à l'ombre ?
- 4/ le fonctionnement des plants redevient-il normal après l'ennoyage ? Si oui en combien de temps ? Y a-t-il des différences entre espèces ?

Seules les modifications par rapport à 1994 sont présentées ici :

- Le sol a été fertilisé à raison de 15 g de Nutricote par pot (engrais à libération lente, de composition N, P, K ; 13, 13, 13), afin d'éviter une éventuelle carence minérale des plants. En effet, certains des problèmes observés en 94, notamment sur le chêne rouge (teneur en chlorophylle foliaire faible, faible niveau de capacité photosynthétique maximale et d'assimilation de CO₂ pour les plants témoins à capacité au champ) ont pu être liés à une déficience minérale du substrat.
- L'ombrière n'a été placée que 5 jours avant le début de l'ennoyage afin de ne pas laisser le temps au semis de s'acclimater à l'ombre avant l'ennoyage.

- Les mêmes modalités qu'en 1994 ont été reproduites, mais une mesure a été réalisée par jour pendant la première semaine de stress au lieu de une mesure par semaine en 94.
- La durée de l'ennoyage a été écourtée (2 semaines en 95 au lieu de 4 en 94) et après ressuyage du sol, des mesures hebdomadaires ont été réalisées pendant trois semaines, afin de voir la réaction des plants après l'ennoyage.
- Le calendrier suivi en 1995 fut le suivant :



- Enfin, parmi les paramètres présentés dans la chapitre suivant, tous ont été mesurés en 1994, alors qu'en 1995 seuls les biomasses, le potentiel hydrique de base, les échanges gazeux et la teneur en chlorophylle ont été suivis.

4. Paramètres mesurés

4.1. Potentiel hydrique de base des plants

Le principe a été décrit dans le matériel et méthode du chapitre I. Dans cette expérience, le potentiel hydrique du sol est toujours proche de 0 bar (sol ennoyé ou à capacité au champ). Cependant, un ennoyage prolongé peut perturber l'absorption d'eau par les racines et entraîner des difficultés d'alimentation en eau, pouvant conduire à un dessèchement des feuilles. Le potentiel hydrique de base des plants a été mesuré sur cinq à six plants par espèce et par traitement à la fin de la période d'ennoyage et après ressuyage du sol.

4.2. Les échanges gazeux (A et gws)

La technique utilisée et les principes de ces mesures sont décrits au chapitre II, paragraphe 3.6. Une feuille mature bien exposée a été placée dans la chambre transparente de 4144 cm³ de la Licor 6200 pendant 18 secondes, entre 11 et 13 heure solaire lors de journées sans nuage, lorsque l'intensité lumineuse est maximale. La feuille repérée est récoltée en fin d'expérience pour déterminer sa surface par le planimètre (ΔT Area Meter, MK2), gws et A étant exprimés par unité de surface et de temps. Cette mesure a été répétée sur cinq plants choisis au hasard pour chacun des quatre traitements et chacune des trois espèces (soit au total 4x3x5 = 60 mesures d'échanges gazeux).

4.3. La capacité photosynthétique maximale (A max)

4.3.1. Principe

Il s'agit de mesurer le dégagement d'O₂ dû à la photosynthèse, équivalent stoechiométriquement à l'assimilation de CO₂, avec la possibilité d'imposer des concentrations atmosphériques élevées de CO₂. L'utilisation d'un air enrichi en CO₂ permet de forcer le passage du CO₂ à travers les stomates et d'éliminer ce facteur limitant de la photosynthèse. Cette mesure nous permet donc de savoir si le stress subi par les plants

limite la photosynthèse autrement que par une fermeture des stomates. Ces limitations peuvent se situer soit au niveau de la diffusion du CO₂ en phase liquide entre la cavité sous-stomatique et les chloroplastes (résistance mésophyllienne), soit au niveau de la machinerie photosynthétique elle-même (photosystème II, rubisco, ...).

4.3.2. Protocole

Une rondelle foliaire de 10 cm² est prélevée à l'aide d'un emporte pièce, et conditionnée pendant 20 minutes dans une chambre thermostatée (LD2, Hansatech, Grande Bretagne) à une température d'environ 25°C, sous intensité lumineuse saturante (égale à 800 μmol.m⁻².s⁻¹), dans un flux d'air qui permet de maintenir constante la teneur en CO₂ à 5%. Une électrode à oxygène située dans la chambre permet de suivre l'augmentation de pression partielle d'O₂ : le flux d'air est interrompu en fermant les vannes d'entrée et de sortie de la chambre pendant 3 minutes. Entre 4 et 5 répétitions ont été réalisées par traitement et par espèce.

4.4. La teneur foliaire en chlorophylle a et b

Les concentrations foliaire en chlorophylle ont été déterminées selon la méthode de BARNES *et al.* (1992). Une rondelle de 2 cm² est prélevée par individu et mise à l'obscurité dans 5 ml de solvant (diméthylsulphoxide ou DMSO) pendant 180 minutes à 60°C afin d'en extraire toute la chlorophylle. Puis une mesure de densité optique est faite sur le solvant par spectrophotométrie à 648,2 et 664,9 nm permettant de calculer les concentrations foliaires en chlorophylle a et b (en mg par ml de solvant) selon les équations :

$$[\text{Chl a}] = 14,85 A_{664,9} - 5,14 A_{648,2}$$

$$[\text{Chl b}] = 25,48 A_{648,2} - 7,36 A_{664,9}$$

où A est l'absorbance à la longueur d'onde précisée en indice. De 5 à 6 répétitions ont été réalisées par traitement et par espèce.

4.5. La fluorescence

4.5.1. Principe général

La part variable de la fluorescence provient essentiellement des photosystèmes II (PS II), et constitue l'une des quatre voies possibles de dissipation de l'énergie lumineuse reçue par les antennes collectrices des PS II (BUTLER, 1978). En effet, l'excès d'énergie lumineuse qui ne peut pas être utilisé par la photochimie (conversion de l'énergie lumineuse par les chloroplastes en énergie chimique) est normalement dissipé par trois autres voies pour éliminer les risques de dégradation de la machinerie photosynthétique : la dissipation thermique, le transfert d'énergie au photosystème I et la fluorescence. Les mesures de fluorescence nous renseignent en fait sur l'état de fonctionnement de l'appareil photosynthétique au niveau des photosystèmes II, où débute la conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique (ATP et NADPH, H⁺), énergie utilisable par la plante pour fixer le CO₂ et permettre la synthèse de triose phosphate.

4.5.2. Principe de la mesure de l'efficacité photochimique du photosystème II (Fv/Fm et ΔF/Fm')

C'est le nombre d'électrons transférés depuis la chlorophylle a, par photon reçu (de longueur d'onde 680 nm). C'est donc le rendement quantique de la photochimie qui a été mesurée in situ à deux moments de la journée.

a/ En fin de nuit sur des feuilles adaptées à l'obscurité

La mesure consiste à envoyer sur la feuille une lumière de faible intensité qui stimule la fluorescence (niveau de base Fo). Puis un flash saturant va réduire brutalement tous les accepteurs primaires de la chaîne de transfert d'électron. L'énergie ainsi reçue en excès va être dissipée par voie thermique et par la fluorescence qui atteint un maximum (Fm) tout de suite après l'éclair. Le rapport de la fluorescence variable sur la fluorescence maximale est une estimation du rendement photochimique optimal du photosystème II

(GENTY, BRIANTAIS, BAKER, 1989) :
$$\frac{Fv}{Fm} = \frac{Fm - Fo}{Fm} = \Phi_p$$

b/ En fin d'après-midi, après les mesures d'échanges gazeux

Les feuilles étant éclairées par la lumière du jour, une partie des accepteurs primaires des photosystèmes II sont réduits (centres fermés), et la fluorescence est à un niveau stable F. Un flash saturant va réduire transitoirement tous les accepteurs primaires encore oxydés (fermer tous les centres ouverts), bloquer transitoirement la photochimie et induire un nouveau pic de fluorescence Fm', plus faible que Fm. Puis le pool d'accepteurs primaires oxydés est reconstitué progressivement avec le redémarrage de la photochimie et F atteint de nouveau la valeur stable d'avant mesure F.

La différence Fm - Fm' représente la part de l'énergie d'excitation dissipée par voie thermique. Le niveau de cette forme de dissipation en cours au moment de la mesure n'est pas modifié par le flash saturant surimposé à la lumière du jour. Cette atténuation de fluorescence, due à la dissipation de l'énergie d'excitation par voie thermique et rapportée à la fluorescence maximale Fm' est appelée quenching non-photochimique (qN) :

$$q_N = \frac{Fm - Fm'}{Fm'}$$

En cours de journée, alors que les feuilles sont éclairées, l'efficacité photochimique du photosystème II, selon GENTY, BRIANTAIS, BAKER, (1989) se calcul par :

$$\frac{\Delta F}{Fm'} = \frac{Fm' - F}{Fm'} = \Phi_{II}$$

ΔF/Fm' dépend en fait de deux paramètres : ΔF/Fm' = qp x Φp où :

- qp est le quenching photochimique, qui est une estimation de la fraction de centres ouverts,
- et où Φp représente l'efficacité photochimique des centres ouverts.

Remarquons qu'en fin de nuit, lorsque tous les centres réactionnels sont ouverts, Φp = Fv/Fm.

4.5.3. Description du système portable PAM 2000

Les mesures de fluorescence ont été faites à partir du système portable PAM 2000 qui permet des mesures rapides et non destructives. Cet appareil est composé principalement des éléments suivants :

- plusieurs sources permettant d'émettre des signaux excitant la fluorescence à une fréquence spécifique.
- une fibre optique (2010-F) est reliée à l'ensemble de ces sources et envoie les signaux sur la feuille. Elle est fixée à une distance toujours constante de la feuille grâce à une pince.
- une photodiode sensible à des signaux lumineux d'intensité très variée (facteur 10^9 entre minimum et maximum), capte la lumière émise par fluorescence.
- un système très sélectif d'amplification des signaux réémis par la diode permet de restituer le signal de fluorescence.

A l'obscurité, pour les mesures de F_v/F_m l'appareil émet une lumière modulée de faible intensité (moins de $1 \mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$) d'une longueur d'onde de 635 nm, afin d'obtenir F_o . F_m est obtenu par un flash saturant de lumière blanche d'intensité supérieur à $4000 \mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$ d'une durée de 0,8 s, émis par la lampe halogène.

Sous la lumière du jour, les mesures sont rendues possibles précisément grâce à la lumière modulée, dont les caractéristiques permettent de restituer le signal de fluorescence bien qu'il soit très faible par rapport à la lumière du jour. Pour ces mesures faites l'après-midi à la lumière du jour ($\Delta F/F_m'$ et q_N) les valeurs de l'intensité lumineuse naturelle étaient les suivantes :

Tableau 3. Intensité lumineuse naturelle pendant les mesures de fluorescence faites l'après-midi en 1994.

	jour julien	Date	Intensité lumineuse ($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$) +/- erreur standard	
Lumière	220	9/08	127	28
	221	11/08	46	19
	230	18/08	70	5
	236	24/08	80	8
	243	31/08	71	4
Ombre	220	9/08	32	7
	221	11/08	8	1
	230	18/08	21	1
	236	24/08	15	3
	243	31/08	14	2

L'intensité lumineuse était faible y compris dans la modalité lumière.

4.5.4. Protocole

Nous avons utilisé les cinq feuilles par traitement et par espèce ayant servi aux mesures de A et de gws. En fin de nuit, mais encore à l'obscurité complète, les mesures de F_v/f_m ont été réalisées sur ces cinq feuilles.

Les mesures de $\Delta F/F_m'$ ont été réalisées sur les mêmes feuilles, en fin d'après midi, après les mesures d'échanges gazeux.

4.6. Biomasses et surfaces foliaires

En fin d'expérience les plants ont été prélevés, placés 48 heures à l'étuve à 105°C, afin de mesurer les biomasses des différentes parties :

- pour la partie aérienne, les tiges et les feuilles. Concernant ces dernières, leur surface a été également mesurée avec le planimètre ΔT Area Meter MK2, juste après récolte, avant séchage.
- pour la partie racinaire, les pivots et le reste des racines (racines fines, de diamètre inférieur à 1 mm) après nettoyage au jet au dessus d'un tamis. Il est important de signaler que toutes les racines fines, mortes ou vivantes, mises en place avant ou pendant le stress ont été récoltées et pesées ensemble. Comme il est peu probable que les racines détruites par l'ennoyage aient été dégradées pendant l'hypoxie, leur poids a donc été inclus dans la biomasse finale au même titre que les vivantes. Il est donc évident que toute diminution de biomasse des racines fines qui a pu être observée lors de cet essai a été due à une limitation de la croissance racinaire et non pas à une destruction de racines déjà en place avant l'ennoyage. Nous en tiendrons compte pour interpréter nos résultats.

Par ailleurs, pour estimer l'état du système racinaire après l'ennoyage, nous avons mesuré la fraction de pivot détruite : a été considérée comme détruite, toute partie du pivot qui était pourrie du cortex à la zone cambiale. Les racines adventices de ces zones pourries étaient elles-mêmes entièrement nécrosées. La partie de pivot nécrosée était toujours la plus profonde par rapport à la surface du sol, alors que la partie proche de la surface présentait peu voire aucune trace de nécrose et des racines adventices saines, également non nécrosées. Le rapport de la longueur de pivot nécrosée sur la longueur totale de pivot est une estimation de la fraction de système racinaire restée fonctionnelle après ennoyage. Cette observation a été réalisée en 1995 uniquement.

Tableau n°4. Paramètres suivis lors de l'expérimentation en serre en 1994 et en 1995.

Les symboles + indiquent les mesures faites en 94 et en 95 ; la dernière colonne indique le nombre d'individus mesurés.

paramètre	94	95	symbole	unité	fréquence	répétitions
potentiel hydrique de base	+	+	Ψ_b	MPa	fin d'expérience	5
conductance stomatique	+	+	gws	$\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$	1 à 3 /semaine	5
assimilation de CO ₂	+	+	A	$\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$	1 à 3 /semaine	5
capacité photosynthétique	+		A max	$\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$	fin d'expérience	5
teneur en chlorophylle	+	+		mg.dm^{-2}	1 /semaine	5
fluorescence	+		Fv/Fm, $\Delta F/Fm'$, qN et qp		3 /semaine	5
biomasses	+	+		g	fin d'expérience	5 ou 15*
fraction de pivot vivante		+		cm.cm^{-1}	fin d'expérience	15
surface foliaire	+	+	S	cm^2	fin d'expérience	5 ou 15*

* Les pesées ont été réalisées par pots en 1994* (5 pots de trois plants soit 15 plants au total) soit cinq répétitions et par individu en 1995 soit quinze répétitions.

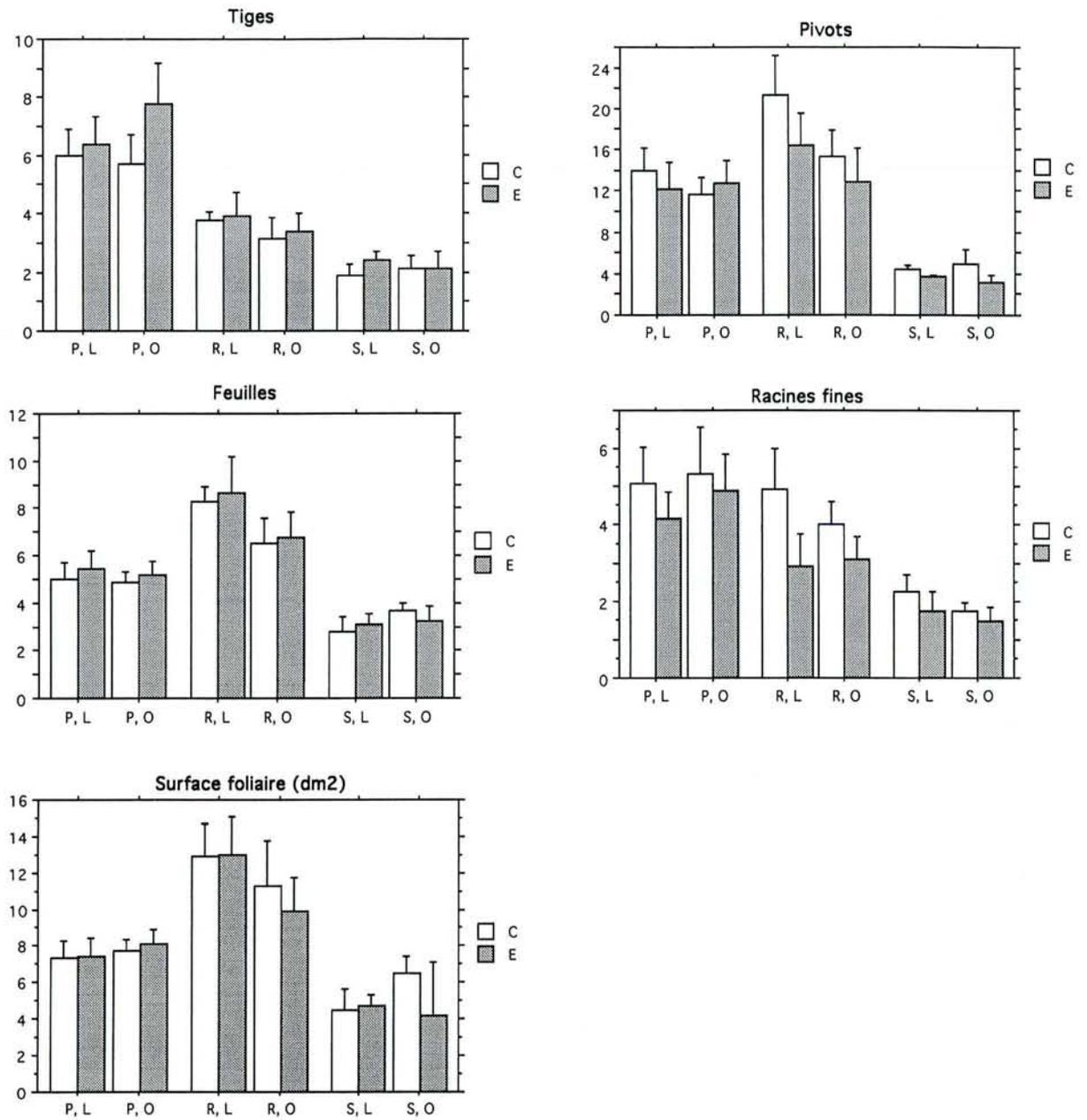


Figure 1. Biomasses aériennes et racinaires (en g / pot, chaque pot contenant trois individus) et surface foliaire (en dm² par pot). Chaque rectangle représente la moyenne de 3 pots. Les barres d'erreur sont les erreurs standards.
P = pédonculé, R = rouge, S = sessile
L = pleine lumière, O = ombre.

III. RÉSULTATS

1^{ère} partie (expérimentation de 1994)

1. Biomasses (figure 1)

1.1 Biomasses de la partie aérienne

- Effets de l'ennoyage.

La croissance en hauteur et la croissance foliaire étaient terminées quand le stress a commencé, ce qui explique qu'il n'y ait pas eu d'effet négatif de l'ennoyage sur la biomasse aérienne, quelle que soit l'espèce. L'ennoyage semble même avoir eu un léger effet positif sur la biomasse des tiges du chêne pédonculé.

- Effets de la lumière.

La diminution de 64% de l'intensité lumineuse a provoqué une diminution de 20% de la croissance foliaire chez le chêne rouge uniquement.

En revanche aucun effet n'a été visible chez le chêne pédonculé et le chêne sessile.

1.2 Biomasses racinaires

- Effets de l'ennoyage.

Une tendance à une diminution de la biomasse de racines fines a été observée chez les individus des trois espèces ayant subi l'ennoyage.

Chez le chêne pédonculé, l'hypoxie n'a pas significativement limité la production de biomasse racinaire, qu'il s'agisse du pivot ou des racines fines.

Chez le sessile, l'ennoyage n'a pas non plus eu d'effet significatif sur la biomasse de ses racines fines. En revanche, la biomasse de son pivot a été significativement affectée.

Le chêne rouge a été nettement plus sensible que les deux espèces précédentes puisque tout son système racinaire a été significativement affecté par l'ennoyage.

- Effets de la lumière.

Le seul effet significatif a été observé chez le chêne rouge : le développement du pivot a été limité à l'ombre. Il semble que les effets négatifs de l'ennoyage sur la biomasse racinaire du chêne rouge aient été moins forts à l'ombre. Cependant cette interaction entre la lumière et l'ennoyage n'a été significative pour aucune espèce, quelle que soit la partie racinaire considérée.

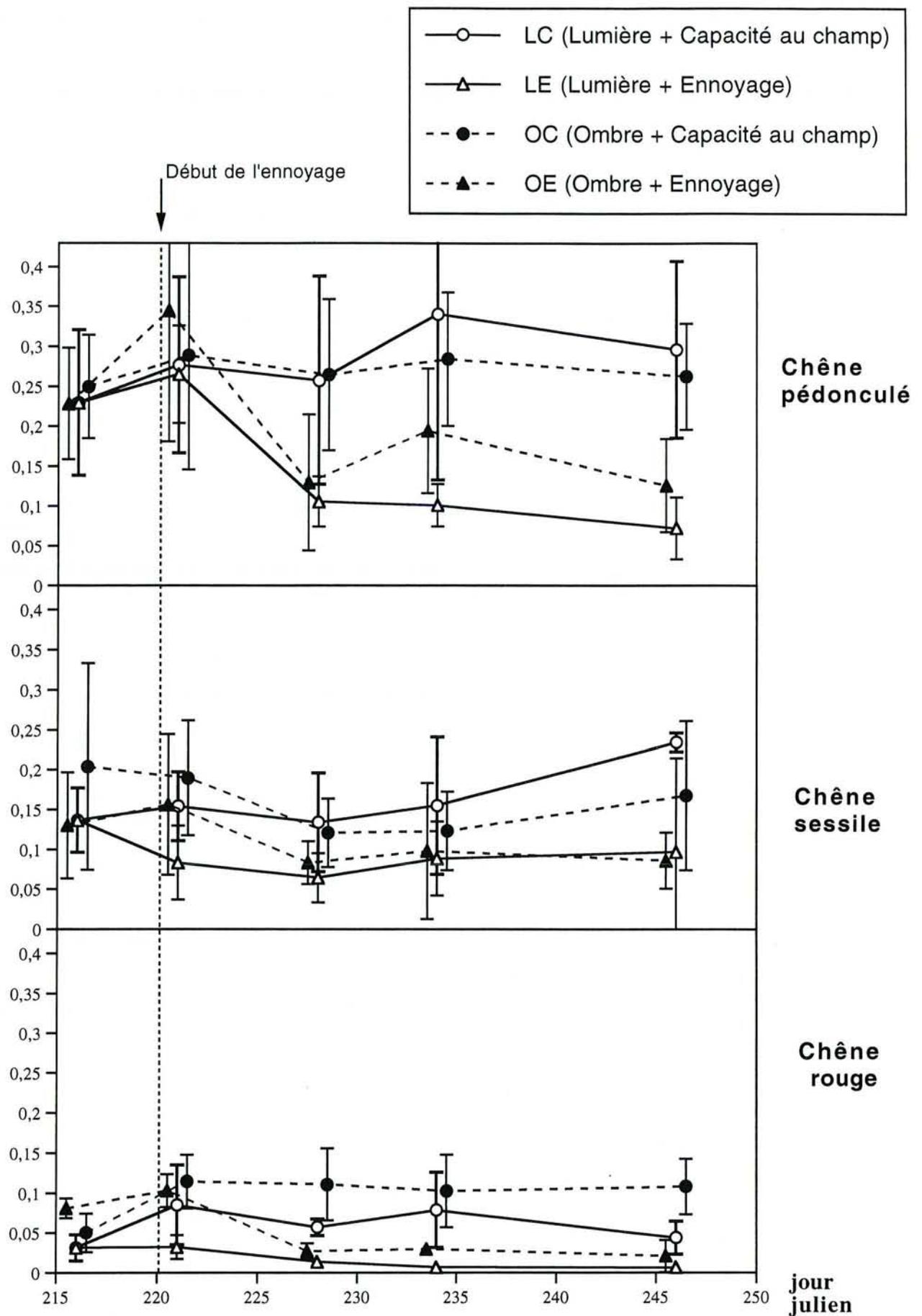


Figure 2. Evolution de la conductance stomatique g_{ws} ($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Chaque point représente la moyenne de 5 mesures, les barres d'erreur étant les écarts types.

Le tableau 5 résume par espèce le niveau de signification des effets observés sur les biomasses aériennes et racinaires.

Tableau n° 5. Effets des traitements et de leur interaction sur la biomasse des semis.

Les chiffres résultent d'une analyse de variance faite pour chaque espèce sur les deux facteurs ennoyage et lumière. Ils indiquent le degré de signification de l'effet de l'ennoyage, de la lumière et de l'interaction des deux. Un effet traitement significatif est signalé par * au seuil de 5%, par** au seuil de 1%, et par*** à un seuil <1‰.

Espèce	Traitement	Biomasse feuilles	Biomasse tiges	Biomasse pivots	Biomasse racines fines
Pédunculé	Ennoyage	0,20	0,02 *	0,76	0,12
	Lumière	0,45	0,27	0,40	0,25
	Interaction	0,78	0,09	0,16	0,55
Sessile	Ennoyage	0,82	0,21	0,005 **	0,07
	Lumière	0,07	0,95	0,81	0,08
	Interaction	0,16	0,22	0,17	0,52
Rouge	Ennoyage	0,59	0,50	0,02 *	0,0005 ***
	Lumière	0,002 **	0,07	0,004 **	0,30
	Interaction	0,93	0,89	0,42	0,13

2. Relations hydriques

2.1 Potentiel hydrique de base (Ψ_{wb})

Après 10 jours d'ennoyage, le 18 août, le potentiel de base des plants était compris entre -0,15 et -0,25 MPa, quels que soient l'espèce et le traitement considérés : les plants ennoyés, toujours en mesure de rééquilibrer leur potentiel avec celui du sol ne subissaient donc pas de contrainte hydrique à cette date. Par contre le 7 septembre, en fin d'expérience et après un mois de stress, les semis de chêne rouge ennoyés en pleine lumière avaient un potentiel de base de -0,4 MPa alors que celui des témoins était toujours proche de -0,15 MPa : il devenait difficile pour ces plants ennoyés de rééquilibrer leur potentiel avec celui du sol pourtant égal à 0 MPa (ennoyage jusqu'en surface). Chez le sessile comme chez le pédunculé, aucune contrainte hydrique n'a été ressentie durant toute cette expérimentation.

2.2 Conductance stomatique pour la vapeur d'eau (gws)(figure 2 et 3)

La figure 2 montre l'évolution de gws pour les trois espèces.

Lors de la première journée de mesure (jour 216), aucune différence n'était visible entre les traitements quelle que soit l'espèce, l'ennoyage n'ayant pas encore été appliqué.

Par contre, lors du jour 221, soit 24 heures seulement après le début du stress, un effet de l'ennoyage était déjà visible chez le chêne sessile et chez le chêne rouge : en pleine lumière, les valeurs de gws étaient plus faibles pour les plants ennoyés que pour les témoins, traduisant une fermeture des stomates. A l'ombre cet

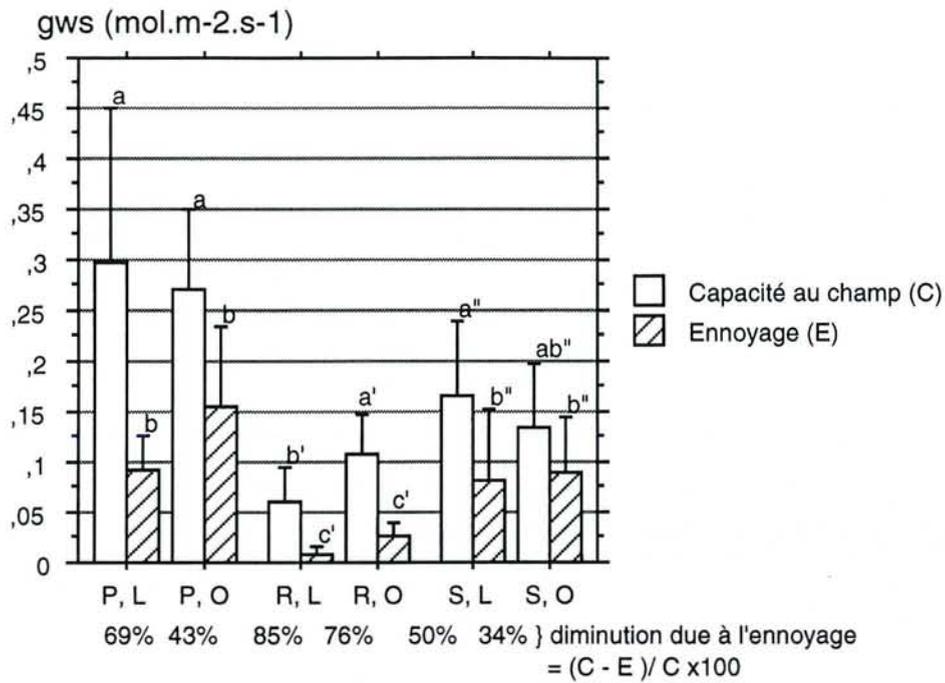


Figure 3. Conductance stomatique moyenne des jours 227, 234 et 247. Chaque rectangle représente la moyenne de 15 valeurs environ. Les barres d'erreurs représentent les écarts types. Les lettres a, b, c résultent d'une comparaison deux à deux des quatre modalités, réalisée séparément pour chaque espèce (test de Bonferroni). P = pédunculé ; R = rouge ; S = sessile. L = lumière ; O = ombre.

effet n'était pas encore observé. Le chêne pédonculé a réagi plus tard à l'ennoyage que les deux autres espèces : aucun effet n'était visible à cette date y compris en pleine lumière.

Lors de la troisième journée de mesure (jour 227), la fermeture des stomates a été observée chez les plants ennoyés des trois espèces, y compris à l'ombre. La fermeture des stomates en réaction à l'ennoyage s'est donc produite entre 24 h et 7 jours après le début du stress (entre le jour 222 et le jour 227).

Après 7 jours d'hypoxie, du jour 227 au jour 246, les valeurs de gws des plants ennoyés sont restées stables pour les trois espèces jusqu'à la fin du stress. Chez le pédonculé, ces valeurs de gws se sont stabilisées vers 0,15 et 0,1 mol.m-2.s-1 respectivement pour les traitements OE et LE. De même chez le chêne sessile, les valeurs de gws des plants ennoyés se sont stabilisé vers 0,08 mol.m-2.s-1 en pleine lumière et vers 0,1 mol.m-2.s-1 à l'ombre. Ainsi chez ces deux espèces, gws s'est stabilisé à des valeurs permettant encore l'entrée du CO₂ dans les feuilles, et cela malgré 3 semaines d'ennoyage. Par contre, chez le chêne rouge, la fermeture des stomates a été presque totale, puisque gws s'est stabilisé vers 0,01 et 0,02 mol.m-2.s-1, respectivement pour les traitement LE et OE.

Par ailleurs il y a également eu un effet limitant de la lumière sur gws chez, cela uniquement le chêne rouge : en absence d'ennoyage les stomates étaient nettement moins ouverts en pleine lumière qu'à l'ombre, ce qui met en évidence un dysfonctionnement des plants témoins (LC) qui pourrait être dû à des difficultés d'expérimentation (glands semés tardivement et/ou substrat de composition minérale limitante).

Pour chaque espèce, les valeurs de gws n'ont pas différencié significativement entre les trois dernières journées de mesures confirmant la relativement bonne stabilité de gws lors des 20 derniers jours d'ennoyage (jour 227 à 247). Nous avons donc regroupé l'ensemble des mesures de gws de ces trois journées pour analyser par espèce l'effet des traitements. Les résultats de cette analyse sont présentés dans le tableau ci-dessous : qui donne le degré de signification de l'effet des traitements :

Tableau 6. Effet des traitements et de leur interaction sur la conductance stomatique pour la vapeur d'eau (gws).

Les valeurs résultent de l'analyse de variance par espèce sur gws. La troisième colonne indique le degré de signification de l'effet des traitements. Un effet traitement significatif est signalé par * au seuil de 5%, par** au seuil de 1%, et par*** à un seuil <1‰.

Espèce	Traitement	Degré de signification
Pédonculé	Ennoyage	< 0,0001 ***
	Lumière	0,42
	Interaction	0,043 *
Sessile	Ennoyage	< 0,0001 ***
	Lumière	0,46
	Interaction	0,24
Rouge	Ennoyage	< 0,0001 ***
	Lumière	< 0,0001 ***
	Interaction	0,02 *

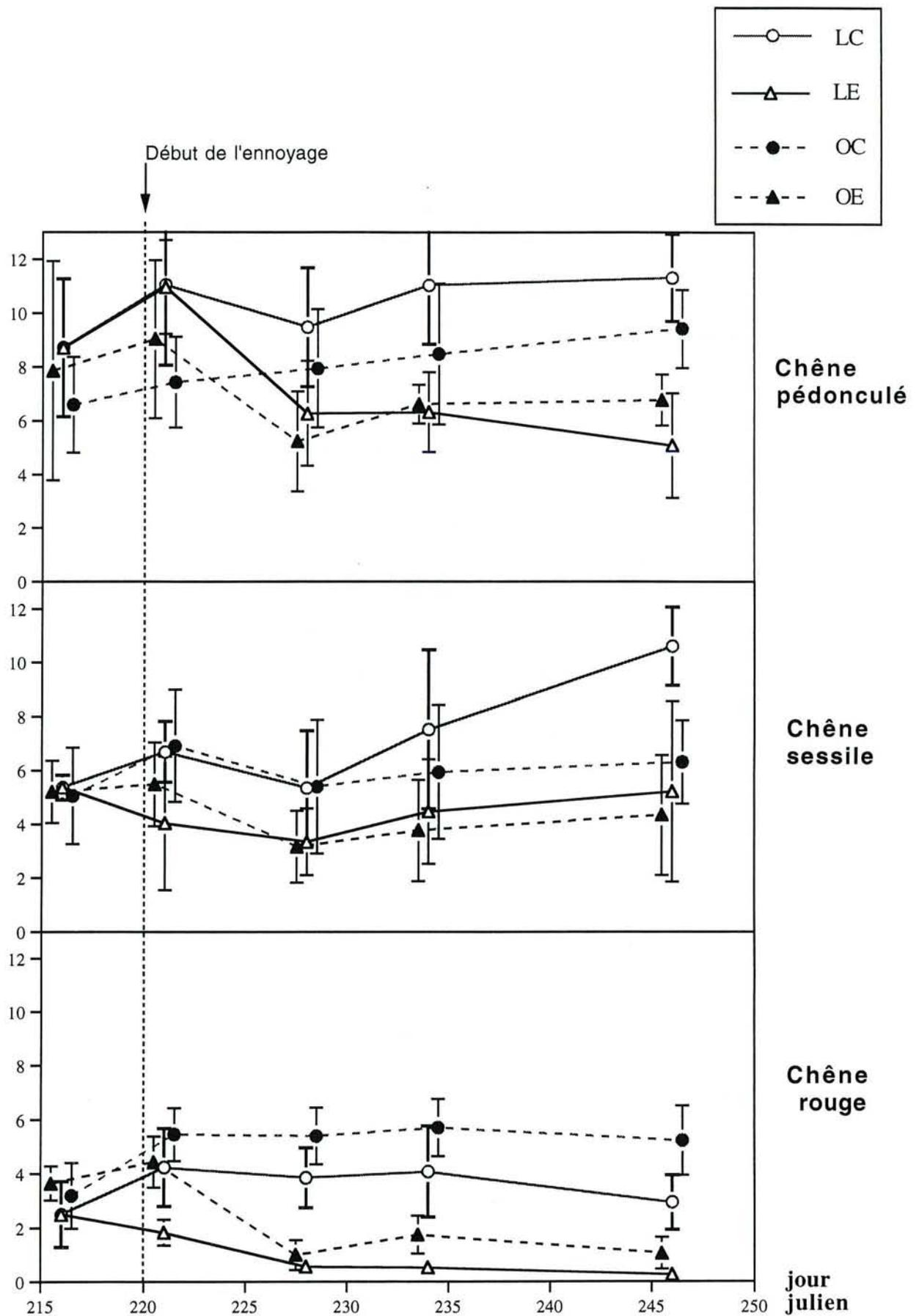


Figure 4. Evolution de l'assimilation nette de CO₂ (en $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Chaque point représente la moyenne de 5 valeurs . Les barres représentent les écarts types.

L'analyse confirme que les trois espèces ont réagi fortement à l'ennoyage par une fermeture des stomates (effet très hautement significatif).

Pour le pédonculé, et le rouge l'interaction ennoyage+lumière est significative : l'ennoyage est ressenti plus fortement à la lumière qu'à l'ombre pour ces deux espèces ce qui n'est pas le cas pour le sessile. Ceci apparaît clairement sur la figure 3.

Le chêne rouge est l'espèce la plus sensible à l'ennoyage. Cette sensibilité est accrue à la lumière (interaction "ennoyage+lumière" significative) : les diminutions de gws dues à l'ennoyage sont de 85% pour LE par rapport à LC et de 76 % pour OE par rapport à OC.

Le chêne pédonculé réagit nettement moins violemment à l'hypoxie, mais la diminution de gws est tout de même importante et est aussi accentuée à la lumière (interaction "ennoyage+lumière" significative).

Enfin, le chêne sessile est l'espèce qui subit la moins forte diminution de gws lorsque ses racines sont ennoyées.

Voyons maintenant si ces différences de comportement entre les espèces sont les mêmes pour l'assimilation de CO₂, sachant que la fermeture des stomates limite la diffusion du CO₂ vers les sites de carboxylation.

3. Photosynthèse

3.1. Assimilation nette de CO₂

La figure 4 montre l'évolution de A au cours de l'ennoyage. Pour les trois espèces, elle est comparable à celle de gws (figure 2) : le degré d'ouverture des stomates mesuré par gws explique bien, au moins en partie, les niveaux de photosynthèse mesurés.

L'analyse statistique est reproduite de la même façon que pour gws en regroupant les données des trois dernières journées de mesure. Les résultats sont les suivants :

Tableau 7. Effet des traitements et de leur interaction sur la photosynthèse (A).

Les valeurs résultent de l'analyse de variance réalisée par espèce sur A. La troisième colonne indique le degré de signification de l'effet des traitements. Un effet traitement significatif est signalé par * au seuil de 5%, par** au seuil de 1%, et par*** à un seuil <1‰.

Espèce	Traitement	Degré de signification
Pédonculé	Ennoyage	< 0,0001 ***
	Lumière	0,068
	Interaction	0,012 *
Sessile	Ennoyage	< 0,0001 ***
	Lumière	0,053
	Interaction	0,38
Rouge	Ennoyage	< 0,0001 ***
	Lumière	< 0,0001 ***
	Interaction	0,015 *

A ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)

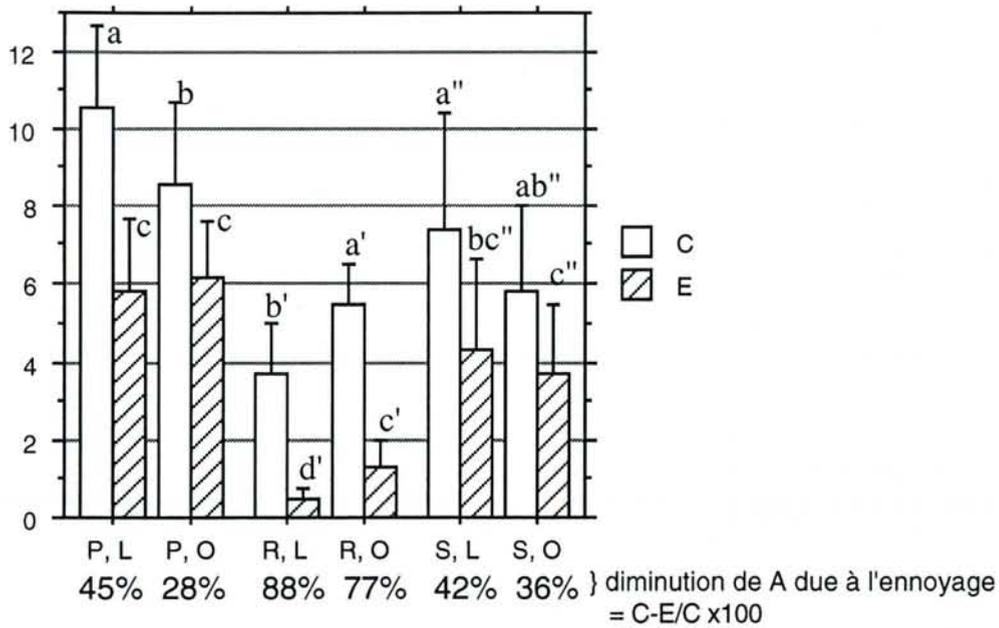


Figure 5. Assimilation nette de CO₂ moyenne lors des trois jours 227, 234 et 247.

Les lettres a,b,c résultent d'une comparaison deux à deux des quatre modalités, réalisée séparément pour chaque espèce (test de Bonferroni).

P = pédonculé ; R = rouge ; S = sessile.

L = lumière ; O = ombre.

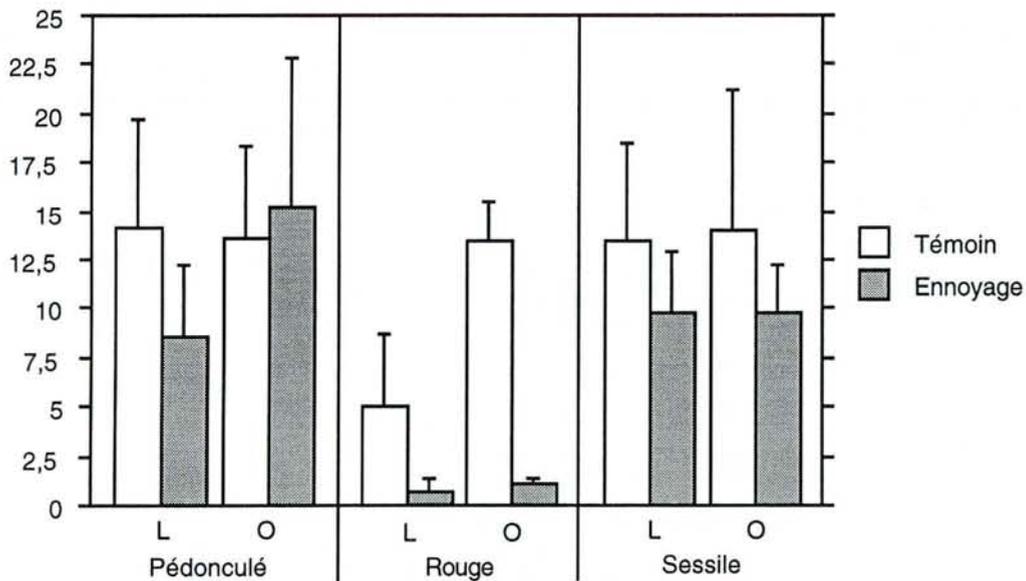


Figure 6. Capacité maximale de photosynthèse (A_{max} en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$).

Moyennes calculées sur 3 à 6 valeurs. Barres d'erreur = erreur standard.

L = intensité lumineuse forte et O = ombre.

Le chêne pédonculé en réaction à la fermeture des stomates provoquée par l'ennoyage voit sa photosynthèse diminuer de 45% entre le témoin LC et le traitement LE (figure 5). Cette diminution est atténuée à l'ombre (interaction significative entre les deux facteurs ennoyage et lumière).

Le chêne sessile subit une diminution de A comparable à celle du pédonculé (diminution de 42% de LC à LE), mais sa sensibilité à l'ennoyage n'est pas accentuée à la lumière, ce qui confirme l'observation faite pour gws.

Le chêne rouge est l'espèce qui subit le plus fortement l'ennoyage : la photosynthèse des plants du traitement LE chute de plus de 88 % par rapport au témoin LC. Comme pour le pédonculé, l'effet négatif de l'ennoyage est accentué à la lumière (interaction significative ; tableau 7).

Pour cette espèce, la lumière a un effet négatif sur A, très significatif, comme c'est le cas pour gws.

3.2. Capacité photosynthétique maximale (A max.) (figure 6)

Pour le chêne pédonculé comme pour le sessile, l'ennoyage n'a aucun effet significatif sur les capacités intrinsèques de l'appareil photosynthétique à assimiler le CO₂. La limitation de A notée précédemment semble donc essentiellement due à une fermeture des stomates.

En revanche, pour le chêne rouge l'analyse de variance indique une interaction très hautement significative entre les deux facteurs ennoyage et lumière. Une deuxième analyse de variance sur les combinaisons entre ces deux facteurs donne le classement suivant par ordre décroissant de A_{max} :

$$OCA > LC^b \geq OE^{bc} \geq LE^c$$

Il apparaît que l'ennoyage a fortement affecté l'appareil photosynthétique du chêne rouge qui est donc nettement plus sensible à l'ennoyage que les deux autres chênes. On retrouve ici le fait que la photosynthèse est nettement supérieure pour les plants à l'ombre que pour les plants en pleine lumière, alors que ce n'est pas le cas pour les deux autres espèces.

4. Teneur foliaire en chlorophylle ;(figure 7)

Concernant la validité des valeurs obtenues, notons que pour le sessile et le pédonculé, on a observé des valeurs proches de 4,5 mg.dm⁻² pour les témoins LC, comparables à celles observées habituellement par d'autres auteurs (DREYER, 1994). Ce n'était pas le cas pour les plants témoins de chêne rouge qui ont affiché des valeurs assez faibles de 2 mg.dm⁻² (au lieu de 4 mg.dm⁻² obtenu en 1995), à rapprocher des faibles niveaux d'assimilation de CO₂ et de capacité photosynthétique observés chez ces mêmes plants témoins.

D'après la figure 7, on constate qu'il n'y a pas eu de nette diminution des concentrations en chlorophylle au cours du stress, cela quelle que soit l'espèce. Toutefois les valeurs obtenues pour les plants ennoyés semblent plus faibles, notamment en pleine lumière pour le chêne sessile.

L'effet le plus évident fut celui de l'intensité lumineuse : les plants placés à l'ombre un mois avant le début de l'ennoyage ont eu des feuilles nettement plus riches en chlorophylle quelle que soit l'espèce.

Le tableau 8 résume les résultats des analyses de variance réalisées en regroupant l'ensemble des mesures des trois dernières journées (231, 245 et 250).

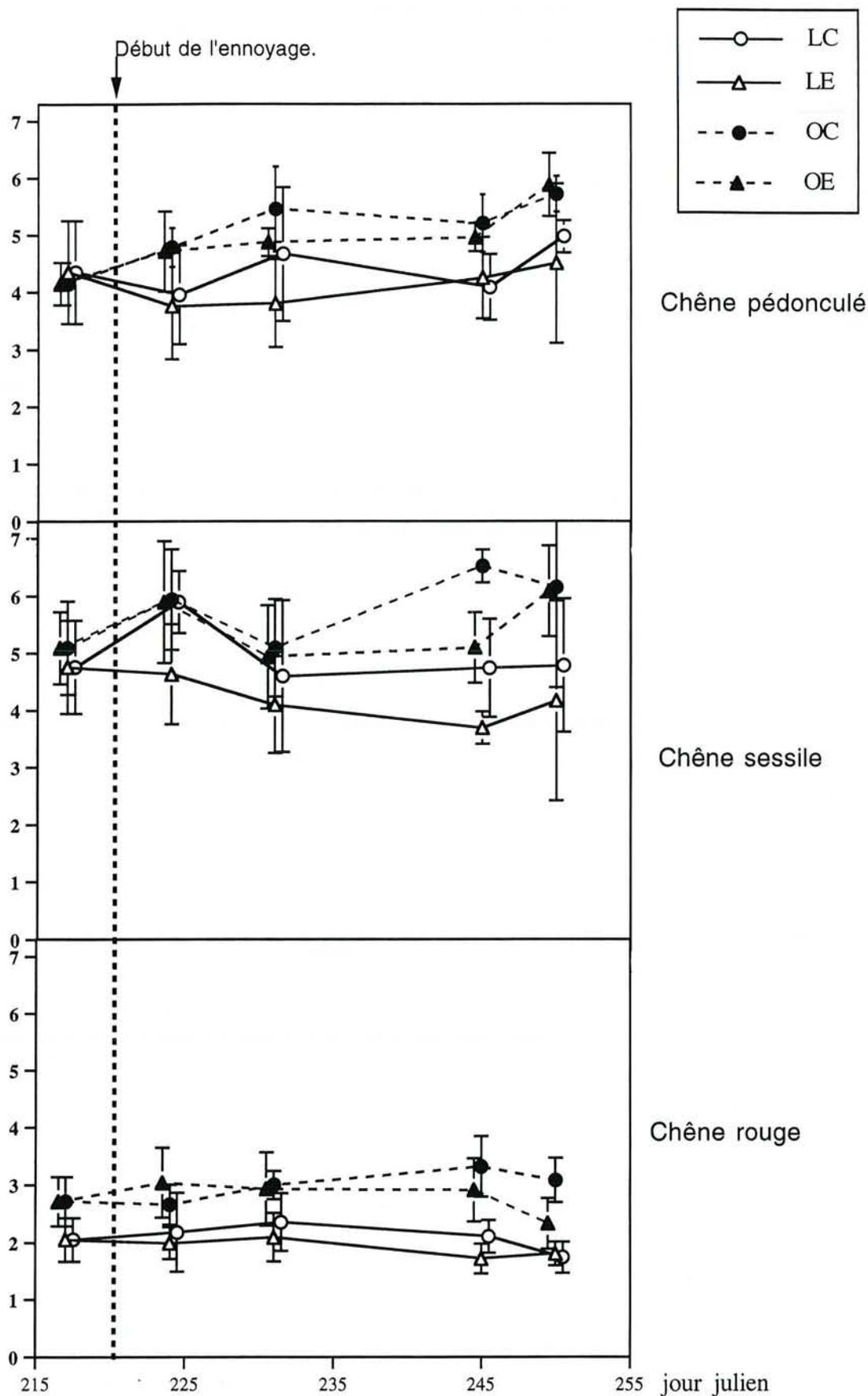


Figure 7. Evolution des teneurs foliaires en chlorophylle a et b (en mg.dm⁻²). Chaque point représente la moyenne de 5 mesures. Les barres d'erreur représentent les écarts types.
 L = pleine lumière ; O = ombre.
 C = témoin ; E = ennoyage.

Tableau n°8. Effet des traitements et de leur interaction sur la teneur foliaire en chlorophylle a et b .

Les valeurs résultent de l'analyse de variance par espèce sur la teneur en chlorophylle. La troisième colonne indique le degré de signification de l'effet des traitements. Un effet traitement significatif est signalé par * au seuil de 5%, par** au seuil de 1%, et par*** à un seuil <1‰.

Espèce	Traitement	chlorophylle a+b
Pédonculé	Jour	0,035 *
	Ennoyage	0,13
	Lumière	<0,0001 ***
Sessile	jour	0,26
	Ennoyage	0,039*
	Lumière	<0,0001 ***
Rouge	jour	0,057
	Ennoyage	0,012 *
	Lumière	<0,0001 ***

L'effet de la lumière a été très hautement significatif quelque soit l'espèce : les feuilles des plants OC et OE étaient bien plus riches en chlorophylle que celles des plants LC et LE. L'effet de l'ennoyage a été significatif pour le chêne rouge et le chêne sessile : l'hypoxie a provoqué chez ces deux espèces des diminutions significatives de la concentration foliaire en chlorophylle. Ça n'a pas été le cas chez le pédonculé.

5. Fluorescence

5.1. Efficience maximale du photosystème II (Fv/Fm) (mesurée en fin de nuit)

La figure 8 montre l'évolution de l'efficience maximale du photosystème II (PSII) pendant l'ennoyage. Pour le chêne pédonculé, qu'ils soient en pleine lumière ou à l'ombre, les plants ennoyés ont des valeurs de Fv/Fm très proches de celles des témoins non ennoyés. Ces valeurs restent aux environs de 0,8 y compris après trois semaines d'ennoyage. Chez cette espèce, l'efficience maximale du photosystème II exprimée n'est donc pas affectée par l'ennoyage. Le seul effet visible est celui de la lumière : les plants adaptés à l'ombre ont un rendement quantique légèrement meilleur, proche de 0,83.

Pour le sessile, on observe des résultats très similaires : le fonctionnement optimal des photosystèmes II n'est pas affecté par l'ennoyage, y compris pour les plants en pleine lumière.

En revanche, on note chez le chêne rouge une diminution de Fv/Fm en réponse à l'ennoyage, particulièrement nette pour les plants placés en pleine lumière : en une semaine, Fv/Fm chute de 0,8 à 0,6 (jour 227) et fluctue ensuite entre 0,7 et 0,6. Cette dégradation du PS II due à l'ennoyage est atténuée à l'ombre mais subsiste malgré tout : Fv/Fm chute de 0,82 à 0,72 en une semaine, augmente les dix jours suivants pour réatteindre 0,8 (jour 237), mais chute à nouveau jusque 0,7 en fin d'expérience.

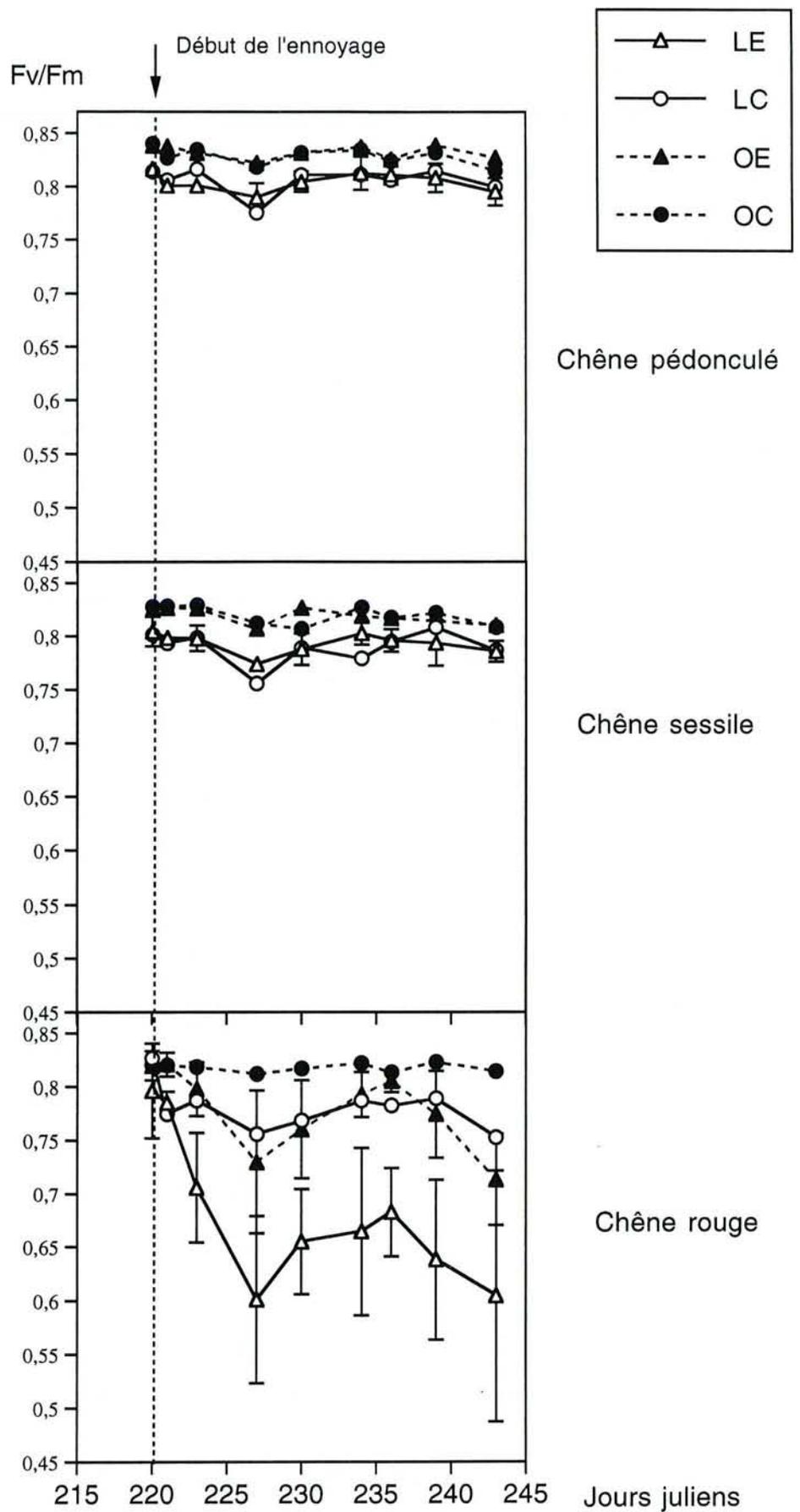


Figure 8. Evolution de l'efficacité optimale des photosystèmes II (Fv/Fm).
 Chaque point représente la moyenne de 5 valeurs, les barres d'erreur étant les écarts types.
 L = pleine lumière ; O = ombre.
 C = témoin ; E = ennoyage.

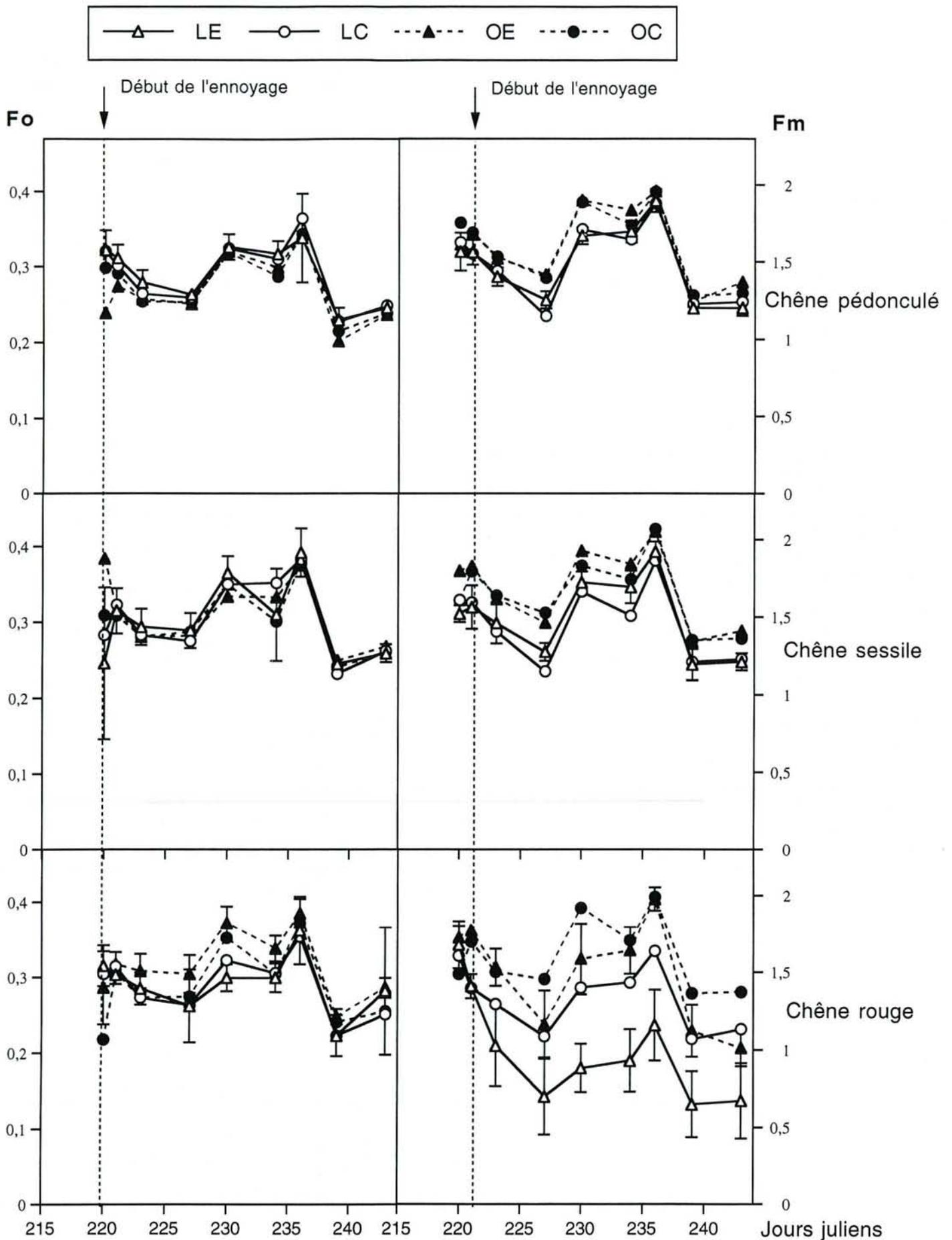


Figure 9. Evolution du niveau minimal (Fo) et maximal (Fm) de fluorescence.

Chaque point représente la moyenne de 5 valeurs, les barres d'erreur étant les écarts types.

L = pleine lumière ; O = ombre.

C = témoin ; E = ennoyage.

Ces fluctuations de F_v/F_m peuvent être expliquées en observant celles de F_m et de F_o (figure 9), sachant que $F_v = F_m - F_o$. Pour les trois espèces, les fluctuations entre deux journées de F_o et de F_m des plants témoins LC et OC sont dues uniquement à des différences de réglage de l'intensité de la lumière modulée ou du flash saturant. Afin d'analyser l'effet des traitements, il faut donc considérer les éventuelles différences entre traitements pour un jour donné.

Chez le pédonculé comme chez le sessile, aucun effet de l'ennoyage n'a eu lieu sur F_o et sur F_m , ce qui explique l'absence d'effet sur F_v/F_m .

Pour le chêne rouge, les valeurs de F_o dans le traitement LE restent proches de celle des témoins du traitement LC, quelle que soit la journée considérée. Par contre, pour un jour donné, les valeurs de F_m deviennent nettement plus faibles dans le traitement LE par rapport à LC, et ce dès le troisième jour d'ennoyage. L'ennoyage en pleine lumière n'a donc pas eu d'effet sur le niveau de fluorescence initiale F_o , mais il a entraîné une diminution du niveau de fluorescence maximale F_m .

Ainsi, chez le chêne rouge, la diminution de F_v/F_m due à l'ennoyage en pleine lumière s'explique par une diminution de F_m alors que F_o reste constant. A l'ombre, le même raisonnement indique que la diminution de F_v/F_m est due également à une diminution de F_m dès le troisième jour d'ennoyage. Ces effets sont cependant beaucoup moins nets qu'à la lumière.

5.2. Efficience du photosystème II ($\Delta F/F_m'$) (mesurée en cours de journée)

En absence de stress, les fluctuations d'intensité lumineuse selon le jour considéré (tableau 3, Matériel et méthode), expliquaient bien les fluctuations de l'efficience photochimique du PSII, $\Delta F/F_m'$, reportées sur la figure 10 : dans le traitement témoin LC, quelle que soit l'espèce, $\Delta F/F_m'$ a atteint sa valeur la plus faible le 9 août (jour 220) lorsque l'intensité lumineuse était la plus forte.

Pour un jour donné, c'est-à-dire à niveau d'éclairement constant, $\Delta F/F_m'$ est resté légèrement inférieur dans le traitement ennoyage en pleine lumière (LE) par rapport au témoin LC chez le sessile et le pédonculé, et cela dès le deuxième jour d'ennoyage. Cette différence due à l'ennoyage n'a pas été observée à l'ombre entre OC et OE. Un effet beaucoup plus net de l'ennoyage a été observé une fois de plus pour le chêne rouge : en pleine lumière, $\Delta F/F_m'$ était nettement plus faible pour les plants ennoyés, dès le deuxième jour d'ennoyage, le 11 août (jour 221). A l'ombre, cet effet de l'ennoyage bien qu'atténué, était encore net.

Cette diminution d'efficience photochimique $\Delta F/F_m'$ est à rapprocher de l'évolution des quenching d'origine photochimique (q_p) et non photochimique (q_n) montrées sur la figure 11. Chez le pédonculé et le sessile, pour un jour donné, des valeurs très proches de q_p , comprises entre 0,7 et 1 ont été obtenues pour les plants ennoyés et les témoins, en pleine lumière comme à l'ombre. Au contraire, chez le chêne rouge les valeurs de q_p des plants ennoyés en pleine lumière ont chuté dès le deuxième jour de stress (le 11/8, jour 221), jusqu'à devenir de 50 % inférieures aux valeurs des témoins LC (0,4 au lieu de 0,8). Cette diminution de q_p ne s'est quasiment pas produite à l'ombre.

Pour le pédonculé le quenching non photochimique q_n a très peu augmenté pour les plants ennoyés en pleine lumière LE par rapport aux témoins LC, alors que chez le sessile, q_n a augmenté à partir du 11 août, les valeurs oscillant entre 1 et 1,6 pour LE au lieu de 0,5 à 1 pour LC, sans pour autant que l'écart s'accroisse ensuite. A l'ombre cette augmentation de q_n n'a plus lieu.

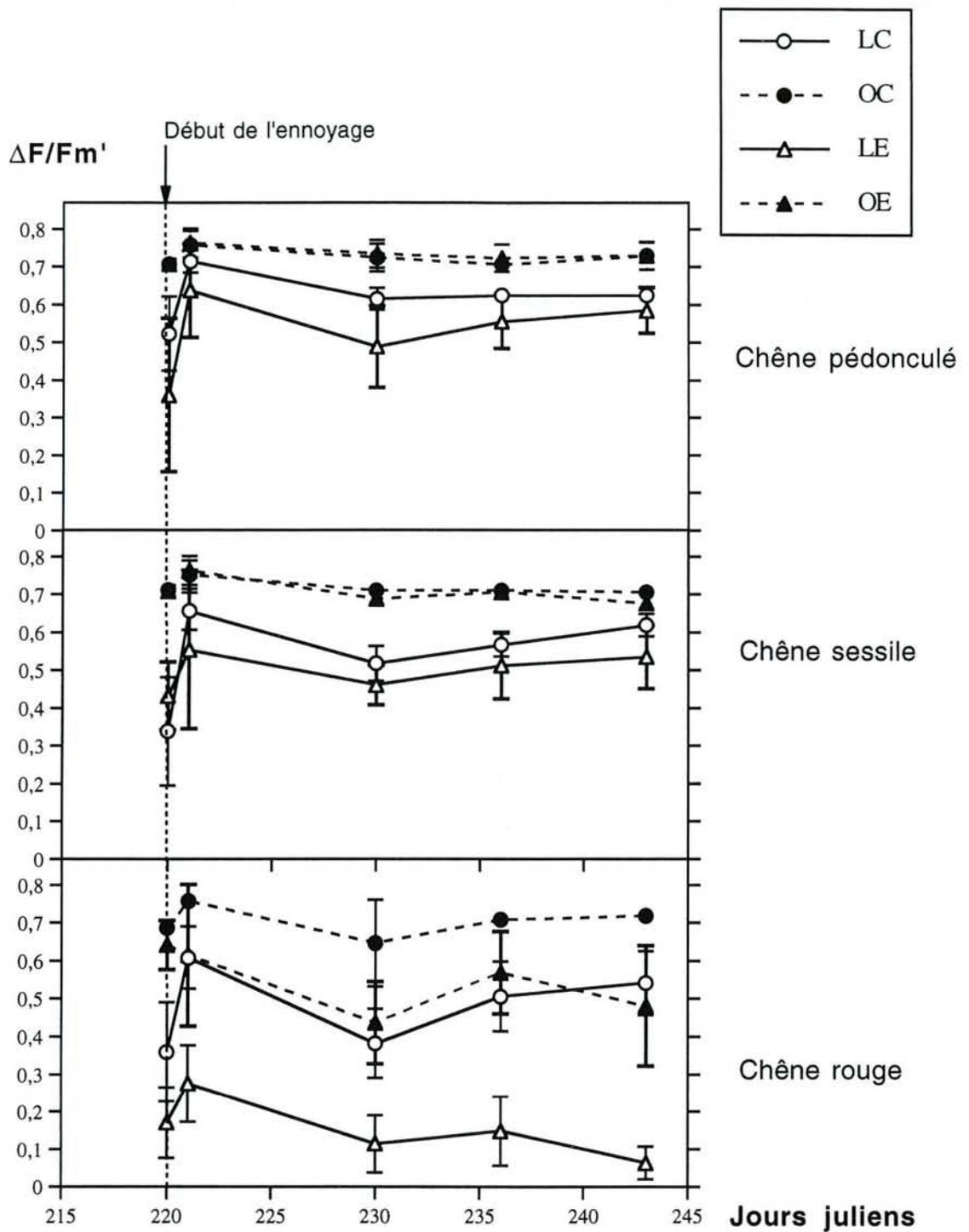


Figure 10. Evolution de l'efficacité des photosystèmes II mesurée en cours de journée ($\Delta F/Fm'$). Chaque point représente la moyenne de 5 valeurs, les barres d'erreur étant les écarts types. L = pleine lumière ; O = ombre. C = témoin ; E = ennoyage.

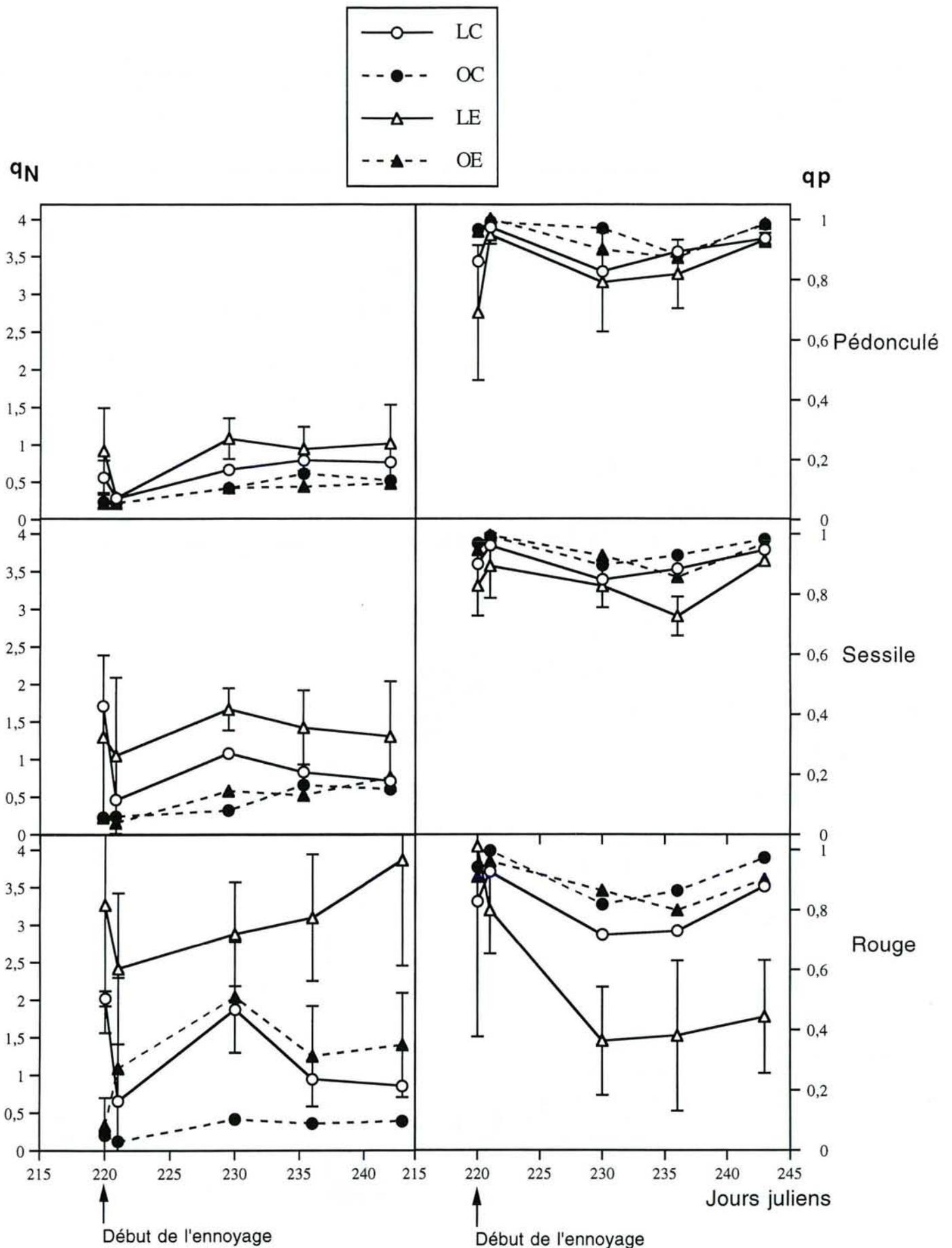


Figure 11. Evolution du quenching non photochimique (qN) et du quenching photochimique (qp). Chaque point représente la moyenne de 5 valeurs et les barres d'erreur représentent les écarts types. L = pleine lumière ; O = ombre. C = témoin ; E = ennoyage.

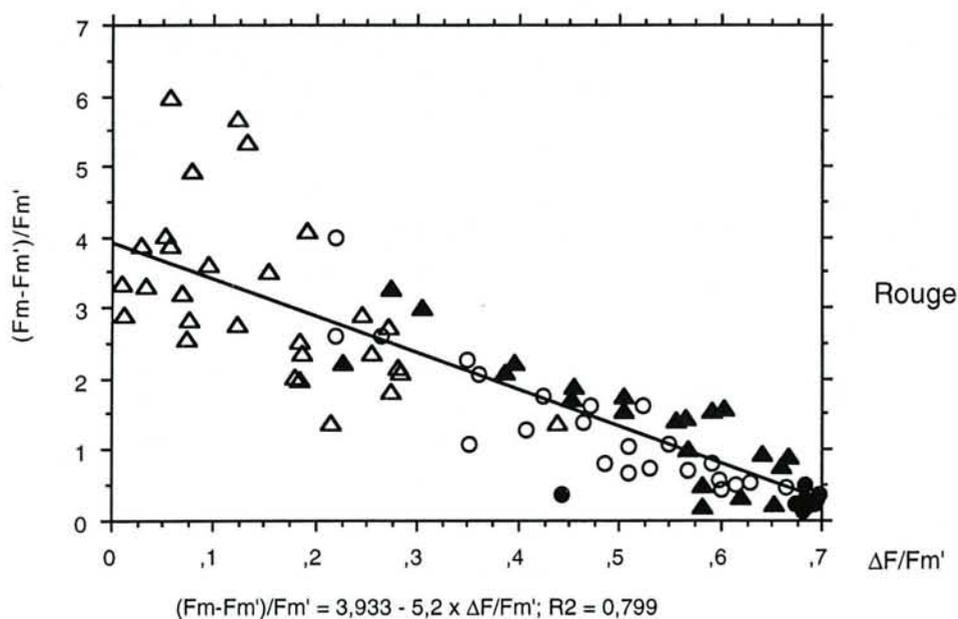
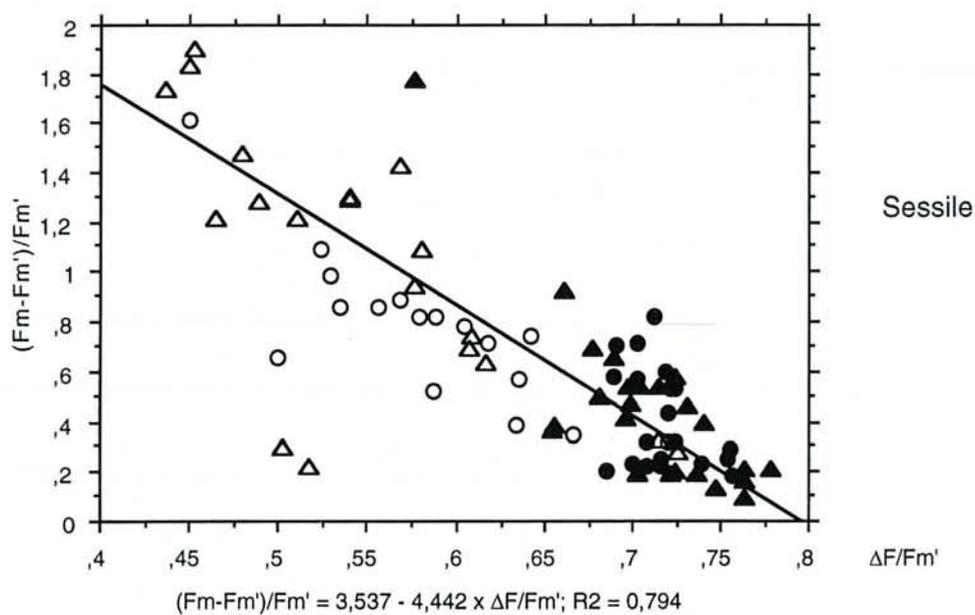
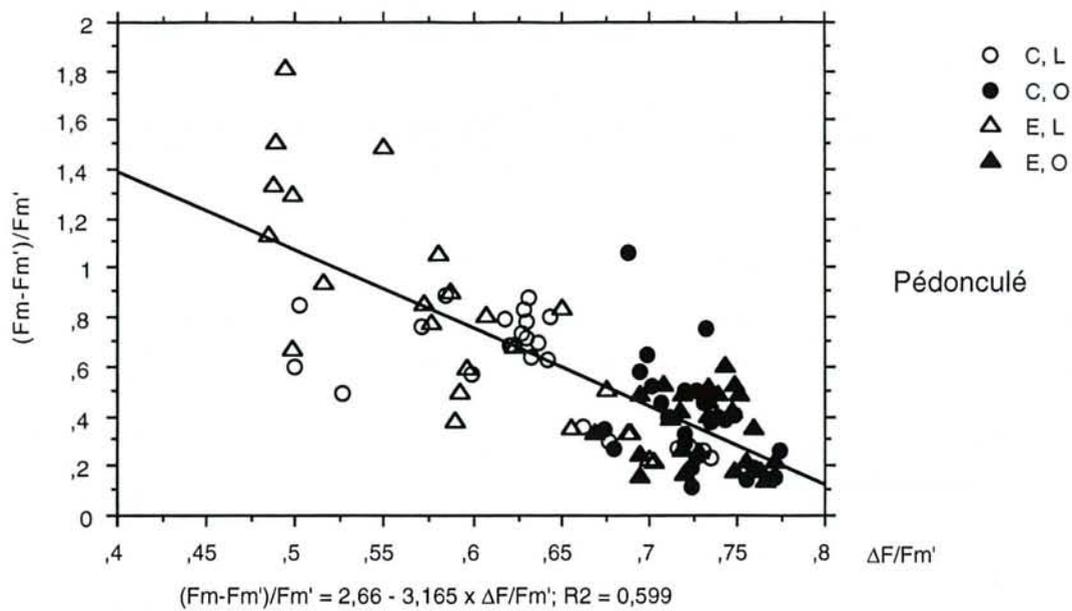


Figure 12. Quenching non photochimique $q_N = (Fm - Fm')/Fm'$ en fonction de l'efficience du photosystème II $\Delta F/Fm'$.
C = témoin et E = ennoyage.
L = pleine lumière et O ombre.

Chez le chêne rouge, q_n a fortement augmenté sous l'effet de l'ennoyage en pleine lumière, avec des valeurs moyennes de q_n de plus en plus élevées avec la durée du stress (proches de 4 le 31 août). Cette augmentation de q_n due à l'ennoyage a été aussi observée à l'ombre, bien que plus modérée et sans que l'écart entre OE et OC ne s'accroisse (q_n proche de 1,2 pour OE au lieu de 0,4 pour OC lors du 31 août). La figure 12 montre que les diminutions de l'efficacité photochimique du PSII $\Delta F/F_m'$ étaient bien corrélées avec des augmentations du quenching non photochimique q_n .

Service Commun de la Documentation
de l'Université Henri Poincaré - NANCY 1
B.I.U. Sciences
Rue du Jardin Botanique
54600 WILLERS-LES-NANCY (FRANCE)

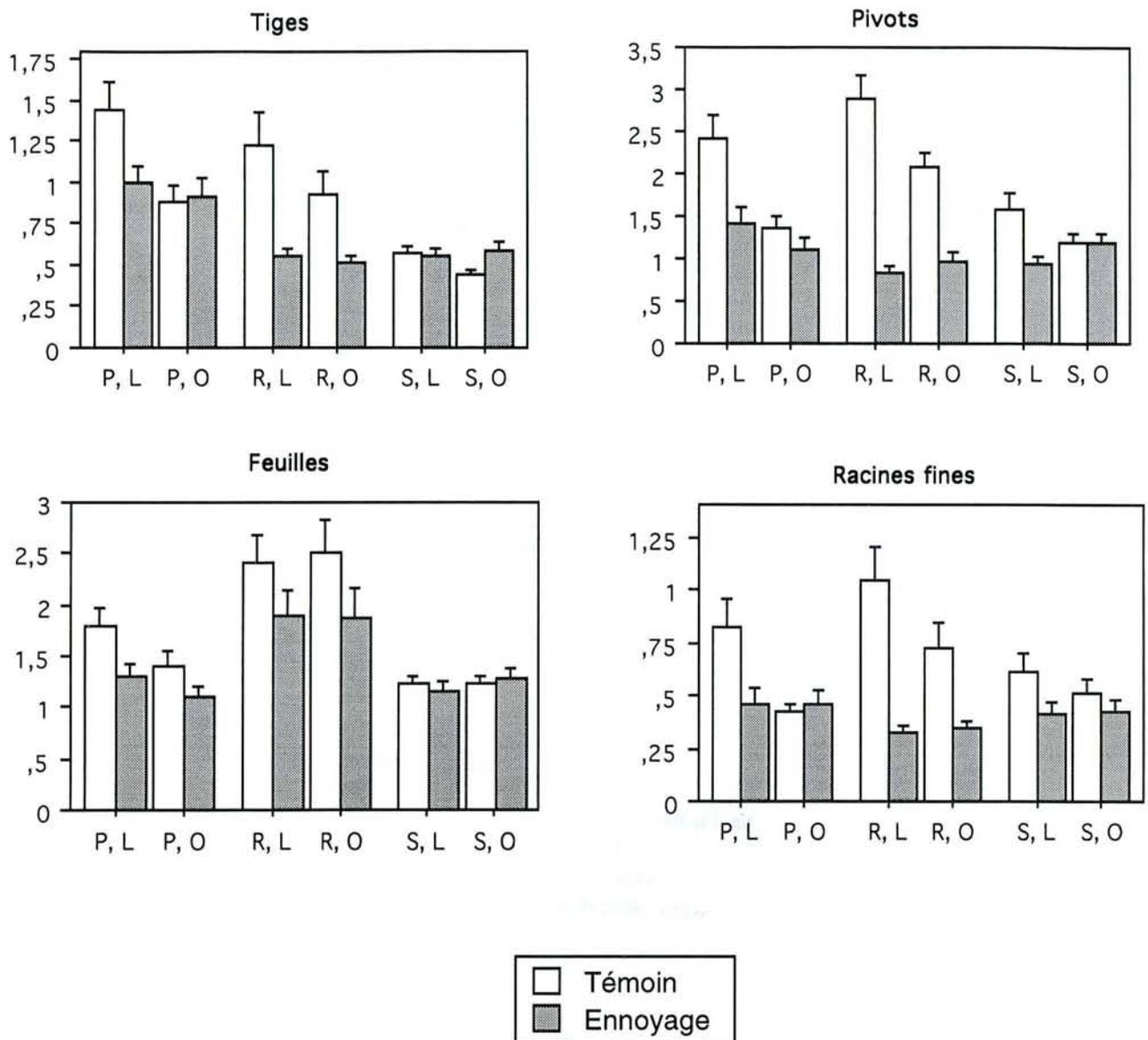


Figure 13. Biomasses (en g par semi) après trois semaines d'ennoyage en 1995. Les barres d'erreur représentent les erreurs standards. Les moyennes sont calculées sur 14 à 20 plants. Symboles : P = pédonculé ; S = sessile ; R = rouge. L = pleine lumière ; O = ombre.

2ème partie (expérimentation de 1995)

1. Biomasses

La figure 13 et le tableau 9 résument les résultats.

Tableau 9. Effets de l'ennoyage, de la lumière et de leur interaction sur la biomasse des semis.

Les valeurs résultent des analyses de variance réalisées pour chaque espèce. Les valeurs indiquent le degré de signification de l'effet de l'ennoyage, de la lumière et de l'interaction ennoyage-lumière. Dans les cas où l'interaction est significative, une deuxième analyse de variance a été réalisée sur le facteur combinant ennoyage et lumière (résultat de la ligne "combinaison").

		Tige	Feuilles	Pivot	Racines fines
Pédonculé	Ennoyage	NS	0,01	0,004	
	Lumière	0,01	0,04	0,002	
	Interaction	NS	NS	NS	0,03
	Combinaison				0,004
Sessile	Ennoyage	NS	NS		0,04
	Lumière	NS	NS		NS
	Interaction	NS	NS	0,02	NS
	Combinaison			0,01	
Rouge	Ennoyage	< 0,0001	0,02		< 0,0001
	Lumière	NS	NS		NS
	Interaction	NS	NS	0,01	NS
	Combinaison			< 0,0001	

1.1 Biomasses de la partie aérienne

Contrairement à 1994, le pédonculé et le rouge étaient en croissance pendant l'ennoyage en 1995. Il est donc intéressant de chercher si l'ennoyage a pu avoir un effet sur la biomasse aérienne de ces deux espèces. Par contre le développement de la partie aérienne du sessile était terminé avant le début de l'ennoyage : on peut donc s'attendre dès maintenant à une absence de différence qu'il ne faudra donc pas interpréter comme une absence de sensibilité de cette espèce à l'hypoxie.

1.1.1. Tiges

Chez le pédonculé, en pleine lumière la biomasse des tiges a été significativement moins importante dans le traitement ennoyage que dans le témoin. Cet effet négatif de l'ennoyage disparaît à l'ombre. Par ailleurs, la biomasse des tiges a été plus importante en pleine lumière qu'à l'ombre.

Chez le sessile, il n'y a eu aucun effet que ce soit de l'ennoyage ou de la lumière sur la biomasse des tiges, cette espèce ayant terminé son développement aérien avant le début de l'ennoyage.

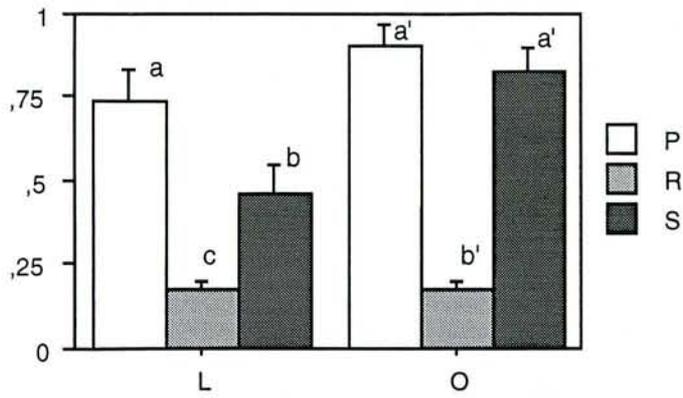


Figure 14. Fraction de pivot vivante des semis après enoyage (longueur vivante/longueur totale). Cette fraction est égale à 1 pour tous les semis témoins (pivot entièrement vivant, sans aucune nécrose). Les lettres indiquent les différences significatives (test de la PPDS à 5% précédée par un test F significatif).

Chez le rouge, l'ennoyage a provoqué une diminution de la biomasse des tiges aussi importante à l'ombre qu'en pleine lumière et de façon plus significative que chez le pédonculé.

1.1.2. Feuilles

Chez le pédonculé, en pleine lumière la biomasse des feuilles a été significativement moins importante dans le traitement ennoyage que dans le témoin. Cet effet négatif de l'ennoyage disparaît à l'ombre. Par ailleurs, en absence d'ennoyage la biomasse foliaire a été plus importante en pleine lumière qu'à l'ombre.

Chez le sessile, il n'y a eu aucun effet que ce soit de l'ennoyage ou de la lumière sur la biomasse foliaire, cette espèce ayant terminé son développement aérien avant le début de l'ennoyage.

Chez le rouge, en pleine lumière, par rapport au témoin (capacité au champ) l'ennoyage a provoqué une diminution importante de la biomasse des feuilles, diminution beaucoup plus forte que chez le pédonculé. Cette diminution entre les traitements témoin et ennoyage a été comparable à l'ombre et en pleine lumière.

1.2 Biomasses de la partie racinaire

1.2.1. Racines fines

Chez le pédonculé, les effets observés ont été semblable à ceux observés sur les tiges.

Chez le sessile, la biomasse racinaire a été significativement affectée par l'ennoyage, autant à l'ombre qu'en pleine lumière.

Chez le rouge, nous avons observé un effet négatif dû à l'ennoyage aussi fort à l'ombre qu'en pleine lumière et de façon plus importante que chez le sessile.

1.2.2. Pivots

Chez le pédonculé, exactement comme pour les tiges et les racines fines, en pleine lumière la biomasse du pivot des semis ennoyés était plus faible que celle des témoins alors qu'il n'y a eu aucune différence à l'ombre.

Chez le sessile, en pleine lumière la biomasse du pivot des semis ennoyés a été significativement moins importante que celle de semis témoins. A l'ombre cette différence n'a pas eu lieu.

Chez le rouge, en pleine lumière la biomasse de pivot des semis ennoyés a été fortement limitée par rapport à celle des témoins. A l'ombre cette différence a été moins importante mais toujours significative.

2. Fractions de pivot vivantes après ennoyage

Dans le traitement témoin, à la lumière comme à l'ombre, chez les trois espèces les pivots de tous les semis étaient entièrement sains sans aucune trace de nécrose. Par contre, les semis ennoyés avaient un pivot plus ou moins nécrosé après les trois semaines d'ennoyage et trois semaines de récupération. Cette fraction de pivot restée vivante variait entre les espèces et les traitements (figure 14).

Chez le pédonculé, la fraction moyenne de pivot vivant des semis ennoyés était de 73% en pleine lumière et de 90% à l'ombre, sans que cette différence soit significative. Chez le sessile, il n'y avait pas de différence avec le pédonculé pour les semis ennoyés à l'ombre, alors qu'en pleine lumière, le pivot était

significativement plus nécrosé que chez le pédonculé : seulement 46% était sain. Enfin le pivot des semis ennoyés de chêne rouge était le plus nécrosé des trois espèces, autant à la lumière qu'à l'ombre : seulement 17% du pivot était sain.

3. Signes extérieurs de dessèchement des feuilles et relations hydriques

3.1. Signes extérieurs de dessèchement des feuilles

En 1995, dans le courant de la deuxième semaine d'ennoyage des signes de dessèchement des feuilles sont apparus sur certains plants ennoyés, à l'ombre comme à la lumière : craquèlement et enroulement des bords extérieurs des feuilles puis progressivement vers le centre. Chez le chêne rouge uniquement, ces symptômes ont été suivis systématiquement par la chute des feuilles du premier étage. Nous avons calculé le pourcentage de plants ayant montré ces symptômes (tableau 10), un jour avant la fin de l'ennoyage, puis dix et vingt jours après la fin de l'ennoyage (respectivement les 1, 12 et 22 septembre 1995).

Tableau 10. Pourcentage de plants ennoyés dont les feuilles sont tombées après s'être desséchées (calculé sur 15 à 18 plants).

	Pédonculé		Sessile		Rouge	
	LE	OE	LE	OE	LE	OE
1/09/95	0	0	5	5	44	47
12/9/95	5	0	22	11	75	53
22/9/95	8	0	25	16	92	73

Chez le pédonculé, après 16 jours d'ennoyage, il n'y avait aucun plant montrant des signes de dessèchement des feuilles. Par contre, en pleine lumière 20 jours après la fin de l'ennoyage, 8% des plants montraient les signes de dessèchement foliaire décrits plus haut. A l'ombre aucun plant n'a montré ces symptômes.

Chez le sessile dans le traitement ennoyage en pleine lumière, de puis le 1/9/94 il y a eu une augmentation du nombre de plants montrant les signes de dessèchement jusqu'à atteindre 25% de l'effectif en fin d'expérience, soit trois fois plus que chez le pédonculé. A l'ombre nettement moins de plants ont montré ces signes extérieurs de dessèchement qu'en pleine lumière.

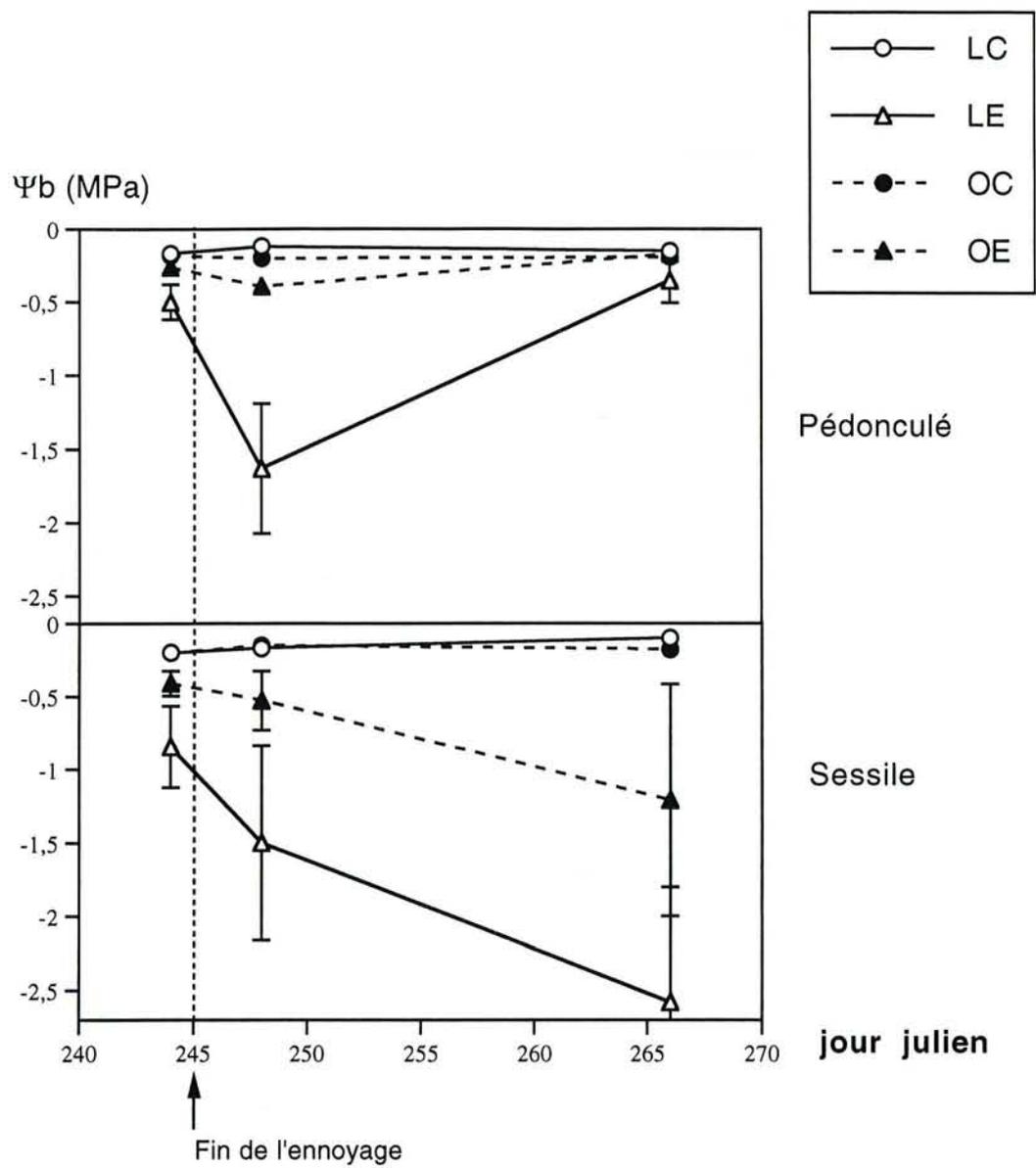


Figure15. Evolution du potentiel hydrique de base (Ψ_b en MPa) après la fin de l'ennoyage, après l'ennoyage entre le 1/9/95 et le 23/9/95 (jours 245 et 266). L'ennoyage s'est arrêté le 2/9 ; jour 245). Les barres d'erreur sont les erreurs standards. Un point est la moyenne de 5 à 9 mesures.

Chez le rouge, après 20 jours d'hypoxie juste avant la fin de l'ennoyage, presque 50% des plants ennoyés montraient les signes de dessèchement foliaire, autant à l'ombre qu'en pleine lumière. Ce pourcentage a ensuite fortement augmenté 20 jours après l'arrêt de l'ennoyage pour atteindre 92% des plants en pleine lumière et 73% des plants à l'ombre.

Pour les trois espèces l'augmentation du nombre de plants portant ces symptômes de dessèchement a eu lieu principalement alors que le sol était normalement aéré, c'est-à-dire après avoir arrêté l'ennoyage et maintenu le sol à la capacité au champ.

3.2. Évolution du potentiel hydrique de base des plants après l'ennoyage : figure 15

Chez le chêne pédonculé, dans le traitement ennoyage en pleine lumière, le potentiel hydrique de base a fortement chuté tout de suite après l'arrêt de l'ennoyage pour atteindre -1,5 MPa. puis il a augmenté à nouveau pour atteindre en fin d'expérience une valeur proche de celle des plants n'ayant pas subi d'ennoyage (témoins). A l'ombre, le potentiel de base des plants ennoyés est resté très proche de celui des témoins.

Chez le chêne sessile, après l'arrêt de l'ennoyage on constate comme pour le pédonculé une diminution des valeurs de potentiel hydrique des plants ennoyés en pleine lumière mais qui se poursuit jusqu'à la fin de l'expérience. A l'ombre, le potentiel de base des plants ennoyés a également diminué continuellement mais nettement moins rapidement qu'en pleine lumière.

Chez le chêne rouge cette évolution n'a pas pu être suivie car les plants ennoyés se sont rapidement desséchés après l'arrêt de l'ennoyage et ressuyage du sol (voir tableau 10). Le potentiel hydrique de ces plants n'a pu être mesuré que le 1/9/94, un jour avant l'arrêt de l'ennoyage. Les valeurs moyennes étaient les suivantes : -3,7 MPa en pleine lumière et - 2,6 MPa à l'ombre, soit à des valeurs beaucoup plus faibles que chez les deux autres chênes.

3.3. Évolution de la conductance stomatique pour la vapeur d'eau (gws) : figure 16

3.3.1. Pendant la période d'ennoyage (15 août au 2 septembre ; jours 227 à 245)

Chez le pédonculé, en pleine lumière la conductance stomatique gws des plants témoins est restée proche d'une moyenne de $0,1 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ lors des 7 premiers jours, alors que celle des plants ennoyés a rapidement diminué pour atteindre $0,025 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, soit quatre fois moins. A l'ombre cette fermeture des stomates des plants ennoyés a été un peu moins forte et non aussi rapide qu'en pleine lumière.

Chez le sessile en pleine lumière la conductance stomatique gws des plants témoins est restée proche d'une moyenne de $0,09 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ lors des 7 premiers jours, alors que celle des plants ennoyés a rapidement diminué pour atteindre $0,0125 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, soit sept fois moins. A l'ombre cette chute de gws n'intervient qu'après 4 jours d'ennoyage et est moins forte qu'à la lumière.

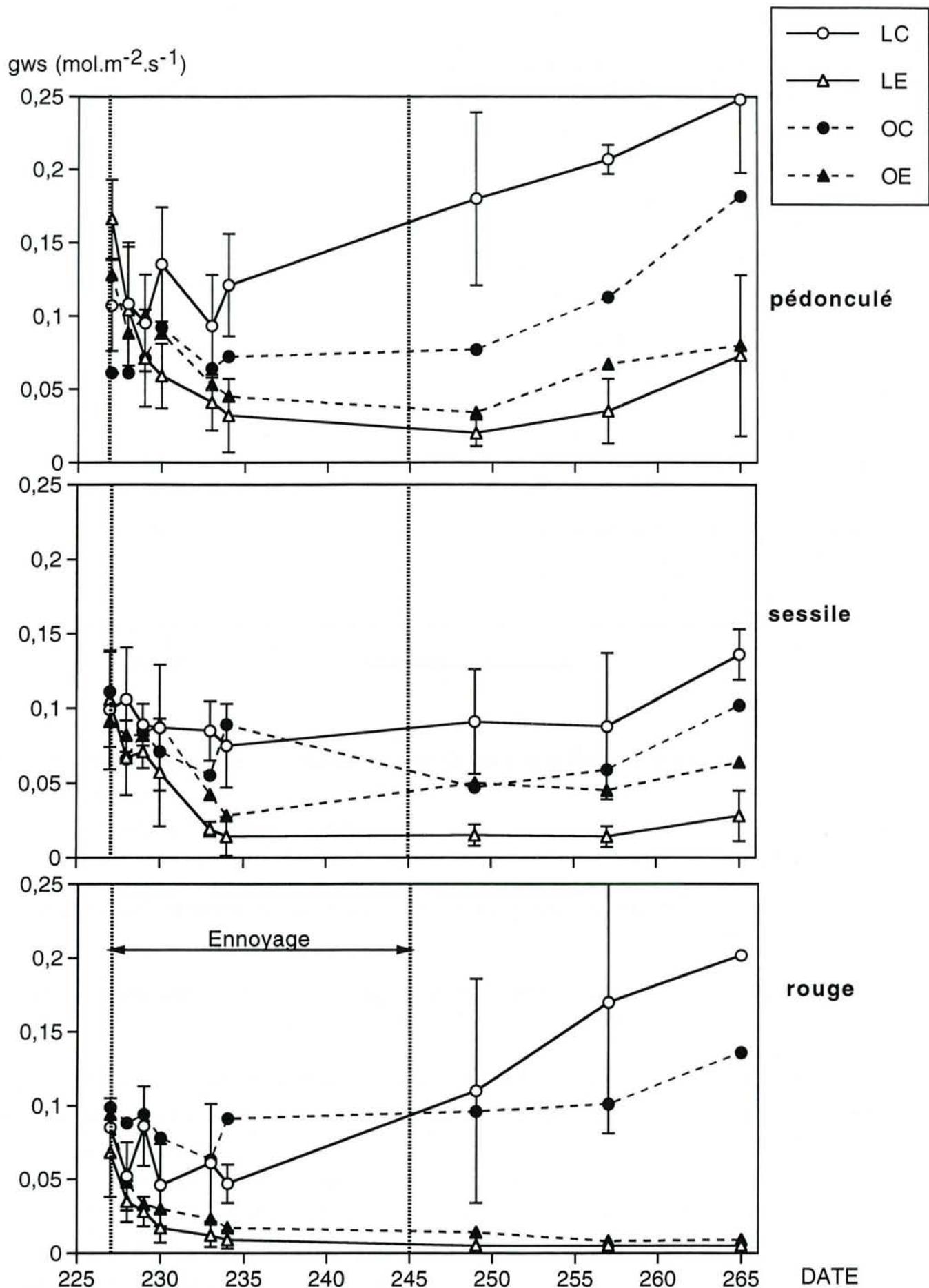


Figure16. Evolution de la conductance stomatique (gws) en 1995. Les barres d'erreur représentent les écarts types, les points la moyenne de 5 valeurs. L'ennoyage a débuté 2 heures avant le premier point de mesure (jour 227) et a été arrêté le jour 245 (ligne verticale hachurée).

L = Lumière ; O = ombre ; C = capacité au champ ; E = ennoyage du sol.

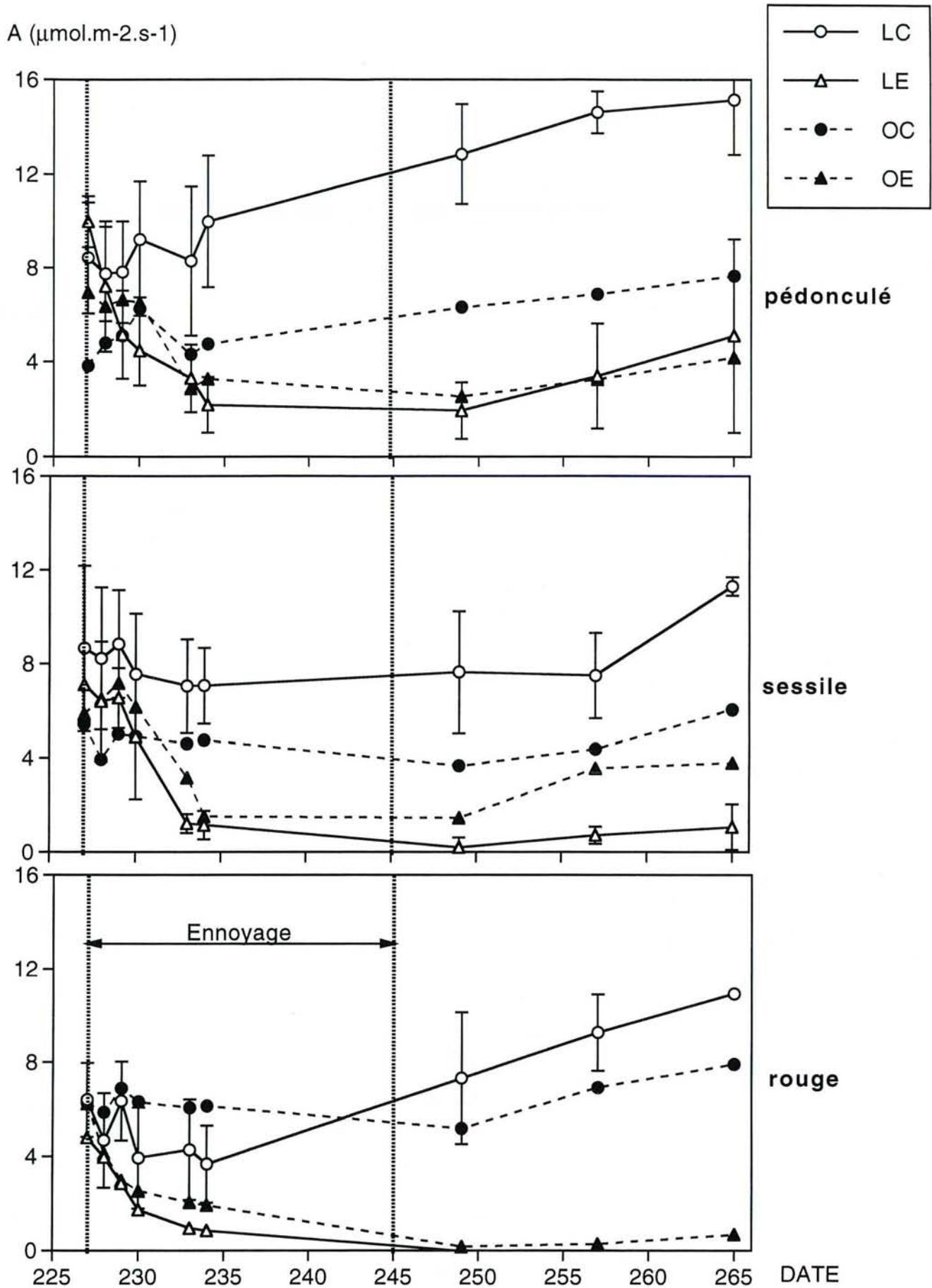


Figure 17. Evolution du niveau d'assimilation nette de CO₂ (A) en 1995. Les barres d'erreur représentent les écarts types, les points la moyenne de 5 valeurs. L'ennoyage a débuté 2 heures avant le premier point de mesure (jour 227) et a été arrêté le jour 245 (ligne verticale hachurée). L = Lumière ; O = ombre ; C = capacité au champ ; E = ennoyage du sol.

[Chlorophylle a+b]
(mg.dm⁻²)

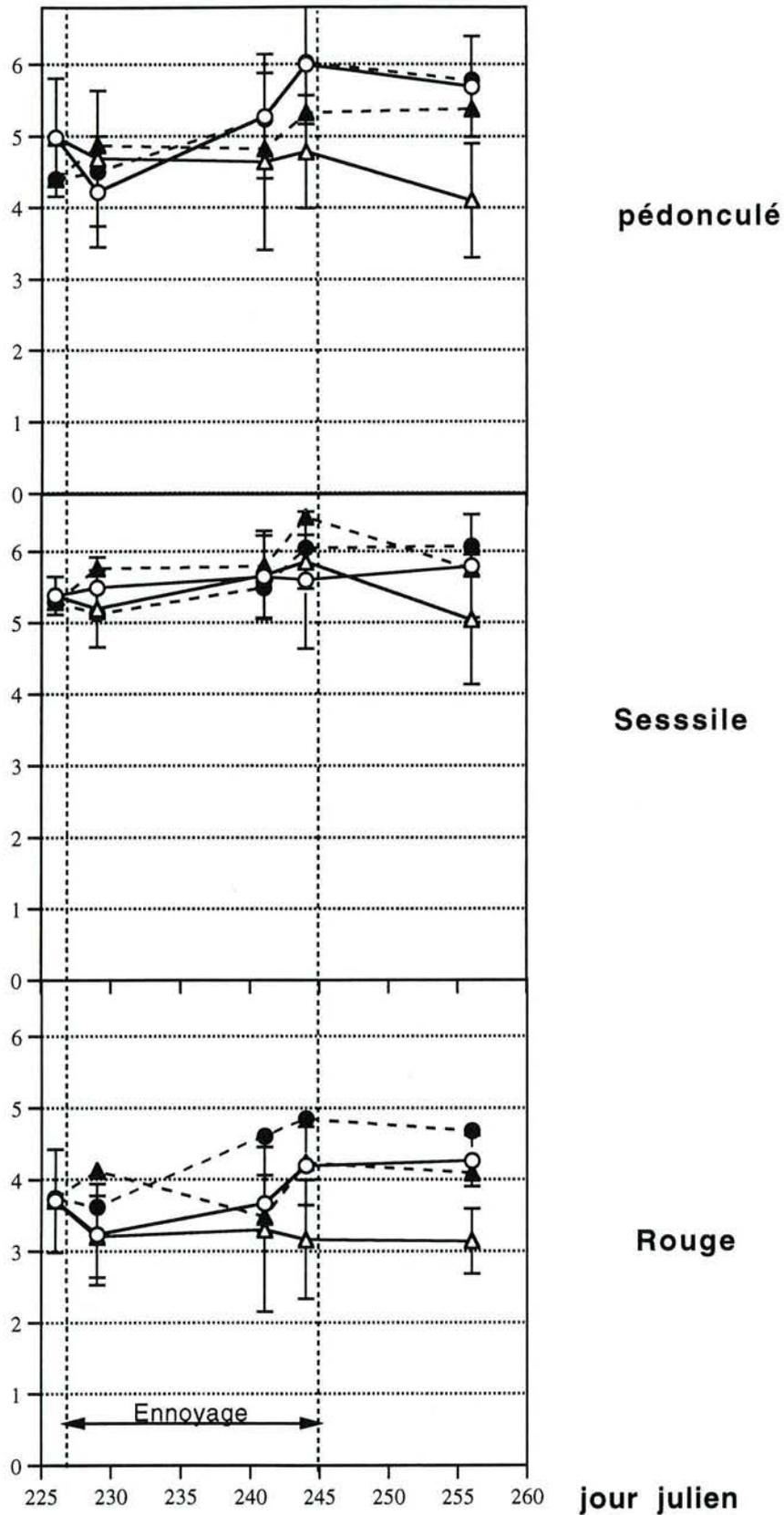


Figure 18. Evolution des teneurs en chlorophylle foliaire a et b (mg.dm⁻²) en 1995. Chaque point représente la moyenne de 5 mesures. Les bars d'erreur sont les écarts types. C = témoin ; E = ennoyage. L = pleine lumière et O = ombre.

Chez le rouge en pleine lumière la conductance stomatique des plants témoins a varié entre 0,08 et 0,05 mol.m⁻².s⁻¹ lors des 7 premiers jours, alors que celle des plants ennoyés a rapidement diminué pour atteindre moins de 0,01 mol.m⁻².s⁻¹. A l'ombre cette diminution a été presque aussi importante.

3.3.2. Après l'ennoyage (du 2 septembre au 22 septembre ; jours 245 à 265)

Chez le pédonculé, en pleine lumière comme à l'ombre la conductance stomatique des plants témoins a tendance à augmenter au cours de cette période. Cette tendance a eu lieu aussi pour les plants ennoyés, indiquant que le fonctionnement des stomates chez cette espèce n'a pas été totalement détruit lors de l'ennoyage. Toutefois à l'ombre comme en pleine lumière, les valeurs de gws des plants ayant été ennoyés restent très nettement inférieures à celle des témoins, y compris 20 jours après la fin du stress.

Chez le sessile, les mêmes observations ont été faites : l'augmentation de gws et les écarts relatifs entre les traitements sont proches de ceux observés chez le pédonculé malgré des valeurs absolues plus faibles pour un traitement donné.

Chez le chêne rouge, la conductance stomatique gws des témoins a également eu tendance à augmenter. Par contre, ça n'a pas été le cas de la conductance stomatique des plants ayant subi l'ennoyage en pleine lumière ou à l'ombre, contrairement à ce qui a été observé chez les deux autres espèces.

4. Évolution de l'assimilation nette de CO₂ (A)

Pour les trois espèces, l'évolution de l'assimilation nette de CO₂ pendant et après la période d'ennoyage (figure 17) a été proche de celle observée pour la conductance stomatique. Cela indique que les variations de gws expliquent bien, au moins en partie, les variations de A. Par rapport à l'évolution de gws, aucune différence supplémentaire entre espèces ou entre traitements n'est apparue.

5. Évolution de la teneur foliaire en chlorophylle a et b

Chez le pédonculé, la teneur foliaire en chlorophylle des plants témoins a eu tendance à augmenter à l'ombre comme en pleine lumière (figure 18). Cette augmentation peut s'expliquer par un effet positif et progressif de la fertilisation du substrat. Cette tendance a également été observée chez les plants à l'ombre bien qu'elle soit moins nette. Par contre, une tendance inverse a eu lieu chez les plants ennoyés en pleine lumière, la teneur en chlorophylle ayant diminué pour atteindre 4 mg. dm⁻² en fin d'expérience.

Chez le sessile, bien que les teneurs foliaires en chlorophylle aient relativement peu varié, c'est chez les plants ennoyés en pleine lumière que cette teneur a eu tendance à être la plus faible en fin d'expérience.

Chez le chêne rouge, alors qu'il n'y avait aucune différence entre traitement avant ennoyage, la teneur en chlorophylle est devenue inférieure chez les plants ennoyés, cette différence étant plus importante en pleine lumière.

IV. DISCUSSION

Dans un premier temps nous commenterons les effets de l'ennoyage sur le comportement des plants en considérant uniquement les plants ayant poussé à l'intensité lumineuse la plus forte. Puis nous verrons quelle a été l'influence de l'excès d'énergie lumineuse sur la réaction à l'ennoyage des trois espèces.

1. Effets de l'ennoyage à intensité lumineuse importante

1.1. Effet de l'ennoyage sur la biomasse aérienne et racinaire

En 1995 la croissance aérienne a lieu pendant la période d'ennoyage des plants (sauf chez le sessile), alors qu'elle était déjà terminée avant le début de la période de stress en 1994. Ce sont donc les résultats de 1995 qui seront commentés ici.

La biomasse aérienne du chêne rouge a été beaucoup plus fortement affectée par l'ennoyage que celle du pédonculé (feuilles et tiges). Il n'a pas pu être observé dans notre dispositif chez le sessile, sa croissance aérienne étant terminée avant le début de la période d'ennoyage. Par rapport au pédonculé, la plus grande sensibilité de la croissance aérienne du chêne rouge à l'ennoyage a déjà été montrée par BELGRAND (1983).

La biomasse racinaire a été encore plus fortement affectée par l'ennoyage chez les trois espèces, le chêne rouge étant à nouveau l'espèce la plus touchée des trois : sa biomasse foliaire a été diminuée de 20 % environ, alors que celle des racines fines a été diminuée d'environ 75%. Cette forte sensibilité de la biomasse racinaire par rapport à la biomasse foliaire a été observée chez *Q. macrocarpa* (TANG et KOSLOWSKI, 1982) : elle est susceptible de provoquer un déséquilibre entre la demande en eau du plant (transpiration) et l'approvisionnement par les racines et par conséquent de diminuer sa tolérance à la sécheresse qui pourrait survenir après l'ennoyage.

Alors que le chêne rouge apparaît nettement comme l'espèce la plus sensible à l'ennoyage en terme de survie racinaire, il n'y pas de différence aussi nette entre le sessile et le pédonculé selon ce critère. En effet, les diminutions de biomasse racinaire dues à l'ennoyage ont été relativement voisines chez les deux espèces : -40% et -41% pour la biomasse du pivot chez le pédonculé et le sessile respectivement ; -44% et -32% pour la biomasse des racines fines. Selon ces résultats il y aurait une légère tendance en faveur du sessile alors que d'autres travaux ont clairement montré que la biomasse des racines fines de semis était nettement plus affectée par l'ennoyage chez le sessile que chez le pédonculé (LÉVY, BECKER et GARREAU, 1986). Toutefois, la biomasse mesurée dans notre cas ne distingue pas les racines vivantes des racines mortes et si l'on tient compte de ce critère, il apparaît qu'en réalité le système racinaire du sessile a été nettement plus affecté par l'ennoyage que celui du pédonculé :

54% du pivot était nécrosé chez le sessile contre seulement 27% chez le pédonculé et l'ensemble des racines fines issues des parties de pivot nécrosé étaient elles-mêmes mortes.

Par ailleurs, ce critère montre une fois de plus que le chêne rouge a été l'espèce la plus affectée par l'ennoyage : 83 % du pivot a été nécrosé.

Ainsi le système racinaire du pédonculé a été moins sensible à l'ennoyage que celui du sessile lui même moins sensible que celui du chêne rouge.

1.2. Influence de l'ennoyage sur les relations hydriques et l'assimilation de CO₂

Les résultats de 1995 permettent de donner une idée précise de la vitesse de réaction à l'ennoyage : la conductance stomatique pour la vapeur d'eau (gws) des plants ennoyés a nettement diminué après 24 heures d'ennoyage quelle que soit l'espèce. La même diminution de gws a été observée en 1994. Elle a eu lieu alors que les plants ennoyés ne semblaient souffrir d'aucune difficulté pour s'alimenter en eau : leur potentiel hydrique de base (Pb) mesuré après 10 jours d'ennoyage était égal à celui des témoins, entre 0 et -0,25 MPa. Cette fermeture précoce des stomates sans que le potentiel hydrique de base soit affecté a été observée par d'autres auteurs sur les mêmes espèces (DREYER, COLIN-BELGRAND et BIRON ; 1991) et sur d'autres espèces de chêne, qu'elles soient peu tolérantes à l'ennoyage comme *Quercus macrocarpa* (TANG et KOZLOWSKI, 1982), *Q. falcata var. pagodaefolia* Ell.(PEZESHKI et CHAMBERS, 1985) ou tolérantes comme *Q. palustris* (BLACK, 1984).

SOJKA et STOLZY (1980) ont montré que la fermeture précoce des stomates était bien corrélée avec la diminution de la teneur du sol en oxygène. Selon ces auteurs, cela pourrait être dû à une altération des flux des ions K⁺ au niveau racinaire, dont les concentrations diminuent dans les feuilles. Cela expliquerait la fermeture des stomates, les K⁺ intervenant pour le contrôle de la turgescence des cellules de garde. La diminution de la pression partielle d'oxygène dans le milieu environnant les racines entraîne une rapide diminution de leur activité respiratoire (PRADET et BOMPSELL, 1978). DREW (1991) rappelle que le manque d'oxygène pour les racines entraîne une perte de la sélectivité membranaire lors de l'absorption d'eau par les racines, ce qui limite effectivement l'entrée d'ions K⁺ comme l'ont supposé SOJKA et STOLZY cités précédemment. Selon d'autres auteurs, il y aurait une interaction entre des concentrations élevées d'acide abscissique (ABA) et le flux d'ions K⁺ au niveau des cellules de garde (BRADFORD, 1983 ; ZHANG et DAVIES, 1986). Le contrôle par l'acide abscissique de gws dans le cas d'une sécheresse semble établi dans le cas de semis de chêne sessile (SCUILLER, 1990) : la teneur en ABA dans la sève brute racinaire augmente avec l'intensité de la sécheresse et ce signal serait transmis des racines jusqu'aux feuilles sur lesquelles l'apport extérieur d'ABA provoque la fermeture des stomates. De nombreux résultats suggèrent en effet l'existence d'un signal racinaire, qui contrôlerait la fermeture des stomates lors d'un dessèchement du sol, cela indépendamment du statut hydrique des feuilles (synthèse de DAVIES et ZHANG, 1991) et la fermeture des stomates induite par l'ABA a été mise en évidence chez de nombreuses espèces (HARTUNG et SLOVIK, 1991). Toutefois, il n'est actuellement pas possible de dire si l'acide abscissique racinaire est bien le signal qui contrôle la fermeture des stomates chez des individus adultes de la même espèce (TRIBOULOT *et al*, 1996). Notre expérimentation de 1994 a montré que c'était le chêne rouge qui subissait la plus forte réduction de gws (- 85%), puis le pédonculé (- 69%). Le sessile a subi une diminution moins forte (-50%) que le pédonculé, mais cela peut s'expliquer par un niveau initial de gws également moins élevé : 0,14 contre 0,23 mol.m⁻².s⁻¹ respectivement. Cette fermeture des stomates a suffi en 1994 pour préserver les plants des trois espèces d'une trop forte déshydratation des feuilles, le potentiel hydrique de

base restant inférieur à -0,4 MPa, toutes espèces confondues, après quatre semaines de stress. Par contre, cela n'a pas été le cas en 1995 pour le chêne rouge : 44% des semis avaient perdu leurs feuilles de première pousse entre 8 et 19 jours d'ennoyage, celles de la deuxième pousse étant enroulées sur leur bord. De plus, les potentiels foliaires de base des 66% restants étaient en moyenne de -3,7 MPa. Une telle différence entre les deux années est probablement due au fait qu'en 1995 la demande climatique a été forte lors des 10 premiers jours de stress, alors qu'en 1994, après le premier jour d'ennoyage sept jours se sont écoulés avant la deuxième journée bien ensoleillée. Ces chutes de feuilles observées uniquement chez le chêne rouge montrent une fois de plus la sensibilité plus forte de cette espèce par rapport aux deux autres.

Après l'ennoyage qu'en a-t-il été des relations hydriques sol-plant ? Seuls les résultats de 1995 apportent une réponse, l'expérimentation de 1994 ayant été arrêtée immédiatement à la fin de la période d'ennoyage. Après une période de diminution brutale du potentiel de base chez le pédonculé comme chez le sessile, il est apparu ensuite que seul le pédonculé parvenait à se rééquilibrer avec les réserves en eau du sol, alors que le sessile en était incapable : son Pb continuait à diminuer au-delà de -2,5 MPa malgré un sol maintenu à capacité au champ, et si l'expérimentation avait été poursuivie, ses feuilles se seraient vraisemblablement entièrement desséchées. Ce résultat confirme que les dégradations dues à l'ennoyage observées sur le système racinaire ont été nettement plus fortes chez le sessile, et que le pédonculé est bien l'espèce la mieux adaptée des trois à l'ennoyage en terme de résistance du système racinaire. Chez le chêne rouge il n'a pas été possible de suivre la moindre récupération, les plants ayant déjà perdu ou perdant rapidement leurs feuilles après la fin de l'ennoyage. GRANIER et LÉVY (1981) avaient déjà observé chez *Picea abies*, que le ressuyage du sol accélérât beaucoup le déficit hydrique des plants ainsi que la mortalité, par rapport à des plants comparables mais toujours ennoyés.

La fermeture précoce des stomates en réaction à l'ennoyage a été accompagnée par une diminution de l'assimilation nette de CO₂ (A) chez les trois espèces. Cela permet d'expliquer que la production de biomasse racinaire en 1994 ait été réduite chez les plants ennoyés :

- le chêne rouge est l'espèce ayant subi la plus forte réduction de biomasse et également la plus forte diminution de A (-88%).

- Cette diminution de A a été la même chez le pédonculé (-45%) et chez le sessile (-42%).

Cela donne bien le même classement entre espèces que celui obtenu avec les biomasses racinaires.

Chez les trois espèces cette diminution de A a été parallèle à celle de gws : il semble que la fermeture des stomates explique au moins en partie la réduction de photosynthèse due à l'ennoyage. Toutefois, il est fort probable que d'autres mécanismes non stomatiques soient en jeu pour expliquer cette réduction de A en réponse à l'hypoxie comme semblent indiquer les relations $A = f(C_i)$ obtenus par d'autres auteurs sur des semis des mêmes espèces soumis à un ennoyage racinaire (DREYER, COLIN-BELGRAND et BIRON, 1991) : la diminution de A s'est produite sans diminution de la concentration sous-stomatique en CO₂ (désignée par C_i).

1.3. Influence de l'ennoyage sur les capacités photosynthétiques des plants

Dans ce paragraphe, seuls les résultats obtenus en pleine lumière seront commentés. Les résultats obtenus à l'ombre seront comparés à ceux discutés ici dans le paragraphe suivant, afin de mieux comprendre les effets de l'interaction entre l'intensité lumineuse et l'ennoyage.

1.3.1. A l'échelle de la feuille, capacité photosynthétique maximale (A max) et teneur en chlorophylle a et b

Notons tout d'abord que les semis témoins de chêne rouge avaient eux-mêmes des capacités photosynthétiques maximale réduites par rapport aux témoins des deux autres espèces. Ce résultat va dans le même sens que les niveaux d'assimilation de CO₂ et les concentration en chlorophylle mesurés : les valeurs obtenues pour les témoins étaient nettement inférieure chez le chêne rouge que chez les deux autres espèces.

Il semble que l'ennoyage ait affecté les capacités photosynthétiques intrinsèques (A max) des trois espèces, ce qui conforte l'hypothèse d'effets non stomatiques contribuant à la diminution de l'assimilation de CO₂. Par ailleurs, il n'y a pas de différence entre pédonculé et sessile selon ce critère, alors que le chêne rouge a été nettement plus affecté : les comparaisons faites pour A arrivaient au même classement entre espèce.

Parmi les effets non stomatiques envisageables, une diminution de la teneur en chlorophylle, qui réalise le transfert de charge nécessaire à la transformation de l'énergie lumineuse en ATP et NADPH, H⁺, peut engendrer une diminution de la photosynthèse. D'après nos résultats de 1994, il semble que l'ennoyage tende à diminuer la teneur foliaire en chlorophylle chez le sessile et le chêne rouge et non chez le pédonculé. Le pédonculé apparaît à nouveau ici comme l'espèce la moins sensible à l'ennoyage.

Toutefois, si les résultats obtenus en 1995 confirment bien cette sensibilité à l'ennoyage de la teneur en chlorophylle chez le chêne rouge et le sessile, elle a été en revanche également observée chez le pédonculé : pour cette espèce, la teneur en chlorophylle a augmenté entre le début et la fin de l'expérience pour les témoins, passant de 5 à 6 mg.dm⁻², alors qu'elle a diminué chez les plants ennoyés jusque 4 mg.dm⁻². Cette différence entre les deux expérience est peut être due au fait qu'une fertilisation a été apportée en 1995, profitant aux plants témoins et non aux plants ennoyés .

Une telle diminution de la teneur en chlorophylle foliaire en réaction à l'ennoyage a été constatée par d'autres auteurs chez le pédonculé comme chez le chêne rouge, clairement en relation avec une diminution des capacités photosynthétiques maximales A max (DREYER, 1994).

Ainsi dans nos conditions d'expérimentation, la diminution de la teneur foliaire en chlorophylle pourrait expliquer au moins en partie la diminution des capacités photosynthétiques mesurée à l'échelle de la feuille. Une autre hypothèse à envisager en plus de la diminution de la teneur en chlorophylle est la diminution de l'efficacité de la chlorophylle présente. Les résultats sur l'efficacité optimale des photosystèmes (Fv/Fm) et l'efficacité en cours de journée ($\Delta F/F_m'$) peuvent apporter de éléments de réponse.

1.3.2. A l'échelle des photosystèmes

L'efficacité optimale des photosystèmes II (F_v/F_m) n'a pas été affectée par l'ennoyage chez le sessile et le pédonculé, alors que chez le chêne rouge, F_v/F_m a fortement diminué en réponse à l'ennoyage : l'ennoyage a entraîné chez cette espèce un grave dysfonctionnement des photosystèmes qui n'est pas transitoire mais durable (non récupération de l'efficacité optimale même après 9 heures d'obscurité). Cette diminution de F_v/F_m chez le chêne rouge est due à une diminution de F_m et non à une augmentation de F_o . Cette absence d'augmentation de F_o signifierait que les photosystèmes n'ont pas été directement touchés (BUTLER, 1978).

Ainsi, alors que l'appareil photosynthétique du chêne sessile et du chêne pédonculé est relativement résistant à l'hypoxie, celui du chêne rouge y est nettement plus sensible.

Chez le pédonculé l'efficacité photochimique $\Delta F/F_m'$ a été systématiquement inférieure chez les plants ennoyés. Il en a été de même chez le sessile avec des différences entre témoins et ennoyés comparables à celles observées chez le pédonculé. Cette moins bonne efficacité des photosystèmes chez les plants ennoyés n'est cependant que transitoire, puisqu'il n'y a pas de différence en fin de nuit de F_v/F_m .

Chez le chêne rouge en revanche, non seulement l'efficacité des photosystèmes en cours de journée $\Delta F/F_m'$ est beaucoup plus fortement affectée par l'ennoyage que chez le sessile et le pédonculé mais en plus cet effet est durable comme l'on montré les résultats de F_v/F_m .

2. Effet de la lumière sur la réponse des plants à l'ennoyage

2.1. Sur la biomasse, A et gws

L'ensemble des facteurs étudiés ont subi une diminution en réaction à l'ennoyage moins importante à l'ombre qu'en pleine lumière :

A intensité lumineuse plus faible l'ennoyage affecte beaucoup moins

- la croissance racinaire des trois espèces. Le chêne rouge reste l'espèce la plus sensible à l'ennoyage et il n'y a plus de différence entre le sessile et le pédonculé. Ces résultats sont cohérents avec ceux obtenus en 1994 sur les biomasses racinaires.

- A et gws quelle que soit l'espèce considérée, ce qui va dans le même sens que les résultats sur la biomasse. Les plus fortes diminutions de gws et de A ont été à nouveau observées chez le chêne rouge, et il n'y a pas eu de différence de réaction entre le sessile et le pédonculé, comme c'était déjà le cas en pleine lumière.

De même, à l'ombre comme en pleine lumière, la diminution de A en réaction à l'ennoyage a été très parallèle à celle de gws ce qui tend à montrer que la fermeture des stomates expliquerait en partie la diminution de A.

2.2. Sur l'efficacité photochimique des photosystèmes II

Chez les plants des trois espèces la photosynthèse a fortement diminué en réaction à l'ennoyage. En pleine lumière, une grande partie de cette énergie lumineuse ne peut donc pas être utilisée pour la photosynthèse. Dans l'hypothèse où cet excès d'énergie lumineuse accentuerait chez ces trois espèces les dégradations temporaires (sessile et pédonculé) ou durables (chêne rouge) observées en réaction à l'ennoyage, le fait d'exposer les plants à une lumière incidente moins intense devrait au contraire atténuer ces dégradations.

- Chez le pédonculé, la diminution des capacités photosynthétiques maximales des plants en 1994 (A_{max}) n'a lieu qu'en pleine lumière et non à l'ombre. De même la diminution de la teneur en chlorophylle foliaire observée en 1995 est nettement plus importante en pleine lumière qu'à l'ombre. Il y a donc bien eu une interaction entre l'ennoyage et la lumière, mais sans conséquence durable sur le fonctionnement de l'appareil photosynthétique de cette espèce : l'efficacité optimale des PSII (F_v/F_m) n'a pas du tout été affectée par l'ennoyage en pleine lumière (et à *fortiori* à l'ombre). Par contre cette action combinée de l'ennoyage et de la lumière a affecté temporairement l'efficacité des PSII : en cours de journée $\Delta F/F_m'$ a été plus faible chez les plants ennoyés que chez les témoins et cet effet de l'ennoyage n'a eu lieu qu'en pleine lumière. Cela est bien corrélé à une augmentation du quenching non-photochimique q_N en réaction à l'ennoyage observée uniquement chez ces plants et signifiant qu'une part plus grande de l'énergie lumineuse incidente est dissipée sous forme de chaleur. Un phénomène similaire a été constaté sous l'effet combiné de la lumière et de la sécheresse chez des sessiles adultes (EPRON, DREYER et BREDA, 1992) : des cinétiques journalières montrent que la diminution de F_v/F_m constatée en milieu de journée, lors des éclaircissements les plus forts est accentuée chez les individus soumis à la sécheresse. Pour ces auteurs, les réductions de A dues à la sécheresse ont été accompagnées à fort éclaircissement par une augmentation de la dissipation sous forme thermique (q_N) de l'énergie lumineuse incidente : cela expliquerait cette diminution temporaire de l'efficacité des PSII ($\Delta F/F_m'$), qui réaugmente ensuite en fin de journée dès que les niveaux d'éclaircissement deviennent faibles. Cette photoinhibition constituerait selon ces auteurs un mécanisme de protection permettant de conserver l'intégrité de l'appareil photosynthétique malgré l'excès d'énergie lumineuse. Ce mécanisme est accentué chez les plants dont la dissipation par voie photochimique est déjà limitée par un stress, la sécheresse chez ces auteurs. Nos résultats indiquent le même type de mécanisme de protection contre l'excès d'énergie lumineuse, également accentué chez les plants soumis à un stress hydrique qui cette fois est l'ennoyage.

- Chez le sessile, bien qu'il y ait eu une diminution de A_{max} en réaction à l'ennoyage aussi importante à l'ombre qu'en pleine lumière (-35%), on observe comme chez le pédonculé une diminution de l'efficacité photochimique $\Delta F/F_m'$ en réaction à l'ennoyage uniquement chez les plants en pleine lumière. Ainsi, l'interaction de la lumière avec l'ennoyage a eu lieu de façon comparable chez les deux espèces et ne se traduit que par un effet temporaire sur le rendement quantique de la photosynthèse et non par des dégâts irréversibles de l'appareil photosynthétique, probablement du fait d'un bon fonctionnement des mécanismes de protection cités dans le cas du pédonculé.

- Par contre, chez le chêne rouge, l'ennoyage a eu des conséquences néfastes et à long terme sur le fonctionnement de l'appareil photosynthétique, conséquences d'autant plus graves que l'éclairement était fort : une diminution de l'efficacité optimale des photosystèmes II (F_v/F_m) a eu lieu en réaction à l'ennoyage, cela de façon accrue chez les plants soumis au plus fort éclairement. F_v/F_m est passé de 0,8 à 0,6 après sept jours d'ennoyage, soit une diminution de 25% à un éclairement de $740 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ maximum (atteint en milieu de journée). Une diminution similaire de F_v/F_m a été observée par EPRON, DREYER et AUSSÉNAC (1993), chez des plants de chêne rouge et de chêne sessile soumis à une forte sécheresse (potentiels de base de $-3,0 \text{ MPa}$) : sous l'effet d'un fort éclairement ($1750 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ pendant 135 minutes) F_v/F_m avait chuté de 24 % et 21 % respectivement chez ces deux espèces. De même la diminution de l'efficacité pendant la journée ($\Delta F/F_m'$) en réaction à l'ennoyage a été accentuée au plus fort éclairement, liée à une augmentation chez les mêmes plants d'une dissipation de l'excès d'énergie lumineuse sous forme de chaleur (q_N). Les mécanismes de protection ont donc certainement fonctionné mais ils n'ont pas permis d'éviter des dégradations irréversibles de l'appareil photosynthétique. Cette augmentation de q_N plus forte que celle observée chez les deux autres espèces a été en effet accompagnée d'une très nette diminution du nombre de centres réactionnels ouverts (estimé par q_p), ce qui confirme l'importance des dégâts causés par l'ennoyage. Cela n'a pas été le cas chez le pédonculé et le sessile, chez qui la diminution de l'efficacité des photosystèmes II ($\Delta F/F_m'$) n'a pas été accompagnée d'une nette diminution du nombre de centres ouverts (q_p).

Nos résultats montrent donc que l'appareil photosynthétique du chêne rouge a été gravement endommagé par l'ennoyage, dont les effets néfastes ont été accentués à fort éclairement. Chez le sessile et le pédonculé l'appareil photosynthétique a bien résisté à l'ennoyage même à fort éclairement.

V. CONCLUSION

L'objectif de ces deux expérimentations était de vérifier d'une part l'hypothèse qu'une forte intensité lumineuse était susceptible d'accentuer les réponses à l'ennoyage et d'autre part que les différences interspécifiques de résistance à l'ennoyage seraient elles aussi accentuées à fort éclaircissement.

Nos résultats ont permis de montrer les points suivants :

- Une forte intensité lumineuse chez des semis ennoyés a accentué l'ensemble de leurs réactions à l'ennoyage, cela chez les trois espèces.

- Les chênes sessile et pédonculé ont des mécanismes de protection efficace contre cette forte intensité lumineuse permettant malgré l'ennoyage de préserver l'intégrité des photosystèmes II, comme cela avait déjà été montré dans le cas de plants soumis à une sécheresse (EPRON, DREYER et BRÉDA, 1992).

- Par contre le chêne rouge est apparu beaucoup plus sensible que les deux autres espèces à l'action combinée de l'ennoyage et d'une forte intensité lumineuse, F_v/F_m , l'efficacité optimale des photosystèmes II étant affectée de façon irréversible. Ces dégâts importants n'ont pas eu lieu au niveau des photosystèmes II eux-mêmes, F_o n'ayant pas augmenté. Il n'est pas possible de préciser actuellement à quel niveau l'appareil photosynthétique serait atteint, l'ensemble des mécanismes de la photosynthèse étant intimement liés : l'efficacité des photosystèmes II est contrôlée par le transfert des électrons, lié au gradient de proton qui se forme de part et d'autre de la membrane des thylakoïdes, gradient qui dépend lui-même du cycle de Calvin.

Enfin, nous avons également montré que le système racinaire du pédonculé était suffisamment résistant à l'hypoxie pour lui permettre de se rééquilibrer avec les réserves en eau du sol après un ennoyage prolongé, impliquant que le continuum sol-plant a été maintenu chez cette espèce. Cela n'a pas été le cas chez le sessile son système racinaire ayant été plus fortement nécrosé par l'hypoxie que celui du pédonculé. Ce résultat va dans le même sens que les résultats antérieurs à ce sujet (BELGRAND, 1983 ; LÉVY, BÉCKER et GARREAU, 1986).

Tableau 11. Principaux résultats obtenus.

Plus le paramètre considéré a été affecté par une contrainte (ennoyage, sécheresse ou la succession des deux) et plus le nombre de symbole "-" est important. 0 signifie que le paramètre n'a pas été affecté.

	conditions	paramètre	sessile	pédonculé	
ennoyage	• naturelles	croissance en hauteur	--	-	P >> S
	• contrôlées	gws et A	--	-	
		Fv/Fm	0	0	
		racines	---	-	
sécheresse	contrôlées	nombre de pousse	-	--	S ≥ P
		croissance en hauteur	--	--	
		gws et A	--	--	
sécheresse après ennoyage	• naturelles	croissance en hauteur	----	--	P >> S
	• contrôlées	croissance en hauteur	----	--	
		gws et A	--	--	

CONCLUSION GÉNÉRALE

1. Rappel des objectifs

Les objectifs de ce travail étaient les suivants :

- Comparer le comportement du chêne sessile et du chêne pédonculé en jeune plantation sur pélosol-pseudogley, afin de conseiller au sylviculteur l'une ou l'autre des deux espèces pour la mise en valeur de ce type de sol.
- Bien comprendre l'influence de l'ennoyage d'une part et de la sécheresse d'autre part sur la réaction globale de chaque espèce à la succession de ces deux stress. L'un des deux stress est-il déterminant par rapport à l'autre pour le choix d'une espèce ?
- Enfin, nous avons testé l'hypothèse que les effets de l'ennoyage étaient accentués à fortes intensités lumineuses, comme celles subies en plantation en absence de couvert.

2. Réponses globale des plants à la succession de l'ennoyage et de la sécheresse en conditions naturelles

En conditions naturelles (chapitre I), nous avons vu que la topographie avait une influence déterminante sur l'intensité de l'ennoyage et de la sécheresse et modifiait par conséquent le comportement relatif des deux espèces :

- En haut de pente, par rapport au bas de pente le niveau moyen de la nappe est abaissé certainement du fait d'un bon drainage latéral, par contre, le dessèchement du sol en été est plus rapide. Dans ces conditions, la réponse globale des deux espèces a été très proche voire légèrement en faveur du chêne sessile, en terme de mortalité initiale et de croissance cumulée en hauteur et en diamètre depuis cinq ans.
- En bas de pente, la nappe est plus proche de la surface et stagne plus longtemps. Le dessèchement du sol est également moins rapide. Dans ces conditions, le comportement du chêne sessile selon les mêmes critères est devenu nettement moins bon que celui du chêne pédonculé.

Ainsi, l'augmentation de l'intensité d'ennoyage entre le haut de pente et le bas de pente a beaucoup plus affecté le chêne sessile que le chêne pédonculé. Il semble donc que sur pélosol-pseudogley, en bas de pente, ce soit l'intensité de l'ennoyage qui conditionne la réponse relative des deux espèces plus que l'intensité de la sécheresse estivale. Nous allons voir maintenant ce qui pourrait expliquer ce résultat.

3. Réponses des plants à l'ennoyage

Dans les conditions naturelles, en bas de pente où l'intensité de l'ennoyage est la plus forte, la présence de la nappe peu avant le débourement des plants a entraîné une réduction de la croissance de première pousse plus forte chez le chêne sessile que chez le chêne pédonculé (chapitre I).

En conditions contrôlées (chapitre II), nous avons confirmé ce résultat : la croissance en hauteur pendant l'ennoyage total du sol a été trois fois plus réduite chez le sessile (-38%) que chez le pédonculé (-13%). LÉVY, BECKER et GARREAU (1986) ont également montré que la biomasse aérienne de jeunes plants était plus affectée par l'hypoxie chez le chêne sessile que chez le chêne pédonculé. De plus, nous avons montré que le fait de baisser la nappe à 7 cm de la surface du sol profitait au chêne pédonculé mais non au chêne sessile, dont la croissance et les échanges gazeux étaient aussi fortement affectés que par un ennoyage total. Cela pourrait s'expliquer par une meilleure capacité du chêne pédonculé à produire de nouvelles racines dans la zone de sol non ennoyée par rapport au chêne sessile (BELGRAND, 1983). Ces racines blanches, fortement poreuses et non ramifiées ont été fréquemment observées en réponse à l'ennoyage chez d'autres espèces, résistantes à l'ennoyage comme *Fraxinus pennsylvanica* (SENA GOMES et KOSLOWSKI, 1980) ou sensibles comme *Quercus macrocarpa* (TANG et KOSLOWSKI, 1982) et *Quercus rubra* (COLIN-BELGRAND, DREYER et BIRON, 1991). Leur développement semble d'autant plus important que l'espèce est adaptée à l'ennoyage (LAAN, CLEMENT et BLOM, 1991), ce qui serait le cas du chêne pédonculé. Sa meilleure adaptation racinaire à l'hypoxie a par ailleurs été démontrée selon d'autres critères (BELGRAND, 1983) : le chêne pédonculé réagit à l'ennoyage par une plus forte hypertrophie des lenticelles et une plus forte augmentation de la porosité racinaire. Cela permettraient chez le chêne pédonculé un meilleur approvisionnement des racines en oxygène depuis les parties aériennes et limiteraient ainsi les dégradations du système racinaire en période d'hypoxie, plus efficacement que chez le chêne sessile. Nos résultats sont en accord avec cette hypothèse : la mortalité des racines fines a été quatre fois plus importante chez le chêne sessile (32% de racines fines nécrosées) que chez le chêne pédonculé (8% ; chapitre II). Nous avons confirmé ce résultat sur des semis (chapitre III) : chez le chêne sessile la moitié du pivot était nécrosé après deux semaines d'ennoyage, contre seulement un quart du pivot chez le chêne pédonculé. LÉVY, BECKER et GARREAU (1986) avaient également montré que la biomasse racinaire du chêne sessile avait été plus affectée par l'ennoyage que celle du chêne pédonculé. Nous avons montré que ces dégradations racinaires pouvaient se traduire directement par la perte de conductivité hydraulique entre le sol et les racines chez le chêne sessile et non chez le chêne pédonculé : après ressuyage du sol, le potentiel hydrique de base a chuté continuellement chez le chêne sessile, au-delà de -2,5 MPa alors que le sol était à la capacité au champ. Cela traduit de grandes difficultés pour les plants à s'alimenter en eau, d'autant plus graves qu'il n'y avait plus aucune contrainte hydrique. Chez le chêne pédonculé au contraire, le potentiel de base s'est rééquilibré avec celui du sol proche de 0 MPa. Cette plus grande sensibilité racinaire du chêne sessile à l'hypoxie pourrait également expliquer que les arrières effets de l'ennoyage sur les échanges gazeux soient plus durables chez cette espèce que chez le chêne pédonculé : suite à un ennoyage total, lors du ressuyage du sol, le retour à des niveaux de conductance stomatique et de

photosynthèse proches des témoins a été plus rapide chez le chêne pédonculé (chapitre II). Nous avons confirmé cela chez des semis (chapitre III). Malgré de telles perturbations des échanges gazeux, aucune dégradation irréversible de l'appareil photosynthétique n'a été enregistrée chez l'une ou l'autre des deux espèces (chapitre III) : l'efficacité optimale des photosystèmes II, mesurée en fin de nuit, est restée proche de l'optimum standard égal à 0,83, chez les plants enoyés comme chez les témoins. Parallèlement, nous avons observé une diminution transitoire de l'efficacité des photosystèmes II en cours de journée, liée à une augmentation de la dissipation de l'énergie lumineuse incidente sous forme de chaleur. Ce mécanisme, déjà observé chez le chêne sessile soumis à une sécheresse (EPRON *et al*, 1992) constituerait un moyen de protection efficace des photosystèmes II (VALENTINI *et al*, 1995). Cela pourrait expliquer la résistance de l'appareil photosynthétique à l'ennoyage que nous avons observée chez le chêne sessile et le chêne pédonculé.

Par contre nous avons observé chez le chêne rouge des dégâts irréversibles de l'appareil photosynthétique en réaction à l'ennoyage (chapitre III). Cette espèce a même été beaucoup plus fortement affectée par l'hypoxie que le chêne sessile (et *a fortiori* que le chêne pédonculé) selon l'ensemble des critères testés. Cela montre que le chêne sessile est malgré tout une espèce relativement tolérante à l'ennoyage, bien qu'elle le soit moins que le chêne pédonculé, comme l'ont précisé par ailleurs BELGRAND (1983) et DREYER *et al* (1991).

4. Réponses des plants à la sécheresse

Seule l'expérimentation en conditions contrôlées a permis de répondre à cette question (chapitre II), puisqu'il n'est pas été possible en conditions naturelles (chapitre I) de séparer l'effet réel de la sécheresse d'un éventuel arrière effet de l'ennoyage. Nous avons montré que le pourcentage de plants ayant poussé pendant la sécheresse a été plus fortement réduit chez le chêne pédonculé (de 4 fois) que chez le chêne sessile (de 2,7 fois). De même la croissance en diamètre a été deux fois plus réduite par la sécheresse chez le chêne pédonculé (-25%) que chez le chêne sessile (-12%). Ce résultat va dans le même sens que ceux de VIVIN, AUSSÉNAC et LÉVY, 1993) : en terme de mortalité et de croissance en hauteur, des plants de chêne sessile sont moins sensibles à la sécheresse que des plants de chêne pédonculé. Cela semble attesté à l'état adulte, tant en terme de croissance radiale (BECKER et LÉVY, 1986 ; LÉVY, BECKER et DUHAMEL, 1992) que de mortalité suite à de très forte sécheresse (BECKER et LÉVY, 1983a). Dans notre dispositif, aucune mortalité n'a été constatée suite à la sécheresse : l'intensité de la contrainte n'a pas dépassée -3,2 MPa, soit une valeur supérieure à -3,6 MPa au delà de laquelle VIVIN, AUSSÉNAC et LÉVY, 1993) constataient des mortalités. En revanche, il est probable, pour l'intensité de sécheresse obtenue, que la cavitation ait plus fortement atteint le chêne pédonculé que le chêne sessile, dont la plus grande résistance selon ce critère a été montrée (COCHARD *et al*, 1992). Cela pourrait expliquer dans notre dispositif que la croissance du chêne pédonculé soit plus affectée par la sécheresse que celle du chêne sessile, aucune différence en terme d'échange gazeux n'ayant été décelée entre les deux espèces en réaction à la sécheresse, comme l'on constaté par ailleurs BRÉDA *et al*, (1993) en termes de conductance stomatique et EPRON et DREYER (1993) en terme de photosynthèse.

5. Réaction à la succession de l'ennoyage et de la sécheresse

Aucun résultat n'existait jusqu'à présent sur la réaction des deux espèces à la succession de l'ennoyage et de la sécheresse. En conditions naturelles sur pélosol-pseudogley, nous avons constaté qu'en bas de pente, la croissance aérienne était plus affectée par la sécheresse chez le chêne sessile que chez le chêne pédonculé. C'est donc l'inverse de ce qui est observé habituellement en absence d'ennoyage préalable (VIVIN et al, 1993) ou sur des pseudogleys acides où l'ennoyage est certainement moins intense du fait d'une texture plus grossière (LÉVY, BECKER et DUHAMEL, 1992 ; voir paragraphe 4). Pour expliquer ce résultat, nous avons supposé que la plus grande sensibilité à l'hypoxie du chêne sessile se traduisait par un système racinaire plus dégradé que celui du chêne pédonculé à la fin de la période d'ennoyage. Il en résulterait chez le chêne sessile, un volume de sol prospecté par les racines plus réduit que celui du chêne pédonculé pour faire face à la sécheresse d'été. Nos résultats obtenus en conditions contrôlées confortent doublement cette hypothèse (paragraphe 3) : les dégradations racinaires dues à l'ennoyage ont bien été plus importantes chez le chêne sessile, qu'il s'agisse de plants (chapitre II) ou de semis (chapitre III). De plus, nous avons également montré en conditions contrôlées (chapitre II) que la croissance globale en hauteur, comme la croissance en diamètre étaient plus fortement affectées par la sécheresse chez le chêne sessile que chez le chêne pédonculé, uniquement si un ennoyage total du sol avait eu lieu au préalable. Ce résultat reproduit précisément ce que nous avons observé dans les conditions d'ennoyage les plus fortes à Sierck, c'est-à-dire en bas de pente.

Ainsi à très forte intensité d'ennoyage, comme c'est le cas en bas de pente sur pélosol-pseudogley, la moins bonne résistance du chêne sessile à l'ennoyage n'est pas compensée par sa meilleure résistance intrinsèque à la sécheresse. Dans ces conditions, c'est la meilleure résistance à l'ennoyage qui prend le pas. Cela expliquerait que le comportement du chêne pédonculé soit meilleur que celui du chêne sessile dans cette situation. Sur le dispositif de Sierck, le système racinaire du chêne sessile est-il effectivement plus réduit que celui du chêne pédonculé en bas de pente, où l'intensité de l'ennoyage est la plus forte ? Cette différence est-elle plus réduite, voire absente en haut de pente où l'intensité d'ennoyage est moins forte ? Par ailleurs les dégradations du système racinaire dues à l'ennoyage se traduisent-elles uniquement par une réduction du volume de sol exploré ? Quelles sont notamment les conséquences de la succession des deux stress sur la nutrition des plants ? COLIN-BELGRAND, DREYER et BIRON, (1991) ont montré notamment que l'ennoyage pouvait diminuer significativement les teneurs foliaires en azote chez *Quercus robur*, *Quercus rubra* et *Quercus palustris*. De même LÉVY (1981) a montré que de jeunes plants d'épicéa (*Picea abies* Karst.) souffrait de carence azotée lorsque le sol était ennoyé. Qu'en est-il concernant les deux chênes étudiés ? Sur pélosol-pseudogley, souffrent-ils de carences en azote ou/et en d'autres éléments ? Il serait important lors d'études ultérieures d'apporter des réponses à ces questions pour mieux expliquer la réponse globale des deux espèces à la succession des deux stress.

6. Comparaison du comportement des deux espèces sur différents types de sols à forte hydromorphie superficielle. Contribution à l'autécologie des deux espèces

Nos résultats sur pélosol-pseudogley peuvent sembler contradictoires avec ceux de BECKER et LÉVY (1983a) : les forts dépérissements constatés en forêt de Tronçais sur pseudogley podzolique suite à la sécheresse exceptionnelle de 1976 touchaient uniquement le chêne pédonculé et non le chêne sessile. Ces sols sont fortement hydromorphes comme le sont les pélosol-pseudogley mais leur texture dans l'horizon de fluctuation de la nappe est beaucoup plus grossière (sableuse au lieu de limono-argileuse sur pélosol-pseudogley). Cette forte porosité facilite les mouvements latéraux et le départ de la nappe, atténuant ainsi l'intensité de l'engorgement par rapport à un pélosol-pseudogley. Cela joue donc en faveur du sessile. Il semble fortement probable que l'intensité de l'engorgement a été ainsi suffisamment atténué à Tronçais pour éviter de trop fortes dégradations du système racinaire chez le sessile. La texture plus grossière des sols de Tronçais suppose également que le dessèchement y est beaucoup plus rapide qu'à Sierck. Dans ces conditions contrairement à Sierck, c'est la résistance intrinsèque à la sécheresse qui conditionne le comportement relatif des deux espèces, ce qui joue à nouveau en faveur du chêne sessile. Par ailleurs, les stations à pseudogley podzolique sont très pauvres sur le plan minéral, ce qui est aussi plus défavorable pour le chêne pédonculé (BECKER ET LÉVY, 1990). Sur pélosol-pseudogley, la richesse minérale est globalement plus satisfaisante.

Ces différentes raisons expliquent la différence entre nos résultats et ceux de Tronçais (BECKER ET LÉVY, 1983). D'une part les pseudogleys podzoliques conviennent mieux au chêne sessile. Sur ces sols la sensibilité à la sécheresse prend le pas sur la sensibilité à l'engorgement, du fait de la texture grossière (sableuse ou sablo-limoneuse) de l'horizon de fluctuation de la nappe. D'autre part, les pélosol-pseudogleys conviennent mieux au chêne pédonculé dans les positions topographiques où le drainage latéral est faible (bas de pente). Dans ces conditions, c'est la sensibilité à l'engorgement qui conditionne le comportement relatif des deux espèces plus que leur sensibilité à la sécheresse, du fait de la texture fine (limono-argileuse) de l'horizon de fluctuation de la nappe. Par contre, dès que le drainage latéral est suffisant (pente de 6% à Sierck), le chêne sessile se comporte aussi bien que le chêne pédonculé.

Entre ces deux extrêmes, sur pseudogleys acides autres que le pseudogley-podzolique, la texture est le plus souvent limono-sableuse. L'hypoxie est un peu plus forte que sur pseudogley podzolique mais moins forte que sur pélosol-pseudogley et c'est l'inverse quant à la sécheresse. Sur ces sols c'est encore la sensibilité à la sécheresse qui conditionne le comportement des deux espèces, plus que la sensibilité à l'engorgement. Le sessile devra donc y être favorisé par rapport au pédonculé (BECKER et LÉVY, 1986 et 1990).

7. Conseils pratiques aux sylviculteurs

7.1. Choix de l'espèce sur pélosol-pseudogley

Sur pélosol-pseudogley, en haut de pente, il est préférable d'installer du chêne sessile : son comportement dans le jeune âge en terme de mortalité et de croissance est aussi bon voire meilleur que celui du chêne pédonculé. De plus, d'ici quelques années, le couvert des arbres sera suffisant pour abaisser la hauteur de la nappe par évapotranspiration : l'intensité de l'engorgement sera alors atténuée mais celle de la sécheresse estivale sera accentuée. Il est fort probable que cette évolution de l'intensité des deux contraintes favorise le chêne sessile, plus sensible à l'engorgement mais aussi plus résistant à la sécheresse que le chêne pédonculé. Cette hypothèse semble confortée par les observations de LÉVY, *et al* (1993) : sur pélosol-pseudogley en peuplement adulte, l'indice de fertilité (essentiellement dépendant de la hauteur dominante) semble meilleur chez le chêne sessile (22 m) que chez le chêne pédonculé (20 m). Il serait donc important de suivre le comportement des deux espèces à partir du moment où les houppiers entreront en concurrence, afin de savoir dans quelle mesure l'augmentation du couvert pourrait favoriser le chêne sessile par rapport au chêne pédonculé. Sur le dispositif de Sierck, un traitement a été prévu précisément pour répondre à cette question : les arbres y sont plantés avec une densité trois fois supérieure (1 mètre sur un mètre) à la densité des traitements utilisés dans notre étude.

Par contre, en bas de pente où la nappe est plus proche de la surface et stagne plus longtemps, il est préférable d'éviter le chêne sessile et de favoriser le chêne pédonculé ne serait-ce que pour une question de mortalité initiale : par rapport au haut de pente, la mortalité du chêne sessile est devenue très importante, passant de 24 à 49 %, alors que celle du chêne pédonculé tendait à diminuer, passant de 27 à 19 %. Dans ces stations, il sera important à l'avenir de contrôler la densité des arbres dès qu'ils seront en concurrence, afin de limiter notamment l'intensité de la sécheresse estivale qui serait accentuée par un couvert trop dense. Par ailleurs, le chêne pédonculé étant une espèce plus exigeante en lumière et supportant moins la concurrence que le chêne sessile (BECKER et LÉVY, 1990), les éclaircies devront être suffisamment rapprochées dans les stations où il sera choisi.

Les autres espèces de feuillus testées par d'autres auteurs semblent peu adaptées à ces sols, qu'il s'agisse de l'alisier torminal (LÉVY, *et al*, 1993) ou du chêne rouge (BELGRAND, 1983). Par contre l'aulne glutineux y présente une très bonne vigueur (LÉVY, 1982).

Parmi les résineux, de nombreuses espèces ne conviennent pas du tout sur ces sols. C'est le cas notamment de l'épicéa, du douglas, du sapin de Vancouver, des mélèzes d'Europe et du Japon et du thuya géant (BELGRAND et LÉVY, 1985). Par contre les espèces suivantes présentent un comportement honorable sur pélosol-pseudogley, à condition d'éviter les positions topographiques peu drainantes : les pins noir, Weymouth, sylvestre, et lodgepole (BELGRAND et LÉVY, 1985 ; CLAUDE, 1986).

7.2. Traitements permettant d'atténuer les deux stress

Dans le dispositif de Sierck, nous avons montré que l'élimination de la concurrence herbacée par l'application de paillage ou d'herbicide permettait non seulement de diminuer la mortalité initiale des plants, mais également d'améliorer de façon très nette leur croissance en hauteur et en diamètre. Ces résultats vont dans le même sens que ceux obtenus par FROCHOT et LÉVY (1986) sur des plants de merisier et de frêne. Ces techniques permettent aussi de repousser le premier dégagement. L'installation du paillage présente cependant un coût élevée et il importe de vérifier la rentabilité d'un tel investissement. Pour cette raison il est certainement à proscrire en terrain trop ensouché. En zones déjà fortement colonisées par la végétation adventice, une application d'herbicide est pratiquement indispensable pour permettre l'installation des plants qui risquerait sinon d'être compromise, même lors d'une année sans forte sécheresse : il a été montré que la présence des adventices limitait fortement la croissance initiale des plants, non seulement du fait de la très forte concurrence pour l'eau qu'elles exercent, mais aussi indépendamment de l'alimentation en eau (COLLET, 1994). La suppression de la végétation adventice est d'autant plus conseillée que la colonisation des sols à hydromorphie temporaire par les herbacées est souvent très importante dès l'ouverture du couvert (BECKER et LÉVY, 1983b ; LÉVY, FROCHOT et BECKER, 1990). Les tapis herbacés qui se forment sont suffisamment denses pour empêcher la régénération naturelle.

Parmi les traitements permettant d'atténuer l'intensité de l'ennoyage, le billonnage déjà utilisé en forêt sur pélosol-pseudogley (ONF de Thionville par exemple) donne de bons résultats lorsque la pente est suffisante : la croissance en hauteur du chêne pédonculé a été améliorée de 41 % et sa mortalité a été diminuée de 29 à 12% (LÉVY, 1986). Il n'en est pas forcément de même par fossés d'assainissement : BECKER et LÉVY (1986) ont montré sur pseudogley acide que ce traitement pouvait avoir, à l'état adulte (arbres de plus de 100 ans), un effet négatif sur la croissance radiale du chêne pédonculé (-24 % par rapport à l'absence de fossé). Pour des arbres jeunes (de moins de 100 ans), le drainage n'a que peu d'effet sur la croissance radiale du chêne pédonculé mais profite nettement à celle du chêne sessile (+29%). D'après ces auteurs, le fait d'abaisser le niveau moyen de la nappe diminuerait l'intensité de l'ennoyage mais accentuerait en revanche l'intensité de la sécheresse estivale, ce qui profiterait donc au chêne sessile plus sensible à l'ennoyage mais aussi plus résistant à la sécheresse que le chêne pédonculé. Cette hypothèse est en accord avec nos résultats de Sierck, où il n'a pas été possible de réaliser d'assainissement en plus des traitements déjà existants, mais où l'on peut comparer l'intensité des deux contraintes entre deux positions topographiques différentes : le haut de pente bien drainé est aussi plus sec en été, alors que le bas de pente mal drainé est aussi moins vite desséché en été. Toutefois sur pélosol pseudogley il a été montré que le drainage par fossé permettait d'augmenter la surface terrière du chêne pédonculé (LÉVY, communication personnelle) : sur un essai réalisé à Damas- au-Bois (88), 21 ans après la plantation, l'augmentation était de 22% par des fossés écartés de 20m, de 36% par billon et de 48% par des fossés écartés de 10m. L'assainissement par fossé est donc envisageable, mais il importe au sylviculteur de vérifier si cette opération est bien rentable.

BIBLIOGRAPHIE

AUSSENAC G., GRANIER A., 1978. Quelques résultats de cinétique journalière du potentiel de sève chez les arbres forestiers. *Ann. Sci. Forest.*, 35 (1) 19-32.

BADEAU V., 1990. Etude de la variabilité morphologique des chênes en Lorraine (*Quercus petraea*, *Quercus pubescens*, *Quercus robur*). DEA Université Nancy I, 35 p. + annexes.

BARNES J.D., BALAGUER L., MANRIQUE E., ELVIRA S., DAVISON A. W., 1992. A reappraisal of the use of DMSO for the extraction and determination of chlorophyll a and b in lichens and higher plants. *Environ. Exp. Bot.*, 32 : 85-100.

BEAUMONT A., LAPEYRONNIE J., TESSIER D., 1979. Technique d'étude de la porosité en eau de mottes de sol préparées à différents pF. Note technique, INRA Versailles.

BECKER M., LÉVY G., 1983 a. Le dépérissement du Chêne, les causes écologiques. Exemple de la forêt de Tronçais et premières conclusions. *Rev. For. Fr.*, vol.XXXV, n°5, 341-356.

BECKER M., LÉVY G., 1983 b. Installation et dynamique d'une population de semis de chênes en milieu hydromorphe sous l'influence de divers facteurs (lumière, régime hydrique, compétition herbacée). *Acta Œcol. Plant.*, 4 (18) n°3, 299-317.

BECKER M., LÉVY G., 1986. Croissance radiale comparée de chênes adultes (*Quercus robur* L. et *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) sur sol hydromorphe acide : effet du drainage. *Acta Œcologica, Œcol. Plant.*, vol.7 (21) n° 2, 121-143.

BECKER M., LÉVY G., 1990. Le point sur l'écologie comparée du chêne sessile et du chêne pédonculé. *Rev. For. Franc.*, vol. XLII n°2, 148-154.

BECKER M., LÉVY G., LEFEVRE Y., 1996. Radial growth of mature pedunculate and sessile oaks in response to drainage, fertilization and weeding on acid pseudogley soils. *Ann. Sci. For.*, 53, 585-594.

BELGRAND Micheline, 1983 - Comportement de jeunes plants feuillus (chêne pédonculé, chêne rouge, chêne sessile, hêtre) sur substrat ennoyé. Adaptations racinaires. Application à la mise en valeur forestière des pseudogleys. Thèse de docteur-ingénieur, INA Paris-Grignon, 188 p.+ annexes

BELGRAND M., LÉVY G., 1985. Comportement de différentes essences forestières sur sol à hydromorphie temporaire. *Science du sol.*, 4, 227-237.

BIRNER T.P., STEUDLE E., 1993. Effects of anaerobic conditions on water and solute relations, and on active transport in roots of maize (*Zea mais* L.). *Planta.* 190 : 474-482.

BLACK R A., 1984. Water relations of *Quercus palustris* : field measurements on an experimentally flooded stand. *Ecologia.*, 64, 14-20.

BOWEN G.D., NAMBIAR E.K.S., 1984. Nutrition of plantation forests. Academic Press, 151-153.

BRADFORD K.J., 1983. Involvement of plant growth substances in the alteration of leaf gas exchange of flooded tomato plants. *Plant physiol.*, 73, 480-483.

BREDA N., GRANIER A., DREYER E., COCHARD H. 1993. Effects of soil water depletion on water relation of *Quercus petraea* and *Quercus robur* under natural conditions at Champenoux forest (France). *Ann. Sci. For.*, 50 : 571-582.

BREDA N., GRANIER A., BARATAUD F., MOYNE C., 1994. Soil water dynamics in an oak stand. Part I. Soil moisture, water potentials and root water uptake. *Plant and soil*, soumis.

BREDA N., GRANIER A., GRAS F., 1996. Comparison of soil water retention relationships established on clods or on disturbed samples with *in situ* measurements. Application to soil water potential calculations. *Agronomie*, soumis.

BUTLER W. L., 1978. Energy distribution in the photochemical apparatus of photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 29 : 345-378.

CAEMMERER S , FARQUHAR G D, 1981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*, 153,376-387.

CLAUDE S., 1986 - Etude du comportement d'essences introduites sur sols à hydromorphie temporaire en Lorraine et en Haute-Saône. Mémoire 3^e année ENITEF. INRA, 141 p. + annexes

COCHARD H., BREDA N., GRANIER A., AUUSSENAC G. 1992. Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea* (Matt) Liebl., *Q. pubescens* Willd., *Q. robur* L.) Ann. Sci. For. 49 : 225-233.

COLIN-BELGRAND M., DREYER E., BIRON P., 1991. Sensitivity of seedlings from different oak species to waterlogging : effects on root growth and mineral nutrition. Ann. Sci. For., 48, 193-204.

COLLET C., 1994. Effet compétitif de deux graminées forestières sur des jeunes chênes sessiles en conditions contrôlées. Interaction avec une sécheresse édaphique. Thèse en biologie Végétale et forestière. Université Nancy I. 103p + annexes.

COLLET C., FROCHOT H., 1996. Effects of interspecifics competition on periodic shoot elongation in oak seedlings. Can. J. For. Res., in press.

DAVIES W.J., ZHANG. J, 1991. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 42 : 55-76.

DREW.M C., 1991. Oxygen deficiency in the root environment and plant mineral nutrition. In : Plant Life Under Oxygen Deprivation. (M.B Jackson, D.D Davies, H. Lambers, Eds.) SPB Academic Publishing, 303-316.

DREYER E., COLIN-BELGRAND M., BIRON P., 1991. Photosynthesis and shoot water status of seedlings from different oak species submitted to waterlogging. Ann. Sci. For., 48, 205-214.

DREYER E., 1994. Compared sensitivity of seedlings from 3 woody species (*Quercus robur* L, *Quercus rubra* L and *Fagus sylvatica* L) to water-logging and associated root hypoxia : effects on water relations and photosynthesis. Ann. Sci. For., 51, 417-429.

DURAND P., 1992. Comparaison des chênes sessile (*Quercus petraea* (Matt) Liebl.) et pédonculé (*Quercus robur* L.) en plantation expérimentale sur pélosol-pseudogley. Mémoire de 3^e année ENITEF, INRA, 56 p. annexes.

EPRON D., DREYER E., 1992. Effects of severe dehydration on leaf photosynthesis in *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. : photosystem II efficiency, photochemical and nonphotochemical fluorescence quenching and electrolyte leakage. Tree Physiol., 10, 273-284.

EPRON D., DREYER E., BREDA N., 1992. Photosynthesis of oak trees (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) during drought under field conditions : diurnal evolution of net CO₂ assimilation and photochemical efficiency of photosystem II. *Plant, Cell and Environ.*, 15 : 809-820.

EPRON D., DREYER E., AUSSENAC G., 1993. Compared tolerance of photosynthesis to water stress in seedlings from three oak species : *Quercus petraea* (Matt) Liebl, *Q. rubra* L and *Q. cerris* L. *Ann. Sci. For.*, 5, 48-60.

EPRON D. , DREYER E., 1993. Compared effects of drought on photosynthesis of adult oak trees (*Quercus petraea* (Matt) Liebl. and *Quercus robur* L.) in an natural stand. *New Phytol.*, 125,381-389.

FROCHOT H., LÉVY G., 1980 - Facteurs limitants de la croissance initiale d'une plantation de merisier (*Prunus avium* L.) sur rendzine brunifiée. *Ann. Sci. For.*, 37 (3), 239-248.

FROCHOT H., LÉVY G., 1986 - Facteurs du milieu et optimisation de la croissance initiale en plantation de feuillus. *Rev. For. Franc.*, XXXVIII, 3, 301-306.

FROCHOT H., 1990. Compétition et relation de voisinage dans les jeunes peuplements forestiers. 14^{ème} conférence du COLUMA. Journées internationales d'études sur la lutte contre les mauvaises herbes. Versailles, 861-870.

GARDINER ES., HODGES JD., 1996. Physiological, morphological and growth responses to rhizosphere hypoxia by seedlings of North American bottomland oaks. *Ann. Sci. For.*, 53, 303-316.

GRANIER A., LÉVY G., 1981. Influence des conditions d'engorgement du sol sur l'évolution de l'état hydrique de jeunes plants d'épicéa (*Picea abies* L.). *Ann. Sci. For.*, 38 (2), 179-198.

GENTY B., BRIANTAIS J.M., BAKER N.R., 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochem. Biophys. Acta*, 990 : 87-92.

HARTUNG W., SLOVIK S., 1991. Physiochemical properties of plant growth regulators and plant tissues determine their distribution and redistribution : stomatal regulation by abscissic acid in leaves. *New Phytol.*, 119 : 361-382.

KOZLOWSKI T.T., 1982. Water supply and tree growth. Part II flooding. *Forest Abstracts.*, 43, n° 3, 145-161.

LAAN P., CLEMENT J.M.A.M., BLOM C.W.P.M., 1991. Growth and development of *Rumex* roots as affected by hypoxic and anoxic conditions. *plant and Soil.*, 136, 145-151.

LEUNING R., SANDS P., 1989. Theory and practice of a portable photosynthesis instrument. *Plant, Celle and Environ.*, 12 : 669-678.

LÉVY G., 1972. Premiers résultats concernant deux expériences d'assainissement du sol sur plantations de résineux. *Ann. Sci. For.*, 29 (4), 427-450.

LÉVY G., 1981 b. La nutrition azotée de l'épicéa en sol engorgé : étude expérimentale. *Ann; Sci. For.*, 38 (2), 163-178.

LÉVY G., 1982 - Estimation de l'utilité d'une introduction d'aulne glutineux en mélange à de jeunes plants d'épicéa commun sur sol à hydromorphie temporaire superficielle. *Ann. Sci. For.*, 39 (1), 33-40.

LÉVY G., 1986. Plantations sur sols à hydromorphie temporaire. *Rev. For. Franc.*, XXXVIII, 3, 307-314.

LÉVY G., BECKER M., GARREAU B., 1986. Comportement expérimental de semis de chêne pédonculé, chêne sessile et hêtre en présence d'une nappe d'eau dans le sol. *Ann. Sci. For.*, 43 (2), 131-146.

LÉVY G., FROCHOT H., BECKER M., 1990. Installation des peuplements de chêne et facteurs du milieu. *Rev. For. Fr.*, XLII, 2, 240-245.

LÉVY G., 1990. Incidences possibles d'une coupe à blanc sur la remontée des nappes et la stabilité structurale des sols à hydromorphie temporaire. *Rev. For. Franc.*, XLII, 5, 517-522

LÉVY G., BECKER M., DUHAMEL D., 1992 - A comparison of the ecology of pedunculate and sessile oaks : radial growth in the centre and northwest of France. *For. Ecol. Manage.*, 55, 51-63.

LÉVY G., LE GOFF N., GIRARD S., LEFEVRE Y., 1993. Potentialités de l'Alisier torminal sur sols à hydromorphie temporaire : comparaison avec les Chênes pédonculé et sessile. *Rev. For. Franc.*, XLV, 3, 243-252.

LI-COR, 1987. Li-6200, technical reference. Li-Cor, Lincoln, USA.

LONGO Maurizio, 1994 - Plantation expérimentale de chênes sur pélosol-pseudogley : contraintes hydriques dans le sol et au niveau des plants. Rapport de stage ERASMUS, Faculté Forestière de l'Université de Munich, INRA, 12 p.

MAGNIER E., 1994 - Comportement écophysologique et phénologique du chêne sessile et du chêne pédonculé soumis à une succession ennoyage-sécheresse. Rapport de BTS productions forestières, INRA, 30 p.

MEYER W.S, REICOSKY D.C, BARRS H.D, SMITH R.C.G, 1986. Physiological responses of cotton to a single waterlogging at high and low N-levels. *Plant Soil*, 102, 161-170.

PEZESHKI S R., CHAMBERS J.L., 1985. Responses of cherrybark oak seedlings to short-term flooding. *Forest. Sci.* 31, n° 3 , 760-771.

PEZESHKI S R., CHAMBERS J.L., 1986. Variations in flood-induced stomatal and photosynthetic responses of three bottomland tree species. *Forest. Sci.*, 32, n°4, 914-923.

PEZESHKI S R., 1991. Root responses of flood-tolerant and flood-sensitive tree species to soil redox conditions. *Trees*, 5, 180-186.

PEZESHKI S R., 1993. Responses of baldcypress (*Taxodium distichum*) seedlings to hypoxia : leaf protein content, ribulose-1,5-biphosphate carboxylase/oxygenase activity and photosynthesis. 59-69.

POWLES S.B., 1984. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Annual Rev. of Plant Physiol.*, 35 : 15-44.

PRADET A., BOMPSELL J.L., 1978. Energy metabolism in plants under hypoxia and anoxia. In : "Plants life in anaerobic environments", Hook, Crawford, eds, Ann. Arbor. Science Michigan, 89-118.

RAMEAU J.C., 1990. Comportement dynamique du chêne pédonculé et du chêne sessile dans les successions forestières. *Rev. For. Fr.*, vol. XLII, n°2, 155-164.

SCHREIBER U., BILGER W., NEUBAUER C., 1994. Chlorophyll fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. In : "Ecophysiology of photosynthesis", Schulze E.D., Caldwell M.M., eds, Springer Verlag, 46-70.

SCUILLER I., 1990. Exploration de la variabilité des comportements écophysologiques des semis de chênes blancs européens soumis à la sécheresse. Thèse en biologie Végétale et forestière. Université Nancy I. 65 p + annexes.

SENA GOMES A. R., KOZLOWSKI T. T., 1980. Growth responses and adaptations of *Fraxinus pennsylvanica* seedlings to flooding. *Plant Physiol.* 66, 267-271.

SOJKA, STOLZY, 1980. Soil oxygen effects on stomatal response. *Soil Science*, 11 : 350-356.

TANG Z. C., KOZLOWSKI T.T., 1982. Some physiological and morphological responses of *Quercus macrocarpa* seedlings to flooding. *Can. J. For. Res.*, 12, 196-202.

THOMAS P., BIRNER, STEUDLE E., 1993. Effects of anaerobic conditions on water and solute relations, and on active transport in roots of maize (*Zea mays* L.). *Planta.* 190, 474-483.

TRIBOULOT MB., FAUVEAU ML., BREDAS N., LABEL P., DREYER E., 1996. Stomatal conductance and xylem-sap abscisic acid (ABA) in adult oak trees during a gradually imposed drought. *Ann. Sci. For.* 53, 207-220.

VALENTINI R., EPRON D., DE ANGELIS P., MATTEUCHI G., DREYER E., 1995. In situ estimation of net CO₂ assimilation, photosynthetic electron flow and photorespiration in turkey oak (*Q. cerris* L.) leaves : diurnal cycles under different levels of water supply. *Plant, cell and Environment*, 18, 631-640.

VIVIN P., AUSSENAC G., LÉVY G., 1993. Differences in drought resistance among three deciduous oak species grown in large boxes. *Ann. Sci. For.*, 50, 221-233.

WAGNER P., 1991. Comportement écophysologique de plants de chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt) Liebl.) et de chêne pédonculé (*Quercus robur* L.) sur pélosol-pseudogley : conséquences de la sécheresse. DEA de Biologie Végétale et Forestière, Université de Nancy I, INRA, 36 p. + annexes.

ZHANG J., DAVIES W.J., 1987. ABA in roots and leaves of flooded plants. *J. Exp. Bot.*, 38, 649-659.

Annexe 1 : Traitements herbicides

PROPRIÉTÉS DES HERBICIDES UTILISÉS :

glyphosate : herbicide systémique foliaire actif sur toute végétation en feuille.

atrazine : herbicide systémique essentiellement racinaire appliqué préventivement (en absence de végétation herbacée et sélectif des chênes).

TRAITEMENT SIERCK 1991

Date du traitement : 9,10,11/07/1991

Matière active : Glyphosate

Produit commercial : Roundup contenant 360 g/l de matière active

Dose : 8 litres de produit commercial ou 2880 g de matière active à l'hectare.

Bouillie aqueuse : 800 litres / ha

Buse : Buse miroir (TK3 Teejet), traitement sur environ un mètre de largeur

Appareil utilisé : Pulvérisateur dorsal à pression entretenue

Météorologie : Très chaud et ensoleillé, vent fort à moyen, température moyenne de 25°C

Observations : végétation très avancée (20 à 40 cm de hauteur) ; chênes feuillés protégés par des sacs en papier kraft

TRAITEMENT SIERCK 1992

Date du traitement : 26, 27 /05/1992

Matière active : Glyphosate

Produit commercial : Roundup contenant 360 g/l de matière active

Dose : 6 litres de produit commercial ou 2160 g de matière active à l'hectare.

Surfactant : Genamin (améliore la pénétration foliaire)

Bouillie aqueuse : 600 litres / ha

Buse : Buse miroir (TK3 Teejet). Traitement dirigé à l'aide d'un pulvérisateur dorsal à pression entretenue

Météorologie : chaud et ensoleillé, vent modéré (quelques rafales), température moyenne de 23°C

Observations : végétation entre 5 et 25 cm, chênes feuillés. Pluie 2 heures après le traitement du bloc 2 pendant 5 à 10 minutes ne semblant pas remettre en cause le traitement

.../...



TRAITEMENT SIERCK 1993

Date du traitement : 6, 7 /07/1993

Matière active : Glyphosate

Produit commercial : Roundup contenant 360 g/l de matière active

Dose : 6 litres de produit commercial ou 2160 g de matière active à l'hectare.

Surfactant : Genamin (améliore la pénétration foliaire)

Bouillie aqueuse : 600 litres / ha

Buse : Buse miroir (TK3 Teejet). Traitement dirigé à l'aide d'un pulvérisateur dorsal à pression entretenue

Météorologie : beau avec passages nuageux, vent faible (nord), température moyenne de 23°C

Observations : végétation feuillée

TRAITEMENT SIERCK 1994

Date du traitement : 8 /03/1994

Matière active : Atrazine

Produit commercial : atraphyte contenant 500 g/kg de matière active

Dose : 8000 g de produit commercial ou 4000 g de matière active à l'hectare.

Surfactant : néant

Bouillie aqueuse: 500 litres / ha

Buse : Buse miroir (TK3 Teejet). Traitement dirigé à l'aide d'un pulvérisateur dorsal à pression entretenue

Météorologie : couvert, vent moyen (est) petites rafales, température moyenne de 7 °C.

Observations : végétation absente lors du traitement (détruite par le traitement de 1993) et traitement réalisé hors période de végétation.

Service Commun de la Documentation
de l'Université Henri Poincaré - NANCY 1
B.I.U. Sciences
Rue du Jardin Botanique
54600 VILLERS-LES-NANCY (FRANCE)

Nom : **WAGNER**

Prénom : **Pierre-André**

DOCTORAT de l'UNIVERSITE HENRI POINCARÉ, NANCY-I
en **BIOLOGIE FORESTIERE**

VU, APPROUVÉ ET PERMIS D'IMPRIMER

Nancy, le 13 JAN 1997 UHP 134

Le Président de l'Université



Résumé.

L'objectif de ce travail était de comparer la réaction de jeunes plants de chêne sessile et de chêne pédonculé à deux contraintes successives : l'hypoxie, qui résulte de l'engorgement des racines, suivie par la sécheresse.

D'après les résultats obtenus en conditions naturelles sur pélosol-pseudogley, où ces deux contraintes sont particulièrement fortes, la réaction des plants dépend de leur position topographique. Ainsi, dès que la pente est suffisante pour permettre un drainage latéral des eaux de pluie, l'hypoxie est atténuée et la sécheresse accentuée : le comportement du chêne sessile tend alors à être légèrement meilleur que celui du chêne pédonculé. Au contraire, en bas de pente, le faible drainage latéral accentue l'hypoxie et atténue la sécheresse : le comportement du chêne pédonculé est alors très significativement supérieur à celui du chêne sessile.

Ces résultats sont confirmés et au moins en partie expliqués par ceux obtenus en conditions contrôlées, où la succession des deux contraintes a été reproduite : le système racinaire du chêne sessile est plus fortement dégradé par l'hypoxie que celui du chêne pédonculé. Cela expliquerait que le chêne sessile soit plus fortement affecté que le chêne pédonculé par la sécheresse qui suit l'engorgement.

Par ailleurs, la forte intensité lumineuse qui règne en plantation accentuerait les effets négatifs de l'hypoxie chez les deux espèces. Dans ces conditions, leur appareil photosynthétique n'est cependant pas affecté de façon irréversible, alors que c'est le cas chez le chêne rouge, espèce particulièrement sensible à l'hypoxie.

Mots clés : chêne sessile ; chêne pédonculé ; hypoxie ; sécheresse ; pélosol-pseudogley ; mortalité ; croissance aérienne ; racines ; potentiel hydrique ; échanges gazeux ; fluorescence.