

Faculté des bioingénieurs

Ajustement osmotique de *Fagus sylvatica* en réponse au stress hydrique

Auteur : Bourgois Justine
Promoteur : Prof. Valentin Couvreur
Doctorante : Monica Rothwell
Lecteurs: Prof. Mathieu Jonard
Prof. Muriel Quinet

Année académique 2025-2026
Mémoire de fin d'études présenté en vue de l'obtention du diplôme de
Bioingénieur : Master gestion des forêts et des espaces naturels

Remerciements

Un mémoire de fin d'études ne se réalise jamais seul. Je tiens donc à adresser mes sincères remerciements à tous ceux qui ont contribué de près ou de loin à sa réalisation.

Tout d'abord, merci beaucoup à mon promoteur Valentin Couvreur et à Monica Rothwell, pour leur encadrement exceptionnel tout au long de ce mémoire. Votre encadrement a été plus qu'un simple accompagnement scientifique, vous avez créé un environnement de travail dynamique et bienveillant qui m'a permis d'apprécier pleinement la réalisation de ce mémoire. Valentin merci pour ton enthousiasme, ta bienveillance et tes précieux conseils. Monica, merci pour tous ces bons moments partagés à la fois en réunion, en laboratoire et surtout sur le terrain. Les heures passées à chercher des racines, les réveils à 4h du matin pour les mesures pré-aube après avoir dormi dans une voiture sur le terrain de l'observatoire de Bordeaux n'auraient pas été aussi chouettes sans toi !

Ce remerciement s'étend également au reste du labo PEPA, pour ce même environnement dynamique et bienveillant, pour ces pauses cafés qui permettent parfois de débloquer un problème de mémoire, pour les quelques heures volées à Marco D'Agostino pour m'aider avec les codes R et pour les séminaires ouverts à tous qui m'ont permis de m'améliorer grandement dans mes présentations orales et PowerPoint.

Ensuite, un remerciement tout particulier à mes parents, pour leur soutien immense et inconditionnel et qui ont toujours été là durant toutes ces années d'étude. Merci également à ma sœur Pauline d'avoir toujours cru en moi. Et puis j'ai la chance d'avoir eu de nombreuses personnes derrières moi, soutien infaillible qui permet de ne jamais rien lâcher. Merci à mes 4 grands-parents surtout, à Stefaan qui a toujours eu le bon coup de téléphone au bon moment et à l'ensemble de ma famille pour votre soutien régulier. Merci aussi aux amis, en particulier ceux sans qui la vie universitaire n'aurait pas été la même : le squat du trèfle, Renaud, Alexis, Aline, Sophie, Margot, Xavier et Francis, Célia, Mila, Lisa, Ines. Merci à ceux que je ne cite pas mais qui sauront se reconnaître.

Un merci spécial à Renaud et Thomas Dagbert pour leur aide immense sur le terrain et en laboratoire, et aux techniciens avec qui c'était un plaisir de collaborer : Frédéric André, François Plume, Loïc Demoulin et Paul Dekaezemaeker.

Table des matières

<i>Table des tableaux</i>	9
<i>Liste des Acronymes</i>	10
1 <i>Introduction</i>	11
2 <i>Etat de l'art</i>	13
2.1 Evolution des forêts depuis leur apparition	13
2.2 Prise de conscience écologique moderne.....	15
2.3 Les services écosystémiques rendus par la forêt.....	16
2.4 Changement climatique.....	17
2.5 Stress hydrique, circulation de l'eau dans l'arbre et cavitation.....	18
2.6 Potentiel hydrique et circulation de l'eau dans l'arbre	19
2.7 Vulnérabilité et mécanismes d'adaptation	22
2.8 Ajustement osmotique	26
2.9 Fagus sylvatica.....	27
3 <i>Matériels et méthodes</i>	34
3.1 Sites d'étude et âge des arbres.....	34
3.2 Méthodologie.....	36
3.3 Travail de terrain	37
3.4 Mesures en laboratoire	40
3.5 Analyse statistique des résultats.....	41
4 <i>Résultats</i>	42
4.1 Gestion des valeurs aberrantes et sources d'erreurs possibles.....	42
4.2 Conditions hydriques des arbres étudiés.....	43
4.3 Concentrations en osmolytes et contributions au potentiel osmotique	49
4.3.1 Concentrations en osmolytes :.....	49
4.3.2 Contribution des osmolytes au potentiel osmotique :.....	58
5 <i>Discussion</i>	69
5.1 Conditions hydriques.....	69
5.2 Variation du potentiel osmotique et ajustement osmotique.....	72
5.3 Réponses aux questions de recherche	76
6 <i>Conclusion</i>	78

7	<i>Références bibliographiques</i>	81
8	<i>Annexes</i>	89
8.1	Annexe 1 : Résultats bruts et tests statistiques	89
8.1.1	Potentiel hydrique foliaire	89
8.1.2	Potentiel osmotique	89
8.1.3	Concentrations en osmolytes.....	90
8.1.4	Contribution des osmolytes avec les valeurs aberrantes de Racine Lauzelle Automne	95
8.2	Documents administratifs	103

Table des figures

Figure 1: Résumé de la surface forestière en France ainsi que celle de la population (GAUDIN 1996).....	14
Figure 2 : Les Objectifs du développement durable énoncés par l'ONU pour l'Agenda 2030	17
Figure 3 : Changements projetés des précipitations annuelles (à gauche) et estivales (à droite) [%], pour 2071-2100 par rapport à 1971-2000, selon le scénario de forçage RCP8.5. Résultats basés sur la moyenne multi-modèles des simulations climatiques régionales (RCM) de l'initiative EURO-CORDEX (Agence européenne pour l'environnement, 2022).....	18
Figure 4 : Architecture hydraulique des arbres, le xylème et le phloème (Adapté depuis l'image issue du site internet Freepik (s.d.)).....	19
Figure 5 : L'ascension de l'eau dans l'arbre (adapté de Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings, via [Plantes-et-eau.fr], consulté le 12/09/2025).....	20
Figure 6 : Pression minimale du xylème en fonction de la résistance à l'embolie pour 191 espèces d'angiospermes et 32 espèces de gymnospermes.....	22
Figure 7: Diagramme en boîte de la marge de sécurité Ψ_{50} : ($\Psi_{min} - \Psi_{50}$) pour les espèces d'angiospermes et de gymnospermes dans les biomes forestiers étudiés.	23
Figure 8: Variation journalière de la densité de flux de sève relative (SFD%) en fonction du potentiel hydrique foliaire de base (Ψ_{wp}) pour six essences tempérées (Source : ZAPATER, M. 2009).....	25
Figure 9 : Cartographie de la distribution et chronologie simplifiée pour <i>Fagus sylvatica</i> . Traduis d'après la cartographie du chapitre sur <i>Fagus sylvatica</i> de l'European Atlas of Forest Tree Species (Houston Durrant, T. et al. 2016).	27
Figure 10: Schéma synthétique des réponses physiologiques de hêtres européens à une sécheresse progressive. Traduction de la figure 7 de Walthert et al. 2021.	28
Figure 11 : Relation entre le pourcentage de conductivité hydraulique (mesure de l'embolisme du xylème) et le potentiel hydrique chez <i>Fagus sylvatica</i> . Les barres représentent les écarts-types. La flèche indique la perte prédite de conductivité hydraulique à l'état natif.....	30
Figure 12 : Variation de la concentration en proline chez des hêtres de 2 provenances différentes, en conditions hydriques normales et en conditions de stress hydrique. Traduction de la figure 4 de l'étude de PSIDOVA et al. (2012).	31
Figure 13 : Evolution saisonnière des glucides non structuraux (GNS) chez des jeunes hêtres témoins et soumis à des traitements de sécheresse.	32

<i>Figure 14 : Schéma de la zone d'expérience et de la localisation des arbres d'étude pour le site de Lauzelle. Les capteurs Teros 21 sont installés dans la zone expérimentale Régé + la plus au nord.</i>	<i>34</i>
<i>Figure 15: Schéma de la zone d'expérience et de la localisation des arbres d'étude pour le site de Vielsalm. Les capteurs Teros 21 sont installés dans la tranchée.</i>	<i>35</i>
<i>Figure 16 : Photo du site d'étude Vielsalm avec la tranchée et les arbres 2 et 3 de l'étude. Les capteurs Teros 21 ont été installés dans les tubes oranges visibles dans la tranchée, à 2 profondeurs différentes : 30 et 75 cm.</i>	<i>35</i>
<i>Figure 17 : Carte de la Belgique avec les deux sites d'expérience de Lauzelle et de Vielsalm.</i>	<i>36</i>
<i>Figure 18 : Photo de l'installation des capteurs Teros 21 (voir figure en haut à droite) sur le site de Lauzelle (en haut) et de Vielsalm (en bas) en avril 2025.</i>	<i>37</i>
<i>Figure 19 :Photo de l'utilisation de la chambre à pression (Scholander) pour mesurer le potentiel hydrique foliaire à mi-journée.</i>	<i>38</i>
<i>Figure 20 : Photo du technicien François Plume entrain de récolter des feuilles.</i>	<i>39</i>
<i>Figure 21 : Photos d'échantillonnage des racines fines.</i>	<i>39</i>
<i>Figure 22: Évolution temporelle du potentiel hydrique moyen du sol (en MPa) pour les sites de Lauzelle (arbres jeunes) et de Vielsalm (arbres matures). Les valeurs présentées représentent la moyenne des mesures effectuées à différentes profondeurs pour chaque site (voir Figure 15).</i>	<i>43</i>
<i>Figure 23: Évolution temporelle du potentiel hydrique du sol (en MPa) pour les sites de Lauzelle (à gauche) et de Vielsalm (à droite). 3 capteurs Teros 21 à 30 cm de profondeur à Lauzelle, 6 capteurs à Vielsalm, répartis sur 3 profondeurs différentes : 30cm, 60cm et 90 cm de profondeur.</i>	<i>44</i>
<i>Figure 24: Relations entre le potentiel hydrique du sol et le potentiel hydrique des feuilles (A), le potentiel osmotique des feuilles (B) et le potentiel osmotique des racines (C). Comparaison entre les sites de Lauzelle et de Vielsalm aux 3 périodes d'échantillonnages. Les échelles des axes Y ont été adaptées à chaque panneau afin d'optimiser la lisibilité.</i>	<i>46</i>
<i>Figure 25 : Diagrammes en boîtes de la distribution du potentiel hydrique foliaire en fonction des périodes d'échantillonnage, pour les sites de Lauzelle et de Vielsalm.</i>	<i>47</i>
<i>Figure 26 : Diagrammes en boîtes de la distribution du potentiel osmotique foliaire et racinaire en fonction des périodes d'échantillonnage pour les jeunes arbres de Lauzelle et les arbres matures de Vielsalm.</i>	<i>48</i>
<i>Figure 27 : Diagrammes en boîtes de la distribution des concentrations en osmolytes en fonction des périodes d'échantillonnage, pour les sites de Lauzelle et de Vielsalm et pour chaque type d'organe échantillonné (feuille ou racine).</i>	<i>50</i>

Figure 28 : : Contributions des osmolytes étudiés au potentiel osmotique total (MPa) dans les feuilles et racines des arbres de Lauzelle et de Vielsalm, aux différentes périodes d'échantillonnage, incluant les données aberrantes de la période d'automne pour les racines à Lauzelle. Attention, seuls les sucres solubles et la proline ont été mesurés pour Vielsalm au printemps, les cations sont donc inclus dans les « Autres osmolytes ». Il n'y a pas eu d'échantillonnage au printemps à Lauzelle donc toute la contribution correspond à « Autres osmolytes » pour cette période et pour ce site..... 59

Figure 29 : Contribution relative (%) des osmolytes étudiés au potentiel osmotique total des feuilles et des racines, pour les sites de Lauzelle et de Vielsalm, aux différentes périodes d'échantillonnage..... 60

Figure 30 : Contribution des osmolytes au potentiel osmotique total (%) des feuilles et des racines, pour les sites de Lauzelle et de Vielsalm, aux différentes périodes d'échantillonnage. Les plages vides sont celles des données manquantes ou aberrantes. Attention, seuls les sucres solubles et la proline ont été mesurés pour Vielsalm au printemps, les cations sont donc inclus dans les « Autres osmolytes ». 61

Figure 32 : Contribution des osmolytes au potentiel osmotique total (%) des feuilles et des racines, pour les sites de Lauzelle et de Vielsalm, aux différentes périodes d'échantillonnage, incluant les données aberrantes de la période d'automne pour les racines à Lauzelle. Attention, seuls les sucres solubles et la proline ont été mesurés pour Vielsalm au printemps, les cations sont donc inclus dans les « Autres osmolytes ». Il n'y a pas eu d'échantillonnage au printemps à Lauzelle donc toute la contribution correspond à « Autres osmolytes » pour cette période à Lauzelle..... 95

Figure 32 : Contribution des osmolytes au potentiel osmotique total (MPa) des feuilles et des racines, pour les sites de Lauzelle et de Vielsalm, aux différentes périodes d'échantillonnage, incluant les données aberrantes de la période d'automne pour les racines à Lauzelle. Attention, seuls les sucres solubles et la proline ont été mesurés pour Vielsalm au printemps, les cations sont donc inclus dans les « Autres osmolytes ». Il n'y a pas eu d'échantillonnage au printemps à Lauzelle donc toute la contribution correspond à « Autres osmolytes » pour cette période à Lauzelle..... 95

Figure 33 : Contributions des osmolytes étudiés au potentiel osmotique total (MPa) dans les feuilles et racines des arbres de Lauzelle et de Vielsalm, aux différentes périodes d'échantillonnage, incluant les données aberrantes de la période d'automne pour les racines à Lauzelle. Attention, seuls les sucres solubles et la proline ont été mesurés pour Vielsalm au printemps, les cations sont donc inclus dans les « Autres osmolytes ». Il n'y a pas eu d'échantillonnage au printemps à Lauzelle donc toute la contribution correspond à « Autres osmolytes » pour cette période et pour ce site..... 96

Figure 34 : Formulaire de bonne participation aux séminaires d'accompagnement..... 104

Table des tableaux

<i>Tableau 1 : Valeurs de potentiel hydrique du sol aux moment des différents échantillonnages, dans les sites de Lauzelle et de Vielsalm.....</i>	<i>45</i>
<i>Tableau 3 : Résumé des moyennes et des écarts types des données de potentiel osmotiques foliaires et racinaires.....</i>	<i>48</i>
<i>Tableau 4 : Résumés des moyennes et écarts-type pour les différents osmolytes. A noter que les unités de concentration en proline sont différentes des autres osmolytes</i>	<i>51</i>
<i>Tableau 5 : Tableaux récapitulatifs des contributions au potentiel osmotique des différents osmolytes, en MPa et en pourcentage (%).</i>	<i>58</i>
<i>Tableau 6 : Résumé des moyennes et écarts-types des données de potentiel foliaire</i>	<i>89</i>
<i>Tableau 7 : ANOVA sur le modèle linéaire du potentiel hydrique foliaire (Ψ). Signification de la significativité : 0 '***', 0,001 '**', 0,01 '*', 0,05 '.', 0,1'', 1</i>	<i>89</i>
<i>Tableau 9 : ANOVA sur le modèle logarithmique du potentiel osmotique foliaire (Ψ_s). Signification de la significativité : 0 '***', 0,001 '**', 0,01 '*', 0,05 '.', 0,1'', 1</i>	<i>89</i>
<i>Tableau 9 : ANOVA sur le modèle logarithmique du potentiel osmotique racinaire (Ψ_s). Signification de la significativité : 0 '***', 0,001 '**', 0,01 '*', 0,05 '.', 0,1'', 1</i>	<i>89</i>
<i>Tableau 10: Tests ANOVA des concentrations en osmolytes</i>	<i>90</i>
<i>Tableau 11: Tableaux récapitulatifs des comparaisons post-hoc (tukey) sur les concentrations en osmolytes dans les feuilles et dans les racines, à Lauzelle et à Vielsalm, aux différentes périodes d'échantillonnage.....</i>	<i>91</i>
<i>Tableau 12 : Tests ANOVA des contributions des osmolytes.....</i>	<i>97</i>
<i>Tableau 13 : Tableaux récapitulatifs des comparaisons post-hoc (tukey) des contributions des osmolytes.....</i>	<i>99</i>
<i>Tableau 14 : Répartition des contributions selon la taxonomie CrediT (Contributor Roles Taxonomy), et usage des outils d'intelligence artificielle</i>	<i>103</i>

Liste des Acronymes

GIEC	Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (<i>Intergovernmental Panel on Climate Change</i> , IPCC) – Organisme des Nations unies chargé d'évaluer les connaissances scientifiques, techniques et socio-économiques sur le changement climatique.
MA	<i>Millenium Ecosystem Assessment</i> – Programme international lancé par l'ONU et publié en 2005, visant à évaluer l'état des écosystèmes et les services qu'ils rendent à l'humanité.
ODD	Objectifs du Développement Durable (<i>Sustainable Development Goals</i> , SDGs) – adoptés en 2015 par l'Assemblée générale des Nations Unies pour l'Agenda 2030.
ANOVA	Analyse de la Variance (Analysis of Variance) – Ensemble de tests statistiques qui permettent de comparer les moyennes de plusieurs groupes simultanément.

1 Introduction

« Un écosystème est un ensemble dynamique composé de communautés végétales, animales et microbiennes et de l'environnement non vivant, qui interagissent comme une unité fonctionnelle. Les êtres humains font partie intégrante des écosystèmes. » (UN 2006) (ALCAMO, J. et al. 2003)

Depuis l'apparition de l'homme sur Terre, les forêts ont joué un rôle majeur dans leur évolution : matériau de construction, source de chauffage, le bois et les forêts représentent une ressource importante. Mais l'Homme a tendance à oublier qu'elle n'est pas illimitée, et que c'est une gestion durable est la seule gestion possible pour assurer aux générations futures d'en profiter également.

En ce sens, les scientifiques du monde entier tirent la sonnette d'alarme quant au réchauffement climatique depuis maintenant des décennies. Lentement, les humains se rappellent qu'ils font partie intégrante des écosystèmes et qu'il est de plus en plus nécessaire d'inclure l'environnement dans leurs prises de décisions. Pour se faire, comprendre comment ces écosystèmes se comportent et réagissent aux variations climatiques, notamment en terme de précipitations, est primordial.

Aujourd'hui, les forêts belges, et plus largement européennes, sont confrontées à des sécheresses de plus en plus fréquentes et intenses. Pertes de conductivité hydraulique, affaiblissements, vulnérabilité accrue face aux attaques d'insectes et de champignons, diminution de la croissance, augmentation de la mortalité, les impacts se cumulent et menacent désormais la stabilité et la résilience à long terme de ces écosystèmes.

Pour faire face aux stress hydrique, les arbres ont développé une diversité de mécanismes d'adaptation, leur permettant de limiter les dommages et de maintenir, au moins partiellement, leur fonctionnement physiologique. Ces mécanismes agissent à différentes échelles (hydraulique, physiologique, morphologique et biochimique), et leur efficacité dépend à la fois de l'espèce, du stade de développement, des conditions environnementales et de la sévérité du stress.

Parmi ces mécanismes, la régulation stomatique constitue une réponse rapide permettant de réduire les pertes en eau par transpiration, au prix d'une diminution des échanges gazeux et d'assimilation du carbone. A long terme, des ajustements morphologiques peuvent également intervenir, tels qu'une réduction de la surface foliaire ou une modification de l'architecture racinaire, favorisant une meilleure acquisition de l'eau.

Toutefois, si ces mécanismes contribuent à la tolérance globale à la sécheresse, ils ne permettent pas à eux seuls d'assurer le maintien de la turgescence cellulaire lorsque la disponibilité en eau devient fortement limitante. L'ajustement osmotique est un mécanisme

qui permet notamment de maintenir la turgescence cellulaire malgré une diminution du potentiel hydrique du sol, et qui est régulièrement cité dans la littérature comme un mécanisme clé de réponse à la sécheresse. Il repose sur l'accumulation active d'osmolytes, tels que les sucres ou certains acides aminés, permettant de diminuer le potentiel osmotique cellulaire. Ce processus joue ainsi un rôle clé dans le maintien des fonctions physiologiques et la survie des arbres en conditions de sécheresse.

Le hêtre, *Fagus sylvatica*, est une espèce particulièrement sensible au stress hydrique. Bien qu'il soit largement dominant dans de nombreuses forêts tempérées européennes, son système hydraulique vulnérable à la cavitation et sa stratégie physiologiquement conservatrice en font une essence à risque face à l'augmentation de la fréquence des sécheresses. Cette essence peut faire appel au mécanisme d'ajustement osmotique, mais ce n'est pas un mécanisme systématique chez le hêtre. Il n'est observé que sous certaines conditions. Les études d'ajustement osmotique et ses caractéristiques chez *Fagus sylvatica* sont encore peu nombreuses, pourtant, comprendre quand et comment ce mécanisme fonctionne chez cette essence permettrait de mieux anticiper son évolution dans les peuplements forestiers européens et ainsi d'adapter au mieux sa gestion actuelle et future dans un contexte de changement climatique.

C'est pourquoi ce mémoire s'intéresse à ce sujet. L'apport de nouvelles données sur ce mécanisme chez le hêtre va se faire à travers l'étude de hêtres belges, dans le bois de Lauzelle et à Vielsalm, et va tenter de répondre à 4 questions de recherches différents :

- 1) Quels osmolytes jouent un rôle prédominants dans l'ajustement osmotique chez *Fagus sylvatica* ?
- 2) Comment la capacité d'ajustement osmotique varie-t-elle entre les jeunes hêtres et les hêtres matures ?
- 3) Dans quelle mesure l'ajustement osmotique diffère-t-il entre les tissus foliaires et racinaires ?
- 4) Comment *Fagus sylvatica* se rétablit-il après une sécheresse, et dans quelle mesure les concentrations d'osmolytes et les potentiels osmotiques reviennent-ils aux niveaux pré-stress après réhydratation ?

Ce travail est divisé en plusieurs chapitres : l'état de l'art, matériel et méthodes, résultats, discussion et enfin conclusion.

2 Etat de l'art

2.1 Evolution des forêts depuis leur apparition

Présentes sur Terre depuis environ 380 millions d'années, les forêts couvraient autrefois près de 47% des terres émergées. C'est alors le climat qui dicte les phases d'expansion et de régression. Les périodes froides des différentes ères glaciaires font reculer les forêts européennes au profit des steppes et des toundras tandis que les phases de réchauffement permettent la recolonisation des premières essences pionnières comme le bouleau ou le noisetier, bientôt suivies par les pins. Lorsque le climat redevient doux et humide, les chênaies mixtes reprennent leur place, associant notamment chênes, ormes et tilleuls. Avec l'apparition de l'homme, ces dynamiques ne dépendent plus uniquement du climat : les forêts deviennent rapidement source d'intérêts multiples. D'abord essentielles pour l'alimentation ou encore les plantes médicinales à travers la chasse et la cueillette, elles fournissent également le bois utilisé comme combustible et matériau de construction (PETIT et al. 2003; FUTURA 2007; LEUSCHNER et HOMEIER 2022).

En Europe, c'est au Néolithique (7 000 - 2 000 av. J.-C.) que le paysage commence à se transformer. Le développement de nouvelles technologies telle que la hache de pierre permet de défricher des surfaces forestières pour les convertir en clairières cultivées. Autrefois chasseurs-cueilleurs, les hommes deviennent sédentaires : la chasse est peu à peu remplacée par l'élevage d'animaux domestiqués. Plusieurs études montrent que le pâturage en sous-bois, notamment pour les bovins et les porcs adaptés à ces milieux, devient une pratique courante. Au fil du temps, les sociétés humaines se développent et nécessitent toujours plus d'espace, entraînant une réduction du couvert forestier et, parallèlement, une perte de biodiversité (LEUSCHNER et HOMEIER 2022).

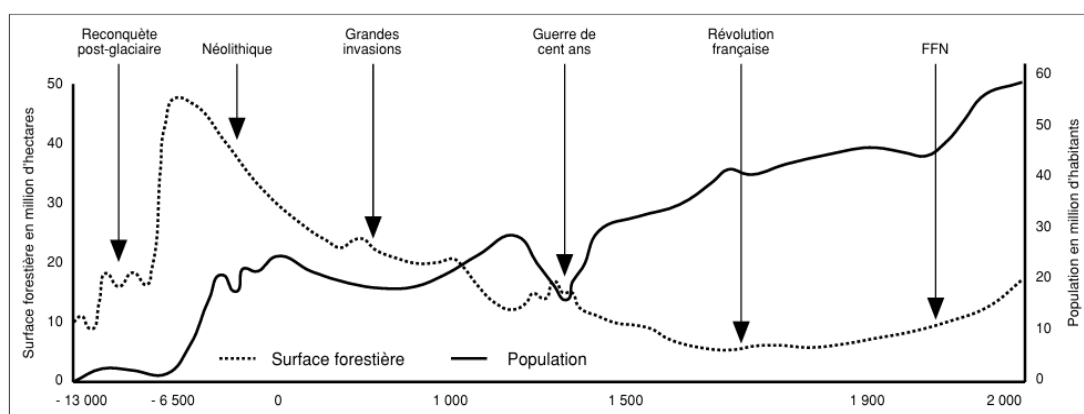
C'est toutefois au Moyen-Âge que de grandes zones forestières sont défrichées. Après les premières grandes épidémies de peste, et à la fin des raids vikings et magyars, l'Europe connaît une période de stabilité politique en plus d'un climat doux, propice à ce qu'on appelle aujourd'hui « l'essor démographique médiéval ». Entre l'an 1 000 et 1 600, la population double, voir triple. (PERONNET M. et ROY L. 2013 ; OUR WORLD IN DATA 2025). La demande en terres agricoles pour nourrir cette population et le nombre de villages sont donc grandissants, et le développement de techniques agricoles comme la charrue favorise encore davantage les campagnes de défrichement. Seule la Grande Peste de 1348 qui sévit pendant près d'un siècle aura permis à la forêt de reprendre temporairement du terrain. Mais la forêt représente toujours une réserve en ressources essentielles. Elle reste un lieu de chasse et de pâturage pour l'élevage, une source de bois comme matériau de construction mais surtout, elle correspond à une grande réserve du principal combustible de l'époque, le charbon de bois. Celui-ci est notamment utilisé en métallurgie, secteur économique majeur de l'époque médiévale. Ainsi, les seigneurs propriétaires des terres ont commencé à réaliser que la

ressource n'était pas illimitée et qu'il fallait trouver un équilibre entre exploiter la ressource et assurer son maintien. Le souhait de protection de cet environnement est alors économique et politique, et non environnemental mais il permet tout de même l'apparition des premières lois de régulation de défrichement (BRAUNSTEIN 1990; PARLEMENT EUROPEEN 1996).

En dépit d'une réglementation de plus en plus stricte des usages, l'accroissement démographique, l'essor de l'industrie (mines, constructions navales...) et les conséquences des guerres maintiennent une exploitation forestière particulièrement intense jusqu'au début du 19^e siècle. Cette pression entraîne non seulement une diminution des surfaces boisées, mais aussi une modification de la composition des forêts. Les essences résineuses tels que l'épicéa et le pin, à croissance rapide et faciles à travailler, sont favorisées aux dépens des feuillus comme le hêtre. La pratique du taillis favorise certaines essences comme le chêne, le charme ou encore le noisetier, mais avec l'intensification des coupes, même ces essences déclinent progressivement (JOHANN 2004 ; OLIVESI 2021).

Face à ce constat, les progrès des sciences forestières au 18^e siècle conduisent à l'émergence d'une véritable sylviculture et aux premiers essais de reboisement, notamment en France. Peu à peu, l'ensemble de l'Europe fournit également les efforts nécessaires pour tenter de redresser l'état dramatique de ses forêts, encouragés par des évolutions de consommation comme le remplacement progressif du charbon de bois par le gaz, le fioul ou encore l'électricité. Des écoles forestières promouvant des méthodes de gestion plus durables voient le jour, ainsi que des forêts de protection bénéficiant d'un régime particulier. En 1824, la France crée l'Ecole nationale des Eaux et Forêts de Nancy, marquant une étape importante dans la formation des gestionnaires forestiers. Cependant, malgré ces avancées, les reboisements d'après-guerre restent majoritairement axés sur les résineux dans une logique de gestion intensive (GAUDIN 1996).

Cet historique de gestion est donc synonyme de perte de surfaces forestières depuis des millénaires, si bien que par rapport aux 47% de surfaces forestières d'il y a 380 millions d'années, celles-ci ne représentaient plus que 37% des terres émergées en 2020 (FAO, s. d.).



D'après Gandant, in Escurat, (1995a)

Figure 1: Résumé de la surface forestière en France ainsi que celle de la population (GAUDIN 1996).

2.2 Prise de conscience écologique moderne

La prise de conscience écologique moderne émerge réellement à partir des années 1960-1970 avec la publication d'ouvrages tels que *Man and Nature (L'Homme et la Nature)* de George Perkins Marsh (1864) et *Silent Spring (Printemps silencieux)* de Rachel Carson (1962). Par conscience écologique moderne, on entend la reconnaissance de l'impact de activités humaines sur l'environnement et de la responsabilité collective à le préserver. En 1972, le Club de Rome, association apolitique réunissant un panel international d'experts (scientifiques, économistes, humanistes, industriels...) publie *The Limits to Growth (Limites à la croissance)*. Ce rapport prédit une saturation des écosystèmes, incapables de supporter une croissance industrielle et démographique illimitée. Il alerte sur l'incompatibilité entre une croissance économique infinie et des ressources limitées. Selon tous les scénarios envisagés, la croissance économique finira par s'interrompre, faute de matières premières, tandis que la population pourrait décliner en raison de pénuries alimentaires ou de conflits armés. Il souligne également l'ampleur de la pollution engendrée par les émissions industrielles qui entraîne une dégradation accélérée de l'environnement. Ce rapport constitue donc une première référence pour justifier l'importance d'intégrer la protection de l'environnement dans les processus décisionnel (MEADOWS, D.H. et al. 1972).

Dans les années 80, le terme « services écosystémiques » apparaît et vient soutenir ce rapport du Club de Rome en insistant sur les conséquences de la dégradation de l'environnement sur le bien être humain. Ces services sont surtout reconnus et institutionnalisés avec la publication du *Millenium Ecosystem Assessment (MA)* en 2005. D'après ce rapport, les services écosystémiques correspondent aux bénéfices que les humains tirent des écosystèmes. Ils comprennent :

- Des services de prélèvement : tels que la nourriture, l'eau, le bois de construction, et la fibre
- Des services de régulation : qui affectent le climat, les inondations, la maladie, les sécheresses, les déchets, et la qualité de l'eau
- Des services culturels : qui procurent des bénéfices récréatifs, esthétiques, et spirituels
- Des services d'auto-entretien : tels que la formation des sols, la photosynthèse, et le cycle nutritif.

Ces services peuvent également être regroupés en 3 grands axes : économiques, sociaux et écologiques.

2.3 Les services écosystémiques rendus par la forêt

Les forêts rendent de nombreux services écosystémiques. Certains, plus tangibles, sont généralement bien pris en compte dans la gestion forestière, tandis que d'autres, plus difficiles à mesurer, nécessitent davantage de temps pour être pleinement intégrés dans les pratiques de gestion. Plusieurs sources développent et définissent ces services écosystémiques (HOUT INFO BOIS, s. d. ; DUFRENE, M. et MAEBE, L. 2017 ; CNPF 2021 ; FAO 2024) :

L'un des plus évidents d'entre eux est certainement la source de matières premières. La filière bois en Belgique est un secteur économique important, représentant pas moins de 72 000 employés et plus de 10 milliards d'euros de chiffre d'affaires annuel (HOUT INFO BOIS, s. d.). Matériau de construction, matière première pour l'artisanat et la pâte à papier ou encore source d'énergie, les applications du bois sont multiples. Par ailleurs, la forêt, en tant qu'écosystème riche en biodiversité, fournit d'autres ressources économiquement valorisables telles que les champignons, les fruits, le gibier ou encore les plantes médicinales.

La forêt joue également un rôle socio-récréatif. Elle offre un cadre privilégié pour de nombreuses activités de plein air telles que la promenade, le sport (course, VTT, etc.) ou encore la découverte de la nature en famille. Dans un contexte marqué par l'urbanisation et les nuisances sonores, cette dimension sociale revêt une importance essentielle.

Enfin, les services écosystémiques écologiques, pourtant essentiels ont longtemps été sous-estimés. Le bois, longtemps considéré uniquement pour sa valeur économique, constitue également un stock de carbone important. En effet, la production d'1 m³ de bois, notamment par la photosynthèse, permet de stocker environ 1 tonne de CO₂. Valoriser le bois dans des applications durables permet donc de stocker du carbone sur le long terme. De plus, le couvert forestier contribue à l'amélioration de la qualité des eaux, à la réduction de l'érosion des sols, à la prévention des accidents de turbidité, à la limitation du ruissellement ou encore à produire un effet de refroidissement dans les villes grâce à l'évapotranspiration. Enfin, comme mentionné précédemment, cet habitat abrite une biodiversité particulièrement importante. Les végétaux, le gibier, mais aussi les oiseaux, les insectes, les microorganismes, participent à la fertilité des sols, à la régénération et à la résilience des arbres. Plus largement, les forêts participent au maintien des cycles biogéochimiques à travers notamment les processus d'évapotranspiration, d'infiltration et de filtration, de photosynthèse, de minéralisation, de formation et maintenance des sols etc.

Ainsi les forêts apportent de nombreux services contribuant au bien-être des sociétés humaines. Mais depuis maintenant plusieurs décennies, plusieurs menaces, dont le changement climatique, pèsent sur les différents écosystèmes de la planète et donc les services qu'ils rendent.

2.4 Changement climatique

Depuis l'ère industrielle, l'humanité est indéniablement responsable d'un changement climatique rapide. Le dernier rapport de synthèse de 2023 du GIEC (Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (IPCC 2023) estime que la température moyenne mondiale sur la période 2011-2020 est supérieure à 1,1°C à celle de la période 1850-1900. Les projections prévoient une hausse de +2°C d'ici 2050, et de +2.7°C à + 4°C d'ici 2100, en fonction des trajectoires d'émission et des décisions politiques prises dans les prochaines décennies.

Les conséquences des émissions de gaz à effet de serre d'origine anthropique sont multiples. Parmi celles-ci figurent la perte de biodiversité, la migration des espèces, l'insécurité alimentaire, l'augmentation des vagues de chaleur ou encore la multiplication d'événements climatiques extrêmes. Ces perturbations se traduisent déjà par une dégradation de la qualité de vie et par des pertes humaines, en particulier dans les régions les plus vulnérables (IPCC 2023).

C'est pour lutter contre ces conséquences et menaces climatiques que les états membres des Nations Unies ont établi en 2015 les 17 objectifs du développement durable (ODD) dans le cadre de l'Agenda 2030 (voir Figure 2) (ONU, s. d.). Tel qu'abordé dans le point 2.3 : « *Les services écosystémiques rendus par la forêt* », les forêts offrent des solutions naturelles et peu coûteuses pour atteindre plusieurs de ces ODD, en particulier ceux liés au climat, à la biodiversité, à l'eau et au bien-être humain.

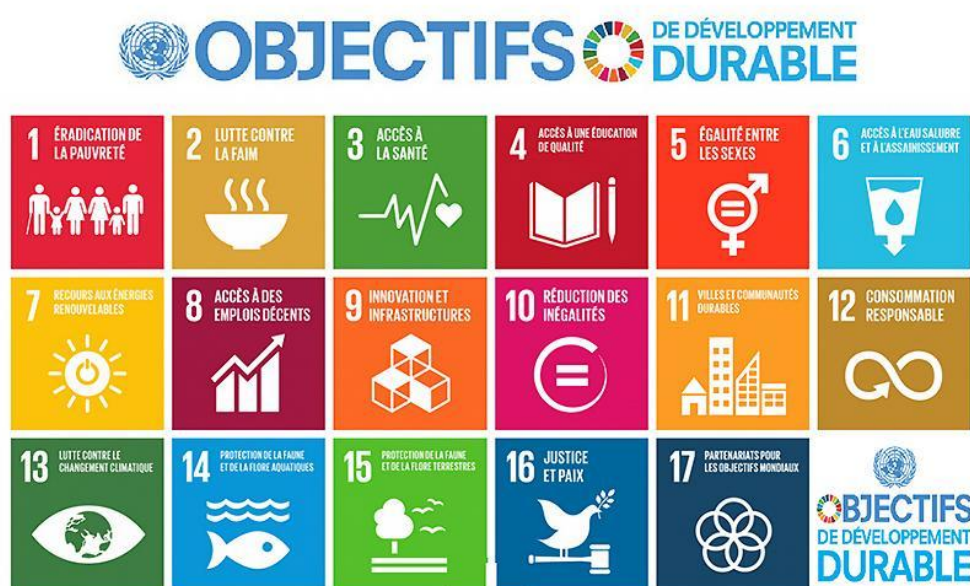


Figure 2 : Les Objectifs du développement durable énoncés par l'ONU pour l'Agenda 2030

2.5 Stress hydrique, circulation de l'eau dans l'arbre et cavitation

Bien que les écosystèmes forestiers représentent une part de la solution, ils sont également affectés par l'évolution rapide du climat. En effet, selon les espèces, la longévité des arbres peut dépasser plusieurs siècles, ce qui les rend particulièrement sensibles à des variations climatiques plus rapides que leur capacité d'adaptation physiologique et évolutive. Ainsi, au cours de leur vie, les arbres sont confrontés à des régimes de précipitations et de températures estivales très différents. Parmi ces pressions, les sécheresses édaphiques figurent parmi les contraintes les plus préoccupantes pour la survie des essences forestières.

Sécheresse édaphique : « sécheresse résultant d'un manque d'eau disponible dans le sol pour les plantes, ce qui impacte toute la production végétale, et indirectement la production animale. La sécheresse édaphique est estimée à partir des termes du bilan hydrique (précipitation, évaporation et évapotranspiration) et de la réserve utile des sols (RU). » (INRAE 2020)

Plusieurs sécheresses historiques comme celles de 1976, 2003 et 2018 (pour n'en citer que quelques-unes) ont déjà été enregistrées (INRAE 2020), et ce n'est vraisemblablement que le début. En Belgique, l'Agence européenne pour l'environnement (2022) prévoit des hausses de précipitations annuelles de 5 à 10% d'ici 2100, mais des baisses de 10 à 20% concernant les précipitations estivales (voir Figure 3). Ainsi, les sols seront gorgés d'eau en hiver, tandis que les sécheresses seront de plus en plus importantes en été, à la fois en termes d'intensité et de durée.

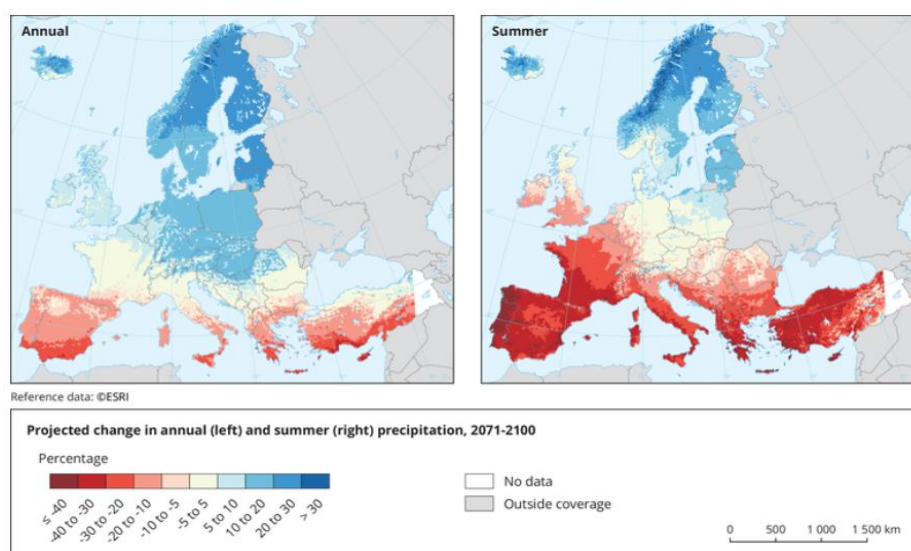


Figure 3 : Changements projetés des précipitations annuelles (à gauche) et estivales (à droite) [%], pour 2071-2100 par rapport à 1971-2000, selon le scénario de forçage RCP8.5. Résultats basés sur la moyenne multi-modèles des simulations climatiques régionales (RCM) de l'initiative EURO-CORDEX (Agence européenne pour l'environnement, 2022).

Lorsque l'eau disponible dans le sol ne permet plus de répondre aux besoins physiologiques de l'arbre, ce dernier se trouve en condition de stress hydrique édaphique. Face à ce stress, l'arbre est surtout menacé par la cavitation et l'embolisme, deux processus compromettant le fonctionnement du système hydraulique et définis à la page 21. Pour appréhender ces processus, il convient de rappeler quelques éléments d'anatomie des arbres et le mécanisme de circulation de l'eau au sein de la plante.

2.6 Potentiel hydrique et circulation de l'eau dans l'arbre

Tel qu'illustré dans la Figure 4, les arbres disposent de deux types de tissus conducteurs assurant le transport de la sève : le xylème et le phloème. Le xylème assure la conduction de la sève brute, composée à plus de 95% d'eau et des sels minéraux absorbés dans le sol. Ce tissu est notamment composé de cellules de parenchymes, vivantes et servant au stockage de réserves, ainsi que de cellules mortes à maturité, spécialisées dans la conduction de l'eau. Chez les gymnospermes, ces cellules mortes correspondent aux trachéides, tandis que chez les angiospermes s'ajoutent également des vaisseaux. Lorsque l'eau et les minéraux atteignent les feuilles, une très large majorité est transpirée, une partie sert à soutenir l'élongation des cellules et une petite partie est capturée dans les produits des réactions de la photosynthèse. Ces produits organiques issus de ce dernier processus (glucides, hormones, etc.) constituent la sève élaborée, véhiculée par le phloème vers l'ensemble de la plante : racines, tiges, fleurs ou fruits. Contrairement au flux majoritairement unidirectionnel du xylème, la circulation dans le phloème peut s'effectuer dans les deux sens. Ce tissu est composé majoritairement de cellules vivantes : les éléments criblés, responsables du transport des sucres, et les cellules compagnes, qui assurent leur fonctionnement métabolique. Certaines cellules mortes, comme les fibres, renforcent le tissu en apportant un soutien mécanique (ONF 2023 ; FUTURA 2024).

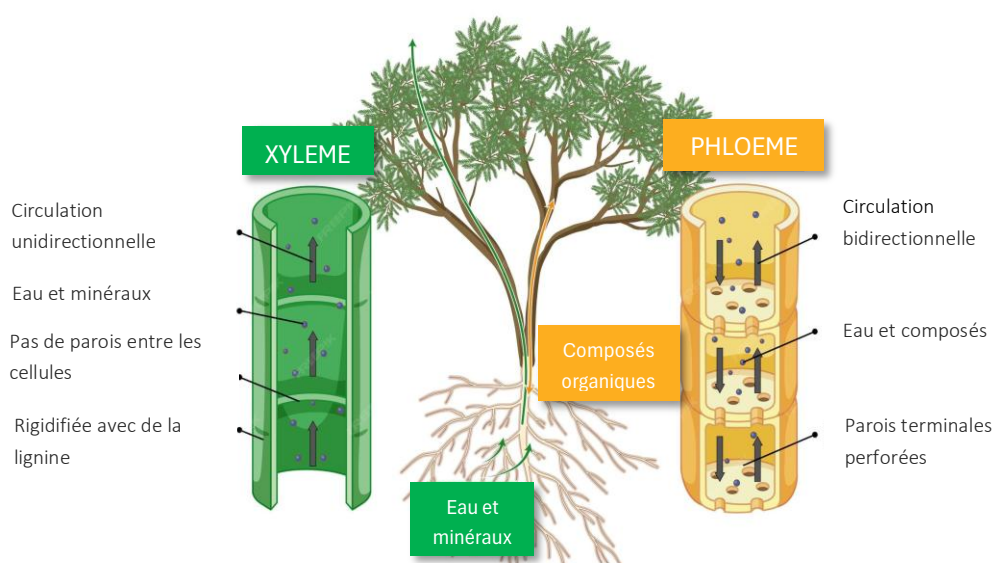


Figure 4 : Architecture hydraulique des arbres, le xylème et le phloème (Adapté depuis l'image issue du site internet Freepik (s.d.)).

La Figure 5 suivante illustre l'ascension de l'eau dans l'arbre, guidée par un gradient de potentiel hydrique. L'eau est absorbée par les racines au niveau du sol, où le potentiel hydrique est proche de 0 mégapascal (MPa), remonte le tronc de l'arbre à travers les tissus conducteurs du xylème. Elle atteint finalement les feuilles, où elle s'évapore en grande partie dans l'atmosphère, dont le potentiel hydrique est le plus négatif (GRANIER, A. et COCHARD, H. 2025).

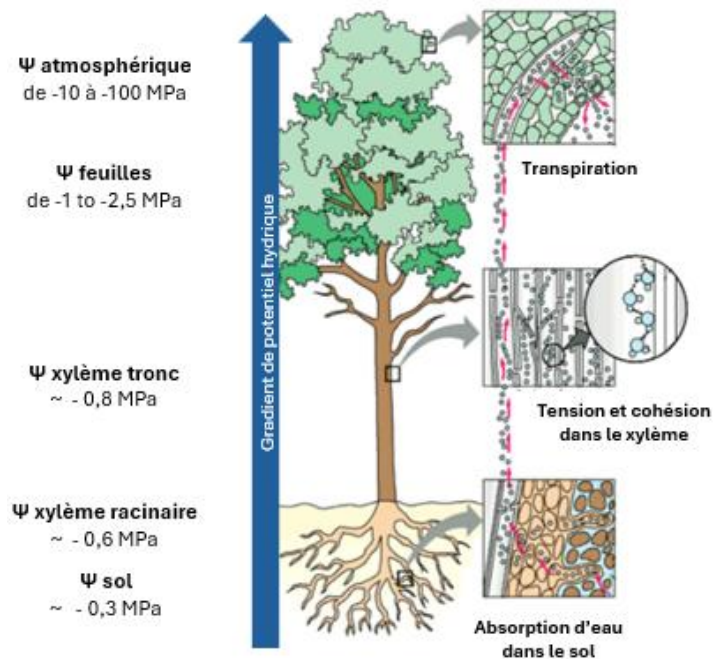


Figure 5 : L'ascension de l'eau dans l'arbre (adapté de Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings, via [Plantes-et-eau.fr], consulté le 12/09/2025).

Le potentiel hydrique Ψ est l'énergie potentielle de l'eau. C'est-à-dire le travail à appliquer à une unité de masse d'eau d'un point du système pour l'amener de l'état liée à l'état libre à la même température et à la même pression (CRUIZIAT, P. et TYREE, M.T. 1990). Ce paramètre permet d'estimer l'état hydrique de l'arbre et est généralement exprimé en MPa. Il peut être divisé en 4 composants :

- Le potentiel matriciel (Ψ_m) : Energie liant l'eau aux particules solides de la matrice. C'est un paramètre important dans le sol mais qui intervient peu dans la plante. Dans le sol, tant que l'eau est présente en quantités suffisantes, Ψ_m reste proche de 0. En revanche, plus Ψ_m devient négatif, et plus l'eau devient difficilement accessible pour la plante.
- Le potentiel de gravitation (Ψ_g) : représente l'effet de la gravité sur l'eau. Il dépend de la hauteur (h) par rapport à un point de référence, de la masse volumique de l'eau (ρ) et de l'accélération gravitationnel (g). A l'échelle de la cellule (quelques dizaines de microns), cette composante peut être négligée car elle correspond à 0,1 MPa pour 10m de dénivelé.

- Le potentiel de pression (Ψ_p): c'est la pression exercée par l'eau sur les parois cellulaires, aussi appelée pression de turgescence.
- Le potentiel osmotique (Ψ_s): mesure l'effet des solutés dissous dans l'eau. Plus la concentration en solutés est élevée, plus Ψ_s est négatif, ce qui attire l'eau vers l'intérieur de la cellule par osmose (voir point 2.7. suivant, paragraphe sur les mécanismes de tolérance).

Ainsi, le potentiel hydrique cellulaire (Ψ_c) dépend essentiellement des deux derniers paramètres. On obtient alors :

$$\Psi = \Psi_m + \Psi_g + \Psi_p + \Psi_s$$

$$\Psi_c = \Psi_p + \Psi_s$$

Avec :

Le potentiel de gravitation (Ψ_g)

$$\Psi_g = \rho \cdot g \cdot h$$

Le potentiel osmotique ou de solutés (Ψ_s)

$$\Psi_s = - R.T. \cdot C_s$$

Granier et Cochard (2025) précisent dans leur chapitre sur l'architecture hydraulique, la cavitation et l'embolie des plantes, que la circulation de l'eau le long du gradient potentiel hydrique est assurée par le mécanisme de cohésion-tension : les liaisons hydrogènes entre les molécules d'eau liquide créent une colonne continue, « tirée » vers le haut par la transpiration foliaire. Cette dernière se produit au niveau des stomates, micropores situés à la surface des feuilles permettant les échanges gazeux avec l'atmosphère. De cette manière, l'ouverture des stomates facilite les échanges gazeux nécessaires à rééquilibrer les concentrations en CO_2 atmosphérique et interne à la feuille, tout en limitant les pertes d'eau par transpiration. C'est également cette transpiration foliaire qui provoque une « suction », cette pression négative autrement appelée « tension » qui permet l'ascension de l'eau dans le xylème.

Cependant, en conditions de stress hydrique, la tension dans la colonne d'eau s'accroît fortement. Si la pression dans les tissus conducteurs devient inférieure à la pression de vapeur saturante, l'eau devient physiquement métastable et peut passer à une phase gazeuse pour plus de stabilité. La formation de ces bulles de gaz correspond au phénomène de cavitation. Elles interrompent la continuité de la colonne d'eau et bloquent localement le transport : on parle alors d'embolie. Si l'embolie est limitée, l'arbre peut parfois encore utiliser les vaisseaux adjacents encore fonctionnels, ou réussir à dissoudre les bulles de gaz par des mécanismes de réparation nocturnes. Mais si elle devient trop étendue, elle peut avoir des conséquences à long terme, conduisant à des réductions de productivité, des lésions tissulaires et finalement la mort (GRANIER, A. et COCHARD, H. 2025).

2.7 Vulnérabilité et mécanismes d'adaptation

La vulnérabilité à la sécheresse et à l'embolie varie fortement selon les essences, principalement en raison des différences de structure du xylème. Pour quantifier cette résistance hydraulique, l'indice le plus couramment utilisé est le potentiel hydrique auquel une perte de conductivité de 50% se produit (Ψ_{50}). Lorsque le potentiel hydrique mesuré dans l'arbre passe en dessous de cette valeur, le risque d'embolie devient élevé et le fonctionnement du système hydraulique est gravement compromis. Une autre variable clé pour caractériser la tolérance à la déshydratation est le potentiel hydrique minimal ($\Psi_{\min}$). Il correspond au potentiel hydrique le plus négatif mesuré pour une espèce dans son environnement, et représente ainsi la tension maximale imposée à la colonne d'eau du xylème lors des épisodes de stress hydrique (CHOAT, B. et al. 2012 ; MARTINEZ-VILALTA et al. 2021).

Avec ces deux variables, il est possible d'obtenir la « marge de sécurité hydraulique ». Elle correspond à l'écart entre $\Psi_{\min}$ et Ψ_{50} et c'est un indicateur clé du risque d'embolie. C'est ce qui est représenté à la Figure 6 issue de l'étude de Choat et al. (2012). Cette analyse, portant sur 480 espèces ligneuses réparties dans 6 biomes différents, a permis d'estimer pour 226 d'entre elles le potentiel hydrique minimal atteint en conditions naturelles ($\Psi_{\min}$). Sur ce graphique (Figure 6), la marge de sécurité est la distance entre chaque point et la ligne 1:1 (en pointillés). Les auteurs montrent dans cette étude que près de

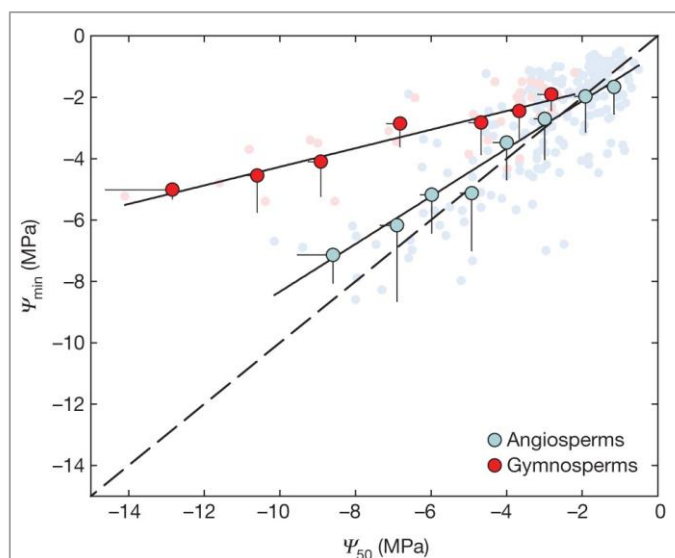
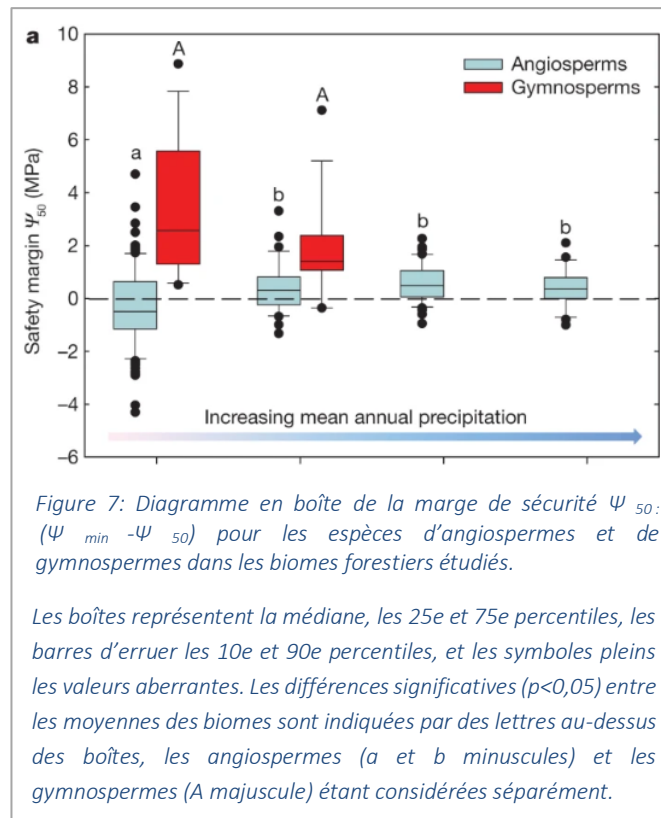


Figure 6 : Pression minimale du xylème en fonction de la résistance à l'embolie pour 191 espèces d'angiospermes et 32 espèces de gymnospermes.

Les données ont été regroupées par incréments de 1,0MPa pour la résistance à l'embolie (Ψ_{50}). Les données brutes sont présentées sous forme de points plus petits derrière les données regroupées.

70% de ces espèces opèrent avec des marges de sécurité hydrauliques étroites (<1MPa) (voir Figure 7). Cela suggère que, indépendamment du biome, de nombreuses essences fonctionnent déjà à proximité de leurs limites physiologiques, et sont donc particulièrement exposées à un déclin en cas de sécheresses extrêmes. Ces résultats soulignent l'importance d'identifier, pour chaque zone climatique, les essences les plus résistantes et celles plus sensibles afin d'orienter les choix de sélection et de gestion forestière de manière éclairée.



Mais alors pourquoi certaines essences sont-elles plus résistantes que d'autres ?

Face à la contrainte de disponibilité en eau dans le sol, la réponse écophysiological des arbres dépend de différents facteurs. En plus des conditions climatiques, édaphiques et des traits spécifiques à chaque espèce, cette réponse dépend également de la variabilité intraspécifique. Cette variabilité est d'autant plus importante que les conditions de concurrence sont fortes. Globalement, les mécanismes de résistance peuvent être classés en 2 groupes : Les mécanismes d'évitement, et les mécanismes de tolérance. (Brendel, O. et COCHARD, H. 2011 ; ELOY, E. 2021).

La stratégie d'évitement est généralement adoptée par les essences particulièrement sensibles à la cavitation. Elle consiste à fermer les stomates dès l'apparition de la sécheresse afin de maintenir une hydratation suffisante des tissus. Son principal inconvénient réside toutefois dans l'arrêt de la photosynthèse, ce qui entraîne une perte de productivité et l'épuisement des réserves. Le bouleau, le charme et le hêtre sont des exemples typiques. Dans son projet de thèse, Marion Zapater (2009) a pu observer une forte réduction de leur densité de flux de sève relative (SFD%) lorsque leur potentiel hydrique de base diminue (voir Figure 8). La densité de flux de sève correspond au flux de sève par unité de surface conductrice et est proportionnelle à la transpiration des arbres (GRANIER, A. 1985). Le potentiel hydrique foliaire de base (Ψ_{PD}) quant à lui est le potentiel hydrique foliaire mesuré 1 à 2 heures avant l'aube, lorsque la transpiration est négligeable et que le potentiel hydrique de l'arbre peut être considéré en équilibre avec celui du sol à proximité des racines. Il permet donc de renseigner sur la

disponibilité en eau du sol et sur l'état hydrique général de la plante (IFV OCCITANIE, s. d. ; Brendel, O. et COCHARD, H. 2011; ELOY, E. 2021b)

A l'inverse de la stratégie d'évitement, les mécanismes de tolérance visent à maintenir les stomates ouverts plus longtemps. Le chêne par exemple ne diminue pas son SFD% tout de suite, même pour de très faibles potentiels de base (-2MPa) (voir Figure 8). Ainsi, la photosynthèse et la production de matière organique peuvent se poursuivre plus longtemps. Ces mécanismes se subdivisent en deux catégories. La première regroupe les stratégies permettant de limiter les pertes d'eau, de manière à ralentir la déshydratation de la plante. Cela peut se faire par une diminution de la surface foliaire, ce qui réduit les pertes d'eau en limitant l'aire d'évaporation ; par une augmentation de l'épaisseur des feuilles et de leur cuticule, qui diminue la transpiration cuticulaire lorsque les stomates sont fermés; ou encore par une augmentation de la biomasse racinaire (ratio racine/partie aérienne) ainsi qu'un approfondissement du système racinaire, permettant un accès plus efficace à l'eau profonde lorsque la couche superficielle du sol s'assèche. Par rapport aux mécanismes d'évitement, ces adaptations sont généralement plus lentes à se mettre en place. La seconde catégorie regroupe les mécanismes permettant à la plante de tolérer la déshydratation, en s'appuyant sur un ajustement osmotique. Celui-ci repose sur l'accumulation d'osmolytes dans les cellules, ce qui abaisse leur potentiel osmotique et permet, tel que mentionné dans la définition du potentiel osmotique p.21, d'attirer l'eau vers l'intérieur de la cellule par osmose. L'osmose correspond en effet au mouvement spontané de l'eau à travers une membrane semi-perméable qu'est la membrane cellulaire, depuis un compartiment où la concentration en solutés est faible vers un compartiment où elle est plus élevée (Brendel, O. et COCHARD, H. 2011b; ELOY, E. 2021b; COUVREUR et al. 2021).

Dans la réalité biologique, les processus ne se présentent que rarement de manière exclusive ou dichotomique ; la nature combine le plus souvent plusieurs mécanismes, qui interagissent de façon complémentaire ou synergique. Par exemple, les essences méditerranéennes sont généralement plus résistantes à la cavitation que les essences tempérées, présentant des potentiels hydriques critiques (P_{cav}), valeur de pression xylémienne en dessous de laquelle la cavitation se déclenche, plus négatives. C'est pour cela qu'elles peuvent être qualifiées de « tolérante » du point de vue du fonctionnement du xylème. Néanmoins, elles sont aussi « évitantes » concernant les pertes d'eau, puisqu'à l'instar des essences tempérées, elles ferment leurs stomates avant d'atteindre la valeur critique de P_{cav} . C'est pourquoi les essences méditerranéennes doivent optimiser leur gain en carbone lorsque les stomates sont ouverts, donc lorsque l'eau est disponible, mais pendant une fraction de la saison de végétation. (Brendel, O. et COCHARD, H. 2011 ; ELOY, E. 2021)

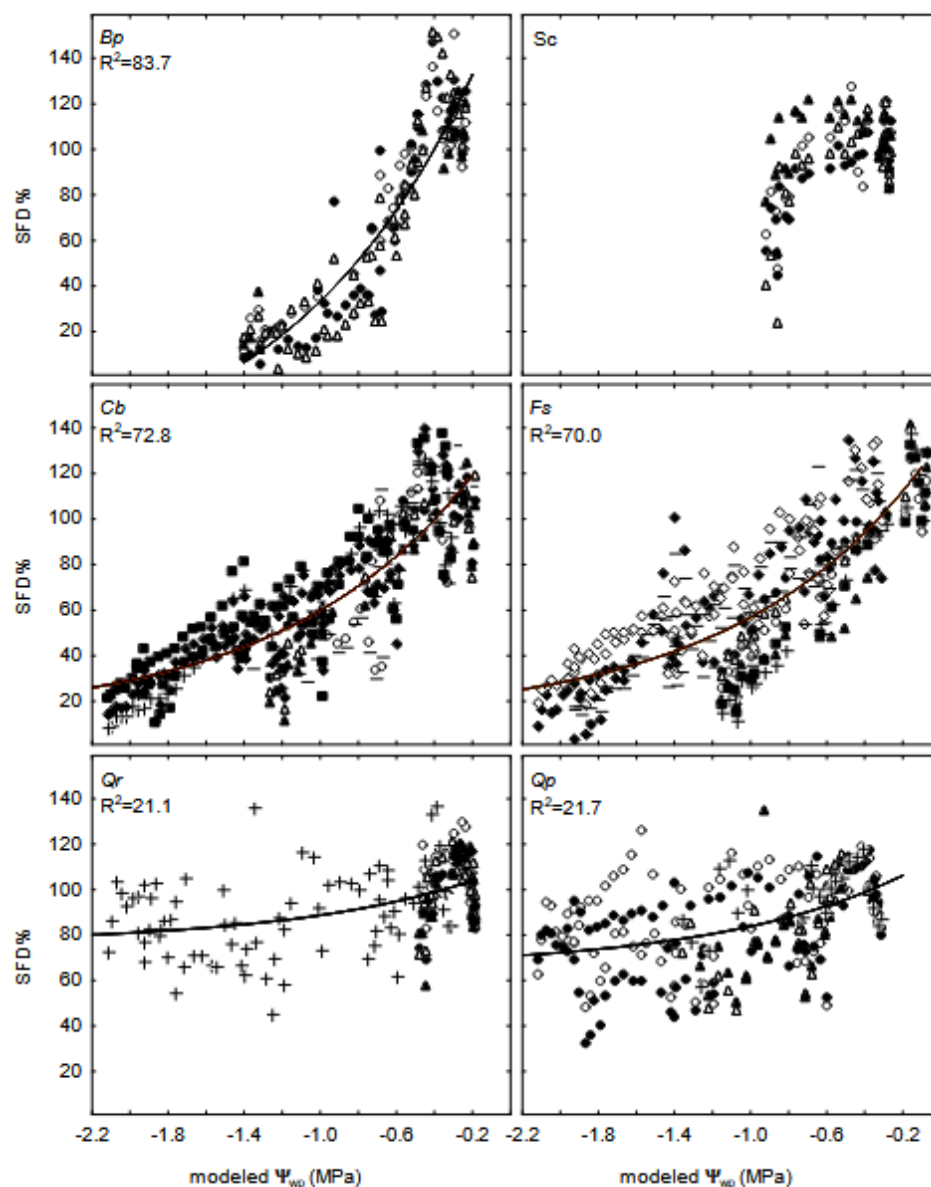


Figure 8: Variation journalière de la densité de flux de sève relative (SFD%) en fonction du potentiel hydrique foliaire de base (Ψ_{wp}) pour six essences tempérées (Source : ZAPATER, M. 2009)

Betula pendula (Bp), *Sorbus cf.* (Sc), *Carpinus betulus* (Cb), *Fagus sylvatica* (Fs), *Quercus robur* (Qr), *Quercus petraea* (Qp). Chaque point représente une mesure individuel. Les mesures ont été réalisées entre mi-juin et mi-septembre durant 4 années, de 2003 à 2006.

Enfin, l'expression de ces différents mécanismes d'adaptation varie d'une espèce à l'autre. En ce qui concerne l'ajustement osmotique, cette variabilité se manifeste non seulement entre espèces, certaines mobilisant plus rapidement ou plus efficacement certains osmolytes, mais également entre les différents organes d'un même individu, qui n'expriment pas tous la même sensibilité au déficit hydrique (voir section 2.7). Ces variations interspécifiques et intra-individuelles contribuent à expliquer les différences de tolérance observées face aux sécheresses. C'est pourquoi l'étude approfondie de l'ajustement osmotique constitue le cœur de ce mémoire, afin de mieux comprendre son rôle dans la résilience différentielle des essences forestières face aux sécheresses.

2.8 Ajustement osmotique

Avant de continuer, définissons plus amplement le processus clé de ce mémoire.

L'ajustement osmotique se décline en fait en deux mécanismes complémentaires : l'osmoprotection et l'osmorégulation.

L'osmoprotection correspond à l'accumulation de solutés appelés « osmoprotectants », synthétisés pour protéger les cellules en réponse à un stress (hydrique ou salin) et détruits lorsque ce dernier est levé. Ces osmoprotectants peuvent être de nature différente et peuvent différer d'une espèce à l'autre ; on peut citer notamment la proline, certains sucres solubles, les polyamines ou encore la glycine bêtaïne. Principalement localisés dans le cytosol et les chloroplastes, ils stabilisent les enzymes et les protéines, et limitent les dommages induits par les radicaux libres en stimulant les enzymes antioxydantes. Ces radicaux sont produits lorsque la photosynthèse est perturbée par la fermeture des stomates en situation de stress hydrique. Les osmoprotectants contribuent ainsi à préserver l'intégrité des membranes cellulaires (ASHRAF et FOOLAD 2007; HOSSAIN et FUJITA 2010; KOYRO et al. 2012; FILIPPOU et al. 2014; HOSSAIN et al. 2016). Bien que le rôle de l'osmoprotection soit donc crucial, il n'est abordé ici que succinctement, l'étude se concentrant principalement sur le mécanisme complémentaire de l'osmorégulation.

L'osmorégulation correspond à l'abaissement actif du potentiel osmotique dans les cellules végétales par accumulation de solutés cette fois-ci appelés « osmorégulateurs ». Il s'agit bien d'un processus actif, distinct des variations passives du potentiel osmotique induites par les flux d'eau entrant ou sortant de la cellule. L'osmorégulation permet notamment le maintien de la turgescence cellulaire, indispensable à de nombreux processus métaboliques et physiologiques tels que l'expansion cellulaire ou encore le maintien de la rigidité et de la tenue de la plante. Elle repose sur l'accumulation d'osmolytes organiques ou inorganiques dont leur contribution varie selon les espèces et les conditions environnementales (JONES, M.M. et al. 1981; HOSSAIN et al. 2016). Par exemple, plusieurs études démontrent que chez le frêne *Fraxinus excelsior*, le mannitol, le malate et les ions inorganiques K^+ et Ca^{2+} sont les osmorégulateurs majeurs impliqués (MARIGO et PELTIER 1996; PATONNIER et al. 1999). Chez le chêne *Quercus ilex*, ce sont plutôt des sucres solubles (glucose, fructose, galactose), des acides aminés (proline, acide aspartique valine) ou encore des acides organiques (acide succinique, acide malique, acide quinique) qui ont ce rôle d'osmorégulation (ARANDA et al. 2021; KEBERT et al. 2022).

Ce mémoire a pour objectif d'étudier l'osmorégulation chez le hêtre européen *Fagus sylvatica*. Par souci de simplicité, le terme « ajustement osmotique » sera utilisé dans la suite de ce document pour désigner l'osmorégulation.

2.9 *Fagus sylvatica*

Fagus sylvatica est une espèce feuillue dominante des forêts d'Europe centrale. Elle se caractérise par une large amplitude trophique, et une aire de répartition naturelle s'étendant du sud de la Scandinavie à la Sicile et de l'Espagne au nord-ouest de la Turquie (voir Figure 9) (HOUSTON DURRANT, T. et al. 2016). Sa croissance tardive mais soutenue en fait une essence de bois importante, avec une grande diversité d'usages : menuiserie, mobilier, plancher, traverses de chemin de fer imprégnées... En Belgique, le hêtre occupe environ 43 200 ha (HOUT INFO BOIS 2006), représentant 25% des forêts wallonnes, pour un volume exploité estimé à 200 000 m³ chaque année. Sa régénération naturelle est

généralement aisée : les semis sont abondants et peuvent se développer initialement sous couvert, sans nécessiter une mise en lumière directe. Au stade juvénile comme adulte, le hêtre est tolérant à l'ombrage. Son système racinaire est oblique et moyennement profond. La distribution des racines fines décroît exponentiellement avec la profondeur, la majorité de la biomasse étant concentrée dans les 40 premiers centimètres du sol, mais avec une fraction non négligeable de racines dans le sous-sol qui contribue potentiellement à l'accès à l'eau en profondeur. Le hêtre adulte peut potentiellement atteindre des profondeurs d'enracinement allant jusqu'à 3,8m mais avec une biomasse faible (Pietig et al. 2026). Très sensible à la compacité du sol et à l'anaérobiose, il ne pénètre pas les sols engorgés ni les sols compacts à structure massive. *Fagus sylvatica* se développe idéalement à des températures annuelles moyennes entre 3 et 12°C, et avec des précipitations annuelles totales allant de 750mm à 1400mm. Il peut alors atteindre des hauteurs de 30-40m, parfois même 50. Que ce soit au stade juvénile ou adulte, cette espèce compétitive est particulièrement sensible aux canicules et aux sécheresses, ce qui en fait une essence à risque dans le contexte des changements climatiques (FICHIER ECOLOGIQUE DES ESSENCES, s. d.; HOUSTON DURRANT, T. et al. 2016). C'est pourquoi il est essentiel d'avoir une meilleure compréhension des mécanismes physiologiques et morphologiques d'évitement et de tolérance à la sécheresse pour la gestion forestière présente et future de cette essence.

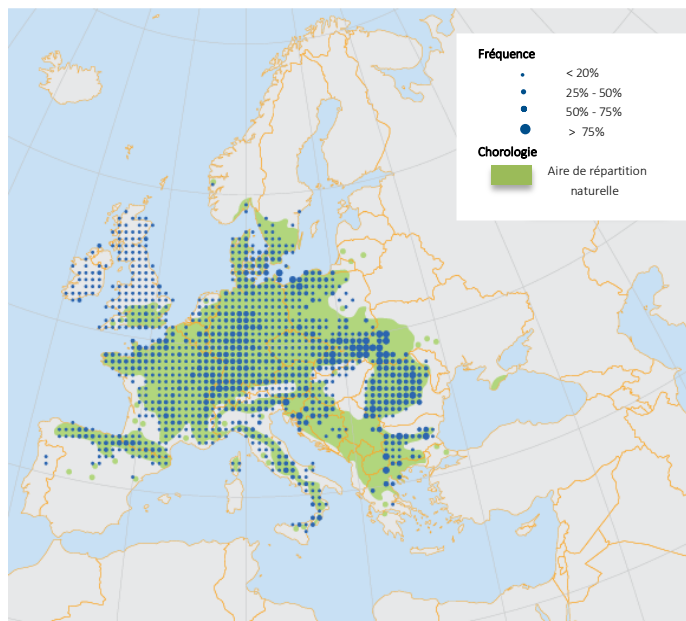


Figure 9 : Cartographie de la distribution et chorologie simplifiée pour *Fagus sylvatica*. Traduis d'après la cartographie du chapitre sur *Fagus sylvatica* de l'European Atlas of Forest Tree Species (Houston Durrant, T. et al. 2016).

Fréquence des occurrences de l'essence dans les observations sur le terrain telles que rapportées par les inventaires forestiers nationaux. La chorologie de l'aire de répartition spatiale native de l'essence est dérivée de Meusel et Jäqer, et EUGFORGEN.

Le hêtre n'est pas un arbre à forte consommation d'eau ; il présente de grandes surfaces foliaires mais son taux de transpiration reste modéré. Pour des arbres adultes, au niveau de la partie ensoleillée du houppier, la conductance foliaire se situe généralement entre 100 et 300 mmol/m²/s. Walthert et al. (2021), dans leur analyse de 9 peuplements de hêtres adultes hydrologiquement distincts en Suisse, ont déterminé que cette conductance foliaire commence à diminuer lorsque $\Psi_{PD} = -0,4$ MPa, atteignant une perte de 45% lorsque $\Psi_{PD} = -0,8$ MPa (Ils ont également défini 5 niveaux de stress visibles sur la Figure 10 :

- I ($\Psi_{PD} > -0,4$ MPa) : aucune limitation hydraulique détectable
- II ($\Psi_{PD} = -0,4$ à $-1,3$ MPa) : début d'un rétrécissement persistant du tronc et arrêt de la croissance
- III ($\Psi_{PD} = -1,3$ à $-2,1$ MPa) : apparition de l'embolie et défoliation
- IV ($\Psi_{PD} = -2,1$ à $-2,8$ MPa) : début du dépérissement du houppier
- V ($\Psi_{PD} < -2,8$ MPa) : arrêt de la transpiration et dépérissement du houppier supérieur à 20%.

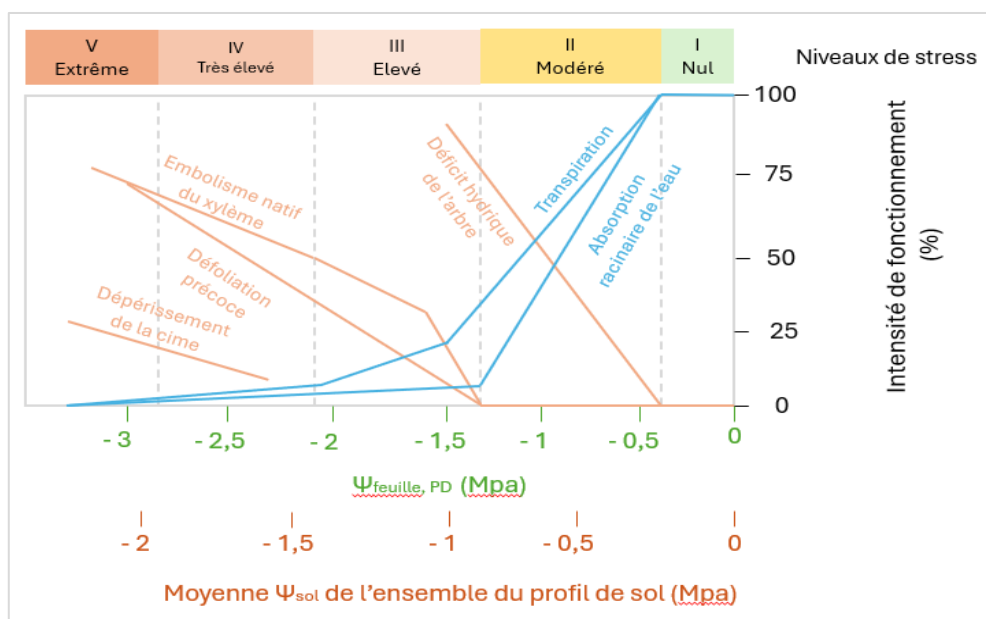


Figure 10: Schéma synthétique des réponses physiologiques de hêtres européens à une sécheresse progressive. Traduction de la figure 7 de Walthert et al. 2021.

Leuschner (2020) regroupe et synthétise plusieurs études étudiant les réponses du hêtre aux sécheresses. Le minimum saisonnier du Ψ des feuilles varie en général entre -1,9 MPa et -2,4 MPa (ROBERTS et ROSIER 1994; Aranda et al. 2000; Backes et Leuschner 2000). Pendant les périodes humides, les hêtres peuvent également atteindre des valeurs de -1,4 MPa (Schipka 2003; Köcher et al. 2009; LEUSCHNER et al. 2019).

Si ces valeurs seuils de potentiels hydrique pour *Fagus sylvatica* adulte constituent une référence importante, leur application directe à des arbres juvéniles nécessite une attention particulière. En effet, les jeunes hêtres présentent une physiologie fondamentalement

différente de celle des arbres matures, ce qui se traduit par des réponses au stress hydrique distinctes. Chez toutes les essences d'arbre au stade juvénile, le système racinaire est moins profond et moins développé que celui des adultes, ce qui limite considérablement leur accès aux réserves en eau du sol, particulièrement durant les périodes de sécheresse où seules les couches profondes demeurent hydratées (BREDAS et al. 2006). Cette limitation est partiellement compensée par un ratio racines fines/racines grossières plus élevé chez les juvéniles, leur conférant une plus grande surface d'absorption par unité de biomasse racinaire, mais ne palliant pas totalement leur incapacité à exploiter les ressources profondes. Au niveau foliaire, les différences anatomiques et fonctionnelles sont également marquées. Les jeunes hêtres développent généralement des feuilles plus fines, avec une surface foliaire spécifique (SLA) plus élevée, reflétant une stratégie d'optimisation de la capture lumineuse en conditions de sous-étage (NIINEMETS 2010). Cette architecture foliaire s'accompagne souvent de propriétés hydrauliques distinctes : les tissus plus souples des jeunes arbres se caractérisent par un module d'élasticité (ϵ) généralement plus faible, leur permettant de maintenir la turgescence cellulaire sur une plus large gamme de potentiels hydriques (KOIDE et al. 2000).

Différentes études ont déjà étudiées la réaction des jeunes hêtres aux sécheresses. Celle de HACKE et SAUTER (1995) sur des arbres âgés d'au moins 15 ans au nord de l'Allemagne a montré que le début de l'embolie chez ces jeunes arbres se fait lorsque le potentiel hydrique atteint des valeurs environnant les -1,9 MPa. À -2,9 MPa, une perte de 50% de conductivité peut être observée (voir Figure 11). Ces valeurs ont été obtenues en laboratoire, en analysant la déshydratation progressive de rameaux. Sur le terrain, ils ont observés que la fermeture préventive stomatique maintient Ψ au bord du seuil critique de -1,9 MPa. Seulement quelques valeurs occasionnelles sont descendues en dessous de cette valeur, atteignant alors jusqu'à -2,15 MPa à la mi-journée.

Leuschner (2020) regroupe également plusieurs études concernant le potentiel hydrique chez les jeunes hêtres. Ces derniers semblent atteindre des valeurs pouvant atteindre plus souvent les -2,5 MPa voir moins (Tognetti et al. 1994; FOTELLI 2001; Nguyen et al. 2017; Dannoura et al. 2019), probablement grâce à un module d'élasticité généralement plus faible tel que mentionné précédemment.

Ces valeurs restent indicatives, les conditions environnementales des arbres influençant la capacité de prévention du stress de *Fagus sylvatica*. Par exemple, un arbre sur un sol avec une profondeur et capacité de rétention de l'eau du sol élevée aura une plus grande capacité de prévention du stress.

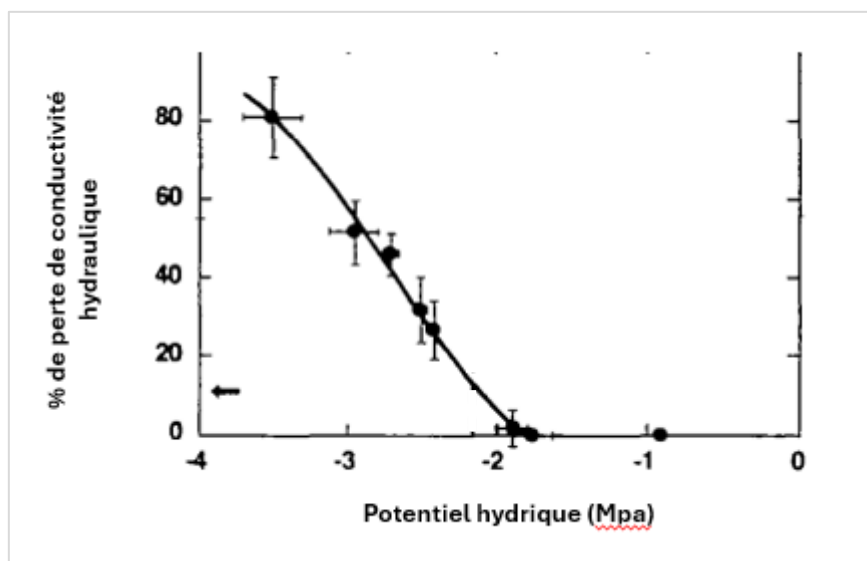


Figure 11: Relation entre le pourcentage de conductivité hydraulique (mesure de l'embolisme du xylème) et le potentiel hydrique chez *Fagus sylvatica*. Les barres représentent les écarts-types. La flèche indique la perte prédite de conductivité hydraulique à l'état natif.

Face au stress hydrique, *Fagus sylvatica* répond de différentes manières. Comme annoncé dans les mécanismes d'adaptation (2.7), son contrôle stomatique est connu pour être très sensible au déficit hydrique, avec une fermeture précoce des stomates pour protéger ses vaisseaux contre la cavitation. L'ajustement osmotique est également un mécanisme utilisé par *Fagus sylvatica* mais il n'est pas systématique. D'après Leuschner (2020), les études rapportant un ajustement osmotique significatif chez le hêtre en Europe centrale sont peu nombreuses. Il a été observé dans le sud de l'Allemagne une diminution du potentiel osmotique de 0,4 MPa lors d'une expérience d'exclusion des précipitations sous couvert forestier sur des hêtres adultes (TOMASELLA et al. 2018). D'autres études ont montré des diminution autour de 0,4 MPa, 0,5 MPa (Backes et Leuschner 2000; LEUSCHNER et al. 2019), soit proches de la valeur moyenne de plantes ligneuses et herbacées de 0,44 MPa (BARLETT et al. 2012). Pour autant, une autre étude réalisée en Espagne (Aranda et al. 1996) rapport une baisse de 0,85 MPa, soit près du double de la valeur moyenne. L'hypothèse serait donc que l'ajustement osmotique chez *Fagus sylvatica* soit moins important que chez d'autres essences ligneuses du genre *Quercus* par exemple, et soit significatif lorsque les arbres sont sur site sec et/ou lors d'étés particulièrement secs. Les jeunes arbres sont également capables d'ajustement osmotique. ARANDA et al. (2002) dans leur étude ont montré que des semis, sous couvert forestier de *Pinus sylvestris* et *Quercus pyrenaica* en Espagne, montrent un ajustement osmotique modéré sous stress hydrique, mais insuffisant pour compenser la chute de potentiel hydrique. La principale réponse est le contrôle stomatique ; fermer ou réduire les stomates afin de réduire la conductance foliaire.

Le premier objectif de ce mémoire est donc de venir ajouter de nouvelles données concernant l'ajustement osmotique sur des hêtres belges et continuer à affiner les connaissances concernant ce mécanisme d'adaptation aux sécheresses.

D'autre part, il semble que peu d'études s'intéressent à ce mécanisme en comparant les stades de développement. Ainsi la première question de recherche de ce travail concernera l'étude des différences entre des hêtres adultes et des hêtres au stade juvénile.

La seconde question de recherche s'intéressera au comment. Quels osmolytes sont responsables de l'ajustement osmotique chez le hêtre européen ?

En effet, les osmolytes accumulés pour l'osmorégulation diffèrent selon les essences. Chez *Fraxinus excelsior* par exemple, le mannitol est un composé majeur, accompagné de sucres solubles et des cations potassium et calcium (MARIGO et PELTIER 1996; PATONNIER et al. 1999). Tandis que chez *Quercus ilex*, le mannitol ne joue pas de rôle essentiel. Ce sont d'abord les sucres solubles tels que le glucose, le fructose ou encore le galactose, ainsi que des amino-acides tel que la proline ou encore des acides organiques tel que l'acide succinique (ARANDA et al. 2021; KEBERT et al. 2022).

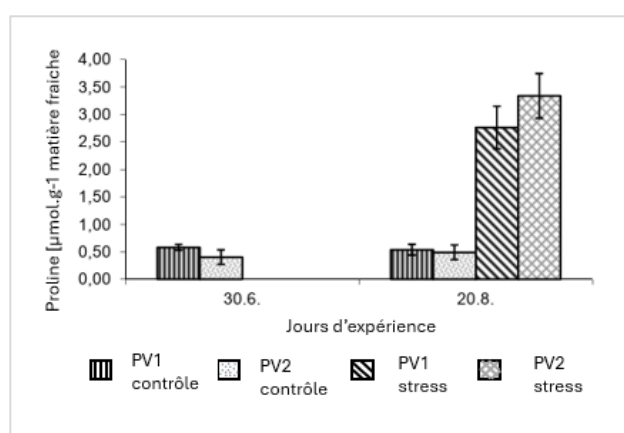


Figure 12 : Variation de la concentration en proline chez des hêtres de 2 provenances différentes, en conditions hydriques normales et en conditions de stress hydrique. Traduction de la figure 4 de l'étude de PSIDOVA et al. (2012).

Chez *Fagus sylvatica* les osmolytes jouant un rôle majeur dans ce mécanisme de tolérance seraient les sucres solubles (notamment le glucose, le fructose, le saccharose et le raffinose), ainsi que des acides aminés, en particulier la proline (ARANDA et al. 2017; REWALD 2008). Les observations de PSIDOVA et al. (2012) montrent des concentrations de proline qui ont augmenté entre 4 à 6 fois leur concentration initiale chez des hêtres de 4 ans empotés et mis en conditions de sécheresses pendant 51 jours (voir Figure 12). Quant aux sucres solubles, ceux-ci augmentent en période de sécheresse, en même temps que l'amidon diminue. Après la période de sécheresse, les concentrations de sucres semblent revenir rapidement à celles de conditions normales, tandis que les concentrations en amidon sont légèrement supérieures aux conditions pré-sécheresse (voir Figure 13) (PFLUG et al. 2018). D'autres études démontrent également le rôle des sucres solubles et de la proline en période de sécheresse (FERNANDEZ DE SIMON et al. 2022; JAFARNIA et al. 2018). Les sucres et proline sont donc bien documentés comme osmorégulateurs dans la littérature. Concernant les ions inorganiques tels que le potassium, le calcium, le sodium ou encore le magnésium, ceux-ci sont peu documentés chez

Fagus sylvatica et il semble y avoir un ajustement complexe à ce niveau. Chez d'autres espèces telles les vignes, les cations sont des osmorégulateurs reconnus (PATAKAS et al. 2002). Chez le hêtre, les réponses des cations en période de sécheresse sont peu documentées. Thiec et al. (1995) montre plutôt une baisse des cations en période de sécheresse, mais évoque également une possibilité de relocalisation encore mal comprise, notamment pour le potassium. Dans cette étude, la concentration en calcium n'a pas changé entre pré et pendant sécheresse.

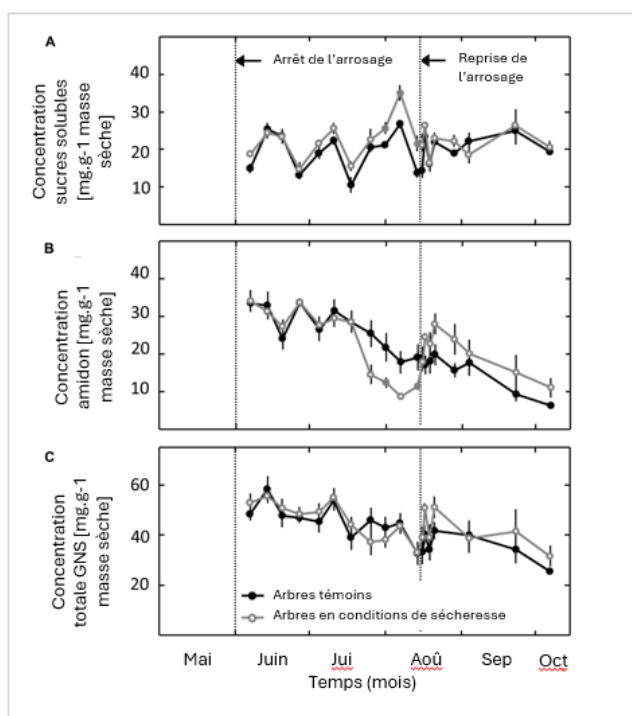


Figure 13 : Evolution saisonnière des glucides non structuraux (GNS) chez des jeunes hêtres témoins et soumis à des traitements de sécheresse.

(A) Sucres solubles, (B) amidon et (C) GNS. Les cercles gris indiquent des différences significatives entre les deux traitements ($P < 0,05$). Pour le traitement de sécheresse, les deux lignes verticales pointillées représentent la date du premier arrêt d'irrigation et la date de la reprise de l'irrigation. Traduction de la figure 4 de l'étude de (PFLUG et al. 2018).

Dans toutes ces études, les variations en osmolytes varient non seulement selon l'essence étudiée et selon son âge, mais également selon l'organe étudié (feuille, tige, racine). Ces différents organes présentent en effet des sensibilités à la sécheresse très variables lorsqu'exposés à une même intensité de stress (Leuschner et al. 2001).

Il est important de garder en tête que les osmolytes impliqués dans l'ajustement osmolytes ne sont pas présents dans les cellules que pour répondre à un stress. Ils jouent également d'autres rôles importants, notamment en phase de croissance. Les sucres sont importants pour la croissance des tissus de l'arbre. L'azote, le potassium, le calcium ou encore le magnésium sont des éléments nutritifs essentielles pour la synthèse de molécules essentielles comme la

chlorophylle ou certaines protéines (AU COEUR ARBRE 2026). Le sodium n'est pas un élément essentiel pour l'arbre.

Ce mémoire de fin d'étude s'intéresse à toutes ces interrogations et cherche à mieux comprendre comment *Fagus sylvatica*, une essence majeure sur les plans social, économique et environnemental en Europe, réagit aux sécheresses édaphiques, amenées à devenir plus fréquentes et plus intenses. Plus précisément, quel est le rôle de l'ajustement osmotique dans cette réponse et comment se caractérise-t-il ? Pour répondre à cette problématique générale, celle-ci est divisée en 4 questions de recherche, auxquelles cette étude tentera d'apporter des éléments de réponse :

- 5) Quels osmolytes jouent un rôle prédominants dans l'ajustement osmotique chez *Fagus sylvatica* ?
- 6) Comment la capacité d'ajustement osmotique varie-t-elle entre les jeunes hêtres et les hêtres matures ?
- 7) Dans quelle mesure l'ajustement osmotique diffère-t-il entre les tissus foliaires et racinaires ?
- 8) Comment *Fagus sylvatica* se rétablit-il après une sécheresse, et dans quelle mesure les concentrations d'osmolytes et les potentiels osmotiques reviennent-ils aux niveaux pré-stress après réhydratation ?

3 Matériels et méthodes

Afin d'étudier l'ajustement osmotique chez *Fagus sylvatica*, l'expérience a été conduite sur des hêtres belges in situ, dans des conditions environnementales réelles. Plusieurs types de données ont été collectées dans le but, d'une part de caractériser les conditions hydriques du sol, d'autre part d'évaluer leur influence sur le niveau de stress hydrique rencontré par les arbres, et enfin de déterminer si l'ajustement osmotique a été mobilisé comme mécanisme de réponse, ainsi que la manière dont ce mécanisme s'est manifesté.

3.1 Sites d'étude et âge des arbres

Un des objectifs de ce mémoire est de comparer les réponses d'ajustement osmotiques entre différentes classes d'âge. C'est pourquoi l'expérience ne s'est pas restreinte à un seul site d'étude mais deux.

Site 1 : Lauzelle

4 hêtres d'environ 8-10 ans ont été sélectionnés dans le bois de Lauzelle de Louvain-la-Neuve. Ils ont été sélectionnés parmi les arbres étudiés dans le cadre de l'expérience de limitation des pluies Régé+ conduite par des chercheurs de l'UCLouvain (REGE+, s. d.). Ils ont été sélectionnés dans la zone témoin de la zone d'expérience Régé+, en dehors de la zone d'exclusion de pluie pour ne pas influencer les conditions naturelles du milieu. Ils sont séparés les uns des autres de moins de 5 mètres (voir schéma Figure 14). Les jeunes arbres sont dominés par d'autres hêtres et d'un frêne adultes leur procurant de l'ombrage. La pédologie du milieu correspond à un sol limoneux à drainage naturel favorable. La zone bioclimatique correspond aux plaines et vallées Scaldiennes. Ce premier site correspond au groupe expérimental des « jeunes arbres ».

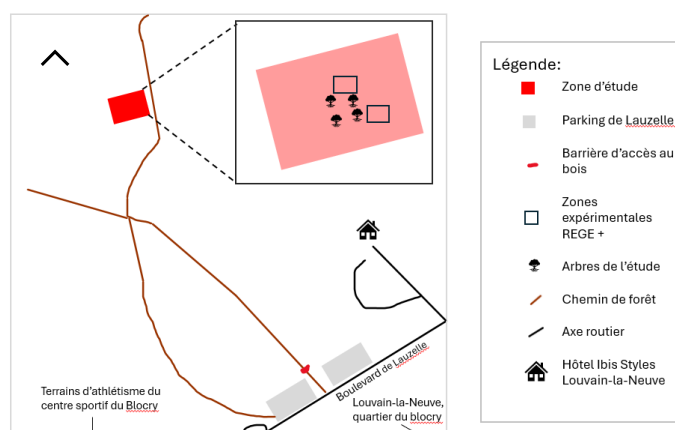


Figure 14 : Schéma de la zone d'expérience et de la localisation des arbres d'étude pour le site de Lauzelle. Les capteurs Teros 21 sont installés dans la zone expérimentale Régé+ la plus au nord.

Site 2 : Vielsalm

Les 4 autres *Fagus sylvatica* sont des arbres adultes d'environ 110 ans. Ceux-ci ont été sélectionnés sur le site de la station météo ICOS à Vielsalm. Leur espacement est de 50 mètres au maximum (voir schéma Figure 15 et photo Figure 16). La pédologie du milieu est quant à elle limono-caillouteuse à charge schisto-phylladeuse et à drainage naturel quasi-exclusivement favorable. La zone bioclimatique correspond à celle d'Ardenne centro-orientale.

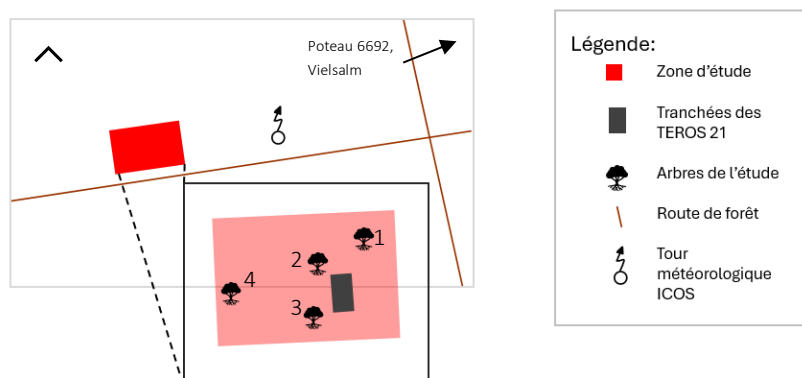


Figure 15: Schéma de la zone d'expérience et de la localisation des arbres d'étude pour le site de Vielsalm. Les capteurs Teros 21 sont installés dans la tranchée.



Figure 16 : Photo du site d'étude Vielsalm avec la tranchée et les arbres 2 et 3 de l'étude. Les capteurs Teros 21 ont été installés dans les tubes oranges visibles dans la tranchée, à 2 profondeurs différentes : 30 et 75 cm..

Ainsi, les deux sites étudiés ne sont pas identiques. On fera toutefois l'hypothèse que les conditions climatiques et édaphiques sont suffisamment comparables pour que le facteur « site » soit utilisé comme proxy de l'âge des arbres. Les effets observés seront donc interprétés comme des effets ontogénétiques, sans possibilité de dissocier statistiquement l'âge du site.

La Figure 17 suivante localise les deux sites en Belgique.

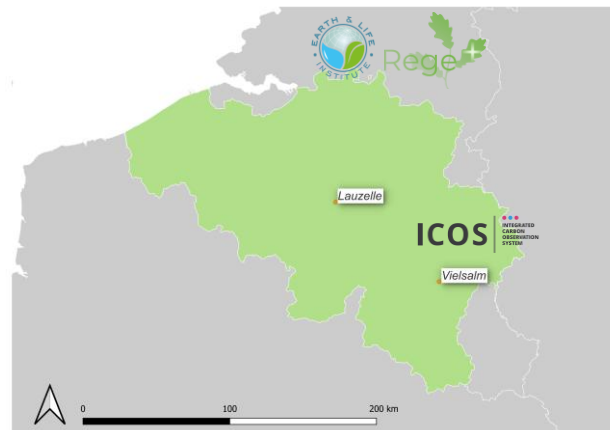


Figure 17 : Carte de la Belgique avec les deux sites d'expérience de Lauzelle et de Vielsalm.

3.2 Méthodologie

Comme mentionné dans l'introduction de ce chapitre « Matériel et méthode », différents types d'informations ont dû être récoltés pour répondre aux différentes questions de recherche. Le premier type de données concerne les conditions hydriques du milieu. Pour caractériser ces conditions, des capteurs de potentiel matriciel du sol Teros 21 ont été installés sur les deux sites d'étude.

A Lauzelle, les jeunes arbres ayant une profondeur d'enracinement relativement proche de la surface, la profondeur d'installation a été définie à 30 cm. 3 capteurs ont ainsi été installés dans la zone témoin de la zone d'expérimentation Régé + (voir Figure 14), suffisamment proche des arbres d'étude afin de capter les conditions hydrique de l'environnement immédiat de ces arbres (voir Figure 18). Ces capteurs ont été installés le 1^{er} avril à Lauzelle et sont restés dans le sol tout le temps de l'expérience. Les capteurs étaient reliés à des dataloggers Campbell déjà présents sur place.

A Vielsalm, les capteurs ont été installés le 23 avril. Les arbres adultes ayant des profondeurs d'enracinement plus importantes que celles des jeunes arbres, les capteurs ont été installés à 2 profondeurs différentes : 30cm et 75cm. 3 capteurs ont été installés par profondeur. Pour atteindre ces profondeurs verticales, ils ont été installés dans la tranchée présente sur le site. La première méthode utilisée pour atteindre des profondeurs horizontales permettant d'éviter

tout risque de contact avec l'air extérieur des bords de la tranchée a été d'utiliser des cylindres en plastique orange de 30cm pour évacuer la terre dans un premier temps, placer le capteur au fond du cylindre et reboucher le tout. Cette méthode s'est avérée fastidieuse, les 5 autres ont donc été placés à 40 cm de profondeur horizontale en utilisant des tarières (voir Figure 18). Sur ce site, les capteurs étaient reliés au système TreeWatch de l'université de Ghent qui réalise également des expériences sur le site ICOS de Vielsalm.

Ces mesures de potentiel matriciel du sol ont donc été prises en continue sur toute la durée de l'expérience.



Figure 18 : Photo de l'installation des capteurs Teros 21 (voir figure en haut à droite) sur le site de Lauzelle (en haut) et de Vielsalm (en bas) en avril 2025.

3.3 Travail de terrain

Les autres données récoltées sont des données ponctuelles récoltées à 3 périodes de mesures différentes : été, printemps, automne. L'objectif de ces 3 période de mesures étant de capter des conditions hydriques normales (valeurs témoins), des conditions de stress et des conditions

de récupération après sécheresse. Etant en conditions d'expérience in situ, l'intensité de.s sécheresse.s, le moment d'apparition du stress ou de la disparition du stress ne sont pas contrôlables. Les dates de travaux de terrain ont donc été choisies dans un premier temps au sens large : été, printemps, automne, puis on été déterminées précisément en fonction des conditions environnementales du moment, plus ou moins 2 semaines avant d'aller sur le terrain. Ainsi, le printemps 2025 ayant connu une période sèche tôt dans la saison, des précipitations ont été attendu afin d'espérer une réhydratation du sol et des conditions les plus optimales possibles pour les arbres, tandis qu'en automne, la sécheresse ayant duré jusque fin octobre, la date a été déterminée pour s'éloigner le plus possible de la période sèche tout en ayant encore des feuilles vertes accrochées aux arbres.

Lors de ces travaux de terrain, le potentiel hydrique foliaire a directement été mesurée en utilisant une chambre à pression (Scholander) (voir Figure 19), autour de midi pour chaque date d'échantillonnage. Cette valeur renseignait donc théoriquement la valeur de potentiel hydrique la plus négative de la journée. L'hypothèse émise est que ce potentiel hydrique foliaire renseigne sur la potentiel hydrique total de l'arbre.

Une grande partie du temps de terrain était consacré à la prise d'échantillons. Pour étudier les différences entre organes, des échantillons de racine et de feuilles ont été récoltés sur chaque arbre de l'étude, afin de mesurer ultérieurement les potentiels osmotiques foliaires et racinaires, et les concentrations en osmolytes d'intérêt (voir section suivante).



Figure 19 :Photo de l'utilisation de la chambre à pression (Scholander) pour mesurer le potentiel hydrique foliaire à mi-journée.

Des racines fines ont donc été récoltées le matin entre 9h et 12h, proche de la surface à l'aide de pelles de jardinage et de nos mains. L'excédent de terre a été retiré à l'aide de pinces. Les racines de chaque arbre ont été récoltées en veillant à ce qu'elles proviennent de différents endroits autour de l'arbre (voir Figure 21). Une partie a ensuite été emballée dans du papier aluminium en prévision des mesures de composés organiques (sucres et proline) et une autre partie a été placée dans un sachet en plastique hermétique en prévision des mesures d'éléments minéraux. Enfin une petite partie a été stockée dans des tubes Eppendorf en prévision des mesures de potentiel osmotique. Au total, ce sont donc 3 échantillons de racines (2 d'environ 2g, un par type de composé à mesurer et 1 tube Eppendorf) qui ont été récoltés par arbre. Donc 4 répliques par type de mesure et par classe d'âge. Le tout a ensuite été placé dans de la glace carbonique. De retour au laboratoire, les échantillons ont d'abord été pesés pour avoir la masse fraîche. Ceux pour la matière organique ont ensuite été placés dans un

congélateur. Par manque de place dans le congélateur à -80°C du laboratoire, elles ont été conservées dans un congélateur à -20°C. Elles ont seulement été stockées dans un congélateur à -80°C en automne, peu de temps avant les mesures réalisées en laboratoire. La partie pour les éléments minéraux a été séchée à 65°C pendant une semaine.

Concernant les échantillons de feuilles, ceux-ci ont été récoltés autour de midi, entre 12h et 14h. Pour les jeunes arbres de Lauzelle, la hauteur des arbres permettait de simplement « cueillir » les feuilles à la main, à l'aide de ciseaux pour éviter d'abimer les feuilles. En revanche à Vielsalm, les arbres adultes ne permettent pas d'atteindre les feuilles. La méthode utilisée a donc été celle de tirer au fusil avec des balles de plomb dans les branchages pour faire tomber les feuilles au sol (le recours à un technicien habilité à tirer au fusil a été nécessaire, voir Figure 20). Des feuilles de lumière (haut du houppier) et d'ombrage (bas du houppier) ont été mélangées pour créer un échantillon par type de mesure (les mêmes que pour les racines) et par arbre. De la même manière que les racines, elles ont ensuite été en partie emballées dans de l'aluminium pour les éléments organiques, dans les sachets en plastiques pour les éléments minéraux et dans les tubes Eppendorf pour le potentiel osmotique. Le tout était conservé dans de la glace carbonique avant d'être congelé à -20°C puis à -80°C pour les échantillons dans l'aluminium et les tubes Eppendorf, ou séché à 65°C pendant une semaine pour les échantillons minéraux.

Les mesures de potentiel hydrique foliaire étaient réalisées en parallèle de cet échantillonnage.



Figure 21 : Photos d'échantillonnage des racines fines.



Figure 20 : Photo du technicien François Plume entrain de récolter des feuilles.

Site	Phase	
	d'échantillonnage	Date
Lauzelle	Printemps	11-06-25
	Été	13-08-25
	Automne	31-10-25
Vielsalm	Printemps	19-06-25
	Été	29-08-25
	Automne	10-10-25

L'ensemble de ces travaux de terrain a donc été réalisé 3 fois par site et par arbre.

3.4 Mesures en laboratoire

Une fois les travaux d'échantillonnage terminés, les mesures sur les échantillons ont pu être réalisées en laboratoire. Ce sont d'une part les potentiels osmotiques foliaires et racinaires qui ont été mesurés, et d'autre part les concentrations en osmolytes d'intérêt par rapport à l'ajustement osmotique chez *Fagus sylvatica*. Les osmolytes mesurés ont été déterminés sur base d'une recherche littéraire. D'après ces recherches (voir chapitre Etat de l'art, page 28), les osmorégulateurs principaux chez cette essence sont les sucres solubles (glucose, fructose, saccharose et raffinose) et la proline, avec une possible implication d'éléments minéraux. Ainsi, chaque organe, les concentrations en sucres solubles totaux, la proline et 4 cations ont été mesurés (sodium, potassium, calcium et magnésium). Ces mesures ont été réalisées dans le laboratoire du Groupe de recherche en physiologie végétale (GRPV) du Earth and Life Institute de l'UCLouvain.

Sucres solubles

Le dosage des sucres solubles a été réalisé selon la méthode de Yemm et Willis (1954). Environ 500 mg de matière fraîche broyée dans l'azote liquide ont été extraits dans 4 mL d'éthanol 70% pendant 5 minutes sur glace. Après centrifugation (8000 rpm, 4°C, 10 minutes), le surnageant a été récupéré et filtré sur papier Whatman. Le culot a été réextrait deux fois avec 2 mL d'éthanol 70% selon la même procédure. Les trois surnageants ont été combinés et le volume final ajusté à 7 mL avec de l'éthanol 70%.

Le dosage a été réalisé par la méthode colorimétrique à l'anthrone. Des aliquotes de 200 µL d'extrait ont été mélangées à 1 mL de réactif à l'anthrone (500 mg d'anthrone dans 250 mL d'acide sulfurique concentré 95%) dans des tubes en verre, puis incubées 10 minutes à 100°C au bain-marie. Après refroidissement rapide sur glace, l'absorbance a été mesurée à 625 nm, en utilisant l'éthanol 70% comme blanc.

Les concentrations en sucres solubles totaux ont été déterminées à partir d'une gamme d'étalonnage au D-glucose (0 à 500 mg/L) et exprimées en mg/g de matière fraîche selon la formule : Concentration (mg/g MF) = $[C_c \text{ (mg/L)} \times 0,007 \text{ (L)}] / \text{poids (g)}$. Où C_c représente la concentration déterminée par la gamme étalon. Les résultats ont également été convertis en mmol/g de matière fraîche en utilisant la masse molaire du D-glucose (180,156 g/mol).

Proline

Le dosage de la proline a été réalisé selon la méthode de Bates et al. (1973). Entre 100 et 200 mg de matière fraîche broyée dans l'azote liquide ont été extraits dans 10 mL d'acide sulfosalicylique 3% (m/v) pendant 30 minutes à 70°C. Après filtration sur papier Whatman, 2 mL de filtrat ont été mélangés avec 2 mL de réactif à la ninhydrine (1,25 g de ninhydrine, 30 mL d'acide acétique glacial, 20 mL H₃PO₄ 6M) et 2 mL d'acide acétique glacial, puis incubés 1 heure

à 90°C. Après refroidissement, 2 mL de toluène ont été ajoutés et la phase organique colorée a été prélevée pour mesurer l'absorbance à 520 nm. Les concentrations en proline ont été déterminées à partir d'une gamme d'étalonnage (0 à 80 µmol/L) et exprimées en µmol/g de matière fraîche selon la formule : Concentration (µmol/g MF) = [C (µmol/L) × 0,010 (L)] / poids (g). Où C représente la concentration déterminée par la gamme étalon.

Eléments minéraux (Na, K, Ca, Mg)

La minéralisation a été réalisée en deux étapes. Entre 50 et 100 mg de matière sèche ont été dissous dans 4 mL d'acide nitrique concentré, chauffés progressivement jusqu'à évaporation totale. Les résidus ont ensuite été repris avec 2 mL d'eau régale, chauffés jusqu'à dissolution complète, puis ajustés à 10 mL avec de l'eau déminéralisée. Après filtration, les échantillons ont été analysés par spectroscopie d'absorption atomique (AA SOLAAR S4, Thermo Fisher Scientific, Waltham, United States). Les concentrations en Na, K, Ca et Mg ont été exprimées en mg/g ou µmol/g de matière sèche, en tenant compte des facteurs de dilution et de la masse initiale.

Potentiel osmotique

Enfin pour la mesure des potentiels osmotiques foliaires et racinaires, les échantillons de feuilles et de racines congelés ont été transférés dans des microtubes percés de trois trous au fond et d'un trou sur le dessus. Ces échantillons ont subi trois cycles de congélation/décongélation (5 secondes de congélation, 5 minutes de décongélation à température ambiante) à l'aide d'azote liquide pour une congélation rapide. Les microtubes percés ont ensuite été placés dans des microtubes ouverts et centrifugés à 8 000 tr/min à 4°C pendant 15 minutes afin de recueillir la sève cellulaire. Un osmomètre à pression de vapeur Vapro 5600 (VAPRO® Vapor Pressure Osmometer Model 2600, EliTech Group, Logan Utah, United States) a été utilisé pour mesurer le potentiel osmotique 3 fois par échantillon.

3.5 Analyse statistique des résultats

Une fois les mesures réalisées, les résultats ont ensuite été traités et analysés avec les logiciels RStudio et Excel. Leurs analyses R ont été réalisées à l'aide de modèles linéaires (pour analyser les effets fixes des variables explicatives telles que l'âge des arbres ou le type d'organe étudié) ou linéaires mixtes (pour prendre en compte les effets aléatoires de l'effet individuel de chaque arbre en plus des effets fixes). Une analyse de la variance (ANOVA) a ensuite été réalisée pour tester la significativité des effets principaux et des interactions. Des comparaisons multiples *post hoc* ont été effectuées à l'aide du test de Tukey. Le seuil de significativité statistique a été fixé à $\alpha = 0,05$.

Les résultats des analyses statistiques sont repris dans l'annexe 1 page 8989.

4 Résultats

Cette section présente les effets du stress hydrique sur la variation des potentiels hydrique et osmotique chez *Fagus sylvatica*, ainsi que sur les concentrations et contributions au potentiel osmotique des différents osmolytes étudiés. Les résultats sont divisés en différentes sous-sections.

4.1 Gestion des valeurs aberrantes et sources d'erreurs possibles

Avant de rentrer plus en détails dans les résultats de l'expérience, il semble nécessaire d'aborder la gestion des valeurs aberrantes et des limites de fiabilité des mesures.

En effet, lors des mesures par spectrométrie d'absorption atomique pour les cations, la majorité des mesures de Ca^{2+} et Na^+ a été réalisée à partir de solutions concentrées. En l'absence de dilution avec du LaCl_3 , ces mesures sont susceptibles d'être biaisées. Par ailleurs, certaines contributions osmotiques pourraient être surestimées dans la mesure où une fraction des osmolytes quantifiés n'était pas nécessairement présente en solution. À titre d'exemple, certains ions inorganiques peuvent être immobilisés sous forme de cristaux ou complexés dans la vacuole, tandis que certains sucres peuvent être présents sous forme de dimères mais quantifiés comme des monomères, ce qui conduirait à une surestimation de leur contribution osmotique, potentiellement d'un facteur deux dans le cas des dimères.

De plus, les nombreuses estimations requises pour calculer les contributions au potentiel osmotique total réduisent la fiabilité des résultats. Ainsi, obtenir des valeurs aberrantes allant au-delà des 100% de contribution n'est pas étonnant et n'empêche pas d'apporter une idée sur les variations de contributions entre périodes, types d'organes et osmolytes. Ainsi, toutes les valeurs ont été conservées pour les analyses statistiques (également limitées dans leur fiabilité) afin d'avoir une idée globale. Le graphique Figure 28 n'a par contre pas inclus les données de racines en automne en pour le site de Lauzelle pour ne pas nuire à la visualisation du reste des valeurs. En effet, la somme des contributions des osmolytes étudiés pour cette période était de 600%. Le graphique complet est disponible en annexe 8.1.4. Il aurait peut-être été intéressant de réaliser les analyses statistiques sans ces valeurs aberrantes, en particulier celles qui dépassent les 200%. Malheureusement, elles n'ont pu être réalisées par manque de temps.

Seules quelques valeurs dont le poids était trop important et influencé fortement les autres valeurs d'un même échantillon ont été supprimées.

4.2 Conditions hydriques des arbres étudiés

Les mesures de potentiel hydrique du sol dans l'environnement immédiat des racines fournissent une indication des conditions hydriques dans lesquelles les arbres se sont trouvés au cours de l'étude. Les figures suivantes et l'analyse de ces mesures permettront par la suite de définir l'intensité de stress hydrique rencontrée par les arbres étudiés, et à quelle période.

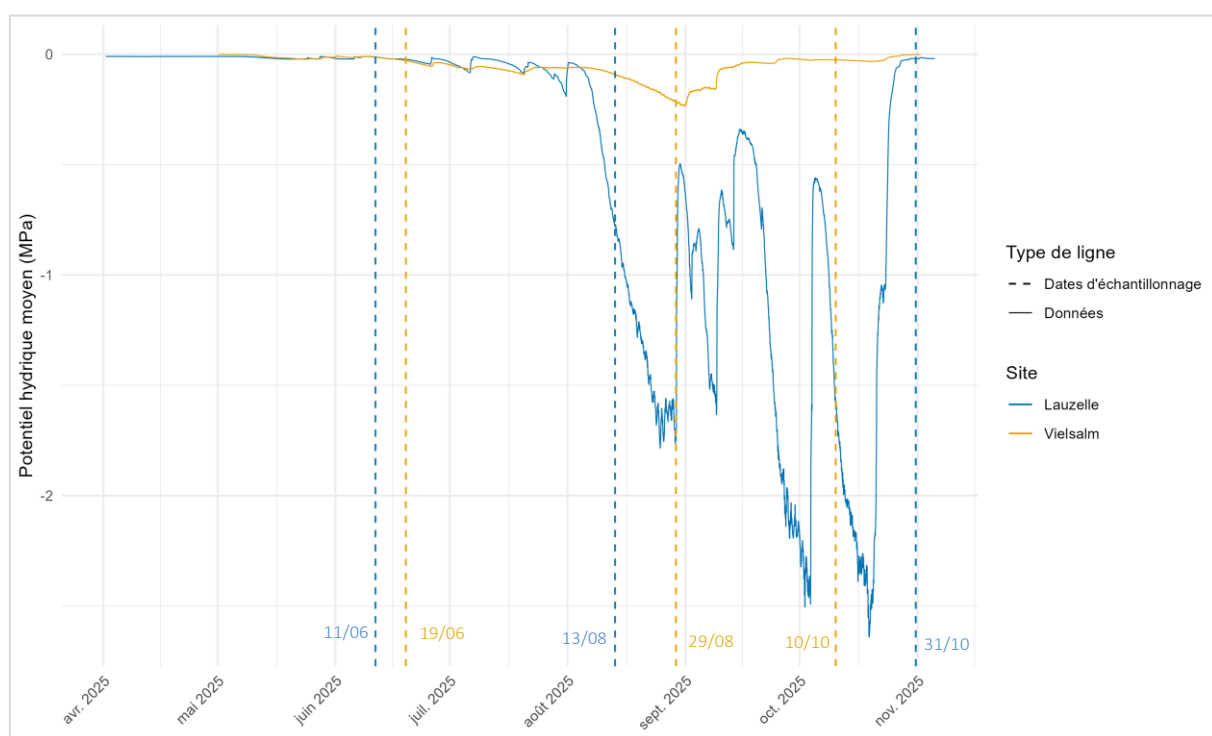


Figure 22: Évolution temporelle du potentiel hydrique moyen du sol (en MPa) pour les sites de Lauzelle (arbres jeunes) et de Vielsalm (arbres matures). Les valeurs présentées représentent la moyenne des mesures effectuées à différentes profondeurs pour chaque site (voir Figure 23).

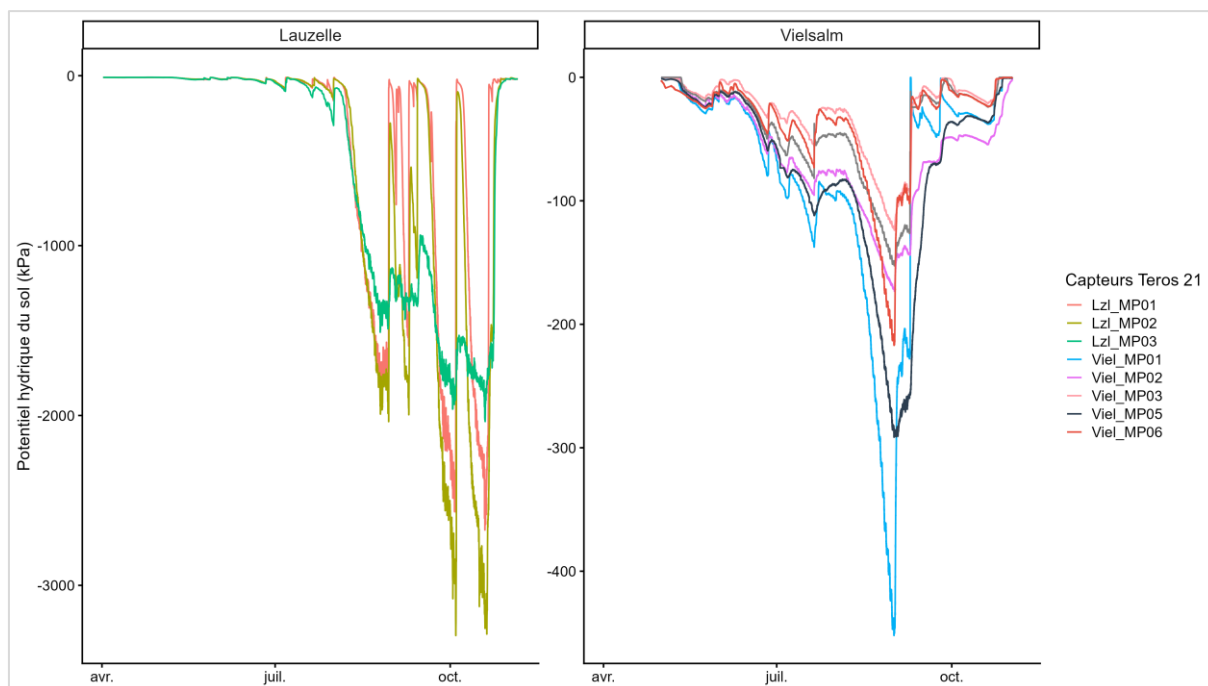


Figure 23: Évolution temporelle du potentiel hydrique du sol (en MPa) pour les sites de Lauzelle (à gauche) et de Vielsalm (à droite). 3 capteurs Teros 21 à 30 cm de profondeur à Lauzelle, 6 capteurs à Vielsalm, répartis sur 3 profondeurs différentes : 30cm, 60cm et 90 cm de profondeur.

Entre mai et novembre (voir Figure 22 et Figure 23), le potentiel hydrique du sol sur le site de Vielsalm reste supérieur à -0,2MPa la majeure jusqu'en août, valeur seuil pour des conditions hydriques normales et favorables pour *Fagus sylvatica* (voir Figure 10). Entre août et octobre, ces valeurs ont connu une diminution atteignant la valeur minimale de -0,452MPa au 31 août. Cette valeur dépasse donc la valeur seuil de -0,2 MPa, on y reviendra dans la discussion.

En comparaison, le site des jeunes arbres du bois de Lauzelle a connu des conditions plus contrastées. Jusqu'au début du mois d'août, le potentiel hydrique du sol reste également supérieur à -0.4 MPa. Mais à partir du 9 août, Ψ_m diminue, atteignant environ -0,36 MPa au moment de l'échantillonnage estival (13 août autour de midi), puis un premier minimum de -1,78MPa au 25 août. Les valeurs fluctuent alors jusqu'au 19 octobre, date à laquelle le potentiel hydrique atteint son minimum absolue sur la période de l'étude, avec $\Psi_m = -2,64$ MPa. Les valeurs remontent ensuite jusqu'à retourner vers des valeurs de conditions initiales supérieures à -0,4 MPa. Ainsi, même si les valeurs de potentiel hydrique entre les échantillonnages d'été et d'automne indiquent une période de faible sécheresse au moment de l'été (voir Tableau 1), il est important de noter qu'entre ces deux dates, la sécheresse s'est intensifiée avant de revenir vers des valeurs normales.

Tableau 1 : Valeurs de potentiel hydrique du sol aux moment des différents échantillonnages, dans les sites de Lauzelle et de Vielsalm.

Site	Phase d'échantillonnage	Date	Ψ_m (Mpa)
Lauzelle	Printemps	11-06-25	-0,01
	Eté	13-08-25	-0,77
	Automne	31-10-25	-0,02
Vielsalm	Printemps	19-06-25	-0,03
	Eté	29-08-25	-0,2
	Automne	10-10-25	-0,02

Afin de comprendre l'impact que les conditions hydriques peuvent avoir avec sur les arbres, les valeurs du potentiel hydrique du sol ont été mises en relation avec le potentiel hydrique et le potentiel osmotique des arbres, au niveau foliaire et racinaire (voir Figure 24).

L'analyse statistique de la relation entre le potentiel hydrique du sol (Ψ_m) et celui des feuilles (Ψ) (voir Figure 24A) a tout d'abord confirmé une relation significative et négative ($p < 0,001$). Une diminution de Ψ_m est associée à une baisse de Ψ_f . L'assèchement du sol étant plus important à Lauzelle (Ψ de Lauzelle plus négatif que celui de Vielsalm), cette relation s'observe en particulier pour les jeunes arbres de Lauzelle. L'analyse statistique a également montré une interaction significativement différente entre Lauzelle et Vielsalm ($p = 5,74 \cdot 10^{-5}$, avec Lauzelle comme site de référence). A Vielsalm, les arbres réagissent plus fortement aux variations de Ψ_m . C'est-à-dire que pour une même baisse du potentiel hydrique du sol, les arbres matures de Vielsalm auront une diminution plus importante de leur potentiel hydrique que les jeunes arbres de Lauzelle.

Concernant la relation avec le potentiel osmotique (Figure 24 B et C), l'analyse statistique montre que l'effet de Ψ_m sur le Ψ_s des feuilles est hautement significatif ($p < 0,001$), en particulier chez les arbres matures de Vielsalm également. Ψ_m diminue lorsque le sol s'assèche, ce qui entraîne une diminution du Ψ_s foliaire. En revanche, Ψ_m n'implique pas aussi sûrement une diminution du potentiel osmotique racinaire ($p = 0,86048$) (Lauzelle comme Vielsalm).

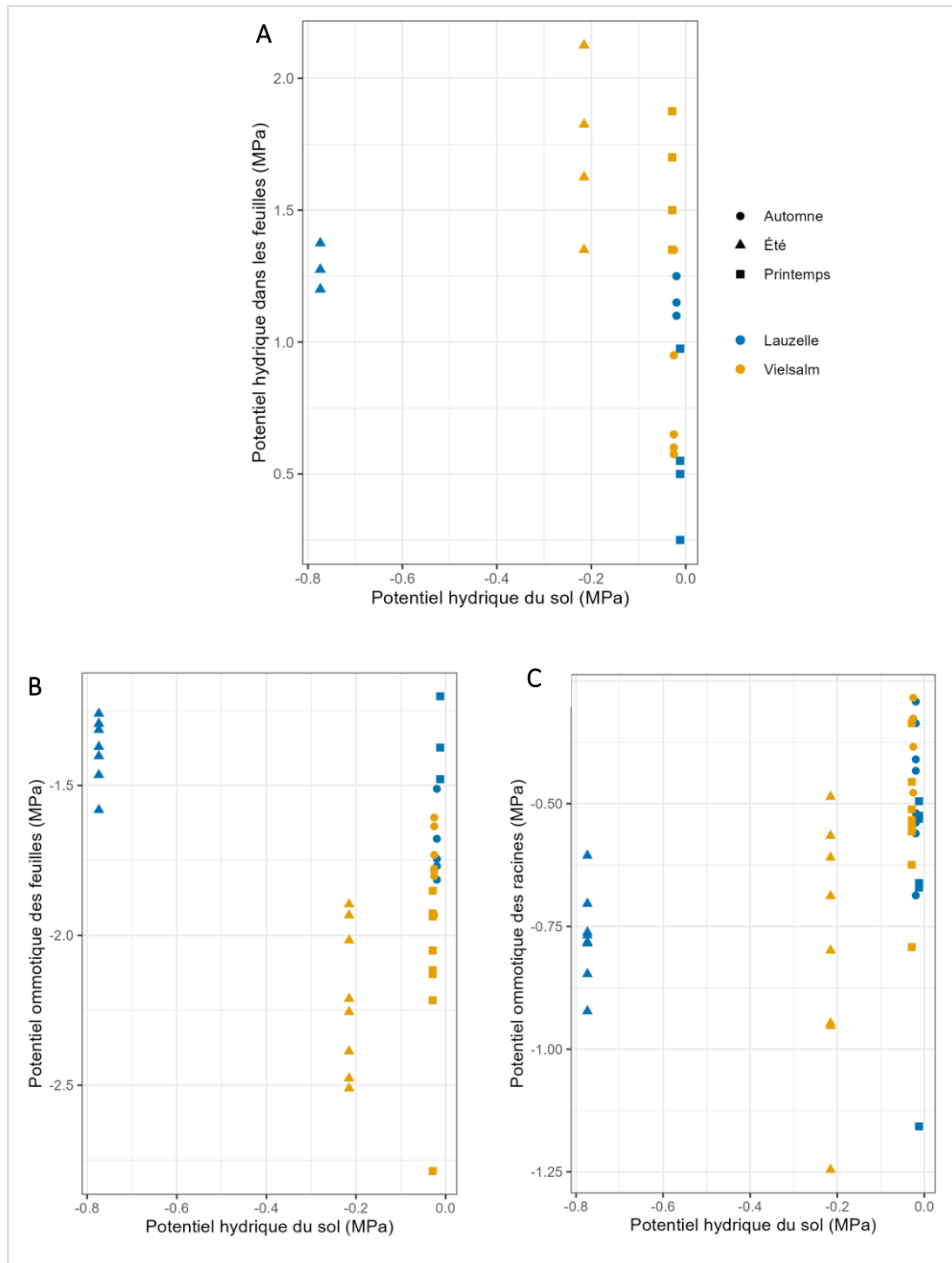


Figure 24: Relations entre le potentiel hydrique du sol et le potentiel hydrique des feuilles (A), le potentiel osmotique des feuilles (B) et le potentiel osmotique des racines (C). Comparaison entre les sites de Lauzelle et de Vielsalm aux 3 périodes d'échantillonnages. Les échelles des axes Y ont été adaptées à chaque panneau afin d'optimiser la lisibilité.

Les Figure 25 et Figure 26 ainsi que les Tableau et Tableau 3 associés précisent les variations de ces potentiels par rapport aux périodes d'échantillonnage. Concernant le potentiel hydrique, les valeurs d'été et d'automne diminuent significativement par rapport au printemps à Lauzelle. A Vielsalm, les valeurs pour le printemps et l'été ne varient pas significativement, avec des Ψ en moyenne déjà inférieurs à -1,5 MPa. Par contre le potentiel hydrique d'automne est significativement plus élevé qu'aux saisons précédentes. Quant aux potentiels osmotiques, les valeurs foliaires ne varient pas significativement entre le printemps et l'été, à Lauzelle comme à Vielsalm. En revanche, la variation est significative entre l'automne et les deux autres saisons mais elles varient différemment selon le site. A Lauzelle, les valeurs automnales diminuent, tandis qu'à Vielsalm, les valeurs augmentent. Les variations entre les valeurs foliaires et racinaires ne sont pas les mêmes non plus. Pour les arbres de Lauzelle et de Vielsalm, le potentiel osmotique racinaire augmente significativement en automne par rapport à l'été, avec une diminution de ce potentiel plus significative pour les arbres matures de Vielsalm.

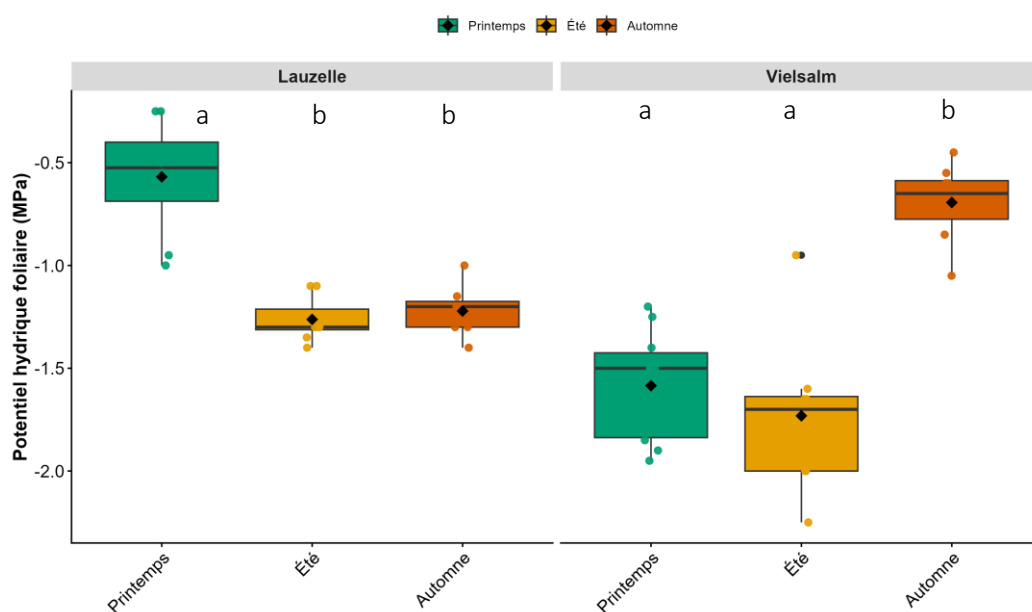


Figure 25 : Diagrammes en boîtes de la distribution du potentiel hydrique foliaire en fonction des périodes d'échantillonnage, pour les sites de Lauzelle et de Vielsalm.

Les boîtes à moustaches ici représentées résument la distribution de la variable quantitative qu'est le potentiel hydrique pour chaque période d'échantillonnage et chaque site (Lauzelle et Vielsalm). Les sites sont une information quant à l'âge des arbres (8-10 ans pour Lauzelle, environ 110 ans pour Vielsalm). Le bord inférieur de chaque rectangle correspond au premier quartile (Q1, 25% des données), le bord supérieur le troisième quartile (Q3, 75% des données), et la ligne centrale est la médiane (Q2, 50% des données). Les moustaches représentent la plage des données « normales », s'étendant jusqu'à 1,5 fois l'écart interquartile (IQR=Q3-Q1). Les points individuels colorés représentent chaque mesure individuelle du jeu de données, et les losanges noirs représentent la moyenne arithmétique de chaque groupe. Les lettres indiquent les différences significatives entre saisons (test de Tukey sur les moyennes marginales estimées, $p \geq 0,05$). Elles sont déterminées par des tests statistiques tel qu'expliqué dans la partie « Matériel et méthode ». Cette explication des boîtes à moustache et des symboles de significativité s'applique à tous les graphiques en boîtes à moustache dans ce document.

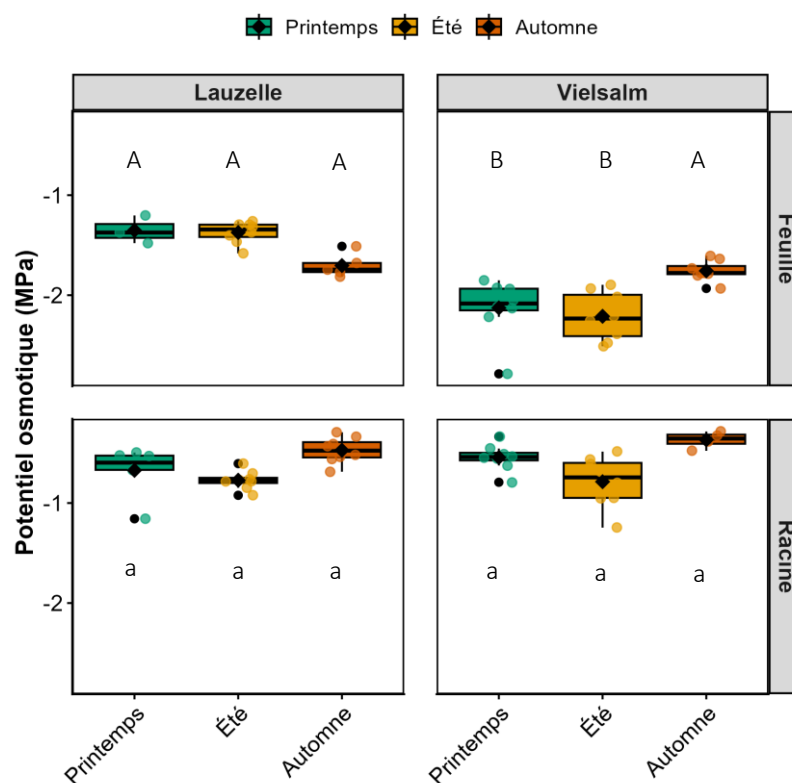


Figure 26 : Diagrammes en boîtes de la distribution du potentiel osmotique foliaire et racinaire en fonction des périodes d'échantillonnage pour les jeunes arbres de Lauzelle et les arbres matures de Vielsalm.

Tableau2 : Résumé des moyennes et des écarts types des données de potentiel hydrique foliaire.

Site	Age de arbres	Date d'échantillonnage	Saison	Moyenne du Potentiel hydrique foliaire (Mpa)	Ecart-type	Nombre de répétitions
Lauzelle	8-10 ans	11-06-25	Printemps	-0,57	0,301	4
		13-08-25	Eté	-1,26	0,0829	4
		31-10-25	Automne	-1,21	0,0764	3
Vielsalm	~110 ans	19-06-25	Printemps	-1,61	0,229	4
		29-08-25	Eté	-1,73	0,327	4
		10-10-25	Automne	-0,69	0,33	5

Tableau 2 : Résumé des moyennes et des écarts types des données de potentiel osmotiques foliaires et racinaires.

Site	Age de arbres	Date d'échantillonnage	Saison	Organe	Moyenne du Potentiel osmotique (Mpa)	Ecart-type	Nombre de répétitions
Lauzelle	8-10 ans	11-06-25	Printemps	Feuille	-1,352	0,1396	3
		13-08-25	Eté	Feuille	-1,3729	0,1078	8
		31-10-25	Automne	Feuille	-1,7035	0,1183	5
Vielsalm	~110 ans	19-06-25	Printemps	Feuille	-2,1269	0,2929	8
		29-08-25	Eté	Feuille	-2,2108	0,2412	8
		10-10-25	Automne	Feuille	-1,7565	0,1014	8
Lauzelle	8-10 ans	11-06-25	Printemps	Racine	-0,6734	0,2484	6
		13-08-25	Eté	Racine	-0,7719	0,0934	8
		31-10-25	Automne	Racine	-0,4721	0,1292	8
Vielsalm	~110 ans	19-06-25	Printemps	Racine	-0,5445	0,1312	8
		29-08-25	Eté	Racine	-0,7867	0,2521	8
		10-10-25	Automne	Racine	-0,3681	0,0837	4

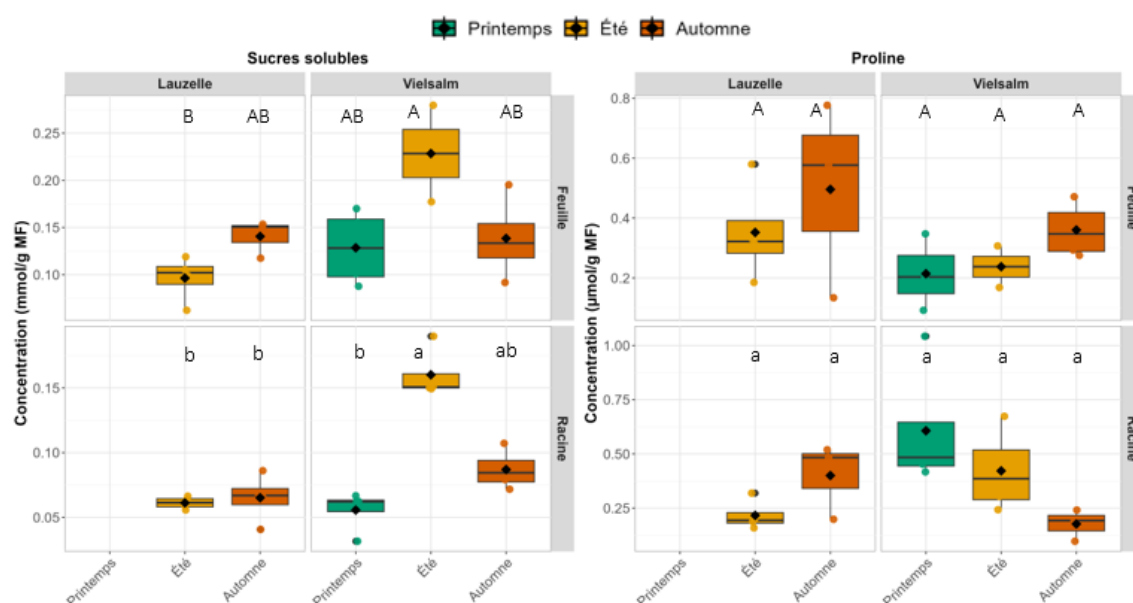
4.3 Concentrations en osmolytes et contributions au potentiel osmotique

Dans cette sous-section sont présentées dans un premier temps les concentrations mesurées de sucres solubles, proline, et des différents cations (K^+ , Na^+ , Ca^{2+} et Mg^{2+}) et leurs variations entre les différentes prises d'échantillonnage (printemps, été, automne). Dans un second temps, ces mesures de concentrations seront traduites en contribution au potentiel osmotique (MPa). A noter qu'il n'y a pas de données pour Lauzelle au printemps, aucune données pour les cations au printemps pour aucun des deux sites.

Les tableaux récapitulatifs des analyses de variance (ANOVA) et comparaisons post-hoc (Tukey) sont en annexe 1, point 8.1.3. Les variations sont jugées significatives lorsque les p-valeurs obtenues sont inférieures à 0,05.

4.3.1 Concentrations en osmolytes :

Un osmolyte a un rôle d'osmorégulateur de *Fagus sylvatica* lorsque sa concentration varie dans l'arbre entre conditions hydriques normales, stressées ou de récupération. A noter tout de même que leurs variations peuvent également être associées à d'autres fonctions de l'arbre. L'analyse des variations de concentrations des différents osmolytes étudiés peut tout de même donner des indices quant à leur potentiel rôle dans l'ajustement osmotique chez le hêtre. Ces variations sont représentées dans les graphiques de la Figure 27 suivante et dans le Tableau 4. Les variations entre sites représentent en réalité une différence entre classes d'âge : arbres jeunes de Lauzelle (environ 8-10 ans) et arbres matures de Vielsalm (environ 110 ans).



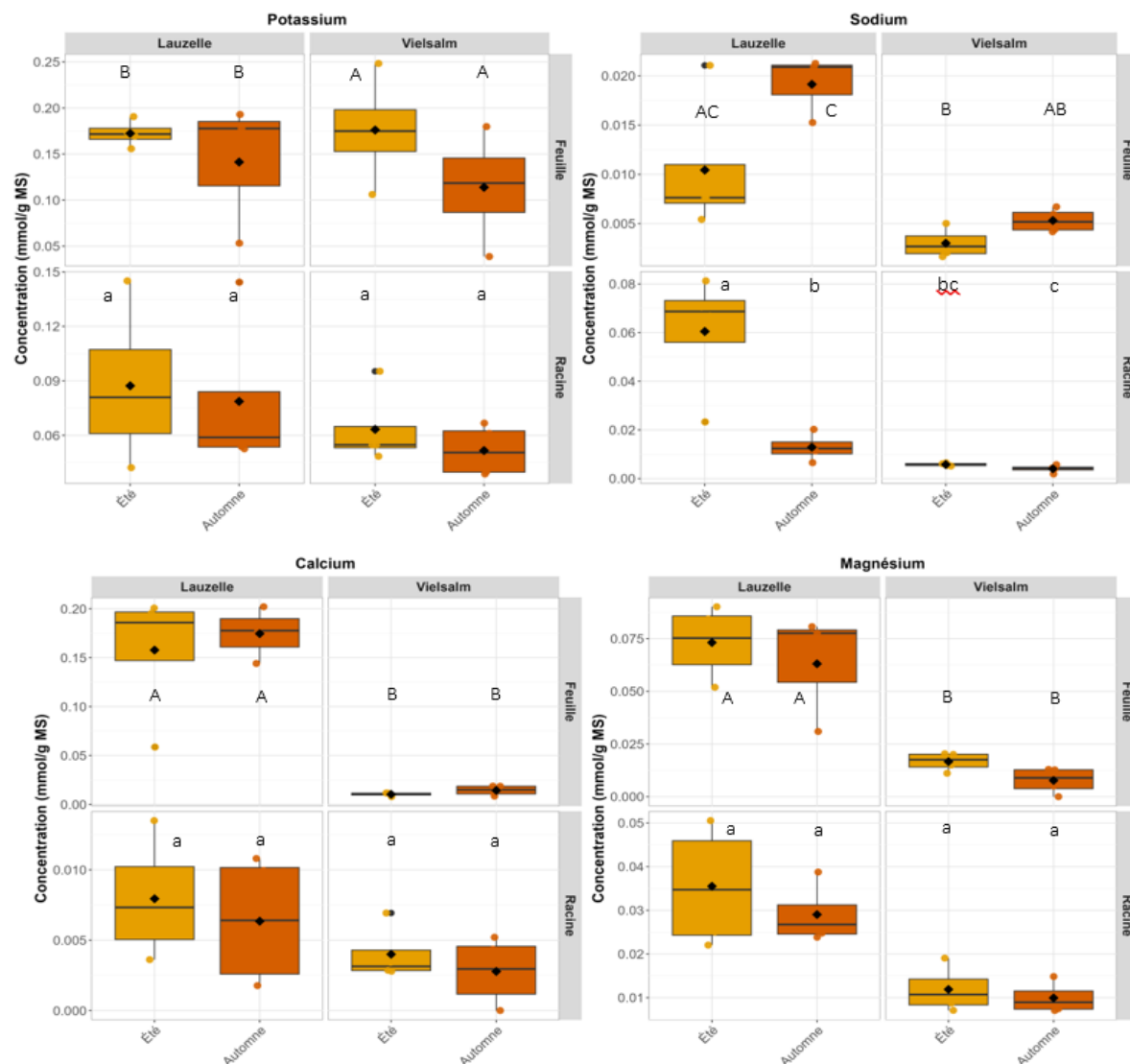


Figure 27 : Diagrammes en boîtes de la distribution des concentrations en osmolytes en fonction des périodes d'échantillonnage, pour les sites de Lauzelle et de Vielsalm et pour chaque type d'organe échantillonné (feuille ou racine).

A noter que les échelles des axes et les unités ne sont pas uniformes entre les différents graphiques. Des lettres différentes indiquent des différences significatives ($p < 0,05$) entre saisons et entre sites pour un même type d'organe (comparaisons horizontales uniquement)

Tableau 3 : Résumés des moyennes et écarts-type pour les différents osmolytes. A noter que les unités de concentration en proline sont différentes des autres osmolytes

Site	Saison	Organe	Sucres solubles			Proline		
			Moyenne de concentration (mmol/g MF)	Ecart-type	Nombre de répétitions	Moyenne de concentration (μmol/g MF)	Ecart-type	Nombre de répétitions
Lauzelle	Printemps	Feuille	NA	NA	0	NA	NA	0
	Eté	Feuille	0,0612	0,1078	4	0,352	0,165	4
	Automne	Feuille	0,141	0,02	3	0,496	0,329	3
Vielsalm	Printemps	Feuille	0,128	0,0402	4	0,214	0,128	3
	Eté	Feuille	0,228	0,0723	2	0,238	0,0982	2
	Automne	Feuille	0,138	0,0431	4	0,36	0,0925	4
Lauzelle	Printemps	Racine	NA	NA	0	NA	NA	0
	Eté	Racine	0,0612	0,0048	4	0,216	0,0706	4
	Automne	Racine	0,0651	0,0187	4	0,4	0,176	3
Vielsalm	Printemps	Racine	0,0556	0,0162	4	0,607	0,293	4
	Eté	Racine	0,16	0,0199	4	0,422	0,193	4
	Automne	Racine	0,0869	0,0154	4	0,177	0,0731	3

Site	Saison	Organe	Potassium			Sodium		
			Moyenne de concentration (mmol/g MS)	Ecart-type	Nombre de répétitions	Moyenne de concentration (mmol/g MS)	Ecart-type	Nombre de répétitions
Lauzelle	Printemps	Feuille	NA	NA	0	NA	NA	0
	Eté	Feuille	0,172	0,0144	4	0,0104	0,00716	4
	Automne	Feuille	0,141	0,0766	3	0,0191	0,00336	3
Vielsalm	Printemps	Feuille	NA	NA	0	NA	NA	0
	Eté	Feuille	0,176	0,0583	4	0,00301	0,00152	4
	Automne	Feuille	0,114	0,0593	4	0,00531	0,00121	4
Lauzelle	Printemps	Racine	NA	NA	0	NA	NA	0
	Eté	Racine	0,0873	0,0441	4	0,0605	0,0255	4
	Automne	Racine	0,0787	0,0441	4	0,0129	0,00568	4
Vielsalm	Printemps	Racine	NA	NA	0	NA	NA	0
	Eté	Racine	0,0633	0,0215	4	0,00576	0,0006	4
	Automne	Racine	0,0516	0,0143	4	0,00401	0,00158	4

Site	Saison	Organe	Calcium			Magnésium		
			Moyenne de concentration (mmol/g MS)	Ecart-type	Nombre de répétitions	Moyenne de concentration (mmol/g MS)	Ecart-type	Nombre de répétitions
Lauzelle	Printemps	Feuille	NA	NA	0	NA	NA	0
	Eté	Feuille	0,158	0,0669	4	0,0732	0,0174	4
	Automne	Feuille	0,175	0,0291	3	0,0631	0,0279	3
Vielsalm	Printemps	Feuille	NA	NA	0	NA	NA	0
	Eté	Feuille	0,0104	0,00174	4	0,0166	0,00442	4
	Automne	Feuille	0,0143	0,00516	4	0,0077	0,0063	4
Lauzelle	Printemps	Racine	NA	NA	0	NA	NA	0
	Eté	Racine	0,00794	0,00435	4	0,0355	0,0141	4
	Automne	Racine	0,00635	0,00468	4	0,029	0,00683	4
Vielsalm	Printemps	Racine	NA	NA	0	NA	NA	0
	Eté	Racine	0,004	0,00197	4	0,0119	0,00531	4
	Automne	Racine	0,00278	0,00242	4	0,00995	0,00359	4

Sucres solubles

L'analyse de variance réalisée sur les concentrations en sucres solubles (transformation logarithmique) révèle des effets significatifs multiples et des interactions complexes entre les facteurs étudiés. L'effet du type d'organe (feuille vs. racine) s'est avéré hautement significatif ($p < 0,0001$), constituant la principale source de variation observée. L'âge des arbres a également exercé un effet significatif majeur sur les concentrations en sucres solubles ($p < 0,0001$), tandis que la saison a montré un effet significatif mais de moins grande amplitude ($p = 0,039$). Quant à l'interaction entre la saison et l'âge, celle-ci s'est révélée hautement significative ($p = 0,0002$), suggérant que les dynamiques saisonnières des concentrations en sucres solubles diffèrent sensiblement entre les deux sites étudiés. En revanche, les interactions Type:Saison ($p = 0,105$), Type:Site ($p = 0,273$) et Type:Saison:Site ($p = 0,810$) n'ont pas atteint le seuil de signification statistique.

Les comparaisons post-hoc de Tukey ont permis de mieux caractériser les variations observées. Au printemps à Vielsalm, les feuilles présentaient des concentrations en sucres solubles significativement supérieures à celles des racines ($p = 0,002$), témoignant d'une forte différenciation fonctionnelle entre organes aériens et souterrains en début de saison de végétation. Cette différenciation organe-dépendante s'est également manifestée en été à Vielsalm, où les racines ont affiché des concentrations significativement plus faibles que les feuilles ($p = 0,0002$). En revanche, aucune différence significative n'a été observée entre feuilles et racines à Lauzelle en été ($p = 0,351$) ni en automne ($p = 0,087$), suggérant une convergence des stratégies d'accumulation de sucres solubles entre organes sur ce site ou durant ces périodes.

Les variations saisonnières au sein d'un même type d'organe ont mis en évidence des différences marquées entre saisons. Pour les racines à Vielsalm, les concentrations estivales se sont avérées significativement supérieures à celles du printemps ($p = 0,0002$), indiquant une accumulation progressive de sucres solubles au cours de la saison de croissance. Cette tendance à l'augmentation des concentrations racinaires entre le printemps et l'été n'a toutefois pas été observée à Lauzelle, où les racines estivales et automnales ne différaient pas significativement ($p = 0,994$). Pour les organes foliaires, les feuilles estivales de Vielsalm ont montré une tendance à des concentrations plus élevées que celles de printemps du même site, bien que cette différence n'ait pas atteint le seuil de signification ($p = 0,217$).

Les comparaisons inter-sites pour un même type d'organe ont mis en évidence des différences dépendantes de l'âge. En été, les feuilles des arbres matures de Vielsalm ont affiché des concentrations significativement supérieures à celles des jeunes arbres de Lauzelle ($p = 0,014$), alors qu'aucune différence significative n'a été détectée entre les racines des deux groupes d'âge durant cette même période ($p = 0,999$). En automne, aucune différence significative n'a été observée entre les sites, ni pour les feuilles ($p = 1,000$) ni pour les racines ($p = 0,996$).

Proline

L'analyse de variance réalisée sur les concentrations en proline révèle un profil de variation sensiblement différent de celui observé pour les sucres solubles. Ni le type d'organe ($p = 0,622$), ni la saison ($p = 0,432$), ni l'âge des arbres ($p = 0,715$) n'ont exercé d'effet significatif sur les concentrations en proline. En revanche, l'interaction Type:Saison s'est avérée significative ($p = 0,018$), indiquant que les dynamiques saisonnières des concentrations en proline diffèrent entre les feuilles et les racines. Les autres interactions testées, Type:Site ($p = 0,190$), Saison:Site ($p = 0,156$) et Type:Saison :Site ($p = 0,184$), n'ont pas atteint le seuil de signification statistique.

Les comparaisons post-hoc de Tukey n'ont révélé aucune différence significative entre les feuilles et les racines, quelle que soit la saison ou la classe d'âge considérée. Au printemps à Vielsalm, aucune différence n'a été détectée entre organes aériens et souterrains ($p = 0,215$). Cette absence de différenciation organe-dépendante s'est également confirmée en été à Vielsalm ($p = 0,905$), à Lauzelle en été ($p = 0,987$) et en automne ($p = 0,998$). Ces résultats contrastent fortement avec les variations observées pour les sucres solubles et suggèrent que la proline ne constitue pas un osmolyte différenciellement mobilisé entre organes chez *Fagus sylvatica* dans les conditions de notre étude.

Les variations saisonnières au sein d'un même type d'organe se sont également révélées non significatives. Pour les racines à Vielsalm, aucune différence n'a été observée entre le printemps et l'été ($p = 0,996$) ni entre le printemps et l'automne ($p = 0,134$). De même à Lauzelle, les concentrations racinaires estivales et automnales ne différaient pas significativement ($p = 1,000$). Pour les organes foliaires, les feuilles de Vielsalm n'ont montré aucune variation significative entre le printemps et l'été ($p = 1,000$).

Les comparaisons entre classes d'âge pour un même type d'organe n'ont révélé aucune différence significative. En été, les feuilles des arbres matures de Vielsalm et celles des jeunes arbres de Lauzelle présentaient des concentrations comparables ($p = 0,992$), de même que leurs racines respectives ($p = 1,000$). En automne, aucune différence significative n'a été observée entre les classes d'âge, ni pour les feuilles ($p = 0,993$) ni pour les racines ($p = 0,984$).

Cations :

La suite de l'analyse se porte sur les 4 cations étudiés, le potassium, le sodium, le calcium et le magnésium. Notons que pour osmolytes les données pour le printemps sont manquantes, pour Lauzelle, comme pour Vielsalm, en raison d'un manque d'échantillons pour réaliser les analyses.

Potassium

L'ANOVA réalisée sur les concentrations en potassium révèle des effets contrastés selon les facteurs étudiés. L'effet du type d'organe s'est avéré hautement significatif ($p < 0,0001$), constituant la principale source de variation observée. La saison a également exercé un effet significatif sur les concentrations en potassium ($p = 0,036$), tandis que l'âge des arbres n'a montré aucun effet significatif ($p = 0,497$). Aucune des interactions testées n'a atteint le seuil de signification statistique : Type:Saison ($p = 0,454$), Type:Site ($p = 0,942$), Saison: Site ($p = 0,802$) et Type:Saison: Site ($p = 0,485$).

Les comparaisons post-hoc de Tukey ont révélé une différenciation entre organes aériens et souterrains variable selon l'âge des arbres. En été, les feuilles de Lauzelle présentaient des concentrations en potassium significativement supérieures à celles des racines ($p = 0,008$), tandis qu'aucune différence significative n'a été observée à Vielsalm ($p = 0,999$). En automne, cette différenciation organe-dépendante a persisté à Lauzelle, où les feuilles affichaient des concentrations significativement plus élevées que les racines ($p = 0,029$), alors qu'aucune différence significative n'a été détectée à Vielsalm ($p = 1,000$).

Les variations saisonnières au sein d'un même type d'organe ont mis en évidence des différences contrastées selon l'âge des arbres. Pour les feuilles à Lauzelle, aucune différence significative n'a été observée entre les concentrations estivales et automnales ($p = 0,962$). En revanche, à Vielsalm, les feuilles ont montré des concentrations estivales significativement inférieures à celles d'automne ($p = 0,002$), témoignant d'une accumulation de potassium foliaire après l'été chez les arbres matures. Pour les racines, aucune variation saisonnière significative n'a été détectée, ni à Lauzelle ($p = 0,968$) ni à Vielsalm ($p = 1,000$), indiquant une relative stabilité des concentrations racinaires en potassium entre l'été et l'automne.

Les comparaisons entre classes d'âge pour un même type d'organe n'ont révélé aucune différence significative. En été, les feuilles des arbres matures de Vielsalm et celles des jeunes arbres de Lauzelle présentaient des concentrations comparables ($p < 0,0001$, hautement significatif), de même que leurs racines respectives ($p = 0,322$). En automne, aucune différence significative n'a été observée entre les classes d'âge, ni pour les feuilles ($p < 0,0001$, hautement significatif) ni pour les racines ($p = 0,723$).

Sodium

L'analyse de variance réalisée sur les concentrations en sodium (transformation logarithmique) révèle des effets significatifs multiples et des interactions complexes entre les facteurs étudiés. L'effet de l'âge des arbres s'est avéré hautement significatif ($p < 0,0001$), constituant la principale source de variation observée. L'effet du type d'organe a également montré une signification élevée ($p = 0,002$), tandis que la saison n'a pas exercé d'effet significatif ($p = 0,159$). De manière notable, l'interaction Type:Saison s'est révélée hautement significative ($p < 0,0001$), indiquant que les dynamiques saisonnières des concentrations en sodium diffèrent fortement entre les feuilles et les racines. En revanche, les interactions Type:Site ($p = 0,081$), Saison:Site ($p = 0,230$) et Type:Saison:Site ($p = 0,125$) n'ont pas atteint le seuil de signification statistique, bien que l'interaction Type:Site présente une tendance marginale.

Les comparaisons post-hoc de Tukey ont révélé une différenciation marquée et variable entre organes aériens et souterrains. En été à Lauzelle, les racines présentaient des concentrations en sodium significativement supérieures à celles des feuilles ($p = 0,0002$), témoignant d'une séquestration préférentielle du sodium dans les tissus racinaires chez les jeunes arbres. À Vielsalm, aucune différence significative n'a été détectée entre feuilles et racines durant cette même période ($p = 0,425$). En automne, il n'y avait plus de différence significative entre racines et feuilles à Lauzelle ($p = 0,994$). À Vielsalm en revanche, aucune différence significative n'a été observée entre organes ($p = 0,948$).

Les variations saisonnières au sein d'un même type d'organe ont mis en évidence des dynamiques contrastées selon l'âge des arbres. Pour les feuilles à Lauzelle, aucune différence significative n'a été observée entre l'été et l'automne ($p = 0,359$). À Vielsalm, les feuilles ont montré des concentrations estivales significativement inférieures à celles d'automne ($p = 0,0002$), témoignant d'une accumulation de sodium foliaire à la fin de l'été chez les arbres matures. Pour les racines à Lauzelle, les concentrations automnales se sont avérées significativement supérieures à celles d'été ($p = 0,011$). À Vielsalm, les racines n'ont montré aucune variation saisonnière significative ($p = 1,000$), indiquant une stabilité des concentrations racinaires en sodium entre l'été et l'automne chez les arbres matures.

Les comparaisons entre classes d'âge pour un même type d'organe ont révélé des différences hautement significatives. En été, les feuilles et surtout les racines des jeunes arbres de Lauzelle présentaient des concentrations significativement supérieures à celles des arbres matures de Vielsalm ($p = 0,014$ pour les feuilles, $p < 0,0001$ pour les racines). Ces différences significatives sont également valables pour l'automne ($p = 0,014$ pour les feuilles, $p = 0,009$ pour les racines).

Calcium

Concernant l'ANOVA pour les concentrations en calcium (transformation logarithmique), celle-ci met en évidence des effets significatifs et des interactions marquées entre les facteurs étudiés. L'effet du type d'organe (feuilles vs racines) s'est révélé hautement significatif ($p < 0,0001$), constituant la principale source de variation dans les concentrations en calcium. De même, l'effet du site (Lauzelle vs Vielsalm) est également hautement significatif ($p < 0,0001$), indiquant une influence majeure de l'âge sur l'accumulation de calcium. En revanche, la saison n'a pas exercé d'effet significatif ($p = 0,201$), suggérant une stabilité relative des concentrations en calcium entre l'été et l'automne.

Les interactions révèlent des dynamiques complexes : l'interaction Type:Site est hautement significative ($p = 0,0001$), indiquant que la réponse des organes (feuilles vs racines) au calcium varie fortement selon le site. En revanche, les interactions Type:Saison ($p = 0,183$), Saison:Site ($p = 0,805$) et Type:Saison:Site ($p = 0,955$) ne sont pas significatives, ce qui suggère que les variations saisonnières n'influencent pas de manière différentielle l'accumulation de calcium selon le type d'organe ou le site.

Les comparaisons post-hoc de Tukey ont permis de préciser ces dynamiques. À Lauzelle, en été, les feuilles présentent des concentrations en calcium significativement plus élevées que les racines ($p < 0,0001$). Cette différence persiste en automne, où les feuilles de Lauzelle maintiennent des concentrations en calcium significativement supérieures à celles des racines ($p < 0,0001$). À Vielsalm, les racines présentent des concentrations en calcium significativement plus faibles que les feuilles en automne ($p = 0,006$), mais aucune différence significative n'est observée entre les racines et les feuilles en été ($p = 0,380$).

Les comparaisons saisonnières révèlent aucune différence significative entre l'été et l'automne à Lauzelle ($p = 0,9998$), suggérant une stabilité des concentrations en calcium dans les feuilles des jeunes arbres. Par contre à Vielsalm, les concentrations dans les feuilles sont significativement plus faibles en automne qu'en été ($p = 0,028$).

Enfin, les comparaisons entre les deux classes d'âge révèlent que les concentrations en calcium dans les racines ne sont pas significativement différentes entre les jeunes arbres et les arbres matures, ni en été, ni en automne ($p = 0,857$ en été, $p = 0,956$ en automne). En revanche, les feuilles de Vielsalm, tant en été qu'en automne, montrent des concentrations en calcium significativement plus faibles que celles de Lauzelle ($p < 0,0001$ en été, $p = 0,0003$ en automne).

Néanmoins, la transformation des concentrations en contributions (MPa) dans la section suivante de ce mémoire, révèle des résultats aberrant pour le calcium, notamment en automne à Lauzelle. Il faut donc rester particulièrement prudent avec l'interprétation de ces résultats.

Magnésium

L'analyse de variance réalisée sur les concentrations en magnésium révèle des effets significatifs pour l'ensemble des facteurs principaux étudiés. L'effet de l'âge des arbres s'est avéré hautement significatif ($p < 0,0001$), constituant la principale source de variation observée. L'effet du type d'organe a également montré une signification élevée ($p = 0,001$), tandis que la saison a exercé un effet significatif mais d'amplitude moindre ($p = 0,025$). L'interaction Type:Âge s'est révélée significative ($p = 0,001$), indiquant que les différences entre organes varient selon l'âge des arbres. En revanche, les interactions Type:Saison ($p = 0,459$), Saison:Âge ($p = 0,691$) et Type:Saison:Âge ($p = 0,771$) n'ont pas atteint le seuil de signification statistique, suggérant que les effets de la saison opèrent de manière relativement indépendante des autres facteurs.

Les comparaisons post-hoc de Tukey ont révélé une différenciation marquée entre organes aériens et souterrains, variable selon l'âge des arbres. En été, les feuilles présentaient des concentrations en magnésium significativement supérieures à celles des racines pour les jeunes arbres de Lauzelle ($p = 0,008$). En automne, cette différenciation organe-dépendante a persisté à Lauzelle ($p = 0,029$). En revanche, cette différence n'était pas significative à Vielsalm, ni en été ni en automne ($p = 1$).

Les variations saisonnières au sein d'un même type d'organe ont mis en évidence des dynamiques contrastées. Pour les feuilles à Lauzelle, aucune différence significative n'a été observée entre l'été et l'automne ($p = 0,962$). Même observation à Vielsalm ($p = 0,9695$). Pour les racines, aucune variation saisonnière significative n'a été détectée, ni à Lauzelle ($p = 0,968$) ni à Vielsalm ($p = 1,000$). Ces résultats semblent indiquer une certaine stabilité des concentrations foliaires et racinaires en magnésium entre l'été et l'automne pour les deux classes d'âge.

Les comparaisons entre classes d'âge pour un même type d'organe ont révélé des différences hautement significatives. En été, les feuilles des jeunes arbres de Lauzelle présentaient des concentrations significativement supérieures à celles des arbres matures de Vielsalm ($p < 0,0001$). Concernant les racines les concentrations n'étaient pas significativement différentes entre Lauzelle et Vielsalm en été ($p = 0,322$) ni en automne ($p = 0,723$). Les concentrations dans les feuilles en automne étaient également significativement supérieures à Lauzelle qu'à Vielsalm ($p = 0,0002$).

4.3.2 Contribution des osmolytes au potentiel osmotique :

Cette section des résultats présente la contribution relative de chacun des osmolytes étudiés au potentiel osmotique total mesuré dans les échantillons de feuilles et de racines pour les deux sites d'études. C'est-à-dire qu'à partir de la concentration en mmol/g de matière (fraîche ou sèche), les valeurs ont été rapportées en MPa, puis en pourcentage par rapport au potentiel osmotique total (chapitre 3 : « Matériels et méthodes »). Les résultats sont d'abord présentés en MPa (Figure 28), puis en pourcentage (Figure 29 et Figure 30). Il convient toutefois de souligner que le potentiel osmotique ne dépend pas uniquement des osmolytes analysés ici, d'autres composés y contribuent également et sont regroupés, dans la Figure 30, sous l'appellation « Autre osmolytes ».

Tableau 4 : Tableaux récapitulatifs des contributions au potentiel osmotique des différents osmolytes, en MPa et en pourcentage (%).

Site	Type	Saison	Contributions au potentiel osmotique total (MPa)						Potentiel osmotique (MPa)	Somme des contributions	Autres osmolytes
			Sucres solubles	Proline	Ca ²⁺	Na ⁺	Mg ⁺	K ⁺			
Lauzelle	Feuille	Automne	0,64	0,00	0,82	0,04	0,29	0,33	-1,67	2,12	-0,45
Lauzelle	Feuille	Printemps	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	-1,35	0,00	1,35
Lauzelle	Feuille	Été	0,38	0,00	0,46	0,02	0,21	0,25	-1,37	1,32	0,06
Lauzelle	Racine	Automne	1,16	0,01	0,12	0,22	0,71	0,81	-0,47	3,04	-2,57
Lauzelle	Racine	Printemps	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	-0,71	0,00	0,71
Lauzelle	Racine	Été	0,26	0,00	0,03	0,10	0,12	0,14	-0,77	0,64	0,13
Vielsalm	Feuille	Automne	0,43	0,00	0,02	0,00	0,01	0,08	-1,76	0,55	1,21
Vielsalm	Feuille	Printemps	0,41	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	-2,13	0,41	1,72
Vielsalm	Feuille	Été	1,30	0,00	0,05	0,01	0,08	0,40	-2,21	1,84	0,37
Vielsalm	Racine	Automne	0,28	0,00	0,01	0,00	0,02	0,05	-0,37	0,36	0,01
Vielsalm	Racine	Printemps	0,18	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	-0,54	0,18	0,37
Vielsalm	Racine	Été	0,67	0,00	0,01	0,01	0,05	0,11	-0,85	0,85	0,00

Site	Type	Saison	Contributions au potentiel osmotique total (%)						% Autres osmolytes	Somme des contributions
			Sucres solubles	Proline	Ca ²⁺	Na ⁺	Mg ⁺	K ⁺		
Lauzelle	Feuille	Automne	38,29	0,14	48,83	2,67	17,57	19,62	-27,12	127,12
Lauzelle	Feuille	Été	27,92	0,10	33,33	1,11	15,35	18,09	4,10	95,90
Lauzelle	Racine	Automne	247,05	1,40	25,78	47,30	150,73	172,24	-544,49	644,49
Lauzelle	Racine	Été	33,18	0,12	3,51	12,76	15,15	18,40	16,88	83,12
Vielsalm	Feuille	Automne	24,30	0,06	1,19	0,22	0,63	4,65	68,95	31,05
Vielsalm	Feuille	Printemps	19,18	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	80,79	19,21
Vielsalm	Feuille	Été	58,98	0,06	2,22	0,31	3,46	18,02	16,95	83,05
Vielsalm	Racine	Automne	76,74	0,16	1,46	0,96	4,85	13,12	2,71	97,29
Vielsalm	Racine	Printemps	32,43	0,35	0,00	0,00	0,00	0,00	67,21	32,79
Vielsalm	Racine	Été	78,08	0,22	1,70	1,10	5,53	13,46	-0,08	100,08

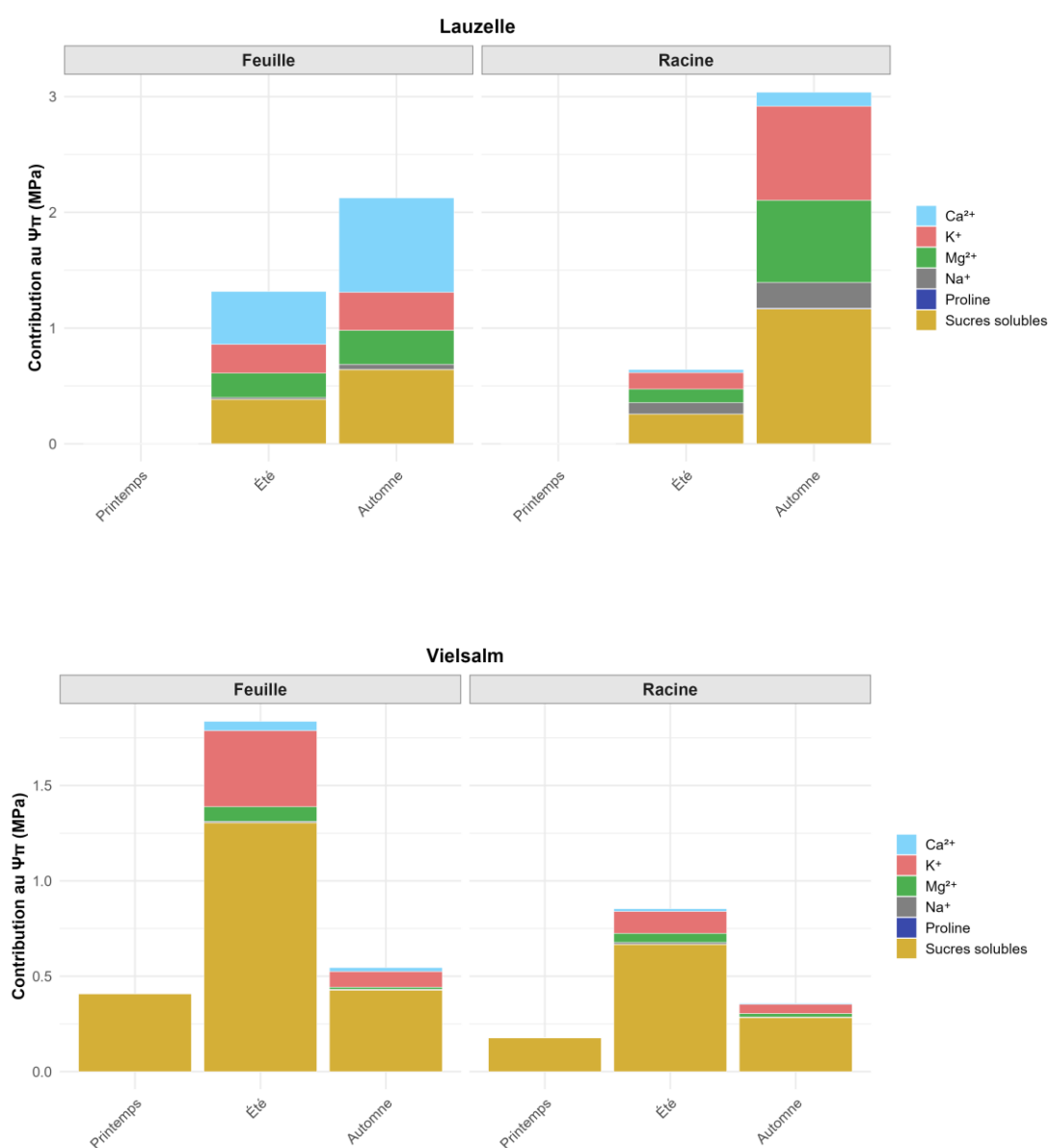


Figure 28 : Contributions des osmolytes étudiés au potentiel osmotique total (MPa) dans les feuilles et racines des arbres de Lauzelle et de Vielsalm, aux différentes périodes d'échantillonnage, incluant les données aberrantes de la période d'automne pour les racines à Lauzelle. Attention, seuls les sucres solubles et la proline ont été mesurés pour Vielsalm au printemps, les cations sont donc inclus dans les « Autres osmolytes ». Il n'y a pas eu d'échantillonnage au printemps à Lauzelle donc toute la contribution correspond à « Autres osmolytes » pour cette période et pour ce site.

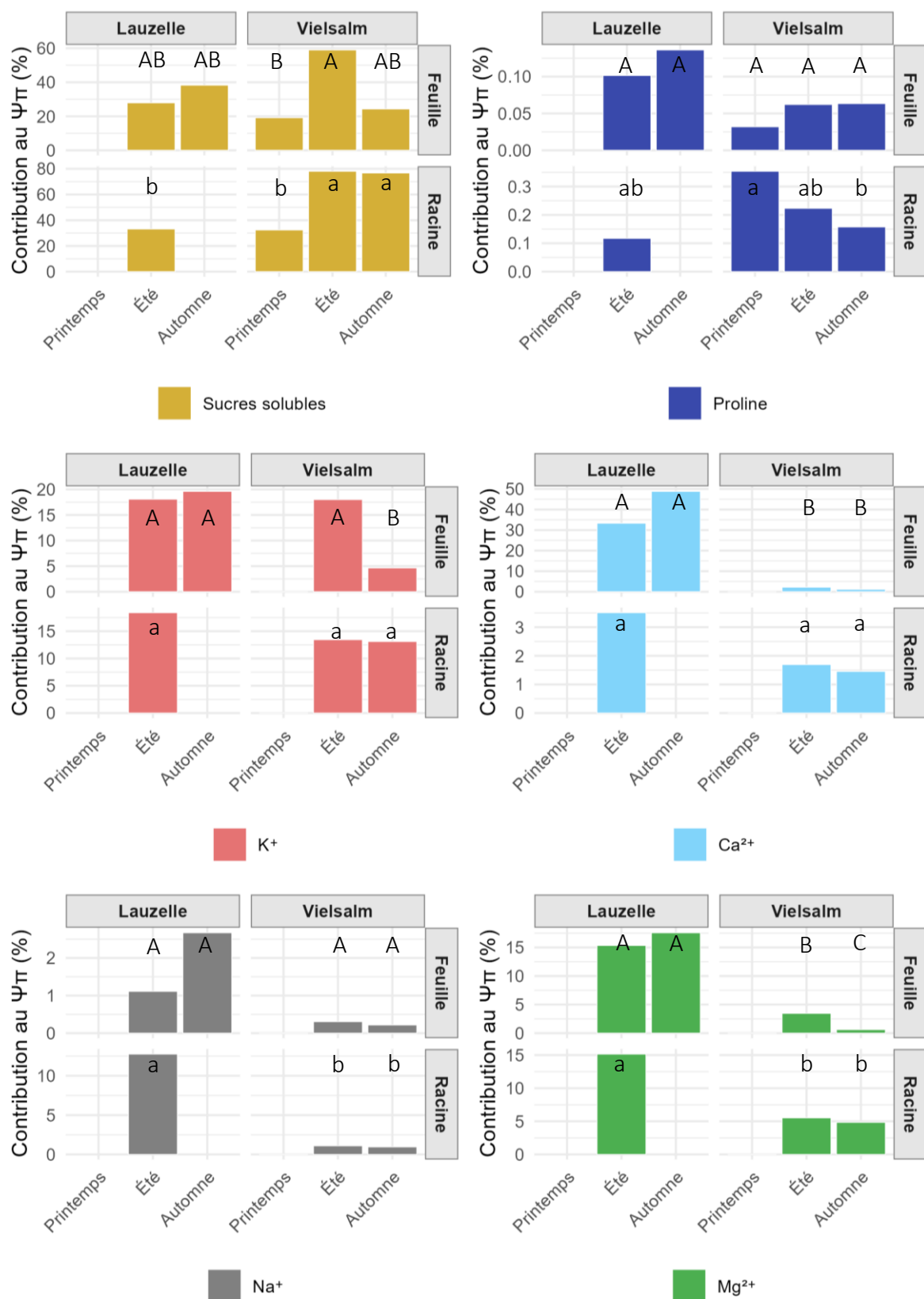


Figure 29 : Contribution relative (%) des osmolytes étudiés au potentiel osmotique total des feuilles et des racines, pour les sites de Lauzelle et de Vielsalm, aux différentes périodes d'échantillonnage.

La significativité est représentée par les lettres. La significativité compare les types d'organe pour un même site et les sites pour un même type d'organe. Il n'y a pas de comparaison entre sites pour des types d'organe différents.

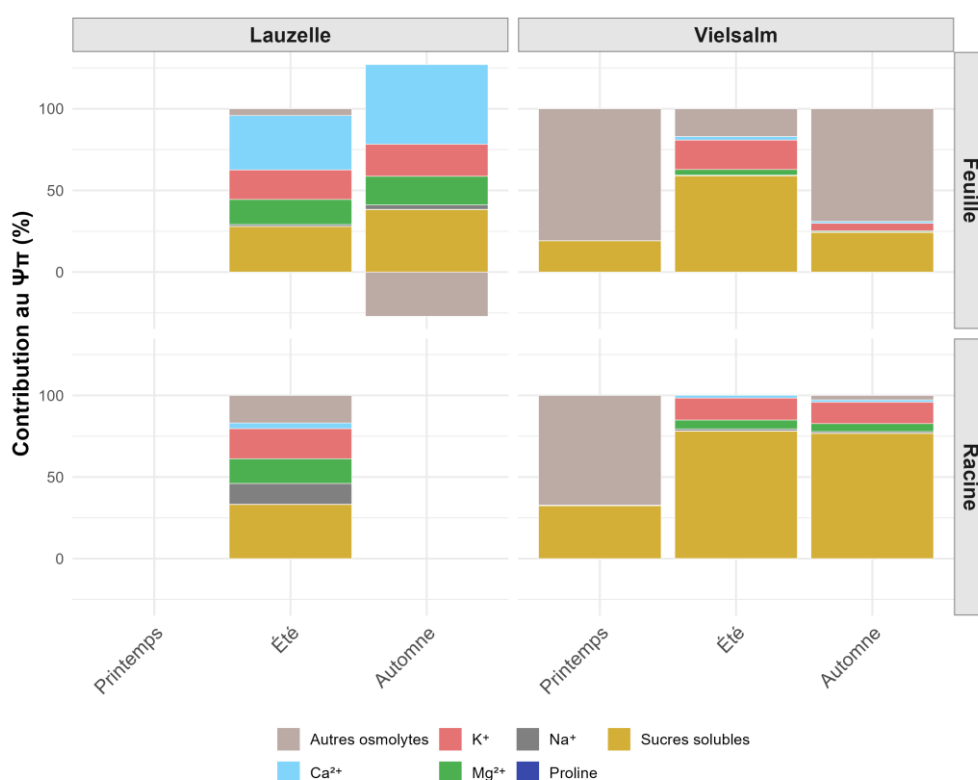


Figure 30 : Contribution des osmolytes au potentiel osmotique total (%) des feuilles et des racines, pour les sites de Lauzelle et de Vielsalm, aux différentes périodes d'échantillonnage. Les plages vides sont celles des données manquantes ou aberrantes. Attention, seuls les sucres solubles et la proline ont été mesurés pour Vielsalm au printemps, les cations sont donc inclus dans les « Autres osmolytes ».

Sucres solubles

L'analyse de variance réalisée sur les contributions des sucres solubles au potentiel osmotique total (transformation logarithmique) révèle des effets significatifs majeurs et des interactions complexes entre les facteurs étudiés. L'effet du type d'organe s'est avéré hautement significatif ($p < 0,0001$), constituant la principale source de variation observée. L'effet de la période d'échantillonnage a également montré une signification élevée ($p < 0,0001$), tandis que l'âge des arbres a exercé un effet significatif ($p = 0,021$). L'interaction Type:Période s'est révélée hautement significative ($p = 0,0003$), de même que l'interaction Âge:Période ($p < 0,0001$), indiquant que les dynamiques temporelles des contributions des sucres solubles diffèrent fortement selon le type d'organe et l'âge des arbres. En revanche, les interactions Type:Âge ($p = 0,664$) et Type:Âge:Période ($p = 0,103$) n'ont pas atteint le seuil de signification statistique.

Les contributions des sucres solubles au potentiel osmotique total ont présenté une variabilité exceptionnelle, allant de 19,18% à 247,05% selon les conditions. Les comparaisons post-hoc de Tukey ont révélé une différenciation extrêmement marquée entre organes, particulièrement chez les jeunes arbres. En automne à Lauzelle, les racines présentaient une contribution extraordinairement élevée (247,05%), hautement significativement supérieure à celle des feuilles du même site et de la même période (38,29%, $p < 0,0001$), ainsi qu'à celle des racines

de Vielsalm (76,74%, $p = 0,003$). En été à Lauzelle, aucune différence significative n'a été observée entre feuilles et racines (27,92% vs 33,18%, $p = 1,000$). À Vielsalm, les racines ont montré des contributions significativement supérieures à celles des feuilles en été (78,08% vs 58,98%, $p = 0,006$) et en automne (76,74% vs 24,30%, $p = 0,001$). Au printemps à Vielsalm, aucune différence significative n'a été détectée entre feuilles et racines (19,18% vs 32,43%, $p = 0,415$).

Les variations temporelles au sein d'un même type d'organe ont mis en évidence des dynamiques contrastées selon l'âge des arbres. Pour les feuilles à Lauzelle, aucune différence significative n'a été observée entre l'été et l'automne (27,92% vs 38,29%, $p = 0,923$). À Vielsalm, les feuilles ont montré des contributions estivales significativement supérieures à celles de printemps (58,98% vs 19,18%, $p = 0,029$), indiquant une accumulation progressive de sucres solubles foliaires au cours de la saison de végétation chez les arbres matures. Pour les racines à Lauzelle, les contributions automnales se sont avérées significativement supérieures à celles d'été (247,05% vs 33,18%, $p < 0,0001$), témoignant d'une accumulation massive de sucres solubles dans les tissus racinaires en fin de saison chez les jeunes arbres. À Vielsalm, les racines ont montré des contributions estivales et automnales significativement supérieures à celles de printemps (78,08% vs 32,43%, $p = 0,026$; 76,74% vs 32,43%, $p = 0,017$), tandis qu'aucune différence significative n'a été observée entre l'été et l'automne ($p = 1,000$).

Les comparaisons entre classes d'âge pour un même type d'organe ont révélé des différences variables selon la période. En été, aucune différence significative n'a été observée entre les feuilles des jeunes arbres de Lauzelle et celles des arbres matures de Vielsalm (27,92% vs 58,98%, $p = 0,387$), ni entre leurs racines respectives (33,18% vs 78,08%, $p = 0,040$, significatif). En automne, aucune différence significative n'a été détectée entre les feuilles des deux classes d'âge (38,29% vs 24,30%, $p = 0,606$), tandis que les racines de Lauzelle présentaient des contributions hautement significativement supérieures à celles de Vielsalm (247,05% vs 76,74%, $p = 0,009$). Ces résultats indiquent que l'âge des arbres influence les stratégies de mobilisation des sucres solubles pour l'ajustement osmotique, avec une contribution particulièrement élevée des sucres solubles racinaires chez les jeunes arbres en automne. Cette hyperaccumulation dans les racines des jeunes hêtres, représentant près de 250% du potentiel osmotique total, suggère que les sucres solubles constituent l'osmolyte majeur mobilisé par les jeunes individus en réponse au stress hydrique édaphique en fin de saison de végétation, contrastant avec une contribution plus modérée mais néanmoins substantielle chez les arbres matures.

Proline

L'analyse de variance réalisée sur les contributions de la proline au potentiel osmotique total (transformation arcsinus) révèle des effets significatifs pour l'ensemble des facteurs principaux étudiés. L'effet du type d'organe s'est avéré hautement significatif ($p < 0,0001$), constituant la principale source de variation observée. L'effet de l'âge des arbres a également montré une

signification statistique ($p = 0,017$), tandis que la période d'échantillonnage a exercé un effet significatif ($p = 0,005$). L'interaction Type:Période d'échantillonnage s'est révélée significative ($p = 0,006$), indiquant que les dynamiques temporelles des contributions de la proline diffèrent entre les feuilles et les racines. De manière notable, l'interaction Âge:Période d'échantillonnage ($p = 0,0002$) et l'interaction triple Type:Âge:Période ($p = 0,0002$) se sont également avérées hautement significatives, témoignant de la complexité des variations de la contribution de la proline à l'ajustement osmotique. En revanche, l'interaction Type:Âge n'a pas atteint le seuil de signification statistique ($p = 0,943$).

Malgré la significativité statistique des effets détectés par l'ANOVA, les contributions absolues de la proline au potentiel osmotique total sont demeurées extrêmement faibles dans l'ensemble des conditions étudiées, variant de 0,03% à 1,40%. Les comparaisons post-hoc de Tukey ont révélé que la contribution la plus élevée a été observée dans les racines automnales de Lauzelle (1,40%), significativement supérieure à celles des feuilles du même site et de la même période (0,14%, $p < 0,0001$), ainsi qu'à celles des racines de Vielsalm en automne (0,16%, $p < 0,0001$). Cette différenciation organe-dépendante s'est également manifestée en été à Lauzelle, où les racines présentaient des contributions légèrement supérieures à celles des feuilles (0,12% vs 0,10%), bien que cette différence n'ait pas atteint le seuil de signification statistique. À Vielsalm, aucune différence significative n'a été observée entre feuilles et racines, quelle que soit la période considérée, les contributions demeurant inférieures à 0,35% dans tous les cas.

Les variations temporelles au sein d'un même type d'organe ont mis en évidence des différences limitées. Pour les racines de Vielsalm, une contribution significativement plus élevée a été observée au printemps (0,35%) comparativement aux feuilles de la même période (0,03%, $p = 0,004$). Pour les autres combinaisons organe-période, aucune variation temporelle significative n'a été détectée, les contributions demeurant stables et négligeables tout au long de la saison de végétation.

Les comparaisons entre classes d'âge pour un même type d'organe ont révélé des différences significatives uniquement pour les racines automnales, où les jeunes arbres de Lauzelle présentaient des contributions significativement supérieures à celles des arbres matures de Vielsalm (1,40% vs 0,16%, $p < 0,0001$). En été, aucune différence liée à l'âge n'a été observée, ni pour les feuilles ni pour les racines, les contributions demeurant comparables entre les deux classes d'âge. Ces résultats indiquent que, bien que statistiquement significatives, les contributions de la proline au potentiel osmotique total restent marginales chez *Fagus sylvatica* dans les conditions de notre étude.

Potassium

L'analyse de variance réalisée sur les contributions du potassium au potentiel osmotique total (transformation logarithmique) révèle des effets significatifs majeurs et des interactions complexes entre les facteurs étudiés. L'effet de l'âge des arbres s'est avéré hautement significatif ($p < 0,0001$), constituant la principale source de variation observée. L'effet du type d'organe a également montré une signification élevée ($p = 0,001$), tandis que la période d'échantillonnage n'a pas exercé d'effet significatif ($p = 0,351$). De manière notable, l'interaction Type:Période d'échantillonnage s'est révélée hautement significative ($p < 0,0001$), tout comme l'interaction Âge:Période d'échantillonnage ($p < 0,0001$), indiquant que les dynamiques temporelles des contributions du potassium diffèrent fortement selon le type d'organe et l'âge des arbres. L'interaction Type:Âge a montré une tendance marginale ($p = 0,070$), tandis que l'interaction triple Type:Âge:Période n'a pas atteint le seuil de signification statistique ($p = 0,188$).

Les contributions du potassium au potentiel osmotique total ont présenté une variabilité considérable, allant de 4,65% à 172,24% selon les conditions, valeur aberrante dont l'interprétation doit être réalisée avec prudence. Il sera néanmoins acceptée que les différences significatives le soient vraiment, bien que les contributions réelles soient bien évidemment moindres. Les comparaisons post-hoc de Tukey ont révélé une différenciation extrêmement marquée entre organes, particulièrement chez les jeunes arbres. En automne à Lauzelle, les racines présentaient donc une contribution exceptionnellement élevée (172,24%), significativement supérieure à celle des feuilles du même site et de la même période (19,62%, $p < 0,0001$), ainsi qu'à celle des racines de Vielsalm (13,12%, $p < 0,0001$). En été à Lauzelle, les racines affichaient également des contributions plus importantes que les feuilles (18,40% vs 18,09%), bien que cette différence ne soit pas statistiquement significative ($p = 1,000$). À Vielsalm, aucune différence significative n'a été observée entre feuilles et racines en été (18,02% vs 13,46%, $p = 0,938$) ni en automne (4,65% vs 13,12%, $p = 0,071$), suggérant une distribution plus équilibrée du potassium entre organes chez les arbres matures.

Les variations temporelles au sein d'un même type d'organe ont mis en évidence des dynamiques contrastées selon l'âge des arbres. Pour les feuilles à Lauzelle, aucune différence significative n'a été observée entre l'été et l'automne (18,09% vs 19,62%, $p = 1$). À Vielsalm, les feuilles ont montré des contributions estivales significativement supérieures à celles d'automne (18,02% vs 4,65%, $p = 0,007$). Pour les racines, une variation significative a été observée à Lauzelle, à nuancer au vu de la valeur automnale extrême (18,40% en été vs 172,24% en automne, $p < 0,0001$). En revanche, aucune variation significative dans les racines des arbres adultes (13,46% vs 13,12%, $p = 1$), indiquant une relative stabilité des contributions racinaires en potassium entre l'été et l'automne.

Les comparaisons entre classes d'âge pour un même type d'organe ont révélé des différences hautement significatives. En été, les feuilles des jeunes arbres de Lauzelle et celles des arbres matures de Vielsalm présentaient des contributions comparables (18,09% vs 18,02%, $p = 1,000$), de même que leurs racines respectives (18,40% vs 13,46%, $p = 0,964$). En automne en revanche, les feuilles des jeunes arbres de Lauzelle affichaient des contributions significativement supérieures à celles des arbres matures de Vielsalm (19,62% vs 4,65%, $p = 0,017$), et cette différence était encore plus marquée pour les racines (172,24% vs 13,12%, $p < 0,0001$), résultat toujours à nuancer.

Sodium

L'analyse de variance réalisée sur les contributions du sodium au potentiel osmotique total (transformation arcsinus) révèle des effets significatifs majeurs et des interactions complexes entre l'ensemble des facteurs étudiés. L'effet de l'âge des arbres s'est avéré hautement significatif ($p < 0,0001$), de même que l'effet du type d'organe ($p < 0,0001$). La période d'échantillonnage a également exercé un effet significatif ($p = 0,006$). L'ensemble des interactions testées se sont révélées significatives : Type:Âge ($p < 0,0001$), Type:Période ($p = 0,017$), Âge:Période ($p = 0,002$), et l'interaction triple Type:Âge:Période ($p = 0,020$). Cette multiplicité d'interactions significatives témoigne de la complexité des stratégies de gestion du sodium chez *Fagus sylvatica*, avec des variations fortement dépendantes du type d'organe, de l'âge des arbres et de la période de la saison de végétation.

Les contributions du sodium au potentiel osmotique total ont présenté une variabilité considérable, allant de 0,22% à 47,30% selon les conditions. Les comparaisons post-hoc de Tukey ont révélé une différenciation extrêmement marquée entre organes, particulièrement chez les jeunes arbres. En automne à Lauzelle, les racines présentaient une contribution exceptionnellement élevée (47,30%), significativement supérieure à celle des feuilles du même site et de la même période (2,67%, $p < 0,0001$). En été à Lauzelle, les racines affichaient également des contributions significativement plus importantes que les feuilles (12,76% vs 1,11%, $p = 0,008$). À Vielsalm, aucune différence significative n'a été observée entre feuilles et racines en été (0,31% vs 1,10%, $p = 1$) ni en automne (0,22% vs 0,96%, $p = 0,989$), suggérant une distribution relativement équilibrée du sodium entre organes chez les arbres matures, avec des contributions globalement très faibles.

Les variations temporelles au sein d'un même type d'organe ont mis en évidence des dynamiques contrastées selon l'âge des arbres. Pour les feuilles à Lauzelle, aucune différence significative n'a été observée entre l'été et l'automne (1,11% vs 2,67%, $p = 0,975$). À Vielsalm, les feuilles n'ont également montré aucune variation temporelle significative entre l'été et l'automne (0,31% vs 0,22%, $p = 1,000$), les contributions demeurant négligeables. Pour les racines à Lauzelle, les contributions automnales se sont avérées significativement supérieures à celles d'été (47,30% vs 12,76%, $p = 0,0002$), témoignant d'une accumulation massive de

sodium dans les tissus racinaires en fin de saison chez les jeunes arbres. À Vielsalm, les racines n'ont montré aucune variation temporelle significative (1,10% en été vs 0,96% en automne, $p = 1,000$), indiquant une stabilité des contributions racinaires en sodium chez les arbres matures.

Les comparaisons entre classes d'âge pour un même type d'organe ont révélé des différences hautement significatives. En été, les feuilles des jeunes arbres de Lauzelle et celles des arbres matures de Vielsalm présentaient des contributions comparables (1,11% vs 0,31%, $p = 0,994$), tandis que les contributions racinaires étaient significativement plus élevée chez les jeunes arbres de Lauzelle par rapport à Vielsalm (12,76% vs 1,10%, $p = 0,018$). En automne, les feuilles des jeunes arbres de Lauzelle affichaient des contributions comparables à celles des arbres matures de Vielsalm (2,67% vs 0,22%, $p = 0,636$), tandis que les racines présentaient des différences hautement significatives (47,30% vs 0,96%, $p < 0,0001$).

Calcium

L'analyse de variance réalisée sur les contributions du calcium au potentiel osmotique total (transformation arcsinus) révèle des effets significatifs majeurs et plusieurs interactions significatives entre les facteurs étudiés. L'effet de l'âge des arbres s'est avéré hautement significatif ($p < 0,0001$), constituant la principale source de variation observée. L'effet du type d'organe a également montré une signification élevée ($p = 0,0004$), tandis que la période d'échantillonnage a exercé un effet significatif ($p = 0,011$). L'interaction Type:Âge s'est révélée hautement significative ($p = 0,0004$), de même que l'interaction Âge:Période ($p = 0,002$), indiquant que les différences entre organes varient selon l'âge des arbres et que les dynamiques temporelles des contributions du calcium diffèrent entre les classes d'âge. En revanche, les interactions Type:Période ($p = 0,210$) et Type:Âge:Période ($p = 0,423$) n'ont pas atteint le seuil de signification statistique.

Les contributions du calcium au potentiel osmotique total ont présenté une variabilité considérable, allant de 1,19% à 48,83% selon les conditions. Les comparaisons post-hoc de Tukey ont révélé une différenciation variable entre organes selon l'âge des arbres. En automne à Lauzelle, les feuilles présentaient une contribution élevée (48,83%), supérieure mais non significativement différente de celle des racines du même site et de la même période (25,78%, $p = 0,090$). En été à Lauzelle, les feuilles affichaient des contributions significativement plus importantes que les racines (33,33% vs 3,51%, $p < 0,0001$). À Vielsalm, aucune différence significative n'a été observée entre feuilles et racines en été (2,22% vs 1,70%, $p = 1$) ni en automne (1,19% vs 1,46%, $p = 1$), suggérant une distribution relativement équilibrée du calcium entre organes chez les arbres matures, avec des contributions globalement faibles.

Les variations temporelles au sein d'un même type d'organe ont mis en évidence des dynamiques contrastées selon l'âge des arbres. Pour les feuilles à Lauzelle, aucune différence

significative n'a été observée entre l'été et l'automne (33,33% vs 48,83%, $p = 0,448$). À Vielsalm, les feuilles n'ont également montré aucune variation temporelle significative entre l'été et l'automne (2,22% vs 1,19%, $p = 1$), les contributions demeurant faibles. Pour les racines à Lauzelle, les contributions automnales se sont avérées supérieures à celles d'été (25,78% vs 3,51%, $p = 0,011$), témoignant d'une accumulation de calcium dans les tissus racinaires en fin de saison chez les jeunes arbres. À Vielsalm, les racines ont montré une stabilité relative des contributions entre l'été et l'automne (1,70% vs 1,46%, $p = 1$).

Les comparaisons entre classes d'âge pour un même type d'organe ont révélé des différences hautement significatives. En été, les feuilles des jeunes arbres de Lauzelle présentaient des contributions significativement supérieures à celles des arbres matures de Vielsalm (33,33% vs 2,22%, $p < 0,0001$), tandis qu'il n'y a pas eu de différence significative de contributions dans les racines entre les deux classes d'âge (3,51% vs 1,70%, $p = 0,993$). En automne, les feuilles des jeunes arbres de Lauzelle affichaient des contributions hautement significativement supérieures à celles des arbres matures de Vielsalm (48,83% vs 1,19%, $p < 0,0001$), et les racines présentaient également des différences significatives (25,78% vs 1,46%, $p = 0,001$).

Magnésium

L'analyse de variance réalisée sur les contributions du magnésium au potentiel osmotique total (transformation logarithmique) révèle des effets significatifs majeurs et une interaction significative entre les facteurs étudiés. L'effet de l'âge des arbres s'est avéré hautement significatif ($p < 0,0001$), constituant la principale source de variation observée. L'effet du type d'organe a également montré une signification élevée ($p = 0,001$), tandis que la période d'échantillonnage a exercé un effet significatif ($p = 0,025$). L'interaction Type:Âge s'est révélée hautement significative ($p = 0,001$), indiquant que les différences entre organes varient fortement selon l'âge des arbres. En revanche, les interactions Type:Période ($p = 0,459$), Âge:Période ($p = 0,691$) et Type:Âge:Période ($p = 0,771$) n'ont pas atteint le seuil de signification statistique, suggérant que les effets de la période opèrent de manière relativement indépendante des autres facteurs.

Les contributions du magnésium au potentiel osmotique total ont présenté une variabilité exceptionnelle, allant de 0,63% à 150,73% selon les conditions. Ce pourcentage de contribution pour les racines de Lauzelle en automne est aberrant. La significativité des variations liées à cette valeur aberrante ne permettra pas de tirer des conclusions précises, elle est à prendre avec beaucoup de précaution. Les comparaisons post-hoc de Tukey ont révélé une différenciation extrêmement marquée entre organes, particulièrement chez les jeunes arbres. En automne à Lauzelle donc, les racines présentaient une contribution extraordinairement élevée (150,73%), significativement supérieure à celle des feuilles du même site et de la même période (17,57%, $p < 0,0001$). En été à Lauzelle, aucune différence significative n'a été observée entre feuilles et racines (15,35% vs 15,15%, $p = 1$). À Vielsalm, aucune différence significative

n'a été détectée entre feuilles et racines en été (3,46% vs 5,53%, $p = 0,986$) ni en automne (0,63% vs 4,85%, $p = 0,001$, significatif). Ces résultats suggèrent que la différenciation entre organes en termes de contributions du magnésium est extrêmement marquée chez les jeunes arbres en automne, tandis qu'elle demeure modérée chez les arbres matures.

Les variations temporelles au sein d'un même type d'organe ont mis en évidence des dynamiques contrastées selon l'âge des arbres. Pour les feuilles à Lauzelle, aucune différence significative n'a été observée entre l'été et l'automne (15,35% vs 17,57%, $p = 1$). À Vielsalm, les feuilles ont montré des contributions estivales significativement supérieures à celles d'automne (3,46% vs 0,63%, $p = 0,007$). Pour les racines à Lauzelle, les contributions automnales sont donc significativement supérieures à celles d'été (150,73% vs 15,15%, $p < 0,0001$). À Vielsalm, les racines n'ont montré aucune variation temporelle significative (5,53% en été vs 4,85% en automne, $p = 1$), indiquant une stabilité relative des contributions racinaires en magnésium chez les arbres matures.

Les comparaisons entre classes d'âge pour un même type d'organe ont révélé des différences hautement significatives. En été, les feuilles des jeunes arbres de Lauzelle présentaient des contributions significativement supérieures à celles des arbres matures de Vielsalm (15,35% vs 3,46%, $p = 0,001$), de même que leurs racines respectives (15,15% vs 5,53%, $p = 0,02$). En automne, les différences liées à l'âge étaient encore plus prononcées, avec des feuilles de Lauzelle affichant des contributions hautement significativement supérieures à celles de Vielsalm (17,57% vs 0,63%, $p < 0,0001$), et des racines présentant des différences extrêmement marquées (150,73% vs 4,85%, $p < 0,0001$) (à prendre avec précautions).

5 Discussion

Dans cette partie discussion du mémoire, l'ensemble des résultats exposés dans la section précédente vont à présent être mis en commun et interprétés de manière intégrée, afin de répondre aux questions de recherche présentées en fin d'état de l'art.

5.1 Conditions hydriques

Pour répondre aux questions sur l'ajustement osmotique de *Fagus sylvatica*, il est d'abord nécessaire de connaître les conditions hydriques et le niveau de stress hydrique rencontré par les arbres étudiés au cours de l'année 2025. Pour cette première mise en commun, Lauzelle et Vielsalm sont analysés séparément.

Lauzelle

Tout d'abord, les potentiels matriciels du sol au niveau des jeunes arbres de Lauzelle sont restés supérieurs à -0,2 MPa jusque début juillet, indiquant plutôt des conditions favorables. En parallèle, le potentiel hydrique moyen des arbres de Lauzelle au printemps est égale à -0,06 MPa, valeur bien inférieure à la valeur seuil de -0,4 MPa présentée par (Walther et al. 2021) au point 2.9. Bien que cette valeur seuil soit donnée pour des arbres adultes et pour des mesures pré-aube, la valeur mesurée ici est bien supérieure. On peut donc admettre que les conditions hydriques printanières de Lauzelle n'étaient pas contraignantes pour les jeunes arbres. Elles correspondent donc ici aux conditions normales de potentiel hydrique mesurées à midi pour les jeunes *Fagus sylvatica*.

Le potentiel matriciel du sol diminue ensuite tout l'été, dépassant dès juillet cette valeur seuil de -0,2 MPa, et dépassant la valeur seuil suivante de -0,8 MPa à partir du 13 août, date de l'échantillonnage. Ceci pourrait potentiellement marquer le passage d'un stress modéré vers un stress élevé, ce qui indiquerait le début de l'embolie. Au moment de l'échantillonnage même, le potentiel matriciel indiquait une moyenne autour de midi d'une valeur de -0,77 MPa, et un potentiel hydrique foliaire de -1,26 MPa, proche également de la valeur seuil du stress hydrique élevé chez les hêtres adultes. Néanmoins, les jeunes hêtres semblent pouvoir atteindre des potentiels hydriques foliaires plus négatifs que les hêtres adultes. Les études suisses présentées dans l'état de l'art parlaient plutôt d'un début d'embolie atteint à partir d'un potentiel hydrique foliaire de -1,9 MPa, valeur peu souvent atteinte grâce à l'élasticité des jeunes hêtres et grâce au contrôle stomatique. De plus, les capteurs Teros 21 ont mesuré le potentiel matriciel du sol jusqu'à une surface maximale de 30 cm. Or la majorité du système racinaire de ces jeunes hêtres peut aller jusqu'à environ 50m de profondeur et certaines racines peuvent même aller puiser l'eau plus en profondeur (1-1,5m). Ainsi, la flexibilité des jeunes tissus de hêtre et les limites des mesures expérimentales pourraient être des raisons raisonnables de suggérer que les conditions hydriques étaient potentiellement plus favorables que ce que suppose la comparaison entre les valeurs mesurées et les valeurs seuils de la

littérature pour des arbres adultes. Néanmoins, le potentiel hydrique foliaire entre le printemps et l'été a significativement diminué. On peut donc admettre que les jeunes arbres étaient soumis à une sécheresse modérée en été. Un contrôle stomatique à cette période n'est pas à exclure.

La quantité d'eau dans le sol a continué de diminuer pendant les semaines et mois qui ont suivi cette prise d'échantillons, atteignant plusieurs maximas jusque fin octobre. Le minimum absolu était de -2,68 MPa le 19 octobre, soit deux semaines avant le jour de mesures et d'échantillonnage d'automne. Selon les valeurs seuils des arbres adultes, cette valeur signifierait un stress de niveau extrême, avec des taux d'embolie pouvant atteindre les 80%. Bien que ces seuils concernent des arbres adultes et que le système racinaire avait potentiellement accès à plus de ressources en eau en profondeur, il n'est pas exclu que les arbres de Lauzelle aient connu un taux d'embolie élevé, lié à une sécheresse intense. Au moment de l'échantillonnage d'automne, le potentiel matriciel du sol était revenu à une valeur de -0,02 MPa. Mais l'échantillonnage survenant seulement deux semaines après les conditions de sécheresse intense, les arbres n'avaient pas nécessairement eu le temps de rentrer en phase de récupération, ce que semble confirmer le potentiel foliaire mesuré au 31 octobre, affichant une valeur non significativement différente de celle d'été de -1,21 MPa. Ainsi, il est probable que l'échantillonnage d'automne pour les jeunes arbres de Lauzelle survienne lorsque les arbres sont encore en stress hydrique élevé voir très élevé, et qu'ils ne soient pas encore en période de récupération.

Ainsi, la suite des interprétations se feront en considérant que les arbres de Lauzelle étaient dans les conditions hydriques suivantes :

Printemps	→	conditions normales
Eté	→	stress modéré
Automne	→	stress élevé à très élevé

Vielsalm

Pour les arbres de 110 ans de Vielsalm, les analyses statistiques sur la relation entre le potentiel matriciel du sol et le potentiel hydrique foliaire indiquent que, comme à Lauzelle, ce dernier diminue avec la diminution du potentiel du sol. Mais ces arbres adultes semblent plus sensibles à cette diminution. Ainsi, même si les conditions hydriques du sol semblent au premier abord plus favorables qu'à Lauzelle, il est possible que les arbres adultes de Vielsalm subissent plus difficilement un manque de ressource en eau et atteignent des valeurs de stress hydrique plus rapidement.

D'après les valeurs reçues des Teros 21, les conditions hydriques du sol semblent avoir été plus favorables pour les arbres de Vielsalm. Sur toute la durée de l'étude, les valeurs de potentiel

matriciel ne sont pas descendues en dessous de $-0,452$ MPa (valeur non moyennée atteinte le 31 août), la valeur moyennée minimale étant de $-0,234$ MPa. Par rapport aux valeurs seuils, cette fois-ci adaptées aux arbres adultes, seule la période autour du minimum absolu correspondrait à un début de stress modéré. Les arbres de Vielsalm auraient alors connu des conditions plutôt optimales durant la durée de l'étude. Pourtant, les potentiels hydriques foliaires mesurés au printemps (19/06) et en été (29/08) étaient de $-1,61$ MPa et $-1,73$ MPa respectivement, valeurs indiquant des conditions de stress hydriques potentiellement élevées selon les mêmes références littéraires (seuils à $-1,3$ MPa mesuré avant l'aube). La valeur de potentiel hydrique automnale étant significativement plus élevée que celles des deux saisons précédentes ($-0,69$ MPa), il est plus probable que les arbres de Vielsalm aient effectivement subi une sécheresse plus intense que ne le laissent paraître les potentiels matriciel du sol dans un premier temps. Par rapport aux données de Teros 21 de Lauzelle, les capteurs de Vielsalm étaient reliés aux dataloggers de TreeWatch de l'université de Ghent avec qui il y a une collaboration. Il est donc possible que les données aient déjà été traitées par l'équipe TreeWatch avant de nous parvenir et qu'il y ait eu une modification des unités qui pourrait expliquer une erreur d'interprétation dans ce travail. Il serait intéressant de vérifier dans le cadre de l'utilisation ultérieure de ces données. Malgré tout, on observe bien une diminution des ressources en eau du sol au court du mois d'août, le minimum absolu de potentiel hydrique du sol étant atteint 2 jours après la prise d'échantillonnage. Ainsi, les valeurs de potentiel hydrique foliaire en été sont probablement liées à cette baisse d'apport en eau. De plus, le potentiel hydrique du sol semble moins stable qu'à Lauzelle et fluctue depuis le début de l'installation des Teros 21. Si une erreur d'unité n'explique pas le stress hydrique modéré, un stress hydrique survenu avant l'installation des capteurs, ou encore la sensibilité du potentiel hydrique foliaire à une diminution hydrique du sol pourrait expliquer les valeurs de potentiel hydrique foliaire au printemps et en été chez les arbres matures de Vielsalm. Cette sensibilité des arbres pourrait elle-même s'expliquer par un affaiblissement progressif lié aux sécheresses édaphiques subies au cours des années précédentes. Si cette sensibilité est effectivement devenue importante, le temps de récupération pourrait alors être prolongé, suggérant que les arbres au printemps et en été cumulaient des effets de contraintes passées et actuelles. Il serait intéressant d'étudier l'historique des arbres et conditions hydriques de ce site pour étendre les interprétations possibles. Ainsi les arbres auraient tout de même été en conditions de stress hydrique, modéré voir élevé. Le contrôle stomatique s'est donc probablement enclenché et un début d'embolie n'est pas à écarter.

Enfin concernant les valeurs automnales, le potentiel hydrique du sol s'était alors rapproché de nouveau de 0 et atteignait au 10 octobre une valeur de $-0,02$ MPa. Comme annoncé dans le paragraphe précédent, le potentiel hydrique foliaire était également significativement plus élevé des valeurs printanières et estivales avec $-0,69$ MPa, valeur correspondant à des conditions hydriques normales pour *Fagus sylvatica*. Cela suggérerait qu'au moment de l'échantillonnage, les arbres étaient en phase de récupération, voir retour à la normal. Cette

nuance s'atténuera peut-être avec l'interprétation des contributions des osmolytes au potentiel osmotique total dans les sections suivantes.

Ainsi, pour les arbres adultes de Vielsalm, on considèrera les conditions hydriques suivantes pour les prochaines interprétations :

Printemps	→	stress élevé
Eté	→	stress élevé
Automne	→	phase de récupération voir retour aux conditions normales

5.2 Variation du potentiel osmotique et ajustement osmotique

Observer une variation de potentiel osmotique en période de sécheresse peut indiquer la mise en place d'un mécanisme d'ajustement osmotique chez les hêtres de l'étude. Mais une variation de potentiel osmotique peut également être liée à la perte d'eau et pas nécessairement une accumulation active d'osmolytes, en particulier si *Fagus sylvatica* ne fait pas partie des essences présentant une tendance marquée à recourir à un ajustement osmotique en réponse à un stress hydrique, comme indiqué dans l'état de l'art de ce document. Sa provenance, son âge, son histoire hydrique passée ou encore l'intensité du stress rencontré vont influencer cette réponse de tolérance. Il a été déterminé précédemment que les arbres de Lauzelle et de Vielsalm ont effectivement rencontré des périodes de sécheresse édaphique en 2025. Mais ces conditions étaient-elles suffisamment intenses pour déclencher une réaction d'ajustement osmotique chez ces hêtres belges, et est-ce que toutes les conditions étaient réunies pour mobiliser ce mécanisme ?

Lauzelle

A Lauzelle, malgré un stress hydrique modéré en été et potentiellement plus marqué en automne, aucune variation significative du potentiel osmotique entre les saisons n'a été mise en évidence, ni dans les feuilles ni dans les racines. De même, aucune variation saisonnière significative n'a pu être observée pour les concentrations et contributions des osmolytes étudiés.

Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer ces résultats. Tout d'abord, l'intensité des stress rencontrés pourrait avoir été surestimée. En effet, les valeurs seuils issues de la littérature, généralement établies pour des arbres adultes ou pour des contextes écologiques différents, ne sont pas nécessairement représentatives du fonctionnement physiologique des arbres étudiés. Surtout que les jeunes arbres du bois de Lauzelle sont dominés par des arbres adultes qui leur procurent de l'ombrage et limite ainsi la perte d'eau

par transpiration. Par ailleurs, d'autres facteurs ou mécanismes de régulation ont pu suffire à limiter l'impact de la sécheresse. La plus grande élasticité des jeunes tissus de *Fagus sylvatica* pourrait avoir favorisé un fonctionnement hydrique relativement stable. De plus, le système racinaire pourrait avoir eu accès à des ressources en eau situées à des horizons plus profonds du sol, et un contrôle stomatique efficace a également pu se mettre en place. Les jeunes arbres sont en effet susceptibles de fermer leurs stomates plus précocement, limitant ainsi la perte d'eau par transpiration et maintenant un potentiel hydrique foliaire plus stable malgré des conditions de sol sèches. Cette stratégie de conservation d'eau pourrait expliquer pourquoi les effets du stress hydrique apparaissent peu marqués à Lauzelle. S'ajoute également à cet argument que les jeunes arbres sont dominés d'arbres adultes leur procurant de l'ombre, limitant d'autant plus la perte d'eau par transpiration. Enfin, les arbres étant originaires du bois Lauzelle, Belgique, et non d'un environnement plus sec comme l'Espagne (voir point 2.9 dans l'état de l'art), l'ajustement osmotique ne constituait probablement pas le mécanisme d'adaptation privilégié.

Ainsi, les jeunes hêtres européens du bois Lauzelle ne semblent pas avoir déclenché de mécanisme d'ajustement osmotique. Les valeurs de potentiel hydrique foliaire mesuré à mi-journée (-1,26 MPa), de potentiel osmotique foliaire et racinaire à mi-journée (-1,7 MPa et -0,77 MPa) et de potentiel matriciel du sol (-2,68 MPa) semblaient donc inférieures aux valeurs seuils associés aux arbres d'intérêts (valeurs indéterminées) pour l'ajustement osmotique.

Vielsalm

En revanche pour les arbres matures de Vielsalm, l'ajustement osmotique est un mécanisme de réponse qui a probablement été utilisé.

Premièrement, les potentiels osmotiques foliaires étaient assez faibles au printemps et en été (-2,13 et -2,21 MPa respectivement) (significativement inférieurs à ceux de Lauzelle). Les analyses statistiques présentées dans le chapitre précédent ont montrées qu'il a ensuite augmenté significativement jusqu'à -1,76 MPa en automne. Les potentiels osmotiques racinaires eux, sont restés stables dans le temps, à des valeurs similaires à celles de Lauzelle. Comme il a été mentionné précédemment, les arbres au printemps et en été étaient probablement en stress hydrique élevé. Tandis qu'à l'automne, les arbres étaient probablement en phase de récupération. Ces résultats pourraient donc indiquer une perte d'eau lors des périodes sèches, mais pourraient également indiquer une diminution active du potentiel osmotique durant les mois de printemps et d'été, avec un retour vers la normale en automne, lorsque les conditions hydriques deviennent plus favorables. Ces données doivent être comparées aux données de concentrations et de contributions pour valider cette seconde hypothèse.

En termes de concentrations, les cations étudiés ne montrent pas de variations significatives entre l'été et l'automne, et il en va de même pour la proline. On note néanmoins une concentration du même ordre que la concentration foliaire et racinaire de potassium par rapport aux sucres solubles, celles-ci étant plus élevées que celles des autres osmolytes étudiés. Concernant les sucres solubles donc, leur concentration racinaire est significativement plus élevée en été par rapport au printemps. Il n'y a pas de variation significative dans les tissus foliaires. Mais il est tout de même à noter que les moyennes de concentrations suivent le même pattern : la moyenne la plus basse est celle du printemps, puis il y a une hausse en été, pour atteindre une valeur intermédiaire en automne. Les moyennes du potassium montrent le même schéma entre le printemps et l'automne dans les tissus foliaires (aucune significativité).

Maintenant en termes de contributions au potentiel osmotique total, il n'y a toujours pas de variation significative entre saisons pour le sodium et le calcium. En revanche, bien que les contributions de magnésium ne dépassent pas les 6%, il y a une diminution significative dans les feuilles entre l'été et l'automne (0,6%). La contribution dans les racines ne varie pas entre les saisons mais est du même ordre que les valeurs foliaire en été : environ 5%. La proline indique également une diminution significative entre le printemps et l'automne de sa contribution racinaire. Celle-ci ne dépasse néanmoins pas les 0,4%. Les résultats les plus notables restent ceux des sucres solubles et du potassium. La contribution au potentiel osmotique foliaire du potassium atteint les 18% en été, contre seulement 4,7 % en automne (variation significative), et sa contribution racinaire est de 13% pour les deux saisons. Quant aux sucres solubles, leur contribution foliaire est de 19% au printemps, pour avoisiner les 60% en été (variation significative entre printemps et été), et redescendre à 24% en automne (variation non significative entre l'été et l'automne). Leur contributions racinaires varient également significativement entre le printemps et l'été, avec des valeurs passant de 32% au printemps, puis 78% et 76% en été et en automne.

Ainsi, la mise en commun des variations de potentiel osmotique avec les concentrations et contributions des différents osmolytes suggère un ajustement osmotique réalisé par *Fagus sylvatica* adulte sur le site de Vielsalm en 2025. La proline, pourtant attendu comme jouant un rôle prédominant en ajustement osmotique chez cette essence, ne semble pas avoir pris le rôle d'osmorégulateur dans cette étude. Le sodium et le calcium n'ont vraisemblablement pas non plus eu ce rôle. Concernant le magnésium, ses concentrations et contributions restent faibles par rapport aux valeurs des sucres et du potassium. Néanmoins, la variation entre l'été et l'automne dans les tissus foliaires pourrait indiquer un rôle même minime d'osmorégulateurs au moment du stress hydrique estivale, pour un retour vers la normale lorsque les conditions hydriques redeviennent plus favorables. Les contributions dans les tissus racinaires quant à eux restent autour de 5% et ne diminuent pas en automne. Cela pourrait soit indiquer un niveau normal de contribution racinaire, pas influencé par les conditions hydriques, ou bien un retour à la normale plus lent que dans les feuilles. Il n'est pas non plus à exclure que la présence du

magnésium et ses variations ne soient pas associées à un ajustement osmotique mais à d'autres fonctions des arbres. Ainsi, les osmorégulateurs les plus probables dans cette étude sont les sucres solubles et le potassium. Les sucres auraient augmentés à la fois dans les tissus foliaires et racinaires pour permettre à l'arbre de diminuer son potentiel osmotique et hydrique. Bien qu'il n'y ait pas eu de variation de potentiel osmotique dans les racines, l'ajustement osmotique a pu se mettre en place avant la prise de mesure et d'échantillonnage, résultant en une variation du potentiel osmotique et des concentrations moins importante entre les saisons de printemps et d'automne. Dans les feuilles, la même observation peut se faire entre le printemps et l'été. Un début d'ajustement osmotique se réalisant plus tôt, résultant en une variation moins importante du potentiel osmotique par la suite. Une autre explication serait une accumulation active d'osmolytes, résultant en une absorption d'eau favorable. La combinaison des deux mécanismes aurait résulté en la stabilisation du potentiel osmotique. La différence entre tissus foliaires et racinaires réside dans le retour à la normale qui semble se faire plus rapidement dans les feuilles pour les sucres. Quant au potassium, des mesures printanières auraient pu faciliter l'interprétation, mais il est tout de même possible que l'ajustement de ses concentrations ait commencé plus tôt qu'à l'été, et que le retour à la normal se fasse également plus rapidement dans les feuilles que dans les racines. Ainsi, les arbres ne seraient pas encore revenus à des valeurs normales au 10 octobre mais seraient en phase de récupération. Une autre hypothèse serait celle d'une réallocation du potassium des racines vers les feuilles, expliquant ainsi une concentration plus importante dans les feuilles. Néanmoins, les données ne sont pas suffisamment complètes pour réellement soutenir cette hypothèse. Des données pré-sécheresse seraient nécessaires pour connaître les concentrations normales. Des mesures lors d'une période de réhydratation plus longue permettrait également de mieux interpréter le rôle du potassium dans l'ajustement osmotique.

Il reste néanmoins important de rappeler que les osmolytes ont d'autres fonctions que l'osmorégulation, et que leur présence n'est pas seulement liée au mécanisme d'intérêt dans cette étude. Ainsi, en particulier pour le potassium qui a des concentrations du même ordre que chez les arbres de Lauzelle, il se peut également que leur présence ne soit pas liée à un ajustement osmotique. Reproduire ces mesures sur plusieurs années consécutives permettrait de tirer des conclusions d'une plus grande fiabilité.

A l'avenir, mesurer les concentrations en sucres structuraux tel que l'amidon permettrait également de voir si les réserves ont été utilisées pour augmenter les concentrations en sucres solubles en lien avec l'ajustement osmotique. Cela permettrait à nouveau de définir plus précisément le rôle de ces osmolytes.

5.3 Réponses aux questions de recherche

i. Quels osmolytes jouent un rôle prédominant dans l'ajustement osmotique chez *Fagus sylvatica* ?

Les résultats et discussions présentées précédemment semblent donc indiquer que les sucres solubles et le potassium ont le rôle prédominant d'osmorégulateurs. Le magnésium pourrait également avoir ce rôle, bien que moins important que les deux précédents. Refaire ces expériences les années suivantes pourraient permettre de voir si les résultats coïncident et si ces osmolytes sont effectivement responsables d'un ajustement osmotique. D'autres osmolytes qui n'ont pas été étudiés ici pourraient également avoir un rôle important dans ce mécanisme. S'intéresser à d'autres composés comme des acides organiques (acide succinique, malique ou encore quinique), permettraient de compléter la réponse à cette question complexe.

ii. Comment l'ajustement osmotique varie-t-il entre les jeunes hêtres et les hêtres matures ?

En admettant l'absence d'ajustement osmotique chez les arbres de Lauzelle, ces résultats suggèrent que la sensibilité au stress hydrique diffère en fonction de l'âge des arbres et que, selon la sensibilité, les mécanismes d'adaptation ne se déclenchent pas nécessairement aux mêmes niveaux de contrainte environnementale. En effet, une diminution du potentiel matriciel du sol semble entraîner une baisse plus marquée du potentiel hydrique chez les arbres adultes que chez les jeunes individus. Cela implique que, pour une même intensité de stress édaphique, l'intensité du stress effectivement perçue par l'arbre peut différer selon son stade de développement, et que le besoin de recourir à un ajustement osmotique n'est donc pas identique. Les arbres adultes semblent plus rapidement stressés, ce qui entraîne un déclenchement de l'ajustement osmotique plus rapide également. Ceci est tout de même à nuancer, l'origine des arbres, leur historique de stress passés, le type de sol, le climat et d'autres facteurs pouvant influencer cette conclusion.

Cette étude ne permet pas d'identifier précisément les valeurs de potentiel matriciel du sol, de potentiel hydrique ou de potentiel osmotique associés au déclenchement de l'ajustement osmotique. Des mesures plus fréquentes seraient nécessaires pour déterminer de tels seuils. Par exemple, les données de psychromètres installés sur les arbres des deux sites pourraient à l'avenir donner plus de précisions quant à des valeurs seuils potentielles.

La comparaison des concentrations en osmolytes entre les deux sites révèle qu'elles sont du même ordre entre classes d'âge pour la plupart des osmolytes. C'est également le cas pour les contributions. Il n'y a que pour les sucres que leur concentration est significativement plus élevée dans les feuilles et racines en été chez les arbres matures, ce qui renforce l'idée que les

arbres matures ont ajusté leur potentiel osmotique majoritairement avec les sucres solubles et qu'il n'y a pas nécessairement eu d'ajustement chez les jeunes arbres. En revanche, pour le potassium, les concentrations et contributions des arbres de Lauzelle sont similaires à celles des arbres de Vielsalm. Cela pourrait être lié à la croissance encore importante chez les jeunes arbres et que leurs besoins en éléments nutritifs soient plus importants. Par exemple pour le calcium, celles-ci ne semblent pas varier dans le temps, mais les concentrations sont plus élevées à Lauzelle dans les tissus foliaires, indiquant un potentiel besoin plus important en calcium foliaire lorsqu'en phase de croissance.

iii. et ii. Dans quelle mesure l'ajustement osmotique diffère-t-il entre les tissus foliaires et racinaires ? Et comment *Fagus sylvatica* se rétablit-il après une sécheresse, et dans quelle mesure les concentrations d'osmolytes et les potentiels osmotiques reviennent-ils aux niveaux pré-stress après réhydratation ?

Pour les sucres solubles à Vielsalm, les contributions au potentiel osmotique étaient globalement similaires. Seules les valeurs d'automne étaient significativement différentes. Les contributions dans les feuilles avaient déjà commencé à diminuer tandis que dans les racines les contributions n'avaient pas bougé entre les deux mêmes saisons, signifiant probablement que la phase de récupération commence d'abord dans les feuilles. En revanche, les concentrations restent similaires entre les organes aux mois d'été et d'automne.

Ainsi, même si les feuilles sont généralement plus concentrées en sucres car elles sont le siège de la photosynthèse, les racines ont gardé plus longtemps une concentration élevée que les feuilles. Il serait intéressant de voir comment ces concentrations varieraient avec un retour complet à la normale.

Statistiquement, aucune variation entre organes a été observée pour le potassium.

6 Conclusion

Cette étude a ainsi permis d'évaluer les mécanismes d'ajustement osmotique chez *Fagus sylvatica* en réponse au stress hydrique édaphique, chez des jeunes arbres comme chez des arbres adultes, dans des conditions hydriques contrastées. Les résultats obtenus apportent des données nouvelles sur la physiologie de cette essence forestière majeure, tout en soulevant des questions pour des recherches futures.

1. Différence de sensibilité au stress hydrique selon l'âge des arbres.

Les données confirment que les arbres matures de Vielsalm sont plus sensibles à la baisse du potentiel hydrique du sol que les jeunes arbres de Lauzelle. Malgré des conditions édaphiques globalement plus favorables, les arbres adultes ont montré des signes de stress hydrique plus marqués (potentiels hydriques foliaires $< -1,5$ MPa au printemps et en été), suggérant une vulnérabilité accrue liée à leur âge, à leur historique de stress ou à leur moins grande élasticité. Le stress a été suffisamment intense pour que les arbres mettent probablement en place un ajustement osmotique, en plus d'autres mécanismes de réponse au stress.

A l'inverse, les jeunes arbres de Lauzelle, bien que soumis à des conditions de sécheresse relativement intenses, en particulier en automne (potentiel matriciel du sol jusqu'à $-2,64$ MPa), ont su maintenir une relative stabilité de leur potentiel hydrique, probablement grâce à un contrôle stomatique efficace et à une élasticité tissulaire supérieure. L'apport d'ombrage par les essences dominantes est probablement un atout majeur pour limiter les pertes d'eau, facilitant le maintien de cette stabilité également. Les conditions n'ont donc pas nécessité la mobilisation de l'ajustement osmotique. Seules certains mécanismes de réponse ont probablement été utilisés comme le contrôle stomatique.

2. Rôle des osmolytes dans l'ajustement osmotique

L'étude soulève la possibilité que les sucres solubles soient des osmorégulateurs majeurs de l'ajustement osmotique chez *Fagus sylvatica* et que le potassium a également un rôle important d'osmorégulateur. En effet une augmentation significative des concentrations en sucres solubles a été observée en été. Ces osmolytes ont contribué à près de 60% du potentiel osmotique total dans les feuilles à cette période. Quant au potassium, les données au printemps sont manquantes mais les concentrations et contributions sont élevées, avec une diminution significative de sa contribution entre l'été et l'automne, lorsque le potentiel osmotique diminue également significativement. Les concentrations en potassium sont également élevées chez les jeunes arbres de Lauzelle où l'ajustement osmotique n'a vraisemblablement pas eu lieu, ce qui pourrait s'expliquer par un besoin plus important en ce nutriment en phase de croissance. Même si la fiabilité de ces résultats de contribution a ses limites, il reste probable que ces osmolytes représentent les osmorégulateurs dominants. En

revanche, la proline, souvent citée comme un osmolyte clé dans la littérature, notamment dans les racines, n'a montré qu'une contribution marginale ($<1,5$ MPa), suggérant qu'elle ne constitue pas un mécanisme majeur d'ajustement osmotique chez le hêtre dans les conditions étudiées.

Chez les jeunes arbres, aucune variation significative n'a été observée, ne permettant donc pas de définir les osmorégulateurs majeurs intervenant dans l'ajustement osmotique chez les jeunes arbres.

3. Différence entre feuilles et racines et phase de récupération

L'ajustement osmotique supposé observé chez les arbres adultes s'explique par une concentration importante de sucres solubles et de potassium. Les concentrations seraient globalement les mêmes entre feuilles et racines mais la phase de récupération démarrerait dans les feuilles pour les sucres. Quant au potassium, il n'y aurait pas de différence entre organes. Une plus grande phase de réhydratation avant la perte des feuilles pour l'hiver indiquerait si la phase de récupération reste partielle où si les valeurs reviennent à des valeurs normales.

De manière générale, les données sont encore trop peu nombreuses pour tirer des conclusions fiables. Reproduire ces mêmes mesures lors d'autres périodes de sécheresses sur les mêmes arbres permettrait de multiplier le nombre d'observations, de créer plus de données à comparer entre elles et d'améliorer le diagnostic. De plus, cette étude représente une première expérience personnelle de mise en œuvre des protocoles de mesure. Bien que les méthodes utilisées s'appuient sur des références solides, leur application pratique a pu comporter des incertitudes ou des erreurs.

Néanmoins, ces résultats indiquent une potentielle meilleure résistance des hêtres européens aux sécheresses que décrit dans la littérature. Bien qu'étant une essence particulièrement sensible au stress hydrique, et malgré que l'ajustement osmotique n'est dans la littérature pas un mécanisme de réponse évident chez ces arbres, cette étude montre que face des sécheresses plus intenses attendues dans les prochaines années, *Fagus sylvatica* pourrait être capable de répondre plus efficacement qu'initialement attendu en déclenchant des mécanismes de réponse comme l'ajustement osmotique plus souvent que ce qu'il n'était nécessaire auparavant. Les arbres adultes ont peut-être « appris » des sécheresses passées et adaptent leurs mécanismes de réponse.

En multipliant ce genre de données et en élargissant le panel d'osmolytes analysés (acides organiques...), elles pourraient servir pour alimenter des modèles prédictifs de la réponse du hêtre à la sécheresse, intégrant des variables comme l'âge, le type de sol, et l'intensité du

stress. Ces modèles seraient utiles pour anticiper l'impact des scénarios climatiques futures sur les écosystèmes forestiers tempérés.

Ces résultats ouvrent donc des pistes pour la gestion durable de nos forêts, tout en soulignant la nécessité de poursuivre les recherches pour affiner notre compréhension des stratégies d'adaptation du hêtre.

7 Références bibliographiques

- Agence européenne pour l'environnement. 2022. « Projected Change in Annual (Left) and Summer (Right) Precipitation, 2071-2100 ». avril 11.
<https://www.eea.europa.eu/en/analysis/maps-and-charts/projected-changes-in-annual-and-6>.
- ALCAMO, J., ASH, N.J., BUTLER, C.D., et al. 2003. *Ecosystems and Human Well-Being: A Report of the Conceptual Framework Working Group of the Millennium Ecosystem Assessment*. World Resources Institute. Island Press.
- ARANDA, I., E. CADAHIA, et B. FERNANDEZ DE SIMON. 2021. « Specific leaf metabolic changes that underlie adjustment of osmotic potential in response to drought by four *Quercus* species ». *Tree Physiology* 41 (5): 728-43. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpaa157>.
- Aranda, I., L. Gil, et J. Pardos. 1996. « Seasonal water relations of three broadleaved species (*Fagus sylvatica* L., *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. and *Quercus pyrenaica* Willd.) in a mixed stand in the centre of the Iberian Peninsula ». *Forest Ecology and Management* 84 (1): 219-29. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(96\)03729-2](https://doi.org/10.1016/0378-1127(96)03729-2).
- ARANDA, I., L. GIL, et J.A. PARDOS. 2002. « Physiological responses of *Fagus sylvatica* L. seedlings under *Pinus sylvestris* L. and *Quercus pyrenaica* Willd. overstories ». *Forest Ecology and Management* 162 (2): 153-64. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00502-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00502-3).
- Aranda, I., Luis Gil, et J. A. Pardos. 2000. « Water Relations and Gas Exchange in *Fagus Sylvatica* L. and *Quercus Petraea* (Mattuschka) Liebl. in a Mixed Stand at Their Southern Limit of Distribution in Europe ». *Trees* 14 (6): 344-52.
<https://doi.org/10.1007/s004680050229>.
- ARANDA, Ismael, David SANCHEZ-GOMEZ, Marina DE MIGUEL, et al. 2017. « Les provenances de *Fagus sylvatica* L. présentent des profils métaboliques foliaires et des réponses fonctionnelles différents. » *Acta Oecologica* 82 (juillet): 1-9.
<https://doi.org/10.1016/j.actao.2017.05.003>.
- ASHRAF, M., et M.R. FOOLAD. 2007. « Roles of Glycine Betaine and Proline in Improving Plant Abiotic Stress Resistance ». *Environmental and Experimental Botany* 59 (2): 206-16.
<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2005.12.006>.
- AU COEUR DE L'ARBRE. 2026. « Les cellules et les éléments nutritifs ». Jardin botanique de Montréal 2010, janvier 16. <https://www.aucoeurdelarbre.ca/fr/arbre-et-son-milieu/absorption-des-elements-nutritifs.php>.
- Backes, K, et C Leuschner. 2000. « Leaf Water Relations of Competitive *Fagus Sylvatica* and *Quercus Petraea* Trees during 4 Years Differing in Soil Drought ». *Canadian Journal of Forest Research* 30 (3): 335-46. <https://doi.org/10.1139/x99-205>.

- BARLETT, Megan K., Christine Scoffoni, et Lawren Sack. 2012. « The Determinants of Leaf Turgor Loss Point and Prediction of Drought Tolerance of Species and Biomes: A Global Meta-Analysis ». *Ecology Letters* 15 (5): 393-405.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01751.x>.
- BRAUNSTEIN, P. 1990. « Forêts d'Europe au Moyen-Âge ». *Les Cahiers du Centre de Recherches Historiques. Archives*, n° 6 (octobre). <https://doi.org/10.4000/ccrh.2859>.
- BREDA, N., R. HUC, A. GRANIER, et E. DREYER. 2006. « Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences ». *Annals of Forest Science* 63 (6): 625-44.
<https://doi.org/10.1051/forest:2006042>.
- Brendel, O. et COCHARD, H. 2011a. « Comment les espèces végétales s'adaptent au stress hydrique ». In *L'eau pour les forêts et les hommes en Région Méditerranéenne: un équilibre à trouver.*, European Forest Institute. What Science Can Tell Us.
https://efi.int/sites/default/files/files/publication-bank/2018/efi_wsctu1_2011_fr.pdf.
- Brendel, O. et COCHARD, H. 2011b. « Comment les espèces végétales s'adaptent au stress hydrique ». In *L'eau pour les forêts et les hommes en Région Méditerranéenne: un équilibre à trouver.*, European Forest Institute. What Science Can Tell Us.
https://efi.int/sites/default/files/files/publication-bank/2018/efi_wsctu1_2011_fr.pdf.
- CHOAT, B., JANSEN, S., BRODRIBB, T.J., et al. 2012. « Global Convergence in the Vulnerability of Forests to Drought ». *Nature* 491 (7426): 752-55.
<https://doi.org/10.1038/nature11688>.
- CNPF. 2021. « Les fiches sylviculture et urbanisme du Centre National de la Propriété Forestière - Fiche n°9 : Les services écosystémiques des forêts. » Délégation Bretagne - Pays de la Loire ; France Nature Environnement ; Région Pays de la Loire.
https://www.cnpf.fr/sites/socle/files/cnpf-old/fiche_9.pdf.
- COUVREUR, V., A. HEYMANS, G. LOBET, et X. DRAYE. 2021. « Evidence for a Multicellular Symplasmic Water Pumping Mechanism across Vascular Plant Roots ». Prépublication, Physiology, avril 20. <https://doi.org/10.1101/2021.04.19.439789>.
- CRUIZIAT, P. et TYREE, M.T. 1990. « La montée de la sève dans les arbres. » *La Recherche* 21 (220): 406-14.
- Dannoura, Masako, Daniel Epron, Dorine Desalme, et al. 2019. « The impact of prolonged drought on phloem anatomy and phloem transport in young beech trees ». *Tree Physiology* 39 (2): 201-10. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy070>.
- DUFRENE, M. et MAEBE, L. 2017. « Les services écosystémiques en forêt ». In *Le grand livre de la Forêt*. Forêt Wallonne, Namur, Belgique.
- ELOY, E. 2021a. *Etat des lieux du projet Trees for future: Adaptation stationnelle théorique d'essences résistantes à la sécheresse*. Mémoire de fin d'études en vue de l'obtention

- du diplôme de master bioingénieur en gestion des forêts et des espaces naturels. Liège université, Gembloux Agro-Bio Tech. <http://hdl.handle.net/2268.2/15615>.
- ELOY, E. 2021b. *Etat des lieux du projet Trees for future: Adaptation stationnelle théorique d'essences résistantes à la sécheresse*. Mémoire de fin d'études en vue de l'obtention du diplôme de master bioingénieur en gestion des forêts et des espaces naturels. Liège université, Gembloux Agro-Bio Tech. <http://hdl.handle.net/2268.2/15615>.
- FAO. 2024. *La Situation des forêts du monde 2024- Innovations dans le secteur forestier pour un avenir plus durable*. Rome. FAO. <https://doi.org/10.4060/cd1211fr>.
- FAO. s. d. « Forêts ». FAO.org. Consulté le 21 août 2025. <https://www.fao.org/forests/fr>.
- FERNANDEZ DE SIMON, B., E. CADAHIA, et Ismael Aranda. 2022. « Aerial and Underground Organs Display Specific Metabolic Strategies to Cope with Water Stress under Rising Atmospheric CO₂ in *Fagus Sylvatica* L ». *Physiologia Plantarum* 174 (3): e13711. <https://doi.org/10.1111/ppl.13711>.
- FICHER ECOLOGIQUE DES ESSENCES. s. d. « Fiche essence: Hêtre commun ». Consulté le 3 janvier 2026. [https://www.fichierecologique.be/#!/.](https://www.fichierecologique.be/#!/)
- FILIPPOU, P., P. BOUCHAGIER, E. SKOTTI, et V. FOTOPOULOS. 2014. « Proline and Reactive Oxygen/Nitrogen Species Metabolism Is Involved in the Tolerant Response of the Invasive Plant Species *Ailanthus Altissima* to Drought and Salinity ». *Environmental and Experimental Botany* 97 (janvier): 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.09.010>.
- FOTELLI. 2001. « Drought affects the competitive interactions between *Fagus sylvatica* seedlings and an early successional species, *Rubus fruticosus*: responses of growth, water status and $\delta^{13}C$ composition ». *New phytologist*. <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1046/j.1469-8137.2001.00186.x>.
- FUTURA. 2024. « Planète | Définition | Xylème, qu'est-ce que c'est? » février 27. <https://www.futura-sciences.com/planete/definitions/botanique-xyleme-12065/>.
- FUTURA, JEAN ETIENNE. 2007. « Le plus vieil arbre fossile du monde vient de parler ». Futura, avril 19. <https://www.futura-sciences.com/planete/actualites/paleontologie-plus-vieil-arbre-fossile-monde-vient-parler-10692/>.
- GAUDIN, SYLVAIN. 1996. *Quelques éléments d'histoire forestière et généralités sur la forêt en France et dans le monde*. CFPPA/CFAA de Châteaufarine. <https://www.foretprimaire-francishalle.org/s-informer/memoire-des-forets-2/>.
- GRANIER, A. 1985. « Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres ». *Annales des sciences forestières* 42 (2): 193-200.
- GRANIER, A. et COCHARD, H. 2025. « Chapitre II.7.: L'architecture hydraulique, la cavitation et l'embolie des plantes ». *Plantes et eaux*. <https://plantes-et-eau.fr/documentation/etats-et-transferts-hydriques-dans-et-a-travers-la-plante/24-l->

architecture-hydraulique-la-cavitation-et-l-embolie-des-plantes/58-l-architecture-hydraulique-la-cavitation-et-l-embolie-des-plantes.

- HACKE, U., et J.J. SAUTER. 1995. « Vulnerability of xylem to embolism in relation to leaf water potential and stomatal conductance in *Fagus sylvatica* f. *purpurea* and *Populus balsamifera* ». *Journal of Experimental Botany* 46 (9): 1177-83.
<https://doi.org/10.1093/jxb/46.9.1177>.
- HOSSAIN, M. A., et M. FUJITA. 2010. « Evidence for a Role of Exogenous Glycinebetaine and Proline in Antioxidant Defense and Methylglyoxal Detoxification Systems in Mung Bean Seedlings under Salt Stress ». *Physiology and Molecular Biology of Plants* 16 (1): 19-29. <https://doi.org/10.1007/s12298-010-0003-0>.
- HOSSAIN, M. A., S. H. WANI, S. BHATTACHARJEE, D. J. BURRITT, et L-S. P. TRAN, éd. 2016. *Drought Stress Tolerance in Plants, Vol 1*. Springer International Publishing.
<https://doi.org/10.1007/978-3-319-28899-4>.
- HOUSTON DURRANT, T., DE RIGO, D., et CAUDULLO, G. 2016. « *Fagus Sylvatica* in Europe: Distribution, Habitat, Usage and Threats. » European Atlas of Forest Tree Species. Publications Office of the European Union, Luxembourg, pp. e01493b+.
<https://forest.jrc.ec.europa.eu/en/european-atlas/atlas-data-and-metadata/>.
- HOUT INFO BOIS. 2006. « Fiche descriptive du Hêtre ». *la revue architrave*, n° 155.
- HOUT INFO BOIS. s. d. *Les services de la forêt*. Consulté le 3 septembre 2025.
<https://www.houtinfo Bois.be/la-foret-et-le-bois/la-gestion-durable-des-forets/services-ecosystemiques/>.
- IFV OCCITANIE. s. d. *Mesure du potentiel hydrique foliaire de base*. Consulté le 4 décembre 2025. <https://www.vignevin-occitanie.com/fiches-pratiques/mesure-du-potentiel-hydrique-foliaire-de-base/>.
- INRAE. 2020. « Qu'est-ce que la sécheresse ? » INRAE. <https://www.inrae.fr/actualites/quest-ce-que-secheresse>.
- IPCC. 2023. *Summary for Policymakers. In: Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, H. Lee and J. Romero (Eds.)] IPCC, Geneva, Switzerland, Pp. 1-34*. First. Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). <https://doi.org/10.59327/IPCC/AR6-9789291691647>.
- JAFARNIA, S., M. AKBARINIA, B. Hosseinpour, S. a. M. Modarres Sanavi, et S. A. Salami. 2018. « Effect of Drought Stress on Some Growth, Morphological, Physiological, and Biochemical Parameters of Two Different Populations of *Quercus Brantii* ». *Ecophysiology. iForest - Biogeosciences and Forestry* 11 (2): 212. World.
<https://doi.org/10.3832/for2496-010>.

- JOHANN, E. 2004. « Forest History in Europe ». In *Biological Resources and Migration*, édité par Dietrich Werner. Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-662-06083-4_7.
- JONES, M.M., TURNER, N.C., et OSMOND, C.B. 1981. « Mechanisms of drought resistance. In : The physiology and biochemistry of drought resistance in plants. » In *The physiology and biochemistry of drought resistance in plants.*, L.G. Palegg, D. Aspinall. Academic Press.
- KEBERT, Marko, Vanja VUKSANOVIC, Jacqueline STEFELS, et al. 2022. « Species-Level Differences in Osmoprotectants and Antioxidants Contribute to Stress Tolerance of *Quercus Robur* L., and *Q. Cerris* L. Seedlings under Water Deficit and High Temperatures ». *Plants* 11 (13): 13. <https://doi.org/10.3390/plants11131744>.
- Köcher, Paul, Tobias Gebauer, Viviana Horna, et Christoph Leuschner. 2009. « Leaf Water Status and Stem Xylem Flux in Relation to Soil Drought in Five Temperate Broad-Leaved Tree Species with Contrasting Water Use Strategies ». *Annals of Forest Science* 66 (1): 101-101. <https://doi.org/10.1051/forest/2008076>.
- KOIDE, ROBERT, ROBICHAUX, MORSE, et SMITH. 2000. « Chapter 9: Plant Water Status, Hydraulic Resistance and Capacitance ». In *Plant Physiological Ecology: Field Methods and Instrumentation*, édité par Robert W. Pearcy, James R. Ehleringer, Harold A. Mooney, et Philip W. Rundel. Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-94-010-9013-1>.
- KOYRO, H-W., P. HAMAD, et N. Geissler. 2012. « Abiotic Stress Responses in Plants: An Overview ». In *Environmental Adaptations and Stress Tolerance of Plants in the Era of Climate Change*, édité par Parvaiz Ahmad et M.N.V. Prasad. Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-0815-4_1.
- LEUSCHNER, C. 2020. « Drought response of European beech (*Fagus sylvatica* L.)—A review ». *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 47 (décembre): 125576. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2020.125576>.
- LEUSCHNER, C., et J. HOMEIER. 2022. « Global Forest Biodiversity: Current State, Trends, and Threats ». In *Progress in Botany Vol. 83*, édité par Ulrich Lüttge, Francisco M. Cánovas, María-Carmen Risueño, Christoph Leuschner, et Hans Pretzsch, vol. 83. Progress in Botany. Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/124_2022_58.
- Leuschner, Ch, K Backes, D Hertel, et al. 2001. « Réponses à la sécheresse au niveau des feuilles, des tiges et des racines chez des arbres concurrents de l'espèce * *Fagus sylvatica* * L. et * *Quercus petraea* * (Matt.) Liebl. lors d'années sèches et humides. » *Forest Ecology and Management* 149 (1): 33-46. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00543-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00543-0).
- Leuschner, Christoph. 2020. « Drought response of European beech (*Fagus sylvatica* L.)—A review ». *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 47 (décembre): 125576. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2020.125576>.

- LEUSCHNER, Christoph, Paul Wedde, et Torben Lübbe. 2019. « The Relation between Pressure–Volume Curve Traits and Stomatal Regulation of Water Potential in Five Temperate Broadleaf Tree Species ». *Annals of Forest Science* 76 (2): 60. <https://doi.org/10.1007/s13595-019-0838-7>.
- MARIGO, G., et J.P. PELTIER. 1996. « Analysis of the diurnal change in osmotic potential in leaves of *Fraxinus excelsior* L. » *Journal of Experimental Botany* 47 (299): 763-69.
- MARTINEZ-VILALTA, J., L. S. SANTIAGO, R. POYATOS, et al. 2021. « Towards a Statistically Robust Determination of Minimum Water Potential and Hydraulic Risk in Plants ». *New Phytologist* 232 (1): 404-17. <https://doi.org/10.1111/nph.17571>.
- MEADOWS, D.H., MEADOWS, D.L., RANDER, J., et BEHRENS III, W.W. 1972. *The Limits to Growth. A Report for the Club of Rome's Project on the Predicament of Mankind*. Potomac Associates Book. Édité par Club of Rome. Universe Books.
- MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT. 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Press.
- Nguyen, Quynh Ngoc, Andrea Polle, et Rodica Pena. 2017. « Intraspecific Variations in Drought Response and Fitness Traits of Beech (*Fagus Sylvatica* L.) Seedlings from Three Provenances Differing in Annual Precipitation ». *Trees* 31 (4): 1215-25. <https://doi.org/10.1007/s00468-017-1539-1>.
- NIINEMETS, U. 2010. « A Review of Light Interception in Plant Stands from Leaf to Canopy in Different Plant Functional Types and in Species with Varying Shade Tolerance ». *Ecological Research* 25 (4): 693-714. <https://doi.org/10.1007/s11284-010-0712-4>.
- ONF. 2023. « De l'eau à la sève ». Office national des forêts, mars 20. <https://www.onf.fr/vivre-la-foret/+1b29::de-leau-la-seve-le-monde-des-grands-vegetaux.html>.
- ONU. s. d. « Objectifs de développement durable ». Consulté le 12 septembre 2025. <https://www.un.org/sustainabledevelopment/fr/objectifs-de-developpement-durable/>.
- OUR WORLD IN DATA. 2025. « "Data Page: Population", part of the following publication: Hannah Ritchie, Lucas Rodés-Guirao, Edouard Mathieu, Marcel Gerber, Esteban Ortiz-Ospina, Joe Hasell, and Max Roser (2023) - "Population Growth". Data adapted from PBL Netherlands Environmental Assessment Agency, Gapminder, United Nations. » <https://ourworldindata.org/grapher/population>.
- PARLEMENT EUROPEEN. 1996. « L'Europe et la Forêt - Section IV.2.2: Une perception des fonctions de la forêt et de leurs interactions différentes selon les époques et les pays ». https://www.europarl.europa.eu/workingpapers/agri/s4-2-2_fr.htm#l4-11.
- PATAKAS, A, N NIKOLAOU, E Zioziou, K Radoglou, et B Noitsakis. 2002. « The role of organic solute and ion accumulation in osmotic adjustment in drought-stressed grapevines ». *Plant Science* 163 (2): 361-67. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(02\)00140-1](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(02)00140-1).

- PATONNIER, M.P., J.P. PELTIER, et G. MARIGO. 1999. « Drought-induced increase in xylem malate and mannitol concentrations and closure of *Fraxinus excelsior* L. stomata ». *Journal of Experimental Botany* 50 (336): 1223-29.
- PERONNET M. et ROY L. 2013. « Chapitre 4: L'évolution démographique au XVI^e siècle. » In *Le XVI^e siècle (1492-1620*, Ed. révisée. HU histoire. Hachette supérieur.
- PETIT, R. J., I. AGUINAGALDE, JL. DE BEAULIEU, et al. 2003. « Glacial Refugia: Hotspots But Not Melting Pots of Genetic Diversity ». *Science* 300 (5625): 1563-65.
<https://doi.org/10.1126/science.1083264>.
- PFLUG, Ellen E., Nina BUCHMAN, Rolf T. W. SIEGWOLF, Marcus Schaub, Andreas Rigling, et Matthias Arend. 2018. « Resilient Leaf Physiological Response of European Beech (*Fagus Sylvatica* L.) to Summer Drought and Drought Release ». *Frontiers in Plant Science* 9 (février). <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00187>.
- Pietig, Katrin, Martyna Kotowska, Heinz Coners, Roger Mundry, et Christoph Leuschner. 2026. « Deep rooting revisited: Comparing the rooting patterns of European beech, Sessile oak, Scots pine, and Douglas fir in sandy soil to 3.8 m depth ». *Forest Ecology and Management* 600 (janvier): 123288. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2025.123288>.
- PSIDOVA, E., G. JAMNICKA, et L. DITMAROVA. 2012. « A preliminary study on physiological changes of Central European beech provenances in response to progressive drought stress ». *Institute of Forest Ecology of the Slovak Academy of Sciences, Folia Oecologica* 39 (1). chrome-extension://efaidnbmnnnibpcajpcgclefindmkaj/https://ife.sk/wp-content/uploads/2016/10/psidova_web.pdf.
- REGE +. s. d. *Expérience de limitation des pluies*. Consulté le 29 avril 2025.
<https://www.regeplus.be/fr/data-sets/rainfall-limitation-experiment/>.
- REWALD, B. 2008. « Impact of climate change-induced drought on tree root hydraulic properties and competition belowground ». Niedersächsische Staats-und Universitätsbibliothek Göttingen.
https://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Impact%20of%20Climate%20Change-Induced%20Drought%20on%20Tree%20Root%20Hydraulic%20Properties%20and%20Competition%20Belowground&publication_year=2008&author=B.%20Rewald#d=gs_cit&t=1767710802655&u=%2Fscholar%3Fq%3Dinfo%3Ac4zLY6iWt68J%3Ascholar.google.com%2F%26output%3Dcite%26scirp%3D0%26hl%3Dfr.
- ROBERTS, J., et P. T. W. ROSIER. 1994. « Comparative estimates of transpiration of ash and beech forest at a chalk site in southern Britain ». *Journal of Hydrology* 162 (3): 229-45.
[https://doi.org/10.1016/0022-1694\(94\)90229-1](https://doi.org/10.1016/0022-1694(94)90229-1).
- Schipka, Florian. 2003. « Blattwasserzustand und Wasserumsatz von vier Buchenwäldern entlang eines Niederschlagsgradienten in Mitteldeutschland ». doctoralThesis.
<https://doi.org/10.53846/goediss-3668>.

- THIEC, Didier Le, M. DIXON, et J. P. Garrec. 1995. « Distribution and Variations of Potassium and Calcium in Different Cross Sections of *Picea Abies* (L) Karst Needles and *Fagus Sylvatica* (L) Leaves Exposed to Ozone and Mild Water Stress ». *Annales Des Sciences Forestières* 52 (5): 411. <https://doi.org/10.1051/forest:19950502>.
- Tognetti, Roberto, Marco Michelozzi, et Marco Borghetti. 1994. « Response to light of shade-grown beech seedlings subjected to different watering regimes ». *Tree Physiology* 14 (7-8-9): 751-58. <https://doi.org/10.1093/treephys/14.7-8-9.751>.
- TOMASELLA, Martina, Barbara Beikircher, Karl-Heinz Häberle, et al. 2018. « Acclimation of branch and leaf hydraulics in adult *Fagus sylvatica* and *Picea abies* in a forest through-fall exclusion experiment ». *Tree Physiology* 38 (2): 198-211. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx140>.
- UN. 2006. « Text of the Convention, Article 2. Use of Terms ». UN Environment Programme, Secretariat of the Convention on Biological Diversity, novembre 2. <https://www.cbd.int/convention/articles?a=cbd-02>.
- Walthert, Lorenz, Andrea Ganthaler, Stefan Mayr, et al. 2021. « From the comfort zone to crown dieback: Sequence of physiological stress thresholds in mature European beech trees across progressive drought ». *Science of The Total Environment* 753 (janvier): 141792. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141792>.
- Yemm, E. W., et A. J. Willis. 1954. « The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone ». *Biochemical Journal* 57 (3): 508-14. <https://doi.org/10.1042/bj0570508>.
- ZAPATER, M. 2009. « Diversité fonctionnelle de la réponse à la sécheresse édaphique d'espèces feuillues en peuplement mélangé : Approches écophysiological et isotopique ». Université Henri Poincaré - Nancy 1. https://www.researchgate.net/publication/324491786_Diversite_fonctionnelle_de_la_reponse_a_la_secheresse_edaphique_d'especes_feuillues_en_peuplement_melange_Approches_ecophysiological_et_isotopique.

8 Annexes

8.1 Annexe 1 : Résultats bruts et tests statistiques

8.1.1 Potentiel hydrique foliaire

Tableau 5 : Résumé des moyennes et écarts-types des données de potentiel foliaire

Site	Age de arbres	Date d'échantillonnage	Saison	Moyenne du Potentiel hydrique foliaire (Mpa)	Ecart-type	Nombre de répétitions
Lauzelle	8-10 ans	11-06-25	Printemps	-0,0569	0,301	4
		13-08-25	Eté	-1,26	0,0829	4
		31-10-25	Automne	-1,17	0,0764	3
Vielsalm	~110 ans	19-06-25	Printemps	-1,61	0,229	4
		29-08-25	Eté	-1,73	0,327	4
		10-10-25	Automne	-0,825	0,33	5

Tableau 6 : ANOVA sur le modèle linéaire du potentiel hydrique foliaire (Ψ).
Signification de la significativité : 0 '***', 0,001 '**', 0,01 '*', 0,05 '.', 0,1'', 1

ANOVA Ψ foliaire						
	Degré de liberté (Df)	Somme des carrés	Carré moyen	F-valeur	P-valeur	Significativité
Ψ_m	1	0,27578	0,27578	4,0774	5,86E-02	.
Age	1	1,34362	1,34362	19,8655	3,05E-04	***
Saison	2	0,6299	0,31495	4,6566	0,023448	*
Ψ_m : Age	1	1,84533	1,84533	27,2832	5,74E-05	***
Résidus	18	1,21745	0,06764			

8.1.2 Potentiel osmotique

Tableau 8 : ANOVA sur le modèle logarithmique du potentiel osmotique foliaire (Ψ_s).
Signification de la significativité : 0 '***', 0,001 '**', 0,01 '*', 0,05 '.', 0,1'', 1

ANOVA Ψ_s foliaire						
	Degré de liberté (Df)	Somme des carrés	Carré moyen	F-valeur	P-valeur	Significativité
Ψ_m	1	0,41904	0,41904	46,6994	7,27E-08	***
Age	1	0,59039	0,59039	65,795	1,85E-09	***
Saison	2	0,14674	0,07337	8,1765	0,001261	**
Ψ_m : Age	1	0,22868	0,22868	25,4849	1,49E-05	***
Résidus	34	0,30509	0,00897			

Tableau 8 : ANOVA sur le modèle logarithmique du potentiel osmotique racinaire (Ψ_s).
Signification de la significativité : 0 '***', 0,001 '**', 0,01 '*', 0,05 '.', 0,1'', 1

ANOVA Ψ_s racinaire						
	Degré de liberté (Df)	Somme des carrés	Carré moyen	F-valeur	P-valeur	Significativité
Ψ_m	1	1,14962	1,14962	17,0432	2,07E-04	***
Age	1	0,01937	0,01937	0,2872	5,95E-01	
Saison	2	1,4782	1,4782	10,9572	0,000192	***
Ψ_m : Age	1	0,00301	0,00301	0,0447	8,34E-01	
Résidus	36	2,42832	0,06745			

8.1.3 Concentrations en osmolytes

Tableau 9: Tests ANOVA des concentrations en osmolytes

ANOVA - Sucres solubles (log)					
Source de variation	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F	p-valeur
Type	1	2,27441	2,27441	36,6349	<0,0001
Saison	2	0,46027	0,23014	3,7069	0,0389
Site	1	1,49135	1,49135	24,0218	<0,0001
Type:Saison	2	0,30657	0,15329	2,469	0,1051
Type:Site	1	0,07792	0,07792	1,2552	0,2732
Saison:Site	1	1,18538	1,18538	19,0935	0,0002
Type:Saison:Site	1	0,00365	0,00365	0,0588	0,8104
Résidus	25	1,55208	0,06208		

ANOVA - Sodium (log)					
Source de variation	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F	p-valeur
Type	1	2,3895	2,3895	13,0008	0,0017
Saison	1	0,3924	0,3924	2,1349	0,1588
Site	1	17,182	17,182	93,4828	<0,0001
Type:Saison	1	4,6767	4,6767	25,4447	<0,0001
Type:Site	1	0,6199	0,6199	3,3729	0,0805
Saison:Site	1	0,2814	0,2814	1,5308	0,2297
Type:Saison:Site	1	0,4706	0,4706	2,5604	0,1245
Résidus	21	3,8598	0,1838		

ANOVA - Potassium					
Source de	ddl	Somme des	Carré moyen	F	p-valeur
Type	1	0,052949	0,052949	27,1777	<0,0001
Saison	1	0,009843	0,009843	5,0522	0,0355
Site	1	0,000932	0,000932	0,4785	0,4967
Type:Saison	1	0,001132	0,001132	0,5809	0,4544
Type:Site	1	0,000011	0,000011	0,0055	0,9416
Saison:Site	1	0,000126	0,000126	0,0647	0,8017
Type:Saison:Site	1	0,000982	0,000982	0,5043	0,4854
Résidus	21	0,040913	0,001948		

ANOVA - Protine					
Source de variation	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F	p-valeur
Type	1	0,00876	0,00876	0,2502	0,6219
Saison	2	0,061	0,0305	0,8715	0,4323
Site	1	0,0048	0,0048	0,1372	0,7146
Type:Saison	2	0,34029	0,17014	4,8612	0,0179
Type:Site	1	0,06413	0,06413	1,8323	0,1896
Saison:Site	1	0,07539	0,07539	2,154	0,1564
Type:Saison:Site	1	0,066	0,066	1,8858	0,1835
Résidus	22	0,77	0,035		

ANOVA - Calcium (log)					
Source de variation	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F	p-valeur
Type	1	38,542	38,542	113,0076	<0,0001
Saison	1	0,594	0,594	1,7423	0,2011
Site	1	18,756	18,756	54,9927	<0,0001
Type:Saison	1	0,646	0,646	1,8929	0,1834
Type:Site	1	7,434	7,434	21,7961	0,0001
Saison:Site	1	0,021	0,021	0,0625	0,8051
Type:Saison:Site	1	0,001	0,001	0,0033	0,9545
Résidus	21	7,162	0,341		

ANOVA - Magnésium					
Source de	ddl	Somme des	Carré moyen	F	p-valeur
Type	1	0,0021753	0,0021753	13,5847	0,0014
Saison	1	0,0009321	0,0009321	5,8212	0,0251
Site	1	0,0104389	0,0104389	65,1925	<0,0001
Type:Saison	1	0,000091	0,000091	0,5684	0,4593
Type:Site	1	0,0024131	0,0024131	15,0699	0,0009
Saison:Site	1	0,0000261	0,0000261	0,1628	0,6907
Type:Saison:Site	1	0,0000139	0,0000139	0,0868	0,7712
Résidus	21	0,0033626	0,0001601		

Tableau 10 : Tableaux récapitulatifs des comparaisons post-hoc (tukey) sur les concentrations en osmolytes dans les feuilles et dans les racines, à Lauzelle et à Vielsalm, aux différentes périodes d'échantillonnage.

Sucres solubles (transformation log)			
Contraste	Estimation	Erreur	Valeur p
Feuille Vielsalm Printemps - Racine Vielsalm Printemps	0,8398	0,1762	0,0023
Feuille Vielsalm Printemps - Feuille Lauzelle Été	0,2776	0,1762	0,8473
Feuille Vielsalm Printemps - Racine Lauzelle Été	0,7058	0,1762	0,0145
Feuille Vielsalm Printemps - Feuille Vielsalm Été	-0,5879	0,2158	0,2171
Feuille Vielsalm Printemps - Racine Vielsalm Été	-0,2749	0,1903	0,9009
Feuille Vielsalm Printemps - Feuille Lauzelle Automne	-0,1208	0,1903	0,9997
Feuille Vielsalm Printemps - Racine Lauzelle Automne	0,5302	0,1903	0,1947
Racine Vielsalm Printemps - Feuille Lauzelle Été	-0,5622	0,1762	0,0891
Racine Vielsalm Printemps - Racine Lauzelle Été	-0,134	0,1762	0,9986
Racine Vielsalm Printemps - Feuille Vielsalm Été	-1,4277	0,2158	<0,0001
Racine Vielsalm Printemps - Racine Vielsalm Été	-1,1147	0,1903	0,0002
Racine Vielsalm Printemps - Feuille Lauzelle Automne	-0,9606	0,1903	0,0011
Racine Vielsalm Printemps - Racine Lauzelle Automne	-0,3096	0,1903	0,8231
Feuille Lauzelle Été - Racine Lauzelle Été	0,4282	0,1762	0,3505
Feuille Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Été	-0,8656	0,2158	0,0143
Feuille Lauzelle Été - Racine Vielsalm Été	-0,5525	0,1903	0,1569
Feuille Lauzelle Été - Feuille Lauzelle Automne	-0,3984	0,1903	0,5477
Feuille Lauzelle Été - Racine Lauzelle Automne	0,2526	0,1903	0,9375
Feuille Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Automne	-0,3543	0,1762	0,5999
Feuille Lauzelle Été - Racine Vielsalm Automne	0,0861	0,1762	1
Racine Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Été	-1,2938	0,2158	0,0001
Racine Lauzelle Été - Racine Vielsalm Été	-0,9807	0,1903	0,0009
Racine Lauzelle Été - Feuille Lauzelle Automne	-0,8266	0,1903	0,0065
Racine Lauzelle Été - Racine Lauzelle Automne	-0,1756	0,1903	0,9941
Racine Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Automne	-0,7825	0,1762	0,0051
Racine Lauzelle Été - Racine Vielsalm Automne	-0,3421	0,1762	0,6432
Feuille Vielsalm Été - Racine Vielsalm Été	0,3131	0,2275	0,9234
Feuille Vielsalm Été - Feuille Lauzelle Automne	0,4671	0,2275	0,5728
Feuille Vielsalm Été - Racine Lauzelle Automne	1,1181	0,2275	0,0016
Feuille Vielsalm Été - Feuille Vielsalm Automne	0,5113	0,2158	0,3832
Feuille Vielsalm Été - Racine Vielsalm Automne	0,9517	0,2158	0,0055
Racine Vielsalm Été - Feuille Lauzelle Automne	0,1541	0,2034	0,9986
Racine Vielsalm Été - Racine Lauzelle Automne	0,8051	0,2034	0,0162
Racine Vielsalm Été - Feuille Vielsalm Automne	0,1983	0,1903	0,9862
Racine Vielsalm Été - Racine Vielsalm Automne	0,6386	0,1903	0,063
Feuille Lauzelle Automne - Racine Lauzelle Automne	0,651	0,2034	0,0874
Feuille Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Automne	0,0442	0,1903	1
Feuille Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Automne	0,4845	0,1903	0,293
Racine Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Automne	-0,6068	0,1903	0,0894
Racine Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Automne	-0,1665	0,1903	0,996
Feuille Vielsalm Automne - Racine Vielsalm Automne	0,4403	0,1762	0,3155

Proline (sans transformation)

Contraste	Estimation	Erreur	Valeur p
Feuille Vielsalm Printemps - Racine Vielsalm Printemps	-0,3926	0,1429	0,2149
Feuille Vielsalm Printemps - Feuille Lauzelle Été	-0,138	0,1429	0,9915
Feuille Vielsalm Printemps - Racine Lauzelle Été	-0,0021	0,1429	1
Feuille Vielsalm Printemps - Feuille Vielsalm Été	-0,0234	0,1708	1
Feuille Vielsalm Printemps - Racine Vielsalm Été	-0,2673	0,1528	0,7571
Feuille Vielsalm Printemps - Feuille Lauzelle Automne	-0,2816	0,1528	0,703
Feuille Vielsalm Printemps - Racine Lauzelle Automne	-0,1444	0,1708	0,9967
Racine Vielsalm Printemps - Feuille Lauzelle Été	0,2546	0,1323	0,654
Racine Vielsalm Printemps - Racine Lauzelle Été	0,3905	0,1323	0,1495
Racine Vielsalm Printemps - Feuille Vielsalm Été	0,3692	0,162	0,4385
Racine Vielsalm Printemps - Racine Vielsalm Été	0,1253	0,1429	0,9957
Racine Vielsalm Printemps - Feuille Lauzelle Automne	0,111	0,1429	0,9983
Racine Vielsalm Printemps - Racine Lauzelle Automne	0,2482	0,162	0,8651
Racine Vielsalm Printemps - Feuille Vielsalm Automne	0,2465	0,1323	0,6912
Racine Vielsalm Printemps - Racine Vielsalm Automne	0,43	0,1429	0,1343
Feuille Lauzelle Été - Racine Lauzelle Été	0,1358	0,1323	0,987
Feuille Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Été	0,1146	0,162	0,9992
Feuille Lauzelle Été - Racine Vielsalm Été	-0,1293	0,1429	0,9946
Feuille Lauzelle Été - Feuille Lauzelle Automne	-0,1437	0,1429	0,9888
Feuille Lauzelle Été - Racine Lauzelle Automne	-0,0064	0,162	1
Feuille Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Automne	-0,0081	0,1323	1
Feuille Lauzelle Été - Racine Vielsalm Automne	0,1754	0,1429	0,9594
Racine Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Été	-0,0213	0,162	1
Racine Lauzelle Été - Racine Vielsalm Été	-0,2652	0,1429	0,6957
Racine Lauzelle Été - Feuille Lauzelle Automne	-0,2795	0,1429	0,6347
Racine Lauzelle Été - Racine Lauzelle Automne	-0,1423	0,162	0,9957
Racine Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Automne	-0,144	0,1323	0,9809
Racine Lauzelle Été - Racine Vielsalm Automne	0,0395	0,1429	1
Feuille Vielsalm Été - Racine Vielsalm Été	-0,2439	0,1708	0,9052
Feuille Vielsalm Été - Feuille Lauzelle Automne	-0,2582	0,1708	0,8734
Feuille Vielsalm Été - Racine Lauzelle Automne	-0,121	0,1871	0,9996
Feuille Vielsalm Été - Feuille Vielsalm Automne	-0,1227	0,162	0,9986
Feuille Vielsalm Été - Racine Vielsalm Automne	0,0608	0,1708	1
Racine Vielsalm Été - Feuille Lauzelle Automne	-0,0143	0,1528	1
Racine Vielsalm Été - Racine Lauzelle Automne	0,1229	0,1708	0,999
Racine Vielsalm Été - Feuille Vielsalm Automne	0,1212	0,1429	0,9966
Racine Vielsalm Été - Racine Vielsalm Automne	0,3047	0,1528	0,6107
Feuille Lauzelle Automne - Racine Lauzelle Automne	0,1372	0,1708	0,9978
Feuille Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Automne	0,1355	0,1429	0,9925
Feuille Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Automne	0,3191	0,1528	0,5526
Racine Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Automne	-0,0017	0,162	1
Racine Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Automne	0,1818	0,1708	0,9835
Feuille Vielsalm Automne - Racine Vielsalm Automne	0,1835	0,1429	0,9471

Sodium (transformation log)			
Contraste	Estimation	Erreur	Valeur p
Feuille Lauzelle Été - Racine Lauzelle Été	-1,8002	0,3031	0,0002
Feuille Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Été	1,1927	0,3031	0,0144
Feuille Lauzelle Été - Racine Vielsalm Été	0,4929	0,3274	0,7964
Feuille Lauzelle Été - Feuille Lauzelle Automne	-0,7398	0,3274	0,359
Feuille Lauzelle Été - Racine Lauzelle Automne	-0,4758	0,3274	0,8225
Feuille Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Automne	0,5507	0,3031	0,6165
Feuille Lauzelle Été - Racine Vielsalm Automne	0,8862	0,3031	0,1176
Racine Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Été	2,9929	0,3031	<0,0001
Racine Lauzelle Été - Racine Vielsalm Été	2,2931	0,3274	<0,0001
Racine Lauzelle Été - Feuille Lauzelle Automne	1,0604	0,3274	0,0634
Racine Lauzelle Été - Racine Lauzelle Automne	1,3244	0,3274	0,0112
Racine Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Automne	2,351	0,3031	<0,0001
Racine Lauzelle Été - Racine Vielsalm Automne	2,6864	0,3031	<0,0001
Feuille Vielsalm Été - Racine Vielsalm Été	-0,6998	0,3274	0,4248
Feuille Vielsalm Été - Feuille Lauzelle Automne	-1,9325	0,3274	0,0002
Feuille Vielsalm Été - Racine Lauzelle Automne	-1,6685	0,3274	0,001
Feuille Vielsalm Été - Feuille Vielsalm Automne	-0,6419	0,3031	0,4359
Feuille Vielsalm Été - Racine Vielsalm Automne	-0,3065	0,3031	0,9675
Racine Vielsalm Été - Feuille Lauzelle Automne	-1,2327	0,35	0,0352
Racine Vielsalm Été - Racine Lauzelle Automne	-0,9687	0,35	0,1569
Racine Vielsalm Été - Feuille Vielsalm Automne	0,0579	0,3274	1
Racine Vielsalm Été - Racine Vielsalm Automne	0,3933	0,3274	0,9227
Feuille Lauzelle Automne - Racine Lauzelle Automne	0,264	0,35	0,9938
Feuille Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Automne	1,2906	0,3274	0,0141
Feuille Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Automne	1,626	0,3274	0,0014
Racine Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Automne	1,0265	0,3274	0,078
Racine Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Automne	1,3619	0,3274	0,0087
Feuille Vielsalm Automne - Racine Vielsalm Automne	0,3355	0,3031	0,9482

Potassium (sans transformation)			
Comparaison	Estimation	Erreur standard	p-valeur
Feuille Lauzelle Été - Racine Lauzelle Été	0,0376521	0,008948	0,0078
Feuille Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Été	0,0565151	0,008948	<0,0001
Feuille Lauzelle Été - Racine Vielsalm Été	0,0602171	0,009665	<0,0001
Feuille Lauzelle Été - Feuille Lauzelle Automne	0,0100751	0,009665	0,9618
Feuille Lauzelle Été - Racine Lauzelle Automne	0,0473714	0,009665	0,0016
Feuille Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Automne	0,0654557	0,008948	<0,0001
Feuille Lauzelle Été - Racine Vielsalm Automne	0,06321	0,008948	<0,0001
Racine Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Été	0,018863	0,008948	0,4413
Racine Lauzelle Été - Racine Vielsalm Été	0,022565	0,009665	0,3215
Racine Lauzelle Été - Feuille Lauzelle Automne	-0,027577	0,009665	0,1341
Racine Lauzelle Été - Racine Lauzelle Automne	0,0097193	0,009665	0,9684
Racine Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Automne	0,0278036	0,008948	0,0824
Racine Lauzelle Été - Racine Vielsalm Automne	0,0255579	0,008948	0,1334
Feuille Vielsalm Été - Racine Vielsalm Été	0,003702	0,009665	0,9999
Feuille Vielsalm Été - Feuille Lauzelle Automne	-0,04644	0,009665	0,002
Feuille Vielsalm Été - Racine Lauzelle Automne	-0,0091437	0,009665	0,9773
Feuille Vielsalm Été - Feuille Vielsalm Automne	0,0089406	0,008948	0,9695
Feuille Vielsalm Été - Racine Vielsalm Automne	0,006695	0,008948	0,9941
Racine Vielsalm Été - Feuille Lauzelle Automne	-0,050142	0,010332	0,0018
Racine Vielsalm Été - Racine Lauzelle Automne	-0,0128457	0,010332	0,9092
Racine Vielsalm Été - Feuille Vielsalm Automne	0,0052387	0,009665	0,9992
Racine Vielsalm Été - Racine Vielsalm Automne	0,0029929	0,009665	1
Feuille Lauzelle Automne - Racine Lauzelle Automne	0,0372962	0,010332	0,0292
Feuille Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Automne	0,0553806	0,009665	0,0002
Feuille Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Automne	0,0531348	0,009665	0,0004
Racine Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Automne	0,0180844	0,009665	0,5831
Racine Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Automne	0,0158386	0,009665	0,7232
Feuille Vielsalm Automne - Racine Vielsalm Automne	-0,0022457	0,008948	1

Calcium (transformation log)			
Contraste	Estimation	Erreur	Valeur p
Feuille Lauzelle Été - Racine Lauzelle Été	3,003	0,413	<0,0001
Feuille Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Été	2,628	0,413	<0,0001
Feuille Lauzelle Été - Racine Vielsalm Été	3,6176	0,446	<0,0001
Feuille Lauzelle Été - Feuille Lauzelle Automne	-0,1976	0,446	0,9998
Feuille Lauzelle Été - Racine Lauzelle Automne	3,6474	0,446	<0,0001
Feuille Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Automne	2,3454	0,413	0,0003
Feuille Lauzelle Été - Racine Vielsalm Automne	4,1264	0,413	<0,0001
Racine Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Été	-0,3751	0,413	0,9819
Racine Lauzelle Été - Racine Vielsalm Été	0,6146	0,446	0,8572
Racine Lauzelle Été - Feuille Lauzelle Automne	-3,2006	0,446	<0,0001
Racine Lauzelle Été - Racine Lauzelle Automne	0,6444	0,446	0,8266
Racine Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Automne	-0,6576	0,413	0,7495
Racine Lauzelle Été - Racine Vielsalm Automne	1,1233	0,413	0,1707
Feuille Vielsalm Été - Racine Vielsalm Été	0,9897	0,446	0,3802
Feuille Vielsalm Été - Feuille Lauzelle Automne	-2,8255	0,446	<0,0001
Feuille Vielsalm Été - Racine Lauzelle Automne	1,0194	0,446	0,3457
Feuille Vielsalm Été - Feuille Vielsalm Automne	-0,2826	0,413	0,9966
Feuille Vielsalm Été - Racine Vielsalm Automne	1,4984	0,413	0,028
Racine Vielsalm Été - Feuille Lauzelle Automne	-3,8152	0,4768	<0,0001
Racine Vielsalm Été - Racine Lauzelle Automne	0,0298	0,4768	1
Racine Vielsalm Été - Feuille Vielsalm Automne	-1,2722	0,446	0,1344
Racine Vielsalm Été - Racine Vielsalm Automne	0,5088	0,446	0,9398
Feuille Lauzelle Automne - Racine Lauzelle Automne	3,8449	0,4768	<0,0001
Feuille Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Automne	2,5429	0,446	0,0003
Feuille Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Automne	4,3239	0,446	<0,0001
Racine Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Automne	-1,302	0,446	0,1186
Racine Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Automne	0,479	0,446	0,9555
Feuille Vielsalm Automne - Racine Vielsalm Automne	1,781	0,413	0,0062

Magnésium (sans transformation)			
Contraste	Estimation	Erreur	Valeur p
Feuille Lauzelle Été - Racine Lauzelle Été	0,0377	0,0089	0,0078
Feuille Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Été	0,0565	0,0089	<0,0001
Feuille Lauzelle Été - Racine Vielsalm Été	0,0602	0,0097	<0,0001
Feuille Lauzelle Été - Feuille Lauzelle Automne	0,0101	0,0097	0,9618
Feuille Lauzelle Été - Racine Lauzelle Automne	0,0474	0,0097	0,0016
Feuille Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Automne	0,0655	0,0089	<0,0001
Feuille Lauzelle Été - Racine Vielsalm Automne	0,0632	0,0089	<0,0001
Racine Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Été	0,0189	0,0089	0,4413
Racine Lauzelle Été - Racine Vielsalm Été	0,0226	0,0097	0,3215
Racine Lauzelle Été - Feuille Lauzelle Automne	-0,0276	0,0097	0,1341
Racine Lauzelle Été - Racine Lauzelle Automne	0,0097	0,0097	0,9684
Racine Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Automne	0,0278	0,0089	0,0824
Racine Lauzelle Été - Racine Vielsalm Automne	0,0256	0,0089	0,1334
Feuille Vielsalm Été - Racine Vielsalm Été	0,0037	0,0097	0,9999
Feuille Vielsalm Été - Feuille Lauzelle Automne	-0,0464	0,0097	0,002
Feuille Vielsalm Été - Racine Lauzelle Automne	-0,0091	0,0097	0,9773
Feuille Vielsalm Été - Feuille Vielsalm Automne	0,0089	0,0089	0,9695
Feuille Vielsalm Été - Racine Vielsalm Automne	0,0067	0,0089	0,9941
Racine Vielsalm Été - Feuille Lauzelle Automne	-0,0501	0,0103	0,0018
Racine Vielsalm Été - Racine Lauzelle Automne	-0,0128	0,0103	0,9092
Racine Vielsalm Été - Feuille Vielsalm Automne	0,0052	0,0097	0,9992
Racine Vielsalm Été - Racine Vielsalm Automne	0,003	0,0097	1
Feuille Lauzelle Automne - Racine Lauzelle Automne	0,0373	0,0103	0,0292
Feuille Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Automne	0,0554	0,0097	0,0002
Feuille Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Automne	0,0531	0,0097	0,0004
Racine Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Automne	0,0181	0,0097	0,5831
Racine Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Automne	0,0158	0,0097	0,7232
Feuille Vielsalm Automne - Racine Vielsalm Automne	-0,0022	0,0089	1

8.1.4 Contribution des osmolytes avec les valeurs aberrantes de Racine Lauzelle

Automne

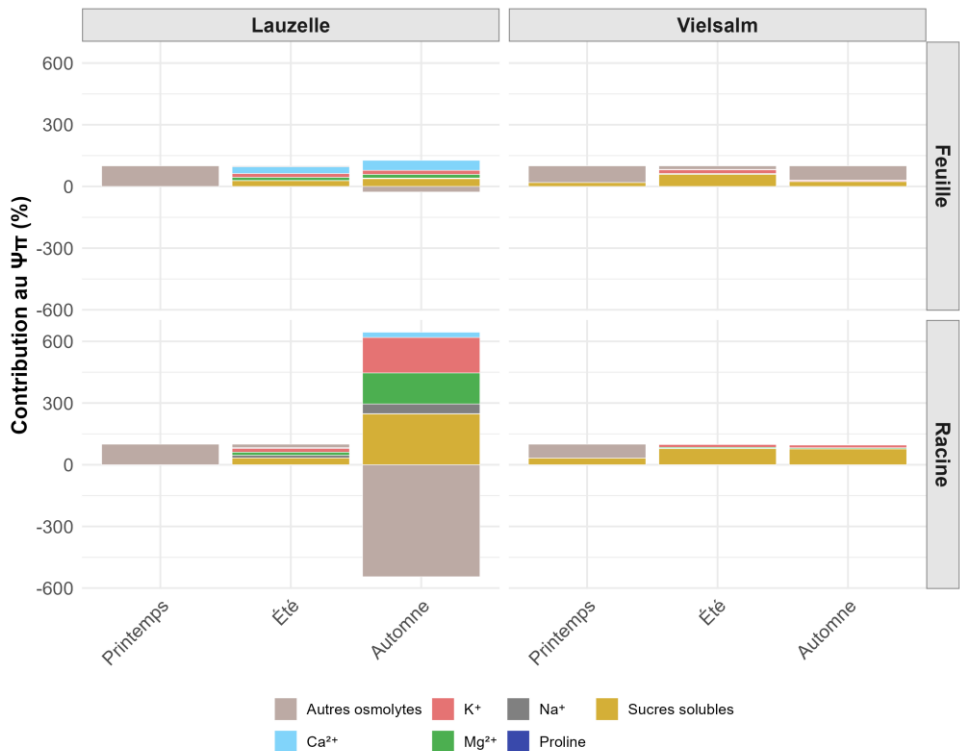


Figure 32 : Contribution des osmolytes au potentiel osmotique total (%) des feuilles et des racines, pour les sites de Lauzelle et de Vielsalm, aux différentes périodes d'échantillonnage, incluant les données aberrantes de la période d'automne pour les racines à Lauzelle. Attention, seuls les sucres solubles et la proline ont été mesurés pour Vielsalm au printemps, les cations sont donc inclus dans les « Autres osmolytes ». Il n'y a pas eu d'échantillonnage au printemps à Lauzelle donc toute la contribution correspond à « Autres osmolytes » pour cette période à Lauzelle.

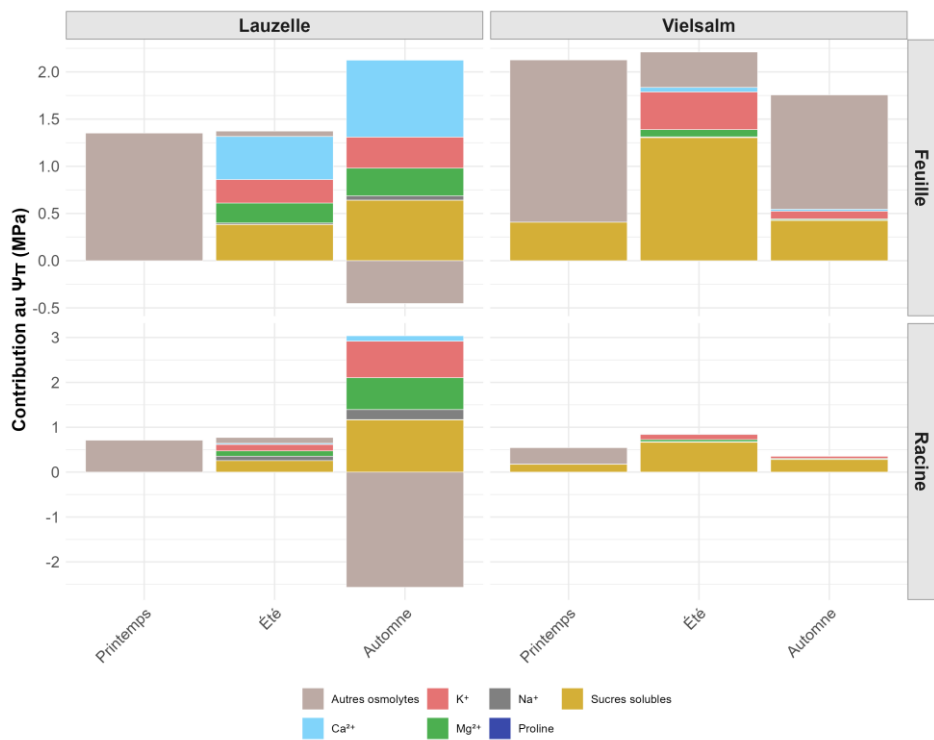


Figure 32 : Contribution des osmolytes au potentiel osmotique total (MPa) des feuilles et des racines, pour les sites de Lauzelle et de Vielsalm, aux différentes périodes d'échantillonnage, incluant les données aberrantes de la période d'automne pour les racines à Lauzelle. Attention, seuls les sucres solubles et la proline ont été mesurés pour Vielsalm au printemps, les cations sont donc inclus dans les « Autres osmolytes ». Il n'y a pas eu d'échantillonnage au printemps à Lauzelle donc toute la contribution correspond à « Autres osmolytes » pour cette période à Lauzelle.

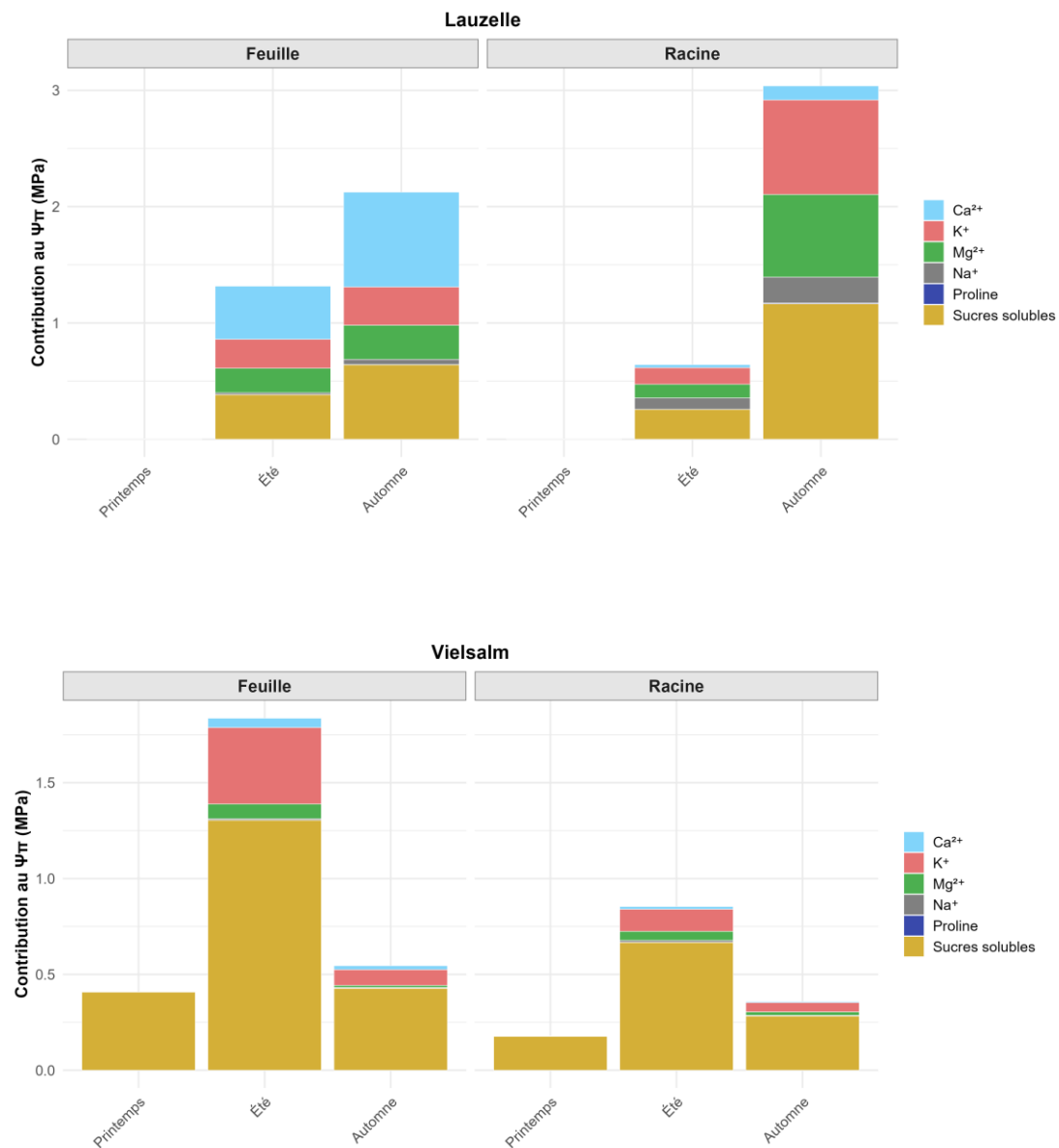


Figure 33 : Contributions des osmolytes étudiés au potentiel osmotique total (MPa) dans les feuilles et racines des arbres de Lauzelle et de Vielsalm, aux différentes périodes d'échantillonnage, incluant les données aberrantes de la période d'automne pour les racines à Lauzelle. Attention, seuls les sucres solubles et la proline ont été mesurés pour Vielsalm au printemps, les cations sont donc inclus dans les « Autres osmolytes ». Il n'y a pas eu d'échantillonnage au printemps à Lauzelle donc toute la contribution correspond à « Autres osmolytes » pour cette période et pour ce site.

Tableau 11 : Tests ANOVA des contributions des osmolytes.

ANOVA - sucres solubles (log)					
Source de variation	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F	p-valeur
Type	1	5,8662	5,8662	59,9403	<0,0001
Site	1	0,5936	0,5936	6,0656	0,021
Période d'échantillonnage	2	3,4637	1,7318	17,6957	<0,0001
Type:Site	1	0,0189	0,0189	0,1935	0,6638
Type:Période d'échantillonnage	2	2,2343	1,1172	11,4151	0,0003
Site:Période d'échantillonnage	1	3,9379	3,9379	40,2374	<0,0001
Type:Site:Période d'échantillonnage	1	0,2807	0,2807	2,8678	0,1028
Résidus	25	2,4467	0,0979		

ANOVA - Proline (arcsin)					
Source de variation	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F	p-valeur
Type	1	0,0055302	0,0055302	40,961	<0,0001
Site	1	0,0008948	0,0008948	6,6276	0,0173
Période d'échantillonnage	2	0,0018784	0,0009392	6,9566	0,0046
Type:Site	1	0,0000007	0,0000007	0,0053	0,9425
Type:Période	2	0,0017572	0,0008786	6,5076	0,006
Site:Période	1	0,0027327	0,0027327	20,2405	0,0002
Type:Site:Période	1	0,0025853	0,0025853	19,1487	0,0002
Résidus	22	0,0029702	0,000135		

ANOVA - Magnésium (log)					
Source de variation	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F	p-valeur
Type	1	0,0021753	0,0021753	13,5847	0,0014
Site	1	0,0104389	0,0104389	65,1925	<0,0001
Période d'échantillonnage	1	0,0009321	0,0009321	5,8212	0,0251
Type:Site	1	0,0024131	0,0024131	15,0699	0,0009
Type:Période d'échantillonnage	1	0,000091	0,000091	0,5684	0,4593
Site:Période d'échantillonnage	1	0,0000261	0,0000261	0,1628	0,6907
Type:Site:Période d'échantillonnage	1	0,0000139	0,0000139	0,0868	0,7712
Résidus	21	0,0033626	0,0001601		

ANOVA- Calcium (arcsin)					
Source de variation	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F	p-valeur
Type	1	0,19853	0,19853	17,8062	0,0004
Site	1	1,07895	1,07895	96,7719	<0,0001
Période d'échantillonnage	1	0,08765	0,08765	7,8612	0,0106
Type:Site	1	0,20182	0,20182	18,1009	0,0004
Type:Période d'échantillonnage	1	0,01866	0,01866	1,6736	0,2098
Site:Période d'échantillonnage	1	0,13279	0,13279	11,9104	0,0024
Type:Site:Période d'échantillonnage	1	0,00745	0,00745	0,6684	0,4228
Résidus	21	0,23414	0,01115		

ANOVA - Potassium (log)					
Source de variation	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F	p-valeur
Type	1	2,862	2,862	15,1099	0,0009
Site	1	6,4621	6,4621	34,1167	<0,0001
Période d'échantillonnage	1	0,1725	0,1725	0,9106	0,3508
Type:Site	1	0,6926	0,6926	3,6565	0,0696
Type:Période	1	6,1223	6,1223	32,323	<0,0001
Site:Période	1	5,1144	5,1144	27,0014	<0,0001
Type:Site:Période	1	0,3503	0,3503	1,8495	0,1883
Résidus	21	3,9776	0,1894		

ANOVA - Sodium (arcsin)					
Source de variation	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F	p-valeur
Type	1	0,36839	0,36839	49,174	<0,0001
Site	1	0,43666	0,43666	58,287	<0,0001
Période d'échantillonnage	1	0,07036	0,07036	9,3926	0,0059
Type:Site	1	0,22704	0,22704	30,306	<0,0001
Type:Période	1	0,0504	0,0504	6,7273	0,0169
Site:Période	1	0,09306	0,09306	12,422	0,002
Type:Site:Période	1	0,04727	0,04727	6,3101	0,0202
Résidus	21	0,15732	0,00749		

Tableau 12 : Tableaux récapitulatifs des comparaisons post-hoc (tukey) des contributions des osmolytes.

Sucres solubles (transformation log)			
Contraste	Estimation	Erreur	p-valeur
Feuille Lauzelle Automne - Racine Lauzelle Automne	-1,7957539	0,2554316	<0,0001
Feuille Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Automne	0,4782896	0,2389344	0,6056
Feuille Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Automne	-0,6902013	0,2389344	0,1613
Feuille Lauzelle Automne - Feuille Lauzelle Été	0,3292963	0,2389344	0,9229
Feuille Lauzelle Automne - Racine Lauzelle Été	0,1324918	0,2389344	0,9999
Feuille Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Été	-0,3109985	0,2855812	0,9814
Feuille Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Été	-0,7182003	0,2554316	0,1859
Feuille Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Printemps	0,6915912	0,2389344	0,1595
Feuille Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Printemps	0,1798074	0,2389344	0,9987
Racine Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Automne	2,2740434	0,2389344	<0,0001
Racine Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Automne	1,1055526	0,2389344	0,0032
Racine Lauzelle Automne - Feuille Lauzelle Été	2,1250501	0,2389344	<0,0001
Racine Lauzelle Automne - Racine Lauzelle Été	1,9282456	0,2389344	<0,0001
Racine Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Été	1,4847554	0,2855812	0,0008
Racine Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Été	1,0775536	0,2554316	0,0087
Racine Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Printemps	2,487345	0,2389344	<0,0001
Racine Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Printemps	1,9755613	0,2389344	<0,0001
Feuille Vielsalm Automne - Racine Vielsalm Automne	-1,1684908	0,2212102	0,0006
Feuille Vielsalm Automne - Feuille Lauzelle Été	-0,1489933	0,2212102	0,9995
Feuille Vielsalm Automne - Racine Lauzelle Été	-0,3457978	0,2212102	0,853
Feuille Vielsalm Automne - Feuille Vielsalm Été	-0,7892881	0,2709261	0,154
Feuille Vielsalm Automne - Racine Vielsalm Été	-1,1964899	0,2389344	0,0013
Feuille Vielsalm Automne - Feuille Vielsalm Printemps	0,2133016	0,2212102	0,9919
Feuille Vielsalm Automne - Racine Vielsalm Printemps	-0,2984821	0,2212102	0,9314
Racine Vielsalm Automne - Feuille Lauzelle Été	1,0194975	0,2212102	0,0034
Racine Vielsalm Automne - Racine Lauzelle Été	0,822693	0,2212102	0,0282
Racine Vielsalm Automne - Feuille Vielsalm Été	0,3792027	0,2709261	0,9161
Racine Vielsalm Automne - Racine Vielsalm Été	-0,0279991	0,2389344	1
Racine Vielsalm Automne - Feuille Vielsalm Printemps	1,3817924	0,2212102	<0,0001
Racine Vielsalm Automne - Racine Vielsalm Printemps	0,8700087	0,2212102	0,0172
Feuille Lauzelle Été - Racine Lauzelle Été	-0,1968045	0,2212102	0,9954
Feuille Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Été	-0,6402948	0,2709261	0,3866
Feuille Lauzelle Été - Racine Vielsalm Été	-1,0474966	0,2389344	0,0059
Feuille Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Printemps	0,3622949	0,2212102	0,8177
Feuille Lauzelle Été - Racine Vielsalm Printemps	-0,1494888	0,2212102	0,9994
Racine Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Été	-0,4434903	0,2709261	0,8181
Racine Lauzelle Été - Racine Vielsalm Été	-0,8506921	0,2389344	0,0403
Racine Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Printemps	0,5590994	0,2212102	0,3018
Racine Lauzelle Été - Racine Vielsalm Printemps	0,0473157	0,2212102	1
Feuille Vielsalm Été - Racine Vielsalm Été	-0,4072018	0,2855812	0,9074
Feuille Vielsalm Été - Feuille Vielsalm Printemps	1,0025897	0,2709261	0,0294
Feuille Vielsalm Été - Racine Vielsalm Printemps	0,490806	0,2709261	0,7225
Racine Vielsalm Été - Feuille Vielsalm Printemps	1,4097915	0,2389344	0,0001
Racine Vielsalm Été - Racine Vielsalm Printemps	0,8980078	0,2389344	0,0258
Feuille Vielsalm Printemps - Racine Vielsalm Printemps	-0,5117837	0,2212102	0,4147

Proline (transformation arosin)			
Contraste	Estimation	Erreur	p-valeur
Feuille Lauzelle Automne - Racine Lauzelle Automne	-0,0773452	0,010607	<0,0001
Feuille Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Automne	0,0096023	0,0088745	0,9816
Feuille Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Automne	-0,0037335	0,0094872	1
Feuille Lauzelle Automne - Feuille Lauzelle Été	0,0033968	0,0088745	1
Feuille Lauzelle Automne - Racine Lauzelle Été	0,0007147	0,0088745	1
Feuille Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Été	0,0105562	0,010607	0,9895
Feuille Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Été	-0,0124342	0,0094872	0,9406
Feuille Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Printemps	0,0176593	0,0094872	0,6925
Feuille Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Printemps	-0,0235627	0,0088745	0,2509
Racine Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Automne	0,0869475	0,0100627	<0,0001
Racine Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Automne	0,0736117	0,010607	<0,0001
Racine Lauzelle Automne - Feuille Lauzelle Été	0,080742	0,0100627	<0,0001
Racine Lauzelle Automne - Racine Lauzelle Été	0,07806	0,0100627	<0,0001
Racine Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Été	0,0879015	0,0116194	<0,0001
Racine Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Été	0,0649111	0,010607	0,0001
Racine Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Printemps	0,0950045	0,010607	<0,0001
Racine Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Printemps	0,0537825	0,0100627	0,0008
Feuille Vielsalm Automne - Racine Vielsalm Automne	-0,0133358	0,0088745	0,8772
Feuille Vielsalm Automne - Feuille Lauzelle Été	-0,0062055	0,0082161	0,9986
Feuille Vielsalm Automne - Racine Lauzelle Été	-0,0088876	0,0082161	0,9817
Feuille Vielsalm Automne - Feuille Vielsalm Été	0,0009539	0,0100627	1
Feuille Vielsalm Automne - Racine Vielsalm Été	-0,0220365	0,0088745	0,3288
Feuille Vielsalm Automne - Feuille Vielsalm Printemps	0,008057	0,0088745	0,9945
Feuille Vielsalm Automne - Racine Vielsalm Printemps	-0,033165	0,0082161	0,0158
Racine Vielsalm Automne - Feuille Lauzelle Été	0,0071303	0,0088745	0,9978
Racine Vielsalm Automne - Racine Lauzelle Été	0,0044482	0,0088745	0,9999
Racine Vielsalm Automne - Feuille Vielsalm Été	0,0142897	0,010607	0,9307
Racine Vielsalm Automne - Racine Vielsalm Été	-0,0087007	0,0094872	0,9941
Racine Vielsalm Automne - Feuille Vielsalm Printemps	0,0213928	0,0094872	0,4523
Racine Vielsalm Automne - Racine Vielsalm Printemps	-0,0198292	0,0088745	0,4643
Feuille Lauzelle Été - Racine Lauzelle Été	-0,0026821	0,0082161	1
Feuille Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Été	0,0071595	0,0100627	0,9991
Feuille Lauzelle Été - Racine Vielsalm Été	-0,015831	0,0088745	0,7379
Feuille Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Printemps	0,0142625	0,0088745	0,8312
Feuille Lauzelle Été - Racine Vielsalm Printemps	-0,0269595	0,0082161	0,0792
Racine Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Été	0,0098415	0,0100627	0,9907
Racine Lauzelle Été - Racine Vielsalm Été	-0,0131489	0,0088745	0,8855
Racine Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Printemps	0,0169446	0,0088745	0,6635
Racine Lauzelle Été - Racine Vielsalm Printemps	-0,0242774	0,0082161	0,1487
Feuille Vielsalm Été - Racine Vielsalm Été	-0,0229904	0,010607	0,5044
Feuille Vielsalm Été - Feuille Vielsalm Printemps	0,007103	0,010607	0,9995
Feuille Vielsalm Été - Racine Vielsalm Printemps	-0,034119	0,0100627	0,0634
Racine Vielsalm Été - Feuille Vielsalm Printemps	0,0300934	0,0094872	0,0984
Racine Vielsalm Été - Racine Vielsalm Printemps	-0,0111286	0,0088745	0,954
Feuille Vielsalm Printemps - Racine Vielsalm Printemps	-0,04122198	0,008874453	0,0039

Na (transformation arcsin)			
Comparaison	Estimation	Erreur	p-valeur
Feuille Lauzelle Automne - Racine Lauzelle Automne	-0,5842442	0,0706708	<0,0001
Feuille Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Automne	0,1180328	0,0661065	0,6357
Feuille Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Automne	0,0671008	0,0661065	0,9668
Feuille Lauzelle Automne - Feuille Lauzelle Été	0,063444	0,0661065	0,9754
Feuille Lauzelle Automne - Racine Lauzelle Été	-0,1923563	0,0661065	0,1207
Feuille Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Été	0,1098681	0,0661065	0,7097
Feuille Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Été	0,0612471	0,0706708	0,9861
Racine Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Automne	0,702277	0,0661065	<0,0001
Racine Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Automne	0,651345	0,0661065	<0,0001
Racine Lauzelle Automne - Feuille Lauzelle Été	0,6476883	0,0661065	<0,0001
Racine Lauzelle Automne - Racine Lauzelle Été	0,3918879	0,0661065	0,0002
Racine Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Été	0,6941123	0,0661065	<0,0001
Racine Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Été	0,6454913	0,0706708	<0,0001
Feuille Vielsalm Automne - Racine Vielsalm Automne	-0,050932	0,0612027	0,989
Feuille Vielsalm Automne - Feuille Lauzelle Été	-0,0545887	0,0612027	0,9836
Feuille Vielsalm Automne - Racine Lauzelle Été	-0,3103891	0,0612027	0,0011
Feuille Vielsalm Automne - Feuille Vielsalm Été	-0,0081647	0,0612027	1
Feuille Vielsalm Automne - Racine Vielsalm Été	-0,0567857	0,0661065	0,9868
Racine Vielsalm Automne - Feuille Lauzelle Été	-0,0036567	0,0612027	1
Racine Vielsalm Automne - Racine Lauzelle Été	-0,2594571	0,0612027	0,0073
Racine Vielsalm Automne - Feuille Vielsalm Été	0,0427673	0,0612027	0,9961
Racine Vielsalm Automne - Racine Vielsalm Été	-0,0058537	0,0661065	1
Feuille Lauzelle Été - Racine Lauzelle Été	-0,2558003	0,0612027	0,0083
Feuille Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Été	0,0464241	0,0612027	0,9936
Feuille Lauzelle Été - Racine Vielsalm Été	-0,002197	0,0661065	1
Racine Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Été	0,3022244	0,0612027	0,0015
Racine Lauzelle Été - Racine Vielsalm Été	0,2536034	0,0661065	0,0178
Feuille Vielsalm Été - Racine Vielsalm Été	-0,048621	0,06610651	0,9947

Ca (transformation arcsin)			
Comparaison	Estimation	Erreur	p-valeur
Feuille Lauzelle Automne - Racine Lauzelle Automne	0,2641091	0,0862146	0,0899
Feuille Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Automne	0,6691309	0,0806464	<0,0001
Feuille Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Automne	0,666528	0,0806464	<0,0001
Feuille Lauzelle Automne - Feuille Lauzelle Été	0,1690534	0,0806464	0,4481
Feuille Lauzelle Automne - Racine Lauzelle Été	0,5921072	0,0806464	<0,0001
Feuille Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Été	0,6274135	0,0806464	<0,0001
Feuille Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Été	0,6542615	0,0862146	<0,0001
Racine Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Automne	0,4050218	0,0806464	0,0012
Racine Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Automne	0,4024189	0,0806464	0,0013
Racine Lauzelle Automne - Feuille Lauzelle Été	-0,0950557	0,0806464	0,9294
Racine Lauzelle Automne - Racine Lauzelle Été	0,3279981	0,0806464	0,0107
Racine Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Été	0,3633044	0,0806464	0,004
Racine Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Été	0,3901524	0,0862146	0,0038
Feuille Vielsalm Automne - Racine Vielsalm Automne	-0,0026029	0,074664	1
Feuille Vielsalm Automne - Feuille Lauzelle Été	-0,5000775	0,074664	<0,0001
Feuille Vielsalm Automne - Racine Lauzelle Été	-0,0770237	0,074664	0,9639
Feuille Vielsalm Automne - Feuille Vielsalm Été	-0,0417174	0,074664	0,999
Feuille Vielsalm Automne - Racine Vielsalm Été	-0,0148695	0,0806464	1
Racine Vielsalm Automne - Feuille Lauzelle Été	-0,4974746	0,074664	<0,0001
Racine Vielsalm Automne - Racine Lauzelle Été	-0,0744208	0,074664	0,9973
Racine Vielsalm Automne - Feuille Vielsalm Été	-0,0391145	0,074664	0,9994
Racine Vielsalm Automne - Racine Vielsalm Été	-0,0122665	0,0806464	1
Feuille Lauzelle Été - Racine Lauzelle Été	0,4230538	0,074664	0,0003
Feuille Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Été	0,4583601	0,074664	0,0001
Feuille Lauzelle Été - Racine Vielsalm Été	0,485208	0,0806464	0,0001
Racine Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Été	0,0353063	0,074664	0,9997
Racine Lauzelle Été - Racine Vielsalm Été	0,0621542	0,0806464	0,993
Feuille Vielsalm - Racine Vielsalm Été	0,0268479	0,08064637	1

Mg (transformation log)			
Contraste	Estimation	Erreur	p-valeur
Feuille Lauzelle Automne - Racine Lauzelle Automne	-2,156461	0,2869361	<0,0001
Feuille Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Automne	2,416121	0,2684041	<0,0001
Feuille Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Automne	1,100738	0,2684041	0,0099
Feuille Lauzelle Automne - Feuille Lauzelle Été	0,076293	0,2684041	1
Feuille Lauzelle Automne - Racine Lauzelle Été	0,114584	0,2684041	0,9998
Feuille Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Été	1,363136	0,2684041	0,0011
Feuille Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Été	1,130279	0,2869361	0,0142
Racine Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Automne	4,572582	0,2684041	<0,0001
Racine Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Automne	3,257199	0,2684041	<0,0001
Racine Lauzelle Automne - Feuille Lauzelle Été	2,232754	0,2684041	<0,0001
Racine Lauzelle Automne - Racine Lauzelle Été	2,271045	0,2684041	<0,0001
Racine Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Été	3,519597	0,2684041	<0,0001
Racine Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Été	3,28674	0,2869361	<0,0001
Feuille Vielsalm Automne - Racine Vielsalm Automne	-1,315383	0,2484939	0,0007
Feuille Vielsalm Automne - Feuille Lauzelle Été	-2,339828	0,2484939	<0,0001
Feuille Vielsalm Automne - Racine Lauzelle Été	-2,301537	0,2484939	<0,0001
Feuille Vielsalm Automne - Feuille Vielsalm Été	-1,052985	0,2484939	0,0073
Feuille Vielsalm Automne - Racine Vielsalm Été	-1,285842	0,2684041	0,0021
Racine Vielsalm Automne - Feuille Lauzelle Été	-1,024445	0,2484939	0,0094
Racine Vielsalm Automne - Racine Lauzelle Été	-0,986154	0,2484939	0,0133
Racine Vielsalm Automne - Feuille Vielsalm Été	0,262398	0,2484939	0,9532
Racine Vielsalm Automne - Racine Vielsalm Été	0,029541	0,2684041	1
Feuille Lauzelle Été - Racine Lauzelle Été	0,038291	0,2484939	1
Feuille Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Été	1,286843	0,2484939	0,0009
Feuille Lauzelle Été - Racine Vielsalm Été	1,053986	0,2684041	0,0146
Racine Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Été	1,248552	0,2484939	0,0012
Racine Lauzelle Été - Racine Vielsalm Été	1,015695	0,2684041	0,02
Feuille Vielsalm Été - Racine Vielsalm Été	-0,232857	0,2684041	0,986

Potassium (transformation log)			
Contraste	Estimation	Erreur	p-valeur
Feuille Lauzelle Automne - Racine Lauzelle Automne	-2,195535	0,355351	<0,0001
Feuille Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Automne	1,281994	0,3324004	0,017
Feuille Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Automne	0,302396	0,3324004	0,9817
Feuille Lauzelle Automne - Feuille Lauzelle Été	-0,040518	0,3324004	1
Feuille Lauzelle Automne - Racine Lauzelle Été	0,012206	0,3324004	1
Feuille Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Été	-0,026023	0,3324004	1
Feuille Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Été	0,354835	0,355351	0,9696
Racine Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Automne	3,477529	0,3324004	<0,0001
Racine Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Automne	2,497931	0,3324004	<0,0001
Racine Lauzelle Automne - Feuille Lauzelle Été	2,155017	0,3324004	<0,0001
Racine Lauzelle Automne - Racine Lauzelle Été	2,207741	0,3324004	<0,0001
Racine Lauzelle Automne - Feuille Vielsalm Été	2,169512	0,3324004	<0,0001
Racine Lauzelle Automne - Racine Vielsalm Été	2,55037	0,355351	<0,0001
Feuille Vielsalm Automne - Racine Vielsalm Automne	-0,979598	0,307743	0,0709
Feuille Vielsalm Automne - Feuille Lauzelle Été	-1,322511	0,307743	0,0064
Feuille Vielsalm Automne - Racine Lauzelle Été	-1,269788	0,307743	0,0094
Feuille Vielsalm Automne - Feuille Vielsalm Été	-1,308016	0,307743	0,0071
Feuille Vielsalm Automne - Racine Vielsalm Été	-0,927159	0,3324004	0,1508
Racine Vielsalm Automne - Feuille Lauzelle Été	-0,342914	0,307743	0,9464
Racine Vielsalm Automne - Racine Lauzelle Été	-0,29019	0,307743	0,9777
Racine Vielsalm Automne - Feuille Vielsalm Été	-0,328419	0,307743	0,9569
Racine Vielsalm Automne - Racine Vielsalm Été	0,052439	0,3324004	1
Feuille Lauzelle Été - Racine Lauzelle Été	0,052724	0,307743	1
Feuille Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Été	0,014495	0,307743	1
Feuille Lauzelle Été - Racine Vielsalm Été	0,395352	0,3324004	0,9263
Racine Lauzelle Été - Feuille Vielsalm Été	-0,038229	0,307743	1
Racine Lauzelle Été - Racine Vielsalm Été	0,342629	0,3324004	0,964
Feuille Vielsalm Été - Racine Vielsalm Été	0,380857	0,3324004	0,9384

8.2 Documents administratifs

Tableau 13 : Répartition des contributions selon la taxonomie Credit (Contributor Roles Taxonomy), et usage des outils d'intelligence artificielle

Promoteur: encadrant+G34:J43	Bourgois Justine	Autres contributeur.ice	Intelligence artificielle
Conceptualisation	Définition des questions de recherche, des hypothèses, des objectifs	Promoteur et doctorante: discussion/validation	Recherche de sources: Perplexity, Research Rabbit
Méthodologie	Choix des échantillonnages à effectuer, des données nécessaires	Promoteur, doctorante et responsable de laboratoire: discussion, conseils, validation, choix des méthodes et protocoles de mesures	
Investigation	Mesures et échantillonnage de terrain, suivi des capteurs, mesures en laboratoire	Doctorante, techniciens: contribution, formation	
Analyse formelle	Analyses statistiques et traitement des données	Promoteur, doctorante: discussion, validation	Aide à la formulation de scripts R et à leur compréhension (ChatGPT, Mistral, Claude)
Validation	Vérification des résultats et cohérence physiologique	Promoteur, doctorante: relecture critique	
Rédaction - version originales	Rédaction intégrale du mémoire		
Rédaction - révision et édition	Corrections, améliorations	Promoteur: commentaires et corrections	Aide à la reformulation et à la clarté du texte (ChatGPT)
Visualisation	Création des figures et graphiques		Aide la formulation de scripts R pour la création de figures
Supervision		Promoteur: encadrant	

LBIRA2210/LBIRC2210/LBIRE2210 - Master thesis' accompanying seminar

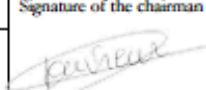
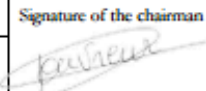
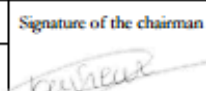
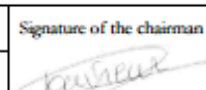
This filled form must be returned on the Moodle course 'AGRO - Mémoire de fin d'études (LBIRA2200/LBIRC2200/LBIRE2200/LBIRF2200)' as soon as the seminars have been presented.

Family & given names: Bourgois Justine

Study program (BIRA2, BIRC2, BIRE2, BIRF2, SAIV, ...): BIRF2

Note: The presentation of two seminars is mandatory in order to be able to defend the master thesis. The student will not be allowed to submit their final thesis online without having submitted the completed and signed forms.

For LBIRE2210, it is mandatory to attend at least two separate sessions during Seminars 1 and 2 (including your own presentation session each time). You must have the signature of each session's chairman that confirm your presence.

Seminar 1 – Session 1 (your own session)	Signature of the chairman :
Date : <u>06</u> / <u>05</u> / 20 <u>25</u>	
for LBIRE2210 Seminar 1 – Session 2 (another session that you attended)	Signature of the chairman :
Date : <u>08</u> / <u>05</u> / 20 <u>25</u>	
Seminar 2 – Session 1 (your own session)	Signature of the chairman :
Date : <u>28</u> / <u>11</u> / 20 <u>25</u>	
for LBIRE2210 Seminar 2 – Session 2 (another session that you attended)	Signature of the chairman :
Date : <u>03</u> / <u>12</u> / 20 <u>25</u>	

Louvain-la-Neuve, (date) : 15 / 01 / 2025.

Student's signature :




Ajustement osmotique de *Fagus sylvatica* en réponse au stress hydrique

Face au changement climatique, l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des sécheresses menace la stabilité et la résilience des écosystèmes forestiers. Pour limiter les impacts du stress hydrique, les arbres mobilisent différents mécanismes d'adaptation, tels que le contrôle stomatique ou la réduction de la surface foliaire. Parmi ces différentes réponses, l'ajustement osmotique (AO) joue un rôle clé en maintenant la turgescence cellulaire et le fonctionnement physiologique.

Fagus sylvatica, essence dominante des forêts européennes, est particulièrement sensible au stress hydrique. Si le contrôle stomatique est rapidement activé, l'ajustement osmotique n'est pas systématique n'apparaît que dans certaines conditions, selon l'intensité du stress, l'origine des plants ou le stade de développement...). Mieux comprendre ce mécanisme permet d'anticiper l'évolution de cette essence et d'adapter sa gestion actuelle et future.

L'objectif de ce mémoire était d'apporter de nouvelles données sur l'AO chez le hêtre, en étudiant les osmolytes, en comparant différents stades de développement et organes (feuilles et racines) et en s'intéressant à la phase de récupération après stress, en conditions *in situ*.

Les résultats montrent que les jeunes arbres sont moins sensibles au stress hydrique, et que l'AO ne s'est déclenché que chez les arbres adultes pour qui le potentiel hydrique indiquait un état de stress élevé. Les sucres solubles et le potassium semblent être les osmorégulateurs majeurs chez cette essence. La comparaison entre organes n'a pas révélé de différences majeure, si ce n'est un retour à la normale potentiellement plus rapide dans les feuilles que dans les racines.

Justine Bourgois

UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN
Faculté des bioingénieurs

Croix du Sud, 2 bte L7.05.01, 1348 Louvain-la-Neuve, Belgique | www.uclouvain.be/agro